



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

VARIACIÓN GEOGRÁFICA DEL ESPACIO
MORFOLÓGICO DEL COLIBRÍ *Eugenes
fulgens* (TROCHILIDAE)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

ROSA DANIELA TOVILLA SIERRA

DIRECTOR DE TESIS: DR. HÉCTOR TAKESHI ARITA WATANABE
COMITÉ TUTOR: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COMITÉ TUTOR: DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD

MORELIA, MICHOACÁN

Marzo, 2012



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

VARIACIÓN GEOGRÁFICA DEL ESPACIO
MORFOLÓGICO DEL COLIBRÍ *Eugenes
fulgens* (TROCHILIDAE)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

ROSA DANIELA TOVILLA SIERRA

DIRECTOR DE TESIS: DR. HÉCTOR TAKESHI ARITA WATANABE
COMITÉ TUTOR: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COMITÉ TUTOR: DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD

MORELIA, MICHOACÁN

Marzo, 2012

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 16 de enero del 2012, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) de la alumna **Tovilla Sierra Rosa Daniela** con número de cuenta **300190601** con la tesis titulada: "**Variación geográfica del espacio morfológico del colibrí *Eugenes fulgens* (Trochilidae)**" bajo la dirección del Dr. Héctor Takeshi Arita Watanabe.

Presidente:	Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Vocal:	Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza
Secretario:	Dra. Blanca Estela Hernández Baños
Suplente:	Dra. Ek del Val de Gortari
Suplente:	Dr. Jorge Ernesto Schondube Friedewold

El Comité Académico, aprobó que la integración del jurado se realizara a solicitud de la alumna, en apego a la nueva normatividad, acogiéndose al artículo **QUINTO TRANSITORIO**, con base en lo establecido en el Artículo 25 del Reglamento General de Estudios de Posgrado.

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 22 de marzo del 2012.


Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por darme la oportunidad de cursar mis estudios de maestría en el área de Biología Ambiental.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para realizar mis estudios de maestría (No de CVU 347349/No. de becario 239896).

A mi comité tutorial:

Agradezco enormemente a mi tutor el Dr. Héctor Takeshi Arita Watanabe por compartirme tantos conocimientos nuevos y por siempre contagiarme el entusiasmo por la ciencia, por permitirme imaginar, crear y desarrollar dentro de mi tesis y por confiar siempre en mí como alumna, ¡GRACIAS!

A la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga y al Dr. Jorge Ernesto Schondube Friedewold muchas gracias por acompañarme en todo el proceso de la maestría y de la elaboración de mi tesis, por su ayuda y sus valiosos comentarios.

A los miembros del jurado el Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza, la Dra. Blanca Estela Hernández Baños y la Dra. Ek del Val de Gortari agradezco todos los comentarios y sugerencias aportados en la revisión de este manuscrito.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mi Mamá gracias por ser siempre mi ejemplo a seguir y mi apoyo más grande, tu amor incondicional, tu comprensión y coraje siempre me mantienen en pie, me diste todas las herramientas y me forjaste el carácter necesario para alcanzar todas mis metas hasta ahora. A Sadie gracias por ser la mejor de las hermanas y por estar siempre para mí, tu tenacidad y fortaleza me inspiran a seguir formándome como una mejor persona cada día. No me alcanzan las palabras para decirles cuanto las admiro, cuanto les agradezco y cuanto las quiero, son mis dos pilares.

A mis sobrinitos Alex, Sarah y Jonathan gracias por iluminar mis días.

A mi Papá por tu apoyo y confianza, te admiro y te quiero mucho.

A mi familia en general Sierra-Piña-Tovilla. A Mamá Sara, Papá Migio, Abuelito Lole, mis tías, tíos, primos, sobrinos, a Ramón por estar al pendiente de mi hermana y de mi mami ¡Gracias!

Al Dr. Adolfo Navarro y Fanny Rebón por brindarme todas las facilidades para consultar y medir todos los ejemplares de *Eugenes fulgens* contenidos en la colección de aves del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias. A la Dra. Patricia Escalante Pliego por darme acceso a los ejemplares contenidos en la Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología de la UNAM.

Al Dr. James Van Remsen gracias por brindarme todas las facilidades para realizar una estancia de investigación en el Museo de Historia Natural de LSU bajo su supervisión, a Steve Cardiff gracias por todo el apoyo logístico en el recibimiento y devolución de todos los ejemplares consultados en LSU que fueron enviados de otras colecciones de USA.

A John MacCormack mi más sincero agradecimiento por toda la ayuda que me brindó durante mi estancia en LSU, realmente no hubiera sido lo mismo sin ti y sin Amanda, ¡muchas, muchas gracias! Thank you so much!!

A todas las personas lindas que conocí en LSU en general y en particular a Caroline Duffie gracias por abrirme las puertas de tu casa y recibirme siempre con una sonrisa, a Rob Brumfield, Natalia, Gustavo, Carlos, Sandra, Andrés, Jesús, César, Richard, Ryan, Mike, Jacob. Thank you guys!!

A todas las colecciones que enviaron ejemplares de *Eugenes fulgens* a LSU para que pudiera consultarlos durante mi estancia en Baton Rouge.

A mis amigos y compañeros del laboratorio de Macroecología:

Fabricio muchas gracias por toda la asesoría brindada, por tu disposición y paciencia, fuiste una pieza fundamental en el desarrollo de mi tesis en los primeros semestres. Martín, Pau y Lore: Gracias por todos los comentarios, pláticas, buenas energías y por todas las tardes de compartidas de trabajo.

Leonel y Angy: Gracias por todos los comentarios brindados y la ayuda en esta última etapa de mi tesis pero sobretodo por el tiempo compartido en el laboratorio, son muchos los buenos momentos y las risas que inspiran.

A Ernesto Vega mi más sincero agradecimiento por asesorarme en la parte estadística y con el manejo del R además por sus tantos consejos y ánimos brindados.

A Víctor Arroyo, Eduardo Mendoza, Memo Ibarra, Kathy Renton, Jorge Schondube, porque en sus cursos y clases redescubrí mi fascinación por la Ecología y a su vez me brindaron herramientas muy valiosas para el desarrollo de mi maestría.

A Dolores Rodríguez gracias por toda la ayuda en todos los trámites y por su infinita paciencia.

Al MTI. Heberto Ferreira Medina y al Ing. Alberto Valencia García les agradezco por todo el apoyo que me brindaron en asuntos computacionales y por salvar mi laptop tantas veces de la desgracia...A la Ing. Atzimba López Maldonado gracias por la ayuda brindaba en todos los aspectos relacionados al uso de la biblioteca.

Gracias a la UNAM Campus Morelia, al CIEco y a Morelia porque aquí he conocido gente maravillosa con la que he compartido mucho, tanto alegrías como tristezas, trabajo, comidas, reflexiones, pláticas invaluable de todo tipo, sonrisas, cafés, fiestas, asados, bailes y mucho más. Después de estos dos años puedo decir con alegría y con mucho gusto que tengo muy buenos compañeros, grandes amigos pero sobretodo una familia, por eso gracias:

Lizette (Lunita la mejor roomie y casi una hermana para mí, te quiero mucho), Ángela (la tía Ángela que siempre tiene las palabras precisas), Mariana y Gaby (las roomies siempre dispuestas a dar un abrazo sincero), Pachi (con tanta energía que solo puede contagiar ánimo), Héctor (Perdomosaurio), Alex, Miriam, Adriana, Sergio, Julio, John, Susana Maza, Angy, Leo, Euge, Rafa, Aline, Pauloc, Pili (que nos regresen a Pili), Fabi Murguía, Alis, Fabi Parra, Ale Tauro, Wil, Liz Carabés, Clau Galicia, Regina, Lucy, Rodrigo y Gabriel (los brajiles), Roberto Oso, Nahú. A todos los que estuvieron en algún momento y siguen estando.

Camilo gracias por contagiarme tu determinación para hacer las cosas, tu entusiasmo y energía, por darme ánimos en los últimos meses, por hacer que siempre me cuestione inclusive cosas antes incuestionables y por tener la capacidad de hacerme repelar y reír en dos segundos.

A mis queridos amigos de la facultad y de la prepa: Day, Itzel, Tania, Laila, Daniela, Karla, Pedro, Julio.

Christian gracias por ser como un hermano para mí y por estar siempre en el momento oportuno.

Gala, Marco, Rubén, gracias pollos y orni por seguir compartiendo conmigo academia, viajes y sobretodo su amistad, seguimos creciendo juntos.

A los amigos del MZFC, a Luis (Howell) y Chente.

A Alexis, muchacho gracias por todos los ánimos y las buenas energías enviadas.

A Viris, Chris, Gala y John gracias por toda la ayuda en los trámites a la distancia.

Son muchas las personas que me apoyaron a lo largo de esta travesía, las asesorías, las pláticas amenas, el apoyo de todo tipo, las risas, los abrazos oportunos, los ánimos. Es difícil expresar perfectamente lo que se quiere decir y mencionar a todos los que hicieron parte de este proceso, sin embargo a todos GRACIAS.

Para mi Mamá, Sadie y mis sobrinos

Alex, Sarah y Jonathan

Para Mamá Sara y Papá Migio

Para Tía Tina y Tío Toño, porque sus despedidas marcaron el inicio y el final de esta etapa, siempre los recuerdo con cariño.

*"Character displacement is a microevolutionary process that explain
macroevolutionary patterns"*

Pfennig & Pfennig 2009.



ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES.....	3
Desplazamiento de caracteres y ecomorfología	3
Dimorfismo sexual.....	4
Variación geográfica y campo de diversidad.....	5
El mosaico geográfico de la coevolución.....	7
<i>Eugenes fulgens</i> (<i>Trochilus fulgens</i> Swainson, 1827).....	8
HIPÓTESIS.....	10
OBJETIVOS.....	11
MÉTODOS.....	12
Revisión de las áreas de distribución geográfica.....	12
Recopilación de datos morfométricos.....	13
Georreferenciación de localidades registradas en las colecciones ornitológicas para <i>E. fulgens</i>	15
Análisis estadístico multivariado.....	16
Análisis estadístico univariado.....	17
Campo de diversidad.....	17
Correlación de atributos morfológicos con el número de especies con las que potencialmente coexiste la especie focal.....	18
Dimorfismo sexual vs. Campo de diversidad.....	20

RESULTADOS.....	21
Espacio morfométrico.....	21
Análisis de componentes principales y Análisis discriminante	21
Análisis Univariado.....	31
Campo de diversidad de <i>Eugenes fulgens</i>	36
Correlaciones.....	37
Dimorfismo sexual.....	40
DISCUSIÓN.....	42
1. Dimorfismo sexual, ¿Por qué las hembras tienen un pico más largo?.....	42
2. Variación geográfica y espacio morfológico.....	46
3. Desplazamiento de caracteres ¿Proceso o patrón?.....	47
4. El campo de diversidad.....	51
5. El mosaico geográfico de la coevolución - un acercamiento a la hipótesis de Thompson (2010).....	54
5.1 ¿Por qué en las hembras se observa una correlación significativa y en los machos no?	55
LITERATURA CITADA.....	58
ANEXOS.....	66
Anexo 1. Abreviaturas de los nombres de las provincias biogeográficas.....	66
Anexo 2. Especies que posiblemente sobrelapan su área de distribución con <i>Eugenes fulgens</i>	67

ÍNDICE DE FIGURAS Y CUADROS

Figura 1. Área de distribución de <i>Eugenes Fulgens</i>	9
Figura 2. Localidades de colecta de <i>Eugenes fulgens</i>	15
Figura 3. Frecuencia de especies según abundancia y área de distribución.....	19
Figura 4. Análisis por sexo.....	22
Figura 5. PCA para machos por provincia biogeográfica.....	23
Figura 6. PCA para machos por zona geográfica.....	25
Figura 7. PCA para hembras por provincia biogeográfica.....	26
Figura 8. PCA para hembras por zona geográfica.....	27
Figura 9. Análisis de discriminantes para machos	29
Figura 10. Análisis de discriminante para hembras.....	30
Figura 11. Variación geográfica de las medidas del pico en los machos.....	32
Figura 12. Variación geográfica de las medidas de las alas y la cola en machos.....	33
Figura 13. Variación geográfica de las medidas del pico en las hembras.....	34
Figura 14. Variación geográfica de las medidas de las alas y la cola en hembras.....	35
Figura 15. Patrón geográfico de riqueza del campo de diversidad de <i>E. fulgens</i>	36
Figura 16. Distribución de frecuencias del campo de diversidad de <i>E. fulgens</i>	37

Figura 17. Correlaciones positivas entre los valores de riqueza promedio del campo de diversidad y los valores de las variables morfológicas.....	39
Figura 18. Correlación entre dimorfismo sexual del pico y riqueza promedio.....	40
Figura 19. PCA del pico.....	41
Figura 20. Diferencia de la longitud promedio del pico de machos y hembras en presencia de competidores potenciales.....	42
Cuadro 1. Ejemplares medidos en las colecciones consultadas.....	14
Cuadro 2. Variación de las variables morfométricas entre zonas geográficas	31
Cuadro 3. Correlaciones entre riqueza promedio y parámetros estadísticos de las variables morfológicas.....	38

RESUMEN

El desplazamiento de caracteres en los seres vivos es una de las principales causas de la diversificación adaptativa, y que conduce al fenómeno de especiación a través de la competencia por los recursos. Esto se lleva a cabo mediante un proceso en el cual se seleccionan ciertas características para disminuir las interacciones reproductivas o por competencia de recursos entre las especies, lo que explica porque hay cambios morfológicos inducidos en especies hermanas o en otras especies relacionadas cercanas que se sobrelapan en sus áreas de distribución y que divergen. Este proceso promueve la divergencia entre poblaciones co-específicas simpátricas y alopátricas finalizando en el proceso de especiación. El objetivo de este trabajo fue observar el efecto que tiene la presencia de varias especies sobre la morfología de una especie en particular (*Eugenes fulgens*-colibrí magnífico). Para ello se realizó un análisis de variación geográfica y se elaboró el campo de diversidad del colibrí magnífico. Se correlacionaron algunos atributos morfológicos de la especie focal con el número de especies con las que potencialmente coexiste (57), y se contrastó el mapa de variación geográfica de *E. fulgens* con el de su campo de diversidad. Los dos anteriores tipos de mapas, en combinación, permitieron el análisis de un mosaico geográfico de posibles interacciones ecológicas y sus consecuencias morfológicas. Como resultado principal se encontró que el dimorfismo sexual de la longitud del pico -en las hembras es mayor- está relacionado positivamente con los valores del campo de diversidad de la especie focal, es decir la variación aumenta cuando la competencia potencial aumenta.

ABSTRACT

Character displacement is a major cause of adaptive diversification, leading to the speciation process through competition for resources. This occurs through a process whereby certain characteristics are selected to reduce resource competition among species, this explains why there are morphological changes induced in sister species or closely related species that overlap on their geographic distribution and diverge. This process promotes the divergence between sympatric and allopatric specific populations ending in the process of speciation. The aim of this study is to observe the effect of the presence of several hummingbird species on the morphology of a focal species. I carried out an analysis of geographic variation and developed a diversity- field analysis of the magnificent hummingbird (*Eugenes fulgens*). I correlated morphological attributes of the focal species (*E. fulgens*) with the number of species that potentially coexist with it (57), and contrasted the map of geographical variation of the magnificent hummingbird with its diversity field. Those two types of maps, in combination, allowed the analysis of a geographic mosaic of potential ecological interactions and their effects on the morphology. I found a strong morphological differentiation of *E. fulgens* in Costa Rica and Panama, which is also where there is greater potential competition for resources for this species. As a main result I uncovered that the sexual dimorphism of the bill length is positively correlated with the diversity- field values of focal species.

INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

DESPLAZAMIENTO DE CARACTERES Y ECOMORFOLOGÍA

La Ecomorfología es la disciplina que se encarga del estudio de las relaciones entre la morfología de los organismos y su medio ambiente (Van der Klaauw 1948). Esta disciplina es una herramienta integral que ha servido a ecólogos y evolucionistas para elucidar patrones e interpretar procesos. Se sabe que las diferencias fenotípicas entre individuos y especies están relacionadas con sus diferencias ecológicas, o dicho de una manera similar, las especies más parecidas en forma y tamaño van a utilizar un mismo recurso de manera semejante (Wainwright y Reilly 1994). El vínculo entre morfología y ecología parece especialmente claro cuando se hacen comparaciones a través de un intervalo de especies relacionadas que comparten de alguna manera un mismo tipo de recurso (Wiens 1989).

El desplazamiento de caracteres es un fenómeno evolutivo que refleja la importancia que tiene la competencia en la estructuración ecológica de las comunidades y se basa en la suposición de que dos especies que se sobrelapan ecológicamente en gran medida no pueden coexistir (Dayan y Simberloff 2005). Es un proceso por medio del cual se seleccionan ciertas características para disminuir las interacciones reproductivas o por competencia de recursos entre las especies (Pfennig y Pfennig, 2009), lo que explica porque hay cambios morfológicos inducidos en especies hermanas o en otras especies relacionadas cercanas que se sobrelapan en sus áreas de distribución y que divergen (Brown y Wilson 1956).

Brown y Wilson (1956) acuñaron el término de “desplazamiento ecológico de caracteres” para sugerir que cuando dos especies de animales se sobrelapan geográficamente, las diferencias entre ellas se acentúan en la zona de simpatría y disminuyen o se pierden completamente donde

las áreas de distribución de ambas especies se encuentran fuera de la zona de simpatría (zona de alopatría). Los caracteres involucrados en este patrón de divergencia y convergencia pueden ser morfológicos, ecológicos, de comportamiento o fisiológicos (Brown y Wilson 1956).

La hipótesis antes expuesta involucra tanto al “desplazamiento de caracteres reproductivo” que se llevaría a cabo con el fin de evitar la hibridación, como al “desplazamiento de caracteres ecológico” que se refiere a la evolución de las diferencias respecto al tamaño y la forma, con el fin de reducir el solapamiento del uso de los recursos y por lo tanto la competencia interespecífica (Dayan y Simberloff 2005, Brown y Wilson 1956).

Este mecanismo es una de las principales causas potenciales de la diversificación adaptativa (Schluter 2000). En particular el desplazamiento de caracteres favorece la evolución de características reproductivas o relacionadas al uso de los recursos novedosos y promueve la divergencia entre poblaciones co-específicas simpátricas y alopátricas finalizando en el proceso de especiación. El desplazamiento de caracteres conduce al fenómeno de especiación a través de la competencia por los recursos. Sin embargo la competencia por los recursos es una de varias interacciones ecológicas que pueden tener efecto en la evolución del tamaño y la forma de un animal (Brown y Wilson 1956).

DIMORFISMO SEXUAL

El dimorfismo sexual respecto al tamaño y la forma está ampliamente distribuido entre los animales (Temeles et al. 2000). Estudios ecológicos sobre los colibríes sugieren que varias formas de dimorfismo sexual tienen causas que están relacionadas entre sí. La Familia Trochilidae ha evolucionado en distintos aspectos relacionados con el dimorfismo sexual como son la morfología del pico, las estrategias de forrajeo y la coloración de su plumaje. Algunos

trabajos sobre especies en particular sugieren que el comportamiento de forrajeo está ligado al dimorfismo sexual de la coloración del plumaje y la longitud del pico (Bleiweiss 1999).

Darwin (1871) sugirió que algunos tipos de dimorfismo sexual que presentan los animales pueden ser resultado de causas ecológicas como la repartición de recursos, sin embargo es difícil establecer pruebas claras de esta hipótesis ya que las diferencias sexuales en el tamaño de las estructuras tróficas están correlacionadas positivamente con el tamaño corporal en muchas especies y debido a esta misma relación positiva es difícil determinar si las diferencias ecológicas entre sexos son la causa o la consecuencia del dimorfismo sexual (Shine 1989). Darwin estaba consciente acerca del problema de atribuir el dimorfismo sexual a causas ecológicas, por lo que sugirió que las diferencias sexuales debidas a la divergencia por el uso de los recursos alimenticios deben limitarse a las estructuras tróficas (Darwin 1971, Temeles et al. 2000, Temeles et al 2010).

VARIACIÓN GEOGRÁFICA Y CAMPO DE DIVERSIDAD

En este estudio se analizaron y relacionaron dos conceptos importantes en la ecología evolutiva, la variación geográfica y el campo de diversidad utilizando una especie focal. La variación geográfica se debe al cambio de las distribuciones fenotípicas y genotípicas de los individuos en diferentes lugares a través del tiempo (Zink y Remsen 1986). La descripción cuantitativa de los patrones espaciales de esta variación provee una base para hacer inferencias acerca del origen de las diferencias geográficas, se sabe que tales diferencias pueden reflejar la adaptación local debida a las condiciones ambientales (Rojas-Soto 2003). Los estudios de variación geográfica en aves tradicionalmente se han enfocado en aspectos taxonómicos de la variación de la morfología y la coloración del plumaje (Haffer y Fitzpatrick 1985).

Por otra parte la variación geográfica de la riqueza de especies sigue siendo una cuestión importante, se sabe que el patrón más conspicuo en Biogeografía y Macroecología es la distribución heterogénea de las especies, y que los patrones espaciales de diversidad determinan la manera en que las especies se distribuyen (Rosenzweig 1995). En la mayoría de los estudios al respecto la herramienta analítica más importante es la matriz de presencia ausencia. Por medio de esta matriz se pueden analizar dos unidades fundamentales de la Biogeografía, el área de distribución de las especies y la diversidad de especies (Brown et al. 1996, Gaston 2003, Rosenzweig 1995). En dicha matriz las filas representan las especies y las columnas las localidades o sitios muestreados. Los elementos de la matriz representan entradas binarias que representan presencia (1) y ausencia (0) de ciertas especies en un sitio dado (Gotelli 2000).

Para resumir la información contenida en las matrices de presencia-ausencia, por sitios o por especie, tradicionalmente se han hecho análisis por filas (en un análisis Tipo-*R*) o por columnas (en un análisis Tipo-*Q*) respectivamente (Simberloff y Connor 1979, Bell 2003, Arita *et al.* 2008). La suma de los elementos a lo largo de una fila (Tipo-*R*) representa la ocupación geográfica de una especie, y se refiere al número de áreas en la que tal especie está presente (McGeoch y Gaston 2002). Una manera de considerar la interacción entre filas y columnas es medir simultáneamente la distribución y la diversidad en análisis por sitio y por especie, los cuales pueden llamarse Tipo-*Rq* y Tipo-*Qr* (Arita *et al.* 2008).

A través del análisis Tipo-*Qr* se puede obtener el “campo de dispersión” que es el conjunto de áreas de distribución de las especies que se encuentran en un sitio dado (Graves y Rahbek 2005), mientras que por medio del análisis Tipo-*Rq* se obtiene el “campo de diversidad” el cual se genera al cuantificar la diversidad de especies de todos los sitios en los cuales una especie en particular está presente, es decir el campo de diversidad se puede definir como el conjunto de

valores de riqueza de especies de los sitios que están dentro del área de distribución de una especie en particular (Arita *et al.* 2008), por lo tanto éste puede ser descrito y analizado por medio de los parámetros estadísticos estándares de las medidas de tendencia central y variación (Villalobos y Arita 2010).

EL MOSAICO GEOGRÁFICO DE LA COEVOLUCIÓN

La Teoría del mosaico geográfico de la coevolución se desarrolló a partir del intento de formalizar los componentes de la variación en la evolución de las interacciones y de construir una teoría más ecológica y realista del proceso de la coevolución (Thompson 2005, 2009). Esta teoría considera a la variabilidad espacial como la clave para entender la dinámica de los procesos coevolutivos. La coevolución es un proceso temporal y geográfico de cambio evolutivo recíproco entre especies, mediado por la selección natural y que tiene lugar en poblaciones locales denominadas “hotspots”. A su vez, estos hotspots se encuentran inmersos en una matriz espacial de “coldspots”, donde la selección local no es recíproca. De esta manera, existe un mosaico en la selección recíproca entre las especies interactuantes. Este proceso está determinado por la estructura espacial en la aparición de nuevas mutaciones, el flujo génico, la deriva génica y las extinciones locales en las poblaciones (Thompson 2005).

Las hipótesis de la teoría del mosaico geográfico de la evolución dicen que la evolución de las interacciones entre especies reales está conformada por tres componentes de la variación en la coevolución: variación geográfica en la estructura de selección en una interacción, variación geográfica en la fuerza de la selección de reciprocidad y variación geográfica en la distribución de las características que se encuentran en las especies que interactúan (Thompson 2009).

***Eugenes fulgens* (*Trochilus fulgens* SWAINSON, 1827)**

Eugenes fulgens o colibrí magnífico es un colibrí grande, el macho tiene un pico negro, largo y recto, tiene una corona morado iridiscente, una mancha blanca pequeña detrás del ojo, el dorso es verde oscuro, tiene una mancha verde iridiscente en la garganta (gorja), el vientre es negruzco, la cola es pequeña y de color bronce. La hembra carece de la mancha iridiscente en la garganta, y tiene una coloración bronce en las alas y en la cola, la coloración del vientre es grisácea. Los individuos inmaduros se asemejan bastante a las hembras. Se alimenta principalmente del néctar floral de diversas plantas, además de algunos insectos y arañas. Se distribuye en altitudes que van desde los 1500 msnm hasta los 3000 msnm, en bosques de pino, pino-encino y zonas abiertas donde las plantas crecen. La subespecie *Eugenes fulgens fulgens* mide entre 11 y 13 cm y pesa entre 7 y 7.5 g y se localiza desde el suroeste de Estados Unidos (sureste de Arizona, suroeste de Nuevo México y suroeste de Texas), abarcando gran parte de México hasta Guatemala, El Salvador, Honduras y el noreste de Nicaragua. La subespecie *Eugenes fulgens spectabilis* se distribuye en las montañas de Costa Rica y oeste de Panamá, mide entre 12 y 14 cm, el macho pesa alrededor de 10 gramos y la hembra pesa aproximadamente 8.5 gramos, por lo que es de mayor tamaño que la subespecie *E. fulgens fulgens* (Schuchmann 1999) (Figura 1).

Eugenes fulgens es una especie que se encuentra ampliamente distribuida en Norteamérica y Centroamérica y que se sobrelapa tanto geográficamente como en el aprovechamiento de recursos con muchas otras especies de colibrí, por lo que resulta de gran interés observar si el desplazamiento de caracteres es un proceso que permite su coexistencia con ellas. Este mecanismo ha sido ampliamente revisado desde hace tiempo, sin embargo no deja de ser un tema de interés ya que involucra procesos adaptativos y de selección que son muy importantes en el proceso general de la evolución y coevolución (Pfennig y Pfennig, 2009). Además de que puede

proporcionar una respuesta acerca de cómo es que un gran número de especies estrechamente relacionadas, en este caso colibríes, coexisten en una zona determinada y forman parte de una comunidad ecológica.

En este proyecto se hizo un análisis de variación geográfica y se utilizó una herramienta analítica reciente como es el campo de diversidad (Arita et al. 2008, Villalobos y Arita 2010). Con el fin de examinar el mosaico geográfico de la coevolución (Thompson 2005) ambos análisis se relacionaron.

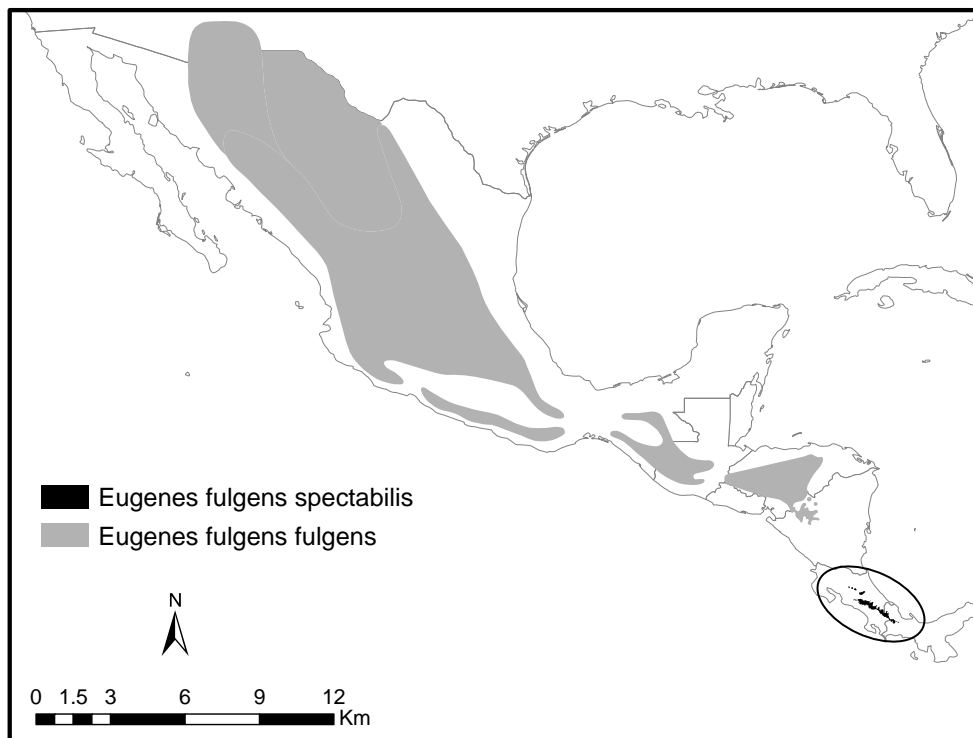


Figura 1: Área de distribución de *Eugenes fulgens*. Se señala con una elipse el área de distribución de *E.f. spectabilis*. Tomado de NatureServe (Ridgely et al. 2003).

HIPÓTESIS

El “espacio morfológico” que ocupa *Eugenes fulgens* debe ser más amplio en lugares con menos competidores. Si la presencia de otras especies modifica la morfología de *Eugenes fulgens* entonces se esperaría que en lugares con menos competidores la variación morfológica debería ser mayor por efecto del relajamiento competitivo (“competitive release”; Moulton y Pimm 1986).

Según la hipótesis de “causalidad ecológica” por repartición de recursos, machos y hembras están bajo presión por la competencia de los recursos (Temeles 2000). Suponiendo que la riqueza de especies de colibríes es un indicador de competencia potencial es posible esperar que:

- Para evitar o disminuir la presión por la competencia de recursos se diferenciarán morfológicamente entre si machos y hembras (Temeles 2000).
- El dimorfismo sexual de *Eugenes fulgens* esté correlacionado positivamente con la riqueza de especies de colibríes dentro de su campo de diversidad.

OBJETIVOS

GENERAL:

Observar el efecto que tiene la presencia de varias especies sobre la morfología de una especie en particular (*Eugenes fulgens*), dentro de un contexto geográfico.

PARTICULARES:

- Elaborar una base de datos de la distribución de *Eugenes fulgens* y las especies de colibríes con las que coexiste y una base de datos con los atributos morfológicos que serán analizados para *Eugenes fulgens*.
- Elaborar un mapa de riqueza (campo de diversidad) para todas las especies de colibrí que coexisten con *Eugenes fulgens*.
- Estudiar la variación geográfica de *Eugenes fulgens* en relación con la distribución de otras especies de colibríes.

MÉTODOS

Con base en los mapas de distribución de NatureServe (Ridgely et al. 2003) se revisaron las distribuciones de aquellas especies con las que posiblemente coexiste *Eugenes fulgens* y se analizaron con ayuda del sistema de información geográfica (SIG) ArcGis 9.3. Con base en lo anterior se construyó una base de datos y una matriz de presencia ausencia para todos los sitios en los que se distribuyen las distintas especies que se sobrelapan geográficamente con *Eugenes fulgens* y se elaboró un mapa de riqueza para todo el grupo. El “campo de diversidad” (diversity field) de una especie puede representarse con un mapa de distribución de esa especie en la que se muestra la riqueza de las otras especies. Este mapa es como una plantilla (“template”) de potenciales interacciones: donde hay mayor riqueza, hay más especies potencialmente competidoras con *E. fulgens* (Villalobos y Arita 2010). Parte de la revisión incluyó un filtro de distribución altitudinal de las especies que potencialmente se traslapan geográficamente con *E. fulgens*, para esto se consultó Stotz et al. (2006) y Howell y Webb (1995), con el fin de descartar aquellas especies que en realidad no se sobrelapan con la especie focal.

REVISIÓN DE LAS ÁREAS DE DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Según la consulta hecha con los mapas de distribución disponibles en NatureServe, hay 84 especies de colibríes cuyas área de distribución posiblemente se sobrelapan con el área de distribución de *E. fulgens*, por lo que se hizo un filtro altitudinal (entre 1300 y 3000 msnm) para ver que especies en realidad pueden estar coexistiendo con ella.

Para medir el “espacio morfológico” se tomaron medidas de varios caracteres morfométricos de la especie en estudio como son largo del pico, ancho del pico, profundidad del pico, longitud de la rectriz central de la cola, longitud del ala derecha cerrada y longitud del ala izquierda

cerrada, además en el caso de los machos se midió la longitud de la gorja, sin embargo dadas las dificultades para estandarizar la toma de este dato en particular, al final se decidió sacar del análisis. Se utilizaron el análisis de componentes principales y el análisis de discriminantes para construir el espacio morfológico en un número manejable de dimensiones. También se realizó un estudio de variación geográfica a partir de análisis univariados (ANOVA) para la especie focal, siguiendo parte de la metodología propuesta por Arita y Humphrey (1988) y Zink y Remsen (1986).

RECOPIACIÓN DE DATOS MORFOMÉTRICOS

Se consultaron 14 colecciones científicas en las cuales se midieron en total 665 ejemplares de *Eugenes fulgens* (Cuadro 1). De cada ejemplar se tomaron las medidas morfológicas de largo del pico, ancho del pico, profundidad del pico, longitud del ala derecha e izquierda cerradas, longitud de la rectriz central de la cola y en el caso de los machos también se midió la longitud de la gorja, además se tomó el peso que tenían registrado en las etiquetas algunos de los ejemplares ya que no todos contaban con ese dato.

Cuadro 1: Número de ejemplares medidos en las colecciones consultadas en México (MEX) y en Estados Unidos (EUA). En la Colección de Aves del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias se midieron 181 ejemplares, de los cuales 84 son machos, 94 son hembras y tres ejemplares con sexo desconocido. En la Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología se midieron 93 ejemplares, 42 machos, 49 hembras y dos ejemplares con sexo desconocido. De las colecciones de Estados Unidos se midieron 391 ejemplares, 262 machos, 128 hembras y un ejemplar de sexo desconocido.

Colección científica consultada		Ejemplares medidos
Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (MZFC)	MEX	181
Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología	MEX	93
Louisiana Museum of Natural History, Louisiana State University	EUA	55
University of Kansas Biodiversity Institute	EUA	14
University of Michigan Museum of Zoology	EUA	51
Delaware Museum of Natural History	EUA	51
Western Foundation of Vertebrate Zoology	EUA	36
San Diego Natural History Museum	EUA	8
Texas Cooperative Wildlife Collection, Vertebrate Collections	EUA	11
Cornell University Museum of Vertebrates	EUA	16
Michigan State University Museum, Vertebrate specimens	EUA	5
University of Washington Burke Museum	EUA	10
American Museum of Natural History	EUA	41
Occidental College, Moore Lab of Zoology	EUA	93
Total		665

GEORREFERENCIACIÓN DE LOCALIDADES REGISTRADAS EN LAS COLECCIONES ORNITOLÓGICAS PARA *E. fulgens*

Los ejemplares medidos en la colección de Aves del MZFC y en la Colección Nacional de Aves contaban con las georreferencias de las localidades donde se colectaron los especímenes, sin embargo la gran mayoría de los ejemplares revisados y medidos en Estados Unidos no contaban con dicha información, por lo que se rastrearon las localidades de colecta con ayuda del gacetero Fallingrain (<http://www.fallingrain.com/world/index.html>) y con ayuda del programa Google Earth (Google Earth 2010), las coordenadas geográficas se convirtieron a decimales y posteriormente se mapearon en el programa ArcGis Ver. 9.3 (Figura2). No todos los ejemplares pudieron ser rastreados ya que las localidades eran poco precisas, sin embargo se tienen los datos de georreferencia para 635 especímenes, de los cuales 366 son machos y 265 son hembras.

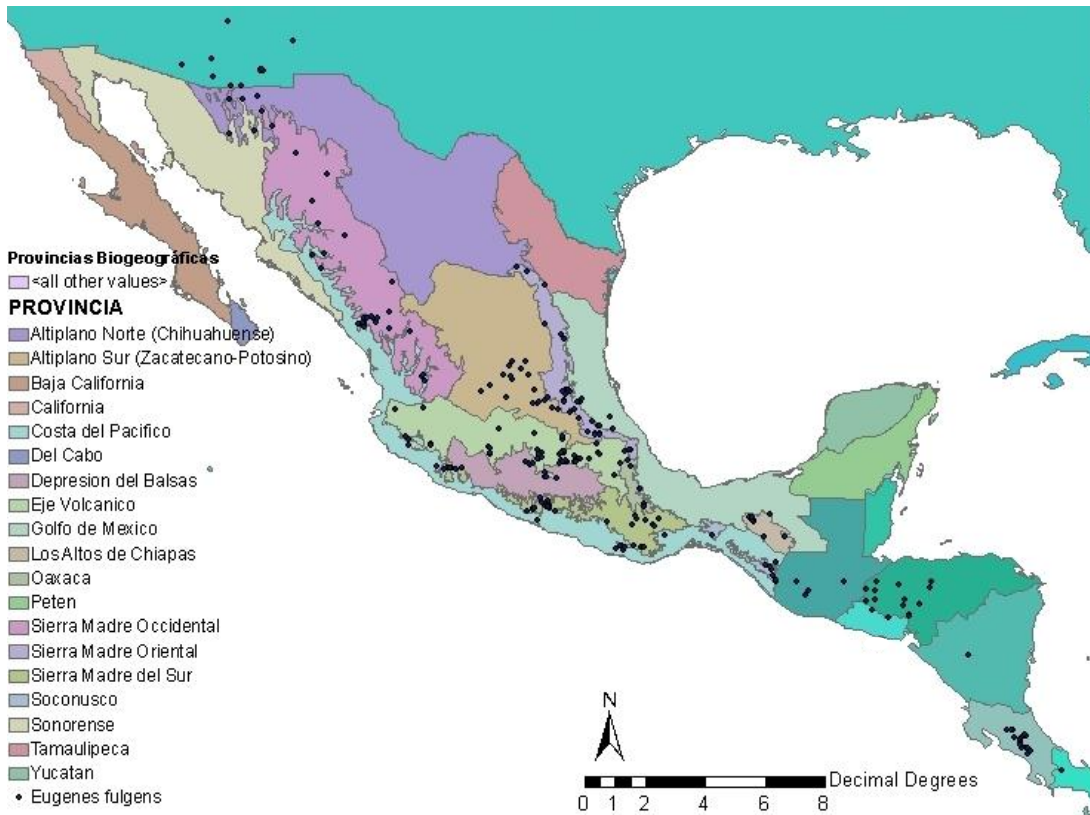


Figura 2: Localidades de colecta de los ejemplares de *Eugenes fulgens* de los cuales se tomaron datos morfométricos y fueron analizados en este estudio.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO MULTIVARIADO

Se empleó estadística multivariada como el análisis de componentes principales para construir el espacio morfológico en un número manejable de dimensiones y además se hizo un análisis de discriminantes.

El análisis de componentes principales y el análisis de discriminantes, se hizo con los datos morfométricos de 566 ejemplares de *E. fulgens*, 326 machos y 240 hembras. De los análisis se excluyeron los ejemplares juveniles o inmaduros y aquellos de los que se tenía duda en el sexo, además los ejemplares que presentaban demasiada información faltante, por ejemplo aquellos de los cuales no se pudo obtener medidas de las longitudes alares o del pico porque no lo tenían. Tampoco se incluyó en el análisis la variable del peso por ser un dato muy variable y también porque muchos ejemplares no tenían la información en las etiquetas.

Se hicieron varios análisis de componentes principales (PCA), el primero de ellos incluyó los datos morfométricos tanto de hembras como machos, posteriormente se analizaron por separado hembras y machos, ya que la especie presenta dimorfismo sexual (Figura 4). Se hizo un PCA con todos los datos morfométricos de los machos y también se hizo un PCA con todos los datos morfométricos de las hembras. Además se hicieron análisis de discriminantes para definir cuáles eran las variables que mejor servían para discernir entre provincias biogeográficas. Uno para los machos y uno para las hembras. Todos los análisis se hicieron con todos los datos crudos y por separado se analizaron los promedios de las variables por provincia biogeográfica y por zona geográfica, sin embargo los resultados obtenidos a partir de los promedios se quitaron ya que eran redundantes. Los análisis multivariados se hicieron agrupando los datos por provincias biogeográficas y por zona geográfica.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO UNIVARIADO

Se ubicaron todas las localidades en un mapa y se asignaron a diferentes muestras geográficas de acuerdo a su posición. En total se obtuvieron 29 zonas geográficas que se determinaron de acuerdo a la cercanía geográfica de los puntos de colecta de los ejemplares medidos y analizados (Figura 3). Se realizó un análisis de varianza para ver si había diferencias morfológicas significativas entre los individuos medidos de las distintas zonas geográficas, en el que se compararon las medias del largo del pico, ancho del pico, profundidad del pico, longitud del ala derecha cerrada, longitud del ala izquierda cerrada y longitud de la rectriz central de la cola, analizando independientemente hembras y machos, de las diferentes muestras geográficas para tratar de establecer gradientes geográficos (Figuras 11-14). Las zonas geográficas con menos de cinco individuos fueron sacadas del análisis, se trabajó con 25 zonas geográficas para los machos y 20 zonas geográficas para las hembras.

CAMPO DE DIVERSIDAD

Parte de este análisis incluyó la revisión de las áreas de distribución de las especies de colibríes que potencialmente están coexistiendo con la especie focal, para ello se construyó una base de datos de dichas especies y sus distribuciones las cuales fueron analizadas y visualizadas por medio del ArcGis. En total hay 57 especies que posiblemente están sobrelapando su área de distribución con *Eugenes fulgens* (Anexo 2).

Para generar la matriz de presencia ausencia se construyó una gradilla cuyo ancho y largo de celda es de $0.5^{\circ} \times 0.5^{\circ}$ (proyección WGS84) con ayuda de la herramienta Fishnet contenida dentro del paquete Xtoolpro que funciona como extensión del Arcgis 9.3. Se hizo un corte (clip) de esta gradilla con el área de distribución de *Eugenes fulgens* (NatureServe). En este corte (clip) se

seleccionaron los cuadros de la gradilla en las que está presente el área de distribución de *E. fulgens*, en total son 526 cuadros. La tabla de atributos de esta gradilla se exportó a Excel y se le asignó un identificador nuevo, posteriormente se unieron ambas tablas dentro del ArcGis, la que fué modificada en Excel y la obtenida en un principio, y posteriormente se generó una nueva gradilla que representa el dominio o área de distribución de *Eugenes fulgens*. A partir de esta nueva gradilla se hizo un corte (clip) con cada una de las 57 especies y se generó un archivo (shape) para cada una, éste nuevo archivo (shape) contiene la información de presencia de cada especie que potencialmente está compitiendo con *E. fulgens* en cada celda del área de distribución de la especie focal. Las tablas de atributos fueron exportadas a Excel para agregarles dos nuevos campos el identificador de cada celda y el identificador de cada especie. Finalmente estas tablas fueron exportadas a Acces para generar una consulta de datos anexados de la información de presencia de cada especie en cada celda que fue codificada con un 1, la información de ausencia fue codificada con 0. El paso siguiente fue generar una consulta de referencias cruzadas para obtener la matriz de presencia-ausencia, a partir de la cual se obtuvo el vector de riquezas para cada celda presente en el dominio o área de distribución de *E. fulgens*. Con este vector se generó tanto el mapa de riquezas (Figura 15) como el histograma de distribución de frecuencias (Figura 16) que en conjunto forman el Campo de diversidad.

CORRELACIÓN DE ATRIBUTOS MORFOLÓGICOS CON EL NÚMERO DE ESPECIES CON LAS QUE POTENCIALMENTE COEXISTE LA ESPECIE FOCAL

Para correlacionar los atributos morfológicos de *Eugenes fulgens* con el número de especies con las que potencialmente coexiste, se obtuvo un α promedio para cada zona geográfica a partir del

mapa del campo de diversidad. El α promedio representa el valor de riqueza (s) promedio de las celdas que conforman cada zona geográfica, es decir las especies con las que la especie focal está compitiendo potencialmente. Este valor de riqueza de cada zona geográfica se correlacionó con el promedio y varianza.

Para establecer una correlación entre la variación conjunta de las 6 variables morfológicas se realizó un PCA por cada zona geográfica (25 para los machos y 20 para las hembras) con el propósito de obtener una medida de dispersión que representara a las distintas variables medidas en conjunto, para ello se promediaron las desviaciones estándar de los tres primeros componentes. Al final se obtuvo un valor de desviación estándar conjunto por cada zona geográfica. Estos valores se correlacionaron con los valores de α promedio de cada zona. Se empleó el análisis de correlación de Pearson para llevar a cabo estos análisis. Todos los análisis estadísticos fueron realizados en el paquete estadístico R (R Development Core Team, 2008).

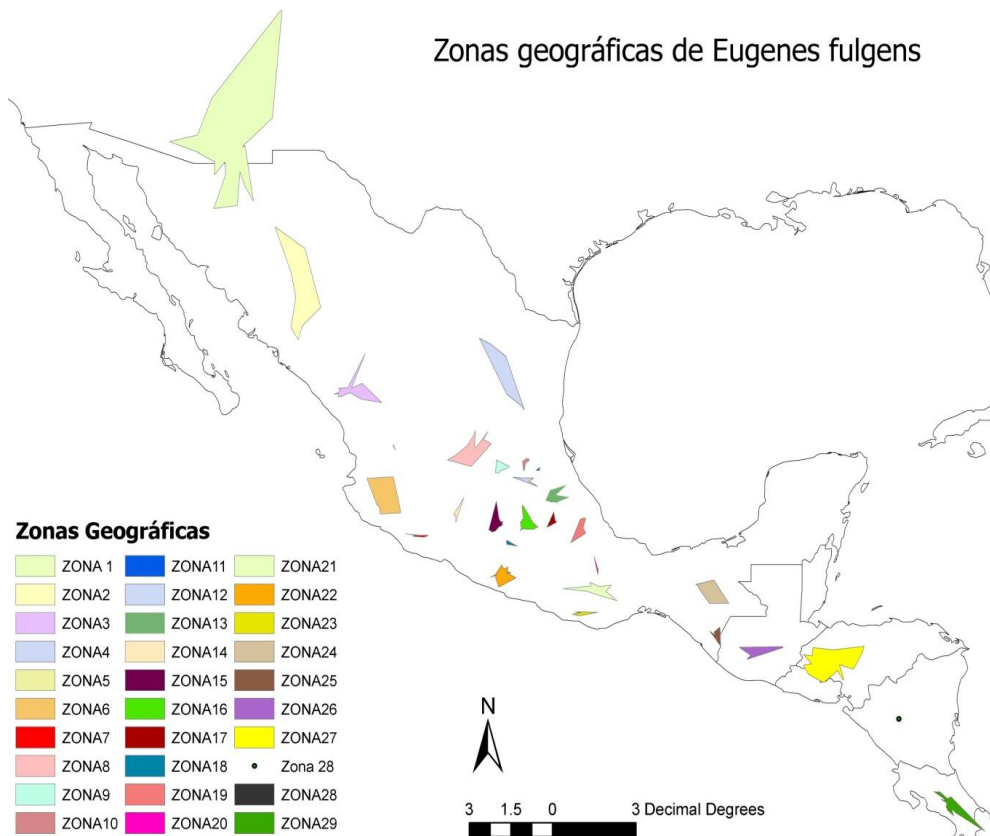


Figura 3: Localización de muestras geográficas de *E. fulgens* utilizadas en el análisis univariado. Las zonas geográficas se asignaron con un número en orden ascendente de Norte a Sur.

DIMORFISMO SEXUAL VS. CAMPO DE DIVERSIDAD

Se sabe que los machos de la especie focal son más grandes que las hembras (Schuchmann 1999), sin embargo el pico de éstas tiene en promedio una longitud mayor. Esta característica se ha observado en otras especies de colibrí con dimorfismo sexual por ejemplo *Eulampis jugularis* (Temeles et al. 2000), por lo que se evaluó el dimorfismo sexual a lo largo del área de distribución de la *E. fulgens*. Para ello se obtuvo un índice de dimorfismo sexual, para cada zona geográfica mediante la siguiente fórmula:

$$d \sim \bar{s} \quad d = \frac{\bar{m} - \bar{h}}{\bar{m}\bar{h}}$$

Donde d se define como un indicador del dimorfismo sexual de cada variable morfológica analizada, \bar{s} se refiere a la riqueza promedio de cada zona geográfica (ó α promedio), \bar{m} es el promedio de las longitudes de las variables morfológicas de los machos en cada zona geográfica, \bar{h} es el promedio de las longitudes de las variables morfológicas de las hembras en cada zona geográfica y $\bar{m}\bar{h}$ es el promedio de las longitudes de las variables morfológicas de todos los individuos medidos en cada zona geográfica. Cabe mencionar que cada variable se analizó por separado.

Posteriormente se analizaron los valores de d con los valores de \bar{s} (α promedio) mediante un análisis de correlación de Pearson. Además se hizo un PCA con las medidas morfológicas del pico, incluyendo los datos de machos y hembras ya que esta variable es en la que se observa mayor dimorfismo sexual.

RESULTADOS

ESPACIO MORFOMÉTRICO

ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES Y ANÁLISIS DISCRIMINANTE

La muestra de datos analizada en su totalidad muestra un dimorfismo sexual morfométrico. El análisis multivariado (PCA) donde se analizó en conjunto a machos y a hembras mostró una diferencia de los centroides de machos y hembras en el espacio definido por las 6 variables morfológicas. Las hembras tienden a tener picos más largos que los machos mientras que en los machos las longitudes de las alas cerradas son más grandes que en las hembras (Figura 4).

Como resultado del análisis de componentes principales en el que se analizaron a los machos agrupando los ejemplares por provincia biogeográfica, el espacio morfológico se construyó con tres ejes que representan el 77 % de la variación morfológica (Figura 5). El primer componente (Comp.1) representa el 44.48 % y mide principalmente las longitudes alares, el segundo componente (Comp.2) representa el 17.21 % de la variación y mide la profundidad del pico, el tercer componente (Comp.3) representa el 15.39 % de la variación y mide principalmente el ancho del pico. Tanto las variables relacionadas al pico y las longitudes de las alas cerradas aportan variación.

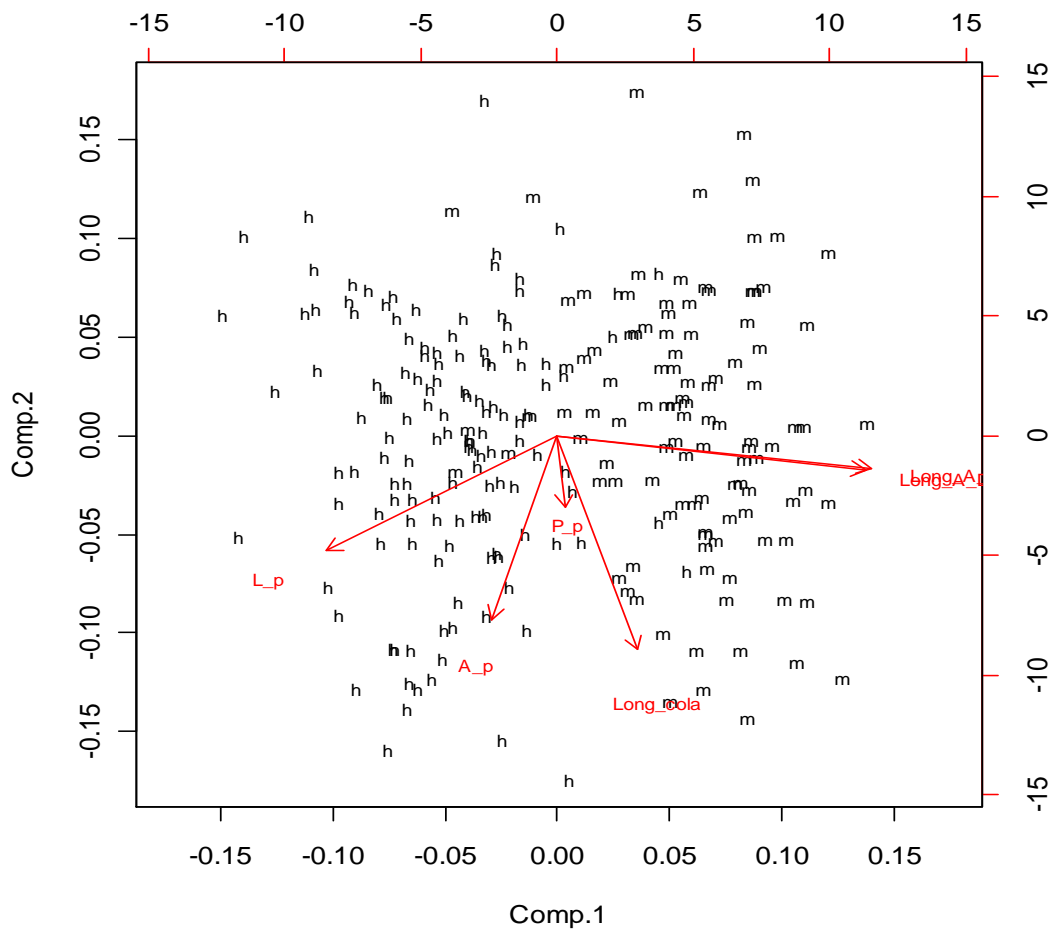


Figura 4: Análisis por sexo (obtenido en análisis exploratorio de datos). Las variables que aportan más variación son las longitudes alares derecha e izquierda (0.607 y 0.620), el largo del pico (-0.454), el ancho del pico (-0.580) y el largo de la cola (-0.676). Error de medición: 1% aproximadamente. Se obtuvo el error de medición calculando el promedio y la desviación estándar de cada variable medida en cada zona geográfica y sacando el promedio general de los porcentajes obtenidos de cada uno de ellas.

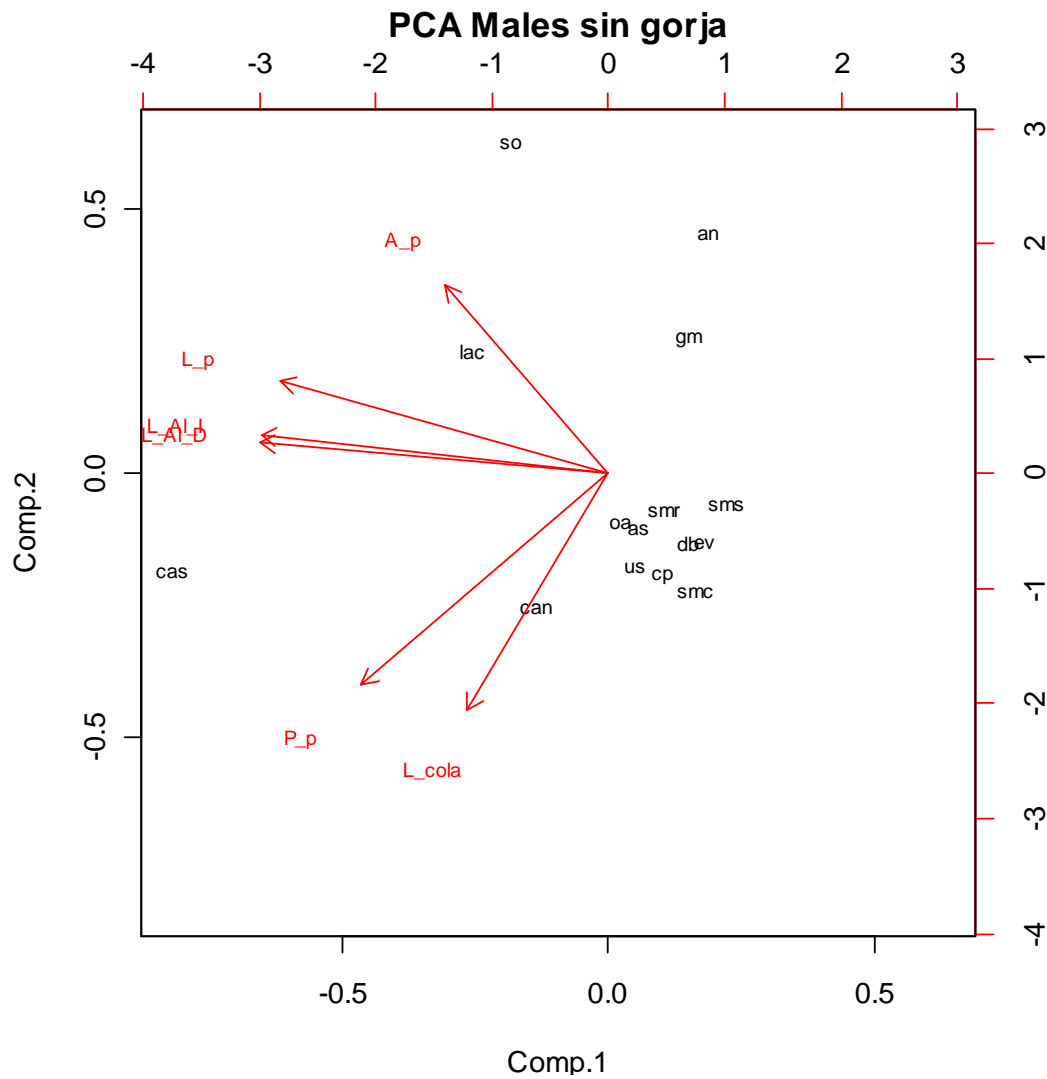


Figura 5: PCA para machos construido a partir de la agrupación por provincia biogeográfica.

Variables que aportan más variación. Comp.1: longitudes de las alas derecha cerrada e izquierda cerrada (-0.540 y -0.532). Comp.2: profundidad del pico (-0.798). Comp.3: ancho del pico (0.850). (0.706).

El espacio morfológico de los machos que resultó a partir del PCA agrupando los datos por zona geográfica, se construyó a partir de tres ejes que representan el 76.27 % de la variación (Figura 6). El primer componente (Comp.1) representa el 43.31 % y mide principalmente las longitudes alares, el segundo componente (Comp.2) representa el 17.49 % de la variación y mide la profundidad del pico, el tercer componente (Comp.3) representa el 15.46 % de la variación y mide principalmente el ancho del pico.

Como resultado del análisis de componentes principales en el que se analizaron a las hembras agrupando los ejemplares por provincia biogeográfica, el espacio morfológico se construyó con tres ejes que representan el 72.80 % de la variación morfológica (Figura 7). El primer componente (Comp.1) representa el 38.79 % y mide principalmente las longitudes alares, el segundo componente (Comp.2) representa el 17.63 % de la variación y mide la profundidad del pico, el tercer componente (Comp.3) representa el 16.38 % de la variación y mide principalmente el ancho del pico. Al igual que en los machos las variables relacionadas al pico, la longitud de la cola y las longitudes de las alas cerradas aportan variación.

El PCA que se hizo para las hembras agrupando los datos por zona geográfica dió como resultado un espacio morfológico que se define también por tres ejes o componentes principales que representan el 75.49% de la variación (Figura 8). El primer componente (Comp.1) representa el 40.66 % de la variación y mide principalmente las longitudes alares, el segundo componente (Comp.2) representa el 18.24 % de la variación y mide la profundidad del pico, el tercer componente (Comp.3) representa el 16.58 % de la variación y mide básicamente el ancho del pico.

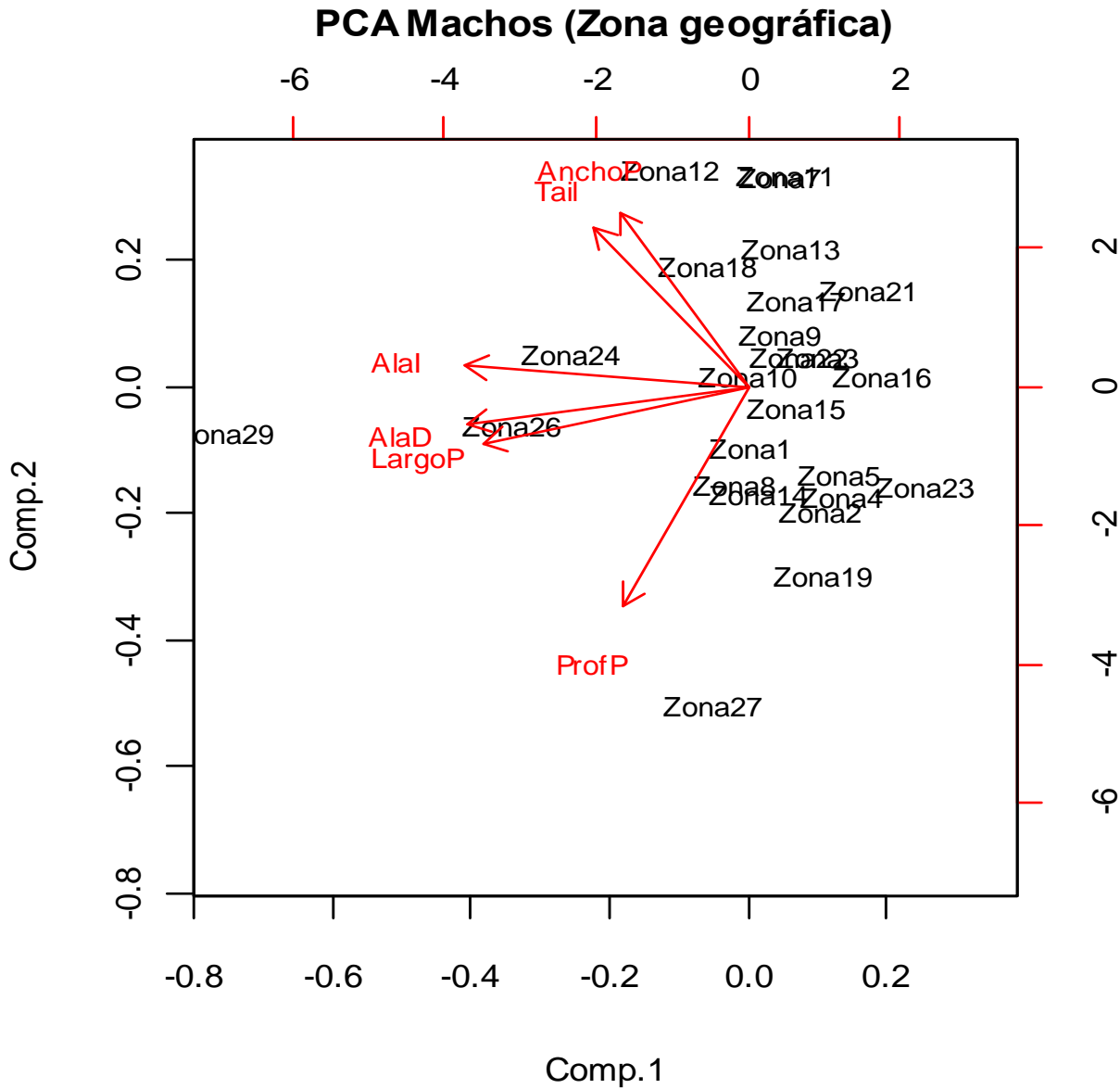


Figura 6: PCA para machos construido a partir de la agrupación por zona geográfica. Variables que aportan más variación. Comp.1: longitud del ala derecha cerrada (-0.543) y longitud del ala izquierda cerrada (-0.536). Comp.2: profundidad del pico (-0.795). Comp.3: ancho del pico (0.872).

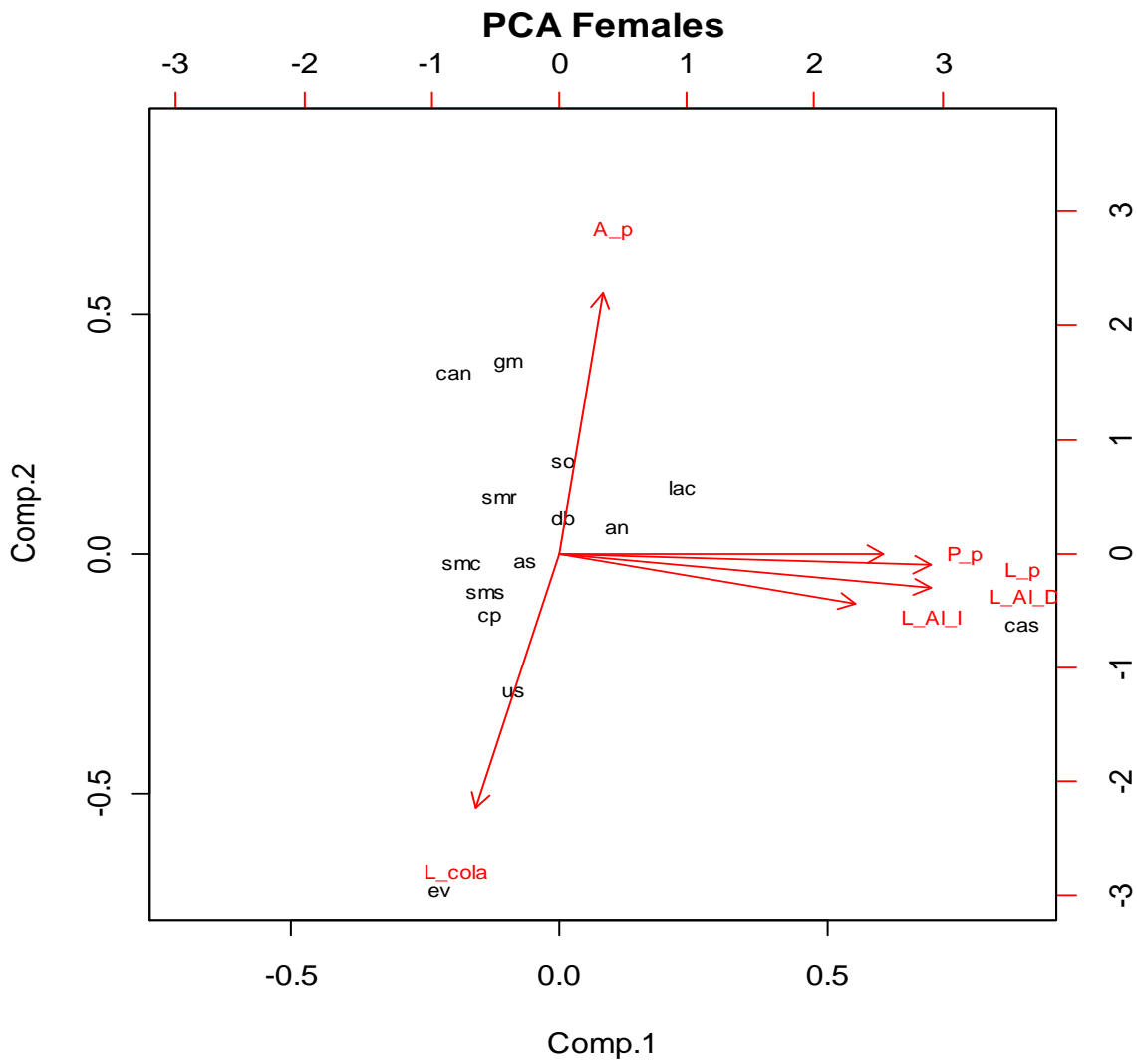


Figura 7: PCA para hembras construido a partir de la agrupación por provincia biogeográfica. Variables que aportan más variación. Comp.1: longitudes de las alas derecha cerrada e izquierda cerrada (-0.575 y -0.567). Comp.2: profundidad del pico (0.573). Comp.3: ancho del pico (0.737).

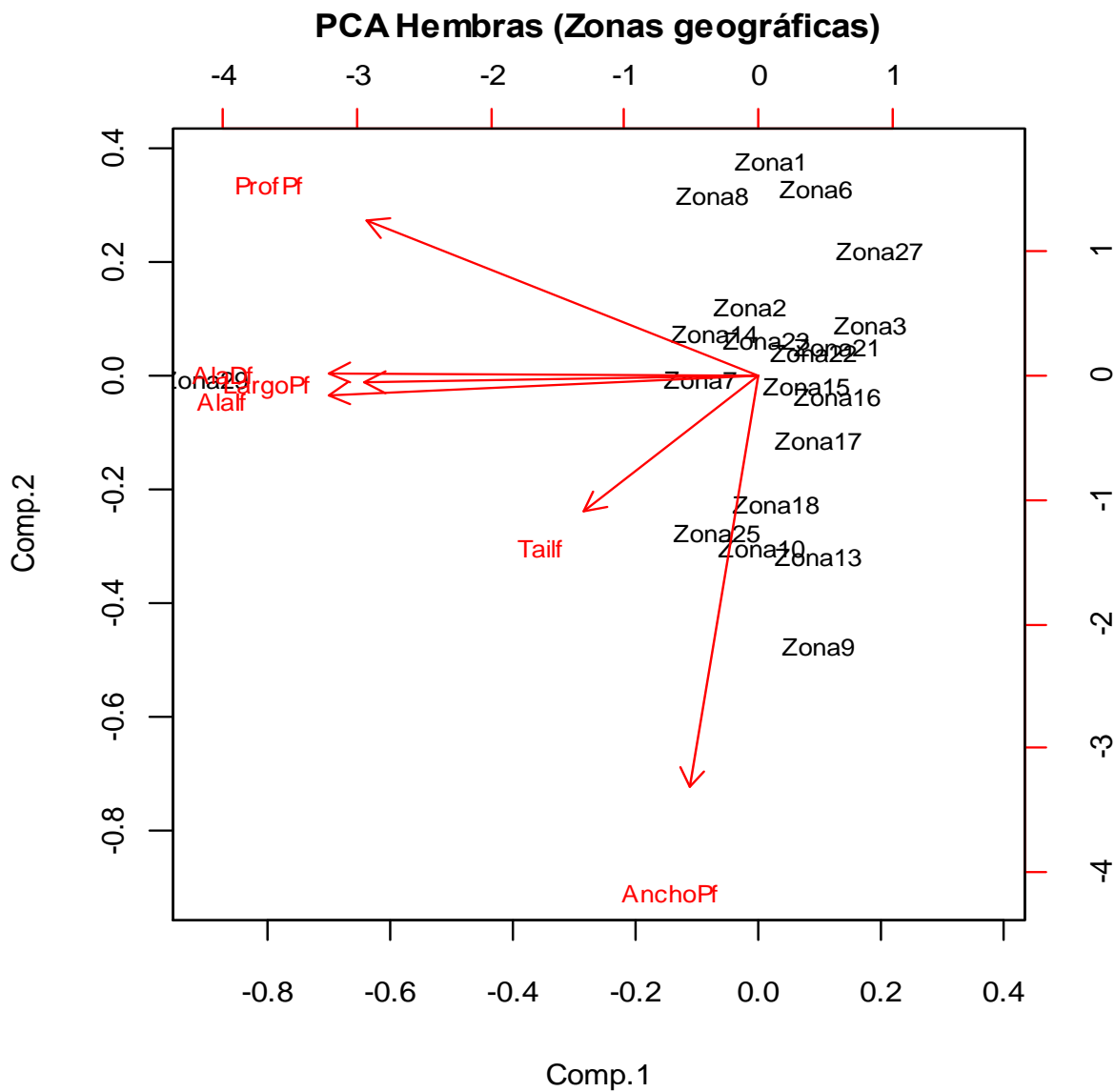


Figura 8: PCA para hembras agrupando por zona geográfica. Variables que aportan más variación. Comp.1: longitud del ala derecha cerrada (-0.553) y longitud del ala izquierda cerrada (-0.553). Comp.2: profundidad del pico (-0.716). Comp.3: ancho del pico (-0.875).

Como resultado del análisis de discriminantes que se hizo para los machos, se encontró que la función canónica discriminante con mayor influencia fue la primera ($LD1 = 7.1672679$) y que las variables que mejor sirvieron para discernir entre provincias biogeográficas fueron la profundidad del pico y el largo del pico, la segunda función discriminante con mayor influencia fue $LD2 (= 2.2504807)$, la variable que mejor sirvió para discernir entre provincias en esta función fue el ancho del pico (Figura 9).

Cuando el análisis de discriminantes se hizo para las hembras se encontró que la función canónica discriminante con mayor influencia fue $LD1 (= 6.5764257)$, las variables con mayor utilidad para discernir entre zonas geográficas fueron nuevamente la profundidad del pico y el largo del pico, la segunda función canónica discriminante con mayor influencia fue $LD2 (= 1.8365323)$ donde la variable con mayor funcionalidad fue el ancho del pico (Figura 10). Las variables relacionadas al pico fueron las de mayor utilidad para distinguir entre zonas geográficas tanto para hembras como para machos.

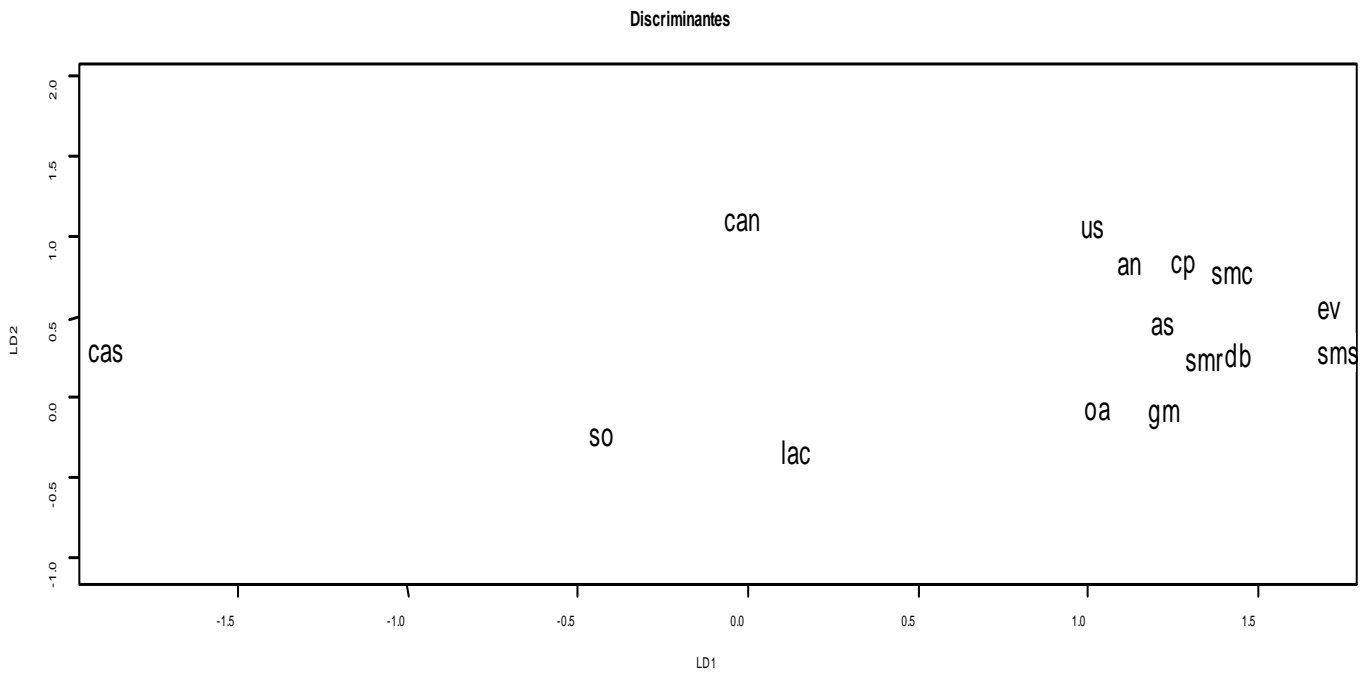


Figura 9: Análisis de discriminantes para machos. Los ejemplares de Centroamérica Sur (cas) se separan de los ejemplares de las otras provincias, las variables con mayor influencia: Profundidad del pico = 0.74517035, largo del pico = 0.67906969, ancho del pico = 2.6647584. Mientras que Centroamérica norte (can), Los Altos de Chiapas (lac) y Soconusco (so) se agrupan en el centro.

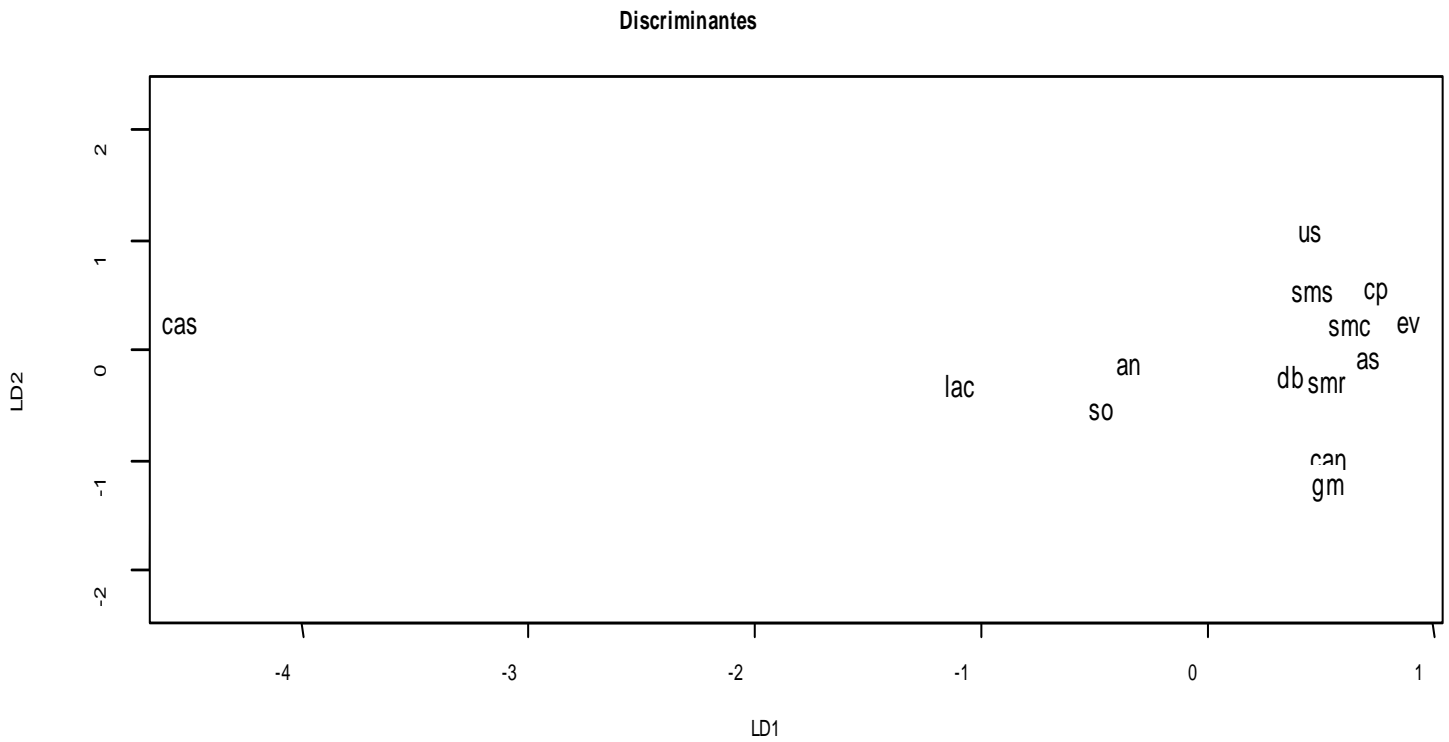


Figura 10: Análisis de discriminantes para hembras. Los ejemplares de Centroamérica sur (cas) se agrupan del lado izquierdo. Las variables con mayor influencia son: Profundidad del pico = -0.7626364078, largo del pico = -0.6145199741, ancho del pico = -2.896215503.

ANÁLISIS UNIVARIADO

Los análisis univariados dieron como resultado una variación geográfica significativa tanto para machos (Figuras 11 y 12) como para hembras (Figuras 13 y 14), en todas las variables morfológicas se encontraron valores de $P < 0.05$ en los ANOVAS realizados, a excepción de la longitud de la rectriz central de la cola de las hembras (Cuadro 2).

Cuadro 2. Variación de las variables morfométricas entre las zonas geográficas asignadas. Las probabilidades se refieren a ANOVAS de una vía, comparando las medias de cada zona geográfica.

Variables	Machos		Hembras	
	F	Pr(>F)	F	Pr(>F)
Largo del Pico	18.128	< 2.2e-16 ***	33.754	< 2.2e-16 ***
Ancho del Pico	4.5202	1.403e-10 ***	2.0405	0.007882 **
Profundidad del pico	5.4895	1.481e-13 ***	4.0959	1.37e-07 ***
Longitud del ala derecha cerrada	9.1649	< 2.2e-16 ***	4.4035	2.632e-08 ***
Longitud del ala izquierda cerrada	9.5752	< 2.2e-16 ***	4.1589	9.805e-08 ***
Longitud de la rectriz central de la cola	3.7167	4.058e-08 ***	1.5296	0.07739

Valores de significancia: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

a)

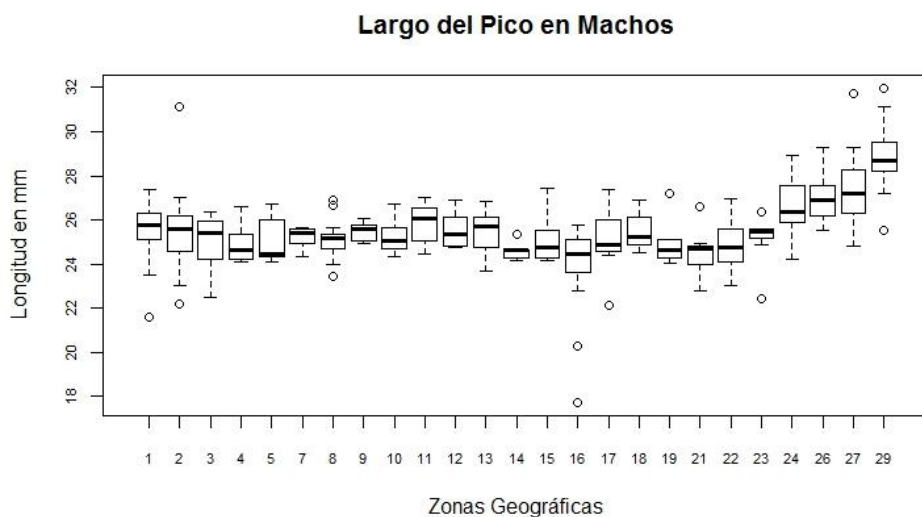
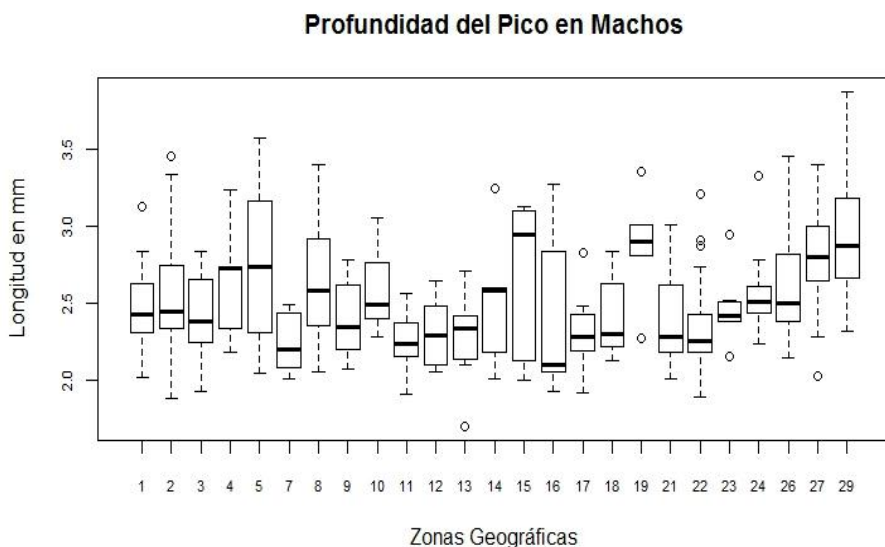


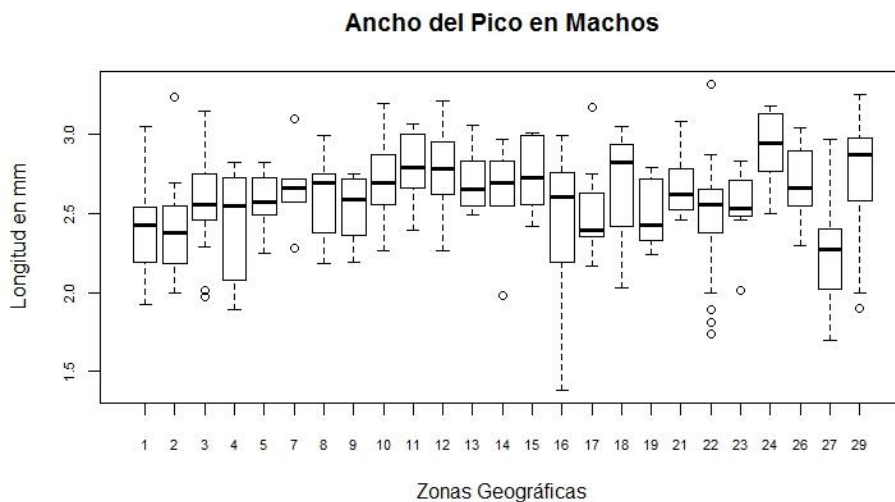
Figura 11: Variación geográfica de las medidas del pico de los machos en 25 muestras de *E. fulgens*. a) Largo del pico, b) Profundidad del pico, c) Ancho del pico. La

b)



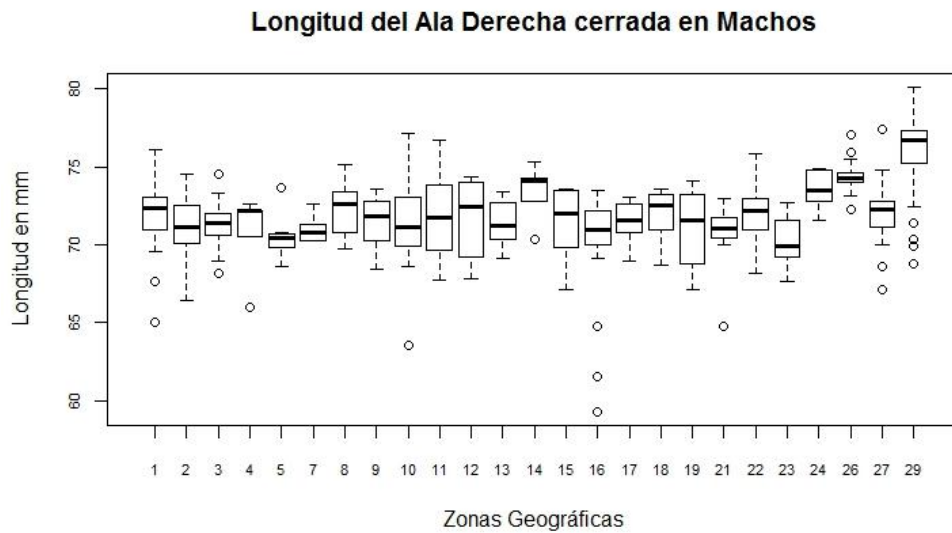
línea al centro de cada barra señala la mediana y las líneas punteadas hacia arriba y hacia abajo muestran las desviaciones estándar. La numeración en el eje x indica las zonas geográficas incluidas en el análisis, y tiene un arreglo de norte a sur, los primeros números

c)

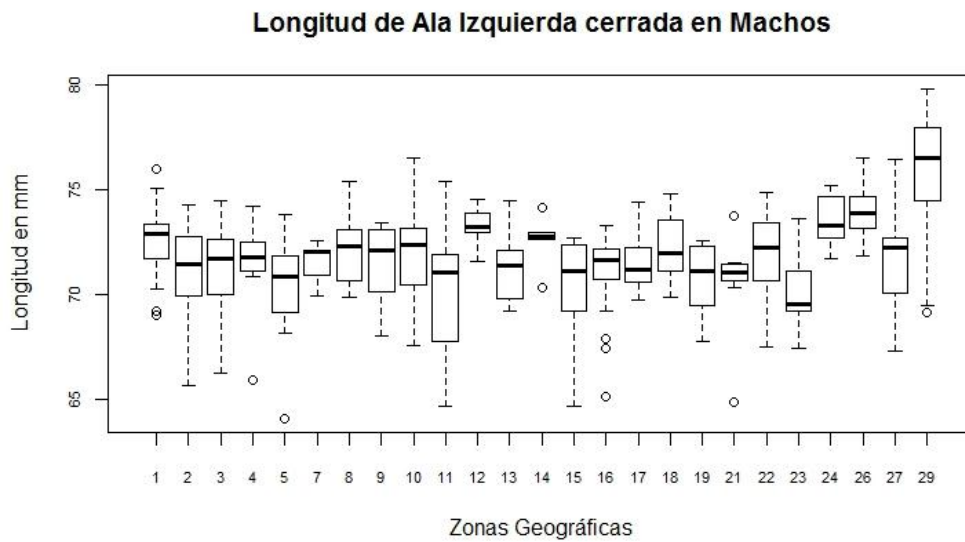


corresponden las zonas geográficas más norteñas y los últimos a las zonas geográficas más sureñas.

a)



b)



c)

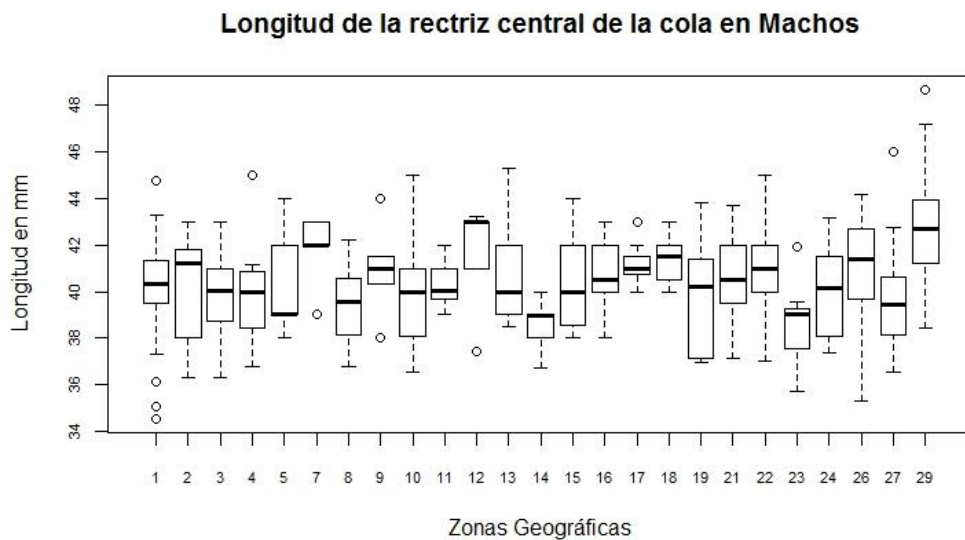
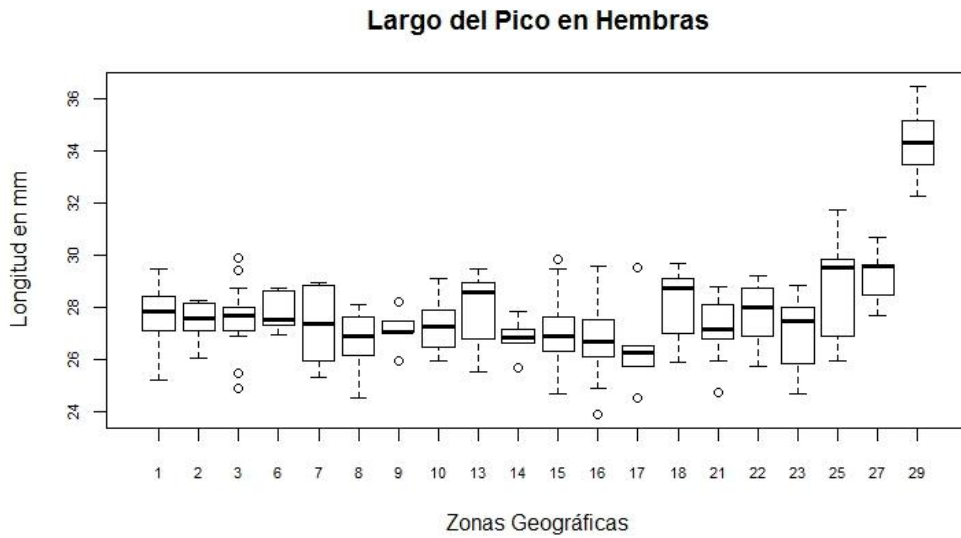
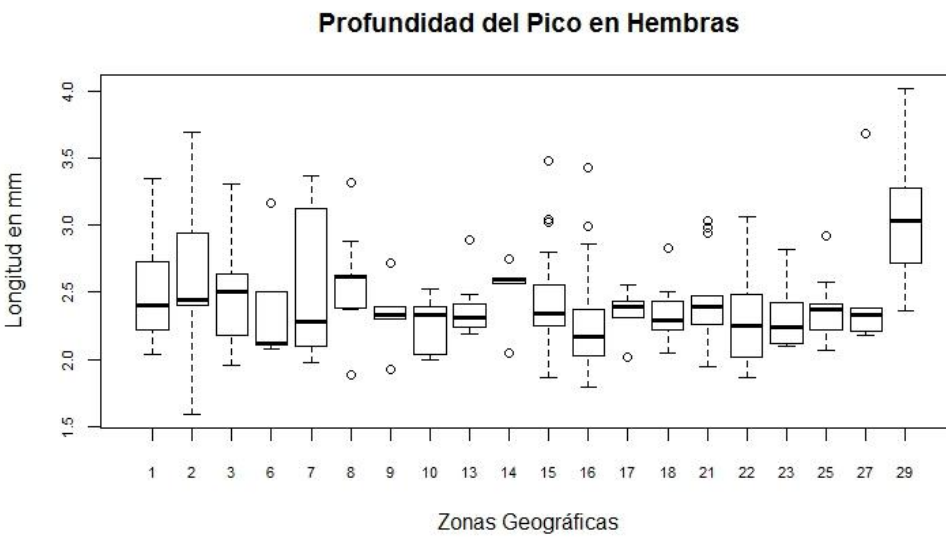


Figura 12: Variación geográfica de las medidas de las alas y de la rectriz central de la cola de los machos en 25 muestras de *E. fulgens*. a) longitud del ala derecha cerrada, b) longitud del ala izquierda cerrada, c) longitud de la rectriz central de la cola. La línea al centro de cada barra señala la mediana y las líneas punteadas hacia arriba y hacia abajo muestran las desviaciones estándar. La numeración en el eje x indica las zonas geográficas incluidas en el análisis, y tiene un arreglo de norte a sur.

a)



b)



c)

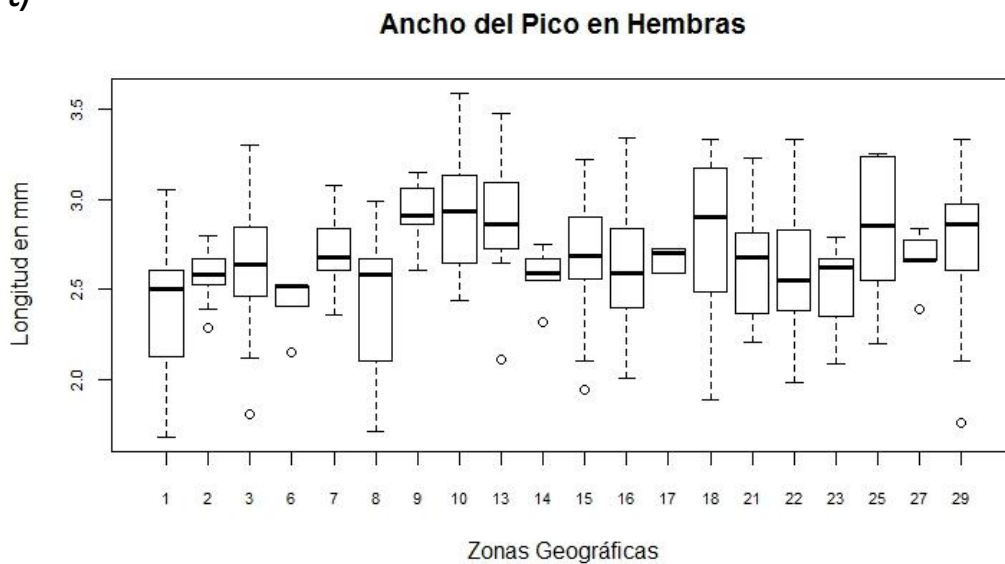


Figura 13: Variación geográfica de las medidas del pico de las hembras en 20 muestras de *E. fulgens*. a) Largo del pico, b) Profundidad del pico, c) Ancho del pico. La línea al centro de cada barra señala la mediana y las líneas punteadas hacia arriba y hacia abajo muestran las desviaciones estándar. La numeración en el eje x indica las zonas geográficas incluidas en el análisis, y tiene un arreglo de norte a sur.

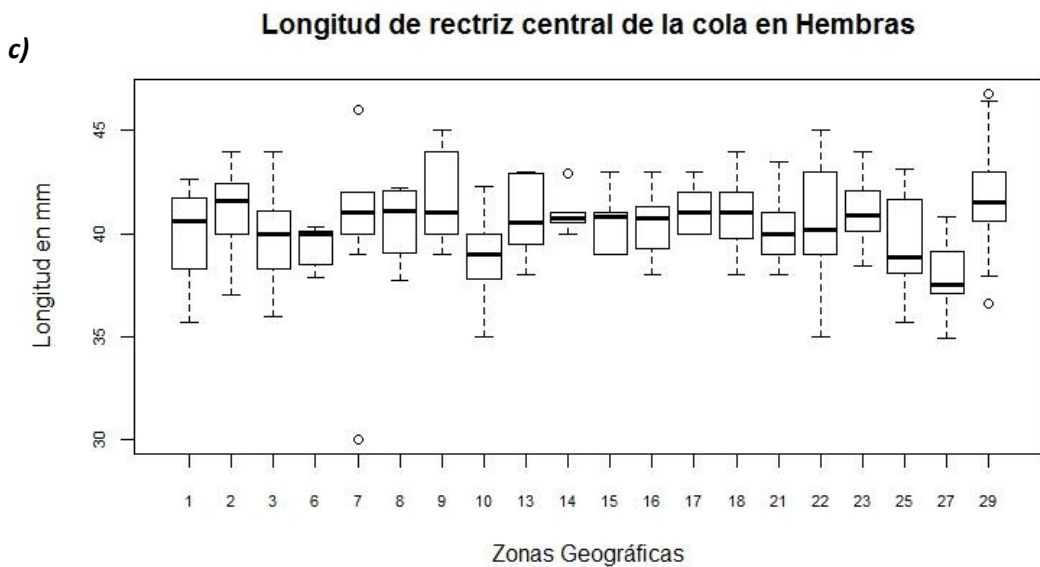
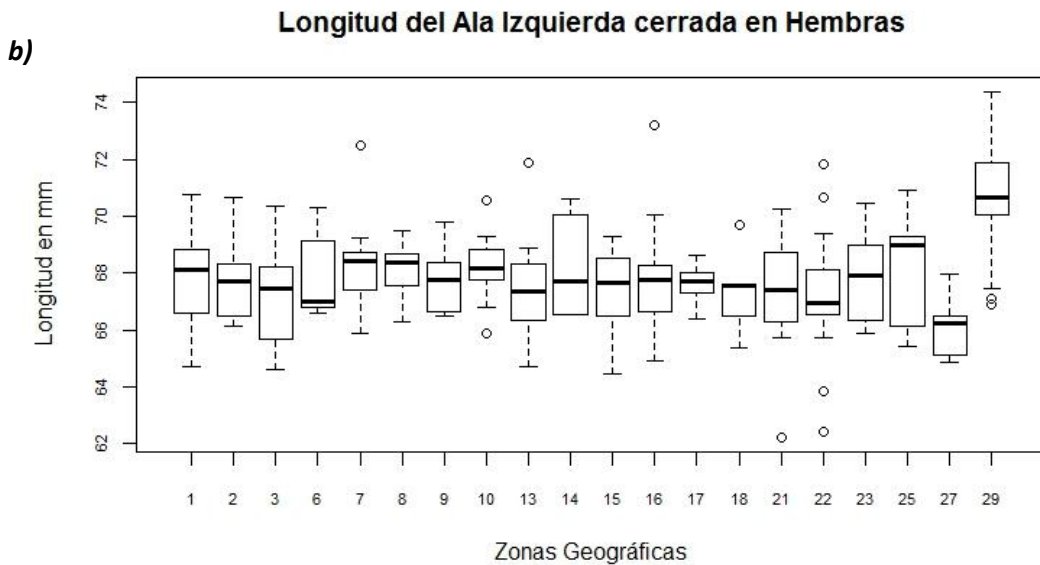
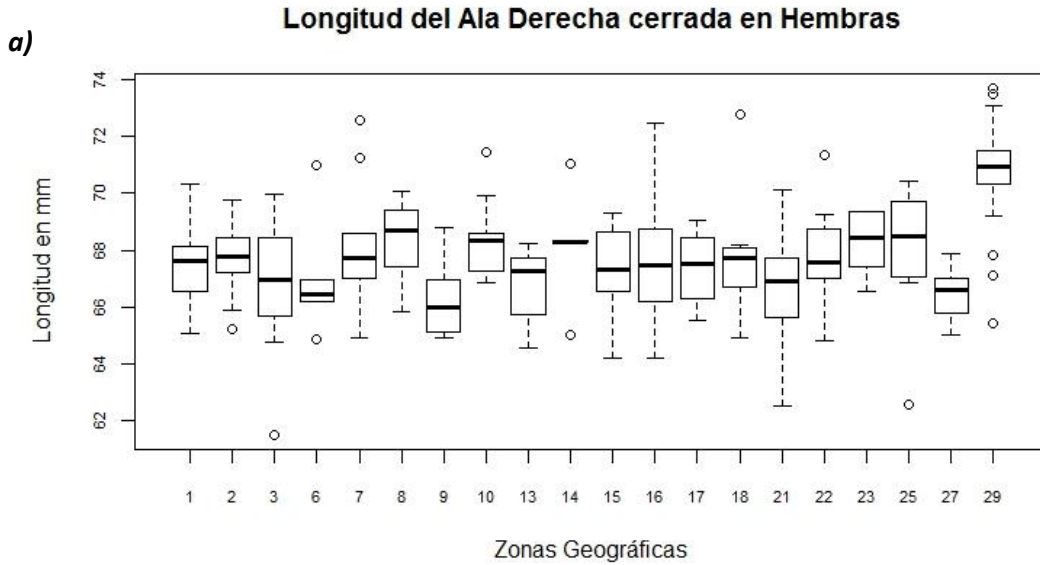


Figura 14: Variación geográfica de las medidas de las alas y de la rectriz central de la cola de las hembras en 20 muestras de *E. fulgens*.

a) longitud del ala derecha cerrada, b) longitud del ala izquierda cerrada, c) longitud de la rectriz central de la cola. La línea al centro de cada barra señala la mediana y las líneas punteadas hacia arriba y hacia abajo muestran las desviaciones estándar. La numeración en el eje x indica las zonas geográficas incluidas en el análisis, y tiene un arreglo de norte a sur.

CAMPO DE DIVERSIDAD DE *Eugenes fulgens*

Eugenes fulgens tiene un área de distribución relativamente amplia que abarca desde el sur-oeste de Estados Unidos, los sistemas montañosos de México y Centroamérica llegando hasta Costa Rica y Panamá. De los 526 cuadrantes que abarcan su área de distribución en todos tiene al menos un competidor potencial, el número de especies con los que coexiste geográficamente varía desde 1 hasta 23. La riqueza aumenta desde el centro de México hasta Centroamérica y disminuye hacia el norte del área de distribución (Figura 15). La distribución de frecuencias muestra que en la mayoría de los cuadrantes *Eugenes fulgens* compite potencialmente con menos de nueve especies (Figura 16).

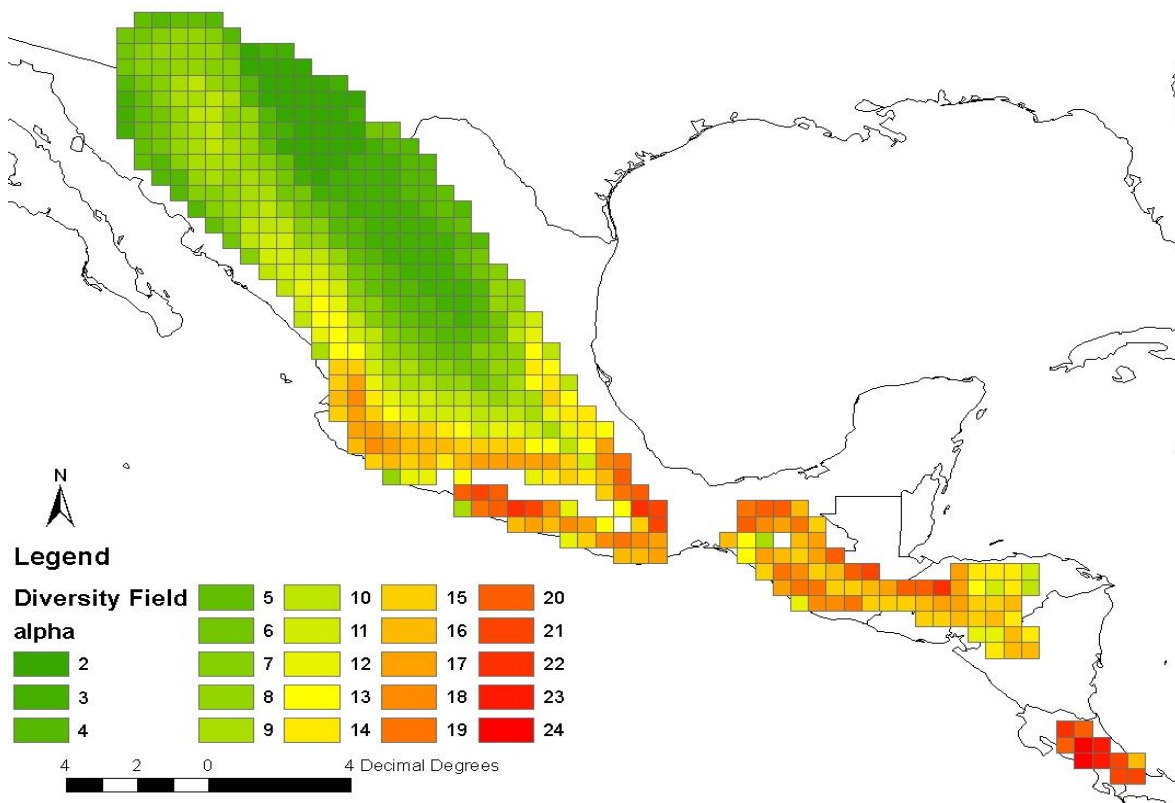


Figura 15: Patrón geográfico de riqueza de especies de colibríes que potencialmente están coexistiendo con *Eugenes fulgens*.

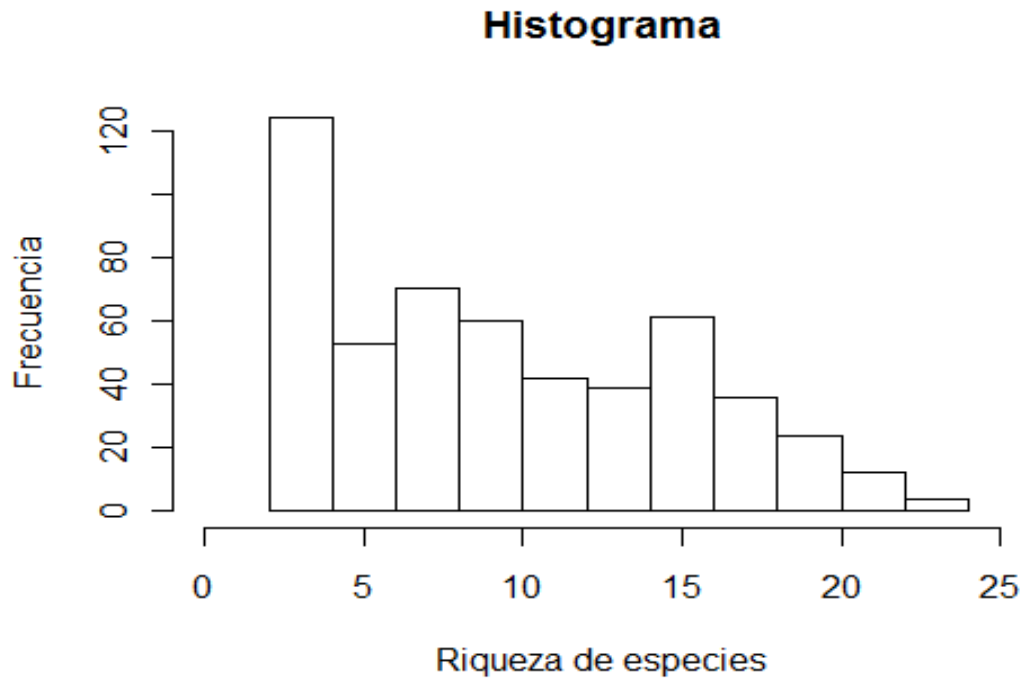


Figura 16: Distribución de frecuencias de la riqueza de especies de colibríes (57 especies) en 526 cuadrantes (Promedio = 9.84381, Varianza = 31.1664, Sesgo = 0.3737477) que conforman el área de distribución de *Eugenes fulgens*.

CORRELACIONES

Los análisis de correlación entre los valores de riqueza del campo de diversidad del *Eugenes fulgens* y los distintos parámetros estadísticos de las medidas de las variables morfológicas en las zonas geográficas no muestran una tendencia definida, sin embargo tres de las correlaciones resultaron estadísticamente significativas, éstas fueron los valores de α promedio y el promedio del largo del pico de las hembras, los valores de α promedio y la varianza de la longitud del ala izquierda cerrada de las hembras. Además la correlación de la longitud promedio del pico de los machos y los valores de α promedio muestra una tendencia positiva, aunque ésta no es significativa (Cuadro 3, Figura 17).

Cuadro 3. Correlación entre α promedio y varianza, promedio, intervalo, desviación estándar conjunta de las variables morfológicas. Coeficiente R= Coeficiente de correlación de Pearson, Pr= Probabilidad de significancia estadística.

	Machos		Hembras	
	Coeficiente R	Pr	Coeficiente R	Pr
α promedio vs. promedio				
Largo del pico	0.3777422	0.0626	0.5357028	0.01492*
Ancho del pico	0.2942057	0.1534	0.1875159	0.4286
Profundidad del pico	0.2450295	0.2378	0.1722329	0.4678
Longitud del ala derecha cerrada	0.343882	0.09234	0.3772173	0.1011
Longitud del ala izquierda cerrada	0.2735762	0.1857	0.2703403	0.249
Longitud de la rectriz central de la cola	0.1952197	0.3497	-0.1330878	0.5759
α promedio vs. varianza				
Largo del pico	0.03592549	0.8646	0.1963423	0.4067
Ancho del pico	0.004585482	0.9826	-0.04578046	0.848
Profundidad del pico	-0.0436728	0.8358	0.07776249	0.7445
Longitud del ala derecha cerrada	0.08102859	0.7002	0.2726967	0.2447
Longitud del ala izquierda cerrada	-0.03934074	0.8519	0.5860162	0.006622**
Longitud de la rectriz central de la cola	0.1162134	0.5801	0.2223009	0.3462
α promedio vs. desviación estándar conjunta	-0.09889144	0.6615	-0.1914614	0.4943

Valores de significancia: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

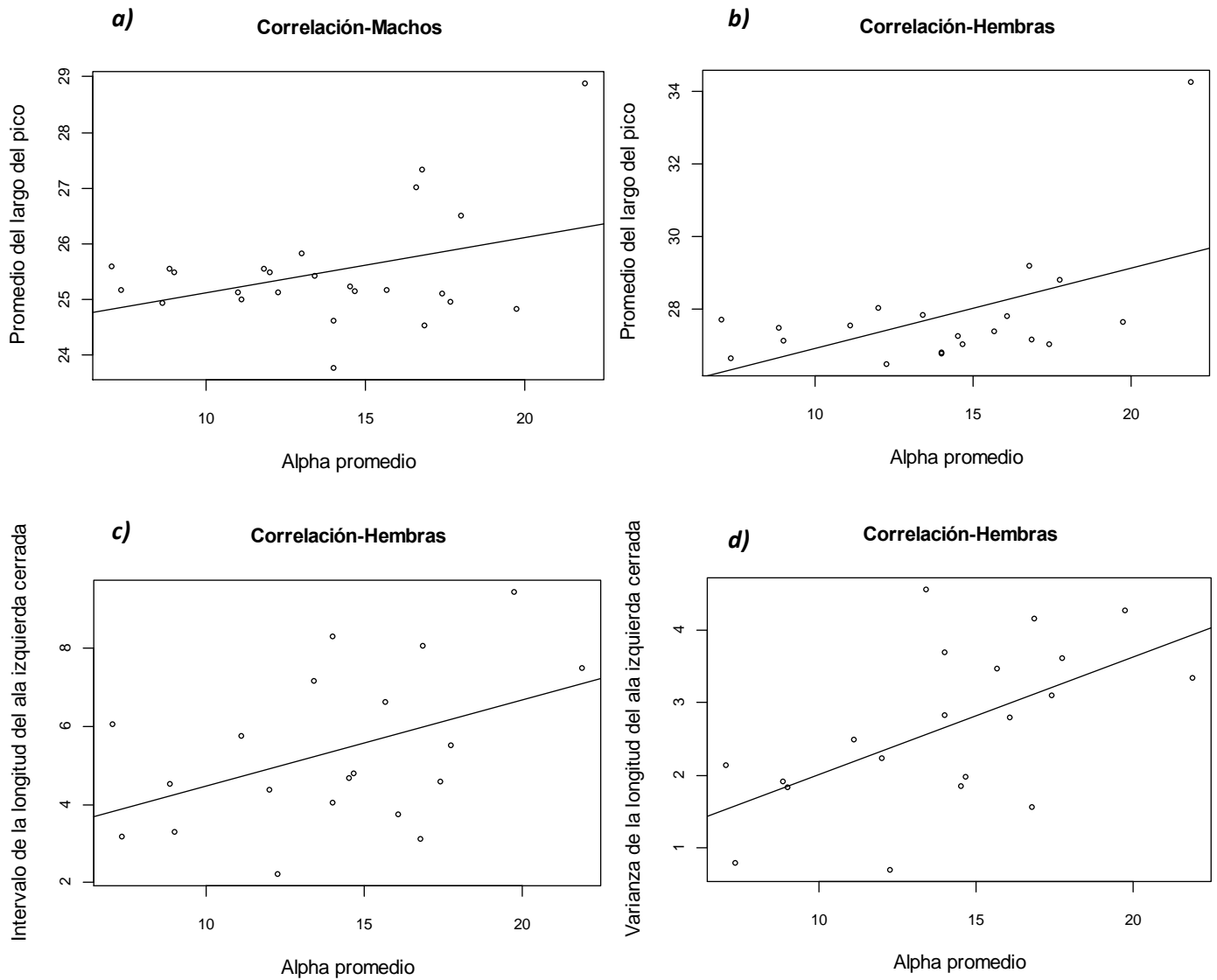


Figura 17: Correlaciones positivas entre los valores de riqueza del campo de diversidad y los valores de las variables morfológicas en las zonas geográficas establecidas. **a)** $R=0.3777422$, $Pr=0.0626$, **b)** $R=0.5357028$, $Pr=0.01492$, **c)** $R=0.5860162$, $Pr=0.006622$, **d)** $R=0.4463905$, $Pr=0.0485$.

DIMORFISMO SEXUAL

La Correlación de Pearson muestra que hay una relación positiva entre el indicador de dimorfismo sexual de la longitud del pico y el número de especies con las que *E. fulgens* está compitiendo potencialmente (Figuras 18 y 20). El análisis de componentes principales del pico (PCA) muestra que las variables largo, ancho y profundidad del pico son estadísticamente independientes ya que con los dos primeros componentes apenas se alcanza el 80.23 % de la variación. El primer componente tiene el 47.23% de la variación y está definido principalmente por el largo del pico, el segundo componente tiene el 32.99 % de la variación y mide el ancho del pico, finalmente el tercer componente tiene el 19.76 % de la variación y mide principalmente el largo del pico (Figura 19).

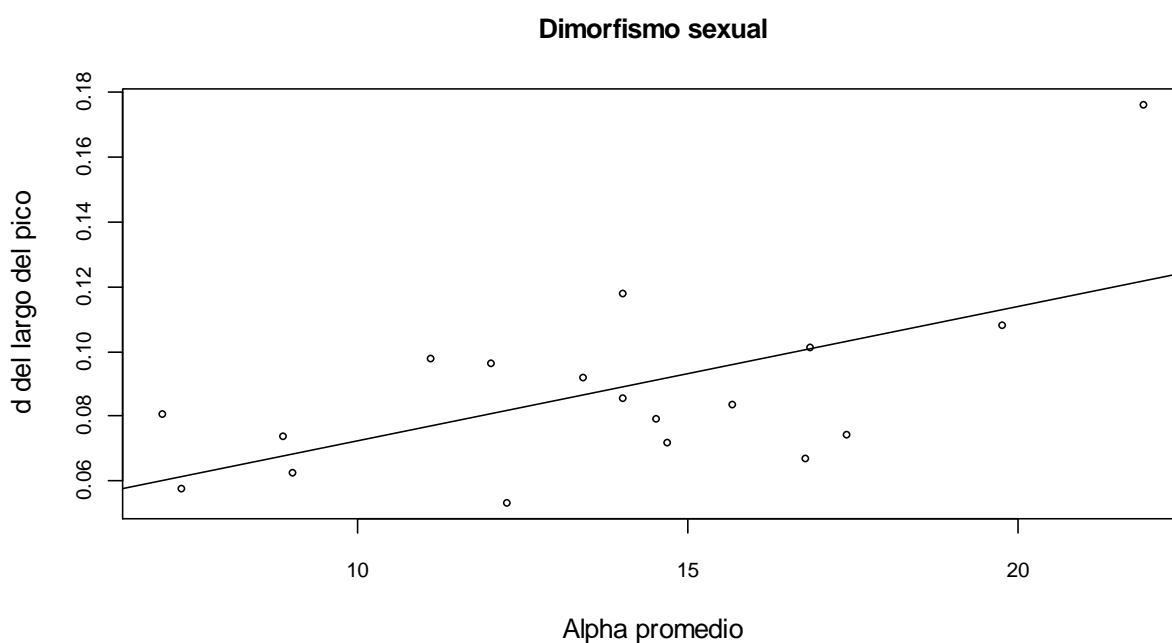


Figura 18: Correlación de Pearson entre d (indicador de dimorfismo sexual) y $\bar{\alpha}$ (promedio) de la longitud del pico de *Eugenes fulgens*. $R = 0.6056637$, $Pr = 0.007725$.

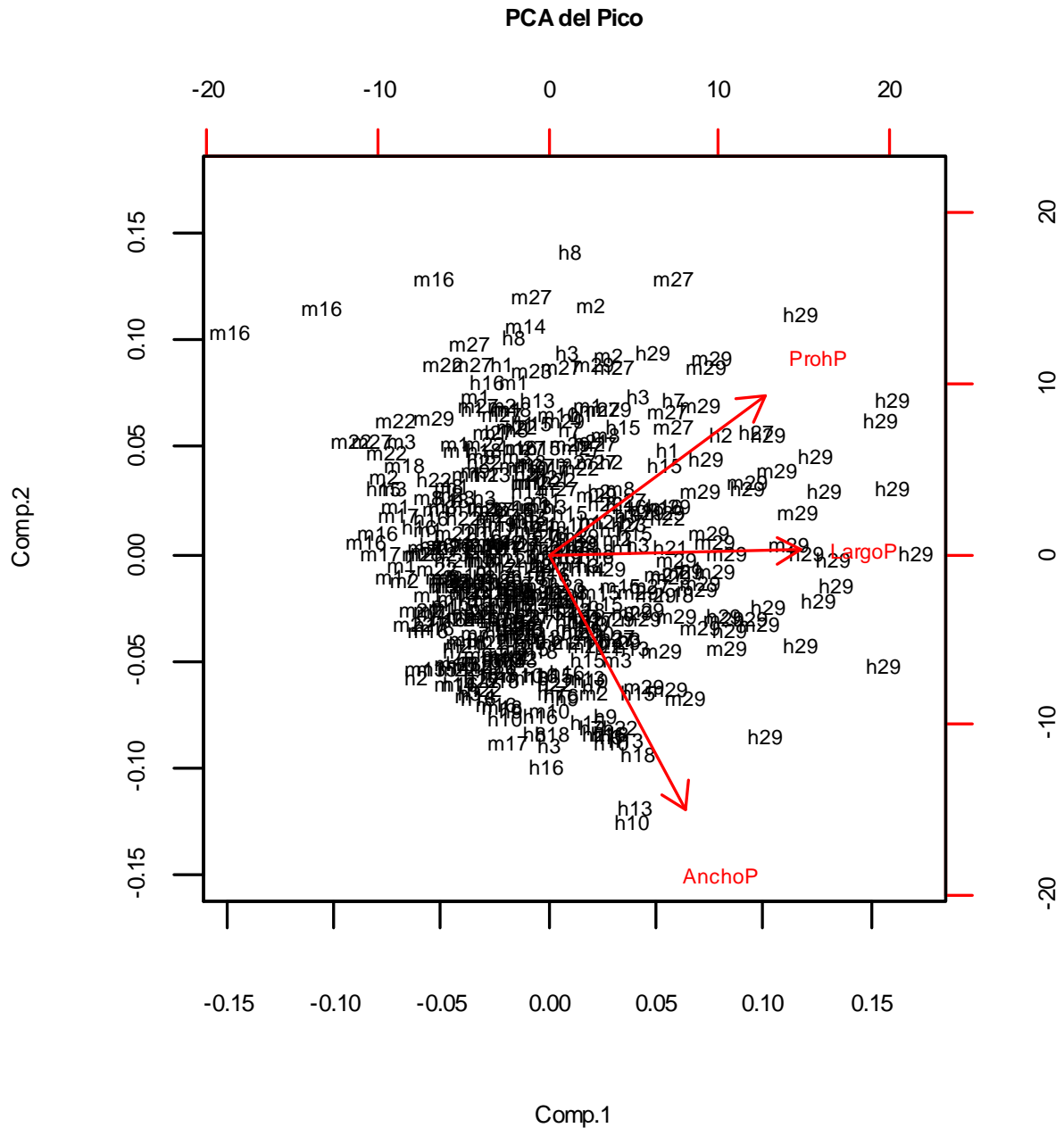


Figura 19: PCA del pico construido a partir de la agrupación por zona geográfica y por sexo, hembras (h) y machos (m), el número al lado de cada letra representa la zona geográfica a la cual pertenece el individuo. Variables que aportan más variación: Comp.1: largo del pico (0.703). Comp.2: ancho del pico (-0.849). Comp.3: largo del pico (0.711).

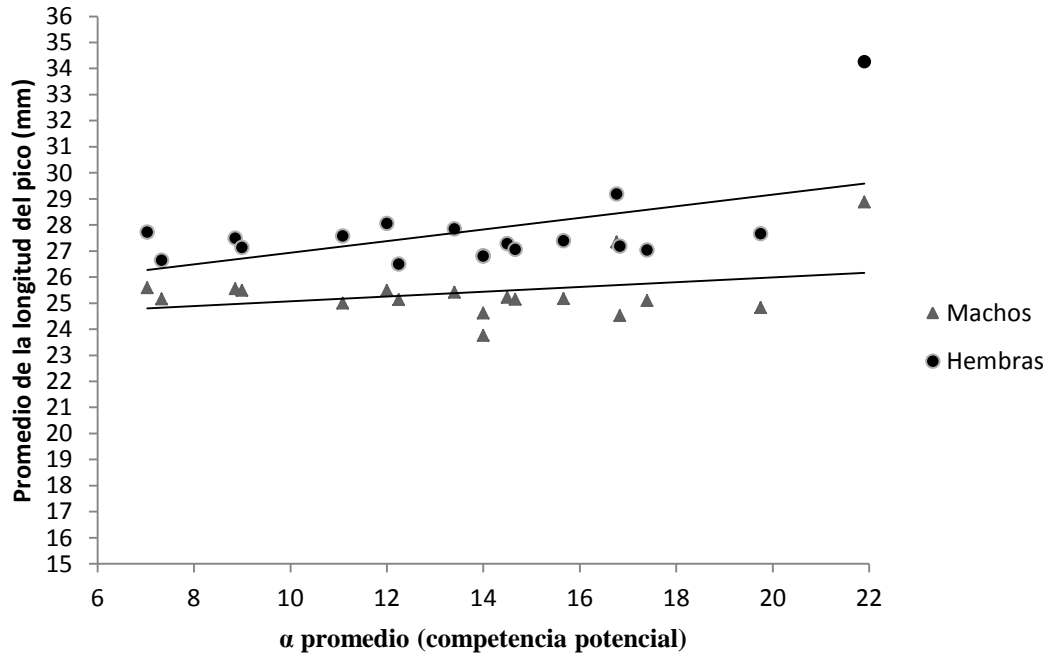


Figura 20: Diferencia de la longitud promedio del pico de machos y hembras en presencia de competidores potenciales. En el eje x se representa el α promedio (riqueza de otras especies de colibríes dentro del campo de diversidad de *E.fulgens*), el eje y mide el promedio de la longitud del pico en mm. El dimorfismo sexual de *Eugenes fulgens* aumenta cuando el α promedio se incrementa.

DISCUSIÓN

1. DIMORFISMO SEXUAL, ¿POR QUÉ LAS HEMBRAS TIENEN UN PICO MÁS LARGO?

Estudios recientes sobre colibríes apoyan la hipótesis de causalidad ecológica de Darwin mediante la vinculación de las diferencias sexuales en la morfología trófica con las diferencias sexuales en el uso de los recursos. Particularmente el dimorfismo sexual respecto al tamaño y la forma del colibrí *Eulampis jugularis* ha sido asociado a las diferencias en el uso, la eficiencia de

forrajeo y las características florales de las plantas que son sus alimentos primarios. En esta especie los machos son 25 por ciento más grandes que las hembras, aunque las hembras tienen picos que son 20 por ciento más grandes y 40 por ciento más curvados que los machos (Temeles et al. 2000, Temeles y Kress 2003, Temeles et al. 2009, Temeles et al. 2010).

Temeles et al. (2000) encontraron una fuerte asociación entre las diferencias sexuales respecto a la longitud del pico y la curvatura del mismo y las diferencias sexuales en el uso de *Heliconia* por parte de las hembras y los machos de *E. jugularis*. La morfología del pico de esta especie difiere significativamente entre islas muestreadas, lo que sugiere que el dimorfismo del pico en una de las islas (Santa Lucía) no es solamente una consecuencia de la adaptación y la evolución pasada. Los resultados obtenidos por Temeles et al. (2000) mencionan que tanto los colibríes como las plantas de las cuales se alimentan pueden ser objetos de la selección recíproca, y debido a que tanto machos como hembras defienden territorios en contra de individuos de la misma especie la competencia por el alimento entre sexos puede ser la explicación más probable a la diferenciación sexual en el uso de los recursos que existe en esta especie. La cual se ha traducido en una importante diferencia en la morfología de sus picos.

Las diferencias sexuales en la morfología del pico de *E. jugularis* pueden ser resultado de la repartición de recursos de las especies de *Heliconia* (las plantas de las cuales se alimenta principalmente) sobre la base de la recompensa de parches florales en las distintas islas en las que se distribuye (Temeles et al. 2000). Ya que los machos son más grandes que las hembras, y a la vez tienen mayores requerimientos energéticos, ejercen una dominancia sobre ellas y establecen una prioridad de acceso a los parches de *H. caribea*, la especie de *Heliconia* que tiene mayor número de flores por inflorescencia y una mayor recompensa energética en las islas de Dominica y Santa Lucía (Temeles y Kress 2003). El dimorfismo sexual en cuanto a la longitud

del pico y al tamaño corporal es común en los colibríes, y en muchas especies el patrón de dimorfismo de la longitud del pico es opuesto al patrón de dimorfismo del tamaño corporal de forma similar a lo que ocurre en *E. jugularis* (Bleiweiss 1999, Colwell 2000).

También se ha observado que en varias especies de colibríes el dimorfismo del pico está vinculado al dicromatismo sexual en el plumaje de la siguiente forma, los machos son más brillantes tienen picos más pequeños y las hembras son menos coloridas pero poseen picos más largos. Estas diferencias respecto al pico y al plumaje pueden estar asociadas a diferencias sexuales en cuanto a la dominancia y el uso de los recursos. Los machos que son dominantes demandan acceso a los parches más densos de flores cortas ricas en néctar y subordinan a las hembras por lo que éstas tienen que forrajear recursos dispersos pobres en néctar. Los picos más largos de las hembras les permiten alimentarse de un amplio rango de longitudes florales, aún más que los machos (Bleiweiss 1999).

Algunos estudios de otras especies de colibríes además de *E. jugularis* sustentan lo arriba expuesto (Carpenter et al. 1993, Temeles y Roberts 1993, Temeles y Kress 2003), pero señalan que el dicromatismo sexual no siempre está ligado al dimorfismo del pico, la dominancia y el uso de los recursos (Temeles y Kress 2003). Por lo anterior se ha establecido la hipótesis de que en los colibríes el dimorfismo sexual refleja las interacciones entre sistemas sociales y la ecología de la alimentación (Bleiweiss 1999, Colwell 2000).

En un análisis con 166 especies de colibríes, Bleiweiss (1999) encontró que las diferencias sexuales en el largo del pico son comunes en algunas especies que presentan dimorfismo sexual sesgado en los machos y en otras que presentan dimorfismo sexual sesgado en las hembras. El sugirió que las causas que modelan estos patrones están asociadas a los comportamientos sociales

y de apareamiento, así como también la ecología de alimentación. Entre las especies en las que los machos poseen picos más cortos, los machos defienden y monopolizan los recursos florales, mientras que las hembras de estas especies visitan los territorios de los machos para reproducirse o alimentarse en los parches florales no defendidos. Debido a esta condición subordinada frente a los machos, la selección natural pudo haber favorecido un pico más largo en las hembras para así poder acceder a una gama más amplia de las plantas de las cuales se alimentan, sobre todo de aquellas que tienen flores con longitudes que son menos accesibles a los machos, ya que los costos de extracción de néctar son mayores para ellos (Temeles et al. 2010).

Una vez que se ha establecido la repartición de recursos alimenticios sobre la base de la recompensa de parches florales, es posible sugerir que la selección natural puede estar actuando sobre las dimensiones de los picos de las hembras y machos de algunas especies de colibríes (Temeles et al. 2000) y que la causalidad ecológica puede considerarse como un mecanismo evolutivo que promueve el dimorfismo sexual en las especies en las cuales los sexos difieren en su morfología trófica, o para las cuales las diferencias en el tamaño pueden estar relacionadas al uso diferencial de los recursos (Temeles et al. 2010).

Además de la repartición diferencial de recursos entre hembras y machos como posible causa del dimorfismo sexual en algunas especies de colibríes (Temeles et al 2000), se ha observado que la familia Trochilidae presenta la regla de Rensch, según la cual en las especies pequeñas de colibríes las hembras son más grandes que los machos y en las especies grandes de colibríes los machos son más grandes que las hembras (Colwell 2000).

Eugenes fulgens es una de las especies de colibrí más grandes, presenta la regla de Rensch, es decir los machos son más grandes aunque las hembras poseen picos más largos. Ésto puede

deberse a que haya una repartición diferencial de los recursos, dada por la subdominancia en la especie, en la cual los machos impidan el acceso de los recursos florales más ricos en néctar y en contenido energético, por lo cual las hembras tienen que emplear más tiempo de forrajeo y hacer uso de una variedad más amplia de recursos alimenticios. Por lo que la causalidad ecológica puede estar favoreciendo que las hembras de ésta especie tengan mayores longitudes en el pico que los machos, para de ésta forma tener mayor accesibilidad a otros recursos florales que son poco accesibles para los machos. Sería recomendable hacer estudios posteriores sobre la conducta de forrajeo y comportamiento social en campo de ésta especie para poder sustentar mejor esta hipótesis.

2. VARIACIÓN GEOGRÁFICA Y ESPACIO MORFOLÓGICO

Se sabe que uno de los patrones resultantes del desplazamiento de caracteres es la variación geográfica (Pfennig y Pfennig 2009). Los resultados de los análisis multivariados muestran que las variables morfológicas analizadas son independientes entre sí ya que en la mayoría no se alcanzó el 90% de la variancia explicada con al menos tres componentes, sin embargo en el análisis de discriminantes si se observó una agrupación diferencial de los individuos de acuerdo a la zona geográfica o provincia biogeográfica a la que pertenecen. Esto ocurrió tanto en hembras como en machos. Adicionalmente las pruebas univariadas muestran que hay variación geográfica respecto a las diferentes variables morfológicas medidas en *Eugenes fulgens*.

Principalmente los individuos de la zona geográfica 29 y de la provincia biogeográfica *cas* que incluyen a las zonas altas de Costa Rica y Panamá, se agrupan aparte del resto de los individuos de las otras zonas en los análisis multivariados. Mientras que en el análisis univariado

(ANOVA) en particular hay una diferenciación evidente en las medias de las longitudes alares, la profundidad del pico y el largo del pico de las hembras y los machos de esta región. Las diferencias morfológicas de los individuos analizados que corresponden a estas zonas apoyan la posibilidad de que la subespecie *E. fulgens spectabilis* que se distribuye en ésta área sea efectivamente una especie hermana de *Eugenes fulgens* y no una subespecie. Algunos autores consideran que las poblaciones de la especie focal que se distribuyen en Costa Rica y Panamá y que constituyen la subespecie *E. fulgens spectabilis*, pueden ser consideradas como una especie aparte *Eugenes spectabilis* por sus diferencias morfológicas y por su aislamiento geográfico (Schuchmann 1999). Ya que el desplazamiento de caracteres es un proceso que favorece la especiación y aísla poblaciones, es posible que ésta diferenciación sea consecuencia de éste fenómeno (Schluter 2000, Pfennig y Pfennig 2009). El área de distribución de la subespecie *E. f. spectabilis* coincide con la zona de mayor riqueza dentro del campo de diversidad, en los cuadrantes que conforman esta región están presentes de 17 a 24 competidores potenciales.

3. DESPLAZAMIENTO DE CARACTERES ¿PROCESO O PATRÓN?

El desplazamiento de caracteres puede ser considerado tanto un proceso que promueve la divergencia coadaptativa, como un patrón de diferenciación morfológica (Pfennig y Pfennig 2009). Puede ser el *proceso* de evolución fenotípica que se deriva de la selección para disminuir la competencia por los recursos o las interacciones reproductivas entre especies, y al mismo tiempo puede ser el patrón que resulta de la variación geográfica en el cual las especies simpátricas muestran una divergencia exagerada, y en el cual las poblaciones conspecíficas que están en simpatria con heteroespecíficos difieren de aquellas que son alopátricas (Pfennig y Pfennig 2009).

En este trabajo en particular se analizó el desplazamiento de caracteres ecológico, que favorece la evolución de la diferenciación del tamaño y la forma, con el fin de reducir el solapamiento del uso de los recursos y por tanto la competencia interespecífica (Dayan y Simberloff 2005, Brown y Wilson 1956). Principalmente se encontraron diferencias morfométricas en las variables relacionadas al pico, y en las hembras se observó una mayor separación de acuerdo a la localización geográfica en el área de distribución de los individuos analizados.

Se dice que la probabilidad de que una especie se encuentre en simpatria con otras especies que hacen uso de los mismos recursos, aumenta a lo largo de un gradiente geográfico, eventualmente las áreas de distribución se solaparán (Pfennig and Pfennig 2009). En estas áreas de simpatria la competencia por los recursos será mayor que en las zonas alopatricas. Grant (1972) define al desplazamiento de caracteres como el proceso por medio del cual el estado de un carácter morfológico de una especie cambia por medio de la selección natural derivado de la presencia, en el mismo ambiente, de una o más especies ecológicamente y/o reproductivamente similares. Esta definición es más general que la dada por Brown y Wilson (1956) quienes dicen que especies similares (usualmente especies pertenecientes a la misma familia), son más diferentes en las zonas de simpatria que en las zonas alopatricas (Sinclair 1985). La competencia por los recursos puede darse de diferentes formas por ejemplo explotación o competencia indirecta o interferencia o competencia directa, pero ambas pueden favorecer el desplazamiento de caracteres (Schluter 2000). Los dos tipos de competencia no deben considerarse mutuamente excluyentes, las especies pueden interactuar en ambas formas, y la manera en como ellas interactúan puede cambiar espacial y temporalmente (Pfennig y Pfennig 2009).

El desplazamiento de caracteres está ampliamente distribuido taxonómicamente sin embargo hay taxones más influenciados por éste proceso que otros. Las diferencias en la ocurrencia del desplazamiento de caracteres son muy importantes, ya que a través de ellas podrían explicarse muchos patrones evolutivos y ecológicos de diversidad. Las comunidades donde hay desplazamiento de caracteres podrían ser más diversas que aquellas donde no ocurre, ya que mediante este proceso las especies son menos susceptibles a la extinción a través de la competencia exclusiva, además de que el desplazamiento de caracteres puede favorecer la especiación. Cualquiera de los procesos que faciliten el desplazamiento de caracteres tienen como finalidad evitar la competencia exclusiva y la extinción local (Pfennig y Pfennig 2009).

Existen al menos cuatro factores que facilitan el desplazamiento de caracteres no excluyentes y que favorecen su ocurrencia. Primero: es más probable que ocurra desplazamiento de caracteres cuando la selección en contra de las interacciones con heteroespecíficos es fuerte. Por otra parte las diferencias en la fuerza de selección entre especies, para evitar la interacción con otras puede explicar el desplazamiento de caracteres asimétrico, en el cual una de las especies diverge menos que la otra (Cooley 2007). También es más probable que ocurra cuando la tasa de encuentro entre especies es alta y por lo tanto la selección es fuerte, y evita la interacción con heteroespecíficos (Pfennig y Pfennig 2009). Segundo: el desplazamiento de caracteres se ve facilitado por la “oportunidad ecológica”, esto es la disponibilidad de diferentes tipos de recursos subutilizados por otras especies (Simpson 1953, Schluter 2000). El desplazamiento de caracteres frecuentemente genera el uso de nuevos recursos o características reproductivas en simpatria que difieren de las características pre-desplazamiento en alopatría (Dayan y Simberloff 2005, Schluter 2000). Tercero: este fenómeno se ve favorecido cuando las especies que interactúan ya difieren en sus características fenotípicas bajo la selección cuando entran en contacto con alguna otra, es decir las especies que difieren inicialmente de sus heteroespecíficos deberían ser más propensos al

desplazamiento de caracteres (Slatkin 1980; Liou y Price 1994). Cuarto: finalmente cuando las especies interactuantes son fenotípicamente variables es altamente probable que ocurra el desplazamiento de caracteres (Milligan 1985). Las especies con una variación permanente son más propensas a experimentar dicho proceso (Rice y Pfennig 2007). Este mecanismo puede favorecer la especiación dirigiendo la evolución de características divergentes entre poblaciones que difieren en sus interacciones con otras especies (Pfennig y Rice 2007, Lemmon 2009).

Diversos autores han llegado al consenso de que el desplazamiento de caracteres está ampliamente distribuido entre muchos taxones y que puede actuar para disminuir las interacciones ecológicas y reproductivas entre especies (Schluter 2000, Dayan y Simberloff 2005, Pfennig y Pfennig 2009). Además de que mediante el entendimiento de como y cuando el desplazamiento de caracteres es más probable que ocurra, es posible llegar a comprender bien los patrones de coexistencia de las especies, la diversidad de las comunidades y potencialmente los patrones a gran escala de la distribución de las especies (Thompson 2005, Pfennig y Pfennig 2009). El estudio del desplazamiento de caracteres puede por lo tanto revelar como las consecuencias de las interacciones entre especies se traducen en última instancia en patrones macroecológicos de riqueza de especies, distribución y diversidad (Pfennig y Pfennig 2009). De manera tradicional se ha abordado y estudiado el desplazamiento de caracteres bajo la perspectiva de pares de especies que están cercanamente relacionadas entre sí taxonómica y ecológicamente y que por lo tanto hacen uso de los mismos recursos, mediante la suposición de radios constantes contiguos y grandes proporciones mínimas (Sinclair 1985).

En este trabajo se abordó este proceso a través de la variación morfológica de una especie focal *Eugenes fulgens*, que se eligió como modelo porque tiene un área de distribución amplia y al

mismo tiempo se sobrelapa con un gran número de especies a lo largo de un gradiente geográfico. Cabe mencionar que se analizó este fenómeno de forma diferente a las maneras mencionadas por Sinclair (1985) y que han sido usadas tradicionalmente (Pfennig y Pfennig 2009).

Una ventaja de utilizar el campo de diversidad como herramienta para el análisis del desplazamiento de caracteres puede ser que mediante las características morfológicas de una especie y de su área de distribución se puedan observar las consecuencias de la competencia potencial de varias especies sobre ésta (Thompson 2005, 2010). Este método puede permitir el análisis del efecto del desplazamiento de caracteres en conjunto de una comunidad de especies sobre una especie en particular en una escala geográfica amplia.

4. EL CAMPO DE DIVERSIDAD

Los patrones de riqueza de especies tradicionalmente se han analizado con mapas (Simpson 1964, Terribile et al. 2009), a través de sus correlaciones con las variables ambientales (Hawkins et al. 2003, Field et al. 2009), o mediante la exploración de las propiedades de la relación especies-área (Rosenzweig 1995, Nekola & Brown 2007).

Por otra parte la distribución de frecuencias de la riqueza de especies ha sido ignorada a pesar de la importancia que puede llegar a tener en el entendimiento de la relación entre la riqueza de especies y su distribución (Arita et al. 2008, Šizling et al. 2009). La distribución de frecuencias de la riqueza es un patrón agregado que resulta del recuento del sobrelapamiento de las áreas de distribución en varios sitios (Villalobos y Arita 2010). Estos patrones de riqueza pueden ser interpretados como una medida de la asociación (co-ocurrencia) de especies individuales y están determinados por el tamaño, la forma y la localización de las áreas de distribución geográfica de las especies (Arita y Rodríguez 2002, Gotelli et al. 2009).

La variación de la riqueza de especies dentro del área de distribución de una determinada especie puede visualizarse con un mapa de distribución geográfica en el que se muestre el patrón geográfico de la riqueza general de especie (Figura 15), o mediante una gráfica de distribución de frecuencias construida a partir del recuento de las área de distribución que se sobrelapan en cada cuadrante en los cuales la especie focal está presente (Figura 16) (Villalobos y Arita 2010).

En el campo de diversidad construido para *Eugenes fulgens* puede observarse que los cuadrantes con mayor riqueza se encuentran en la zona de Costa Rica y Panamá y que tal riqueza aumenta a partir del centro de México, por lo que hay una riqueza diferencial de colibríes en toda el área de distribución de la especie focal. Por lo que hay un número mayor de especies potencialmente competidoras en éstas áreas. El gráfico de distribución de frecuencias de riqueza de especies muestra que hay pocas áreas en las que la riqueza es superior al promedio y en cambio hay muchas zonas con poca riqueza de especies es éstas zonas la competencia potencial disminuye.

El sobrelapamiento de las áreas de distribución puede interpretarse como resultado de que las especies tienen requerimientos ambientales similares a gran escala, sin necesidad de recurrir a ningún tipo de interacción ecológica (Villalobos y Arita 2010). La existencia de muchas especies con similares nichos Grinnellianos ambientales (Soberón 2007), por ejemplo podría inevitablemente conducir a un gran número de sobrelapamientos en varios sitios con alta riqueza de especies. De manera contraria, la existencia de taxones especializados a ambientes particulares dará como resultado que disminuya la riqueza de especies de los sitios (Villalobos y Arita 2010). Esto podría explicar porque hay una mayor riqueza de colibríes a partir de la zona central de México y en particular en Costa Rica y Panamá, es probable que en estas regiones haya ensamblajes grandes de especies de colibríes con requerimientos ambientales muy similares.

Retomando lo anterior es muy probable que varias de las especies que conforman el campo de diversidad de *E. fulgens* en realidad no estén interactuando con esta especie, sin embargo se ha observado directamente en campo a algunas de ellas haciendo uso de los mismos recursos (Ornelas et al. 2004). Hay que considerar que además de otros competidores, los recursos florales de los cuales se alimentan los colibríes tienen un efecto sobre la presencia o ausencia de éstos. Es decir la presencia o ausencia de recursos florales, la disponibilidad de néctar que éstos tengan y la abundancia de ciertas especies de plantas también influenciarán la presencia de otras especies de colibríes y las estrategias de forrajeo y de reproducción de cada una de ellas (Arizmendi y Ornelas 1990, Feisinger et al. 1991). Por ejemplo el comportamiento de forrajeo de los colibríes está estrechamente relacionado al comportamiento reproductivo ya que los competidores y las densidades florales determinan si los machos mantienen territorios de reproducción con base en la abundancia de néctar o adoptan estrategias de apareamiento alternativas (Pitelka 1942, Stiles y Wolf 1979, Payne 1984, Bleiweis 1999).

Por otra parte, los patrones de co-ocurrencia de especies observados, fueron originalmente interpretados en términos de competitividad exclusiva (Diamond 1975, Gotelli y McCabe 2002), aunque también fueron explicados en términos de similitud y preferencia de hábitat (Wiens 1989). En la mayoría de los análisis de los ensamblajes continentales se supone que los mapas de área de distribución muestran cohesión espacial por lo que la dispersión hacia otros lugares tiene diferentes probabilidades dependiendo de la localización de éstos. Bajo esta perspectiva, la presencia de una especie en un sitio está determinada probablemente por la combinación de efectos de los procesos evolutivos como son la especiación y la extinción y por la combinación de las condiciones ambientales actuales así como por la interacción de especies (Wiens y Donoghue 2004, Ricklefs 2007, Field et al. 2009, Villalobos y Arita 2010).

El campo de diversidad de *Eugenes fulgens* puede ser previsto como un mapa de sus posibles interacciones con otras especies de colibríes, asumiendo que el número de poblaciones de una especie es proporcional al tamaño de su área de distribución (Hughes et al. 1997, Villalobos y Arita 2010). Los parámetros del campo de diversidad de una especie permiten hacer un análisis de la distribución geográfica de éstas poblaciones contribuyendo así a un mejor entendimiento de la estructura interna del área de distribución (Villalobos y Arita 2010). Desde esta perspectiva, el campo de diversidad de una especie es una plantilla geográfica de posibles interacciones y está estrechamente relacionado al concepto de mosaico geográfico de la coevolución (Thompson 2005, 2010).

Dado que la teoría del mosaico geográfico de la coevolución proporciona predicciones específicas de las posibles consecuencias ecológicas basándose en procesos evolutivos a gran escala (Gomulkiewicz et al. 2007, Thompson, 2009), el concepto de campo de diversidad puede aportar elementos importantes para poner a prueba tales predicciones a través del análisis de patrones continentales de co-ocurrencia (Villalobos y Arita 2010).

Se ha demostrado que el campo de diversidad es un concepto versátil y poderoso que permite la interpretación de los datos de diversidad y distribución desde diferentes perspectivas ecológicas y evolutivas (Villalobos y Arita 2010), en este caso en particular es de gran utilidad en la identificación del patrón de riqueza que presenta el área de distribución de *Eugenes fulgens*.

5. EL MOSAICO GEOGRÁFICO DE LA COEVOLUCIÓN - UN ACERCAMIENTO A LA HIPÓTESIS DE THOMPSON (2010)

La última parte de este estudio se enfocó en correlacionar la variación morfológica de *E. fulgens* con su campo de diversidad. Los resultados de las distintas correlaciones muestran una ligera

tendencia, aunque en general es poco significativa. Al parecer en los machos solo la variación de la longitud del pico está relacionada a la variación de la riqueza obtenida en el campo de diversidad (competencia potencial), mientras que en las hembras son dos las variables relacionadas a esta riqueza o competencia potencial, la longitud del pico y la longitud del ala izquierda cerrada.

Sin embargo no se observó una relación positiva entre el largo del ala derecha cerrada y los valores del campo de diversidad que representan la competencia potencial. Una posible explicación del porque podría darse con la hipótesis de la asimetría fluctuante (Leung et al. 2000), la cual se ha sugerido puede servir como indicador de estrés. La asimetría fluctuante en las alas será más evidente entre más estrés esté afectando a las poblaciones de la especie en estudio (Leung et al. 2000), en este caso entre más competencia potencial tengan las hembras de la especie focal, será más apreciable la diferencia del largo de las alas con relación a los valores del campo de diversidad.

El largo del pico es la variable que está teniendo más diferenciación morfológica por sexo y por zona geográfica, lo cual tiene sentido ya que las estructuras tróficas son muy importantes en el aprovechamiento de los recursos y como se mencionó antes la causalidad ecológica por el uso diferencial de los recursos promueve el dimorfismo sexual (Temeles et al. 2000, Temeles et al. 2010), es posible que este proceso también promueva la variación geográfica de la especie.

5.1 ¿POR QUÉ EN LAS HEMBRAS SE OBSERVA UNA CORRELACIÓN SIGNIFICATIVA Y EN LOS MACHOS NO?

Si hay un uso diferencial de los recursos entre hembras y machos, según Temeles et al (2003) los machos accederán a aquellos recursos que les puedan proporcionar mayor energía ya que lo

requieren para defender territorios de otros machos (Feisinger et al. 1979), por lo tanto desplazarán a las hembras y éstas harán uso de las plantas que sean menos ricas en néctar, al mismo tiempo se propiciará una mayor competencia por obtener recursos entre las hembras, las cuales para disminuir esta competencia pueden estar siendo más influenciadas por el desplazamiento de caracteres. La correlación de la variable morfológica con la riqueza o α promedio (competencia potencial) que apoya esta hipótesis, es el promedio de la longitud del pico de las hembras, ya que los caracteres más influenciados en este proceso, son aquellos que tienen que ver con el uso y aprovechamiento de los recursos alimenticios (Darwin 1971, Pfennig y Pfennig 2009, Schluter 2000, Temeles et al. 2000, Temeles y Kress 2003, Temeles et al. 2010).

Una explicación probable a la correlación positiva entre la varianza de la longitud del ala izquierda cerrada con el α promedio puede darse a partir de que las hembras tienen que hacer una búsqueda más exhaustiva de los recursos (Bleiweiss 1999). Es decir aumentan su tiempo de forrajeo y la manera en la que ellas vuelan, ya que la relación entre el largo y el ancho del ala cambiarán, y esta relación afecta la forma y la carga alar, y define la manera en que un ave vuela (Feisinger et al. 1979).

Es probable que las hembras de la especie focal no solo estén compitiendo con las hembras de la misma especie, además están compitiendo con otros individuos heteroespecíficos, por lo que la presión por buscar alimento será mayor para las hembras que para los machos (Temeles 2010). Es decir que las hembras de esta especie podrían tener mayor competencia intra e interespecífica por los recursos que los machos de la misma.

La competencia por los recursos puede darse en distintas formas por ejemplo, explotación o competencia indirecta e interferencia o competencia directa (Schluter 2000), ambas formas no

son mutuamente excluyentes, las especies pueden actuar directa o indirectamente y la manera en como lo hacen puede cambiar temporal y espacialmente (Pfennig y Pfennig 2000, Thompson 2010).

Según Thompson (2010) la variabilidad espacial es la clave para entender la dinámica de los procesos coevolutivos. La coevolución es un proceso temporal y geográfico de cambio evolutivo recíproco entre especies, mediado por la selección natural y que tiene lugar en poblaciones locales denominadas “hot-spots”. De esta manera, existe un mosaico en la selección recíproca entre las especies interactuantes. El campo de diversidad de *Eugenes fulgens* es un reflejo de ese mosaico geográfico de riqueza de las especies de colibríes con las que está compitiendo potencialmente, es decir que la selección natural será recíproca en algunos sitios y no lo será en otros (sitios fríos) para ésta especie (Thompson 2010).

En este trabajo se encontró que el dimorfismo sexual de la longitud del pico -en las hembras es mayor- está relacionado positivamente con los valores del campo de diversidad de la especie focal, es decir la variación aumenta cuando la competencia potencial aumenta. El incremento de la competencia y la presión por conseguir alimento en las hembras dada por la repartición diferencial de los recursos y la diferenciación de la riqueza en las distintas zonas geográficas analizadas, no solo favorecerá el dimorfismo sexual de *Eugenes fulgens* respecto a la longitud del pico, es posible que este dimorfismo sexual cambie a lo largo del área de su distribución, y que tal variación esté relacionada con la riqueza o competencia potencial medida como α promedio en este análisis. Ya que la riqueza promedio varía en cada zona geográfica las diferencias sexuales pueden tener distintos grados de variación de igual manera (Temeles 2010, Thompson 2010).

LITERATURA CITADA

- Arita, H. T., Christen, A., Rodríguez, P. y Soberón, J. (2008) Species diversity and distribution in presence-absence matrices: mathematical relationships and biological implications. *American Naturalist*, 172, 519-532.
- Arita, H. T. y Humphrey, S. R. (1988) Revisión taxonómica de los murciélagos magueyeros del género *Leptonycteris* (Chiroptera: Phyllostomatidae). *Acta Zoológica Mexicana (ns)*, 29.
- Bell, G. (2003) The interpretation of biological surveys. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 270, 2531-2542.
- Bleiweiss, R. (1999) Joint effects of feeding and breeding behaviour on trophic dimorphism in hummingbirds. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 266, 2491–2497.
- Brown, W.L. y Wilson, E.O. (1956) Character displacement. *Systematic Zoology*. 5, 49–64.
- Carpenter, F. L., Hixon, M. A., Temeles, E. J., Russell, R. W. y Paton, D. C. (1993) *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 33, 305.
- Colwell, R. K. (2000) Rensch's rule crosses the line: convergent allometry of sexual size dimorphism in hummingbirds and flower mites. *American Naturalist*. 156, 495–510.
- Cooley, J. R. (2007) Decoding asymmetries in reproductive character displacement. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 156, 89 –96.

- Dayan, T. y Simberloff, D. (2005) Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecology Letters*. 8, 875–894.
- Darwin, C. R. (1871) *The descent of man and selection in relation to sex*. London, UK: John Murray.
- Diamond, J.M. (1975) Assembly of species communities. Pp. 342-444. En Cody, M. L. y Diamond, J. M. (Eds.) *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press.
- Falling Rain Genomics, Inc. (2010) < <http://www.fallingrain.com/world/index.html> > 22 de noviembre de 2010.
- Feinsinger, P., Tiebout, H.M. III y Young, B.E. (1991) Do tropical bird pollinated plants exhibit density-dependent interactions? Field experiments. *Ecology*. 72, 1953-1963.
- Field, R., Hawkins, B.A., Cornell, H.V., Currie, D.J., Diniz-Filho, J.A.F., Guégan, J.F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., O'Brien, E.M., Oberdorff, T. y Turner, J.R.G. (2009) Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of Biogeography*. 36, 132–147.
- Gomulkiewicz, R., Drown, D.M., Dybdahl, M.F., Godsoe, W., Nuismer, S.L., Pepin, K.M., Ridenhour, B.J., Smith, C.I. y Yoder, J.B. (2007) Dos and don'ts of testing the geographic mosaic theory of coevolution. *Heredity*. 98, 249–258.
- Google Earth. (2010) Europa Technologies. US Dept. of State Geographer. Consultado el 5 de abril de 2010.
- Gotelli, N.J. (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*. 81, 2606–2621.

- Gotelli, N. J., Anderson, M. J., Arita, H. T., Chao, A., Colwell, R. K., Connolly, S. R., Currie, D. J., Dunn, R. R., Graves, G. R., Green, J. L., Grytnes, J. A., Jiang, Y.-H., Jetz, W., Lyons, S. K., McCain, C. M., Magurran, A. E., Rahbek, C., Rangel, T. F. L. V. B., Soberón, J., Webb, C. O. y Willig, M. R. (2009) Patterns and causes of species richness: A general simulation model for macroecology. *Ecology Letters*. 12, 873-886.
- Gotelli, N.J. y McCabe, D.J. (2002) Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology*. 83, 2091–2096.
- Grant, P. R. (1972). Convergent and divergent character displacement. *Biological Journal of the Linnaean Society*. 4, 39-68.
- Graves, G. R. y C. Rahbek. (2005) Source pool geometry and the assembly of continental avifaunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 102, 7871–7876.
- Haffer, J. y Fitzpatrick, J. W. (1985) Geographic variation in some Amazonian Forest Birds. *Ornithological Monographs*. 36.
- Hawkins, B.A., Porter, E.E. y Diniz-Filho, J.A.F. (2003) Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. *Ecology*. 84, 1608–1623.
- Howell, S. N. G. y Webb, S. (1995) *A guide to the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford University Press.
- Hughes, J.B., Daily, G.C. y Ehrlich, P.R. (1997) Population diversity: its extent and extinction. *Science*. 278, 689–692.

- Lemmon, E. M. (2009) Diversification of conspecific signals in sympatry: geographic overlap drives multidimensional reproductive character displacement in frogs. *Evolution*. 63, 1155–1170.
- Leung, B., Forbes, M.R. y Houle, D. (2000) Fluctuating asymmetry as a bioindicator of stress: comparing efficacy of analyses involving multiple traits. *The American Naturalist*. 155, 101–115.
- Liou, L. W. y Price T. D. (1994) Speciation by reinforcement of premating isolation. *Evolution*. 48, 1451–1459.
- McGeoch, M. A. y Gaston, K. J. (2002) Occupancy frequency distributions: patterns, artefacts, and mechanisms. *Biological Reviews*. 77, 311–331.
- Moulton, M.P. y Pimm, S. L. (1986) The extent of competition in shaping an introduced avifauna. Pp. 80-97. En Diamond, J y Case, T. J. (Eds.) *Community Ecology*. Harper and Row, New York.
- Nekola, J.C. y Brown, J.H. (2007) The wealth of species: ecological communities, complex systems and the legacy of Frank Preston. *Ecology Letters*. 10, 188–196.
- Ornelas, J. F., Jiménez, L., González, C. y Hernández, A. (2004) Reproductive ecology of distylous *Palicourea padifolia* (Rubiaceae) in a tropical montane forest. I. Hummingbirds' effectiveness as pollen vectors. *American Journal of Botany*. 91, 1052–1060.
- Payne, R. B. (1984) Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds. *Ornithological Monographs*. 33, 1-52.

- Pfennig, K. S. y Pfennig, D. W. (2009) Character displacement: ecological and reproductive responses to a common evolutionary problem. *The Quarterly Review of Biology*. 84, 253-276.
- Pitelka, F A. (1942) Territoriality and related problems in North American hummingbirds. *Condor*. 44, 189-204.
- R Development Core Team. (2008) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rice A. M. y Pfennig D. W. (2007) Character displacement: in situ evolution of novel phenotypes or sorting of pre-existing variation? *Journal of Evolutionary Biology*. 20, 448–459.
- Ridgely, R. S., Allnutt, T. F., Brooks, T., McNicol, D. K., Mehlman, D. W., Young, B. E. y Zook, J. R. (2003) Digital Distribution Maps of the Birds of the Western Hemisphere, Version 1.0. NatureServe, Arlington, Virginia. NatureServe: <http://www.natureserve.org/>
- Rojas-Soto, O. R. (2003) Geographic variation of the curve billed thrasher (*Toxostoma curvirostre*) complex. *The Auk*. 120, 311-322.
- Rosenzweig, M. L. (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Shine, R. (1989) Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quarterly review of biology*. 64, 419.
- Slatkin M. (1980) Ecological character displacement. *Ecology*. 61, 163–177.

- Schluter, D. (2000) *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford (UK): Oxford University Press.
- Schluter, D. (2000) Ecological Character Displacement in Adaptive Radiation. *The American Naturalist*. 156, S1-S16.
- Schuchmann, K.L. (1999) Family Trochilidae (Hummingbirds). Pp. 468-535. En Del Hoyo, J., Elliot, A y Sargatal, J. (Eds.) *Handbook of the birds of the world, Barn-owls to hummingbirds*. Vol. V. Lynx, Barcelona.
- Simberloff, S., y Connor, E. F. (1979) Q-Mode and R-Mode analysis of Biogeographic distributions: null hypotheses based on random colonization. Pp. 123-138. En Patil, G. P. y Rosenzweig, M. L. (Eds.) *Contemporary quantitative ecology and related ecometrics*. International Cooperative, Fairland, MD.
- Simpson, G.G. (1964) Species density of North American Recent mammals. *Systematic Zoology*. 13, 57–73.
- Simpson G. G. (1953) *The Major Features of Evolution*. Columbia University Press.
- Šizling, A.L., Šizlingová, E., Storch, D., Reif, J. & Gaston, K.J. (2009) Rarity, commonness, and the contribution of individual species to species richness patterns. *The American Naturalist*. 174, 82–93.
- Soberón, J. (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*. 10, 1115–1123.
- Stiles, F. G. y Wolf, L. L. (1979) Ecology and evolution of lek mating behavior in the long-tailed hermit hummingbird. *Ornithological Monographs* 27, 1-78.

- Stotz, D. F., Fitzpatrick, J. W., Parker, T. y Moskovitz D. (1996) *Neotropical birds: ecology and conservation*. University of Chicago Press.
- Temeles, E. J. y Roberts, W. M. (1993) Effect of sexual dimorphism in bill length on foraging behavior: an experimental analysis of hummingbirds. *Oecologia*. 94, 87-94.
- Temeles, E. J., Pan, I. L., Brennan, J. L. y Horwitt, J. N. (2000) Evidence for ecological causation of sexual dimorphism in a hummingbird. *Science*. 289, 441–443.
- Temeles, E. J. y Kress, W. J. (2003) Adaptation in a plant–hummingbird association. *Science*. 300, 630–633.
- Temeles, E. J., Koulouris, C. R., Sander, S. E. y Kress, W. J. (2009) Effect of flower shape and size on foraging performance and trade-offs in a tropical hummingbird. *Ecology*. 90, 1147–1161.
- Terribile, L.C., Diniz-Filho, J.A.F., Rodríguez, M.Á. y Rangel, T.F.L.V.B. (2009) Richness patterns, species distributions and the principle of extreme deconstruction. *Global Ecology and Biogeography*. 18, 123–136.
- Thompson, J. N. (2005) *The geographic mosaic of coevolution*, University of Chicago Press.
- Thompson, J. N. (2009) The coevolving web of life. *The American Naturalist*. 173, 125-140.
- Van der Klaauw, C.J. (1948) Ecological studies and reviews. IV. Ecological morphology. *Bibliotheca Biotheoretica*. 4, 27-111.
- Villalobos, F. y Arita, H.T. (2010) The diversity field of New World leaf-nosed bats (Phyllostomidae). *Global Ecology and Biogeography*. 19, 200-211.

- Wainwright, P.C. y Reilly S. M. (Eds). (1994) *Ecological Morphology*. University of Chicago Press.
- Wiens, J. A. (1989) *The Ecology of bird communities*. Vol. 1. Cambridge University Press.
- Wiens, J.J. y Donoghue, M.J. (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*. 19, 639–644.
- Zink, R. M. y Remsen, J. V. JR. (1986) Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds. *Current Ornithology*. 4, 1-69.

ANEXOS

ANEXO 1. ABREVIATURAS DE LOS NOMBRES DE LAS PROVINCIAS

BIOGEOGRÁFICAS:

Us: Estados Unidos

Can: Cantroamérica Norte (Guatemala, El Salvador, Nicaragua)

Cas: Centroamérica Sur (Costa Rica y Panamá)

An: Altiplano Norte

Smc: Sierra Madre Occidental

Cp: Costa del Pacífico

As: Altiplano Sur

Smr: Sierra Madre Oriental

Gm: Golfo de México

Ev: Eje Volcánico

Db: Depresión del Balsas

Sms: Sierra Madre Oriental

Oa: Oaxaca

Lac: Los Altos de Chiapas

So: Soconusco

ANEXO 2. ESPECIES QUE POSIBLEMENTE SOBRELAPAN SU ÁREA DE
DISTRIBUCIÓN CON *Eugenes fulgens*

<i>Amazilia saucerrottei</i>	<i>Campylopterus rufus</i>	<i>Lampornis amethystinus</i>
<i>Abeillia abeillei</i>	<i>Chlorostilbon auriceps</i>	<i>Lampornis calolaemus</i>
<i>Amazilia beryllina</i>	<i>Chlorostilbon canivetii</i>	<i>Lampornis castaneoventris</i>
<i>Amazilia candida</i>	<i>Colibri delphinae</i>	<i>Lampornis clemenciae</i>
<i>Amazilia cyanocephala</i>	<i>Colibri thalassinus</i>	<i>Lampornis sybillae</i>
<i>Amazilia cyanura</i>	<i>Cynanthus latirostris</i>	<i>Lampornis viridipallens</i>
<i>Amazilia edward</i>	<i>Cynanthus sordidus</i>	<i>Lamprolaima rhami</i>
<i>Amazilia tzacatl</i>	<i>Doricha enicura</i>	<i>Lophornis brachylopha</i>
<i>Amazilia violiceps</i>	<i>Doryfera ludoviccae</i>	<i>Panterpe insignis</i>
<i>Amazilia yucatanensis</i>	<i>Elvira chionura</i>	<i>Phaethornis guy</i>
<i>Archilochus alexandri</i>	<i>Elvira cupreiceps</i>	<i>Phaethornis longirostris</i>
<i>Archilochus colubris</i>	<i>Eupherusa cyanophrys</i>	<i>Phaethornis striigularis</i>
<i>Atthis ellioti</i>	<i>Eupherusa eximia</i>	<i>Selasphorus flammula</i>
<i>Atthis heloisa</i>	<i>Eupherusa nigriventris</i>	<i>Selasphorus platycercus</i>
<i>Calliphlox bryantae</i>	<i>Eupherusa poliocerca</i>	<i>Selasphorus rufus</i>
<i>Calothorax lucifer</i>	<i>Eutoxeres aquila</i>	<i>Selasphorus scintilla</i>
<i>Calothorax pulcher</i>	<i>Heliodoxa jacula</i>	<i>Stellula calliope</i>
<i>Calypte anna</i>	<i>Heliomaster longirostris</i>	<i>Thalurania ridgwayi</i>
<i>Campylopterus hemileucurus</i>	<i>Hylocharis leucotis</i>	<i>Tilmatura dupontii</i>