



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD**

**VARIACIÓN MORFOLÓGICA DE *Hylocharis leucotis* (AVES: TROCHILIDAE) EN UN  
MOSAICO GEOGRÁFICO DE INTERACCIONES**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTORA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**ROSA DANIELA TOVILLA SIERRA**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. HÉCTOR TAKESHI ARITA WATANABE  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM.**

**COMITÉ TUTOR: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.**

**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM.**

**MORELIA, MICHOACÁN, ABRIL 2022.**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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**

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD

**VARIACIÓN MORFOLÓGICA DE *Hylocharis leucotis* (AVES: TROCHILIDAE) EN UN  
MOSAICO GEOGRÁFICO DE INTERACCIONES**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTORA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**ROSA DANIELA TOVILLA SIERRA**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. HÉCTOR TAKESHI ARITA WATANABE**  
**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM.**

**COMITÉ TUTOR: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**  
**FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.**

**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM.**

**MORELIA, MICHOACÁN. AÑO 2022.**



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD IIES-MORELIA

OFICIO CPCB/244/2021

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que, en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **23 de marzo de 2020**, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS**, de la estudiante **TOVILLA SIERRA ROSA DANIELA**, con número de cuenta **300190601**, con la tesis titulada, "**VARIACIÓN MORFOLÓGICA DE *Hylocharis leucotis* (Aves: Trochilidae) EN UN MOSAICO GEOGRÁFICO DE INTERACCIONES**", realizada bajo la dirección del **DR. HÉCTOR TAKESHI ARITA WATANABE**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. CRISÓFORO FABRICIO VILLALOBOS CAMACHO  
Vocal: DR. JULIÁN ANDRÉS VELAZCO VINASCO  
Vocal: DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ  
Vocal: DR. CÉSAR ANDRÉS TORRES MIRANDA  
Secretaria: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"**  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 07 de marzo de 2022

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**

**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



## **AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES**

Agradezco:

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por brindarme la oportunidad de realizar mis estudios de doctorado, así como por la formación académica que recibí.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para llevar a cabo mis estudios de posgrado (No de becaria: 239896). Así como la beca Mixta de CONACYT y el apoyo PAEP del PCBIOL que me permitieron realizar mi estancia de investigación.

A mi tutor principal, el Dr. Héctor T. Arita Watanabe por la dirección de mi tesis y a los miembros de mi comité tutor la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga y el Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza por su acompañamiento durante el desarrollo de mi doctorado.

## AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Si algo he aprendido en los últimos años es que los planes y los tiempos pueden cambiar y que más allá de las herramientas académicas que adquirimos en un doctorado, adquirimos herramientas para la vida misma, pero para ello se necesita voluntad y confianza. Afortunadamente siempre he tenido a mi alrededor personas que me apoyan de muchas maneras, que han estado presentes, que valoro, que quiero y a las cuales agradezco profundamente, porque me ayudaron a mantener tanto mi voluntad como mi confianza para poder finalizar este doctorado.

Inicio agradeciendo al IIES, porque fue mi casa durante todos mis años de posgrado, gracias a todas las personas que laboran en él y hacen posible que las cosas funcionen día a día. Después y de forma muy importante quiero agradecer a la UNAM mi alma mater, porque me ha dado mucho, en todos los sentidos.

Quiero agradecer a mi tutor el Dr. Héctor Arita por la libertad y la confianza que me dio para desarrollar mi proyecto. A Ana Noguez muchas gracias por ser el puente que muchas veces necesité. Y al laboratorio de Macroecología del IIES por todo el tiempo, espacio y enseñanzas compartidas.

El Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la UNAM fue una pieza fundamental para el desarrollo de mi tesis doctoral. Gracias en especial al Dr. Adolfo Navarro y a la M. en C. Fanny Rebón por darme acceso a la Colección de Aves y por brindarme todas las facilidades necesarias para completar la toma de datos.

Quiero agradecer al Dr. Joel L. Cracraft quien me recibió en la Colección de Aves del Museo Americano de Historia Natural (AMNH) durante mi estancia de investigación, en la cual pude medir gran parte de los ejemplares de *H. leucotis*. Y de manera muy especial quiero agradecer también el Dr. Paul Sweet quien me proporcionó toda la orientación necesaria para desarrollar de forma eficiente y exitosa mi estancia en la colección de aves del AMNH. Agradezco también a los curadores de las siguientes colecciones de aves: Kimball Garrett en NHMLA, Carla Cicero en MVZ, John McCormack y James Maley en el Moore Laboratory of Zoology, Mark Robins en Univ. of Kansas Bird Collection, Brian K. Schmidt en U.S. National Museum of Natural History, Jean L. Woods en Delaware Museum of Natural History y Jeremiah Trimble en Museum of Comparative Zoology.

Agradezco a todos los miembros del jurado, Dra. Coro Arizmendi, Dr. Luis Antonio Sánchez González, Dr. César Andrés Torres Miranda, Dr. Julián Velasco y Dr. Fabricio Villalobos que con sus valiosos comentarios enriquecieron y mejoraron esta tesis.

Gracias a todos los profesores que me formaron y apoyaron durante mi doctorado, siempre con disposición y amabilidad, en especial al Dr. Guillermo Ibarra, Dr. Víctor Arroyo, Dr. Alejandro Casas y Dr. Ernesto Vega.

Agradezco mucho toda la ayuda proporcionada en el desarrollo de mis análisis, puntualmente gracias a: Francisco Mora Ardila quien me brindó importante ayuda en el análisis de datos y el proceso estadístico. Sergio Nicasio Arzeta, César Andrés Torres Miranda, César Antonio Ríos Muñoz y Tania Kobelkowsky Vidrio me apoyaron mucho en el desarrollo de mi análisis geográfico. La Dra. Martha Martínez Gordillo y Guadalupe Cornejo Tenorio me asesoraron en la corroboración de la distribución potencial de las especies de plantas.

Gracias también a los miembros de la Unidad de Apoyo de Tecnologías de la Información y Comunicaciones del IIES y la Biblioteca: Heberto Ferreira Medina, Atzimba López Maldonado y Alberto Valencia García, su trabajo y apoyo es invaluable para todos los alumnos de posgrado.

Gracias al jefe del departamento de Posgrado el Dr. Roberto Lindig por todo su apoyo durante el tiempo en el que llevé a cabo mi doctorado y gracias también a la auxiliar de Posgrado Leonarda Terán por toda su ayuda y asesoría en los trámites que realicé durante gran parte del doctorado.

Lxs amigxs son esenciales en todos los procesos y etapas de la vida y con el paso del tiempo se vuelven la familia que uno elige. Y en este sentido me siento muy agradecida y privilegiada por lxs amigxs que tengo: Gala, Marco y Christian, gracias por seguir presentes a través del tiempo y la distancia. Gala gracias infinitas por tu amistad y tó cariño, por acompañarme en la distancia, recibirme en tu casa, ser mi hogar en CDMX y mi antena a tierra y a la realidad en muchas ocasiones. Que la vida nos depare muchos brindis y cafés juntas, te quiero mucho.

Gracias Leonel Herrera por tu amistad incondicional y por todo tu apoyo para poder llevar a cabo mi artículo requisito. Gracias también a Rafael Bribiesca por su disposición para colaborar en el artículo. A mis amigas y amigos que me acompañaron y con los cuales tuve la dicha de compartir esa aventura llamada Morelia y que se convirtieron en familia: Adriana Lizzette, Aline, Kari, Pili, Lucy, Arnulfo (Chino), Sergio Nicasio, Mariana Hdz., Miriam, Alex, Mariana Zarazúa, Gaby González, Angy, Víctor, Octavio, Carmen, Kátia y Yashua, gracias infinitas por todo y por tanto.

En esta última etapa gracias a Tania, Max, Galleta y Leo, “TADAXI” mi manada hippie, por su motivación, cariño y apoyo. Por ver la magia en mí, inclusive en los días en que yo no la veía.

Gracias a mis sobrinxs que son luz en todo momento Alex, Sarah, Jonathan, su sonrisa siempre me acompaña y me reconforta. Gracias a mi abuelito Papá Migio (que ha vivido ya 100 años), mi mamá Sara † y mi abuelito Lole †, y gracias a toda mi familia extendida, en especial a mis cómplices de vida, mis primas y primos.

Por último pero no menos importante quiero mencionar y dar gracias a las personas más especiales de mi vida: Mamá gracias por todo lo que has hecho para que sea la persona que soy hoy en día, por el amor, tu paciencia infinita y por enseñarme que lo más importante en la vida es la voluntad, papá gracias porque de ti aprendí a volar libre y a seguir mi propio camino con confianza y determinación. A ti Sadie gracias por todo tu apoyo en todos los sentidos, sabes de sobra cuánto te admiro. Los amo infinitamente, ésto no sería posible sin ustedes.

Finalmente gracias a todas las personas que aunque no mencioné arriba, estuvieron presentes y fueron parte de este proceso, son muchas las personas que han sido parte de este proceso. Gracias por la magia del acompañamiento.

*Con amor para mamá y papá **Carmen** y **Dariel**, y para **Sadie** que es la mejor de las hermanas:*

*Gracias infinitas por todo el amor y toda la paciencia, por la confianza, la fé nunca perdida y por acompañrme en cada momento, aún en la distancia.*

*También para **Galleta** que me acompaña siempre*



Ilustración © David Allen Sibley.

# ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT .....	2
I. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES.....	3
1.1 ¿QUÉ ES LA DIFERENCIACIÓN FENOTÍPICA Y POR QUÉ ES IMPORTANTE? .....	3
1.2 PROCESOS QUE PROMUEVEN LA DIFERENCIACIÓN FENOTÍPICA.....	4
1.3 LA COEVOLUCIÓN Y EL MOSAICO GEOGRÁFICO DE LA COEVOLUCIÓN .....	9
1.3.1 <i>La coevolución</i> .....	9
1.3.2 <i>El mosaico geográfico de la coevolución</i> .....	12
1.4 EL CAMPO DE DIVERSIDAD COMO HERRAMIENTA DE ACCESO AL MOSAICO GEOGRÁFICO DE INTERACCIONES .....	16
1.4.1 <i>El campo de diversidad</i> .....	16
1.4.2 <i>Áreas de distribución potencial</i> .....	20
1.5 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	21
1.6 <i>Hylocharis leucotis</i> (VIEILLOT, 1818).....	23
1.7 PREGUNTA PRINCIPAL.....	24
1.8 HIPÓTESIS Y PREDICCIONES.....	24
II. OBJETIVOS.....	26
III. METODOLOGÍA .....	27
3.1 CAMPO DE DIVERSIDAD.....	27
3.1.1 <i>Modelación de áreas de distribución potencial</i> .....	27
3.1.2 <i>Campo de diversidad</i> .....	30
3.2 ANÁLISIS MORFOLÓGICO .....	30
3.2.1 <i>Asignación de unidades de análisis morfológico</i> .....	32
3.2.2 <i>Análisis multivariados y univariados</i> .....	34
3.3 RELACIÓN ENTRE LA VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y EL CAMPO DE DIVERSIDAD .....	35

IV. RESULTADOS.....	39
4.1 CAMPO DE DIVERSIDAD.....	39
4.2 ANÁLISIS MORFOLÓGICO .....	42
<i>4.2.1 Análisis de conglomerados, análisis de varianza, análisis de componentes principales</i>	42
4.3 RELACIÓN ENTRE LA VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y EL CAMPO DE DIVERSIDAD .....	50
V. DISCUSIÓN .....	54
VI. CONCLUSIONES .....	61
VII. REFERENCIAS .....	62
ANEXO I .....	77
ANEXO II .....	90
ANEXO III.....	98
ANEXO IV.....	100

## LISTA DE CUADROS Y FIGURAS

CUADRO 1: Variables morfológicas medidas; las 11 variables morfológicas medidas representan la talla y la forma de los principales módulos funcionales de la anatomía externa de las aves, pico, ala, cola y pata (Claramunt 2010).

CUADRO 2: Valores de varianza propia, riqueza de colibríes y plantas y distancia filogenética.

CUADRO 3: Variación de las variables morfológicas entre las 41 unidades geográficas operacionales. Las probabilidades se refieren a ANOVAS de una vía, comparando las medias de cada OGU.

FIGURA 1: Mapa de distribución potencial de *Hylocharis leucotis*. En la edición final solamente se consideraron aquellas áreas donde coincidieran más de 7 de modelos.

FIGURA 2: Unidades geográficas operacionales independientes (OGU) distribuidas al largo del área de distribución de *Hylocharis leucotis*. Los ejemplares se asignaron a 41 OGU, la numeración corresponde a un gradiente que va de 1 a 41 de Noroeste a Suroeste. Los círculos azules representan a las OGU que pertenecen a la subregión Norte del Istmo de Tehuantepec, los círculos en blanco representan a las OGU que pertenecen a la subregión Sur del Istmo de Tehuantepec.

FIGURA 3: a) Patrón geográfico de riqueza de especies de colibríes que potencialmente están coexistiendo con *H. leucotis*. b) Range-Diversity plot por especies de colibríes (55 especies) en 452 cuadrantes (Promedio = 18.05, Mediana = 17, Varianza = 52.19, Sesgo = 0.32) que conforman el área de distribución de *H. leucotis*.

FIGURA 4: a) Patrón geográfico de riqueza de recursos florales que potencialmente están coexistiendo con *H. leucotis*. b) Range-Diversity plot por especies de recursos florales (39 especies) en 452 cuadrantes (Promedio = 27.90, Mediana = 31, Sesgo = -1.07) que conforman el área de distribución de *H. leucotis*.

Figura 5: Análisis de conglomerados (número óptimo de grupos) de la variación morfológica de *H. leucotis* visualizado en un contexto espacial. Es posible reconocer dos grupos, uno más Norteño coloreado en azul y otro más Sureño coloreado en blanco. Ambos grupos se encuentran alrededor del Istmo de Tehuantepec. (a) Los machos se muestran en triángulos y (b) las hembras se muestran en círculos.

FIGURA 6: Dendrograma resultante del análisis de conglomerados para (a) machos y (b) hembras, en ambos casos se utilizaron las distancias euclidianas para realizar el análisis y el método que mejor pudo separar entre grupos fue “Complete” En ambos árboles se generaron dos grupos.

FIGURA 7: Variación morfológica de las variables con diferencias significativas a lo largo del área de distribución de *Hylocharis leucotis*, estas variables son: longitud del pico, longitud y ancho de las alas, y longitud y ancho de la cola. Para (a) machos, en la columna izquierda y (b) hembras, en la columna derecha. Las OGU están numeradas de 1 al 41 y están organizadas en el eje X, mientras que en el eje Y se representan la longitud en mm con valores escalados y centrados.

FIGURA 8: Unidades geográficas operacionales (OGUs) y los valores asociados de varianza propia. Las OGUs con valores mayores de varianza propia tienen una coloración azul más intensa, mientras que las OGUs con valores menores de varianza propia tienen una coloración más tenue.

FIGURA 9: Variación morfológica de *Hylocharis leucotis* y su correlación con la disponibilidad de recursos florales o dieta local y la competencia potencial. La variación fenotípica dentro del espacio morfológico de *H. leucotis* se resume utilizando la varianza propia (eje y). La competencia potencial se mide utilizando el número de especies coexistentes, es decir, la riqueza local (paneles b, e, h) o la similitud filogenética entre *H. leucotis* y sus especies coexistentes (c, f, i). La diversidad de los recursos florales corresponde (a, d, g) a la riqueza local de especies de plantas que están documentadas como parte de la dieta de *H. leucotis*. Los paneles superiores (a, b, c) muestran estas relaciones en el análisis regional, los paneles que se encuentran al centro (e, f, g) muestran las relaciones en la subregión al Norte del Istmo de Tehuantepec, mientras que los paneles en la parte inferior (g, h, i) muestran estas relaciones en la subregión al Sur del Istmo de Tehuantepec. Solo el panel (i) muestra una correlación con  $p < 0.05$ .

## RESUMEN

La diferenciación fenotípica puede ser causada por distintos procesos como el desplazamiento de caracteres y procesos coevolutivos. Para entender mejor estos procesos es importante incluir el contexto espacial y esto es posible mediante el análisis del mosaico geográfico de interacciones. En este proyecto se usó como especie focal a *Hylocharis leucotis* y la pregunta de investigación fue si ¿el espacio morfológico de *H. leucotis* está influenciado por el mosaico geográfico de interacciones en el que está inmerso? Para contestar dicha pregunta se construyó el campo de diversidad de la especie para así acceder a su mosaico geográfico de interacciones y a partir del campo de diversidad se obtuvieron los valores de riqueza de los colibríes que potencialmente interactúan con la especie focal, los valores de riqueza de los recursos florales que utiliza y los valores de distancia filogenética promedio de los colibríes que integran el campo de diversidad respecto a *H. leucotis*. También se hizo un análisis de variación morfológica y se evaluó el espacio morfológico de *H. leucotis* a lo largo de su área de distribución. Finalmente se correlacionaron los valores del campo de diversidad con los valores del espacio morfológico en distintas zonas a lo largo del área de distribución de la especie. Un análisis regional mostró que existe variación morfológica y que se pueden reconocer dos principales grupos morfológicos, sin embargo esta variación no está asociada a los valores de riqueza del campo de diversidad ni a la distancia filogenética promedio de *H. leucotis* respecto a los colibríes que integran su campo de diversidad; en cambio, análisis particulares por subregiones mostraron que para la región al Sur del Istmo de Tehuantepec hay una relación significativa entre la variación morfológica y la distancia filogenética promedio de *H. leucotis* respecto a los colibríes que integran su campo de diversidad. Entonces es posible concluir que las interacciones entre *H. leucotis* y las especies de colibríes y los recursos florales presentes en el mosaico geográfico de interacciones no están influyendo en la variación de su espacio morfológico.

## ABSTRACT

Phenotypic differentiation could be the result of different processes such as character displacement and coevolutionary processes. To have a better understanding of these processes it is important to include the spatial context, this is possible through the analysis of the geographical mosaic of interactions. *Hylocharis leucotis* was used as a focal species.

The research question was: Is the morphological space of *H. leucotis* influenced by the geographical mosaic of interactions in which it is immersed? To answer this question, the diversity field of the species was constructed to access its geographical mosaic of interactions. From the diversity field we obtained the hummingbird's richness values that potentially interact with the focal species, the richness values of the floral resources it uses and the average phylogenetic distance values of the hummingbirds that make up the diversity field of *H. leucotis*. An analysis of morphological variation was made and the morphological space of *H. leucotis* was evaluated throughout its distribution area. Finally, the values of the diversity field were correlated with the values of the morphological space in different zones along the distribution area of the species. It was found that there is morphological variation and this variation is not associated to the diversity values of the diversity field but to the average phylogenetic distance of *H. leucotis* compared to the hummingbirds that are part of its diversity field. Only in the southern part of its distribution, *H. leucotis* is

morphologically more variable in those communities where it coexists with closely related hummingbird species. Then it is possible to conclude that interactions between *H. leucotis* and the hummingbird species and the floral resources present in the geographic mosaic of interactions are not influencing the variation of the morphological space of focal species.

## I. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

### 1.1 ¿QUÉ ES LA DIFERENCIACIÓN FENOTÍPICA Y POR QUÉ ES IMPORTANTE?

Desde que se originó la vida en la Tierra, la evolución ha dado como resultado una gran diversidad biológica, por lo que un objetivo central para la biología evolutiva es conocer y explicar las causas que han generado esta gran diversidad de especies, así como las formas actuales de los seres vivos (Cadena et al. 2011, Rheindt et al. 2011, Robinson y Pfennig 2013).

La diferenciación fenotípica es la disimilitud que existe entre poblaciones y especies respecto a su fenotipo y que es causada por distintos factores o procesos (Schluter 1996), siendo un hecho incipiente para la generación de nuevas especies. Los organismos pueden diferenciarse fenotípicamente como respuesta a un ambiente heterogéneo mediante mecanismos genéticos como la adaptación local o la deriva génica, o mediante mecanismos no genéticos como la plasticidad fenotípica. La adaptación local se presenta entre poblaciones locales de una especie que están conectadas, al menos potencialmente, por dispersión y flujo génico, en las que la selección natural varía espacialmente, lo que resulta en la variación de las interacciones genotipo y ambiente y su efecto en la adecuación de una población (Kawecki y Ebert 2004). Por otro lado, la plasticidad fenotípica es la capacidad que tiene un genotipo de producir diferentes fenotipos en respuesta a la variación de las condiciones ambientales (Liu et al 2011). La adaptación local y la plasticidad fenotípica son importantes componentes en la diferenciación fenotípica en muchas especies y no son mutuamente excluyentes. Sin embargo, aún no se tiene certeza de la contribución real que tiene cada uno de estos mecanismos en la variación fenotípica en diferentes escalas espaciales (Hays 2007). Cualquiera que sea la causa de la diferenciación fenotípica, ésta puede ser el reflejo de un proceso de especiación y por lo tanto podría aportar pistas taxonómicas para dilucidar límites de especies (Cadena y Cuervo 2009, Sosa-López y Mennill 2014).

Un patrón de diferenciación fenotípica, por ejemplo de coloración, variación morfométrica, variación en los cantos o comportamiento, puede aportar información acerca

de los límites de especies (Rheindt et al. 2011, Tobias et al. 2010), uno de los patrones de diferenciación fenotípica clásicos es el desplazamiento de caracteres en el cual los fenotipos divergentes se verán favorecidos cuando especies estrechamente relacionadas interactúen, de tal forma que se minimicen los costos de la competencia o la hibridación (Tobias et al. 2010). Sin embargo la diferenciación fenotípica no necesariamente implicará una diferenciación genética, algunos ejemplos de lo anterior son los cuervos, algunos animales domésticos, algunas especies de lagartijas y nuestra propia especie el *Homo sapiens*, en la cual a pesar de la gran diversidad de fenotipos las distintas variedades no representan especies diferentes (Rheindt et al 2011).

Es importante considerar que la diferenciación fenotípica como proceso puede resultar en una radiación adaptativa, es decir en la diversificación de un linaje en distintas especies que explotan una amplia variedad de recursos diferentes y que difieren tanto en su morfología como en su fisiología (Schluter 1996). Por lo cual es un proceso relevante en la generación y mantenimiento de la biodiversidad.

## 1.2 PROCESOS QUE PROMUEVEN LA DIFERENCIACIÓN FENOTÍPICA

La diferenciación fenotípica es favorecida por diferentes mecanismos que actúan en diferentes escalas espaciales. Se ha sugerido que, en escalas espaciales pequeñas, la diferenciación fenotípica se ve más favorecida por la plasticidad fenotípica que por la adaptación genética (Hays 2007). La plasticidad fenotípica es una propiedad común en muchos taxones que puede aumentar la adecuación de un organismo en ambientes heterogéneos. Es posible que esta condición favorezca la diferenciación fenotípica que puede estar sujeta a procesos de selección adaptativa y como resultado la plasticidad afectará la tasa de adaptación de los fenotipos en los nuevos ambientes. Debido a que la plasticidad puede alterar una variedad de interacciones directas e indirectas entre los individuos y sus ambientes, también podría afectar muchos procesos ecológicos, como la dinámica de poblaciones y comunidades y aspectos del funcionamiento de la comunidad y el ecosistema (Price et al 2003, Miner et al 2005, Liu et al 2011).

La diferenciación fenotípica también puede originarse a partir de procesos ecológicos-adaptativos, por ejemplo, aquella que es favorecida por la selección natural divergente basada en el uso de los recursos debido a las diferencias ambientales que experimentan los recursos que son aprovechados por los individuos. Los recursos son las características utilizables del ambiente, pueden ser desde alimentos, el acceso al alimento y al espacio libre de enemigos, cada conjunto de recursos disponibles somete a sus consumidores a distintas presiones de selección (Jeffries y Lawton 1984, Schluter 1996). La competencia por los recursos también puede promover la diferenciación fenotípica como mecanismo ecológico-adaptativo y esto puede ser a través de la oportunidad ecológica o a través del desplazamiento de caracteres. Estos procesos están involucrados entre sí y pueden operar simultáneamente (Schluter 1996).

La oportunidad ecológica puede desarrollarse a partir de una gran cantidad de recursos evolutivamente accesibles y subutilizados por otras especies (Simpson 1953). Cuando se encuentran recursos nuevos o que antes eran inaccesibles, surgen nuevas oportunidades ecológicas que disminuyen la competencia entre especies (competencia interespecífica) y entre individuos de la misma especie (competencia intraespecífica), por ejemplo, en la formación de un nuevo lago (Schluter 1996) o en plantaciones artificiales de pinos (Marquiss y Rae 2002). Por otra parte el desplazamiento de caracteres es un proceso que ocurre en zonas de simpatria de especies que hacen uso de los mismos recursos (Schluter 1996, Reifová et al. 2011), donde los individuos de una especie se ven favorecidos por sus características fenotípicas respecto a los individuos de otra u otras especies (selección natural) y, por lo tanto, pueden acceder a una gama más amplia de recursos. El desplazamiento de caracteres se manifiesta como un patrón de diferenciación fenotípica muy acentuada en poblaciones simpátricas de dos especies cercanas que compiten por los mismos recursos, es decir que sus fenotipos son más disimilares entre sí, mientras que las poblaciones alopátricas de estas especies no presentarán una divergencia morfológica tan marcada (Pfennig y Pfennig 2009).

El desplazamiento de caracteres es uno de los fenómenos que pueden explicar el cómo se estructuran las comunidades ecológicas, y cómo es que pueden llegar a ser tan

fenotípicamente diversas, y se le ha mencionado frecuentemente para explicar la evolución de la diversidad ya que se atribuye como una de las causas potenciales de la radiación adaptativa, sin embargo, no es el único proceso involucrado (Pfennig y Pfennig 2009, Schluter 1996, 2000).

Los primeros en proponer el término “desplazamiento de caracteres” fueron Brown y Wilson (1956); ellos propusieron que cuando dos especies estrechamente relacionadas y que tienen áreas de distribución que se sobrepone, las diferencias fenotípicas entre éstas se acentúan en la zona de simpatria y disminuyen en la zona de alopatría. Posteriormente, Grant (1972) definió 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 ecológica y/o reproductivamente similares. Schluter (2000) definió al “desplazamiento de caracteres ecológico” como el proceso de evolución fenotípica de una especie que es generada o mantenida debido a la competencia por recursos con una o más especies coexistentes, entendiéndose como competencia por recursos al impacto negativo de un fenotipo sobre otro, derivado del agotamiento de los recursos compartidos (Schluter 2000). También se entiende a la competencia, como una interacción directa o indirecta entre organismos que reduce el acceso a los recursos vitales y por lo tanto es deletérea en promedio para ambas partes (Robinson y Pfennig 2013).

Existe un gran número de estudios que apoyan la hipótesis de que la exclusión competitiva promueve la diferenciación fenotípica y el desplazamiento de caracteres, sin embargo, el papel que ha jugado la competencia como una interacción biológica que estructura las comunidades y que promueve este proceso sigue siendo muy controversial (Schluter 2000, Dayan y Simberloff 2005) y son pocos los trabajos en los cuales se ha puesto a prueba directamente (Dijkstra et al. 2012, Schluter 1996, 2000). En escalas locales se ha identificado que la competencia no es un proceso que influya más que otros en la diferenciación fenotípica; la deriva génica y la plasticidad fenotípica son explicaciones emergentes en muchos casos (Monroe 2012).

Difícilmente puede asegurarse que el patrón clásico de desplazamiento de caracteres sea resultado de un proceso de competencia, ya que esta misma es difícil de evaluar y en muchas ocasiones se hacen suposiciones muy generales a partir de observaciones superficiales (Dayan y Simberloff 2005, García-Ramos y Huang 2013). Algunos de los puntos controversiales en torno al estudio del desplazamiento de caracteres son las herramientas estadísticas usadas, la naturaleza de la evidencia morfológica, la elección de las especies competidoras o gremio de pertenencia, la elección de los caracteres morfológicos y su importancia funcional, además de la evidencia real de la repartición de recursos. Por estas razones, se han propuesto seis criterios que deben cumplirse para asumir que existe desplazamiento de caracteres (Dayan y Simberloff 2005, Schluter y McPhail 1992). 1. El patrón no puede ocurrir al azar; 2. Las diferencias fenotípicas deben ser heredables; 3. Las adaptaciones deben ser resultado de cambios evolutivos; 4. Las diferencias morfológicas deben reflejar diferencias en el uso de los recursos; 5. Los sitios de simpatria y alopatría no deben diferir demasiado respecto a la comida, el clima, o cualquier otra característica ambiental que pueda influir en el fenotipo; y 6. Debe haber evidencia de que existe “competencia”. Por ejemplo, Monroe (2012) utiliza el término de coexistencia como sinónimo de competencia, sin embargo, sus resultados no apoyan el hecho de que la competencia puede acelerar o desacelerar significativamente las tasas de evolución del tamaño corporal en mamíferos, y concluye que la coexistencia geográfica no es suficiente para determinar competencia.

Se han hecho pocos estudios en los que se ha evaluado la competencia como fuerza que favorece el desplazamiento de caracteres directamente en campo, sin embargo, existen algunos estudios como el de Dijkstra *et al* (2012) en el cual se evalúa experimentalmente la variación de los niveles de dos hormonas que están relacionadas con el estrés por competencia y que influyen en el comportamiento y múltiples aspectos de la morfología y la fisiología de un grupo de peces. Estas hormonas tienen que ver con las disyuntivas de las características de historias de vida que son importantes para la supervivencia y la reproducción. La selección de comportamientos regulados por estas hormonas puede desempeñar un papel importante en la creación y el mantenimiento de fenotipos

polimórficos. Los resultados de este estudio apoyan la idea de que la selección sexual y la selección natural favorecen la diversificación de este grupo taxonómico.

Hasta 1972 la mayoría de los trabajos que abordaban el desplazamiento de caracteres utilizaban a las aves como sistema de estudio (Grant 1972). Un ejemplo clásico del estudio de este fenómeno es el de los pinzones de Darwin (Grant y Grant 2006, Sulloway y Kleindorfer 2013), los cuales resultaron ser un grupo que presenta una diferenciación fenotípica pronunciada y sirven muy bien como modelo para entender procesos como las dinámicas evolutivas oscilantes, por ejemplo, la selección natural, la competencia interespecífica y la selección sexual (Grant y Grant 2006, Schluter 2000, Sulloway y Kleindorfer 2013).

La hipótesis de diferenciación fenotípica por medio de la explotación de recursos y de desplazamiento de caracteres actualmente se sigue poniendo a prueba con distintos grupos de aves, aunque los resultados encontrados son particulares de cada conjunto de especies. Por ejemplo, Barbosa *et al.* (2000), en su estudio con *Parus ater* no pueden corroborar que la hipótesis de explotación de recursos explique la variación que observaron en las estrategias de forrajeo de las aves. Sin embargo, encontraron una variación morfológica significativa respecto al peso y la longitud del tarso entre las aves dominantes y las subordinadas. Se considera que las aves dominantes son aquellas que generalmente tienen mayor tamaño y son más agresivas (Martin y Ghalambor 2014). Sus resultados sugieren que la competencia con otros individuos es el mecanismo por el que podrían surgir diferencias ecológicas en el forrajeo entre los individuos de la población de *P. ater* que estudiaron.

Uno de los trabajos más completos en los que se aborda la diferenciación fenotípica mediante desplazamiento de caracteres tiene como modelo de estudio a dos especies de ruiseñor, *Luscinia luscinia* y *Luscinia megarhynchos*, que aún mantienen flujo genético (Reifová *et al.* 2011). Se menciona que la plasticidad fenotípica también influye en la diferenciación y además se retoman los seis principios que deben estar presentes para poder asegurar que hay desplazamiento de caracteres. En este análisis se cumplen cuatro de estos

principios y se concluye que hacen falta estudios que comprueben que estos principios son ciertos para poder asegurar que el patrón de diferenciación observado es desplazamiento de caracteres (Reifová et al 2011).

En algunos estudios con aves también se ha encontrado que el desplazamiento de caracteres puede aportar más variación en un carácter que en otro, por ejemplo, en el pico más que el tarso, y también puede ser más evidente u operar más en las especies subordinadas que en las dominantes (Grava et al. 2013). Por lo tanto, un sólo proceso de diferenciación fenotípica como el desplazamiento de caracteres generalmente no explica los patrones de diversificación y especiación que pueden observarse en las aves.

El análisis del desplazamiento de caracteres como se ha hecho de manera tradicional es ciertamente muy restringido ya que descontextualiza el medio real en el que las especies se encuentran, es decir no incluyen el elemento espacial y temporal, así como la composición de la comunidad en el que las especies están inmersas. Se espera que las especies que están más cercanamente relacionadas tendrán ecologías similares y harán uso de recursos muy parecidos o de los mismos recursos, sin embargo, el efecto de la coexistencia con otras especies también influirá positiva o negativamente en la variación morfológica de las mismas (Benkman et al. 2010).

## 1.3 LA COEVOLUCIÓN Y EL MOSAICO GEOGRÁFICO DE LA COEVOLUCIÓN

### *1.3.1 La coevolución*

Tomando en cuenta que las especies son poblaciones espacialmente distribuidas que pueden estar conectadas por individuos que se dispersan y que potencialmente interactúan con poblaciones de otras especies a lo largo de su área de distribución (Ricklefs 2008), la diferenciación fenotípica también puede darse a partir de procesos coevolutivos (Gibert et al. 2013). La distribución espacial de estas poblaciones interactuantes de diferentes especies influye en el ensamblaje local de la comunidad y las dinámicas ecológicas, así como en los resultados evolutivos y coevolutivos (Leibold et al 2004, Gibert et al 2013). Por ejemplo las

interacciones entre las coníferas del género *Pinus* y los piquituertos del género *Loxia* en América del Norte y Eurasia, dependen de la presencia de las ardillas del género *Tamiasciurus*. En los sitios donde las ardillas son abundantes, las coníferas interactúan casi exclusivamente con estas, disminuyendo casi por completo las interacciones entre coníferas y piquituertos (Mezquida y Benkman 2005). En el caso de los piquituertos del complejo *Loxia curvirostra* y del pino *Pinus contorta spp. latifolia* se ha documentado que un incremento de las defensas de las semillas de los pinos, ha favorecido un aumento en el tamaño del pico de las aves que conduce a una fuerte selección divergente en los piquituertos, que está mediada por la presencia de un competidor potencial, la ardilla de pino *Tamiasciurus hudsonicus* (Benkman et al 2003, 2010).

Por mucho tiempo, la coevolución se definió como un proceso microevolutivo que consiste en el cambio de un carácter en los individuos de una especie, seguido de una respuesta evolutiva de esta misma especie al cambio de los individuos de otra especie. Actualmente algunos autores entienden por coevolución al proceso de cambio evolutivo recíproco entre especies interactuantes. Este cambio evolutivo está mediado por la selección recíproca entre poblaciones de especies distintas, de tal forma que al menos una de las dos especies se verá favorecida en cuanto a su adecuación (Gilbert et al 2013, Thompson 2005, 2009). La coevolución difusa ocurre cuando una o ambas poblaciones de la definición anterior están representadas por un arreglo de poblaciones en las que se genera una presión selectiva como grupo (Janzen 1980). Esta presión selectiva puede darse a partir de las interacciones entre las especies, sin embargo, Janzen (1980) menciona que debe dejar de usarse el término de coevolución como un sinónimo de interacción, simbiosis, mutualismo o interacción planta animal, por lo que algunos autores consideran que esta definición es muy restrictiva (Hembry et al. 2014). Se ha mencionado que el desplazamiento de caracteres es un tipo de coevolución en el que la competencia es la principal interacción que estructura los patrones de diferenciación fenotípica y lo llaman “coevolución competitiva” (Hembry et al 2014).

Por otra parte, la coevolución alternada es un tipo de coevolución multispecífica en el que están involucradas, una red de especies interactuantes, en lugar de pares de especies.

En el proceso de coevolución alternada las interacciones antagonistas son las principales fuerzas que promueven la selección recíproca entre especies (Thompson 2009).

De la misma forma en que se ha definido que es la coevolución, recientemente se ha definido a la diversificación coevolutiva como el proceso por medio del cual la coevolución entre dos o más taxones incrementa la diversificación neta (tasa de especiación-tasa de extinción) en al menos uno de los taxones interactuantes. La diversificación coevolutiva se origina por procesos microevolutivos, pero que resultan en cambios globales en los patrones de especiación entre las especies interactuantes. Teniendo en cuenta lo anterior el estudio de la diversificación coevolutiva requiere de la integración de resultados a lo largo de distintas escalas jerárquicas: desde escala intra poblacional (microevolución) hasta inter específica taxones (macroevolución), de tal forma que se pueda examinar la relación entre la coevolución y la especiación (Althoff et al 2014).

Thompson (1994) sugiere, que la diversificación coevolutiva ocurre entre grupos de especies que interactúan y que controlan el movimiento de los gametos de uno de los participantes, por ejemplo, las interacciones especializadas entre plantas y polinizadores y la herencia materna de los simbioses intracelulares. Cuando la coevolución ocurre entre poblaciones subdivididas geográficamente, es posible que cambie la capacidad de los individuos de diferentes poblaciones localmente adaptadas para aparearse con éxito, lo que a su vez puede influir en los patrones de apareamiento de otras especies (Thompson 1994). Si tomamos en cuenta que determinadas especies son colecciones de poblaciones genéticamente distintas y que la selección frecuentemente difiere entre poblaciones en diferentes ambientes, entonces las interacciones entre las especies serán diferentes en diferentes ambientes (Thompson 2009).

Para tener un panorama más de completo en los estudios coevolutivos sería importante incluir y atender la estructura geográfica de las especies interactuantes ya que en muchos de los estudios solamente se profundiza en el análisis de las partes morfológica o fisiológica de las especies. Además, es necesario conocer la composición de los ensambles de las especies interactuantes. La mayoría de los estudios sobre coevolución no consideran a la coevolución alternada o a la coevolución multiespecífica. Los estudios siguen la

tendencia de hacer análisis de especies por pares donde no se incorpora gran parte de su contexto ecológico y evolutivo, es decir el contexto real en el que las especies están inmersas (Thompson 2009).

### *1.3.2 El mosaico geográfico de la coevolución*

¿Por qué hay tantas especies? y ¿Por qué son tan diferentes? ¿Qué procesos o condiciones inducen una respuesta evolutiva en las especies? Las respuestas pueden ser varias, por ejemplo, puede deberse a procesos de especiación alopátricos (Aguilée et al. 2012) al ambiente físico al que están expuestas las especies, a que la naturaleza continuamente cambia la evolución de las interacciones antagónicas, a que las especies forman interacciones intra e interespecíficas, como el mutualismo y el comensalismo, que permiten la diversificación dentro de nuevas zonas adaptativas (Thompson 2009). Todas las explicaciones anteriores pueden ser correctas dependiendo de la escala temporal y espacial, de los procesos e interacciones. El proceso evolutivo contribuye a la estructura de la variación fenotípica en todas las escalas espaciales y temporales que son relevantes. Es importante el desarrollo de nuevas estrategias y análisis en el estudio de los procesos evolutivos que integren la teoría evolutiva y los procesos ecológicos. La teoría ecológica por sí sola es insuficiente para entender las redes de interacciones bióticas, sin embargo, una de las grandes aportaciones de la teoría del mosaico geográfico de la coevolución es que establece un puente entre la ecología y la evolución (Hembry et al. 2014, Thompson 2009).

En la naturaleza las especies están inmersas en un mosaico de interacciones (Benkman et al 2010, Thompson 2005, 2009), en donde la presión de selección recíproca cambiará a partir de la interacción con una especie o más y de las características abióticas a lo largo de la distribución espacial de las especies. A partir de esta premisa se desarrolló la teoría del mosaico geográfico de la coevolución, la cual considera la variabilidad espacial como la clave para entender la dinámica de los procesos coevolutivos. Esta teoría menciona que la evolución de las interacciones entre las especies está conformada por tres

componentes en la variación en la coevolución: (1) la variación geográfica en la estructura de selección en una interacción, (2) la variación geográfica en la fuerza de la selección de reciprocidad y (3) la variación geográfica en la distribución de las características que se encuentran en las especies que interactúan (Thompson 2005, 2009).

El mosaico geográfico de la coevolución está sujeto a estos tres tipos de variación. La variación en la estructura de selección toma la forma de un mosaico geográfico de intensidades de selección en el cual el efecto del genotipo de una especie sobre el genotipo de otra especie difiere entre ambientes o regiones. La variación en la fuerza de selección recíproca produce en un extremo “hotspots” coevolutivos que exhiben una selección recíproca fuerte en las especies interactuantes y en el otro extremo “coldspots” evolutivos en los cuales no hay selección recíproca. La variación en la distribución de los caracteres a través de los paisajes está influenciada por el flujo génico, la deriva génica y la dinámica de las metapoblaciones, creando de esta forma un mosaico de caracteres coevolutivos a través de los ecosistemas (Thompson 2005, 2009).

Existen diferentes tipos de dinámicas coevolutivas, por ejemplo depredador-presa, parásito-hospedero, mutualismo y las especies que compiten. Las interacciones coevolucionan en mosaicos geográficos que son continuamente moldeados a través de los ecosistemas. Las interacciones biológicas entre las especies ocurren a lo largo de toda su distribución espacial y generan diferentes intensidades en la interacción y especializaciones locales (Thompson 2005). Las interacciones locales pueden ser diferentes, ya que dos especies que interactúan no necesariamente presentan la misma distribución geográfica. Por lo tanto, la dinámica de las especies puede seguir rutas distintas ya que constituyen grupos de poblaciones distribuidos espacialmente bajo diferentes condiciones (Hanski et al. 1998). La teoría del mosaico geográfico de la coevolución postula que la coevolución espacialmente variable a través de una metapoblación promueve la diferenciación fenotípica y genotípica entre poblaciones.

La coevolución opera junto con otros mecanismos y a menudo sólo una de las especies interactuantes completa el proceso de especiación (Hembry et al. 2014). Hay

cuatro puntos centrales en la teoría del mosaico geográfico de la coevolución: 1) los organismos multicelulares requieren de una o más interacciones coevolutivas para sobrevivir y reproducirse, 2) los ecosistemas ricos en especies están contruidos sobre una base de interacciones coevolutivas, 3) la coevolución genera diversidad como resultado de la carrera armamentista o el mutualismo obligatorio, y 4) las interacciones frecuentemente coevolucionan como mosaicos geográficos que continuamente se moldean a través de los ecosistemas (Thompson 2009).

El número de ejemplos de especiación a partir del mosaico geográfico de la coevolución está limitado por el número de mosaicos geográficos que han sido examinados buscando evidencias de especiación (Althoff et al 2014). Hembry et al. (2014), en una revisión que hacen sobre el mosaico geográfico de la coevolución y la diversificación de especies, mencionan que las interacciones antagónicas probablemente conducen a un proceso de coevolución pero que no necesariamente dará como resultado la diversificación de especies. Se dice que la competencia estructura los procesos coevolutivos más que cualquier otra interacción y que el aislamiento geográfico juega un papel muy importante para que la coevolución de como resultado la diversificación de especies, sin embargo, concluyen que aún se necesitan estudios en los que se pruebe que la coevolución realmente produce diversificación.

Hasta ahora hay dos enfoques para el estudio de los procesos coevolutivos y el mosaico geográfico de la coevolución, los estudios con aproximaciones correlativas y los estudios experimentales. Los estudios correlativos proveen evidencia que sugiere el rol de la coevolución (Nuismer et al. 2010), sin embargo, para demostrar completamente que existe un proceso coevolutivo se debe observar que hay selección recíproca. Se necesitan datos que integren procesos microevolutivos con patrones macroevolutivos (Althoff et al. 2014). Nogueira et al. (2015) en su estudio del mosaico geográfico de la evolución de plantas, analizaron la variación del néctar extrafloral en función de las hormigas y la composición de herbívoros que interactúan con una especie de planta (*Anemopoegna album*). Concluyen que si hay un mosaico geográfico de interacciones y que el mutualismo

hormiga-planta es contexto dependiente. La variable de respuesta que ellos evaluaron fue la variación de néctar extrafloral y la variable explicativa fue la composición de hormigas y herbívoros de las plantas en los distintos sitios donde se analizó a *A. album*. La importancia del trabajo de Nogueira *et al.* (2015) es que incluye una escala espacial amplia y que parte del estudio es experimental. La composición y la abundancia de los herbívoros resultaron ser muy importantes en la producción de néctar extrafloral. El elemento geográfico ha sido recientemente incorporado en estudios de interacciones (Nogueira et al 2015, Thompson 1994, 2005, 2009), sin embargo, incluir la parte experimental puede ser más complejo dependiendo de las especies interactuantes que se estén analizando.

El mosaico geográfico de interacciones es importante porque contextualiza espacialmente los procesos de diferenciación fenotípica como el desplazamiento de caracteres y las interacciones entre las especies. Lo ideal sería conocer todas las redes de interacción entre las especies que evolucionan o coevolucionan y la variación de la estructura de selección, la variación en la fuerza de selección y la variación de la distribución de los caracteres en las especies que interactúan, sin embargo, tener todo el panorama completo aún resulta una labor muy compleja (Hembry et al 2014). Abordar la complejidad del mosaico geográfico de una especie o taxones sigue siendo un reto por eso es deseable la incorporación de herramientas que nos permitan representar geográficamente todas o una gran parte de las posibles interacciones interespecíficas o intraespecíficas. El análisis del mosaico geográfico de la coevolución mediante el campo de diversidad (Arita et al 2008, Villalobos y Arita 2010, Villalobos et al 2013) es un punto de partida para acceder a la historia coevolutiva de las especies, y es una aproximación a una mayor cantidad de interacciones posibles.

## 1.4 EL CAMPO DE DIVERSIDAD COMO HERRAMIENTA DE ACCESO AL MOSAICO GEOGRÁFICO DE INTERACCIONES

### *1.4.1 El campo de diversidad*

El campo de diversidad se genera al cuantificar la diversidad de especies de todos los sitios en los cuales una especie en particular está presente, por lo que 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). 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 (Nekola y Brown 2007).

El campo de diversidad se obtiene a partir de una matriz de presencia / ausencia, donde las filas representan las especies y las columnas las localidades o sitios muestreados. La suma de los elementos a lo largo de una fila representa la ocupación geográfica de una especie, y se refiere al número de áreas en la que tal especie está presente. La suma de los elementos a lo largo de una columna representa la diversidad de especies de un área (McGeosh y Gaston 2002).

Los elementos de la matriz pueden tener entradas binarias que representan presencia (1) y ausencia (0) de ciertas especies en un sitio dado (Simberloff y Connor 1979). 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 (Arita et al. 2008, 2012, Bell 2003, McGeoch y Gaston 2002). 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 (Graves y Rahbeck 2005). Una manera de considerar la interacción entre filas y columnas en una matriz de presencia ausencia 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, 2012, Bell 2003, Simberloff y Connor 1979). En el modo Qr, los datos se calculan por columnas, pero considerando la estructura de las filas que cruzan una columna dada con una entrada distinta de cero (es decir, especies que ocurren en un sitio determinado). Este procedimiento genera el "campo de dispersión" de un sitio, que es el conjunto de los tamaños de las áreas de distribución de todas las especies que ocurren en esa localidad (Graves y Rahbek 2005, Arita et al. 2008). De manera equivalente, se realizan los análisis en modo Rq por filas, pero incorporando la información de las columnas que cruzan una fila determinada con un valor de entrada distinto de cero y obteniendo de esta manera el campo de diversidad de una especie determinada (Arita et al. 2008, Villalobos y Arita 2010).

La variación geográfica de las interacciones es un componente muy importante del proceso coevolutivo, ya sea de la estructura o fuerza de selección, así como de la distribución de los caracteres de las especies que interactúan (Thompson 2005, 2009). Mediante el campo de diversidad se puede analizar la variación geográfica de las interacciones de una especie con respecto a otras ya que se obtiene a partir del patrón de co-distribución geográfica de las especies a lo largo de un área. Es un análisis con el cual podemos acceder al mosaico geográfico de interacciones en diferentes escalas espaciales y con el cual podemos ver la composición en la cual está inmersa una especie, así como la estructura interna de su área de distribución (Gibert et al 2013, Thompson 2009, Villalobos y Arita 2010). La estructura interna del área de distribución se ha descrito en términos de variación de la abundancia o de la composición genética (Brown et al. 1996, Sagarin et al. 2006, Eckert et al. 2008, Barbour et al. 2009). Sin embargo, la estructura interna del área de distribución de una especie también puede examinarse en términos de la variación geográfica del número de solapamientos con otras especies. Cuando se evalúa este solapamiento de las áreas de distribución, es posible medir la riqueza de especies en diferentes sitios del área de distribución de una especie en particular. El patrón resultante estará determinado por la variación de la riqueza de especies en todo el continente, pero

también dependerá de la ubicación y de las propiedades geométricas de las áreas de distribución de las especies individuales (Villalobos y Arita et al. 2010).

El campo de diversidad es una herramienta con la cual se puede observar y analizar la estructura del área de distribución de un taxón mediante un mapa que permite la visualización de los patrones de co-distribución con otras especies, así como la distribución de la frecuencia de los valores de riqueza de otras especies. En otras palabras, esta aproximación permite analizar la variación de la riqueza de especies dentro del área de distribución de una especie focal y puede visualizarse con un mapa de distribución geográfica en el que se muestre el patrón de la riqueza general de especies, o mediante una gráfica de distribución de frecuencias construida a partir del recuento de las áreas de distribución que se sobrelapan en cada cuadrante en los cuales la especie focal está presente (Villalobos y Arita 2010). 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 o la co-distribución, 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). Hay que considerar que 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 geográfica (Arita et al 2008, Šizling et al 2009).

Los patrones observados de co-distribución fueron interpretados originalmente en términos de la exclusión competitiva (Diamond 1975), sin embargo, también pueden ser explicados y entendidos en términos de similitud y preferencias de hábitat (Wiens 1989). En la mayoría de los análisis de los ensambles continentales de especies se asume que las áreas de distribución muestran cohesividad espacial, es decir que los sitios donde se encuentra una especie se distribuyen continuamente, sin embargo existen excepciones (Herrera-Alsina et al. 2018), y que por lo tanto la dispersión de los individuos hacia diferentes sitios tiene probabilidades distintas de ocurrir dependiendo de donde se

encuentren esos sitios. Bajo esta perspectiva, la presencia de las especies en un sitio está probablemente determinada por un efecto combinado de procesos evolutivos como la especiación y la extinción, las condiciones ambientales actuales y las interacciones entre las especies (Field et al 2009, Wiens y Donoghue 2004).

Si se asume que el número de poblaciones de las especies es proporcional al tamaño del área de distribución, el volumen del campo de diversidad de cualquier especie debe ser proporcional al número total de poblaciones de todas las especies que potencialmente interactúan con éste. Los parámetros del campo de diversidad permiten un análisis de la distribución geográfica de estas poblaciones, por lo que contribuyen a un mejor entendimiento de la estructura interna de las áreas de distribución (Villalobos y Arita 2010). Partiendo de lo anterior entonces ya podemos entender porque el campo de diversidad de una especie puede representar el patrón geográfico de posibles interacciones y por lo tanto puede ser una representación del mosaico geográfico de interacciones sensu el mosaico geográfico de la coevolución propuesto por Thompson (2005, 2009). Esta misma teoría ha hecho predicciones específicas sobre el resultado que darán las interacciones ecológicas en procesos evolutivos en una escala amplia, algunas de esas predicciones son, que los caracteres que coevolucionan en las especies que interactúan, varían entre los distintos ambientes en los que se codistribuyen las especies, esos caracteres también varían geográficamente en su grado de reciprocidad y pocas veces los cambios en estos caracteres que coevolucionan se fijan al nivel de especie (Thompson 2005, 2009, 2013). El campo de diversidad puede poner a prueba esas predicciones a través del análisis de patrones geográficos de co-distribución (Villalobos y Arita 2010).

El campo de diversidad es una propiedad del área de distribución de las especies, mediante la cual podemos saber cómo está distribuida espacialmente cada especie que forma parte del campo de diversidad dentro del mismo, es decir en qué porcentaje de celdas o sitios se distribuye cada especie (Villalobos y Arita 2010, Villalobos et al 2013). A su vez la distribución geográfica de las especies puede ser moldeada a través del espacio por las

interacciones bióticas, estas interacciones bióticas pueden facilitar o incrementar los procesos evolutivos de diferenciación fenotípica entre las especies interactuantes, como el desplazamiento de caracteres, de tal forma que en algunos sitios esta misma diferenciación fenotípica facilite el acceso a los diferentes tipos de recursos que aprovechan las especies y por lo tanto permite la coexistencia y traslape geográfico (Thompson 2005, 2009, 2013).

#### *1.4.2 Áreas de distribución potencial*

La construcción del campo de diversidad requiere de las áreas de distribución de todas las especies que potencialmente se co-distribuyen con *H. leucotis*, sin embargo, no todas estas especies cuentan con áreas de distribución completas, en algunos casos se tiene únicamente el mapeo de localidades individuales y registros puntuales, inclusive muchas de las especies carecen de un número adecuado de especímenes colectados (Peterson et al 1998), lo cual podría sesgar o limitar la construcción de la matriz de presencia ausencia y los resultados obtenidos. Por lo tanto resulta conveniente utilizar métodos que permitan acercarnos con más certeza a la distribución geográfica de las especies (Espinosa-Organista et al 2002) como es la generación de mapas de distribución potencial a partir del modelado de nicho ecológico. Esta herramienta correlaciona los puntos de ocurrencia de cada especie con las condiciones ambientales asociadas a ellos (Peterson 2001), lo cual permite completar los espacios vacíos en los datos puntuales y en las distribuciones geográficas (Rojas-soto et al 2003). Los modelos de nicho ecológico se basan en la teoría de nicho ecológico de Hutchinson (Hutchinson 1957, 1959), la cual propone que las especies tienen preferencias ecológicas que las caracterizan, por lo que es más probable encontrarlas en sitios donde encuentren las condiciones adecuadas para su supervivencia (Soberon 2007).

Es posible obtener modelos de nicho ecológico utilizando distintos algoritmos que se basan en diferentes aproximaciones matemáticas (Guisan y Zimmermann 2000). El algoritmo genético de producción de conjuntos de reglas o GARP, por sus siglas en inglés (Stockwell y Peters 1999), es uno de los algoritmos que ha sido más utilizado para la elaboración de modelos de nicho. Aunque se han desarrollado otros métodos, la cantidad de

literatura y lo robusto de los métodos han demostrado que GARP es un algoritmo eficiente y que logra minimizar el sesgo producido por la irregularidad de los datos biológicos (Peterson et al. 2007). GARP genera y evalúa conjuntos de reglas que representan asociaciones no aleatorias entre las condiciones climáticas en las localidades conocidas para una especie, y aquellas de la región de estudio en general (Stockwell y Noble 1992, Stockwell y Peters 1999, Kobelkowsky-Vidrio et al. 2014). Una de las características más llamativas de GARP es su alta precisión predictiva (Peterson y Navarro 2009, Haverkost et al. 2010), además, es conocido por evitar la subestimación de presencias (error de omisión), aunque tiene una ligera tendencia a la sobreestimación (es decir, error de comisión; Peterson y Navarro 2009).

### 1.5 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Un tema intrigante y que aún se está entendiendo, es como la retroalimentación entre las especies que coexisten influye en los procesos evolutivos, en este sentido, el contexto espacial y temporal adquiere una gran importancia. La teoría del mosaico geográfico de la coevolución considera la heterogeneidad geográfica como un factor clave para describir la dinámica de los procesos coevolutivos (Thompson 2009, Hembry et al. 2014). Según la teoría del mosaico geográfico de la coevolución se puede describir la coexistencia de las especies en dos cláusulas principales: 1) la presión de selección natural recíproca aumenta a medida que más especies coexisten localmente y 2) los atributos abióticos de las comunidades varían en el intervalo geográfico de distribución de las especies (Thompson 2005, 2009, Benkman et al. 2010). De acuerdo con lo anterior, la variación en la fuerza de las interacciones bióticas genera “hotspots” y “coldspots” coevolutivos, dependiendo de si hay un efecto significativo de la selección natural recíproca entre las especies que interactúan o no (Thompson 2005, 2009). La intensidad de las interacciones bióticas que experimenta una especie en particular puede ser diferente a lo largo de su distribución geográfica, debido a los cambios en la composición de las especies locales, lo que a su vez puede llevar a las especies a experimentar especializaciones locales (Benkman et al. 2001).

Lo anterior es especialmente importante porque estos cambios pueden repercutir en que la dinámica ecológica y evolutiva de las especies siga diferentes rutas, ya que sus poblaciones se distribuyen espacialmente en diferentes condiciones (Hanski 1998). Se ha sugerido que la variación morfológica entre poblaciones que es resultado de las interacciones bióticas (es decir, desplazamiento de caracteres) es un factor potencial que desencadena o completa la especiación (Dayan y Simberloff 2005, Grant y Grant 2006, Pfennig y Pfennig 2009, 2010). Algunos estudios han abordado como es que los caracteres morfológicos pueden verse influenciados por las interacciones entre pares de especies o entre grupos pequeños de especies (Herrera et al. 2006, Benkman et al. 2003, 2010, Nogueira et al. 2015, Stinchcome y Rausher 2002), sin embargo aunque estos estudios contribuyen a la comprensión de las interacciones interespecíficas y la retroalimentación potencial sobre una especie focal, se tiende a ignorar el contexto espacial y la estructura de la comunidad en su conjunto (Althoff et al. 2014, Hembry et al. 2014). En la naturaleza las especies se encuentran usualmente inmersas dentro de grandes comunidades, por lo que la comprensión de los patrones de divergencia, o la ausencia de la misma, y su influencia en la presencia o ausencia de especies en las comunidades, requieren de modelos que incluyan diferentes escalas de análisis (Dayan y Simberloff 2005). En este estudio se abordó el desplazamiento de caracteres desde la perspectiva de la ecología de comunidades en una escala regional y mediante un análisis del mosaico geográfico de la coevolución a través la construcción de campos de diversidad (Arita et al. 2008; Villalobos y Arita 2010, Tovilla-Sierra 2012), tomando en cuenta a las especies de colibríes que potencialmente coexisten con la especie focal (*H. leucotis*), ya sea mediante la riqueza de especies o mediante la diversidad filogenética de la comunidad de colibríes en la que se encuentra inmersa la especie focal a lo largo de un gradiente geográfico, y tomando en cuenta los recursos florales que son aprovechados por la misma, ya que se han encontrado patrones relacionados a la repartición diferencial de recursos que apoyan la hipótesis de que la competencia induce el desplazamiento de caracteres (Dayan y Simberloff 2005, Tovilla-Sierra 2012).

El análisis de las interacciones entre especies se hizo en un contexto geográfico amplio que abarca toda el área de distribución de *H. leucotis*. Se analizó la influencia de la

coexistencia potencial (medida a través de la codistribución potencial) con otros colibríes que tiene *H. leucotis* sobre su variación geográfica, y se analizó la influencia que tiene la riqueza potencial de recursos de los cuales se alimenta la especie focal sobre su variación geográfica. Se comparó la influencia de los recursos y de la codistribución potencial con otros colibríes sobre la morfología de *H. leucotis* en un mosaico geográfico de interacciones.

### 1.6 *Hylocharis leucotis* (VIEILLOT, 1818)

El grado de especialización ecológica de los colibríes (McGuire et al. 2014, Sonne et al. 2019) sugiere que cualquier cambio en la presión de las interacciones bióticas puede reflejarse en cambios en su morfología, lo que los convierte en un grupo ideal para evaluar la influencia de las interacciones bióticas en su espacio morfológico. Se eligió usar a *H. leucotis* como especie focal porque su distribución en México y en el sistema montañoso de Centroamérica está bien documentada a diferencia de otras especies de colibrí, además de que su dieta está muy bien descrita (Schuchmann 1999, Arizmendi y Rodríguez-Flores 2012). *Hylocharis leucotis* es una especie común en los sistemas montanos, se distribuye desde el sur de Arizona, Sonora, Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, las tierras altas de México hasta Guatemala, El Salvador, Honduras y llega hasta el norte de Nicaragua (Howell y Webb 1995). Actualmente se reconocen tres subespecies: *Hylocharis leucotis borealis*, *H. leucotis leucotis* y *H. leucotis pygmaea* (Clements et al. 2018). Su distribución altitudinal va desde los 1200 hasta los 3500 msnm y habita principalmente en bosques de pino y en zonas abiertas, se alimenta del néctar floral de diversas plantas (ANEXO III) y de insectos que extrae de las mismas o que captura en vuelo (Howell y Webb 1995; Schuchmann 1999). Es una especie que muestra dimorfismo sexual, los machos tienen el pico recto, rojo brillante tanto en la base de la maxila como en la base de la mandíbula, la punta del pico es negra, la corona es violeta iridiscente, presenta una franja postocular blanca, los auriculares son negruzcos, el resto de la parte dorsal verde iridiscente, la garganta es violeta brillante, el pecho y los flancos son de color verde

moteado, partes bajas de color gris. En el caso de las hembras, la corona es de color grisácea a café, la garganta blanca con moteado verde, parte dorsal verde iridiscente, con la franja postocular blanca y los auriculares negros, en ambos sexos las alas son negruzcas (Johnsgard 1983).

### 1.7 PREGUNTA PRINCIPAL

¿El espacio morfológico de *Hylocharis leucotis* está influenciado por el mosaico geográfico de interacciones en el que está inmerso?

### 1.8 HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

#### *Hipótesis 1*

El espacio morfológico que ocupa *Hylocharis leucotis* está determinado por la presencia potencial de otros colibríes en su campo de diversidad. Entre más riqueza haya, es decir, que más especies coexistan con *H. leucotis*, habrá más presión por competencia y menor acceso a recursos. Por lo que para poder acceder a una gama más amplia de recursos:

- Se espera que, en los lugares con un mayor número de colibríes coexistentes, el volumen del espacio morfológico de *H. leucotis* sea más amplio, es decir presente mayor variación morfológica.

#### *Hipótesis 2*

El espacio morfológico que ocupa *Hylocharis leucotis* está determinado por la cercanía filogenética con otras especies presentes en su campo de diversidad. Las especies más emparentadas hacen uso de recursos similares, por lo que la presión por competencia puede aumentar para poder acceder y aprovechar una gama más amplia de recursos que posiblemente pudieran estar siendo subutilizados (Malpica et al. 2017):

- Se espera que en aquellos sitios donde la distancia filogenética promedio de *H. leucotis* respecto a otros colibríes presentes en su campo de diversidad sea menor, el volumen de su espacio morfológico sea más amplio.

### *Hipótesis 3*

El espacio morfológico que ocupa *Hylocharis leucotis* está determinado por la riqueza potencial de recursos florales de su campo de diversidad. Para poder acceder a una mayor diversidad de recursos:

- Se espera que, en los lugares con mayor disponibilidad de recursos florales, el volumen del espacio morfológico de *H. leucotis* sea más amplio, es decir presentará mayor variación morfológica.

## II. OBJETIVOS

1. Visualizar el mosaico geográfico de interacciones de *Hylocharis leucotis* mediante su campo de diversidad. Este campo de diversidad incluye los recursos florales de los que se alimenta y los colibríes con los que puede llegar a coexistir.
2. Evaluar el espacio morfológico de *Hylocharis leucotis* a lo largo de su distribución geográfica.
3.
  - a) Observar el efecto de la coexistencia potencial de otros colibríes, con *Hylocharis leucotis* sobre su variación morfológica, en un mosaico geográfico de interacciones.
  - b) Analizar la distancia filogenética promedio de *Hylocharis leucotis* respecto a los otros colibríes presentes en su campo de diversidad a lo largo de un gradiente geográfico, con relación a la variación morfológica de éste.
  - c) Observar el efecto de la riqueza potencial de recursos florales que presenta *Hylocharis leucotis* sobre su variación morfológica, en un mosaico geográfico de interacciones.

### III. METODOLOGÍA

#### 3.1 CAMPO DE DIVERSIDAD

Se construyó el campo de diversidad de *H. leucotis*, que incluye la riqueza potencial de las especies de colibríes que se distribuyen dentro de su área de distribución, también se construyó el campo de diversidad que incluye a los recursos florales de los cuales se sabe que *H. leucotis* se alimenta.

Para construir el campo de diversidad, primero se hizo un filtro altitudinal de las distribuciones de especies de colibríes con las que puede coexistir *H. leucotis*, y se obtuvo información de 39 especies de plantas que conforman los recursos florales de los cuales se alimenta (Arizmendi y Rodríguez-Flores 2012). La distribución de estas especies se visualizó en el sistema de información geográfica QGIS ver. 2.16.2 (<[www.qgis.org/](http://www.qgis.org/)>). Posteriormente se modelaron las áreas de distribución potencial de la especie focal y de las especies de colibríes potencialmente coexistentes, así como de los recursos florales de los cuales se alimenta.

##### *3.1.1 Modelación de áreas de distribución potencial*

Se hizo una búsqueda de registros geográficos en la base de datos de GBIF.org (2013), de la especie focal y de las especies que integran el campo de diversidad (plantas y colibríes), con base en la lista obtenida a partir del filtro altitudinal y con base en la lista de recursos florales. Para cada especie se hizo una depuración de los puntos de presencia obtenidos y se excluyeron los registros incoherentes geográficamente. A partir de los registros obtenidos de la base de datos GBIF y de las áreas de distribución propuestas por NatureServe (Ridgely et al. 2003) se generó un molde para cada especie con base en las coordenadas de los puntos de colecta más externas. Este molde representa el área o espacio accesible de la especie modelada en cuestión (M) (Soberón et al. 2017). Cada especie tiene un espacio accesible diferente, y por lo tanto un molde diferente, a partir del cual se cortaron las capas bioclimáticas, y sobre este espacio se modeló el área de distribución potencial (Figura 1). Las capas bioclimáticas con las cuales se hizo la modelación de las áreas de distribución se obtuvieron de WorldClim 1.0 (Hijmans et al. 2005). El conjunto de variables bioclimáticas

con las cuales se construyó cada modelo de distribución potencial es particular para cada especie. Para evitar los problemas de multicolinealidad y sobreparametrización que pueden producirse al utilizar todas las variables se realizó el siguiente procedimiento: Una vez que se recortaron las 19 capas bioclimáticas se extrajo la información climática de cada variable para cada registro y se analizó mediante matrices de correlación dentro del espacio M de cada especie (Peterson et al. 2011). Se realizó un análisis de componentes principales para identificar las variables que son más informativas para cada modelo.

Las áreas de distribución potencial se modelaron con el algoritmo Garp (Genetic Algorithm for Rule Production) (Stockwell and Peters 1999) mediante la plataforma openModeller ver. 1.1.0 (Muñoz et al. 2011). Ya que se considera que GARP tiende a sobreestimar la distribución de las especies (Peterson y Navarro 2009), existe la posibilidad de que en algunos sitios haya una sobrestimación de la riqueza de especies. Para hacer la modelación y seleccionar el mejor modelo soportado, se utilizaron localidades espacialmente únicas, es decir combinaciones únicas de especie-localidad (latitud/longitud), y se activó la opción de “Best subsets”. Los mejores subconjuntos (Best subsets) son seleccionados en función de errores moderados de omisión y comisión (Anderson et al. 2003). Se generaron 100 modelos para cada especie, 70% de los puntos se usaron para generar los modelos (training) y 30% de los puntos se usaron para validar los (testing). Otros parámetros que se consideraron para cada especie fueron, límite de convergencia de 0.01 o número máximo de iteraciones de 999; 20 modelos bajo umbral de omisión (omisión suave, medida en porcentaje de puntos predichos); umbral de comisión del 50% (medido en porcentaje de píxeles del área total); y comisión del tamaño de muestra de 999 (es decir, datos de pseudo-ausencia utilizados para estimar la comisión). Como resultado, GARP arroja un mapa consenso de los diez mejores modelos para cada especie (Kobelkowsky-Vidrio et al. 2014). openModeller cuenta con una prueba (Accuracy Roc Score Kappa) que evalúa la calidad de los modelos generados, Kappa toma valores entre -1 y 1, donde los valores por encima de 0.8 representan un buen consenso, mientras que los valores  $\leq 0$ , representan que no hay un buen consenso.

El paso siguiente consistió en reclasificar y vectorizar los rasters de salida resultantes para cada especie. En el vector final solo se consideraron aquellas áreas donde coincidieran más de siete modelos (es decir donde coinciden siete o más modelos = 1 presencia). En la edición final, se recortó cada mapa de distribución potencial considerando las áreas accesibles de cada especie de acuerdo con la distribución histórica y las barreras geográficas (Howell y Webb 1995, AOU 1998, Ridgely et al. 2003, Martínez-Gordillo et al. 2013).

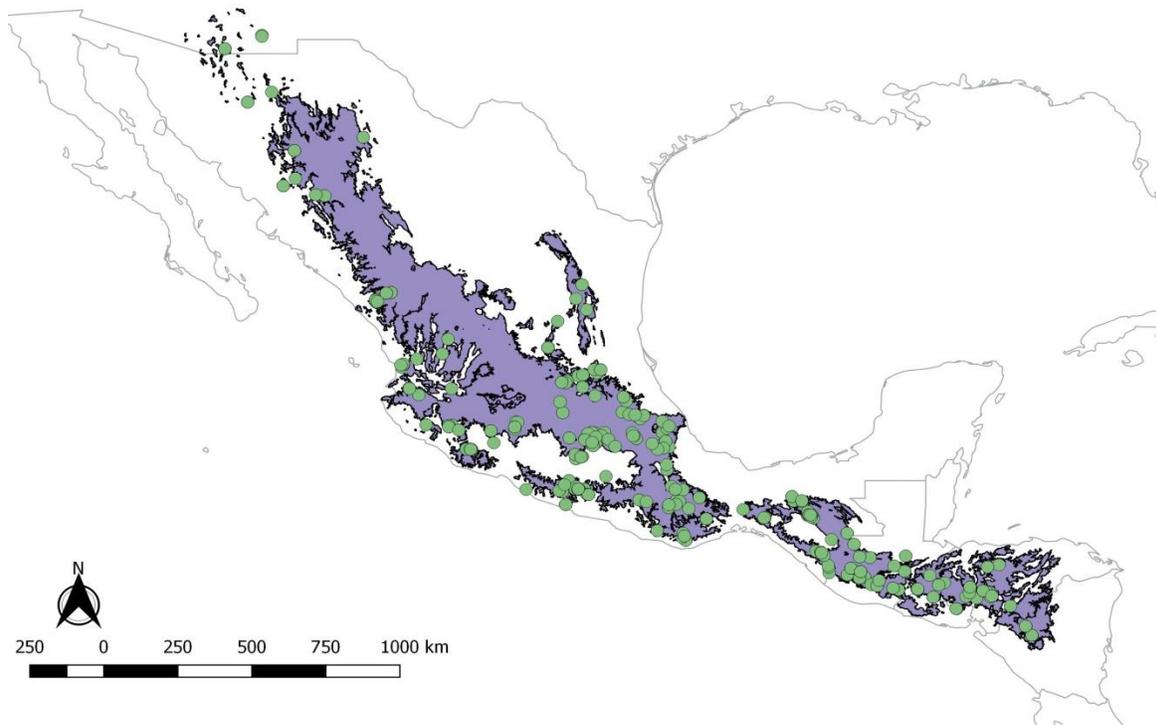


Figura 1: Mapa de distribución potencial de *Hylocharis leucotis*. En la edición final solamente se consideraron aquellas áreas donde coincidieran más de 7 de modelos. Los puntos en verde representan las localidades donde se colectaron los ejemplares medidos.

### 3.1.2 Campo de diversidad

Para visualizar el conjunto de distribuciones modeladas se utilizó QGIS ver. 2.16.2 (<[www.qgis.org/](http://www.qgis.org/)>), y se evaluó el sobrelapamiento geográfico de los colibríes y de los recursos florales a través de una rejilla con 552 celdas de igual área (0.5° x 0.5° latitud y longitud cerca del Ecuador), que cubre toda el área de distribución de *Hylocharis leucotis*. Las celdas se consideraron como comunidades locales por lo que se construyó una matriz de presencia ausencia en la que las especies se ubicaron en filas y las celdas de la rejilla se colocaron en columnas, para el caso de los colibríes fueron 55 filas y 552 columnas, para el caso de las plantas fueron 39 filas y 552 columnas. A partir de estas celdas se generó una matriz de presencia ausencia para todos los sitios en los que se distribuyen las distintas especies que se traslapan geográficamente con *H. leucotis*, a partir de esta matriz se generó un vector de riquezas para cada celda presente en el área de distribución de *H. leucotis*. Con este vector se generó tanto el mapa de riquezas para todo el grupo, que incluye a los colibríes coexistentes y a los recursos florales de los cuales se alimenta, como el histograma de distribución de frecuencias que en conjunto forman el campo de diversidad.

### 3.2 ANÁLISIS MORFOLÓGICO

Para caracterizar el espacio morfológico de *H. leucotis*, se midieron ejemplares tanto de machos como de hembras, contenidos en la colección de aves del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (MZFC, UNAM), la colección de aves del Museo Americano de Historia Natural (AMNH), la colección de Aves del Museo Nacional de Historia Natural (NMNH), la colección de Aves del Museo de Zoología Comparada (MCZ, Harvard) y la colección de Aves del Museo de Historia Natural de Delaware (DMNH). A su vez las colecciones de aves de Kansas University, la colección de aves del Museo de Historia Natural del Condado de Los Ángeles (LACM) y la colección de aves del Moore Laboratory of Zoology (MLZ) enviaron especímenes de Centroamérica a la colección del AMNH para que pudieran tomarse medidas.

Se midieron once variables (Cuadro1) que representan el tamaño y la forma de los principales módulos funcionales de la anatomía externa de las aves que están asociados a los rasgos ecológicos (Claramunt 2010): Longitud del pico (BL), ancho del pico (WL), profundidad del pico (BD), longitud de la primaria más larga (WLLP), longitud de la décima primaria (WLTP), longitud de la primera secundaria visible (WW), longitud máxima de la cola (TMAX), longitud mínima de la cola (TMIN), ancho de la cola (TWL), longitud del tarso (TARL) y longitud del hálux (HL) (sensu Claramunt 2010).

Cuadro 1: Variables morfológicas medidas; las 11 variables morfológicas medidas representan la talla y la forma de los principales módulos funcionales de la anatomía externa de las aves, pico, ala, cola y pata (Claramunt 2010).

Variabes morfológicas medidas	Siglas en inglés
Longitud del pico (Bill length)	BL
Ancho del pico (Bill width)	WL
Profundidad del pico (Bill depth)	BD
Longitud de la primaria más larga (Wing length to the longest primary)	WLLP
Longitud de la décima primaria (Wing length to the tenth primary)	WLTP
Longitud de la primera secundaria visible, ancho del ala (Length to the first secondary feather)	WW
Longitud máxima de la cola (Tail maximum length)	TMAX
Longitud mínima de la cola (Tail minimum length)	TMIN
Ancho de la cola (Tail width)	TWL
Longitud del tarso (Tarsus length)	TARL
Longitud del hálux (Halux length)	HL

### *3.2.1 Asignación de unidades de análisis morfológico.*

693 ejemplares medidos pudieron ser asociados a una georreferencia y se visualizaron en un mapa mediante QGIS ver. 2.16.2 (<[www.qgis.org/](http://www.qgis.org/)>). Los ejemplares muestreados no se distribuyeron uniformemente en el espacio, por lo que, los individuos fueron asignados a 41 unidades geográficas operacionales independientes (OGU por sus siglas en inglés) tomando en cuenta la proximidad entre registros, su posición geográfica y que la muestra fuera de al menos diez ejemplares por OGU (Figura 2). Cada OGU está integrada por un número similar de celdas (en un intervalo de una a seis celdas) de tal forma que el área de cada OGU es similar.

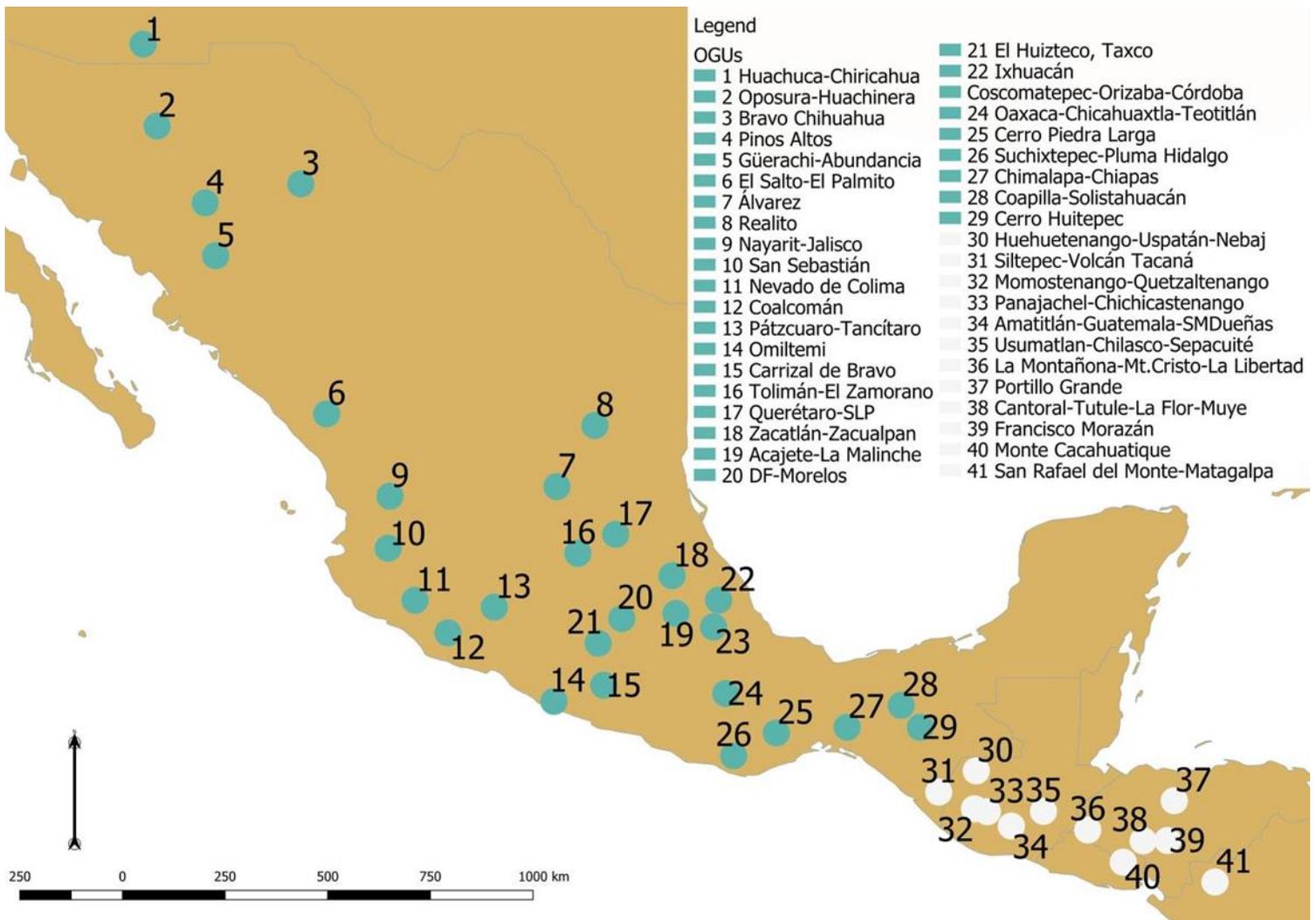


Figura 2: Unidades geográficas operacionales independientes (OGU) distribuidas al largo del área de distribución de *Hylocharis leucotis*. Los ejemplares se asignaron a 41 OGUs, la numeración corresponde a un gradiente que va de 1 a 41 de noroeste a suroeste. Los círculos azules representan a las OGU que pertenecen a la subregión Norte del Istmo de Tehuantepec, los círculos en blanco representan a las OGU que pertenecen a la subregión Sur del Istmo de Tehuantepec.

Se hizo un análisis exploratorio de las variables morfológicas, mediante la observación de la distribución de frecuencias en histogramas y diagramas de caja y bigote, se encontró que tanto en los histogramas como en las gráficas de caja las variables muestran en general una distribución simétrica parecida a la normal. Este análisis exploratorio también se hizo comparando los valores para machos y hembras y se observó que no había una diferencia evidente entre los sexos. Sin embargo, para algunas variables (WLLP, WW, WLTP, TMIN) se identificaron algunos valores extremos atípicos (mediante la función `outlierTest` “Car” package in R), estos valores extremos atípicos fueron excluidos de los análisis posteriores, para evitar que los resultados posteriores fueran artefactos producidos por éstos (Aguinis et al 2013). Posteriormente se re-escalaron y se centraron todas las variables, usando la función genérica “scale” contenida en R.

### 3.2.2 *Análisis multivariados y univariados*

Se hizo un análisis de conglomerados (*cluster analysis*), en el programa R, para identificar grupos de OGU basados en la similitud morfológica entre poblaciones. Debido a que todas las variables tienen una distribución normal aproximada, se decidió utilizar la distancia euclidiana para llevar a cabo el análisis de cluster. Se utilizaron diferentes métodos aglomerativos: *single* (*single linkage agglomerative clustering*), *complete* (*complete linkage agglomerative clustering*), *UPGMA*, *WPGMA*, *UPGMC*, *WPGMC* (*average agglomerative clustering*), *Ward*, *Ward2* (*Ward’s minimum variance clustering*) (Borcard et al. 2011). Para seleccionar el mejor método de aglomeración se hicieron correlaciones cofenéticas y se dibujaron diagramas de Shepard-like. Para conocer el número óptimo de conglomerados se llevó a cabo el índice de calidad de Rousseeuw que arroja un ancho de siluetas, y un diagrama de silueta al final de cada partición (Borcard et al. 2011). También se hicieron análisis de varianza simple (ANOVA) para ver si había diferencias significativas en la variación de cada variable morfológica medida de la especie focal a lo largo de las OGU.

Para obtener una medida que represente el espacio morfológico en cada OGU, primero se hizo un análisis de componentes principales (PCA) con todos los ejemplares y con las once variables que se midieron, para ver cómo estaba distribuido el espacio morfológico de *Hylocharis leucotis* a lo largo de su área de distribución e identificar las variables que aportan más variación dentro de este espacio morfológico. Se identificaron las siguientes siete variables que explican globalmente la mayor variación para cada componente principal: largo del pico, longitud de la primaria más larga, longitud de la primera secundaria visible (ancho del ala), longitud máxima de la cola, ancho de la cola, largo del tarso y largo del hálux. Posteriormente se realizó un segundo PCA en cada OGU con estas siete variables y a partir de los eigenvalores o valores propios se calculó la varianza propia (Claramunt 2010). La varianza propia es un índice que describe la dispersión de la variación morfológica en un conjunto de especies, donde valores mayores de varianza propia indican una mayor variación fenotípica en el espacio morfológico. Con otras palabras, la varianza propia es una medida de la variación fenotípica dentro del espacio morfológico (Claramunt 2010).

### 3.3 RELACIÓN ENTRE LA VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y EL CAMPO DE DIVERSIDAD

En cada OGU se midieron la variación morfológica de *Hylocharis leucotis* y se calcularon los valores de riqueza promedio de colibríes y de plantas, a partir del campo de diversidad de la siguiente forma: en cada celda contenida dentro una OGU se cuantificó la diversidad de especies de colibríes y de recursos florales. La riqueza de colibríes por celda es el número potencial de especies de colibríes con los cuales se co-distribuye *Hylocharis leucotis* localmente a lo largo de su área de distribución, de esta forma se obtiene una medida de la competencia potencial que puede llegar a experimentar la especie focal. En el caso de las especies de plantas, la riqueza de especies por celda es la abundancia de recursos florales dentro del área de distribución de *Hylocharis leucotis*. Cuando una OGU contenía más de una celda se calculó el promedio de los valores de diversidad, con la

finalidad de tener un solo valor que representa la riqueza para cada OGU. Un enfoque alternativo para evaluar la intensidad de la competencia potencial es el cálculo del total de la similitud filogenética (como un sustituto de la similitud ecológica) entre *Hylocharis leucotis* y las especies de colibríes con las que se co-distribuye en cada OGU. A pesar de que se han documentado algunas excepciones (Uriarte et al. 2010), la cercanía filogenética puede ser un buen descriptor de la intensidad de la competencia (Burns y Strauss 2011, Venail et al. 2014). Aunque se han hecho algunas críticas respecto al uso de las métricas filogenéticas como proxy de procesos ecológicos, como lo es la competencia (Gerhold et al. 2015).

Se calculó el índice de similitud filogenética o índice de relación neto (net relatedness index) de la especie focal respecto a los otros colibríes (NRIfocal) que es el promedio de la distancia filogenética entre una especie determinada y cada uno de los miembros de la comunidad local (Herrera-Alsina y Villegas-Patraca 2014) para cada OGU. Para ello se utilizó el árbol filogenético de Bribiesca et al. (2018), cuya hipótesis concuerda totalmente con el árbol filogenético de McGuire et al. (2014) pero con la ventaja adicional que incluye más especies que coexisten localmente con *H. leucotis*. De esta forma se obtuvieron los valores de riqueza, varianza propia y distancia filogenética promedio (Cuadro 2).

Finalmente, se realizó una prueba de correlación de Pearson entre los valores de varianza propia (es decir, la variación morfológica local de *H. leucotis*) y 1) la diversidad de recursos florales, 2) la riqueza de especies de colibríes y 3) NRIfocal.

Debido a que un análisis de conglomerados que se realizó previamente sugirió la formación de dos grupos principales, se decidió reagrupar las OGU en dos subgrupos o subregiones: Norte del Istmo de Tehuantepec y Sur del Istmo de Tehuantepec, para posteriormente repetir el análisis de correlación de Pearson entre la variación morfológica y los valores del campo de diversidad en cada subregión.

Se excluyeron ocho OGU del análisis final porque no contaban con un número suficiente de ejemplares y por la distancia geográfica con las OGU restantes, no se reagruparon con las 33 OGU que entraron en el análisis final (Cuadro 2).

El análisis de la variación geográfica del espacio morfológico de la especie focal se hizo en función de los campos de diversidad, intentando acceder de esta forma al mosaico geográfico de interacciones de *Hylocharis leucotis*. Todos los análisis fueron hechos con ayuda del programa R ver. 3.5.0 (R Core Team, 2018), para los análisis de componentes principales y para los análisis de agrupamiento se utilizaron las paqueterías “car” (Fox y Weisberg 2011), “vegan” (Oksanen et al. 2018) y “cluster” (Maechler et al. 2018) y para el cálculo del NRI se utilizó la paquetería “picante” (Kembel et al. 2010).

Cuadro 2: Valores de varianza propia, riqueza de colibríes y plantas y distancia filogenética promedio.

<b>OGU</b>	<b>Varianza propia</b>	<b>Riqueza de colibríes</b>	<b>Riqueza de recursos florales</b>	<b>NRI Focal</b>
<b>1</b>	47.89	10	4	2.49
<b>4</b>	32.73	12	19	2.62
<b>5</b>	49.32	12.25	24	2.44
<b>6</b>	71.11	18.6	31.3	2.19
<b>7</b>	74.82	12	31	2.54
<b>9</b>	87.95	16.5	31.75	2.12
<b>11</b>	62.50	21.5	37.5	2.69
<b>12</b>	41.53	21	37	3.14
<b>13</b>	36.41	20	37.6	2.28
<b>14</b>	58.19	19.5	33	3.02
<b>15</b>	87.76	23	37	2.72
<b>16</b>	60.32	14.5	34.75	3.18
<b>17</b>	57.35	20	35	3.04
<b>18</b>	75.66	25.3	37.3	1.52
<b>20</b>	63.94	19.6	37.3	2.18
<b>21</b>	45.41	22	38	1.59
<b>22</b>	88.69	26.5	37.5	2.92
<b>23</b>	53.95	28.5	37.5	3.71

<b>24</b>	66.61	28.4	37.6	2.43
<b>25</b>	64.68	32	39	3.64
<b>26</b>	51.11	23.5	38.5	2.93
<b>28</b>	34.22	27.6	32	2.34
<b>29</b>	134.95	27.6	35.3	2.07
<b>30</b>	73.57	30.25	34	2.34
<b>31</b>	66.44	29	36	3.41
<b>32</b>	44.76	28	36	1.82
<b>33</b>	47.12	27.5	35.5	3.55
<b>34</b>	45.79	26	35.5	4.27
<b>35</b>	55.55	28	32.3	2.95
<b>36</b>	61.72	28	34	4.28
<b>38</b>	98.60	28.3	36	3.46
<b>39</b>	54.94	28	32.3	5.77
<b>41</b>	48.66	31	30.5	3.31

---

## IV. RESULTADOS

### 4.1 CAMPO DE DIVERSIDAD

De los 452 cuadrantes que abarcan el área de distribución de *Hylocharis leucotis* en todos están presentes al menos seis competidores potenciales, el número de especies con los que se co-distribuye geográficamente varía desde 6 hasta 35. La riqueza aumenta gradualmente desde el centro de México encontrándose los valores más altos a partir del sur de México y hasta Centroamérica. (Figura 3a). La distribución de frecuencias muestra que en el promedio de los cuadrantes *Hylocharis leucotis* compite potencialmente con 18 especies (Figura 3b). De los 452 cuadrantes que abarcan el área de distribución de *H. leucotis* en todos está presente al menos uno de los recursos florales de los cuales se sabe que se alimenta, el número de recursos florales con los que coexiste geográficamente varía desde uno hasta 39. La riqueza aumenta gradualmente a partir de la Sierra Madre Oriental y Occidental, encontrándose los valores más altos a partir del Eje Neovolcánico, la depresión del Balsas y la Sierra Madre del Sur (Figura 4a). La distribución de frecuencias muestra que en el promedio de los cuadrantes *H. leucotis* coexiste potencialmente con 27 de los recursos florales que son parte de su campo de diversidad (Figura 4b).

Los mapas de distribución potencial, resultantes de las especies de colibríes y de los recursos florales, se pueden consultar en el Anexo IV, los valores ARS Kappa asociados a cada especie, el número de ocurrencias y las variables bioclimáticas que se utilizaron para modelar la distribución potencial, pueden consultarse en el Anexo II (Appendix 1).

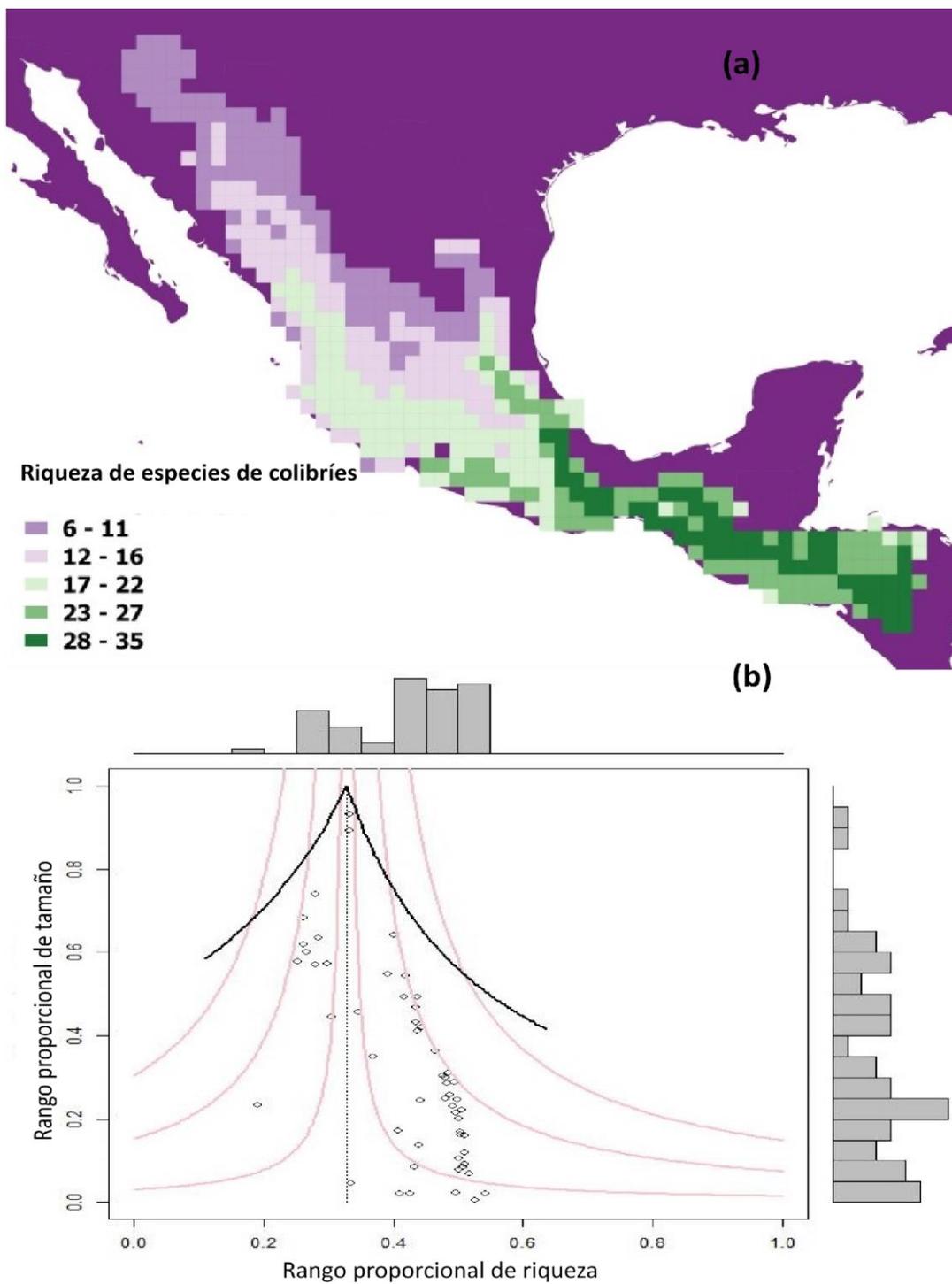


Figura 3: a) Patrón geográfico de riqueza de especies de colibríes que potencialmente están coexistiendo con *H. leucotis*. b) *Range-Diversity plot* por especies de colibríes (55 especies) en 452 cuadrantes (Promedio = 18.05, Mediana = 17, Varianza = 52.19, Sesgo = 0.32) que conforman el área de distribución de *H. leucotis*.

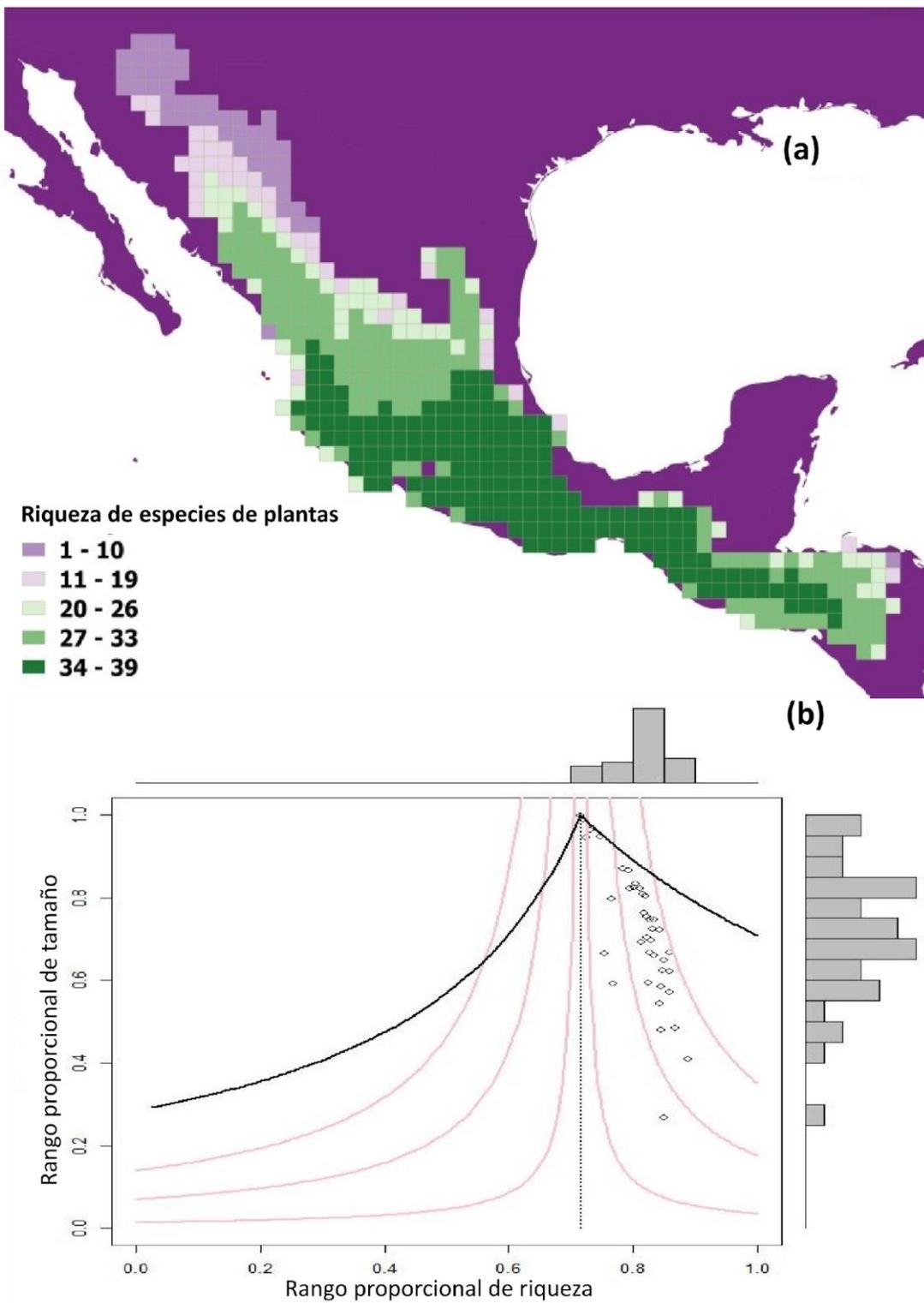


Figura 4: a) Patrón geográfico de riqueza de recursos florales que potencialmente están coexistiendo con *H. leucotis*. b) *Range-Diversity plot* por especies de recursos florales (39 especies) en 452 cuadrantes (Promedio = 27.90, Mediana = 31, Sesgo = -1.07) que conforman el área de distribución de *H. leucotis*.

## 4.2 ANÁLISIS MORFOLÓGICO

Se midieron 785 ejemplares, sin embargo, en algunos casos no fue posible obtener la información de las 11 variables, solamente para 746 ejemplares se obtuvieron las medidas completas, de este conjunto de especímenes medidos 693 pudieron ser asociados a una georreferencia (Figura 2).

### *4.2.1 Análisis de conglomerados, análisis de varianza, análisis de componentes principales*

El análisis de conglomerados, tanto para hembras como para machos, muestra que *Hylocharis leucotis* se divide morfológicamente en dos grupos. El patrón de separación morfológica es muy similar para hembras y machos, sin embargo, en el caso de los machos la separación es más abrupta que en el caso de las hembras donde la separación es un poco más gradual. En el caso de los machos uno de los grupos se encuentra prácticamente en toda el área de distribución, mientras que el segundo grupo se separa a partir de Guatemala y hacia Centro América, y se concentra principalmente en esta área (Figura 5a y 6a). En el caso de las hembras, mientras que uno de los grupos se distribuye hacia el norte del Istmo de Tehuantepec, el otro grupo se distribuye hacia el sur del Istmo de Tehuantepec hasta Nicaragua (Figura 5b y 6b). En ambos casos de acuerdo a la correlación cofenética (machos R: 0.471; hembras R: 0.516) el mejor modelo de agrupamiento fue el obtenido con el método Complete (Figura 5 y 6).

Los análisis de varianza dieron como resultado que existen diferencias significativas para la mayoría de las variables morfológicas entre las OGU, lo que sugiere que existe una diferencia importante en el espacio morfológico de *H. leucotis* a lo largo de su distribución geográfica (Cuadro 3, Figura 7). En el caso de los machos, se encontró que ocho de las once variables tienen diferencias significativas entre las 41 OGUs, siendo la profundidad del pico, la longitud del tarso y la longitud del hálux las variables en las cuales no hay diferencias significativas. En el caso de las hembras, el análisis muestra que siete de las

once variables tienen diferencias significativas entre las 41 OGU, en este caso, el ancho y la profundidad del pico, la longitud del tarso y la longitud del hálux son las variables en las cuales no hay diferencias significativas. Machos y hembras coinciden en la ausencia de variación en las variables de profundidad del pico, largo del tarso y largo del hálux. Se observa que los ejemplares de las OGU que se localizan al sur del Istmo de Tehuantepec son en promedio más pequeños que los ejemplares de las OGU más norteñas (Cuadro 3, Figura 7).

Cuadro 3: Variación de las variables morfológicas entre las 41 unidades geográficas operacionales. Las probabilidades se refieren a ANOVAS de una vía, comparando las medias de cada OGU. Valores de significancia: 0 ‘\*\*\*\*’ 0.001 ‘\*\*\*’ 0.01 ‘\*\*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ’ 1

Variables morfológicas	Machos		Hembras	
	F	Pr(>F)	F	Pr(>F)
Longitud del pico (BL)	338.4	< 2.2e-16 ***	104.04	< 2.2e-16 ***
Ancho del pico (BW)	19.06	1.579e-05 ***	3.0977	0.07969
Profundidad del pico (BD)	2.087	0.1493	1.3771	0.2418
Longitud de la primaria más larga (WLLP)	229.58	< 2.2e-16 ***	89.078	< 2.2e-16 ***
Longitud de la décima primaria (WLTP)	203.34	< 2.2e-16 ***	85.185	< 2.2e-16 ***
Longitud de la primera secundaria visible (Ancho del ala) (WW)	109.85	< 2.2e-16 ***	50.148	1.596e-11 ***
Longitud máxima de la cola (TMAX)	110.82	< 2.2e-16 ***	31.886	4.64e-08 ***
Longitud mínima de la cola (TMIN)	90.474	< 2.2e-16 ***	23.209	2.589e-06 ***
Ancho de la cola (TWL)	23.655	1.605e-06 ***	25.678	8.098e-07 ***
Longitud del tarso (TARL)	0.4438	0.5056	1.5739	0.2109
Longitud del hálux (HL)	0.01	0.9202	0.1845	0.6679

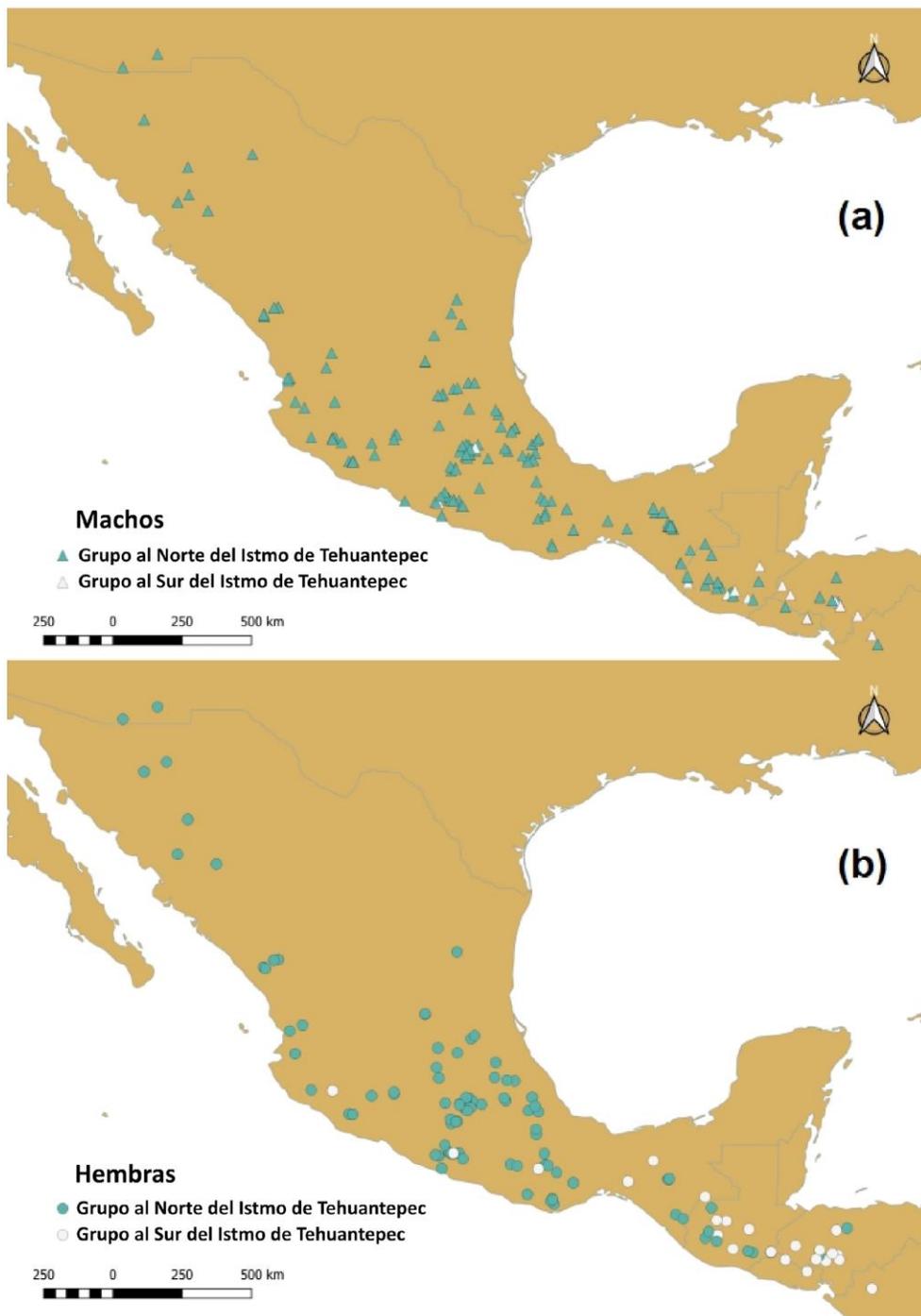
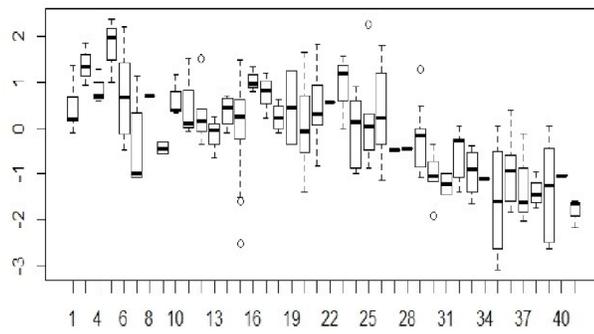
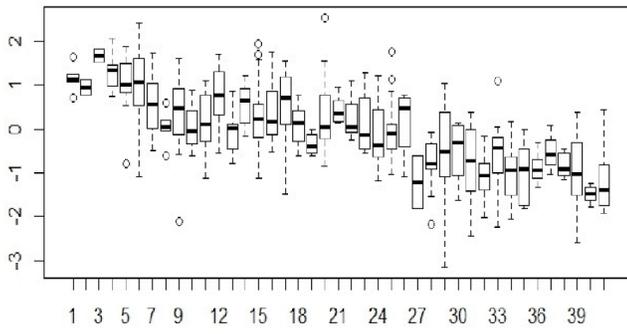
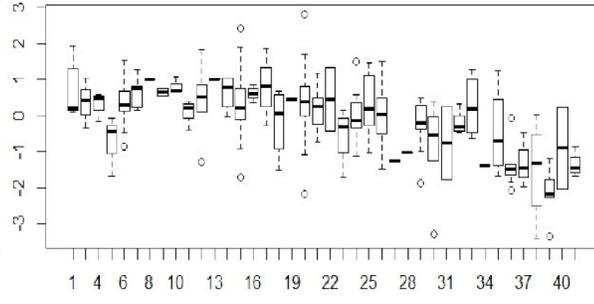
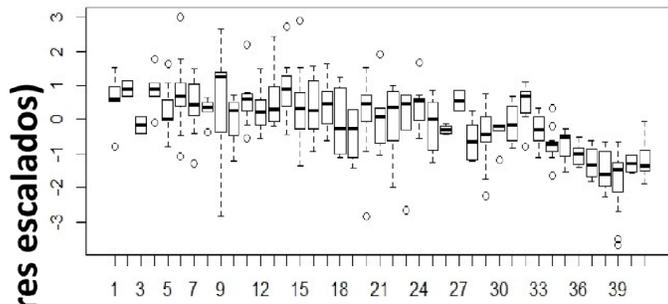
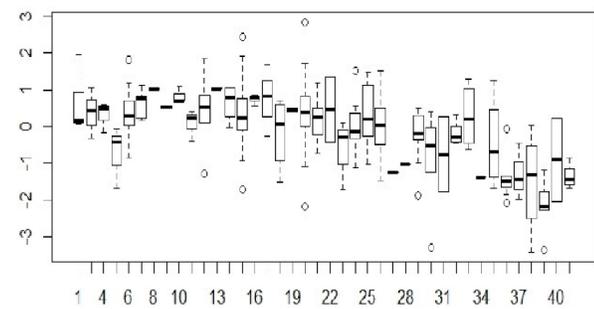
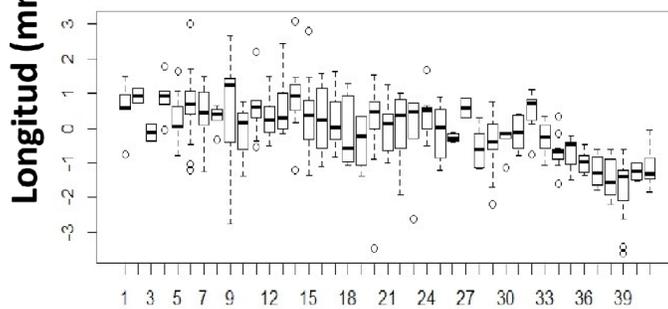
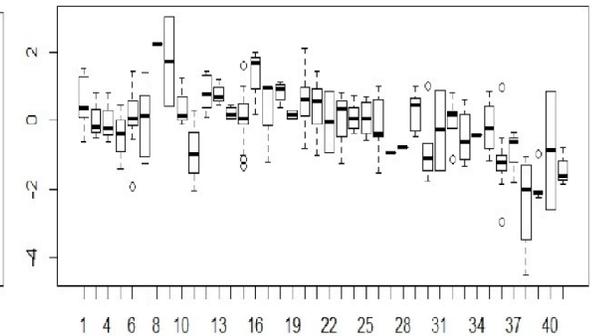
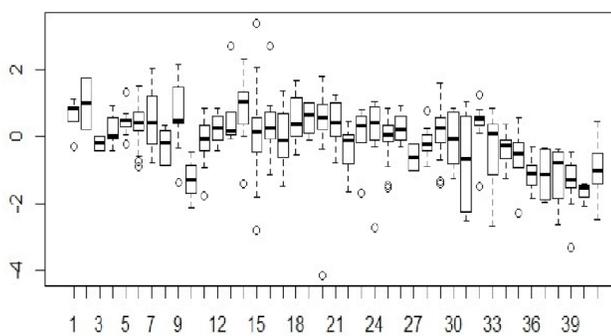
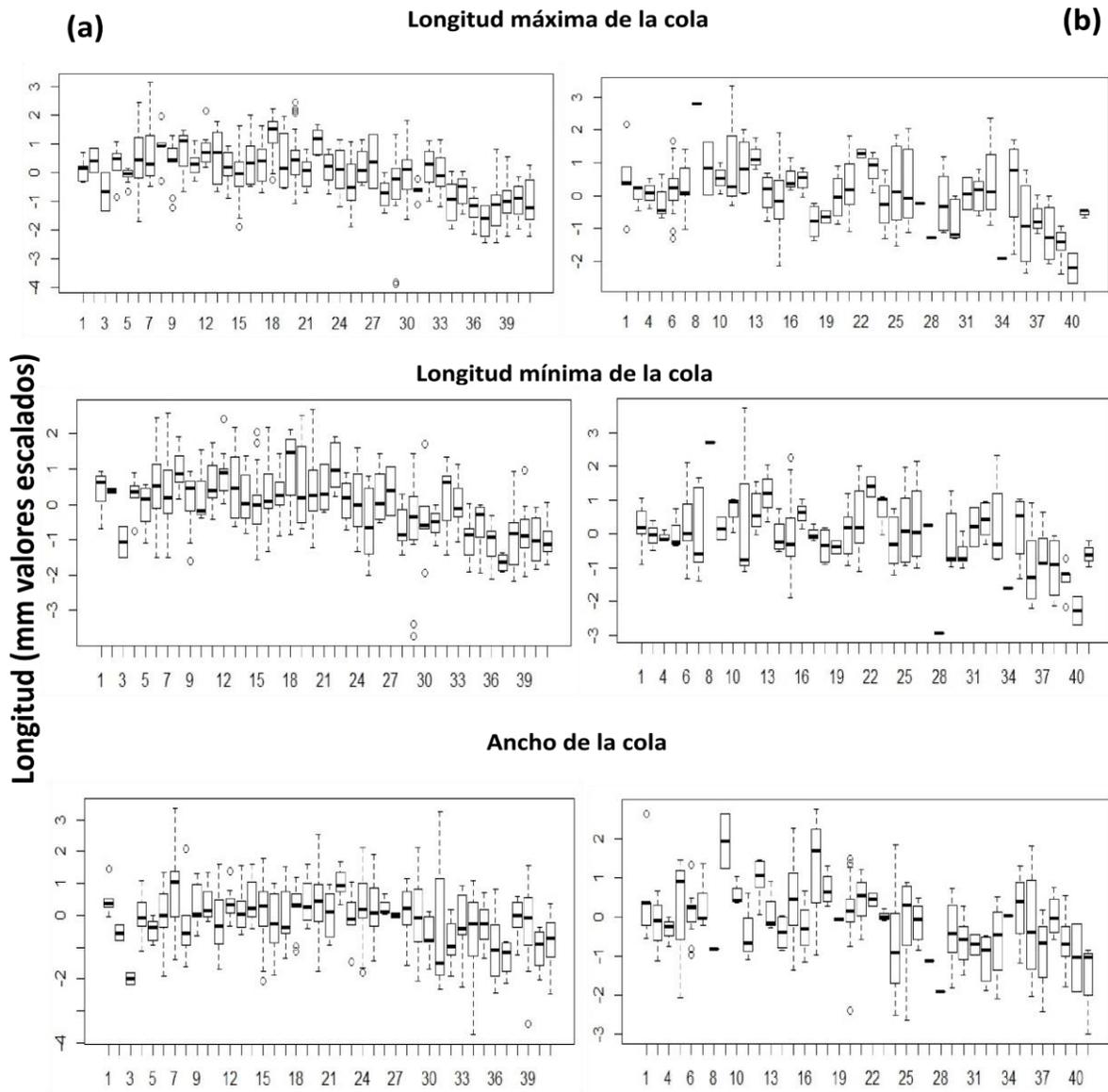


Figura 5: Análisis de conglomerados (número óptimo de grupos) de la variación morfológica de *H. leucotis* visualizado en un contexto espacial. Es posible reconocer dos grupos, uno más Norteño coloreado en azul y otro más Sureño coloreado en blanco. (a) Los machos se muestran en triángulos y (b) las hembras se muestran en círculos.



**(a)****Longitud del pico****(b)****Longitud de la primaria más larga****Longitud de la décima primaria****Ancho del ala****OGUs**



### OGUs

Figura 7: Variación morfológica de las variables con diferencias significativas a lo largo del área de distribución de *Hylocharis leucotis*, estas variables son longitud del pico, longitud y ancho de las alas, y longitud y ancho de la cola. Para (a) machos, en la columna izquierda y (b) hembras, en la columna derecha. Las OGU están numeradas de 1 al 41 y están organizadas en el eje X, mientras que en el eje Y se representan la longitud en mm con valores escalados y centrados.

El análisis de componentes principales mostró que el espacio morfológico de *H. leucotis* se construye en un 55% de varianza acumulada en tres componentes: el primer componente (PC1) representa el 34%, donde la longitud de la primaria más larga (longitud del ala) es la variable de mayor contribución (2.44696), seguida por la longitud de la décima primaria (2.42949), la longitud máxima de la cola (2.23787), la longitud mínima de la cola (2.10063), el ancho del ala (2.00163), el ancho de la cola (1.28100), el ancho del pico (1.10602), la longitud del pico (1.07033), la profundidad del pico (0.37231), la longitud del tarso (-0.06418) y finalmente la longitud del hálux (0.03060): el segundo componente (PC2) representa el 11%, en este componente la variable que aporta más variación es la longitud del tarso (-1.9374), seguida de la longitud del hálux (-1.8061), la longitud del pico (-0.8535), el ancho del pico (-0.8307), la profundidad del pico (-0.8016), la longitud de la décima primaria (0.5139), la longitud de la primaria más larga (0.4756), el ancho del ala (0.4394), la longitud mínima de la cola (-0.3773), la longitud máxima de la cola (-0.2933) y finalmente el ancho de la cola (0.1708): El tercer componente (PC3) representa el 10%, en este componente la variable que aporta más variación es la longitud mínima de la cola (-1.54897), seguida de la longitud máxima de la cola (-1.30675), la longitud de la primaria más larga (0.92988), la longitud de la primaria más larga (0.91921), la profundidad del pico (0.86189), la longitud del hálux (0.79246), la longitud del pico (-0.73741), el ancho del ala (0.73143), el ancho del pico (0.71345), el ancho de la cola (-0.10610) y finalmente la longitud del tarso (0.05192). Con el análisis de componentes principales se identificaron siete variables que explican globalmente la mayor variación para cada componente principal. Estas variables son, largo del pico, longitud de la primaria más larga, longitud de la primera secundaria visible (ancho del ala), longitud máxima de la cola, ancho de la cola, largo del tarso y largo del hálux. Una vez que se hizo el cálculo de la varianza propia se pudo observar que el valor más grande de variación fenotípica corresponde a la OGU 29 (Varianza propia =134.95, Cuadro 2, Figura 8) que se localiza al sur del área de distribución de *H. leucotis*, mientras que el menor corresponde a la OGU 4 (Varianza propia = 32.73, Cuadro2, Figura 8) que se localiza al norte del área de distribución. Sin embargo, el valor de la varianza propia en general no corresponde con la localización geográfica de

las OGU, es decir que los valores mayores no necesariamente están al sur o viceversa.

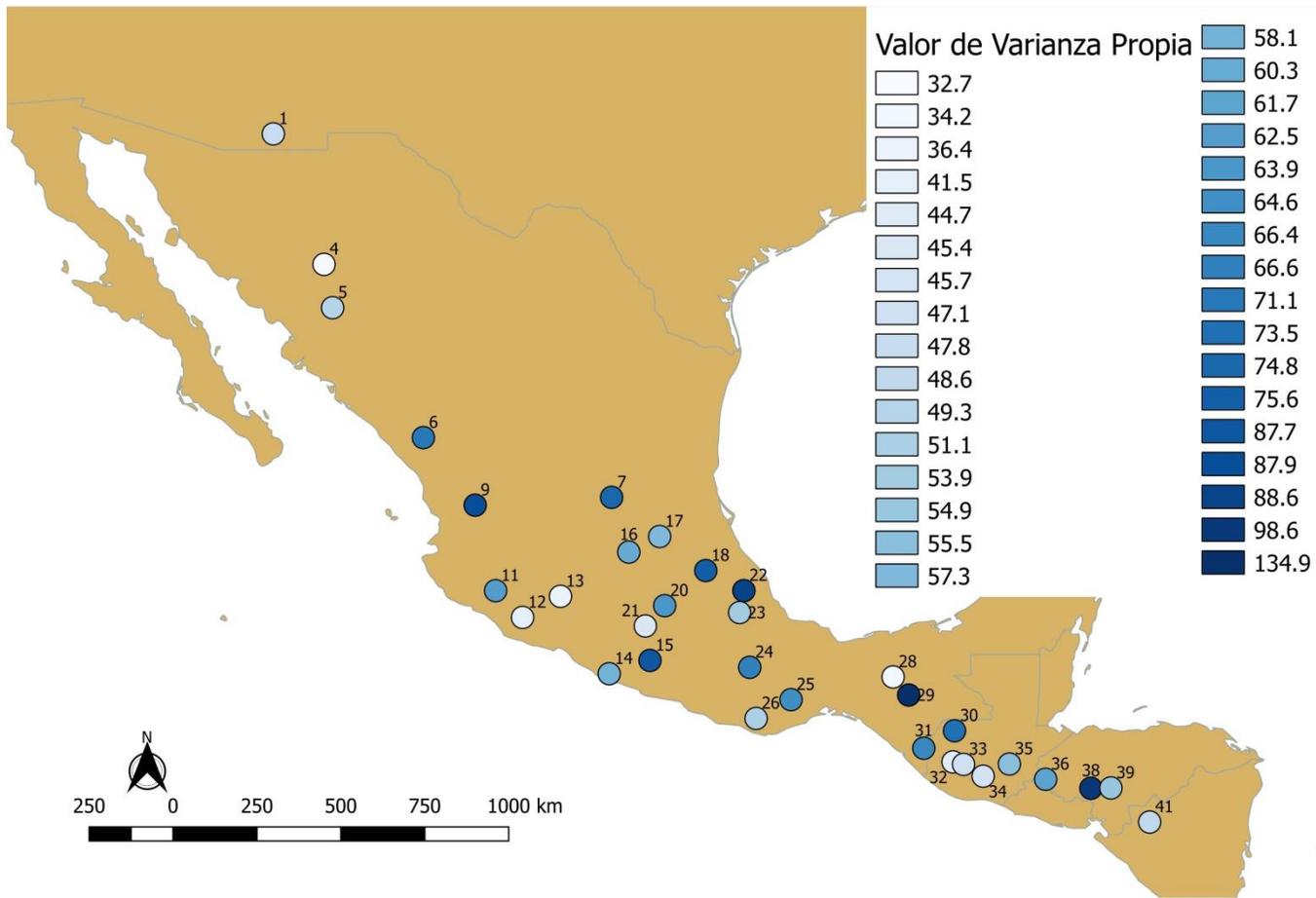


Figura 8: Unidades geográficas operacionales (OGUs) y los valores asociados de varianza propia. Las OGUs con valores mayores de varianza propia tienen una coloración azul más intensa, mientras que las OGUs con valores menores de varianza propia tienen una coloración más tenue.

#### 4.3 RELACIÓN ENTRE LA VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y EL CAMPO DE DIVERSIDAD

Se encontró una correlación positiva no significativa ( $R = 0.174$ ,  $p\text{-value} = 0.331$ ) entre la riqueza de los colibríes y la variación morfológica representada con la varianza propia de *H. leucotis* (Figura 9b), mientras que la correlación entre la similitud filogenética representada con la distancia filogenética promedio y la variación morfológica fue positiva y no significativa ( $R = 0.043$ ,  $p\text{-value} = 0.809$ ) (Fig. 9c). De igual forma se encontró una correlación positiva entre la riqueza de recursos florales y la variación morfológica ( $R = 0.232$ ,  $p\text{-value} = 0.193$ ) que tampoco fue estadísticamente significativa (Figura 9a).

Al analizar la subregión Norte del Istmo de Tehuantepec por separado, los resultados son muy parecidos a los del análisis regional que incluye a todas las OGU. Se observa una correlación positiva pero no significativa ( $R = 0.274$ ,  $p\text{-value} = 0.204$ ) entre la riqueza de los colibríes y la variación morfológica representada con la varianza propia (Figura 9e), mientras que la correlación entre la similitud filogenética representada con la distancia filogenética promedio y la variación morfológica tiende a ser negativa pero no estadísticamente significativa ( $-0.086$ ,  $p\text{-value} = 0.695$ ) (Fig. 9f). De igual forma se encontró una correlación positiva entre la riqueza de recursos florales y la variación morfológica ( $R = 0.247$ ,  $p\text{-value} = 0.254$ ) que tampoco fue estadísticamente significativa (Figura 9d).

Por el contrario, cuando se analizó la subregión Sur del Istmo de Tehuantepec se encontraron resultados un poco diferentes a cuando se hizo el análisis regional y el análisis con la subregión Norte del Istmo de Tehuantepec. Se encontró una correlación positiva pero no estadísticamente significativa ( $R = 0.240$ ,  $p\text{-value} = 0.503$ ) entre la riqueza local de

colibríes y la variación morfológica de *Hylocharis leucotis* (Figura 8h). A diferencia de los análisis anteriores se encontró una correlación positiva y estadísticamente significativa ( $R = 0.705$ ,  $p\text{-value} = 0.022$ ) entre la similitud filogenética y la variación morfológica (Figura 8i), así como una correlación positiva pero no significativa entre la riqueza de recursos florales y la variación morfológica (Figura 5g).

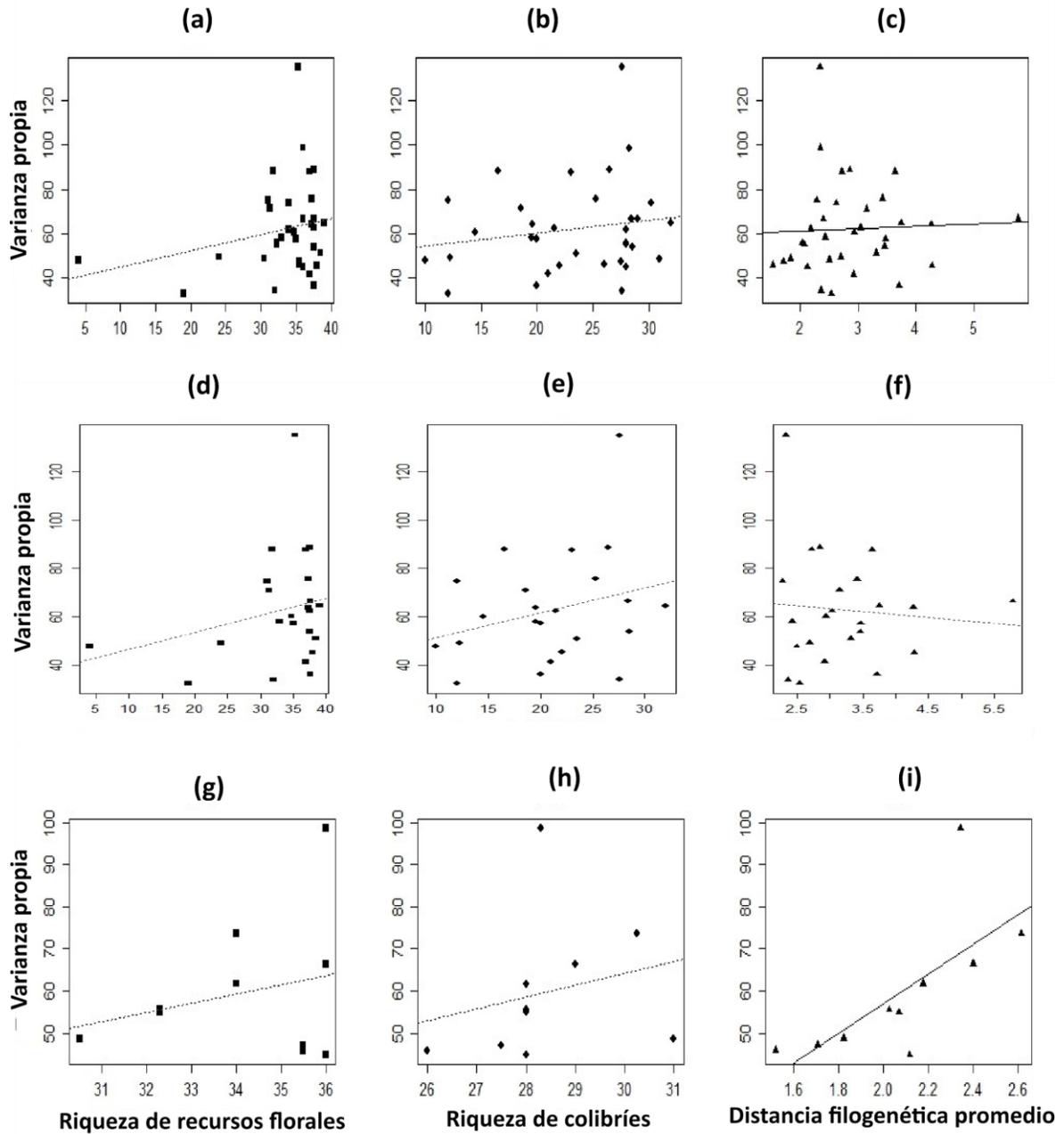


Figura 9: Variación morfológica de *Hylocharis leucotis* y su correlación con la disponibilidad de recursos florales o dieta local y la competencia potencial. La variación fenotípica dentro del espacio morfológico de *H. leucotis* se resume utilizando la varianza propia (eje y). La competencia potencial se mide utilizando el número de especies coexistentes, es decir, la riqueza local (paneles b, e, h) o la similitud filogenética entre *H.*

*leucotis* y sus especies coexistentes (c, f, i). La diversidad de los recursos florales corresponde (a, d, g) a la riqueza local de especies de plantas que están documentadas como parte de la dieta de *H. leucotis*. Los paneles superiores (a, b, c) muestran estas relaciones en el análisis regional, los paneles que se encuentran al centro (e, f, g) muestran las relaciones en la subregión al Norte del Istmo de Tehuantepec, mientras que los paneles en la parte inferior (g, h, i) muestran estas relaciones en la subregión al Sur del Istmo de Tehuantepec. Solo el panel (i) muestra una correlación con  $p < 0.05$ .

## V. DISCUSIÓN

*Hylocharis leucotis* presenta una gran variación morfológica a lo largo de su área de distribución, sin embargo, no hay evidencia que esta variación morfológica está relacionada con la riqueza de recursos florales que forman parte de su dieta y tampoco parece estar relacionada con la competencia potencial que *H. leucotis* puede llegar a experimentar en sus comunidades locales.

Dentro del campo de diversidad de *Hylocharis leucotis*, la riqueza de las especies de colibríes se incrementa a partir del centro de su distribución geográfica (Eje Neovolcánico) y continúa aumentando hacia el sur de su distribución: los sitios con mayor riqueza de colibríes se encuentran principalmente en la Sierra Madre del Sur y en las cadenas montañosas de Centroamérica, principalmente en Nicaragua. El patrón de riqueza de colibríes del campo de diversidad de *H. leucotis* coincide parcialmente en el hemisferio Norte con los patrones reportados por McGuire et al. (2014), quienes describen que la máxima concentración de especies se encuentra en los trópicos y decrece hacia las zonas templadas.

La distribución de la riqueza de los recursos florales en el campo de diversidad es similar a la de los colibríes. Este aparente solapamiento de los hotspots de colibríes y plantas, podría ser resultado de la facilitación entre los colibríes y algunas especies de plantas o recursos florales que tienen una relación cercana entre ellos. Algunos autores mencionan que la facilitación puede explicar patrones en ecología y evolución; sin embargo, este proceso se ha pasado por alto en muchos de los estudios (Graham et al 2009., Lessard et al. 2016).

Aunque, los resultados obtenidos en los análisis regionales y subregionales sugieren que las interacciones bióticas desempeñan un papel menos preponderante en la variación morfológica de *Hylocharis leucotis*, y que por lo tanto la separación de la especie focal en subespecies está más asociada con otros factores, al menos en la mayor parte de su área de

distribución geográfica. Se encontraron diferencias en el espacio morfológico de *H. leucotis* a lo largo de su distribución geográfica tanto en los análisis de conglomerados como en las ANOVAS. Las ANOVAS muestran que ocho variables morfológicas para los machos y siete para las hembras del total de once variables tienen diferencias significativas. En general los individuos que se encuentran al norte de la distribución geográfica de la especie focal tienen un mayor tamaño.

En el análisis de conglomerados se identificaron dos grupos principales, en el caso de las hembras el primero se distribuye principalmente a partir del Norte de la distribución geográfica de la especie focal hasta el Istmo de Tehuantepec y el segundo grupo se distribuye principalmente a partir del Istmo de Tehuantepec hasta Nicaragua. Pero esta separación de los grupos tiende a ser gradual no abrupta.

En el caso de los machos se puede apreciar un patrón similar pero la separación de los grupos es mucho más evidente desde Guatemala. El primer grupo se distribuye en toda el área de distribución de *H. leucotis*, pero el segundo grupo se concentra en Centroamérica (Figura 5). Los resultados del análisis morfológico coinciden con un estudio previo de variación genética de *H. leucotis* (Zamudio-Beltrán 2011) en el cual es posible apreciar dos grupos, uno de ellos en Centroamérica, pero la separación de los grupos es gradual a partir del Istmo de Tehuantepec.

Se encontró que *H. leucotis* tiene una tendencia, aunque no es significativa estadísticamente, a ser morfológicamente más variable en las comunidades locales donde la riqueza de especies de colibríes es mayor y donde se co-distribuye con especies filogenéticamente más cercanas, lo que podría interpretarse como que el espacio morfológico de *H. leucotis* es más amplio en aquellos sitios donde la competencia interespecífica es más intensa. En los sitios donde la especie focal coexiste con especies con las que está más filogenéticamente relacionada, la superposición en el uso de los recursos podría estar conduciendo a la especie focal a desarrollar un uso menos especializado de los recursos, es decir a ser más generalista. Lo anterior podría sugerir que la competencia tiene un papel importante en el ensamblaje de la comunidad promoviendo la

expansión del espacio morfológico para poder aprovechar una gama más amplia de recursos que posiblemente pudieran estar siendo subutilizados (Malpica et al. 2017). Otra respuesta que pueden tener las especies frente a la competencia intensa también puede ser la reducción del espacio morfológico que está asociado a la especialización en el uso de un recurso específico. Sin embargo, que el espacio morfológico se incremente en aquellos sitios con una presión por competencia baja, sugiere un fenómeno conocido como relajamiento por competencia (competitive release) (Moulton y Pimm 1986). Otros estudios sobre el ensamblaje de vertebrados señalan que la expansión de espacio morfológico en respuesta a una presión por competencia (volume-increasing mechanism), es un mecanismo mucho más común en comunidades naturales (Ricklefs y Schluter 1993, Ricklefs y Miles 1994, Moreno et al. 2006). Los resultados de este estudio no muestran en la mayoría de los casos un soporte estadístico significativo, por lo que las deducciones anteriores deben de ser tomadas con reservas.

Únicamente para la subregión Sur del Istmo de Tehuantepec, se encontró una relación positiva y estadísticamente significativa entre la similitud filogenética y la variación morfológica, lo que sugiere que, dentro de una región más grande, existen áreas que están sujetas a presiones ecológicas más intensas que finalmente pueden estar asociadas con las interacciones bióticas. En otras palabras, diferentes mecanismos pueden estar operando a en una escala subregional que en una escala regional, por lo que la señal de la relación entre la variación morfológica y la similitud filogenética puede estar enmascarada en un análisis a escala regional de *H. leucotis*. Lo anterior señala la importancia de estudiar los procesos ecológicos en diferentes escalas de análisis (García 2006).

Las interacciones biológicas cambian a lo largo del área de distribución geográfica de una especie, este supuesto es esencial en la teoría del mosaico geográfico de la coevolución, porque este cambio en las interacciones biológicas puede conducir a especializaciones locales (Thompson 2005, 2009). Lo anterior es particularmente importante en el análisis del mosaico geográfico de *H. leucotis*, ya que como muestran los resultados, la especie focal puede estar influenciada por las especies cercanas

filogenéticamente, independientemente de la riqueza de especies en los ensamblajes locales (OGU), al menos en una de las subregiones que se analizaron. Sin embargo hay que tomar en cuenta que en este análisis se evaluaron las interacciones potenciales, lo cual puede estar sesgando los resultados.

Es posible que la variación morfológica observada en este estudio, pueda ser resultado de la adaptación de *H. leucotis* a la variación de las condiciones ambientales a lo largo de su área de distribución (Brown y Gibson 1983). Un ejemplo de que la variación morfológica de una especie puede estar asociada a la variación ambiental es el estudio de Soteras et al. (2018), quienes reportaron que la variación morfológica de *Ensifera ensifera* (colibrí pico de espada) está relacionada con la distribución geográfica de las especies de plantas de flores largas de las cuales se alimenta, que contrasta con los resultados de este estudio, esta diferencia probablemente se deba al grado de especialización de estas dos especies de colibríes. *H. leucotis* podría tener una morfología de pico menos especializada que le permite alimentarse de muchas especies de plantas diferentes, lo que permite que su dependencia de un solo tipo de flor sea menos fuerte en comparación con el pico extremadamente especializado y largo que tiene *Ensifera ensifera*, sin embargo hace falta otro tipo de análisis y una de toma de datos diferente para corroborar lo anterior, esto puede ser explorado en estudios posteriores.

Los resultados de este trabajo sugieren que el desplazamiento de caracteres no es un mecanismo que esté jugando un papel clave para *H. leucotis*, ya que la variación local en la morfología parece ser independiente de la estructura potencial de la comunidad. Este hallazgo resulta importante ya que contribuye al debate que existe sobre si la diversidad promueve u obstaculiza las tasas de especiación (Schemske 2002). Sin embargo, también puede ser que la variación en la morfología de *H. leucotis* no solamente dependa de la estructura de la comunidad de colibríes sino que también esté relacionada o pueda explicarse por la abundancia relativa de las especies con las que coexiste localmente (Blüthgen et al. 2006). Esta explicación puede aplicarse también a los recursos florales, ya que tampoco se encontró que la riqueza de éstos, expliquen la variación morfológica de la

especie focal, sería interesante que en futuros estudios se tomara en cuenta la abundancia relativa de las plantas que son parte de la dieta, para así tener una medida más representativa de la disponibilidad de los recursos florales, ó también que se midiera un atributo floral en ejemplares de herbarios, de las plantas que se encuentran en las diferentes OGU para corroborar si hay una relación entre la morfología de las plantas y la morfología de *H. leucotis*. Hay que tomar en cuenta que este trabajo consideró únicamente el efecto de las especies de colibríes que coexisten con *H. leucotis* sobre su morfología, en futuros estudios también sería interesante revisar si las especies que potencialmente se co-distribuyen con la especie focal se alimentan de los mismos recursos florales. Sin embargo, la especialización relacionada al forrajeo también puede estar dirigida o limitada por la presencia de otros animales, no necesariamente aves, por ejemplo abejas, polillas y mariposas (Schleuning et al. 2012, Dalsgaard et al. 2009, Cruden 1972). Resulta probable que la tasa de consumo de recursos florales de las especies de insectos sea menor que el consumo de colibríes debido a la diferencia en tamaño y requerimiento de energía de estos grupos. Esto podría sugerir una contribución menor de las especies de insectos a la evolución de una especie de colibrí, sin embargo, una gran cantidad de insectos puede tener un impacto mucho mayor, pero desafortunadamente no se disponen de datos suficientes para probar el posible efecto de la competencia entre estos diferentes taxones (Sonne et al.2019).

De acuerdo con los resultados obtenidos en este estudio, se puede sugerir que las interacciones bióticas interespecíficas antagonistas, o la disponibilidad de recursos florales no están asociadas con la variación morfológica de la especie focal. Es posible que la mayor presión dada por las interacciones bióticas a la cual está sujeto *H. leucotis* sea la competencia intraespecífica, por lo que sería interesante conocer la variación local en la abundancia de la misma especie focal a lo largo de su área de distribución. Lo anterior sin embargo no fue evaluado directamente entre las morfologías florales y la morfología del pico de *H. leucotis*, por lo que sería algo interesante de abordar en un estudio posterior.

La variación del espacio morfológico de *H. leucotis* reportada en este estudio,

podría explicarse por medio de otros factores como la plasticidad fenotípica (Pfennig et al. 2010) y los cambios en las condiciones ambientales que existen a lo largo de su distribución geográfica (Hawkins et al. 2007). Debido a que el área de distribución de *H. leucotis* es muy amplia, esta especie está sujeta a una gran variación en las condiciones ambientales, y esta variación puede influir en la relevancia que adquieran las interacciones bióticas en la variación morfológica de la especie focal, entonces es posible que la señal de competencia no sea tan intensa y no sea manejable en la escala espacial del presente análisis. Algunos autores han observado que la variación morfológica se explica en parte por los gradientes climáticos (Graves 1991, Losos y Miles 1994, Cavender-Bares et al. 2009, Wiens y Graham 2005, Seeholzer et al. 2017), por ejemplo Cortés-Ramírez et al. 2019 encontraron que en una escala regional, la distribución espacial del tamaño corporal en ensamblajes de tiránidos muestra un patrón que coincide con la regla de Bergmann (McNab 1971), y que en bosques en zonas altas, los caracteres morfológicos aumentan de tamaño de noreste a suroeste y sugirieron que la variación morfológica se explica en parte por los gradientes climáticos. Por lo tanto, es posible que la variación morfológica de *H. leucotis* también esté asociada con la regla de Bergmann (McNab 1971), ya que los resultados de análisis morfológico muestran un aumento en el tamaño corporal de sur a norte. Pero aún se necesita una mayor exploración del gradiente climático a lo largo del área de distribución de *H. leucotis*.

En este estudio se visualizó el mosaico geográfico de *H. leucotis* a través del campo de diversidad, se describió el espacio morfológico y la variación geográfica de *H. leucotis* a través del área de distribución y se analizó la relación entre ambos factores. Los resultados muestran que la variación morfológica de *H. leucotis* no está asociada con la riqueza de plantas o con la riqueza de colibríes, sin embargo se encontró que el incremento en la variación morfológica está ligado a una alta similitud filogenética. En otras palabras, cuando *H. leucotis* se co-distribuye con especies similares o más cercanas filogenéticamente, su morfología es más heterogénea. Ésto sugiere que en presencia de competidores los rasgos ecológicos podrían evolucionar hacia la optimización de una gama amplia de recursos, que posiblemente son subutilizados. Por otra parte, cuando la similitud

filogenética de *H. leucotis* con las especies con las que se co-distribuye es baja, su espacio morfológico es menos amplio por lo que le es posible optimizar el uso de un recurso en particular que posiblemente es el que está más disponible.

## **VI. CONCLUSIONES**

Finalmente, en este proyecto se estudió una especie focal en el contexto espacial en el que está se encuentra inmersa, se trató de hacer la caracterización de un sistema complejo como es el mosaico geográfico de interacciones de una especie, para eso se incorporaron herramientas analíticas como el campo de diversidad, la varianza propia y un índice de distancia filogenética promedio para la especie focal (NTI focal; por sus siglas en inglés) que permitieron abordar las distribuciones geográficas de las especies y el análisis filogenético al mismo tiempo (Thompson 2005, 2009). Únicamente la hipótesis dos y su predicción se cumplió parcialmente en la región Sur del Istmo de Tehuantepec.

El uso de un enfoque integral como el Campo de la Diversidad en este estudio permitió definir los grupos de especies en ensamblajes locales (OGU) y en futuros estudios podría ayudar a definir otros conjuntos de especies con el objetivo de inferir los procesos que estructuran las comunidades. También se trató de abordar el mosaico geográfico de la coevolución integrando el análisis de la competencia a través de los colibríes y la facilitación a través de los recursos florales (plantas), y la influencia de estas variables en la variación fenotípica de una sola especie.

## VII. REFERENCIAS

- Aguilée, R., Claessen, D. y Lambert, A. 2013. Adaptive radiation driven by the interplay of ecoevolutionary and landscape dynamics. *Evolution*, 67: 1291– 1306.
- Aguinis, H., Gottfredson, R.K., y Joo, H. 2013. Best-Practice Recommendations for Defining Identifying and Handling Outliers. *Organizational Research Methods*. 16(2): 270–301. Doi:10.1177/1094428112470848
- Althoff, D. M., Segraves K. A. and Johnson M.T. 2014. Testing for coevolutionary diversification: linking pattern with process. *Trends in Ecology & Evolution*. 29 (2): 82-89.
- American Ornithologist' Union (AOU). 1998. Checklist of North American Birds, 7th edn. – American Ornithologist' Union, Washington.
- Anderson, R. P., Lew, D. y Peterson, A. T. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: Criteria for selecting optimal models. – *Ecological Modelling*. 162: 211–232.
- Arita, H. T., Christen, A., Rodríguez, P. y Soberón, J. 2012. The presence-absence matrix reloaded: the use and interpretation of range-diversity plots. *Global Ecology and Biogeography*. 21: 282-292.
- 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 Rodríguez, P. 2002. Geographic range, turnover rate and the scaling of species diversity. *Ecography*. 25: 541–550.
- Arizmendi, M. del C. y Rodriguez-Flores, C. 2012. How many plants species do hummingbirds visit? *Ornitología Neotropical*. 23: 71–75.
- Barbosa, A., Barluenga, M., Moreno, E. 2000. Effects of body mass on the foraging behavior of subordinate Coal Tits *Parus ater*. *Ibis*. 142: 428-434.

- Barbour, R.C., O'Reilly-Wapstra, J.M., De Little, D.W., Jordan, G.J., Steane, D.A., Humphreys, J.R., Bailey, J.K., Whitham, T.G. y Potts, B.M. 2009. A geographic mosaic of genetic variation within a foundation tree species and its community-level consequences. *Ecology*. 90: 1762–1772.
- Bell, G. 2003. The interpretation of biological surveys. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270: 2531-2542.
- Benkman, C. W., Parchman, T. L. and Mezquida, E. T. 2010. Patterns of coevolution in the adaptive radiation of crossbills. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1206: 1–16.
- Blüthgen, N., Menzel, F. y Blüthgen N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology* 6(9) DOI:10.1038/nature03450
- Borcard, D., Gillet, F. y Legendre, P. 2011. *Numerical ecology with R.* – Springer.
- Bribiesca, R., Herrera-Alsina, L., Ruiz-Sanchez, E., Sánchez-González, L. A. y Schondube, J. E. 2018. Body mass as a supertrait linked to abundance and behavioural dominance in hummingbirds: a phylogenetic approach. *Ecology and Evolution*. 2019: 1–15.
- Brown, J. H. y Gibson, A. C. 1983. *Biogeography*. C. V. Mosby Co., Saint Louis, MI, USA.
- Brown, W. L. y Wilson, E. O. 1956. Character displacement. *Systematic Zoology*. 5: 49-64.
- Brown, J.H., Stevens, G.C. y Kaufman, D.M. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 27: 597–623.
- Burns, J. H. y Strauss, S. Y. 2011. More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 108: 5302–5307.

- Cadena, C. D. y Cuervo, A. M. 2009. Molecules, ecology, morphology, and songs in concert: how many species is *Arremon torquatus* (Aves: Emberizidae)? *Biological Journal of the Linnean Society*. 99: 152-176.
- Cadena, C. D., Cheviron, Z. A. y Funk, W. C. 2011. Testing the molecular and evolutionary causes of a 'leapfrog' pattern of geographical variation in coloration. *Journal of Evolutionary Biology*. 24: 402-414.
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12:693-715 DOI 10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x.
- Claramunt, S. 2010. Discovering exceptional diversification at continental scales: The case of the endemic families of Neotropical Suboscine Passerines. *Evolution* 64(7): 2004-2019.
- Cortés-Ramírez, G., Ríos-Muñoz, C. A. and Navarro-Sigüenza, A. G. 2019. Influence of phylogenetic structure and climatic gradients on geographical variation in the morphology of Mexican flycatcher forests assemblages (Aves: Tyrannidae). *PeerJ*. 7: e6754.
- Cruden, R. W. 1972. Pollinators in high-elevation ecosystems: relative effectiveness of birds and bees. *Science* 176: 1439–1440 DOI: 10.2307/1734592
- Dalsgaard, B., González, A.M.M., Olesen, J.M., Ollerton, J., Timmermann, A., Andersen, L.H., Tossas, A.G. 2009. Plant-hummingbird interactions in the West Indies: floral specialisation gradients associated with environment and hummingbird size. *Oecologia* 159: 757–766. DOI:10.2307/40309943
- Dayan, T. y Simberloff, D. 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecology Letters*. 8: 875–894.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities.(ed. By M. L. Cody and J. M. Diamond), pp. 342-444. Harvard University Press, Cambridge, MA, USA.

- Dijkstra, P.D., Verzijden, M. N., Groothuis, T. G. G., Hofmann, H. A. 2012. Divergent hormonal responses to social competition in closely related species of haplochromine cichlid fish. *Hormones and Behavior*. 61: 518-526.
- Eckert, C.G., Samis, K.E. y Lougheed, S.C. 2008. Genetic variation across species' geographical ranges: the centralmarginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology*. 17: 1170- 1188.
- Espinosa-Organista, D., J. J., Morrone, J. Llorente-Bousquets y O. Flores-Villela. 2002. *Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica*. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Field, R. et al. 2009. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of Biogeography*. 36, 132–147.
- Fox, J. and Weisberg, S. 2011. *An R companion to applied regression*. – Sage Publications.
- García, D. 2006. La escala y su importancia en el análisis espacial. *Ecosistemas* 15: 7–18.
- García-Ramos, G. and Huang, Y. 2013. Competition and evolution along environmental gradients: patterns, boundaries and sympatric divergence. *Evolutionary Ecology*. 27: 489–504.
- GBIF.org (2013), página de Inicio de GBIF. Disponible en: <https://www.gbif.org> [13 de mayo de 2013].
- Gerhold, P., Cahill, J. F., Winter, M., Bartish, I. V. y Prinzing, A. 2015. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology* 29:600-614.
- Gibert, J. P., Pires, M. M., Thompson, J. N., Guimaraes, P. R. Jr. 2013. The spatial structure of antagonistic species affects coevolution in predictable ways. *The American Naturalist*. 182: 578–591. doi: 10.1086/673257

- 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., Kathleen Lyons, S., McCain, C. M., Magurran, A. E., Rahbek, C., Rangel, T. F., Soberón, J., Webb, C. O. y Willig, M. R. 2009. Patterns and mechanisms of species richness: a general simulation model for macroecology. *Ecology Letters*. 12, 873–886.
- Graham, C. H., Parra, J. L., Rahbek, C. y McGuire, J. A. 2009. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. – *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 106: 19673–19678.
- Grant, P. R. 1972. Convergent and divergent character displacement. *Biological Journal of the Linnaean Society*. 4, 39-68.
- Grant, P. R. and Grant, B. R. 2006. Evolution of character displacement in Darwin’s finches. *Science*. 313: 224–6.
- Grava, A., Otter, K. A., Grava, T., LaZerte, S. E., Poesel, A., Rush, A.C. 2013. Character displacement in dawn chorusing behaviour of sympatric mountain and black-capped chickadees. *Animal Behaviour*. 86: 177-187.
- Graves GR. 1991. Bergmann's rule near the equator: latitudinal clines in body size of an Andean passerine bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United states of America* 88:2322-2325 DOI 10.1073/pnas.88.6.2322.
- Graves, G. R. y Rahbek, C. (2005) Source pool geometry and the assembly of continental avifaunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 7871–7876.
- Guisan, A. y N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in *Ecology*. *Ecological Modelling* 132: 147-186.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396 : 41-49.

- Haverkost, T. R., Gardenr, S. L. y Peterson, A. T. 2010. Predicting the distribution of a parasite using the ecological niche model, GARP. – Rev. Mex. Biodivers. 8: 895–902.
- Hawkins, B. A., Diniz-Filho, J. A. F., Jaramillo, C. y Soeller, S. A. 2007. Climate, niche conservatism and the global bird diversity gradient. *The American Naturalist*. 170: 516–529.
- 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.
- Hays, C. 2007. Adaptive phenotypic differentiation across the intertidal gradient in the alga *Silvetia compressa*. *Ecology*. 88 (1): 149-157.
- Hembry, D. H., Yoder, J. B., Goodman, K. R. 2014. Coevolution and the diversification of life. *The American Naturalist*. 184(4): 425-438.
- Herrera-Alsina, L. y Villegas-Patraca, R. 2014. Biologic interactions determining geographic range size: a one species response to phylogenetic community structure. *Ecology and Evolution*. 4(7): 968-976
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. y Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 25: 1965–1978.
- Howell, S. N. G. y Webb, S. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press.
- Hull, J. M., Anderson, R., Bradbury, M., Estep, J.A., Ernest, H.B. 2008. On the origin of the Galápagos hawk: an examination of phenotypic differentiation and mitochondrial paraphyly. *Biological Journal of the Linnean Society*. 95, 779-789.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quantitative Biology* 22: 415-427.

- Hutchinson, G. E. 1959. Il concetto moderno di nicchia ecologica. *Memorie dell'Istituto italiano di idrobiologia* 11: 9-22.
- Janzen, D. H. 1980. When is it coevolution? *Evolution*. 34(3): 611-612.
- Jeffries, M. J. and Lawton, J. H. 1984. Enemy free space and the structure of ecological communities. *Biological Journal of the Linnean Society*. 23: 269-286.
- Johnsgard, P. A. 1983. *The Hummingbirds of North America*. Smithsonian Institute Press. Washington. D. C.
- Kawecki, T. J. y Ebert, D. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*. 7: 1225–1241.
- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., Blomberg, S. P. and Webb, C. O. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*. 26: 1463–1464.
- Kobelkowsky-Vidrio, T., Ríos-Muñoz, C. A. y Navarro-Sigüenza, A. G. 2014. Biodiversity and biogeography of the avifauna of the Sierra Madre Occidental, Mexico. *Biodiversity and Conservation*. 23: 2087–2105.
- Leibold, M. A., Holyoak, N., Mouquet, P., Amarasekare, J. M., Chase, M. F., Hoopes, R. D., Holt, et al. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*. 7: 601–613.
- Lessard, J. P., Weinstein, B. G., Borregaard, M. K., Marske, K. A., Martin, D. R., McGuire, J. A., Parra, J. L., Rahbek, C. y Graham, C. H. 2016. Process-based species pools reveal the hidden signature of biotic interactions amid the influence of temperature filtering. *The American Naturalist*. 187: 75–88.
- Liu, W., Deng, R.F., Liu, W.P., Wang, Z.M., Ye, W.H., Wang, L.Y., Cao, H.L., Shen, H., 2011. Phenotypic differentiation is associated with gender plasticity and its responsive

delay to environmental changes in *Alternanthera philoxeroides* - Phenotypic differentiation in alligator weed. PLoS ONE 6(11): e27238.

- Losos JB, Miles DB. 1994. Adaptation, constraint, and the comparative method: phylogenetic issues and methods. In: Ecological morphology: integrative organismal biology. Chicago: University of Chicago Press, 60-98.

- McNab BK. 1971. On the ecological significance of bergmann's rule. Ecology 52:845-854 DOI 10.2307/1936032.

- Malpica, A., Covarrubias, S., Villegas-Patracá, R. y Herrera- Alsina, L. 2017. Ecomorphological structure of avian communities changes upon arrival of wintering species. Basic and Applied Ecology 24: 60–67.

- Martin, P. R., & Ghalambor, C. K. (2014). When David beats Goliath: The advantage of large size in interspecific aggressive contests declines over evolutionary time. PLoS ONE, 9(9), e108741. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0108741>

- Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M. and Hornik, K. 2018. cluster: cluster analysis basics and extensions. R package ver. 2.0.7-1. – <<https://cran.r-project.org/web/packages/cluster/index.html>>. Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M. and Hornik, K. 2018. cluster: cluster analysis basics and extensions. R package ver. 2.0.7-1. – <<https://cran.r-project.org/web/packages/cluster/index.html>>.

- Marquiss, M. y Rae, R. 2002. Ecological differentiation in relation to bill size amongst sympatric, genetically undifferentiated crossbills *Loxia spp.* Ibis 144, 494-508.

- Martínez-Gordillo, M., Fragoso-Martínez, I., García-Peña, M. R. y Montiel, O. 2013. Géneros de Lamiaceae de México, diversidad y endemismo. Revista Mexicana de Biodiversidad. 84: 30–86.

- Mayr, E. 1942. Systematics and the origin of species. Columbia University Press, New York.

- McGeoch, M. A. y Gaston, K. J. 2002. Occupancy frequency distributions: patterns, artefacts, and mechanisms. *Biological Reviews*. 77: 311–331.
- McGuire, J. A. et al. 2014. Molecular Phylogenetics and Diversification of Hummingbirds. *Current Biology*. 24: 910-916.
- Mezquida, E. T., y C. W. Benkman. 2005. The geographic selection mosaic for squirrels, crossbills and Aleppo pines. *Journal of Evolutionary Biology*. 18:348–357
- Miner, B. G., Sultan, S. E., Morgan, S. G., Padilla, D. K., y Relyea, R. A. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 685–692.
- Monroe, M. J. 2012. Does competition drive character differences between species on a macroevolutionary scale? *Journal of Evolutionary Biology*. 25 (11): 2341-2347.
- Moreno, C. E., Arita, H. T. and Solis, L. 2006. Morphological assembly mechanisms in Neotropical bat assemblages and ensembles within a landscape. *Oecologia* 149: 133–140.
- Moulton, M. P. y Pimm, S. L. 1986. The extent of competition in shaping an introduced avifauna. – In: Diamond, J. and Case, T. J. (eds), *Community ecology*. Harper and Row, New York, pp. 80–97.
- Muñoz, M. E. S., Giovanni, R., Siqueira, M. F., Sutton, T., Brewer, P., Pereira, R. S., Canhos, D. A. L. y Canhos, V. P. 2011 ‘openModeller: a generic approach to species’ potential distribution modelling’. – *GeoInformatica* 15: 111–135.
- Nekola, J.C. and Brown, J.H. 2007. The wealth of species: ecological communities, complex systems and the legacy of Frank Preston. *Ecology Letters*. 10: 188–196.
- Nogueira, A., Rey, P. J., Alcántara, J. M., Feitosa, R. M. y Lohmann, L. G. 2015. Geographic Mosaic of Plant Evolution: Extrafloral Nectary Variation Mediated by Ant and Herbivore Assemblages. *PLoS ONE* 10(4): e0123806. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123806>

- Nuismer, S.L., Gomulkiewicz, R. y Ridenhour, B. J. 2010. When is correlation coevolution? *The American Naturalist* 175(5): 525–537
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O’Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E. and Wagner, H. 2018. *vegan: community ecology package*. R package ver. 2.5- 2. – < <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> >.
- Peterson, A. T., A. G. Navarro-Sigüenza y H. Benítez-Díaz. 1998. The need for continued scientific collecting. A geographic analysis of Mexican bird specimens. *Ibis*: 144, e27-e32.
- Peterson, A. T. 2001. Predicting species’ geographic distributions base don ecological niche modeling. *The Condor*, 103: 599-605
- Peterson, A. T., PAPES, M. y M. Eaton. 2007. Transferability & model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP & Maxent. *Ecography* 30: 550-560.
- Peterson, A. T. y Navarro-Sigüenza, A. G. 2009. Making biodiversity discovery more efficient: an exploratory test using Mexican birds. – *Zootaxa* 2246: 58–66.
- 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.
- Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M. y M. Baston-Araujo. 2011. Ecological niches and geographic distributions. *Monographs in population biology*: 49
- Pfennig, D. W., Wund, M. A., Snell-Rood, E. C., Cruickshank, T., Schlichting, C. D. and Moczek, A. P. 2010. Phenotypic plasticity’s impacts on diversification and speciation. – *Trends in Ecology & Evolution*. 25: 459–467.

- Price, T. D., Qvarnström, A. y Irwin, D. E. 2003. The Role of Phenotypic Plasticity in Driving Genetic Evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270, 1433-1440.
- Reifová, R., Reif, J., Antczak, M. et al. 2011. Ecological character displacement in the face of gene flow: Evidence from two species of nightingales. *BMC Evolutionary Biology*. 11: 138 <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-138>
- Rheindt, F. E., Székely, T., Edwards, S. V., Lee, P. L. M., Burke, T., Kennerley, P. R., et al. 2011. Conflict between Genetic and Phenotypic Differentiation: The Evolutionary History of a ‘Lost and Rediscovered’ Shorebird. *PLoS ONE* 6(11): e26995. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026995>
- Ricklefs, R. E. y Miles, D. B. 1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. – In: Wainwright, P. and Reilly, S. (eds), *Ecological morphology: integrative organismal biology*. Univ. of Chicago Press, pp. 13–41.
- Ricklefs, R. E. and Schluter, D. (eds). 1993. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. – Univ. of Chicago Press.
- Ricklefs, R. 2008. Disintegration of the ecological community. *The American Naturalist*. 172: 741-750.
- 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, Ver. 1.0. – NatureServe, Arlington, Virginia. < <http://www.natureserve.org/> >
- Robinson, B. W. y Pfennig, D. W. 2013. Inducible competitors and adaptive diversification. *Current Zoology*. 59 (4): 537-552.
- Rojas-Soto, O. R., Alcántara-Ayala, O. y Navarro-Sigüenza, A. G. 2003. Regionalization of the avifauna of the Baja California península, Mexico: A Parsimony Analysis of Endemicity and distributional modelling approach. *Journal of Biogeography*, 30: 449-461.

- Sagarin, R.D., Gaines, S.D. y Gaylord, B. 2006. Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *Trends in Ecology and Evolution*. 21: 524–530.
- Seeholzer G, Claramunt S y Brumfield R. 2017. Niche evolution and diversification in a Neotropical radiation of birds (Aves: Furnariidae). *Evolution* 71:70-715 DOI 10.1111/evo.13177.
- Schleuning, M., Fründ, J., Klein, A. et al. 2012. Specialization of mutualistic interaction networks decreases toward tropical latitudes. *Current Biology*. 22: 1925–1931 DOI:10.1016/j.cub.2012.08.015)
- Soberón, J., Osorio-Olvera, L. y T. Peterson. 2017. Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 88: 437-441.
- Soberon, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology letters*. 10: 1115-1123
- Schemske DW. 2002 Ecological and evolutionary perspectives on the origins of tropical diversity. En: *Foundations of tropical forest biology* (eds. RL Chazdon, TC Whitmore), pp. 163–173. Berlin, Germany: Springer Science & Business Media.
- Schluter, D. 1996. Ecological causes of adaptive radiation. *The American Naturalist*. 148: S40-S63.
- Schluter, D. 2000. *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford (UK): Oxford University Press.
- Schluter, D. y McPhail, J. D. 1992. Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *The American Naturalist*. 140, 85–108.

- 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., and 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. and Rosenzweig, M. L. (Eds.) Contemporary quantitative ecology and related eometrics. International Cooperative, Fairland, MD.
- Simpson, G. G. 1953. The major features of evolution. Columbia University Press, New York.
- Simpson, G.G. 1964. Species density of North American Recent mammals. Systematic Zoology. 13: 57–73.
- Sinclair, D. F., Mosimann, J. E. y Meeter, D. A. 1985. Tests for Character Displacement. Biometrics, 41(4): 835-846.
- Šizling, A.L., Šizlingová, E., Storch, D., Reif, J. y Gaston, K. J. 2009. Rarity, commonness, and the contribution of individual species to species richness patterns. The American Naturalist. 174: 82–93.
- Sonne, J., Zanata, T. B., González, A. M. M., Cumbicus, T. N. L., Fjeldså, J., Colwell, R. K., Tinoco, B. A., Rahbek, C. y Dalsgaard, B. 2019. The distributions of morphologically specialized hummingbirds coincide with floral trait matching across an Andean elevational gradient. Biotropica 51: 205–218.
- Sosa-López, J. R. y Mennill, D. 2014. Continent-wide patterns of divergence in acoustic and morphological traits in the House Wren species complex. The Auk. 131: 41-54.

- Soteras, F., Moré, M., Ibañez, A. C., Iglesias, M. del R. and Cocucci, A. A. 2018. Range overlap between the sword-billed hummingbird and its guild of long-flowered species: an approach to the study of a coevolutionary mosaic. PLoS One 13: e0209742.
- Sulloway F. J. and Kleindorfer, S. 2013. Adaptive divergence in Darwin's small ground finch (*Geospiza fuliginosa*): divergent selection along a cline. Biological Journal of the Linnean Society. 110: 45–59.
- Stockwell, D. R. B. y Noble, I. R. 1992. Induction of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of data analysis. – Math. Comput. Simulat. 33: 385–390.
- Stockwell, D. y Peters, D. 1999. The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. – International Journal of Geographical Information Science. 13: 143–158.
- 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. 1994. The Coevolutionary Process, University of Chicago Press.
- 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.
- Thompson, J. N. 2013. Relentless Evolution. University of Chicago Press, Chicago, USA
- Tobias, J. A., Seddon, N., Spottiswoode, C. N., Pilgrim, J. D., Fishpool, L. D. C., et al. 2010. Quantitative criteria for species delimitation. Ibis. 152: 724-746.

- Tovilla-Sierra, R. D. 2012. Variación geográfica del espacio morfológico del colibrí *Eugenes fulgens* (Trochilidae). Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental). México. Universidad Nacional Autónoma de México. 67 p.
- Uriarte, M., Swenson, N. G., Chazdon, R. L., Comita, L. S., Kress, W. J., Erickson, D., Forero-Montaña, J., Zimmerman, J. K. y Thompson, J. 2010. Trait similarity, shared ancestry and the structure of neighbourhood interactions in a subtropical wet forest: Implications for community assembly. – *Ecology Letters*. 13: 1503–1514.
- Villalobos, F. y Arita, H. T. 2010. The diversity field of New World leaf-nosed bats (Phyllostomidae). *Global Ecology and Biogeography*. 19: 200-211.
- Villalobos, F., Rangel, T. F. y Diniz-Filho, J. A. F. et al. 2013. Phylogenetic fields of species: cross-species patterns of phylogenetic structure and geographical coexistence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 280: 20122570.
- Wiens, J. A. 1989. *The ecology of bird communities: Volumen 1, foundations and patterns*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Wiens, J. J. y Donoghue, M. J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution* 19, 639-644
- Wiens J. J. y Graham C. H. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 519-539 DOI 10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431.
- Zamudio-Beltrán, L. E. 2011. Filogenia y variación dentro del complejo *Hylocharis leucotis*, 1818 (Aves: Trochilidae) utilizando secuencias de DNA. – M.Sc. thesis, Univ. Nacional Autónoma de México.

**ANEXO I**  
**ARTICULO REQUISITO**

**The spatial analysis of biological interactions: morphological variation responding to the co-occurrence of competitors and resources**

Rosa Daniela Tovilla-Sierra, Leonel Herrera-Alsina, Rafael Bribiesca and Héctor T. Arita



**Publicado en Journal of Avian Biology (2019).**

# JOURNAL OF AVIAN BIOLOGY

## Article

### The spatial analysis of biological interactions: morphological variation responding to the co-occurrence of competitors and resources

Rosa Daniela Tovilla-Sierra, Leonel Herrera-Alsina, Rafael Bribiesca and Héctor T. Arita

R. D. Tovilla-Sierra, R. Bribiesca and H. T. Arita, *Inst. de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Univ. Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, México. R.D.T.S and R.B. also at: Posgrado en Ciencias Biológicas, Univ. Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, México.* – L. Herrera-Alsina (<https://orcid.org/0000-0003-0474-3592>) ✉ ([leonelalsina@gmail.com](mailto:leonelalsina@gmail.com)), *Groningen Inst. for Evolutionary Life Sciences, Univ. of Groningen, Groningen, The Netherlands.*

#### Journal of Avian Biology

2019: e02223

doi: 10.1111/jav.02223

Subject Editor: Jan Engler  
Editor-in-Chief: Jan-Åke Nilsson  
Accepted 8 October 2019



By sharing geographic space, species are forced to interact with one another and the contribution of this process to evolutionary and ecological patterns of individual species is not fully understood. At the same time, species turnover makes that species composition varies from one area to another, so the analysis of biological interaction cannot be uncoupled from the spatial context. This is particularly important for clades that show high degree of specialization such as hummingbirds, where any variation in biotic pressures might lead to changes in morphology. Here, we describe the influence of biological interactions on the morphology of *Hylocharis leucotis* by simultaneously considering potential competition and diet resources. We characterized the extent of local potential competition and local available floral resources by correlating two measurements of hummingbird diversity, floral resources and the size of morphological space of *H. leucotis* along its geographic distribution. We found that *H. leucotis* shows an important morphological variability across its range and two groups can be recognized. Surprisingly, morphological variation is not always linked to local hummingbird richness or the phylogenetic similarity of. Only in the southern part of its distribution, *H. leucotis* is morphologically more variable in those communities where it coexist with closely related hummingbird species. We also found that morphological variation in *H. leucotis* is independent from the availability of floral resources. Our results suggest that abiotic factors might be responsible for morphological differences across populations in *Hylocharis leucotis* being biological interactions of minor importance.

Keywords: character displacement, geographic mosaic, *Hylocharis leucotis*, morphological space

#### Introduction

Species occurrence in local assemblages is ultimately determined by the joint influence of environment and biological interactions and their relative contribution is matter of debate (Diamond 1975, Sanderson et al. 2009, Harmon and Harrison 2015, Rabosky and Hurlbert 2015). The observed patterns of species co-occurrence were originally



[www.avianbiology.org](http://www.avianbiology.org)

© 2019 The Authors. Journal of Avian Biology published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of Nordic Society Oikos

This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

interpreted in terms of competitive exclusion (Diamond 1975), however they might also be explained in terms of similarity and habitat preferences (Wiens 1989). Both ideas are not mutually exclusive and could act at different temporal or spatial scales in a nested fashion (Keddy 1992, Weiher and Keddy 1995, Weiher et al. 1998). At the same time, networks of biological interactions cannot be studied by using solely ecological methods because the composition of communities is not independent from the history of a region (Pigot and Etienne 2015). Moreover, dispersal might play an important role in community assembly as species distributions at continental scales are cohesive (but see Herrera-Alsina et al. 2018). From this perspective, the occurrence of species in a site is determined by the combined effect of evolutionary processes such as speciation and extinction, environmental conditions, interactions between species and rates of range expansion (Wiens and Donoghue 2004, Field et al. 2009).

An issue perhaps more intriguing and poorer understood is the feedback of species coexistence on evolutionary processes which gives spatial and temporal context paramount importance. The geographic mosaic theory of coevolution considers geographic heterogeneity as a key factor to describe the dynamics of the coevolutionary processes (Thompson 2009, Hembry et al. 2014). The coexistence of species can be described in two main clauses: 1) reciprocal natural selection pressure increases as more species locally co-occur and 2) the abiotic attributes of communities vary across the geographic range of the species (Thompson 2005, 2009, Benkman et al. 2010). According to this, variation in the strength of biological interactions produces coevolutionary hotspots or coldspots depending on whether there is a significant effect of reciprocal natural selection between the interacting species or not (Thompson 2005, 2009). The intensity of biological interactions experienced by a given species could be different across its geographic range due to changes in local species composition which might lead species to undergo local specializations (Benkman et al. 2001). This is especially important because in turn, it could cause the ecological and evolutionary dynamics of species to follow different routes as their populations are spatially distributed under different conditions (Hanski 1998). Morphological variation across populations as a result of biological interactions (i.e. character displacement) has been suggested as a potential factor which triggers or completes speciation (Dayan and Simberloff 2005, Grant and Grant 2006, Pfennig and Pfennig 2009, 2010).

Some studies have addressed how morphological/functional traits could be influenced by interactions pairs or small groups of species. For instance, Herrera et al. (2006) found that regional variation in the local assemblages of pollinators is associated to variation of corolla traits of *Lavandula latifolia* (spike lavender). In the case of crossbills (*Loxia curvirostra* complex) and lodgepole pine (*Pinus contorta* spp. *latifolia*) it has been documented that an increase in seed defenses has favored an increase in bill size leading to strong divergent selection on crossbills which is mediated by the presence of a potential competitor (pine squirrel-*Tamiasciurus hudsonicus*)

(Benkman et al. 2003, 2010). Nogueira et al. (2015) describes the complex relationship between extrafloral nectaries traits and functional properties of ant assemblage and how this interaction influences *Anemopaegma album* (Bignoniaceae). Stinchcombe and Rausher (2002) found that flowering plant ivyleaf morning glory *Ipomoea hederacea* shows evidence of selection on tolerance to deer damage which might depend on the presence of other natural enemies of this plant species. Although these studies contribute to the understanding of interspecific interactions and the potential feedback on a focal species, they all ignore the spatial context and the community structure as a whole (Althoff et al. 2014, Hembry et al. 2014).

The high extent of ecological specialization in hummingbirds (McGuire et al. 2014, Sonne et al. 2019) suggests that any change in the pressure of biotic interactions can be reflected in morphological changes which makes them an ideal group to evaluate the influence of these interactions. Here, we explore whether morphological variation (i.e. morphological space) of *Hylocharis leucotis* (white-eared hummingbird) is influenced by the geographic mosaic of biological interactions in which it is embedded. In particular, we test whether *Hylocharis leucotis* has higher morphological variation in the localities where a) it experiences higher competition and b) there is a large diversity of floral resources.

## Material and methods

### Study system

We selected *Hylocharis leucotis* as focal species because its distribution in Mexico and Central American highlands is thoroughly documented and (different from other hummingbird species) its diet is very well described (Schuchmann 1999, Arizmendi and Rodríguez-Flores 2012).

*Hylocharis leucotis* is a common species in highlands, all-year round resident inhabiting pine-oak, oak and pine-evergreen forest, clearings with flowers between 1200 and 3500 m a.s.l. It feeds and perches at low to mid-levels, often abundant along low banks of flowers. This species is distributed from the south of Arizona, northern Mexico, to Guatemala, El Salvador, Honduras and Nicaragua. Three subspecies have been documented: *Hylocharis leucotis borealis*, *H. leucotis leucotis* and *H. leucotis pygmaea* (Clements et al. 2018). We follow the nomenclature of Clements et al. (2018) who considered White-eared hummingbird part of the genus *Hylocharis*, although others authors considered that is part of the genus *Basilinna* (Schuchmann 1999, Gill and Donsker 2019).

### Geographic data, floral resources and potential competition

We modelled the potential geographic range of *H. leucotis* as well as the distribution of all hummingbird species that inhabiting northern Central America and share at least partially the altitudinal interval of *H. leucotis*. We also modelled

the potential distribution of 39 plant species that have been documented as dietary important for *H. leucotis* (Arizmendi and Rodríguez-Flores 2012). Hummingbirds and plant species included in the analysis are listed in Supplementary material Appendix 1. We obtained species' occurrence data from the global biodiversity information facility (GBIF) but we excluded records before 1950 as well as those records with geographic inconsistencies (i.e. records whose coordinates were evidently wrong, such as offshore records). Additionally, for hummingbird species, we compared many records to the known distributions of the species. In the case of plant species, we double-checked the Tropicos database (<[www.tropicos.org/](http://www.tropicos.org/)>) to look for any synonymy in the names of the plant species. Furthermore, we made sure that occurrence data coincided with the GBIF database. Finally, we consulted Dr Martínez-Gordillo, an expert in the Lamiaceae family (Martínez-Gordillo et al. 2013), to verify the authenticity of doubtful records (e.g. we found some records of *Salvia elegans* in GBIF database that were geographically inaccurate).

The climatic data were obtained from WorldClim 1.0 (Hijmans et al. 2005). Information on each set of variables in species modelling could be found in Supplementary material Appendix 1–2. We used genetic algorithm for rule-set production (GARP) model (Stockwell and Peters 1999) through the platform openModeller ver. 1.1.0 (Muñoz et al. 2011) to model the species' distribution. GARP generates and evaluates sets of rules representing nonrandom associations between climatic conditions in the localities known for a species, and those of the overall study region (Stockwell and Noble 1992, Stockwell and Peters 1999, Kobelkowsky-Vidrio et al. 2014). One of the appealing features of GARP algorithm is its high predictive accuracy (Peterson and Navarro 2009, Haverkost et al. 2010). Moreover, GARP is known to avoid the underestimation of presences (omission errors) but has a slight tendency to overestimation (i.e. commission errors; Peterson and Navarro 2009). We modeled only with spatially unique localities and with the 'best subsets' option implemented in openModeller to select the best supported model. The 'best subsets' are selected based on low omission and moderate commission errors (Anderson et al. 2003). For each species, we did 100 runs (i.e. generated models) with 70% of the points for training and 30% of the points for testing. Other GARP parameters for each species were: convergence limit of 0.01 or maximum number of iterations of 999; 20 models under omission threshold (soft omission, measured in percentage of predicted points); commission threshold of 50% (measured in percentage of pixels of the total area); and commission sample size of 999 (i.e. pseudo-absence data used to estimate commission). The GARP output was a consensus map from the 10 best models for each species (Kobelkowsky-Vidrio et al. 2014). openModeller provides a test (i.e. Accuracy Roc Score Kappa) to evaluate the quality of the generated models, the kappa score is a number between -1 and 1 where scores above 0.8 are generally considered good agreement, zero or lower means no agreement (see Results).

To obtain the final maps used further in our analysis, we reclassified and vectorised the raster outputs, considering the final vector of each species only the areas with more than seven consensus models (i.e. seven or more consensus models = 1 presence). In the final edition, we clipped each potential distribution map considering each species' accessible areas according to historic distribution and geographic barriers (Howell and Webb 1995, AOU 1998, Ridgely et al. 2003, Martínez-Gordillo et al. 2013).

We used QGIS ver. 2.16.2 (<[www.qgis.org/](http://www.qgis.org/)>) to visualize the entire set of distribution maps of hummingbird, we then overlaid grid of 552 equal-area cells ( $0.5 \times 0.5^\circ$  latitude and longitude near the equator) and only considered the area that matches the range of *Hylocharis leucotis*. Cells were regarded as local communities so we built a presence-absence matrix with species placed in rows and the grid cells in columns (55 rows and 552 columns). We repeated the same procedure for the plant species (39 rows and 552 columns). The geographic position where the museums' specimens of *Hylocharis leucotis* were collected was visualized in QGIS. Because sampled specimens were not evenly distributed in space, we consider the proximity of collection records to group individuals into operational geographical units (OGUs) to have a more homogeneous distribution. We defined 41 areas OGU that included a minimum of 10 specimens (see morphological analysis section; Table 1, Fig. 1). Each OGU is integrated by a similar number of cells (ranging from 1 to 6) so the area is roughly similar. For the cells that included in each OGU's, we measured the morphological variation of *H. leucotis* and quantified the diversity of hummingbird species and floral resources.

The species richness of a given cell was calculated as the number of distributional maps that overlapped on this cell. In the case of plant species, species richness per cell is the abundance of floral resources within the range distribution of *H. leucotis*. By the same token, the total hummingbird richness per cell is the potential number of hummingbird species which *H. leucotis* coexists locally with, a figure that measures the potential competition experience by *H. leucotis*. If one OGU contains more than one cell, we calculate the mean of the diversity values across those cells in order to have a single value for the entire OGU. An alternative approach to assess the intensity of competition, is the calculation of the overall phylogenetic similarity (as a proxy for ecological similarity) between *Hylocharis leucotis* and the co-occurring hummingbird species for each OGU. Although exceptions have been documented (Uriarte et al. 2010), phylogenetic closeness is an accurate descriptor of competition intensity (Burns and Strauss 2011, Venail et al. 2014). We calculated the net relatedness index ( $NRI_{focal}$ ) which, is the mean of phylogenetic distance between a given species and each one of the members of each OGU (Herrera-Álsina and Villegas-Patracá 2014). We used the phylogenetic tree from Bribiesca et al. (2018) which is in close agreement to the one proposed by McGuire et al. (2014) with the additional advantage that includes more species that coexist locally with *H. leucotis*.

Table 1. ANOVA test for the morphological analysis of 11 linear variables that represent the size and shape of major functional modules of the bird external anatomy which are associated to the ecological traits (Claramunt 2010). The probabilities refer to one way ANOVAS, comparing the average of each OGU. P values: \*\*\*\*=0.001, \*\*\*=0.01, \*\*=0.05.

Morphological variables	Males		Females	
	F	Pr(> F)	F	Pr(> F)
Bill length	338.4	< 2.2e-16***	104.04	< 2.2e-16***
Bill width	19.06	1.579e-05***	3.1	0.08
Bill depth	2.09	0.15	1.38	0.24
Wing length to the longest primary	229.58	< 2.2e-16***	89.08	< 2.2e-16***
Wing length to the tenth primary	203.34	< 2.2e-16***	85.19	< 2.2e-16***
Length to the first secondary feather	109.85	< 2.2e-16***	50.15	1.596e-11***
Tail maximum length	110.82	< 2.2e-16***	31.89	4.64e-08***
Tail minimum length	90.47	< 2.2e-16***	23.21	2.589e-06***
Width of the central rectrix	23.66	1.605e-06***	25.68	8.098e-07***
Tarsus length	0.44	0.51	1.57	0.21

### Morphological analysis

We measured 693 bird skins, most specimens are housed at the Museum of Zoology ‘Alfonso L. Herrera’ (MZFC, UNAM) and the American Museum of Natural History

(AMNH) but skins from other museums were included for a detailed coverage of the geographic distribution of *Hylocharis leucotis* (see Acknowledgments). We measured 11 linear variables that represent the size and shape of major functional modules of the bird external anatomy which are associated

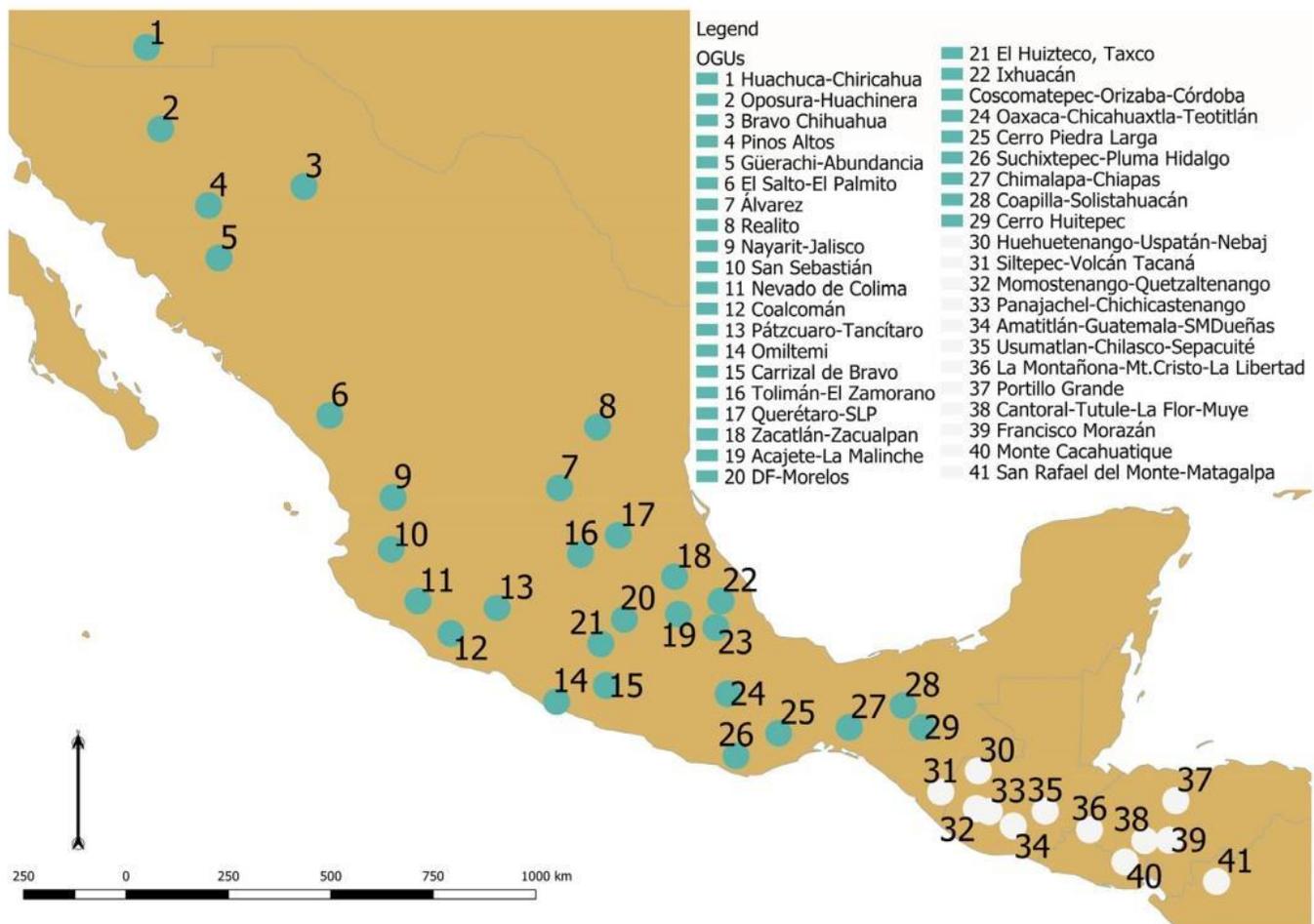


Figure 1. Operational geographic units (OGUs) distributed across the range of *Hylocharis leucotis*. Blue circles show the OGUs in the sub-region north to the Isthmus whereas white circles represent the OGUs in the sub-region south to the Isthmus. OGUs identifiers range from 1 to 41 in a roughly northwest–southwest gradient.

to ecological traits (Claramunt 2010): 1) bill length from the anterior border of the nostril to tip of the bill, 2) bill width at the level of the anterior border of nostrils, 3) bill depth (vertically) at the level of the anterior border of nostrils, 4) wing length to the longest primary, 5) wing length to the tenth primary, 6) length to the first secondary feather, 7) maximum tail length, 8) minimum tail length, 9) the width of the central rectrix at its mid-length, 10) tarsus length and 11) hallux length (including the claw).

We performed a global principal component analysis (PCA) with all the specimens and 11 variables and retained the seven variables that explain – globally – the most variation for each principal component. Those variables were bill length, wing length to the longest primary, length to the first secondary feather (wing width), maximum tail length, the width of the central rectrix at its mid-length (tail width), tarsus length and hallux length. We then performed a second PCA for each OGU with those seven variables. Using the eigenvalues of each PCA, the proper variance (Claramunt 2010) was computed for every OGU. The proper variance is an index for describing dispersion of morphological variation in a set of species, where the lower the value the less phenotypic variation in the morphological space.

## Data analysis

Exploratory analysis of the data showed that all the variables were roughly normally distributed with nine outliers (identified by using the function outlierTest ‘Car’ package in R) which were excluded in posterior analyses making a total of 240 females and 444 males. Then all the variables were rescaled and centered, using the generic function scale’ in R. To recognize discontinuous subsets of the morphological space throughout the range of *H. leucotis* we performed a cluster analysis using different methods: single linkage agglomerative clustering (single), complete linkage agglomerative clustering (complete), average agglomerative clustering (UPGMA, WPGMA, UPGMC, WPGMC), Ward’s minimum variance clustering (Ward, Ward2) (Borcard et al. 2011). We used a cophenetic correlation and Shepard-like diagrams to find the best clustering method; the optimal number of clusters was found according to silhouette widths (Rousseeuw quality index), and a silhouette plot of the final partition of clusters (Borcard et al. 2011). We also performed a simple variance analysis (ANOVA) to look for differences in the variation of each morphological variable of *Hylocharis leucotis* across the OGUs. Finally we performed a Pearson correlation test between the proper variance values (i.e. local morphological variation of *H. leucotis*) and 1) floral resources diversity, 2) hummingbird species richness and 3)  $NRI_{focal}$ .

All analyses were run in R ver. 3.5.0 (R Core Team) using the packages ‘car’ (Fox and Weisberg 2011), ‘vegan’ (Oksanen et al. 2018) and ‘cluster’ (Maechler et al. 2018) for the main analyses and ‘picante’ (Kembel et al. 2010) for the calculation of net relatedness index.

## Results

Within the distribution of *H. leucotis*, the number of hummingbird distributions overlapping at local scale varied from 6 to 35, peaking at the highlands of south of Mexico and Central America and declining northwards (Fig. 2a, Supplementary material Appendix 3). According to the built-in test of openModeller to evaluate the quality of models generated with GARP (i.e. Accuracy Roc Score Kappa), all the generated models have scores around 0.8–0.9 which means good reliability (Supplementary material Appendix 1). The frequency distribution of hummingbird richness had one single mode, local mean species richness was  $s=18.05$  ( $SD=52.08$ ) and showed a positive skewness ( $g1=0.32$ ), indicating that in most cells the number of species was lower than average. Geographic ranges of the hummingbirds varied in size from 2 to 421 cells (mean=148.36 cells). The number of overlapping ranges of floral resources varied from 1 to 39 cells, the highest number of ranges overlapping is located in central and southern Mexico and in the highlands of central America, declining towards the northern and southern extremes of the distribution of the *H. leucotis* (Fig. 2b, Supplementary material Appendix 3). Mean species richness was 27.90 ( $SD=98.4$ ) and showed right-skewed distribution ( $g1=-1.070$ , i.e. most cells have a higher number of species than the average).

The cluster analysis shows that populations of *H. leucotis* are divided morphologically in two groups regardless of sex. However, in the case of females we found support for a gradual separation: one group is distributed from the Isthmus of Tehuantepec northwards whereas the other one stretches from the Isthmus of Tehuantepec to Nicaragua (Fig. 3). We found that males follow a similar pattern but the separation is more abrupt, starting from Guatemala and central America. The first group covers all the range of *H. leucotis*, whereas the second group is mainly concentrated in central America (Fig. 3). We found with the ANOVA analysis, that eight variables for males and seven variables for females have significant differences across the 41 OGUs (Table 1, Fig. 4a–b), suggesting that there is an important variation in the morphological space of *H. leucotis* and pointing towards a larger size in specimens collected in the northern part of its geographical distribution.

We found a positive but not statistically significant relationship ( $R=0.174$ ,  $p\text{-value}=0.331$ ) between the hummingbird local richness and morphological variation (i.e. proper variance) of *H. leucotis* (Fig. 5b) whereas the relationship between phylogenetic similarity and morphological variation was positive and not significant ( $R=0.043$ ,  $p\text{-value}=0.809$ ) (Fig. 5c). Moreover we found a positive relationship between plant richness and morphological variation ( $R=0.232$ ,  $p\text{-value}=0.193$ ) but it is not significant (Fig. 5a).

Because the cluster analysis suggested two main groups, we divided the OGUs into two sub-regions: north and other south of the Isthmus of Tehuantepec and repeated the analysis in each sub-region. We found that when analyzing the northern sub-region separately, the conclusions are similar to those reached in

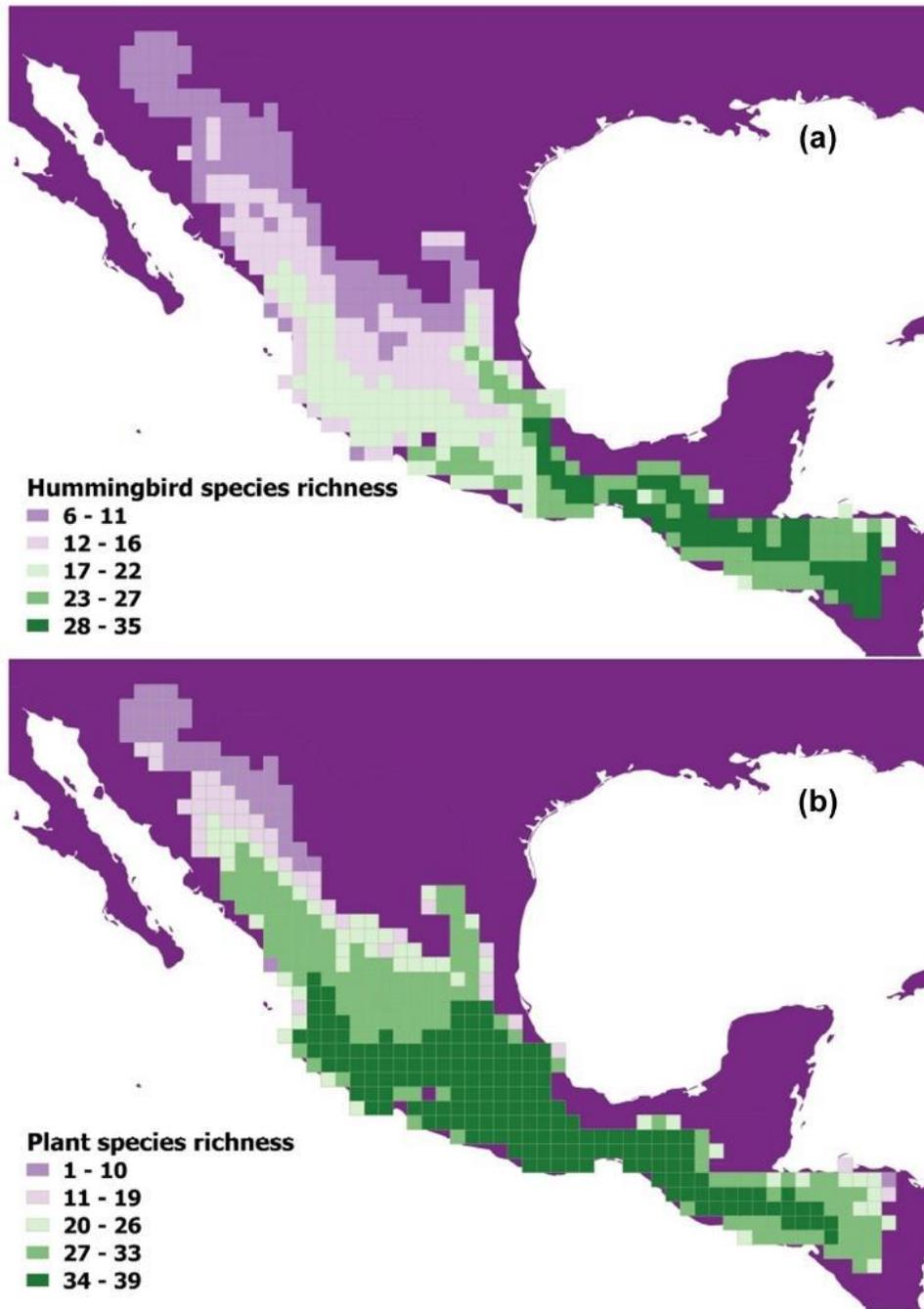


Figure 2. (a) Geographic distribution of hummingbird species richness that occur within *H. leucotis* distribution. All the hummingbird species included in the analysis are known to share at least partially the same elevational band of *H. leucotis*. (b) Geographic distribution of plant species (floral resources) richness that coexist with *H. leucotis*. The cells have a size of  $0.5 \times 0.5^\circ$ .

the overall regional analysis (Supplementary material Appendix 4). In contrast, the southern sub-region showed different results than the regional analysis: we found a positive but not statistically significant relationship ( $R=0.240$ ,  $p\text{-value}=0.503$ ) between the hummingbird local richness and morphological variation of *H. leucotis* (Fig. 5e) whereas the relationship between phylogenetic similarity and morphological variation was positive and significant ( $R=0.705$ ,  $p\text{-value}=0.022$ ) (Fig. 5f). Finally we found a positive relationship between plant richness and

morphological variation ( $R=0.258$ ,  $p\text{-value}=0.470$ ) but it is not significant (Fig. 5d).

## Discussion

We found that there is an important morphological variation of *H. leucotis* across its geographic distribution and, intriguingly, this variation is not associated in general with neither

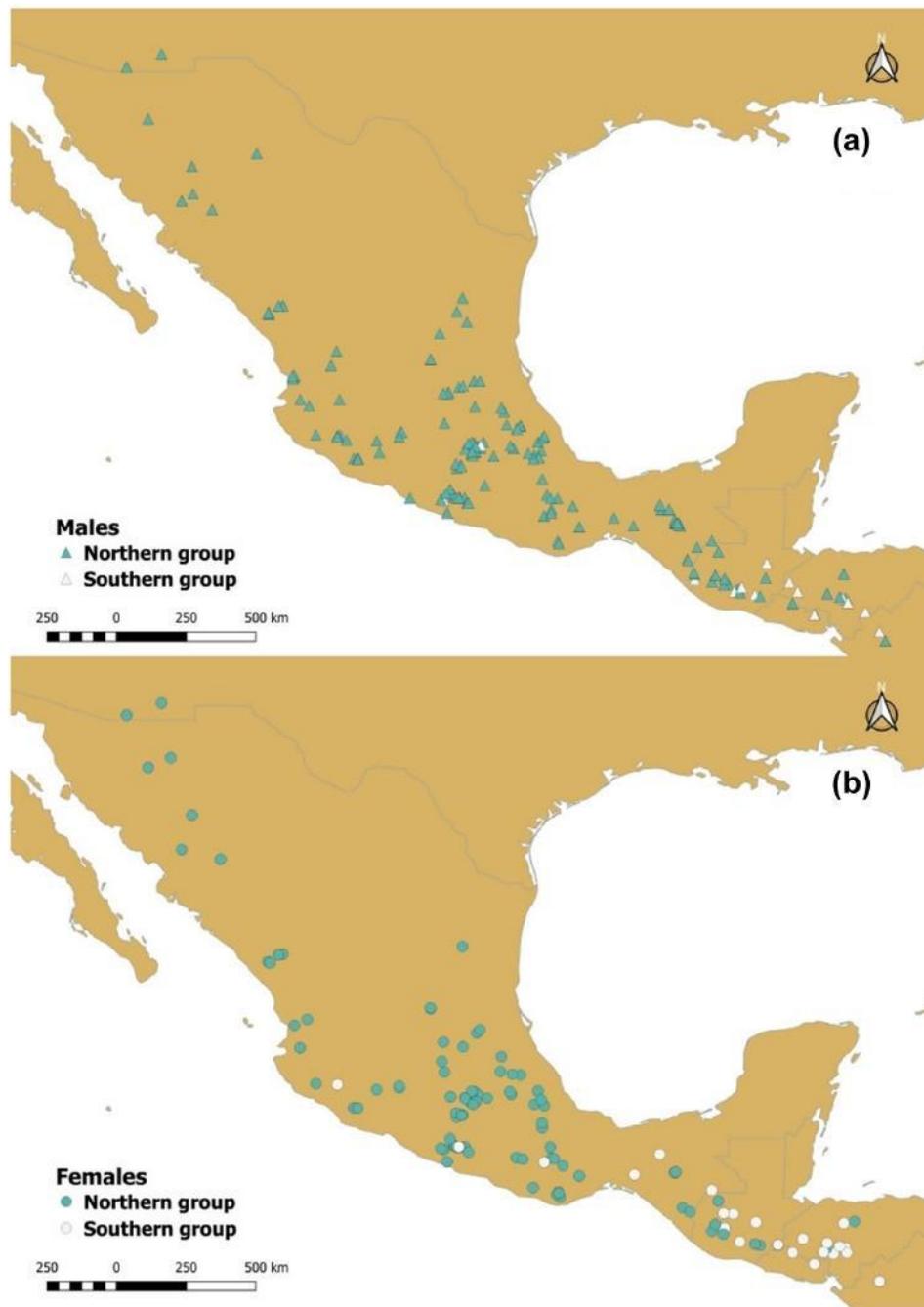


Figure 3. Cluster analysis (optimal number of groups) of morphological variation of *H. leucotis* is visualized in a spatial context. There are two distinct groups, the northern one is colored in blue and the southern group in white. Both groups meet around the Isthmus of Tehuantepec. (a) Males are shown in triangles, (b) females are shown in circles.

diet diversity nor potential competition experienced by *H. leucotis* at local communities.

The spatial distribution of hummingbird species within the geographic range of *H. leucotis* follows the general pattern reported for a variety of animal and plant groups where richness peaks in the tropics and decreases towards temperate zones (McGuire et al. 2014). Floral resources showed a similar pattern of distribution. Such overlap might suggest

facilitation, however finding evidence of this interaction is difficult to prove (Graham et al. 2009, Lessard et al. 2016).

According to the results, individuals in the northern part of the geographical distribution show a tendency to have a larger body size. This finding is in line with Schuchmann (1999) who claimed that there are enough differences in *H. leucotis* to name three subspecies, *H. leucotis borealis*, *H. leucotis leucotis* and *H. leucotis pymaea*: *H. borealis* to in

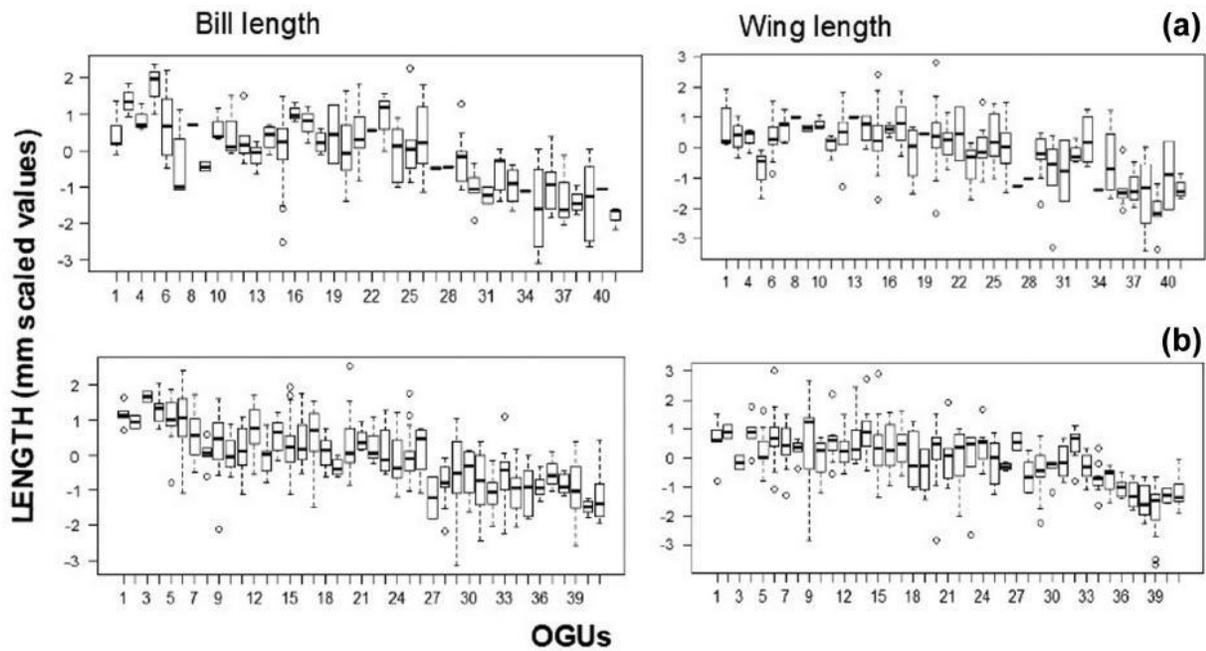


Figure 4. Variation in ecological relevant morphological traits (bill and wing length) of (a) females and (b) males of *Hylocharis leucotis* across its geographic distribution. OGUS are numbered from 1 to 41 and arranged on the x-axis. y-axis represented length in mm (scaled and centered values).

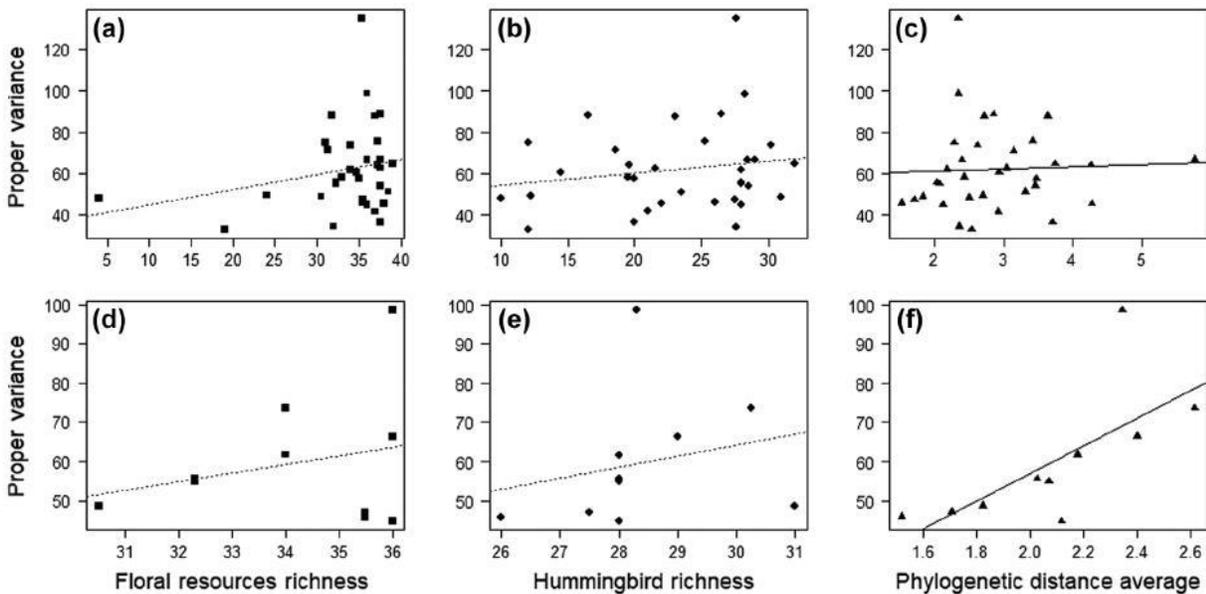


Figure 5. Morphological variation of *Hylocharis leucotis* and its association with local diet availability and potential competition. Phenotypic variation inside the morphological space of *H. leucotis* is summarized using proper variance (y-axis). Potential competition is measured using either number of coexisting species i.e. local richness (panels b and e) or phylogenetic similarity between *H. leucotis* and its coexisting species (c and f). Diversity of floral resources corresponds (a and d) to the local richness of plant species that are documented to be part of the diet of *H. leucotis*. Top panels (a, b and c) show these relationships in the regional analysis whereas the panels in the bottom (d, e and f) show these relationships in the sub-region south of the Isthmus of Tehuantepec. The analysis of sub-region north of the Isthmus of Tehuantepec is similar to the regional one (top panels) and can be found in the Supplementary material Appendix 4. Only panel (f) shows an association with  $p < 0.05$ .

Table 2. Potential competition and dietary resources that *Hylocharis leucotis* experiences locally. For each OGU we show the number of flowering plants (floral resources), the number of hummingbird species coexisting with *Hylocharis leucotis* (hummingbird richness), the phylogenetic distance between each species and *H. leucotis* (net relatedness index; NRI<sub>focal</sub>) and the width of morphological space (proper variance).

OGU	Proper variance	Hummingbird richness	Floral resources richness	NRI focal
1	47.89	10	4	2.49
4	32.73	12	19	2.53
5	49.32	12.25	24	2.69
6	71.11	18.6	31.3	3.14
7	74.82	12	31	2.28
9	87.95	16.5	31.75	2.72
11	62.5	21.5	37.5	3.03
12	41.53	21	37	2.92
13	36.41	20	37.6	3.70
14	58.19	19.5	33	2.43
15	87.76	23	37	3.63
16	60.32	14.5	34.75	2.93
17	57.35	20	35	3.46
18	75.66	25.3	37.3	3.41
20	63.94	19.6	37.3	4.26
21	45.41	22	38	4.27
22	88.69	26.5	37.5	2.85
23	53.95	28.5	37.5	3.46
24	66.61	28.4	37.6	5.77
25	64.68	32	39	3.74
26	51.11	23.5	38.5	3.31
28	34.22	27.6	32	2.36
29	134.95	27.6	35.3	2.33
30	73.57	30.25	34	2.61
31	66.44	29	36	2.39
32	44.76	28	36	2.11
33	47.12	27.5	35.5	1.70
34	45.79	26	35.5	1.51
35	55.55	28	32.3	2.02
36	61.72	28	34	2.17
38	98.6	28.3	36	2.34
39	54.94	28	32.3	2.06
41	48.66	31	30.5	1.82

the north is larger, whereas *H. pygmaea* is smaller and thrives in the southern part of the range. From the cluster analysis, we found support for a gradual separation of two main groups of females and males that meet around the Isthmus of Tehuantepec, such gradual change agrees with the genetic differences in this species reported by Zamudio-Beltrán (2011).

Our study covered the vast majority of the geographical distribution of *H. leucotis* but unfortunately, there is one area with no specimens represented in museums and collections. This area is between OGU 5 and OGU 6, located on the Sierra Madre Occidental more specifically in the state of Sinaloa. We believe that this lack of sampling in this area is related to poor accessibility in combination with potential high rates of organized crime. According to proper variance values of OGU 5 (49.32) and OGU 6 (71.11), there might be an intermediate morphology that the analysis is missing (Fig. 1, Table 2). Furthermore, the diversity values of OGU

5 and OGU 6 are very similar which suggests that the contribution to this unsampled area to the overall pattern could be minor. We therefore expect that this missing information does not compromise our conclusions.

In general, we found that *H. leucotis* has a (non-significant) tendency to be morphologically more variable in local communities with higher hummingbird richness and also when it co-occurs with species that are phylogenetically more related, in other words the morphological space seems larger when interspecific competition is more intense. In those sites where *H. leucotis* coexists with phylogenetically closer species, the overlap in resource use should be high which leads to the focal species to develop a less specialized use of the resources. This suggests that competition plays a major role in community assembly by fostering the expansion of species' morphological space to make use of a wider range of resources (perhaps unexploited resources; Malpica et al. 2017). The response of species to intense competition could be the reduction of the morphological space associated with the specialization on a given resource. Alternatively, the increase in the amplitude of morphological space in sites with lower competitive pressure suggests competitive release (Moulton and Pimm 1986). However studies on vertebrate assemblages point to the expansion of morphological space (volume-increasing mechanism) as a more common process in natural communities (Ricklefs and Schluter 1993, Ricklefs and Miles 1994, Moreno et al. 2006). Because the analysis showed a lack of statistical support in the most of cases, those conclusions should be taken with caution.

In the southern sub-region, phylogenetic similarity was found to be positively related to morphological variation which suggest that within a large region, there are areas subject to higher ecological pressures which is ultimately associated with biotic interactions. However, the difference in mechanisms operating at sub-regional level makes that the signal of the relationship morphology and phylogenetic similarity be lost at the regional analysis, which highlights the importance of studying ecological processes at different scales (García 2006).

This suggests that biotic interactions play a minor role in the morphological variation of *H. leucotis*, and therefore its separation into subspecies is associated with other factors, at least in most of its geographical distribution. Perhaps the morphological variation we found could be the result of adaptation of the focal species to changing environmental conditions across its geographic distribution (Brown and Gibson 1983). Recently, Soteras et al. (2018) reported that morphological variation in sword-billed hummingbird is related to the geographic distribution of long-flowered plant species which contrasts to our results, this difference is likely to be due to the extent of specialization of these two hummingbird species. *H. leucotis* might have a less specialized bill morphology that enables it to feed on many different plant species, this makes its dependence on one single type of flower less strong when compared with the extremely specialized and long bill of sword-billed hummingbird.

Our results suggest that character displacement is not a key mechanism for *H. leucotis* as local variation in morphology is independent from community structure. This finding is important because it contributes to the debate on diversity fostering/hindering rates of speciation. However, it can be the case that the morphology of a focal species is not only a function of hummingbird community composition but it also depends on the relative abundances of species. This could also be true for floral resources where the local richness of plant did not explain variation in morphology. It is important to note that we only assessed the effect of hummingbird species on *H. leucotis* morphology, however its foraging specialization could also be constrained or driven by the presence of non-avian animals such as bees, moths and butterflies. It is likely that the consumption rate of floral resources by insect species is lower than the consumption by hummingbirds because of the difference in size and energy requirement of these groups. This could suggest a minor contribution of insect species to hummingbird evolution, however, very high abundances of insects can have a much larger impact, and unfortunately sufficient data is not available to test the possible effect of competition across taxa (Sonne et al. 2019).

Here we found that ‘antagonistic interspecific biotic interactions’, or the ‘availability of floral resources’ are not associated with the morphological variation of the focal species. However it is possible that the greatest pressure for biotic interactions to which *H. leucotis* is subject is the ‘intraspecific competition’, so it would be interesting to know the local variation in the abundance of the same species throughout its distribution area.

Finally, the variability in the morphological space of *H. leucotis* that we reported could then be explained by other factors such as phenotypic plasticity (Pfennig et al. 2010) and environmental differences along its geographical distribution (Hawkins et al. 2007). Because its large range size, *H. leucotis* is subject to a great variation in environmental conditions, this variability could influence the importance of biological interaction thus the signal of competition could be eroded and untractable at the spatial scale of our analysis. Some authors reported that at regional scale, the spatial distribution of body size in flycatcher assemblages shows a scaling pattern coincident with macroecological rules of Bergmann. In highland forests they found that morphological traits increase northeast to southwest and suggested that morphological variation is explained in part by the climatic gradients (Cortés-Ramírez et al. 2019). So is possible that morphological variation of *H. leucotis* is associated with Bergmann rule too as it shows an increase in body size from south to north. Further exploration on climatic gradient along the range size of focal species is needed.

### Data availability statement

Data available from the Dryad Digital Repository: <<http://dx.doi.org/10.5061/dryad.41ns1rn9g>> (Tovilla-Sierra et al. 2019).

**Acknowledgments** – We thank Francisco Mora Ardila who provided help in the statistical methodology. Sergio Nicasio-Arzeta and César Andres Torres-Miranda provided support in geographical analysis and Martha Martínez-Gordillo assisted in plant distribution modelling. We are grateful to Joel L. Cracraft and Paul Sweet for all the support during at the American Museum of Natural History. Adolfo Navarro-Sigüenza and Fanny Rebón provided full Access to Museo de Zoología Alfonso L. Herrera de la Facultad de Ciencias, UNAM. We thank the curators of the following bird collections Kimball Garrett at NHMLA, Carla Cicero at MVZ, John McCormack and James Maley at Moore Laboratory of Zoology, Mark Robins at Univ. of Kansas Bird Collection, Brian K. Schmidt at U.S. National Museum of Natural History, Jean L. Woods at Delaware Museum of Natural History and Jeremiah Trimble at Museum of Comparative Zoology.

**Funding** – This manuscript constitutes a partial fulfillment of the PhD program at Posgrado en Ciencias Biológicas of the National Autonomous Univ. of México (UNAM) of RDT-S acknowledges the scholarship and financial support provided by the National Council of Science and Technology (CONACyT, 239896), and Graduate Program in Biological Sciences, UNAM.

### References

- Althoff, D. M., Segraves, K. A. and Johnson, M. T. J. 2014. Testing for coevolutionary diversification: linking pattern with process. – *Trends Ecol. Evol.* 29: 82–89.
- American Ornithologist’ Union (AOU). 1998. Check-list of North American Birds, 7th edn. – American Ornithologist’ Union, Washington.
- Anderson, R. P., Lew, D. and Peterson, A. T. 2003. Evaluating predictive models of species’ distributions: Criteria for selecting optimal models. – *Ecol. Model.* 162: 211–232.
- Arizmendi, M. del C. and Rodríguez-Flores, C. 2012. How many plants species do hummingbirds visit? – *Ornitol. Neotrop.* 23: 71–75.
- Benkman, C. W., Holimon, W. C. and Smith, J. W. 2001. The influence of a competitor on the geographic mosaic of coevolution between crossbills and lodgepole pine. – *Evolution* 55: 282–294.
- Benkman, C. W., Parchman, T. L., Favis, A. and Siepielski, A. M. 2003. Reciprocal selection causes a coevolutionary arms race between crossbills and lodgepole pine. – *Am. Nat.* 162: 182–194.
- Benkman, C. W., Parchman, T. L. and Mezquida, E. T. 2010. Patterns of coevolution in the adaptive radiation of crossbills. – *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1206: 1–16.
- Borcard, D., Gillet, F. and Legendre, P. 2011. Numerical ecology with R. – Springer.
- Bribiesca, R., Herrera-Alsina, L., Ruiz-Sanchez, E., Sánchez-González, L. A. and Schondube, J. E. 2018. Body mass as a supertrait linked to abundance and behavioural dominance in hummingbirds: a phylogenetic approach. – *Ecol. Evol.* 2019: 1–15.
- Brown, J. H. and Gibson, A. C. 1983. Biogeography. – C. V. Mosby Co., Saint Louis, MI, USA.
- Burns, J. H. and Strauss, S. Y. 2011. More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. – *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 108: 5302–5307.
- Claramunt, S. 2010. Discovering exceptional diversifications at continental scales: the case of the endemic families of Neotropical Suboscine Passerines. – *Evolution* 64: 2004–2019.

- Clements, J. F., Schulenberg, T. S., Iliff, M. J., Roberson, D., Fredericks, T. A., Sullivan, B. L. and Wood, C. L. 2018. The eBird/Clements checklist of birds of the world: v2018. – <www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>.
- Cortés-Ramírez, G., Ríos-Muñoz, C. A. and Navarro-Sigüenza, A. G. 2019. Influence of phylogenetic structure and climatic gradients on geographical variation in the morphology of Mexican flycatcher forests assemblages (Aves: Tyrannidae). – *PeerJ* 7: e6754.
- Dayan, T. and Simberloff, D. 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation. – *Ecol. Lett.* 8: 875–894.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. – In: Diamond, J. M. and Cody, M. L. (eds), *Ecology and evolution of communities*. – Harvard Univ. Press, pp. 342–344.
- Field, R., Hawkins, B. A., Cornell, H. V., Currie, D. J., Diniz-Filho, J. A. F., Guégan, J., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Mittelbach, G. G., Oberdorff, T., O'Brien, E. M. and Turner, J. R. G. 2009. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. – *J. Biogeogr.* 36: 132–147.
- Fox, J. and Weisberg, S. 2011. *An R companion to applied regression*. – Sage Publications.
- García, D. 2006. La escala y su importancia en el análisis espacial. – *Ecosistemas* 15: 7–18.
- Gill, F. and Donsker, D. 2019. IOC World Bird List (ver. 9.1). – <www.worldbirdnames.org>.
- Graham, C. H., Parra, J. L., Rahbek, C. and McGuire, J. A. 2009. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. – *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 106: 19673–19678.
- Grant, P. R. and Grant, B. R. 2006. Evolution of character displacement in Darwin's finches. – *Science* 313: 224–226.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. – *Nature* 396: 41–49.
- Harmon, L. J. and Harrison, S. 2015. Species diversity is dynamic and unbounded at local and continental scales. – *Am. Nat.* 185: 584–593.
- Haverkost, T. R., Garden, S. L. and Peterson, A. T. 2010. Predicting the distribution of a parasite using the ecological niche model, GARP. – *Rev. Mex. Biodivers.* 8: 895–902.
- Hawkins, B. A., Diniz-Filho, J. A. F., Jaramillo, C. and Soeller, S. A. 2007. Climate, niche conservatism and the global bird diversity gradient. – *Am. Nat.* 170: 516–529.
- Hembry, D. H., Yoder, J. B. and Goodman, K. R. 2014. Coevolution and the diversification of life. – *Am. Nat.* 184: 425–438.
- Herrera, C. M., Castellanos, C. and Medrano, M. 2006. Geographic context of floral evolution: towards an improved research programme in floral diversification. – In: Harder, L. D. and Barrett, S. C. H. (eds), *Ecology and evolution of flowers*. Oxford Univ. Press, pp. 278–294.
- Herrera-Alsina, L. and Villegas-Patraca, R. 2014. Biologic interactions determining geographic range size: a one species response to phylogenetic community structure. – *Ecol. Evol.* 4: 968–976.
- Herrera-Alsina, L., Pigot, A. L., Hildenbrandt, H. and Etienne, R. S. 2018. The influence of ecological and geographic limits on the evolution of species distributions and diversity. – *Evolution* 72: 1978–1991.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. and Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. – *Int. J. Climatol.* 25: 1965–1978.
- Howell, S. N. G. and Webb, S. 1995. *A guide to the birds of Mexico and northern central America*. – Oxford Univ. Press.
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. – *J. Veg. Sci.* 3: 157–164.
- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., Blomberg, S. P. and Webb, C. O. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. – *Bioinformatics* 26: 1463–1464.
- Kobelkowsky-Vidrio, T., Ríos-Muñoz, C. A. and Navarro-Sigüenza, A. G. 2014. Biodiversity and biogeography of the avifauna of the Sierra Madre Occidental, Mexico. – *Biodivers. Conserv.* 23: 2087–2105.
- Lessard, J. P., Weinstein, B. G., Borregaard, M. K., Marske, K. A., Martin, D. R., McGuire, J. A., Parra, J. L., Rahbek, C. and Graham, C. H. 2016. Process-based species pools reveal the hidden signature of biotic interactions amid the influence of temperature filtering. – *Am. Nat.* 187: 75–88.
- Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M. and Hornik, K. 2018. cluster: cluster analysis basics and extensions. R package ver. 2.0.7-1. – <https://cran.r-project.org/web/packages/cluster/index.html>.
- Malpica, A., Covarrubias, S., Villegas-Patraca, R. and Herrera-Alsina, L. 2017. Ecomorphological structure of avian communities changes upon arrival of wintering species. – *Basic Appl. Ecol.* 24: 60–67.
- Martínez-Gordillo, M., Fragoso-Martínez, I., García-Peña, M. R. and Montiel, O. 2013. Géneros de Lamiaceae de México, diversidad y endemismo. – *Revista Mex. Biodivers.* 84: 30–86.
- McGuire, J. A., Witt, C. C., Remsen Jr. J. V., Corl, A., Rabosky, D. L., Altshuler, D. L. and Dudley, R. 2014. Molecular phylogenetics and the diversification of hummingbirds (Apodiformes: Trochilidae). – *Curr. Biol.* 24: 910–916.
- Moreno, C. E., Arita, H. T. and Solís, L. 2006. Morphological assembly mechanisms in Neotropical bat assemblages and ensembles within a landscape. – *Oecologia* 149: 133–140.
- Moulton, M. P. and Pimm, S. L. 1986. The extent of competition in shaping an introduced avifauna. – In: Diamond, J. and Case, T. J. (eds), *Community ecology*. Harper and Row, New York, pp. 80–97.
- Muñoz, M. E. S., Giovanni, R., Siqueira, M. F., Sutton, T., Brewer, P., Pereira, R. S., Canhos, D. A. L. and Canhos, V. P. 2011. 'openModeller: a generic approach to species' potential distribution modelling'. – *GeoInformatica* 15: 111–135.
- Nogueira, A., Rey, P. J., Alcántara, J. M., Feitosa, R. M. and Lohmann, L. G. 2015. Geographic mosaic of plant evolution: extrafloral nectary variation mediated by ant and herbivore assemblages. – *PLoS One* 10: e0123806.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E. and Wagner, H. 2018. vegan: community ecology package. R package ver. 2.5-2. – <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Peterson, A. T. and Navarro-Sigüenza, A. G. 2009. Making biodiversity discovery more efficient: an exploratory test using Mexican birds. – *Zootaxa* 2246: 58–66.
- Pfennig, D. W. and Pfennig, K. S. 2009. Character displacement: ecological and reproductive responses to a common evolutionary problem. – *Q. Rev. Biol.* 84: 253–276.
- Pfennig, D. W. and Pfennig, K. S. 2010. Character displacement and the origins of diversity. – *Am. Nat.* 176: S26–S44.
- Pfennig, D. W., Wund, M. A., Snell-Rood, E. C., Cruickshank, T., Schlichting, C. D. and Moczek, A. P. 2010. Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. – *Trends Ecol. Evol.* 25: 459–467.

- Pigot, A. L. and Etienne, R. S. 2015. A new dynamic null model for phylogenetic community structure. – *Ecol. Lett.* 18: 153–163.
- Rabosky, D. L. and Hurlbert, A. H. 2015. Species richness at continental scales is dominated by ecological limits. – *Am. Nat.* 185: 572–583.
- Ricklefs, R. E. and Miles, D. B. 1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. – In: Wainwright, P. and Reilly, S. (eds), *Ecological morphology: integrative organismal biology*. Univ. of Chicago Press, pp. 13–41.
- Ricklefs, R. E. and Schluter, D. (eds) 1993. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. – Univ. of Chicago Press.
- Ridgely, R. S., Allnutt, T. F., Brooks, T., McNicol, D. K., Mehlman, D. W., Young, B. E. and Zook, J. R. 2003. *Digital distribution maps of the birds of the Western Hemisphere, Ver. 1.0*. – NatureServe, Arlington, Virginia. <<http://www.natureserve.org/>>
- Sanderson, J. G., Diamond, J. M. and Pimm, S. L. 2009. Pairwise co-existence of Bismarck and Solomon landbird species. – *Evol. Ecol. Res.* 11: 771–786.
- Schuchmann, K. L. 1999. Family Trochilidae (Hummingbirds). – In: Del Hoyo, J., Elliot, A. and Sargatal, J. (eds), *Handbook of the birds of the world, Barn-owls to hummingbirds, Vol V. Lynx edicions*, pp. 468–535.
- Sonne, J., Zanata, T. B., González, A. M. M., Cumbicus, T. N. L., Fjeldså, J., Colwell, R. K., Tinoco, B. A., Rahbek, C. and Dalsgaard, B. 2019. The distributions of morphologically specialized hummingbirds coincide with floral trait matching across an Andean elevational gradient. – *Biotropica* 51: 205–218.
- Soteras, F., Moré, M., Ibañez, A. C., Iglesias, M. del R. and Cocucci, A. A. 2018. Range overlap between the sword-billed hummingbird and its guild of long-flowered species: an approach to the study of a coevolutionary mosaic. – *PLoS One* 13: e0209742.
- Stinchcombe, J. R. and Rausher, M. D. 2002. The evolution of tolerance to deer herbivory: modifications caused by the abundance of insect herbivores. – *Proc. R. Soc. B* 269: 1241–1246. doi: 10.1098/rspb.2002.2015
- Stockwell, D. R. B. and Noble, I. R. 1992. Induction of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of data analysis. – *Math. Comput. Simulat.* 33: 385–390.
- Stockwell, D. and Peters, D. 1999. The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. – *Int. J. Geogr. Inform. Sci.* 13: 143–158.
- Thompson, J. N. 2005. *The geographic mosaic of coevolution*. – Univ. of Chicago Press.
- Thompson, J. N. 2009. The coevolving web of life. – *Am. Nat.* 173: 125–140.
- Tovilla-Sierra, R. D., Herrera-Alsina, L., Bribiesca, R. and Arita, H. T. 2019. Data from: the spatial analysis of biological interactions: morphological variation responding to the co-occurrence of competitors and resources. – Dryad Digital Repository, <<http://dx.doi.org/10.5061/dryad.41ns1rn9g>>.
- Uriarte, M., Swenson, N. G., Chazdon, R. L., Comita, L. S., Kress, W. J., Erickson, D., Forero-Montaña, J., Zimmerman, J. K. and Thompson, J. 2010. Trait similarity, shared ancestry and the structure of neighbourhood interactions in a subtropical wet forest: Implications for community assembly. – *Ecol. Lett.* 13: 1503–1514.
- Venail, P. A., Narwani, A., Fritschie, K., Alexandrou, M. A., Oakley, T. H. and Cardinale, B. J. 2014. The influence of phylogenetic relatedness on species interactions among freshwater green algae in a mesocosm experiment. – *J. Ecol.* 102: 1288–1299.
- Weiher, E. and Keddy, P. A. 1995. Assembly rules, null models and trait dispersion: new questions from old patterns. – *Oikos* 74: 159–164.
- Weiher, E., Clarke, G. D. P. and Keddy, P. A. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion and the coexistence of plant species. – *Oikos* 81: 309–322.
- Wiens, J. A. 1989. *The ecology of bird communities: foundations and patterns* (Vol. 1). – Cambridge Univ. Press.
- Wiens, J. J. and Donoghue, M. J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. – *Trends Ecol. Evol.* 19: 639–644.
- Zamudio-Beltrán, L. E. 2011. *Filogenia y variación dentro del complejo *Hylocharis leucotis*, 1818 (Aves: Trochilidae) utilizando secuencias de DNA*. – M.Sc. thesis, Univ. Nacional Autónoma de México.

Supplementary material (available online as Appendix jav-02223 at <[www.avianbiology.org/appendix/jav-02223](http://www.avianbiology.org/appendix/jav-02223)>). Appendix 1–4.

## ANEXO II

### MATERIAL SUPLEMENTARIO DEL ARTÍCULO:

**The spatial analysis of biological interactions: morphological variation responding to the co-occurrence of competitors and resources**

Rosa Daniela Tovilla-Sierra, Leonel Herrera-Alsina, Rafael Bribiesca and Héctor T. Arita



**JAV-02223**

Tovilla-Sierra, R. D., Herrera-Alsina, L., Bribiesca, R. and Arita, H. T. 2019. The spatial analysis of biological interactions: morphological variation responding to the co-occurrence of competitors and resources. – J. Avian Biol. 2019: e02223

**Supplementary material**

**Appendix 1.** Hummingbird species and floral resources included in the analysis, Accuracy Roc Score Kappa (ARSKappa) for each model (a number between -1 and 1 where scores above 0.8 are generally considered good agreement, zero or lower means no agreement), numbers of occurrences after geographic data cleanup (Occurrence filtering: Spatially Unique) and bioclimatic variables (WorldClim 1.0) used for modelling each species.

<b>Hummingbirds</b>	<b>ARSKappa</b>	<b>Numbers of occurrences</b>	<b>Bioclimatic variables</b>
<i>Abeillia abeillei</i>	0.923	98	Bio2, Bio3, Bio6, Bio18, Bio19
<i>Amazilia amabilis</i>	0.87	59	Bio3, Bio4, Bio6, Bio8, Bio14
<i>Amazilia beryllina</i>	0.948	94	Bio3, Bio6, Bio10, Bio15, Bio18, Bio19
<i>Amazilia candida</i>	0.898	88	Bio2, Bio4, Bio5, Bio6, Bio15, Bio18
<i>Amazilia cyanocephala</i>	0.949	89	Bio3, Bio6, Bio7, Bio8, Bio13, Bio15, Bio18
<i>Amazilia cyanura</i>	0.976	35	Bio2, Bio4, Bio5, Bio6, Bio15, Bio18
<i>Amazilia rutila</i>	0.932	91	Bio3, Bio5, Bio6, Bio8, Bio13, Bio14, Bio18, Bio19
<i>Amazilia saucerottei</i>	0.826	89	Bio2, Bio6, Bio7, Bio13, Bio15, Bio19
<i>Amazilia tzacatl</i>	0.805	82	Bio3, Bio6, Bio7, Bio13, Bio14
<i>Amazilia violiceps</i>	0.903	84	Bio2, Bio3, Bio4, Bio6, Bio8, Bio17
<i>Amazilia viridifrons</i>	0.946	50	Bio2, Bio3, Bio6, Bio18, Bio19
<i>Amazilia yucatanensis</i>	0.9	42	Bio3, Bio5, Bio7, Bio8, Bio15
<i>Anthracothorax prevostii</i>	0.928	93	Bio2, Bio3, Bio5, Bio6, Bio13, Bio14
<i>Archilochus alexandri</i>	0.876	98	Bio5, Bio6, Bio8, Bio13, Bio14
<i>Archilochus colubris</i>	0.877	195	Bio3, Bio6, Bio9, Bio10, Bio12, Bio14
<i>Atthis heloisa</i>	0.962	75	Bio4, Bio6, Bio7, Bio13, Bio15
<i>Atthis ellioti</i>	0.948	58	Bio2, Bio3, Bio4, Bio6, Bio12, Bio15
<i>Calothorax lucifer</i>	0.952	80	Bio2, Bio5, Bio6, Bio14, Bio15
<i>Calothorax pulcher</i>	0.963	23	Bio4, Bio6, Bio14, Bio15, Bio19
<i>Calypte anna</i>	0.988	96	Bio3, Bio6, Bio8, Bio9, Bio12
<i>Campylopterus curvipennis</i>	0.883	89	Bio2, Bio3, Bio6, Bio14, Bio18
<i>Campylopterus hemileucurus</i>	0.845	76	Bio3, Bio6, Bio13, Bio14, Bio18
<i>Campylopterus rufus</i>	0.901	67	Bio2, Bio4, Bio6, Bio13, Bio14
<i>Chlorostilbon auriceps</i>	0.926	62	Bio2, Bio4, Bio5, Bio6, Bio15, Bio16, Bio17, Bio19
<i>Chlorostilbon canivetii</i>	0.744	90	Bio2, Bio3, Bio6, Bio8, Bio15, Bio16, Bio18, Bio19
<i>Colibri delphinae</i>	0.928	80	Bio3, Bio6, Bio15, Bio16, Bio18
<i>Colibri thalassinus</i>	0.939	90	Bio3, Bio5, Bio6, Bio13, Bio15
<i>Cynanthus latirostris</i>	0.852	62	Bio2, Bio3, Bio4, Bio6, Bio8, Bio14
<i>Cynanthus sordidus</i>	0.932	55	Bio3, Bio4, Bio6, Bio13, Bio14, Bio15, Bio18
<i>Doricha enicura</i>	0.906	71	Bio2, Bio4, Bio6, Bio7, Bio13, Bio14
<i>Eugenes fulgens</i>	0.876	88	Bio3, Bio6, Bio8, Bio15, Bio19
<i>Eupherusa cyanophrys</i>	0.994	24	Bio2, Bio3, Bio6, Bio16, Bio18
<i>Eupherusa eximia</i>	0.938	70	Bio4, Bio6, Bio13, Bio14, Bio18

<i>Eupherusa poliocerca</i>	0.909	41	Bio6, Bio7, Bio14, Bio15, Bio18, Bio19
<i>Heliomaster constantii</i>	0.913	80	Bio5, Bio6, Bio13, Bio14, Bio15, Bio18, Bio19
<i>Heliomaster longirostris</i>	0.870	89	Bio2, Bio4, Bio5, Bio6, Bio15, Bio16, Bio18, Bio19
<i>Klais guimeti</i>	0.930	75	Bio3, Bio4, Bio6, Bio16, Bio17, Bio19
<i>Lampornis amethystinus</i>	0.894	85	Bio3, Bio6, Bio7, Bio13, Bio15, Bio18
<i>Lampornis clemenciae</i>	0.886	79	Bio2, Bio3, Bio6, Bio8, Bio15, Bio17, Bio18
<i>Lampornis sybillae</i>	0.939	24	Bio3, Bio6, Bio13, Bio15, Bio17
<i>Lampornis viridipallens</i>	0.938	54	Bio2, Bio3, Bio6, Bio13, Bio14
<i>Lamprolaima rhami</i>	0.868	59	Bio2, Bio3, Bio6, Bio14, Bio16, Bio18
<i>Lophornis brachylophus</i>	0.956	8	Bio2, Bio6, Bio7, Bio15, Bio19
<i>Lophornis helenae</i>	0.830	59	Bio3, Bio6, Bio13, Bio18, Bio19
<i>Phaeochroa cuvierii</i>	0.886	58	Bio2, Bio4, Bio6, Bio13, Bio14
<i>Phaethornis longirostris</i>	0.867	89	Bio3, Bio5, Bio6, Bio8, Bio15, Bio18, Bio19
<i>Phaethornis striigularis</i>	0.842	93	Bio2, Bio3, Bio5, Bio6, Bio13, Bio17
<i>Selasphorus platycercus</i>	0.842	96	Bio2, Bio3, Bio5, Bio6, Bio12, Bio13, Bio19
<i>Selasphorus rufus</i>	0.874	146	Bio2, Bio6, Bio10, Bio16, Bio18
<i>Selasphorus sasin</i>	0.948	70	Bio3, Bio6, Bio7, Bio12, Bio14, Bio15, Bio18
<i>Selasphorus calliope</i>	0.878	94	Bio5, Bio6, Bio7, Bio8, Bio9, Bio13, Bio14
<i>Thalurania colombica</i>	0.879	74	Bio4, Bio6, Bio7, Bio13, Bio15, Bio18, Bio19
<i>Thalurania ridgwayi</i>	0.908	25	Bio2, Bio3, Bio6, Bio13, Bio14
<i>Threnetes ruckeri</i>	0.848	65	Bio2, Bio3, Bio4, Bio6, Bio13, Bio14, Bio18
<i>Tilmatura dupontii</i>	0.916	68	Bio2, Bio4, Bio6, Bio13, Bio14, Bio18
<i>Hylocharis leucotis</i>	0.975	237	Bio5, Bio6, Bio16, Bio17, Bio18

<b>Floral resources</b>	<b>ARSKappa</b>	<b>Numbers of occurrences</b>	<b>Bioclimatic variables</b>
<i>Bidens riparia</i>	0.930	53	Bio8, Bio15, Bio16, Bio18, Bio19
<i>Bomarea edulis</i>	0.902	74	Bio3, Bio5, Bio6, Bio15, Bio16, Bio18
<i>Bouvardia ternifolia</i>	0.879	74	Bio3, Bio5, Bio7, Bio11, Bio15, Bio16, Bio17
<i>Byttneria catalpifolia</i>	0.940	56	Bio3, Bio8, Bio11, Bio15, Bio16, Bio18
<i>Calliandra grandifolia</i>	0.969	11	Bio19, Bio3, Bio4, Bio13, Bio15, Bio19
<i>Castilleja arvensis</i>	0.943	74	Bio3, Bio5, Bio11, Bio15, Bio18
<i>Castilleja scorzonifolia</i>	0.921	73	Bio2, Bio3, Bio9, Bio15, Bio18, Bio19
<i>Castilleja tenuiflora</i>	0.934	76	Bio2, Bio3, Bio6, Bio14, Bio15, Bio18
<i>Cirsium jorullense</i>	0.972	28	Bio3, Bio9, Bio13, Bio14, Bio15
<i>Cirsium subcoriaceum</i>	0.937	65	Bio3, Bio5, Bio6, Bio13, Bio15
<i>Crusea coccinea</i>	0.963	65	Bio3, Bio6, Bio13, Bio15, Bio18
<i>Cuphea jorullensis</i>	0.956	63	Bio4, Bio6, Bio13, Bio15, Bio19
<i>Fuchsia encliandra</i>	0.929	88	Bio2, Bio3, Bio9, Bio15, Bio16, Bio18, Bio19
<i>Fuchsia microphylla</i>	0.970	75	Bio3, Bio5, Bio6, Bio13, Bio15
<i>Fuchsia paniculata</i>	0.961	74	Bio3, Bio6, Bio13, Bio14, Bio15
<i>Ipomoea hederifolia</i>	0.893	77	Bio3, Bio5, Bio7, Bio11, Bio15, Bio16, Bio18
<i>Lobelia laxiflora</i>	0.868	81	Bio3, Bio5, Bio6, Bio15, Bio16, Bio18
<i>Loeselia mexicana</i>	0.933	65	Bio3, Bio5, Bio15, Bio16, Bio19
<i>Passiflora membranacea</i>	0.935	69	Bio2, Bio3, Bio9, Bio13, Bio15, Bio18

<i>Penstemon gentianoides</i>	0.940	52	Bio3, Bio9, Bio15, Bio16, Bio18, Bio19
<i>Penstemon roseus</i>	0.959	87	Bio2, Bio4, Bio6, Bio13, Bio14, Bio15
<i>Phaseolus coccineus</i>	0.944	75	Bio3, Bio6, Bio7, Bio8, Bio15, Bio16, Bio19
<i>Prunella vulgaris</i>	0.923	239	Bio3, Bio5, Bio6, Bio9, Bio15, Bio16, Bio19
<i>Psittacanthus calyculatus</i>	0.897	58	Bio2, Bio4, Bio9, Bio15, Bio18, Bio19
<i>Psittacanthus ramiflorus</i>	0.948	62	Bio4, Bio9, Bio13, Bio15, Bio18
<i>Ribes ciliatum</i>	0.961	47	Bio2, Bio4, Bio9, Bio15, Bio18, Bio19
<i>Roldana angulifolia</i>	0.931	63	Bio2, Bio4, Bio6, Bio13, Bio15, Bio18
<i>Rubus adenotrichus</i>	0.928	73	Bio3, Bio5, Bio6, Bio15, Bio16
<i>Salvia cacaliifolia</i>	0.972	15	Bio3, Bio5, Bio6, Bio7, Bio10, Bio13, Bio15
<i>Salvia cinnabarina</i>	0.943	61	Bio2, Bio3, Bio5, Bio6, Bio13, Bio15, Bio18, Bio19
<i>Salvia elegans</i>	0.956	60	Bio4, Bio9, Bio15, Bio16, Bio18, Bio19
<i>Salvia fulgens</i>	0.982	55	Bio2, Bio3, Bio13, Bio14, Bio15, Bio18
<i>Salvia iodantha</i>	0.963	81	Bio3, Bio6, Bio7, Bio13, Bio15, Bio18, Bio19
<i>Salvia mexicana</i>	0.965	69	Bio4, Bio7, Bio9, Bio13, Bio15
<i>Salvia mocinoi</i>	0.960	62	Bio3, Bio6, Bio7, Bio15, Bio16, Bio18
<i>Stachys coccinea</i>	0.884	75	Bio3, Bio6, Bio9, Bio15, Bio18, Bio19
<i>Symphoricarpos microphyllus</i>	0.964	64	Bio3, Bio7, Bio9, Bio13, Bio15, Bio19
<i>Tigridia orthantha</i>	0.966	24	Bio2, Bio3, Bio5, Bio6, Bio13, Bio15, Bio18
<i>Tillandsia guatemalensis</i>	0.936	58	Bio2, Bio3, Bio6, Bio13, Bio15, Bio18

---

## **Appendix 2.** Selection of bioclimatic variables from WorldClim 1.0:

Bioclimatic variables are derived from the monthly temperature and rainfall values in order to generate more biologically meaningful variables. The bioclimatic variables represent annual trends (e.g., mean annual temperature, annual precipitation), seasonality (e.g., annual range in temperature and precipitation) and extreme or limiting environmental factors (e.g., temperature of the coldest and warmest month, and precipitation of the wet and dry quarters). A quarter is a period of three months (1/4 of the year) (Hijmans et al. 2005).

BIO1 = Annual Mean Temperature

BIO2 = Mean Diurnal Range (Mean of monthly (max temp - min temp))

BIO3 = Isothermality (BIO2/BIO7) (\* 100)

BIO4 = Temperature Seasonality (standard deviation \* 100)

BIO5 = Max Temperature of Warmest Month

BIO6 = Min Temperature of Coldest Month

BIO7 = Temperature Annual Range (BIO5-BIO6)

BIO8 = Mean Temperature of Wettest Quarter

BIO9 = Mean Temperature of Driest Quarter

BIO10 = Mean Temperature of Warmest Quarter

BIO11 = Mean Temperature of Coldest Quarter

BIO12 = Annual Precipitation

BIO13 = Precipitation of Wettest Month

BIO14 = Precipitation of Driest Month

BIO15 = Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation)

BIO16 = Precipitation of Wettest Quarter

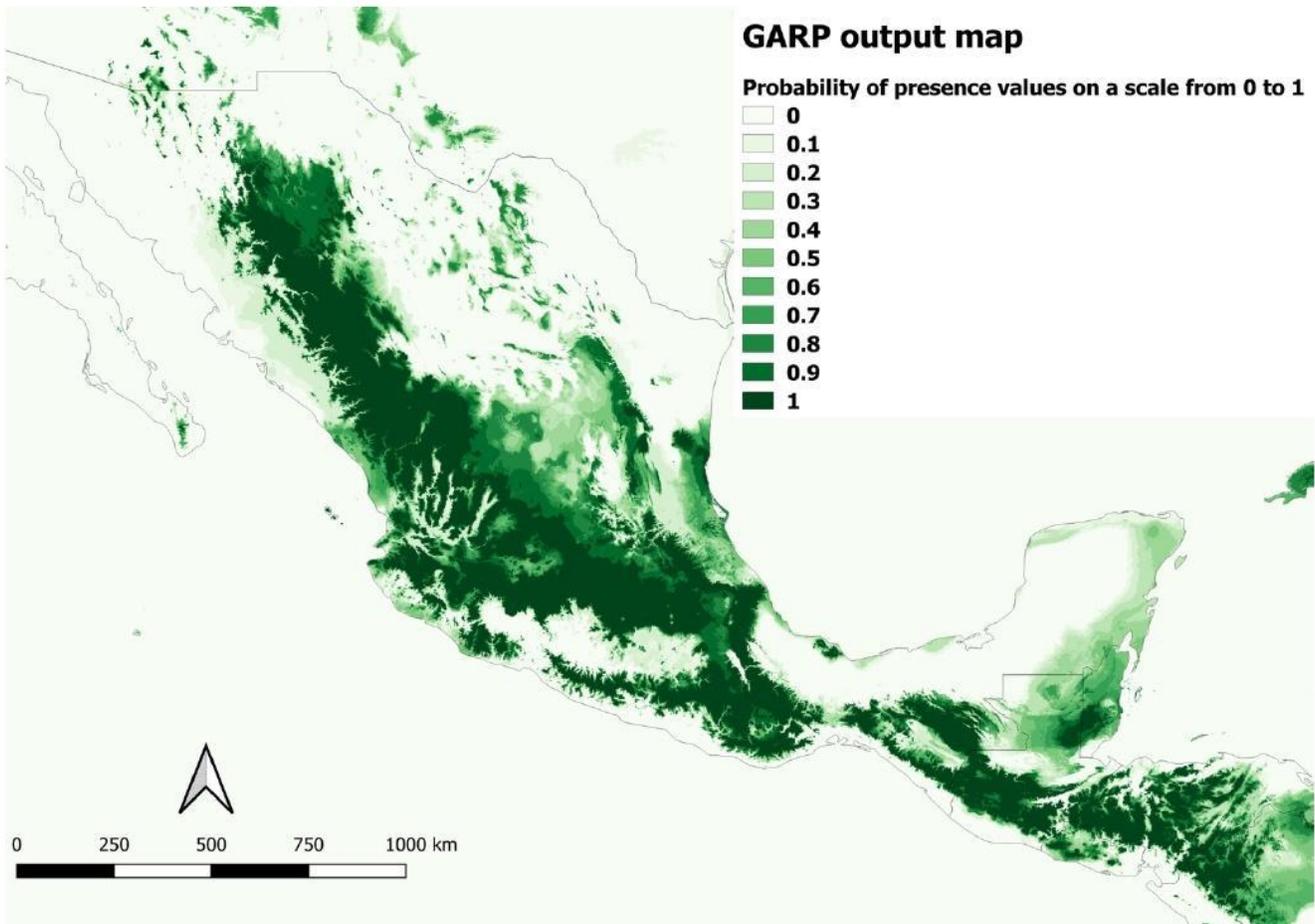
BIO17 = Precipitation of Driest Quarter

BIO18 = Precipitation of Warmest Quarter

BIO19 = Precipitation of Coldest Quarter

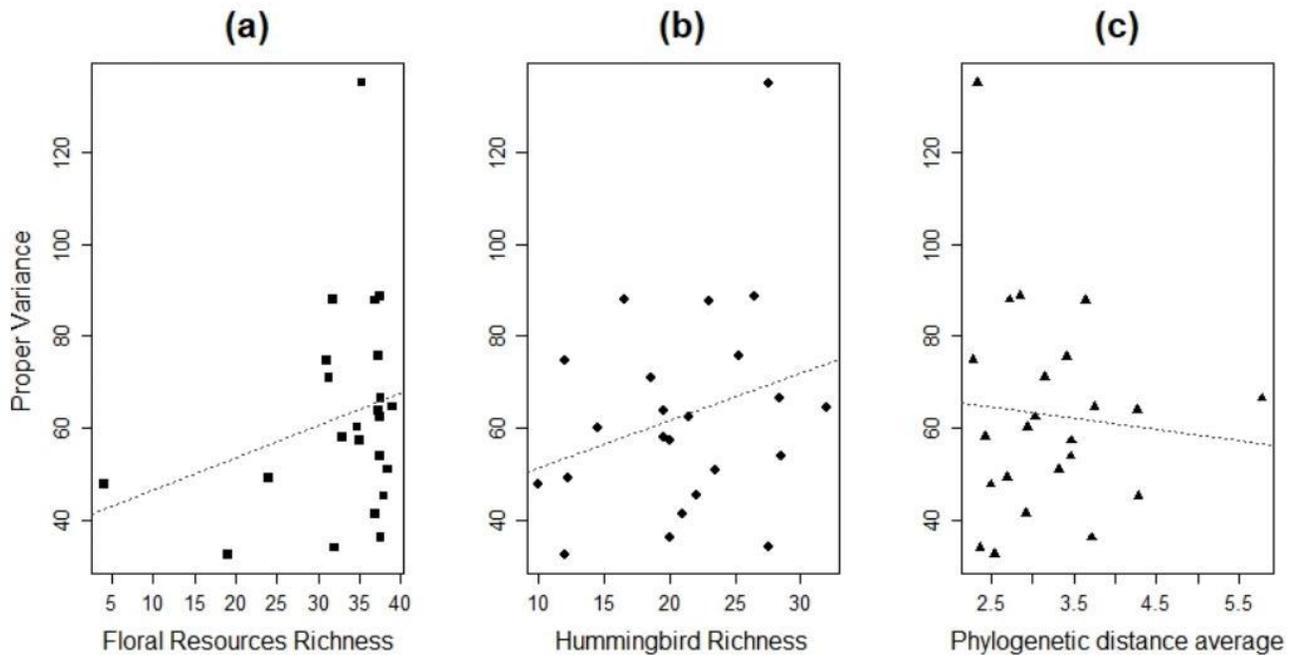
The information of the 19 bioclimatic variables was extracted for each record and analyzed using correlation matrices. Those variables that show collinearity ( $R=0.6$ ) were discarded. Then, we performed a principal component analysis to identify which variables are more informative in each model. We gave higher weight to a particular variable rather than a general variable. The set of bioclimatic variables used to model modelling each species could vary, this depends on the specific importance.

**Appendix 3.** GARP output map of *Hylocharis leucotis*, best supported model with best subsets in Open Modeller. Consensus map of 10 best models from 100 runs. 1 represents 100% consensus among the 10 best models or the 100% of probability to presence values.



**Appendix 4.** Pearson correlation result from Sub-region “North to Tehuantepec Isthmus”.

Relationships between morphological variation of *H. leucotis* and local diet availability and potential competition. Proper variance summarizes phenotypic variation inside the morphological space and is not related to a) local diversity of floral resources ( $R = 0.247$ ,  $p\text{-value} = 0.254$ ). The relationship between morphological variation and potential competition depends on how the latter is measured, however this relationship is not significant when b) competition is measured as the number of species that coexist with *Hylocharis leucotis* ( $R = 0.274$ ,  $p\text{-value} = 0.204$ ) or c) competition is described as the phylogenetic similarity between *Hylocharis leucotis* and all the members of the community ( $R = -0.086$ ,  $p\text{-value} = 0.695$ ).



### ANEXO III

#### Lista de especies de recursos florales

*Bidens riparia*

*Bomarea edulis*

*Bouvardia ternifolia*

*Byttneria catalpifolia*

*Calliandra grandifolia*

*Castilleja arvensis*

*Castilleja scorzonerifolia*

*Castilleja tenuiflora*

*Cirsium jorullense*

*Cirsium subcoriaceum*

*Crusea coccinea*

*Cuphea jorullensis*

*Fuchsia encliandra*

*Fuchsia microphylla*

*Fuchsia paniculata*

*Ipomoea hederifolia*

*Lobelia laxiflora*

*Loeselia mexicana*

*Passiflora membranacea*

*Penstemon gentianoides*

*Penstemon roseus*

*Phaseolus coccineus*

*Prunella vulgaris*

*Psittacanthus calyculatus*

*Psittacanthus ramiflorus*

*Ribes ciliatum*

*Roldana angulifolia*

*Rubus adenotrichus*

*Salvia cacaliifolia*

*Salvia cinnabarina*

*Salvia elegans*

*Salvia fulgens*

*Salvia iodantha*

*Salvia mexicana*

*Salvia mocinoi*

*Stachys coccinea*

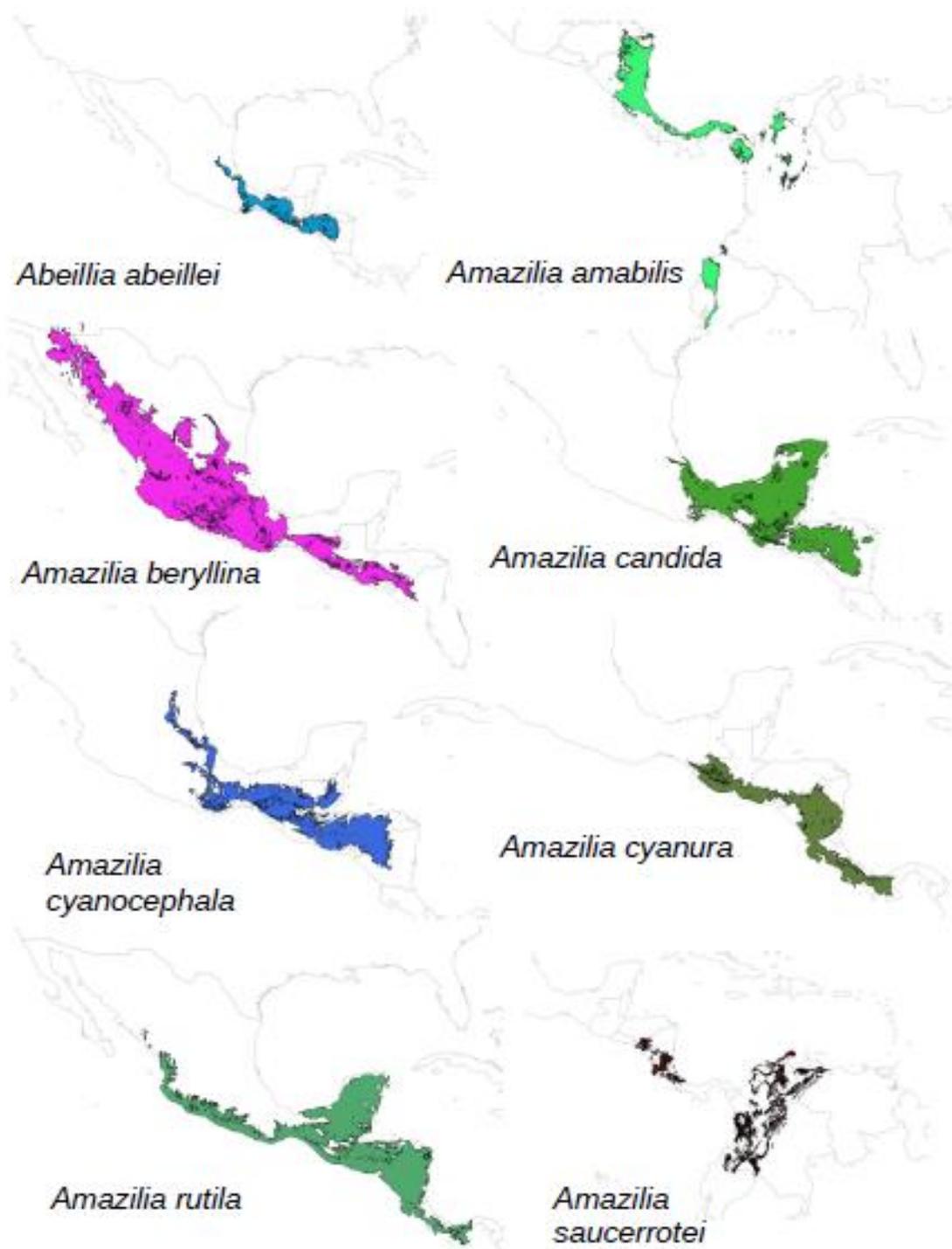
*Symphoricarpos microphyllus*

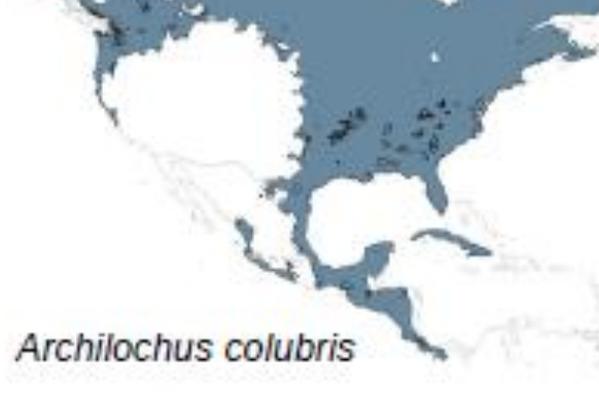
*Tigridia orthantha*

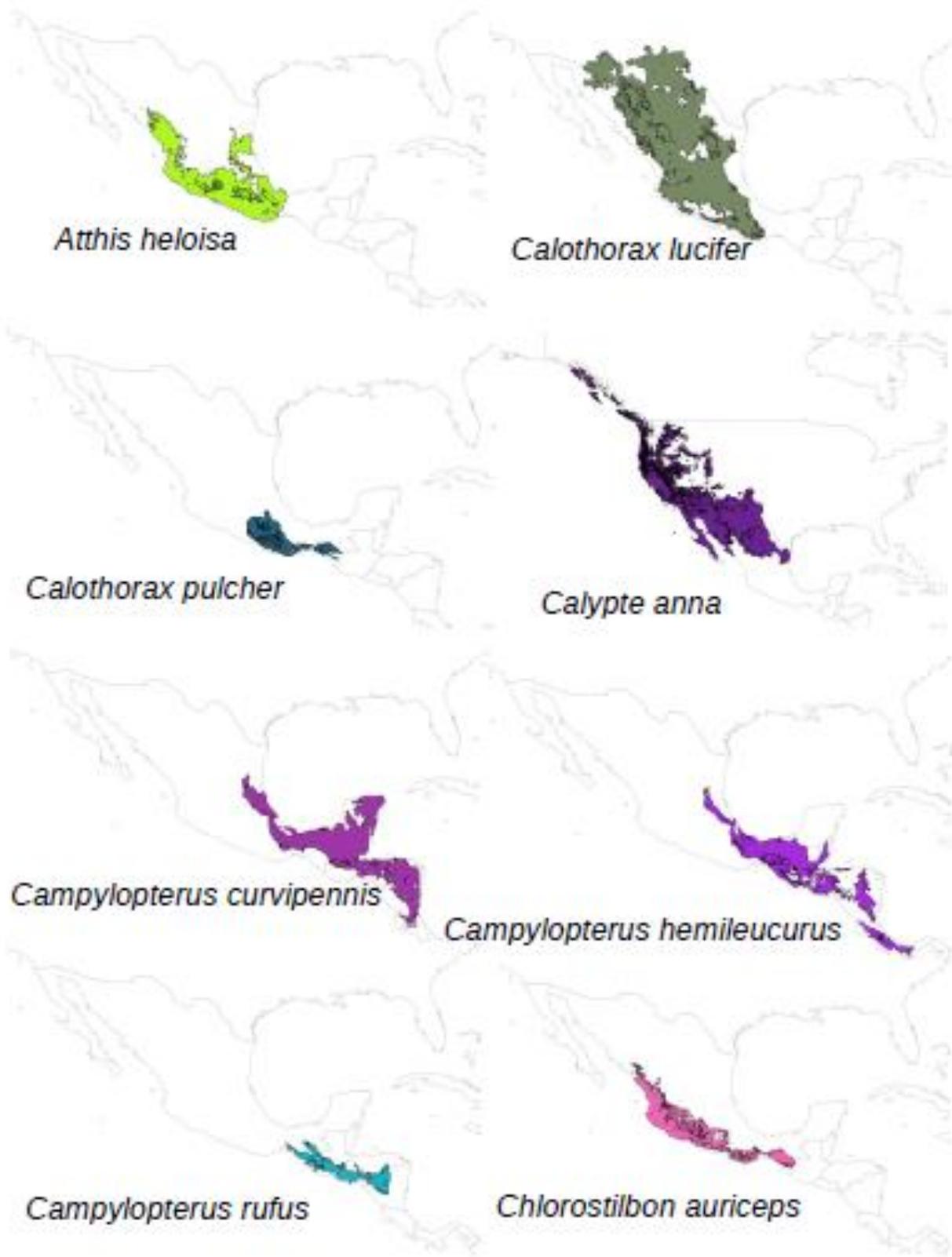
*Tillandsia guatemalensis*

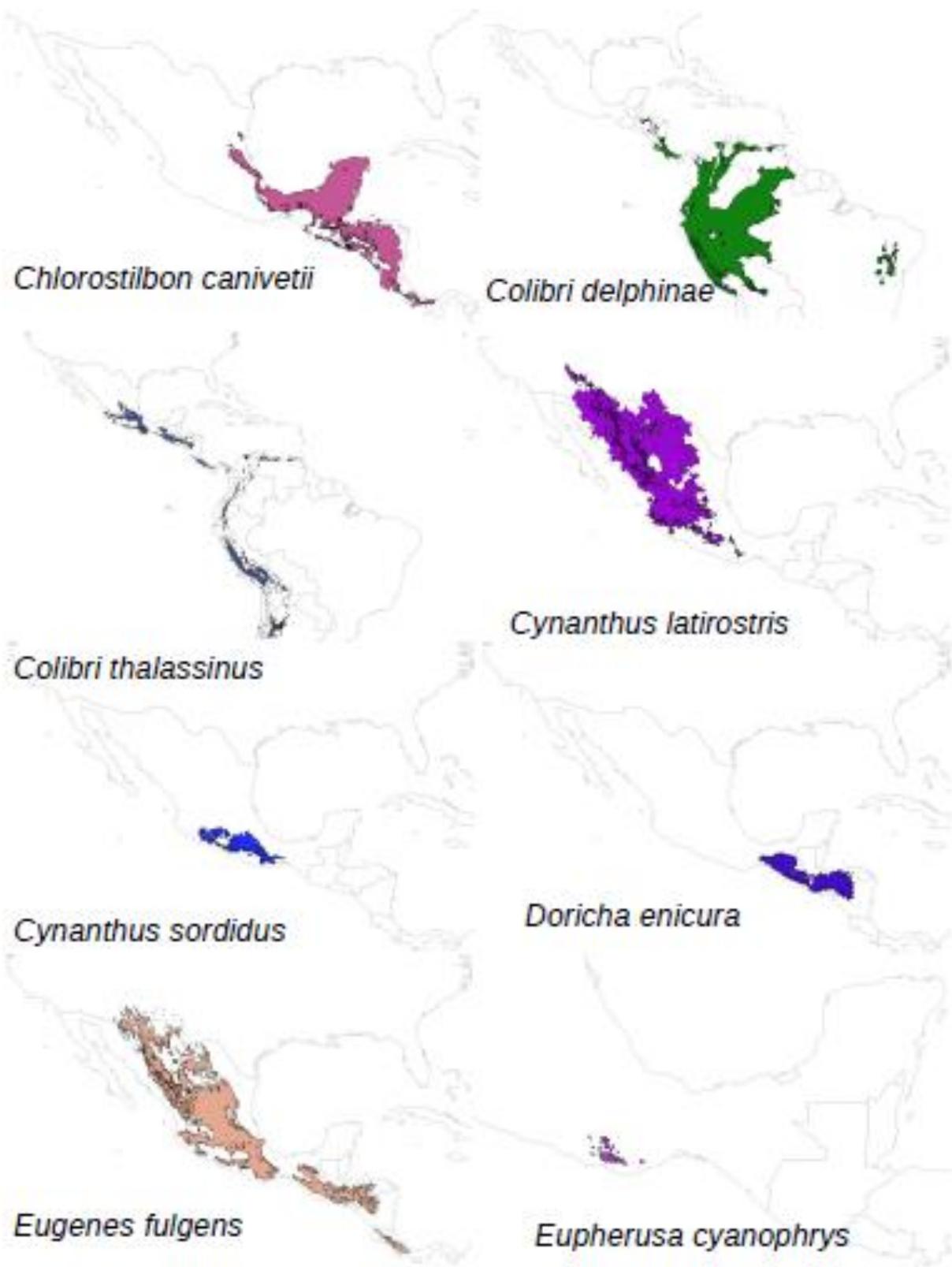
## ANEXO IV

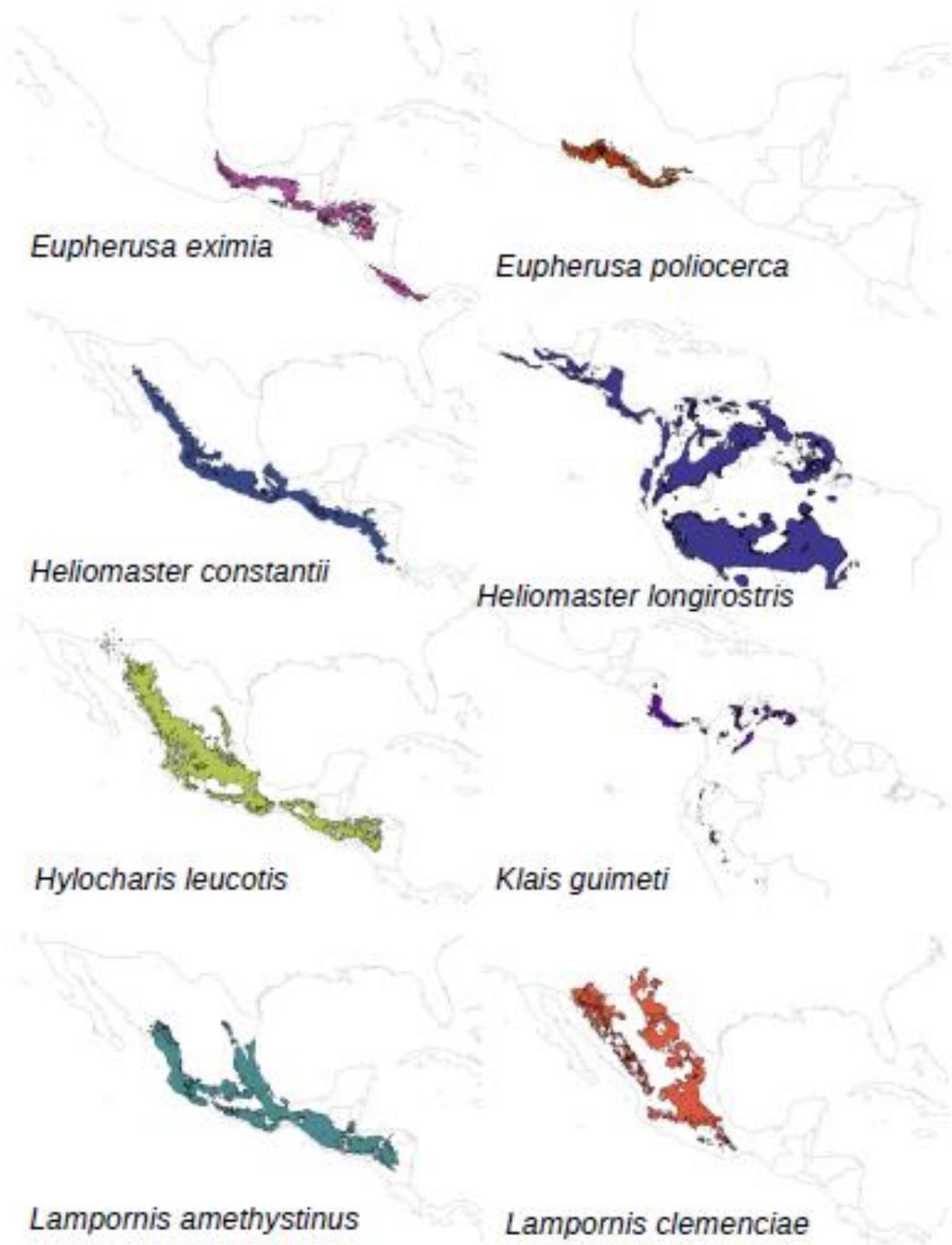
### Mapas de distribución potencial de colibrís











*Lampornis sybillae*

*Lampornis viridipallens*

*Lamprolaima rhami*

*Lophornis brachylophus*

*Lophornis helenae*

*Phaeochroa cuvierii*

*Phaetornis longirostris*

*Phaetornis striigularis*



## Mapas de distribución potencial de recursos florales

