



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

COLIBRÍES COMO POSIBLES AGENTES DE SELECCIÓN  
SOBRE LA MORFOLOGÍA FLORAL DE *EUPHORBIA*  
*TITHYMALOIDES* L. EN EL CARIBE

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

CLARA LÓPEZ MARMOLEJO

DIRECTORA DE TESIS:  
DRA. NATALIA IVALÚ CACHO GONZÁLEZ  
2023

Ciudad Universitaria, CD. MX.



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.

1. Datos del alumno

López

Marmolejo

Clara

5513743938

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

316512721

2. Datos del tutor

Dra.

Natalia Ivalú

Cacho

González

3. Datos del sinodal 1

Dra.

María del Coro

Arizmendi

Arriaga

4. Datos del sinodal 2

Dra.

Carolina

Granados

Mendoza

5. Datos del sinodal 3

Dr.

Santiago Alejandro

Ramírez

Barahona

6. Datos del sinodal 4

M. en C.

Marco Antonio

Gurrola

Hidalgo

7. Datos del trabajo escrito

Colibríes como posibles agentes de selección sobre la morfología floral de *Euphorbia tithymaloides* L. en el Caribe.

98 p

2023



## Agradecimientos académicos

Este trabajo es el resultado de años en los que mi asesora, N. Ivalú Cacho, guio y tomó gran parte en mi formación, a la vez que me brindó su apoyo y confianza. Al hacerlo, se volvió en la más grande maestra que tuve en la carrera. Gracias por ayudarme a entender tanto ideas importantes en biología, como introducirme a eso que es hacer ciencia e incentivar a salir de mi zona de confort cuando era necesario. Por otro lado, y siempre importante, gracias por la oportunidad de acercarme a *Euphorbia tithymaloides* como sistema de estudio y volverme parte de quienes han indagado su historia natural.

Al ser producto de estudios y discusiones previas, este trabajo no habría sido posible sin las personas que trabajaron antes con *E. tithymaloides*. En este sentido, Patrick J. McIntyre es central, pues además de tener un papel fundamental en los antecedentes más directos de la pregunta central, brindó su apoyo constante y paciente en los métodos de este trabajo, específicamente ayudando a recabar datos de longitud de pico de la literatura y a obtener y procesar los datos de ocurrencia geográfica de colibríes.

Otra persona sin la que habría sido posible este proyecto de tesis es Hernán Vázquez Miranda, que además de ser mi maestro en los primeros semestres de la carrera, me recomendó entrar al laboratorio en el que terminé haciendo la tesis, me ayudó a trabajar en la Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología y me facilitó equipo que utilicé para tomar fotos de los ejemplares de colibríes en las primeras etapas del proyecto. Gracias por brindarme tantas oportunidades.

Gracias a la curadora Dra. Patricia Escalante por permitir el trabajo en la Colección Nacional de Aves. Dentro de la colección, le debo un agradecimiento especial a Marco Antonio Gurrola, con cuyo apoyo constante y cercano tomé fotos y medí los ejemplares de colibríes de la CNA colectados en las regiones de interés para este estudio. Gracias por abrirme las puertas para trabajar con los ejemplares de colibríes de la CNA y ofrecer tu asesoría en las cuestiones taxonómicas que surgieron manejando los ejemplares.

Frente a las restricciones de la pandemia por COVID-19, no habría sido posible incluir ejemplares de colecciones ornitológicas internacionales si no fuera por la ayuda que brindó Nayeli Gutiérrez, quien dedicó parte de su tiempo a tomar fotos de algunos de los ejemplares de una de las colecciones más grandes del mundo: la del American Museum of Natural History de Nueva York.

Gracias al personal del Instituto de Biología de la UNAM, en especial a Gerardo Arévalo Guzmán y Yazmín Rivera Cruz de la Biblioteca, quienes ayudaron a conseguir una referencia de la literatura de bases de datos biométricos de aves del Caribe de la que se obtuvieron datos de longitud de pico.

A Ethan J. Temeles que también colaboró en la recopilación de datos de longitud de pico, proporcionando datos que él mismo recabó para uno de sus trabajos.

Gracias a las profesoras, profesores y estudiantes del taller “Biología Integrativa de plantas y sus interactuantes” quienes durante cuatro semestres contribuyeron a mi formación y ofrecieron comentarios que ayudaron a mejorar y desarrollar este trabajo en su presentación tanto escrita como oral: Carolina Granados Mendoza, Ismael Alejandro Hinojosa Díaz, Sol Cristians Niizawa, Santiago Alejandro Ramírez Barahona, Itzel Piña, Mayte Hernández, Alejandra Samperio, Sarahbi García, Danielle Quintos, Fernanda Ávila, Zahid Aguilar, Lisset Damián, Marco Hernández, Omar Mayett, Guillermina Díaz, Mariana Camacho, Santiago García, Pablo Barber y Joselin Peña.

Esta tesis forma parte del proyecto “Genómica y morfometría de *Euphorbia tithymaloides*, la única especie-anillo en plantas”, financiado por el CONACYT (número CB-255829 a Natalia Ivalú Cacho).

## **Agradecimientos personales**

Me cuesta encontrar las palabras para agradecer a las personas que me ayudaron, apoyaron e inspiraron para hacer esta tesis porque al final, esa es la gente que me ayuda, apoya e inspira todos los días. Por eso, si están leyendo esto quiero que sepan que, aunque me voy a esforzar, el agradecimiento que les tengo no puede expresarse sólo con palabras.

Gracias a quienes me dieron la vida que tengo a punta de trabajo duro. Gracias a ustedes tuve la oportunidad de dedicarme -en tan buenas condiciones y por tanto tiempo- a la escuela hasta llegar y (ahora) acabar la universidad. Quiero que sepan que me esfuerzo y esforzaré todos los días para que todo valga la pena.

Gracias a las personas de dos, tres y más generaciones arriba de la mía que vivían una realidad que no conocí y que trabajaron tanto. Gracias en especial a mi abuela y abuelo que me han cuidado y alimentado toda mi vida. A mi abuela que trabaja sin descanso, siembra las plantas que me sacan sonrisas cuando más las necesito, pone flores afuera de mi ventana, tiene un corazón gigante en el que tengo el honor de estar, y que es de las personas que más admiro y quiero en el mundo. Abuela: me siento muy afortunada de tenerte como modelo. A mi manera de ver estoy siguiendo tus pasos porque al querer estudiar plantas terminé eligiendo estar entre plantas como a ti tanto te gusta. Gracias también a mi abuelo que, con sus ganas de aprender, crear y trabajar, me inspira a ser mejor persona y estudiante. Mi abuelo que diario me enseña lo necesario que es poner el corazón en nuestro trabajo y seguir adelante para poder decir al final del día: “¡trabajamos bien!”. Te quiero mucho y no podría estar más feliz de ser tu nieta. Gracias por hacernos los panaderos de la colonia.

Gracias a mi papá por seguir el ejemplo de los abuelos y volverse otro ejemplo a seguir. Agradezco tu apoyo en todas las esferas de mi vida; en lo académico siempre tengo presente que tu esfuerzo y dedicación me permitieron tener una educación tan buena y disfrutable. Los consejos que me has dado me ayudan diario a ser más feliz y convertirme en una mejor persona. Hace más de 10 años me ayudabas a hacer márgenes en la primaria y ahora, aunque no puedas ayudarme con la tarea, me dices que salga a ver flores cuando mi estrés me bloquea, ¡vamos bien papis! Te quiero mucho, hasta las nubes.

Gracias a mi mamá por nuestra vida juntas, por acompañarme cuando el cansancio me sobrepasaba, por creer en mí y transmitirme tranquilidad y paciencia cuando no podía encontrarla en las noches de trabajos finales. Agradezco las risas, las noches de ver series y las mañanas de caminatas, todo eso que fue muy importante para despejar mi mente y



aligerar mi vida. De ti aprendí a ser una mujer independiente, un camino largo que voy caminando gracias a tu ejemplo. Que nunca se te olvide lo mucho que te quiero, mami.

Gracias a la persona que me acompaña desde hace más de 5 años. Ya escuchaste exhaustivamente lo difícil que ha sido para mí escribir los agradecimientos personales y te he contado mil veces de la abrumadora sensación de que no alcancen las palabras para expresar lo que siento; mantén eso en mente mientras lees esto que es para ti. El espacio que construimos es de las cosas más valiosas de mi vida, donde he crecido y aprendido un montón. Sobre todo, te agradezco convertirte en un lugar tan seguro, enseñarme que puedo ser amada siendo completamente yo, y mostrarme las mil y una formas en las que haces tu vida y la de quienes te rodean, más disfrutable. El largo tiempo que estuve trabajando esta tesis estuviste a mi lado escuchando atento mis presentaciones, retroalimentando mis decisiones estéticas sobre las figuras, abrazándome cuando me sentía un fracaso, festejando las pequeñas victorias y siempre acompañándome. Qué placer tan gigante compartir la vida contigo ¡Te amo muchísimo!

Gracias a Lucho. Las veces que te aplastabas junto o sobre mi computadora me hiciste sentir muy acompañada y querida (aunque sólo querías que te acariciara).

Gracias a Ilana, mi gran amiga de la carrera. Creo que es realmente raro y valioso encontrar a una persona con la que se comparte tanto. Sólo porque ahí nos hicimos amigas, estoy muy feliz de haber quedado en el grupo de Bioestadística del horario más feo jajaja. Gracias por escucharme y ayudarme a mejorar mis presentaciones de este proyecto, y sobre todo por ser mi amiga estos años y los que faltan. Te quiero mucho (¡mucho!).

A mis compañeras y compañeros del cubículo A-214: ya les agradecí académicamente, pero aprecio mucho su amistad, las risas y los chismes que compartimos en la oficina acompañándonos y haciendo más llevadero y disfrutable el trabajo. En el tiempo que coincidimos me di cuenta de que además de ser admirables en la ciencia, lo son también en la vida.

Gracias a mis amigas (que en este punto ya voy a decir que son) de la vida por mantenernos cerca a pesar de transitar caminos distintos. Los podcasts, las pláticas y salidas, todo eso me ayudó a no olvidar cómo interactuar con las personas en estos largos años de pandemia, y aún más importante, me dio un espacio seguro donde caben mis sentimientos y mis crisis. Las quiero mucho y las tengo cerca de mi corazón siempre, bonis.

Gracias a las dos personas que para mí son la personificación de la familia que se elige (aunque sí seamos familia real) y de la red de soporte. Angie y Caro, gracias por escucharme y recibirme con los brazos abiertos siempre. Sus incentivos y palabras de aliento para que siga estudiando como me gusta, son de las cosas que me mantienen centrada cuando me hace más falta. Las admiro y quiero mucho.

Gracias a las mujeres que ponen en palabras sus sentimientos y experiencias y las comparten con su música. Sin sus canciones no habría podido encontrar la inspiración para escribir esta tesis.

Finalmente quiero agradecer a quienes han trabajado y trabajan por una educación pública, gratuita y crítica. Hacia allá tenemos que ir.

## Índice

<i>Resumen</i> .....	11
<i>Introducción</i> .....	12
<i>Objetivos</i> .....	25
Objetivo general .....	25
Objetivos particulares.....	25
<i>Materiales y métodos</i> .....	26
1. Dimensiones de ciatios .....	26
2. Dimensiones de picos de colibríes .....	29
3. Datos de frecuencia de ocurrencia y longitud de pico ponderada.....	37
<i>Análisis estadísticos: modelos lineales</i> .....	42
<i>Resultados</i> .....	45
1. Distribución geográfica de la variación en la morfología floral de <i>E. tihymaloides</i> .....	45
2. Distribución geográfica de la longitud del pico ponderada por frecuencia de ocurrencia de los colibríes de la región del Caribe .....	48
3. Modelos lineales: dimensiones de ciatios vs. longitud de pico ponderada .....	50
<i>Discusión</i> .....	55
<i>Conclusiones</i> .....	64
<i>Referencias</i> .....	65
<i>ANEXOS</i> .....	72

## Resumen

La gran diversidad en la morfología floral de las angiospermas es, en gran medida, producto de la interacción que establecen con sus polinizadores. *Euphorbia tithymaloides* L. es un arbusto suculento con una extensa distribución geográfica que abarca el sureste de México, Centroamérica, el norte de Sudamérica y las islas del Caribe. En este contexto geográfico, la notable diversidad en la forma de sus inflorescencias (ciatios) es consistente con un patrón de acortamiento relativo hacia las poblaciones del Caribe. Es decir, en las Antillas las plantas tienen involucros relativamente más cortos que en México y Centroamérica. En este trabajo se evalúa si la morfología de los colibríes (los principales visitantes florales en este sistema), puede estar funcionando como fuerza moldeadora de la morfología floral de *E. tithymaloides*. Para lograrlo, primero se caracterizó la forma floral de ciatios de *E. tithymaloides* (usando técnicas de morfometría lineal) pertenecientes a localidades representativas de su área de distribución en el Caribe y regiones adyacentes. Posteriormente, se definió un área geográfica que incluyera regiones continentales e insulares de la distribución de *E. tithymaloides* y con base en ésta, se identificaron las especies de colibríes que por sus distribuciones geográficas son susceptibles de coexistir con *E. tithymaloides*. Para la mayor parte de estas especies de colibríes (n=218, 87.2%) se obtuvieron medidas de longitud de pico de la literatura, bases de datos y ejemplares de colecciones ornitológicas. La longitud de pico de cada especie se ponderó por su frecuencia de ocurrencia en cada territorio o isla. Finalmente se evaluó, usando modelos lineales, la existencia de una asociación entre la forma floral de *E. tithymaloides* y la morfología del pico de los colibríes. Los resultados revelan que la variación en la longitud de pico de colibríes explica alrededor del 43% de la variación en la forma de los ciatios. Esto es compatible con la hipótesis de que los colibríes pueden fungir como agentes selectivos, modeladores de la forma floral en *E. tithymaloides* en el área del Caribe y regiones adyacentes del Istmo de Tehuantepec y Centroamérica. Más ampliamente, este estudio aporta evidencia que apoya la teoría de que los polinizadores pueden funcionar como agentes selectivos importantes que promueven la diversidad de formas florales, por lo que contribuye a identificar factores asociados al origen de la diversidad biológica.

## Introducción

Uno de los factores que han influido en la diversidad de la morfología floral de las angiospermas es la interacción que establecen con sus polinizadores. En este sentido es que han sido objeto de estudio evolutivo las asociaciones entre las características de las flores y las de los agentes que las polinizan. Identificar estos patrones en la naturaleza ha abierto paso a hipótesis evolutivas como la de Darwin (1862) quien, al estudiar la orquídea de nectario extraordinariamente largo, *Angraecum sesquipedale*, predijo la existencia de la – entonces desconocida– polilla con proboscis de longitud equivalente, capaz de polinizarla al buscar su néctar. Más tarde, la sistematización de las observaciones de correspondencia morfológica en asociaciones planta-polinizador, llevó a formular un concepto para describir estos patrones en la naturaleza, lo que Stebbins (1970) llamó “síndromes de carácter” y que más comúnmente llamamos “síndromes de polinización”.

Aunque han sido objeto de discusión, los síndromes de polinización son hipótesis de trabajo útiles cuando se estudia la morfología floral de las angiospermas. Definidos como conjuntos de caracteres (morfológicos, pero también químicos como el aroma y el néctar) asociados a la atracción y utilización de las plantas por parte de un grupo de polinizadores (Fenster et al., 2004), los síndromes de polinización son de los mejores ejemplos de convergencia evolutiva en plantas (Dellinger et al., 2019; Smith & Kriebel, 2018). En este contexto, se plantea que los fenotipos florales compartidos entre linajes evolutivos distantes son producto de la selección ejercida por el polinizador (o conjunto de polinizadores) que visita a las especies en cuestión de forma más frecuente y efectiva (Ashworth et al., 2015; Stebbins, 1970). En este mismo sentido, diferencias en las flores de plantas polinizadas por distintos agentes podrían ser resultado de las distintas presiones selectivas que éstos ejercen. En casos en los que la polinización es por animales, la variación en las presiones selectivas puede ser producto de diferencias fisiológicas (p. ej., sensoriales), conductuales y morfológicas, pues éstas definen la contraparte floral en cuanto a los caracteres y estados de caracteres importantes para su desempeño como polinizadores (Stebbins, 1970).

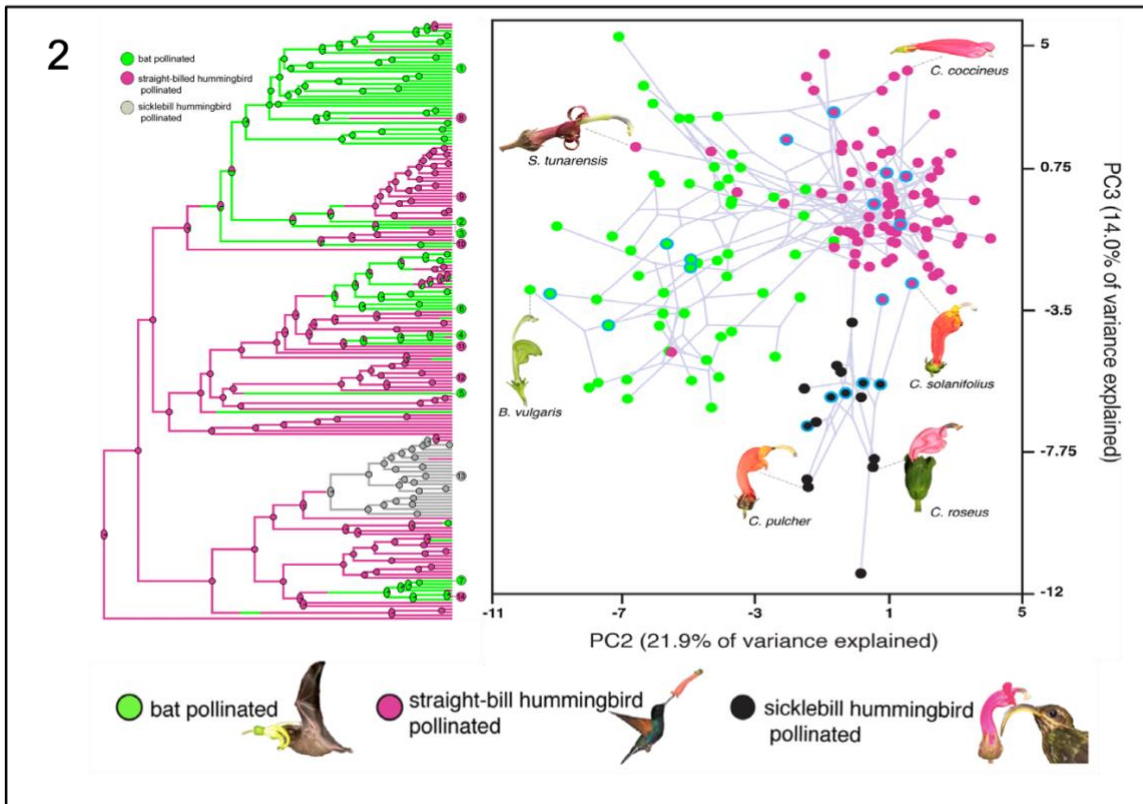
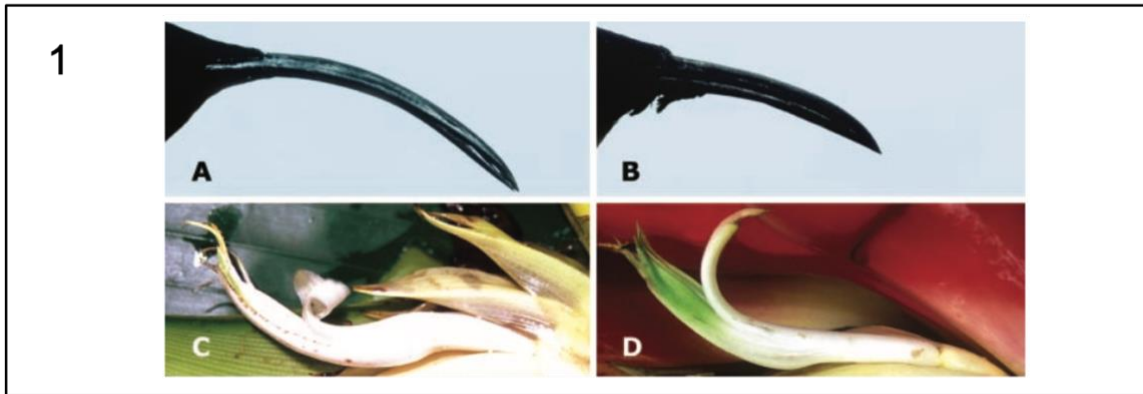
En su versión más tradicional, los síndromes de polinización podrían concebirse como conjuntos casi inamovibles de estados de carácter forjados por la selección de un solo grupo de polinizadores. No obstante, frente a la falta de evidencia de que las asociaciones especialistas entre especies de plantas y polinizadores sean una generalidad (Waser et al., 1996), se ha hecho imperante reconocer grupos funcionales de polinizadores, es decir, agrupaciones en las que lo importante no es la taxonomía, sino los comportamientos y morfologías en común que resultan en presiones selectivas similares sobre las flores que

polinizan (Fenster et al., 2004). A los síndromes de polinización los atraviesa otro factor: la historia evolutiva. Tomar en cuenta la influencia de la historia evolutiva permite reconocer el punto de partida y las limitaciones filogenéticas a las que está sujeta la evolución de la forma floral en los distintos grupos de plantas (Dellinger, 2020; Dellinger et al., 2019; Stebbins, 1970).

Los colibríes (Trochilidae), aves que dependen casi por completo del néctar como fuente de energía (Snow & Snow, 1972), son polinizadores que presentan diversidad en tamaño, plumaje y en la morfología del pico. Éste último carácter repercute de forma directa en el uso que los colibríes hacen de los recursos florales, y por lo tanto en la selección que imponen sobre las plantas que polinizan, es decir, colibríes con picos diferentes pueden moldear en distintos sentidos la morfología floral (Lagomarsino et al., 2017; Martín-Rodríguez et al., 2011; Temeles & Kress, 2003). La incidencia de la selección impuesta por los colibríes sobre la morfología floral es apreciable a diversas escalas filogenéticas (Figura 1). A escalas microevolutivas, la variación en la morfología floral intra- e interespecífica de las plantas, está asociada a la variación en la forma y el tamaño del pico de los colibríes, llegando a diferir incluso entre aquellas polinizadas por colibríes de distinto sexo, cuando éstos difieren en morfología del pico y hacen un uso diferencial de los recursos florales. Este es el caso del sistema compuesto por colibríes de la especie *Eulampis jugularis* y las plantas *Heliconia bihai* y *H. caribaea* en las islas caribeñas Dominica y Santa Lucía (Temeles & Kress, 2003). Ambas especies de *Heliconia* dependen de *E. jugularis* para su reproducción, pues es responsable del 90% de las visitas que reciben las flores de *H. caribaea* y del 99.9% de visitas de *H. bihai* (Martín-Rodríguez et al., 2011; Temeles & Kress, 2003). En *E. jugularis* los machos son de mayor tamaño que las hembras, tienen picos cortos y rectos, y polinizan *H. caribaea*, mientras que las hembras presentan picos largos y curvos, y polinizan *H. bihai* (Temeles & Kress, 2003). El dimorfismo sexual de *E. jugularis* aunado a su segregación de los recursos florales resulta en morfologías florales que corresponden con los picos de sus polinizadores y recompensas (néctar) acorde a sus requerimientos energéticos (los machos al ser más grandes requieren más energía) (Temeles & Kress, 2003) (Figura 1.1). Las interacciones mutualistas entre plantas y animales no siempre son simétricas (Vázquez et al., 2009), y el sistema de *E. jugularis* y *Heliconia* es también buen ejemplo de esto: mientras las plantas *Heliconia* dependen totalmente de *E. jugularis* para su reproducción, estos colibríes no se alimentan exclusivamente del néctar *Heliconia* (Schuchmann et al., 2020). Es decir, en estos casos las presiones selectivas y su intensidad no son equivalentes en la dirección planta → animal que en la dirección animal → planta.

Evidencia de los colibríes como moldeadores de la morfología floral también se ha reportado a niveles macroevolutivos. Se ha documentado que diferentes grupos funcionales de polinizadores, entre ellos colibríes con diferentes morfologías de pico, explican una parte importante de la variación en los caracteres florales de distintos grupos

de plantas; ejemplos notables son el clado Centropoginoide (Lobelioideae: Campanulaceae) (Lagomarsino et al., 2017) y el clado Iochrominae (Solanaceae) (Smith & Kriebel, 2018). En el clado Iochrominae ha habido múltiples casos de convergencia en la forma floral: las especies que coinciden en la forma de la flor suelen estar lejanamente relacionadas. Estas convergencias están relacionadas con cambios en los sistemas de polinización, y en particular, la aparición de corolas tubulares está relacionada con el surgimiento de la polinización por colibríes (Smith y Kriebel, 2018). En el clado Centropoginoide, cuyas especies son polinizadas por tres grupos funcionales de polinizadores, murciélagos y dos tipos de colibríes que difieren en la morfología de sus picos (los de picos rectos y los de picos curvos en forma de hoz del género *Euxoteres*), la morfología de las flores (tamaño, forma y color) converge en especies que comparten grupo de polinizadores (Lagomarsino et al., 2017; Figura 1.2). En este sentido, el clado Centropoginoide es un ejemplo de convergencia en la morfología floral asociada a la polinización por colibríes. En suma, estos estudios sustentan la hipótesis de que los polinizadores en general, y en particular los colibríes, inciden en la morfología floral a escalas evolutivas amplias y en clados pertenecientes a distintas familias de angiospermas.

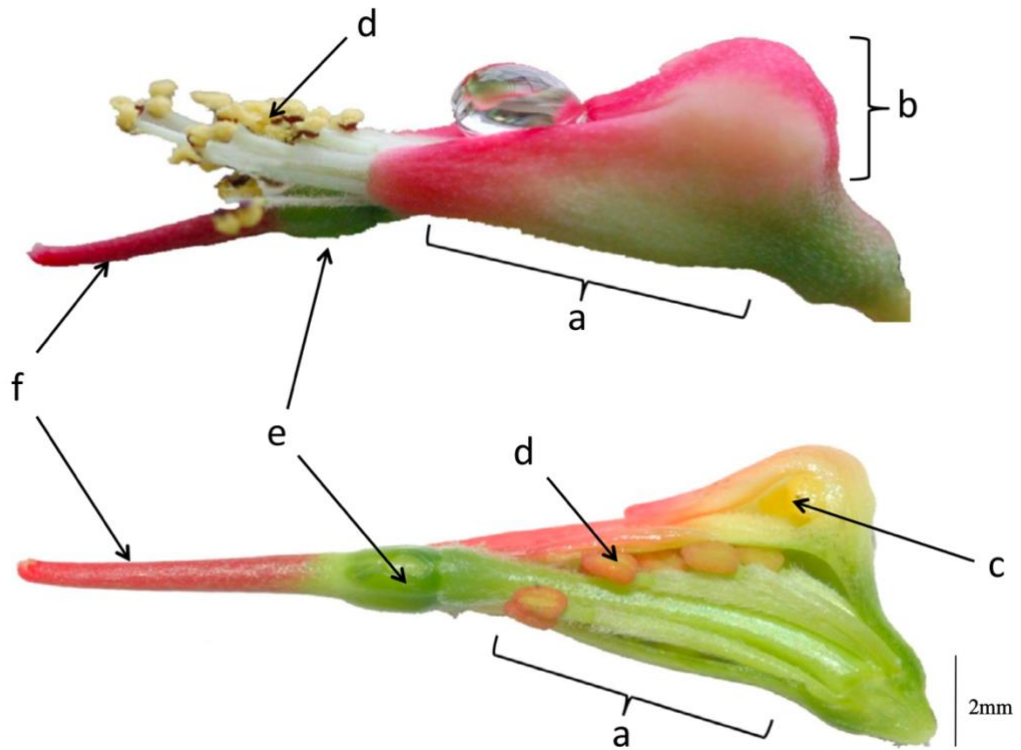


**Figura 1.** Ejemplos de colibríes como agentes selectivos sobre la morfología floral a distintas escalas filogenéticas. 1. Escala microevolutiva. Existe una correspondencia morfológica entre la forma de los picos de machos y hembras de colibríes *Eulampis jugularis* y la forma de las flores de las plantas *Heliconia* que polinizan. A. pico de colibrí hembra. B. pico de colibrí macho. C. forma de la flor de *H. bihai*, polinizada por hembras. D. forma de la flor de *H. caribaea*, polinizada por machos. Figura modificada de Temeles & Kress (2003). 2. Escala macroevolutiva. Convergencia en la morfología floral (forma, tamaño y color) en el clado Centropoginoide (Campanulaceae) asociada a sus polinizadores, entre ellos colibríes con distintas morfologías de pico. Figura modificada de Lagomarsino et al. (2017).



Si bien existen estudios consistentes con la idea de que los colibríes son agentes selectivos sobre la morfología floral a distintas escalas, incluyendo entre especies de un mismo género, este fenómeno está poco reportado en escalas evolutivas más someras, como la frontera población-especie, es decir, cuando las poblaciones exhiben divergencia y estructura poblacional marcadas que sugieren que pueden estar en proceso de especiación. Uno de los pocos ejemplos es el de *Heliconia bihai*, cuya morfología floral difiere entre sus poblaciones de Dominica y La Española de manera correspondiente con las diferencias en la morfología del pico de los colibríes que visitan más frecuentemente cada población: en Dominica, hembras *Eulampis jugularis* de picos curvos y en La Española, *Anthracothorax dominicus* con picos predominantemente rectos (Martén-Rodríguez et al., 2011). La escasez de trabajos a esta escala limita nuestro entendimiento de los mecanismos que pueden estar subyaciendo patrones macroevolutivos como los síndromes de polinización. En este trabajo se estudió la correspondencia entre la morfología floral y la morfología de los principales polinizadores en la frontera población-especie, una escala hasta ahora poco explorada; la especie central fue *Euphorbia tithymaloides* L. (Euphorbiaceae), una planta polinizada por colibríes (Dressler, 1957; Piña de la Rosa, 2022; Veiga Blanco et al., 2013) y cuyas poblaciones presentan divergencia genética y en morfología floral (Cacho et al., 2019; Cacho & Baum, 2012; Medina Rodríguez, 2022; Piña de la Rosa, 2022).

El foco de este estudio, *E. tithymaloides*, es un arbusto suculento que habita matorrales xerófilos y selvas caducifolias de baja elevación a lo largo de la región del Caribe y las regiones continentales adyacentes del Golfo de México, Centroamérica y Sudamérica. Su distribución abarca el sureste de México, Florida, Centroamérica, el norte de Sudamérica y prácticamente todas las Antillas (Cacho & Baum, 2012) ) [en este estudio, la región del Caribe se entiende como las islas del Mar Caribe y las regiones continentales adyacentes (Santiago-Valentin & Olmstead, 2004), lo que en otros estudios se ha denominado el “Gran Caribe”, para más detalle revisar el Anexo 1]. Como en el resto de las especies del género *Euphorbia*, las flores de *E. tithymaloides* están organizadas en ciatios, inflorescencias altamente modificadas que asemejan a una sola flor tanto en forma como en función (pseudantos). Los ciatios están conformados por una flor central reducida a un gineceo, rodeada por flores reducidas a estambres, y glándulas productoras de néctar, todo contenido en un involucro formado por brácteas modificadas y fusionadas (Figura 2) (Álvarez Sánchez et al., 2016; Dressler, 1957). Como miembro del clado Pedilanthus, los ciatios de *E. tithymaloides* se caracterizan, además, por tener una simetría bilateral muy marcada (Cacho et al., 2010; Dressler, 1957) que, junto con su coloración rojiza y ausencia de aromas detectables, los hace compatibles con el síndrome de polinización ornitófila. Los ciatios de *E. tithymaloides* varían a lo largo de su distribución geográfica, principalmente en cuanto a forma y tamaño, indumento y matices de coloración (Figura 3).



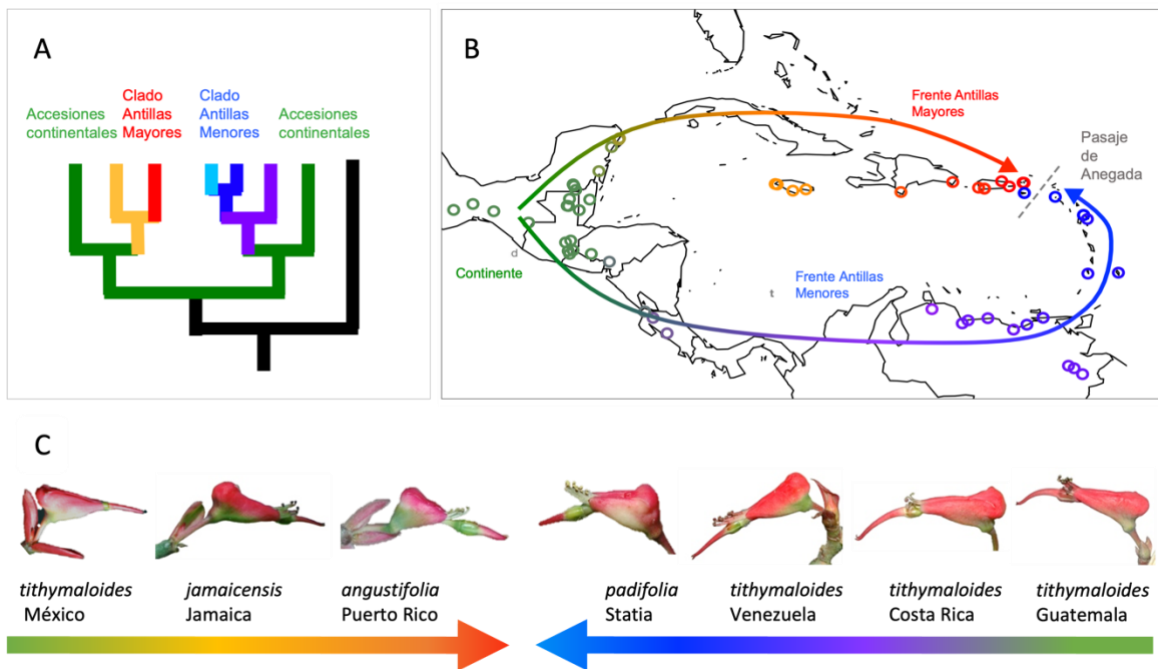
**Figura 2.** Elementos que conforman el ciatio de *Euphorbia tithymaloides*. (a) brácteas que forman el involucre, (b) cámara del involucre en la que se encuentran glándulas de néctar (c), (d) flores masculinas reducidas a estambres que rodean la flor femenina reducida a ovario (e) y estilo (f). Figura tomada de Cacho et al. (2019).



**Figura 3.** Diversidad en la morfología floral de *Euphorbia tithymaloides* a lo largo del Caribe. Fotos: N. Ivalú Cacho.

La evidencia genética y filogenética actual sugiere que *E. tithymaloides* colonizó las islas del Caribe desde Mesoamérica a través de dos frentes de expansión geográfica que partieron de México/Guatemala: uno se extendió por las Antillas Mayores, y otro por

Centro, Sudamérica y las Antillas Menores (Cacho & Baum, 2012; Medina Rodríguez, 2022) (Figura 4. A-B). Ambos frentes se reencuentran en el área de las Islas Vírgenes, donde las poblaciones ya presentan divergencia genética, morfológica y ecológica. En cuanto a morfología, las plantas de ambos frentes difieren en su hábito (arbustos escandentes y delicados, ramificados a la base en las Antillas Mayores vs. arbustos robustos con un fuste principal en las Antillas Menores), y morfología foliar (hojas angostas, delgadas y tomentosas en las Antillas Mayores vs. hojas amplias y obovadas, gruesas, glabras y coriáceas en las Antillas Menores) (Cacho & Baum, 2012). Sin embargo, los ciatios, que en las poblaciones de México/Guatemala y Centroamérica se caracterizan por poseer formas alargadas, tienen formas relativamente más cortas en ambos frentes (Antillas Mayores y Menores) hacia el punto en el que se encuentran, cerca del Pasaje de Anegada en las islas Vírgenes (Cacho et al., 2019) (Figura 4. C). A pesar de esta similitud en la forma entre los ciatios de ambos frentes, hay características que los diferencian: en las Antillas Mayores son marcadamente más pequeños y comúnmente tomentosos, y en las Antillas Menores son de mayor tamaño y glabros (Cacho et al., 2019; Cacho, observaciones personales). Al poner la variación en la morfología floral de *E. tithymaloides* en un contexto geográfico e histórico, esta tendencia a ciatios relativamente más cortos hacia las poblaciones de las Islas Vírgenes es consistente con un ejemplo de convergencia evolutiva a escala sub-específica (Cacho et al., 2019).



**Figura 4.** Historia y biogeografía de *Euphorbia tithymaloides*. A. Los datos filogenéticos sustentan que las poblaciones de las Antillas Mayores y Antillas Menores se segregan en dos clados independientes, cada uno hermano a poblaciones continentales distintas: México/Guatemala y Venezuela, respectivamente. B. Colonización de las islas del Caribe mediante dos frentes (linajes): uno que partió desde Mesoamérica y se extendió hacia las Antillas Mayores (amarillo-rojo), y que otro viajó hacia el sur, colonizando Centroamérica, el norte de Sudamérica y las Antillas Menores (morado-azul). C. Patrón de convergencia en la forma de los ciatios entre los dos linajes. Figura modificada de Cacho et al. (2019).

Dos de las hipótesis evolutivas a las que se ha recurrido para explicar la similitud biológica desde Darwin (1876) son: (1) la ancestría común y (2) la adaptación a condiciones ambientales similares. En el caso de *E. tithymaloides*, los análisis filogenéticos sustentan que las poblaciones que convergen en la morfología de los ciatios son las más distantes filogenéticamente (Cacho & Baum, 2012), lo que apoya la hipótesis de que la morfología de los ciatos en la zona de contacto es resultado de convergencia evolutiva, y sugiere presiones de selección similares en esta área geográfica. Este escenario implica distintos factores que no son excluyentes entre sí. Puesto que los ciatios convergen en una forma relativamente más corta, una primera hipótesis es la de una transición a sistemas donde la autopolinización tiene mayor relevancia. Se ha identificado que las plantas que cambian a estrategias autógamas convergen en una morfología floral (conocida como “síndrome de autopolinización”) caracterizada, entre otros cambios, por la disminución de la distancia entre anteras y estigmas, y la reducción en el tamaño de las flores (Cutter, 2019). No obstante, en *E. tithymaloides* no existen diferencias que salten a la vista en cuanto a una modificación en la distancia antera-estigma; las plantas en cultivo que son polinizadas manualmente no producen fruto (Cacho, observaciones personales); y los patrones de las proporciones de pólen:óvulo analizadas en un contexto geográfico no respaldan esta hipótesis (Cacho & José-Zacatula, 2020). Alternativamente, si con la colonización de nuevas áreas hubo cambios en el grupo funcional de polinizadores principales en ambos frentes (Antillas Mayores y Antillas Menores) de manera que las poblaciones insulares experimentan regímenes selectivos distintos a las poblaciones continentales pero similares entre sí, la convergencia en la forma de los ciatios podría ser producto de un cambio en el grupo de polinizadores funcionales. Por ejemplo, un incremento en la relevancia de los insectos como polinizadores podría producir un acortamiento del ciatio, fenómeno que se ha documentado en *E. diazlanana*, un pariente cercano de *E. tithymaloides* en el que se reportó una transición de ornitofilia a entomofilia acompañada del acortamiento del ciatio y la pérdida de su coloración (Sahagún-Godínez & Lomelí-Sención, 1997). Sin embargo,

estudios de visitación floral realizados en poblaciones naturales de *E. tithymaloides* del Caribe muestran que los colibríes son quienes realizan la mayor proporción de visitas a las poblaciones tanto continentales como insulares de *E. tithymaloides*, lo que descarta la plausibilidad de un incremento en la importancia de los insectos como polinizadores (Piña de la Rosa, 2022).

Al carecer de líneas de evidencia que sustenten que en *E. tithymaloides* una mayor dependencia de la autopolinización o cambios de polinizadores sean importantes factores moldeadores de su morfología floral, y por lo tanto con potencial de incidir drásticamente en este sistema, es necesario recurrir a una tercera hipótesis para explicar la convergencia en la morfología floral de las poblaciones de las islas vírgenes de *E. tithymaloides*. Sin haber cambiado el principal grupo de polinizadores entre las zonas continentales y el Caribe, la convergencia en la forma de los ciatios podría deberse a presiones selectivas ejercidas por un grupo de polinizadores común que en sí mismo presente variación geográfica en sus atributos. Este fenómeno se ha observado tanto dentro de una misma especie de colibríes (en *Phaethornis mexicanus*, la longitud del pico varía entre distintas poblaciones de la costa mexicana del Pacífico; Ocampo-Sandoval et al., 2021), como también entre distintas especies de colibríes: en *Heliconia caribaea* y *H. bihai* en Puerto Rico, Dominica y La Española, si bien el polinizador principal es *Eulampis jugularis*, *Anthracothorax dominicus* también es importante, sobre todo en La Española, donde parece haber dado lugar a un mismo fenotipo floral en ambas especies, dando como resultado un caso de convergencia evolutiva (Martén-Rodríguez et al., 2011).

Distintas líneas de evidencia apoyan que los colibríes son los principales polinizadores de *E. tithymaloides* tanto en poblaciones continentales como en las insulares. En más de una ocasión se ha identificado a estas aves como los visitantes principales a esta especie (Dressler, 1957; Piña de la Rosa, 2022) y existen análisis de la inversión en polen (Cacho & José-Zacatula, 2020) y de néctar (Piña de la Rosa, 2022; Veiga Blanco et al., 2013) que sugieren que, a lo largo de su distribución, las poblaciones han mantenido una estrategia xenógama sin cambiar significativamente la recompensa que ofrecen. Partiendo de esto, una posible explicación a la convergencia hacia una morfología floral menos alargada en poblaciones de las Antillas de *E. tithymaloides*, es que ésta es resultado de la variación en los atributos de sus polinizadores, los colibríes.



**Figura 5.** Distintas especies de colibríes que visitan los ciatios de *E. tithymaloides* en la cuenca del Caribe. A. *Chlorostilbon mellisugus*. Sucre, Venezuela. Foto: Joseph Tobias. B. *Anthracothorax dominicus*. República Dominicana. Foto: Pablo Feliz. C. *Mellisuga minima*. Portland, Jamaica. Foto: Hans Krause. D. *Orthorhyncus cristatus*. Soufrière, Santa Lucía. Foto: Kevin Berkoff. Todas las especies retratadas en las imágenes se identificaron como visitantes florales de *E. tithymaloides* por Piña de la Rosa (2022).

En este trabajo se evalúa la hipótesis de que la variación en la morfología de los ciatios de *E. tithymaloides* en el Caribe está relacionada con la variación geográfica de los atributos de los colibríes que visitan sus poblaciones a lo largo de su distribución. Dado que la correspondencia de caracteres entre plantas y colibríes es un común denominador en sistemas en los que los colibríes han influido como agentes selectivos sobre la morfología floral (Lagomarsino et al., 2017; Martén-Rodríguez et al., 2011; Temeles & Kress, 2003), se espera que al igual que los ciatios de *E. tithymaloides*, los picos de los colibríes de las islas

del Caribe sean relativamente más cortos que los de sus contrapartes continentales. La correspondencia de dimensiones entre los picos de los colibríes y las corolas de las plantas que visitan (configuración que posiblemente incrementa la eficiencia en la obtención de néctar; Maglianesi et al., 2014) se ha reportado ampliamente, en distintos sistemas y a distintas escalas. Análisis a escalas espaciales y filogenéticas amplias que incluyen todas las especies de colibríes, y por lo tanto gran parte del continente americano, documentan una correspondencia morfológica entre la longitud de los picos de los colibríes y la longitud de corola de las plantas que visitan (Dalsgaard et al., 2021). Este patrón también se presenta a escalas menores; en una comunidad del sur de Brasil compuesta por 18 especies de plantas y 6 especies de colibríes, análisis de matrices de interacción identifican módulos de interacción en los que se agrupan plantas y colibríes con morfologías correspondientes (Maruyama et al., 2014). Por su parte, las islas del Caribe albergan varios ejemplos de este fenómeno. La longitud de las corolas de gesneriáceas de las Antillas está positivamente correlacionada con la longitud de los picos de los colibríes que las polinizan (Faure et al., 2022). En Puerto Rico, la repartición diferencial de los recursos florales ocurre en función del tamaño corporal y la longitud de pico de los colibríes: los individuos del género *Anthracothorax*, caracterizados por ser más grandes y de picos más largos, visitan mayoritariamente flores de corolas largas, y aquellos del género *Chlorostilbon*, más pequeños y de picos más cortos, visitan y polinizan principalmente flores de corolas poco profundas (Kodric-Brown et al., 1984).

La tendencia de los colibríes a visitar flores con morfologías correspondientes con las de sus picos, además de incidir en la manera en la que se reparten los recursos florales, repercute en los patrones de distribución de las poblaciones de colibríes dentro y entre islas (Brown & Bowers, 1985; Kodric-Brown et al., 1984; Lack, 1973). En algunas islas del Caribe las diferencias en topografía y composición florística asociada pueden resultar en una segregación espacial de colibríes con distintas morfologías de pico. Este fenómeno se ha reportado en las islas caribeñas Granada, Dominica y Puerto Rico, donde las plantas de las zonas montañosas (en las que el clima es húmedo-templado, incluso llegando a albergar bosques de niebla) difieren, en cuanto a la longitud de sus corolas y la cantidad de néctar que ofrecen, de las plantas de zonas bajas, donde el clima es más bien cálido y seco (en las zonas altas las plantas suelen tener corolas más profundas y ofrecer mayores volúmenes de néctar; Dalsgaard et al., 2009). En estas islas, también se observa una segregación altitudinal entre colibríes de distintas morfologías asociada a las diferencias entre las floras de los distintos hábitats: las especies de colibríes de mayor tamaño y con picos más largos polinizan las plantas de corolas profundas de las zonas montañosas, mientras que las especies de menor tamaño y con picos más bien cortos se concentran en tierras bajas y polinizan flores de corolas cortas a las que también acceden insectos (Dalsgaard et al., 2009). El estudio de las comunidades de colibríes del Caribe muestra que además de las



interacciones mutualistas con plantas, la competencia por recursos también juega un papel importante en su distribución dentro de las islas (Brown & Bowers, 1985). A partir del estudio de las comunidades de colibríes de gran parte de las islas del Caribe, Lack (1973) y Brown y Bowers (1985) identificaron que colibríes de morfologías de pico similares no coexisten localmente, y que, por el contrario, colibríes con distintos tamaños de pico, tienden a coincidir.

La amplia distribución de *E. tithymaloides* aunada a la complejidad de las comunidades de colibríes en el Caribe, resulta en que, como se ha identificado en los análisis de visitación floral existentes (Piña de la Rosa, 2022), *E. tithymaloides* sea visitada por muchas y distintas especies de colibríes (Figura 5). Aun así, de fungir los colibríes como agentes selectivos sobre la morfología floral en este sistema, esto se podría reflejar en una correspondencia entre la morfología floral de *E. tithymaloides* y la morfología del pico de los colibríes con los que coexiste, un escenario similar al reportado para *Heliconia bihai* en dos islas del Caribe (Martén-Rodríguez et al., 2011), pero a una escala geográfica más amplia. Así pues, en este trabajo se busca evaluar si la diversidad en morfología floral de *E. tithymaloides* puede ser explicada por la diversidad en la morfología de los picos de las especies de colibríes con las que coexiste a lo largo de su distribución, lo que sería consistente con la hipótesis de que los colibríes, a través de la morfología de sus picos, son moldeadores de la diversidad floral en *E. tithymaloides*.

## Objetivos

### Objetivo general

Evaluar si existe evidencia consistente con la hipótesis de que los colibríes pueden fungir como agentes de selección sobre la morfología floral de *Euphorbia tithymaloides* en el Caribe.

### Objetivos particulares

1. Ampliar la información sobre diversidad morfológica de ciatios de *E. tithymaloides* a lo largo de su área de distribución en la región del Caribe.
2. Documentar la diversidad de colibríes en la región del Caribe y la variación en la longitud de sus picos.
3. Evaluar la asociación entre la morfología floral de *E. tithymaloides* y la morfología del pico de los colibríes con los que co-ocurre en islas y territorios continentales de la cuenca del Caribe.

## Materiales y métodos

Para contestar la pregunta que motiva esta investigación se utilizaron las dimensiones de ciatios de *E. tithymaloides* de 117 localidades distribuidas en 31 países/islas del sureste de México, Centroamérica, el norte de Sudamérica y las islas del Caribe; también se usó un estimador del régimen selectivo al que está sujeta la morfología floral de *E. tithymaloides* a lo largo de su distribución, éste se construyó con base en datos de ocurrencia de colibríes y la longitud de sus picos. Para ello se utilizaron datos de longitud de pico de 218 especies de colibríes que habitan el sureste de México, el norte de Sudamérica y las islas del Caribe; y datos de frecuencia de ocurrencia de las especies de colibríes en cada área, con la cual se ponderó la longitud del pico de cada especie de colibrí para así obtener valores de longitud de pico ponderada para cada área. De esta manera, la frecuencia de ocurrencia funge como un estimador de la importancia potencial de cada especie de colibrí como polinizador potencial en cada área, un parámetro biológicamente factible que contrarresta la falta de datos finos sobre la identidad de los principales visitantes de *E. tithymaloides* a lo largo de la cuenca del Caribe. Observaciones de campo sustentan que tanto especies de colibríes pequeñas como grandes visitan los ciatios de *E. tithymaloides* (Piña de la Rosa, 2022). La relación entre las dimensiones de los ciatios de *E. tithymaloides* y la longitud de pico ponderada se evaluó para 31 islas y territorios de la región del Caribe usando modelos lineales.

### 1. Dimensiones de ciatios

Se utilizaron datos de dimensiones de ciatios de dos fuentes distintas: 1) datos de un estudio previo de la variación morfológica en este sistema (Cacho et al., 2019) y 2) datos obtenidos para este estudio. En el estudio de Cacho et al. (2019), se tomaron tres medidas como aproximación a las dimensiones y forma de los ciatios: la longitud (L) y altura (A) del involucro (Figura 5), y la relación que guardan (L/A). Los datos los obtuvieron de individuos en campo (n=218) y de ejemplares del Herbario Nacional de México (MEXU; n=37). En suma, en ese trabajo previo, los datos se tomaron de 255 individuos en 84 sitios de colecta pertenecientes a 15 países o islas cubriendo una buena representación de la distribución de *E. tithymaloides* en la región del Caribe (Figura 6). El mínimo de individuos que midieron por sitio de colecta fue uno, mientras que el máximo fueron 12; la media de individuos que midieron por sitio es 3.035, es decir, para gran parte de los sitios de colecta, sus datos provienen de uno (37 sitios), dos (11 sitios) o tres (12 sitios) individuos (Tabla 1).

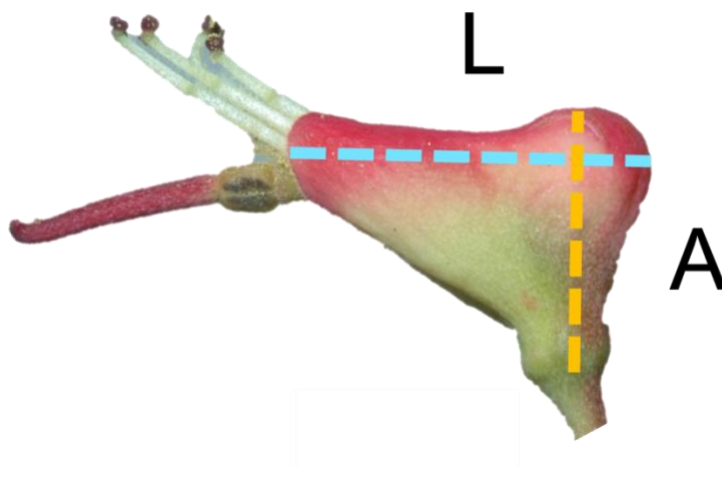
Si bien el muestreo de Cacho et al. (2019) cubre las principales islas y regiones continentales incluidas en el área de distribución de *E. tithymaloides*, es cierto que, al ser

un área tan extensa, no es un muestreo exhaustivo. En este muestreo, Sudamérica sólo está representada por Venezuela y falta representación tanto de Centroamérica (sobre todo hacia el norte de Sudamérica) como de más islas del Caribe. En este sentido es que se planteó como uno de los objetivos de este trabajo, ampliar el conocimiento sobre la diversidad en la morfología floral de *E. tithymaloides*, particularmente aumentando la cobertura geográfica. En este estudio se tomaron las mismas medidas de las dimensiones de los ciatios de *E. tithymaloides* que obtuvieron Cacho et al. (2019) (Figura 6); para hacerlo, se siguió el protocolo detallado en el Anexo II basado en imágenes y la herramienta digital GeoGebra Classic v.5 (Hohenwarter, 2002).

Puesto que se buscó explícitamente incrementar la cobertura geográfica, se recabaron datos de dimensiones de ciatios explícitamente de países o islas para los que no había datos (Figura 7). Siguiendo a Cacho et al. (2019), los datos que se obtuvieron en este estudio provienen de imágenes de ejemplares de campo (n=15) y de ejemplares de herbario, en este caso del herbario del New York Botanical Garden (NY; n=32). En total, este estudio aportó datos de dimensiones de ciatios de 47 individuos, provenientes de 33 localidades en 16 territorios (países o islas) para los que no se contaba con información sobre la morfología floral de *E. tithymaloides* (Tabla 1). Con esto, se incrementó la cobertura geográfica en cuanto a territorios incluidos aproximadamente un 106%. Algunas de las diferencias entre el muestreo de Cacho et al. (2019) y el del presente trabajo, son: la cantidad de individuos por población y poblaciones por país o isla incluidas y la predominancia, en este trabajo, de datos de ejemplares de herbario con respecto a imágenes de individuos en campo. La primera diferencia es clara en la Tabla 1, donde se compara la media de individuos por población de cada estudio. El trabajo de Cacho et al. (2019) implicó un muestreo más exhaustivo en campo de las poblaciones de los países o islas incluidos, resultando en que la media de individuos medidos por población sea  $\sim 3$ . Por su parte, en este trabajo se recurrió a ejemplares de herbario para incrementar la representación de países e islas faltantes; los datos obtenidos a partir de imágenes de campo, donde se pudieron medir varios individuos por localidad (hasta 8), sólo pertenecen a Colombia. En este sentido, la media de  $\sim 1.4$  individuos por localidad refleja que el muestreo de este trabajo fue exhaustivo en cuanto a la geografía a costa de tomar menos individuos por localidad (Tabla 1).

En conjunto, los datos de dimensiones de ciatios de *E. tithymaloides* que se usaron en los análisis de este trabajo, pertenecen a 302 individuos de 117 localidades pertenecientes a 31 países o islas (Tabla I; Anexo III, Tabla A3). Con el fin de visualizar la distribución geográfica de la variación morfológica de los ciatios de *E. tithymaloides* con esta nueva base de datos de mayor alcance geográfico, se mapearon los valores de longitud, altura y la proporción L: A de los ciatios. Estos mapas se construyeron con los promedios

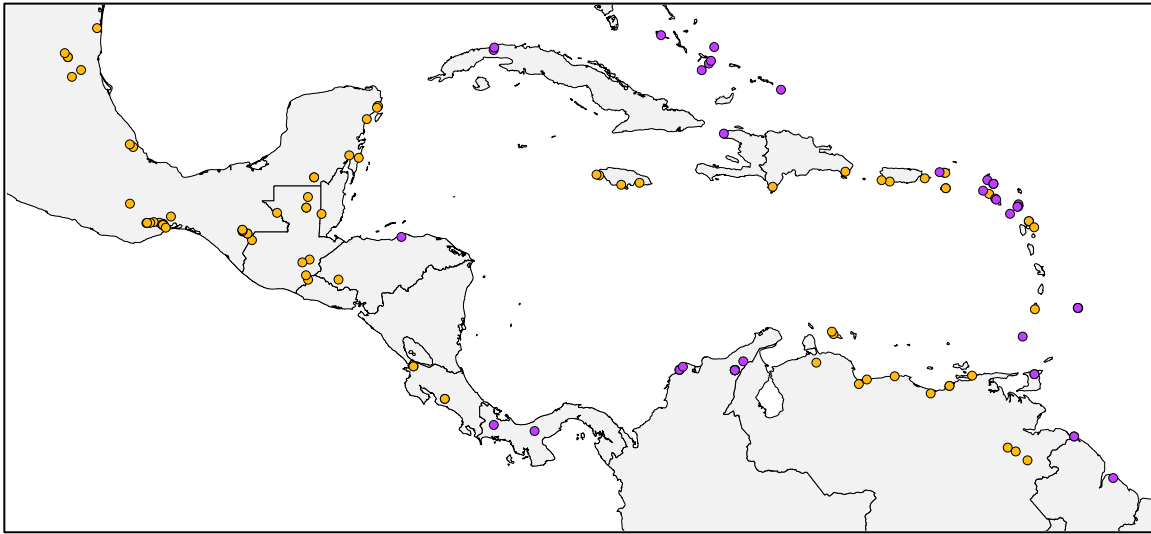
por localidad de cada variable descriptiva de la morfología de los ciatios y las coordenadas geográficas de las 117 localidades.



**Figura 6.** Medidas del involucro utilizadas como aproximación a las dimensiones de los ciatios. L: longitud del involucro (línea azul). A: altura del involucro (línea amarilla). Foto: N. Ivalú Cacho.

**Tabla 1.** Esfuerzo muestral de este estudio frente al estudio de Cacho et al. (2019) y datos usados en este trabajo.

	Individuos	Localidades	Territorios	Media (individuos por localidad)
Cacho et al. (2019)	255	84	15	3.036
Este trabajo	47	33	16	1.424
Total	302	117	31	2.581



**Figura 7.** Cobertura geográfica de los datos de dimensiones de ciatios de *Euphorbia tithymaloides* usados en este estudio. En amarillo: localidades con datos de Cacho et al. (2019); en morado: localidades para las que se recabaron datos en este estudio.

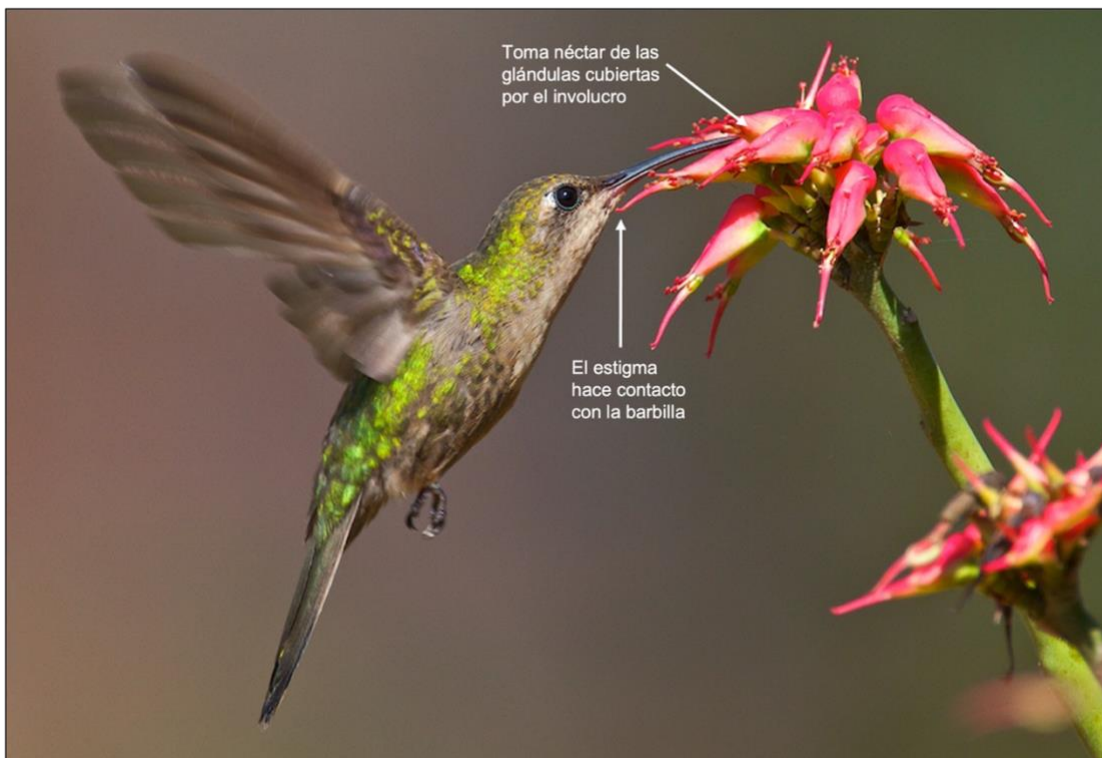
## 2. Dimensiones de picos de colibríes

En este trabajo se usó la longitud de pico como medida para describir dimensiones de picos de colibríes. El uso de esta medida es común en estudios que analizan la relación entre la morfología de las flores y los picos de los colibríes que las polinizan (Faure et al., 2022; Temeles et al., 2002; Temeles & Kress, 2003). Otros estudios han incluido además la curvatura del pico cuando las corolas de las flores estudiadas presentan algún grado de curvatura (Lagomarsino et al., 2017; Ocampo-Sandoval et al., 2021; Temeles & Kress, 2003). En el caso de *E. tithymaloides*, la sección longitudinal del involucro por la que entra el pico de los colibríes para conseguir néctar es prácticamente recta (Figura 8), por lo que no parece haber razón para suponer que la curvatura juegue un papel importante en la selección que podrían estar ejerciendo los colibríes en este sistema.

Los valores de longitud de pico ponderada que se usaron en los análisis finales de este trabajo se obtuvieron a partir de datos de longitud de pico de 218 especies. La recopilación preliminar de datos de longitud de pico constó de 260 especies de colibríes. La lista inicial de especies de colibríes superó en número a la definitiva, debido a que la recopilación de datos de longitud de pico de literatura no tuvo el nivel de definición que sí tuvo la obtención de datos de frecuencia de ocurrencia. En algunos casos, se usaron como fuentes de la literatura tratados de la avifauna de países enteros (p. ej., para Venezuela; Hilty, 2003), al hacerlo, es probable que se recuperaran datos de longitud de pico de

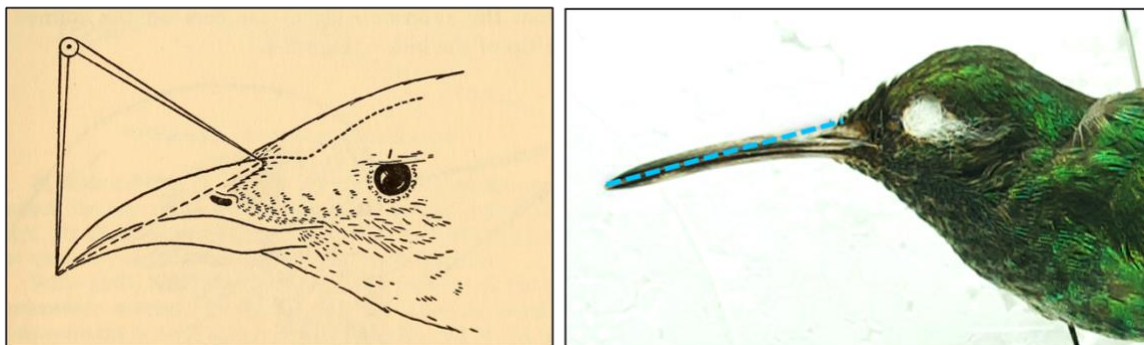
especies que no tienen registros de avistamientos en las costas del Caribe o islas de interés, razón por la cual se les excluyó del cálculo de las frecuencias de ocurrencia.

Los datos de longitud de pico usados en los análisis son un compendio construido a partir de dos tipos de fuentes: (1) medidas propias de ejemplares de colecciones ornitológicas y (2) datos reportados en la literatura. En los ejemplares de colección se midió la longitud del pico como culmen expuesto (Figura 9). Para hacerlo, se utilizó la descripción que Baldwin et al. (1931) hacen del culmen expuesto: la medida del punto en que las plumas de la frente tocan la mandíbula superior o culmen, a la punta de la mandíbula superior, en una línea recta. Se seleccionó el culmen expuesto por las ventajas que supone para este estudio: es una medida ampliamente usada, lo que facilita la contrastación con otros trabajos; es fácil de tomar pues los dos puntos que la definen no suelen ser difíciles de identificar en colibríes, como sí lo pueden ser en otros grupos de aves como cuervos (Corvidae) y jacanas (Jacanidae); y está definida por puntos que se pueden identificar de manera visual, sin manipular los ejemplares, algo especialmente importante para conservar en buenas condiciones ejemplares de colección (Baldwin et al., 1931).



**Figura 8.** Colibrí tomando néctar de un ciatio de *Euphorbia tithymaloides*. Se puede apreciar la forma en la que se inserta el pico en la cámara del involucro que encierra las glándulas

de néctar y cómo, al hacerlo, la barbilla del colibrí hace contacto con el estigma de la única flor femenina de ciatio. Foto: Rafy Rodríguez.



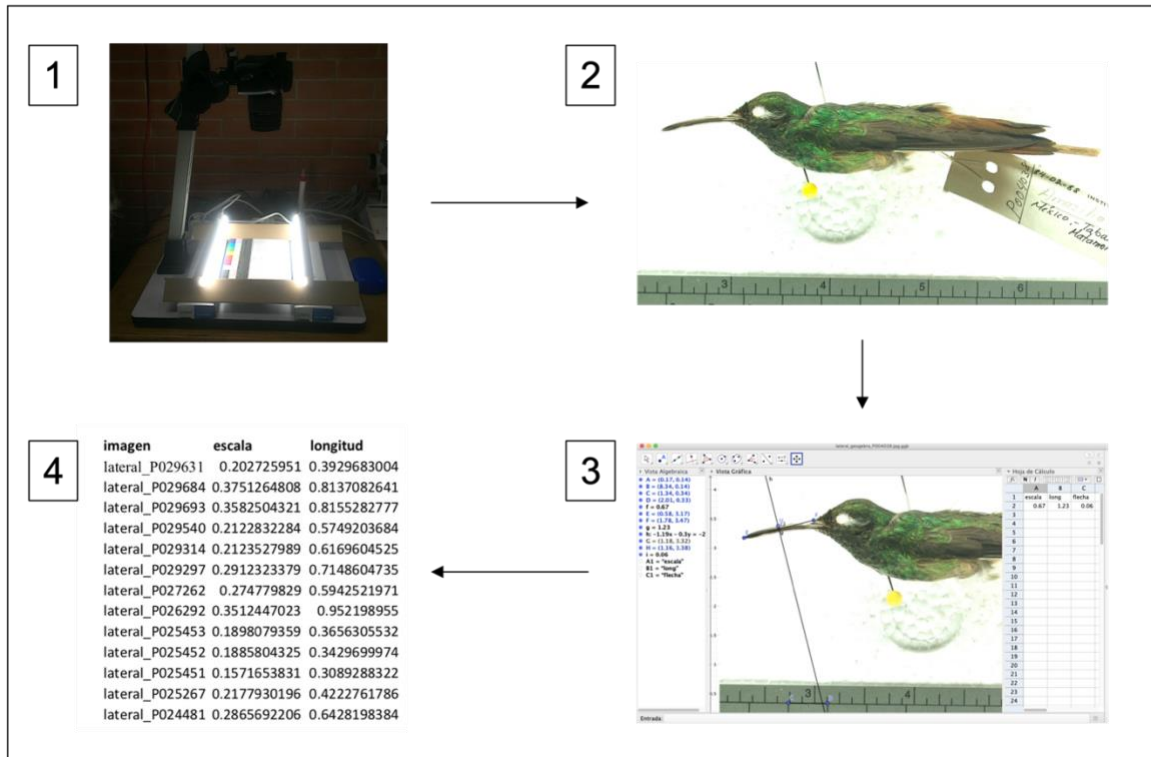
**Figura 9.** Culmen expuesto como medida de longitud de pico. Izquierda: esquematización de la descripción de culmen expuesto; imagen tomada de Baldwin et al. (1931). Derecha: culmen expuesto como se midió en este trabajo; *Amazilia yucatanensis*, ejemplar de la CNAV-IB. Foto: Clara López Marmolejo.

1. *Medidas propias de ejemplares de colecciones ornitológicas*
  - a. *Protocolo para medir picos de ejemplares de colección*

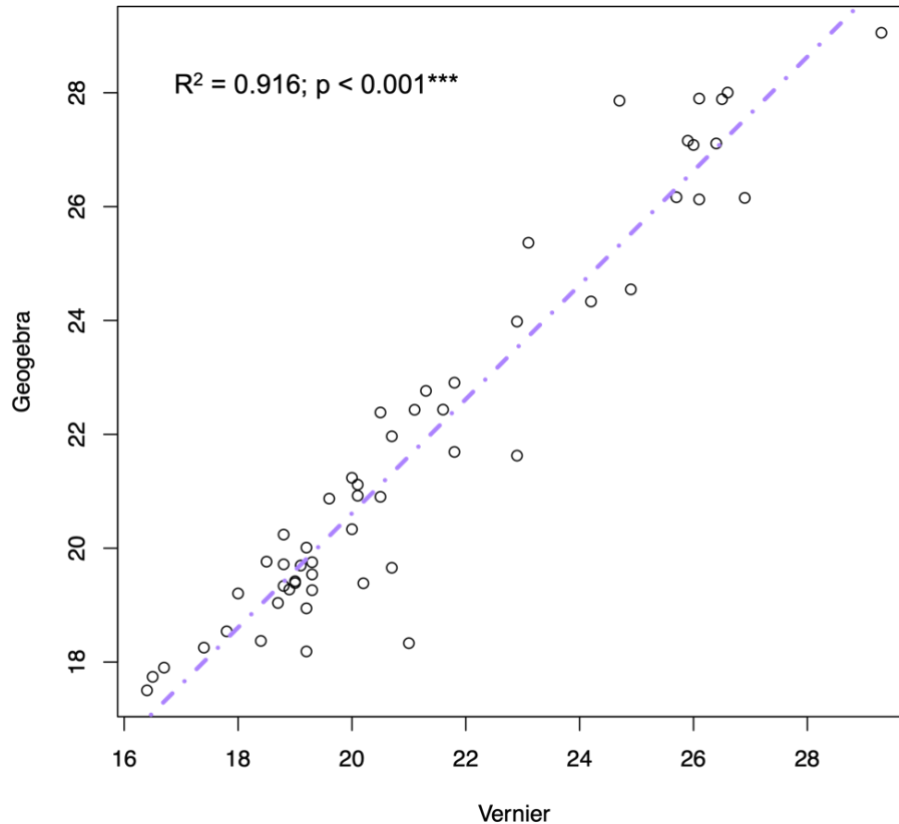
Como parte de este trabajo se desarrolló un protocolo eficiente y reproducible para medir el culmen expuesto de pieles en colecciones ornitológicas (Anexo IV). Éste consiste en tomar imágenes, de alta resolución y con escala, de los ejemplares ornitológicos, y posteriormente obtener a partir de ellas, medidas de longitud de pico usando medios digitales (Figura 10). Al basarse en medios digitales, esta aproximación disminuye el tiempo y la manipulación de los ejemplares ornitológicos, y puede contribuir en crear registros digitales para acompañar los repositorios de las colecciones. Así, no sólo se hace un mejor uso del tiempo en la colección y se minimiza la posibilidad de daño a los ejemplares, sino que se aporta a las mismas. Para seleccionar el programa más conveniente para medir longitudes de pico, se compararon dos programas: ImageJ v.2.0 (Schindelin et al., 2015) y GeoGebra Classic v.5 (Hohenwarter, 2002). Entre éstos, se seleccionó GeoGebra, pues permite guardar las imágenes en archivos de trabajo en los que están contenidas las medidas tomadas, lo que posibilita revisarlas en caso de ser necesario. Finalmente, para validar la técnica descrita en el protocolo, se compararon, con un modelo lineal, las medidas de culmen expuesto (Figura 8) obtenidas usando el protocolo aquí desarrollado, con aquellas obtenidas aplicando métodos tradicionales (utilizando vernier), para un subconjunto de los datos tomados de la Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología de la UNAM (CNAV-IB). Los resultados



indican que ambos tipos de medidas están altamente correlacionados ( $n=55$ ;  $R^2=0.917$ ;  $p<0.001^{***}$ ; pruebas de normalidad de los residuales del modelo en el Anexo V) (Figura 11).



**Figura 10.** Esquematación del protocolo para medir ejemplares de colecciones ornitológicas. 1: tomar fotos con escala en colecciones ornitológicas. 2: ejemplo de imágenes obtenidas. 3: medir longitud de pico y escala con GeoGebra. 4: calcular la longitud del pico a partir de la escala. Para detalles, consultar el Anexo IV.



**Figura 11.** Las medidas digitales de longitud de pico (mm) de ejemplares de la CNAV-IB (n=55) obtenidas con GeoGebra están altamente correlacionadas con las obtenidas con vernier. Cada punto representa las medidas obtenidas para el mismo ejemplar usando vernier (eje de las abscisas) y con el protocolo desarrollado para usar imágenes y GeoGebra (eje de las ordenadas). Para detalles del protocolo consultar el Anexo IV. Las pruebas de normalidad de los residuales del modelo se encuentran en el Anexo V.

*b. Medidas de longitud de pico de especímenes de colecciones ornitológicas*

Siguiendo el protocolo descrito anteriormente (detallado en el Anexo IV), se midió la longitud del culmen expuesto de ejemplares de colecciones nacionales (CNAV-IB) e internacionales (American Museum of Natural History; AMNH). De la CNAV-IB se midieron 458 ejemplares de colibríes pertenecientes a 25 especies colectados en nueve estados de México. Así se cubrieron el sureste (Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz y Yucatán) y dos estados del centro- este de México (Tamaulipas y San Luis Potosí), completando la totalidad de estados del país en los que hay registros de *E. tithymaloides*.

Adicionalmente, se midió la longitud del culmen expuesto de ejemplares de una de las colecciones ornitológicas más grandes en el mundo: la del Departamento de

Ornitología del American Museum of Natural History, ubicado en Nueva York, Estados Unidos. En este caso, las condiciones sanitarias derivadas de la pandemia de COVID-19 imposibilitaron ir directamente a la colección a tomar imágenes de los ejemplares, sin embargo, Nayeli Gutiérrez, estudiante de doctorado en el AMNH, colaboró generosamente proporcionando imágenes de 18 especímenes de esta colección. A partir de estas imágenes se midió la longitud del pico de seis especies colectadas en cinco territorios: Panamá, Puerto Rico, Jamaica, República Dominicana y Trinidad.

En suma, entre los ejemplares de ambas colecciones, se obtuvieron datos de longitud de pico para 31 especies ( $n=476$ ) de colibríes colectadas en regiones o islas en las que también se ha reportado *E. tithymaloides*. Los datos de culmen expuesto de los especímenes de ambas colecciones se promediaron por especie, resultando en que la final, sólo se contó con un valor de longitud de pico para cada especie de colibrí.

## 2. Datos de longitud de pico de la literatura

Con el fin de tener una muestra más completa de las especies de colibríes que habitan la cuenca del Caribe, los datos de longitud de pico obtenidos de ejemplares de colección se complementaron con datos de longitud de pico reportados en la literatura. Con ayuda del Dr. Patrick J. McIntyre, se recopilamos medidas de longitud de pico reportadas en la literatura para 256 especies de colibríes cuya distribución incluye islas del Caribe y estados relevantes de países de Centro y Sudamérica (cercanos a la costa al mar Caribe; Anexo VI, Tabla A6) (Arendt et al., 2004; Brown & Bowers, 1985; Dalsgaard et al., 2021; Feo et al., 2015; Hilty, 2003; Junge & Mees, 1961; Lislevand et al., 2007; Maglianesi et al., 2014; Montoya et al., 2018; Schoener, 1965; Snow, 1973; Temeles et al., 2010; Tobias et al., 2022).

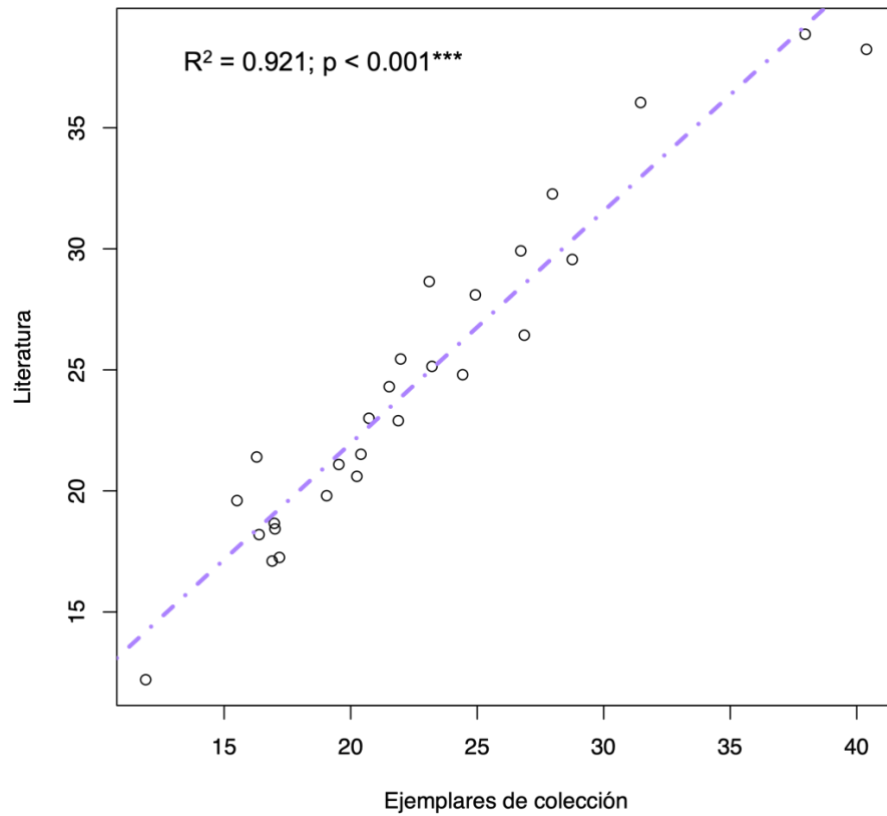
Seis de las 13 fuentes consultadas presentaban los datos de longitud de pico diferenciados por sexo (Arendt et al., 2004; Hilty, 2003; Junge & Mees, 1961; Lislevand et al., 2007; Temeles et al., 2010; Tobias et al., 2022). En estos casos, se promediaron los datos primero por sexo y luego por especie; esto, para evitar que el promedio por especie se sesgara hacia la longitud de pico de alguna de las categorías de sexo, efecto que habría sido particularmente importante en especies con dimorfismo sexual y en donde el número de medidas fuera distinto entre los sexos. De esta manera, en el promedio final de cada especie no tienen mayor peso los datos de longitud de pico del sexo que hayan predominado en la muestra (si no se midieron el mismo número de individuos machos y hembras de cada especie). Así, se buscó no reflejar las tendencias de las proporciones de sexos que podrían reflejar los esfuerzos de muestreo de los estudios de los que se obtuvieron datos de longitud de pico diferenciados por sexo. Por otro lado, la decisión de promediar las medidas de ambos sexos está sustentada en que observaciones de visitación realizadas en campo (Piña

de la Rosa, 2022) no han detectado que exista visitación diferencial entre sexos a las poblaciones de *E. tithymaloides*, a diferencia de lo reportado para otras especies de plantas del Caribe como *Heliconia bihai* y *H. caribaea*, donde es muy claro que son polinizadas diferencialmente por los dos sexos de *Eulampis jugularis* en Dominica, una especie con dimorfismo sexual marcado (Temeles & Kress, 2003).

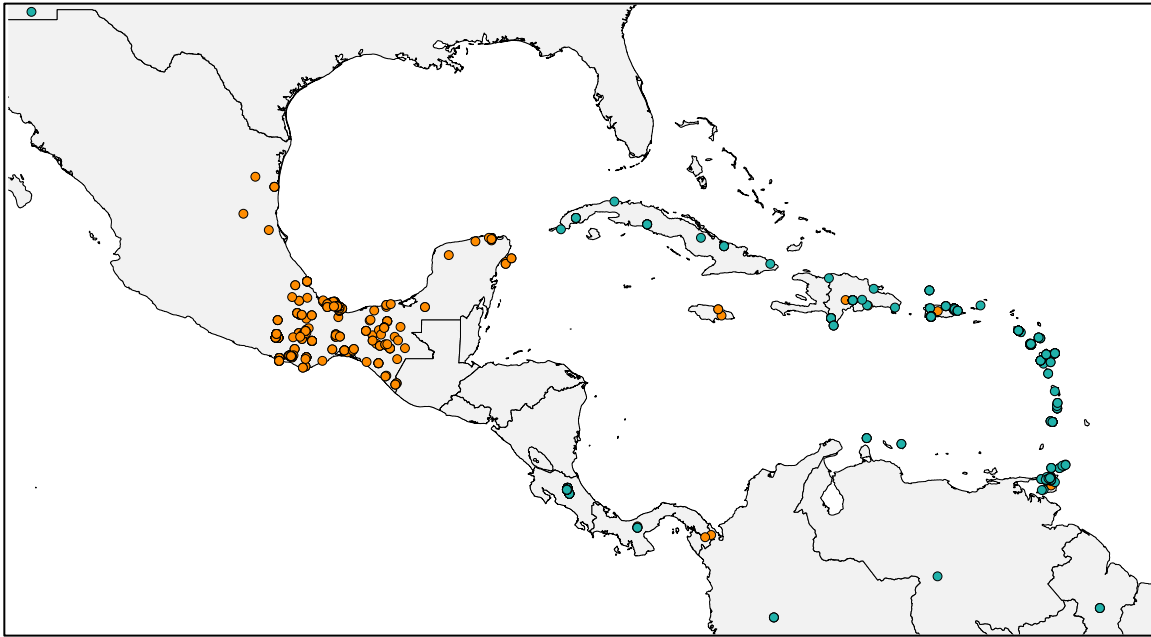
Posteriormente, como se hizo para los datos obtenidos de ejemplares de colección, de los datos de la literatura se obtuvieron promedios de longitud de pico por especie. De las 31 especies para las que se obtuvieron medidas de longitud de pico de ejemplares de colección, para 27 se obtuvieron también datos de la literatura, por lo que en estos casos el valor final de longitud de pico se obtuvo promediando lo obtenido de la literatura con las medidas de ejemplares de colección. La conjunción de los datos de longitud de pico de la literatura y de ejemplares de colección dio lugar a una base de datos de longitud de pico de 260 especies de colibríes; para 229 de ellas, los datos de longitud de pico provienen únicamente de la literatura, mientras que, para cuatro especies, sólo se obtuvieron medidas de longitud de pico de ejemplares de colección.

Merecen mención algunas consideraciones sobre las limitaciones metodológicas de estas aproximaciones. Para empezar, los datos de longitud de pico provienen de diferentes fuentes (de la literatura y de medidas propias obtenidas de ejemplares de colección), y, al haberse utilizado 13 fuentes distintas de la literatura, la variación no sólo es entre las medidas que se tomaron para este estudio y lo que se recabó; hay variación asociada a la toma de datos de cada fuente. Aún con estas fuentes de variación, los datos de longitud de pico de la literatura y los de que se obtuvieron de ejemplares de colección, están altamente correlacionados ( $n=27$ ;  $R^2=0.921$ ;  $p<0.001$ ; Figura 12 y pruebas de normalidad de los residuales en el Anexo VII). Otra posible limitación del estudio viene de la decisión de promediar los valores de longitud de pico por especie. Al hacerlo, podría estarse ignorando, de haberla, la variación geográfica en la longitud de pico de poblaciones de la misma especie; un fenómeno que sí se ha reportado en colibríes, como es el caso de *Phaethornis mexicanus* en la costa mexicana del Pacífico (Ocampo-Sandoval et al., 2021).

Conjuntando los datos de longitud de pico que se midieron en colecciones ornitológicas y los que se recabaron en la literatura, se obtuvo una cobertura geográfica amplia del área de distribución de *E. tithymaloides* (Figura 13). Todas las medidas de longitud de pico de ejemplares de colección se pudieron asociar a la localidad en la que se colectó el ejemplar, sin embargo, no todos los datos de longitud de pico de la literatura estaban asociados a una localidad precisa. En estos casos, se tomaron las coordenadas centroides del país/territorio al que pertenecen; esa es la razón de que haya localidades mapeadas en los puntos centroides de Colombia, Venezuela y Guyana en la Figura 13.



**Figura 12.** Los datos de longitud de pico están altamente correlacionados con los obtenidos a partir de ejemplares de colección. Este modelo refleja la relación entre los datos de longitud de pico de las 27 especies para las que se contó con datos tanto de ejemplares de colección como de la literatura.



**Figura 13.** Cobertura geográfica de los datos de longitud de pico de colibríes. Cada punto representa una localidad para la que hay al menos un dato de longitud de pico. Los colores indican la procedencia de los datos. En naranja: medidas propias tomadas de ejemplares de colección (CNAV-IB y AMNH); en turquesa: datos de la literatura (Arendt et al., 2004; Junge & Mees, 1961; Maglianesi et al., 2014; Snow, 1973; Temeles et al., 2010).

### 3. Datos de frecuencia de ocurrencia y longitud de pico ponderada

La composición de las comunidades de colibríes en el Caribe varía entre regiones e islas (Brown & Bowers, 1985; Lack, 1973): hay distintas y distinto número de especies en cada isla. Esto es consistente con análisis de visitación en campo que sugieren que las especies de colibríes que visitan las poblaciones de *E. tithymaloides* varían en la geografía (Piña de la Rosa, 2022). Por otro lado, si bien se ha reportado que las especies de colibríes de algunas islas del Caribe (Granada, Dominica y Puerto Rico) tienden a segregarse siguiendo un gradiente altitudinal (Dalsgaard et al., 2009), la segregación no es tan estricta, y existen momentos, como la llegada de huracanes, en los que las especies de zonas montañosas bajan a altitudes menores (Cacho, observaciones de campo; Wunderle, 2005). Por estas razones, aunque podrían considerarse sólo las especies de colibríes reportadas en zonas bajas, a donde está restringida *E. tithymaloides* (Berry & Steinmann, 2015), en este estudio se optó por una aproximación más conservadora y se incluyeron todas las especies de colibríes de cada área geográfica (isla o territorio continental). Esta aproximación además de conservadora podría brindar un panorama más completo de las especies de colibríes que

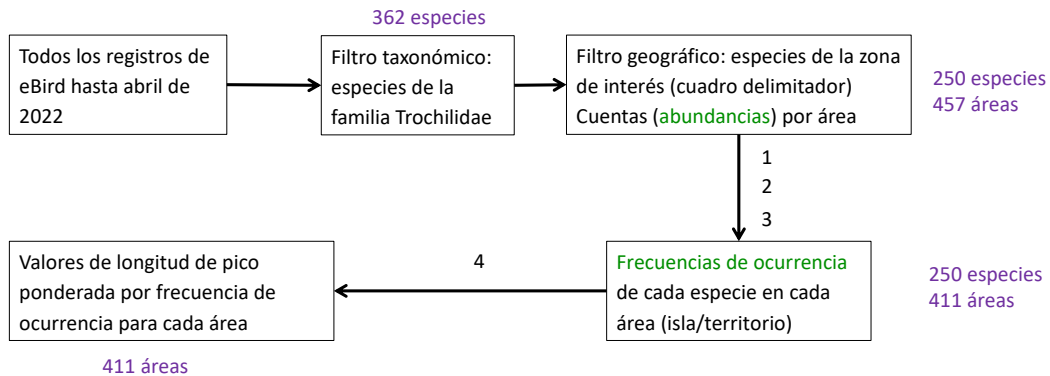
interactúan y que potencialmente han actuado como agentes de selección sobre la morfología floral de *E. tithymaloides*.

Partiendo de lo anterior, se ponderaron los datos de longitud de pico de cada especie de colibrí por su frecuencia de ocurrencia (proporción de individuos de la especie en un área determinada con relación al resto de especies de colibríes) en cada isla o territorio. Usar la longitud de pico ponderada permitió tener una aproximación al régimen selectivo conformado por las dimensiones de pico a las que están expuestos los ciatios de *E. tithymaloides* en cada área, considerando que la contribución relativa de cada una de las especies de colibríes es proporcional a su frecuencia de ocurrencia en el área determinada.

#### A. Datos de frecuencia de ocurrencia

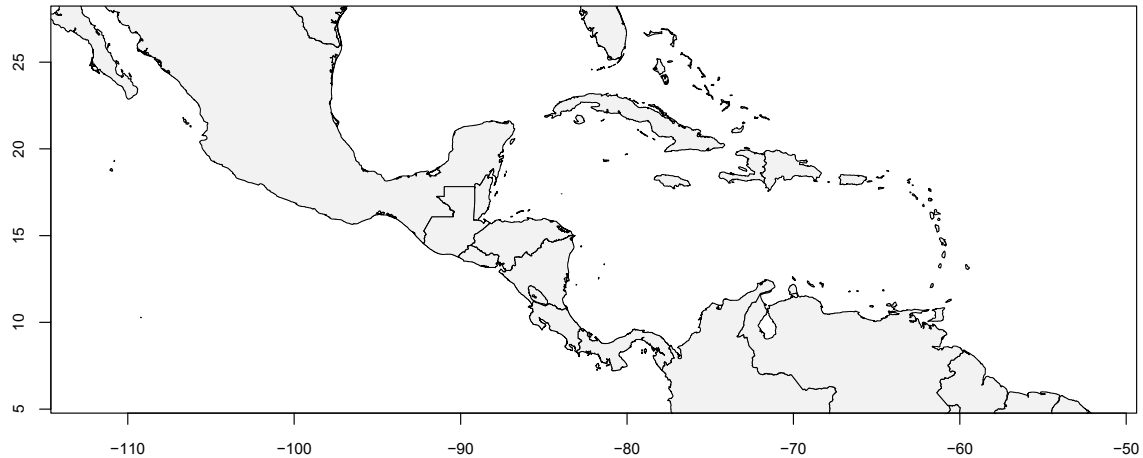
Los datos de ocurrencia de especies de colibríes se derivaron de la plataforma *eBird* (<https://ebird.org/>), un proyecto de ciencia ciudadana en el que se registran datos de distribución, abundancia y uso de hábitat de las aves, entre otros. Se partió de todas las observaciones registradas en *eBird* hasta abril del 2022, una base de datos que en total tenía 500 GB de información. Estos datos se procesaron en R (4.1.2 GUI 1.77) con: *auk* (Strimas-Mackey et al., 2018), un paquete que permite tener acceso a todas las observaciones de *eBird* y *data.table* (Dowle & Srinivasan, 2023), un paquete que facilita el trabajo con bases de datos con más de 1 GB de información. Primero se seleccionaron únicamente las observaciones de aves de la familia Trochilidae (362 especies), cuidando sólo recuperar registros de observadores científicos y con una asignación de especie certera (excluyendo especies indefinidas, taxones problemáticos y subespecies) (Figura 14). Un segundo filtro fue la selección de las especies de colibríes en el área de interés. Para esto, se seleccionaron los registros con coordenadas geográficas contenidas en un área rectangular (“bounding box” o cuadro delimitador, Figura 15) que abarca todas las islas del Caribe, el sureste de México, Centroamérica y el norte de Sudamérica. De estos registros se usaron sólo los que contaban con información sobre el tiempo de muestreo para normalizar los datos de abundancia por tiempo (esfuerzo) de observación. Con este ejercicio se pasó de tener estimaciones de las abundancias locales (el número de individuos de una especie en un área; Preston, 1948), a tener frecuencias de ocurrencia, es decir, los avistamientos de una especie en un área por unidad de tiempo de muestreo (Figura 14). Con los datos de frecuencia de ocurrencia, posteriormente se calcularon las frecuencias de ocurrencia relativas (de aquí en adelante: frecuencias de ocurrencia), es decir: la proporción de avistamientos de una especie por unidad de tiempo con respecto al resto de especies de colibríes del área. En total, se recabaron datos de frecuencia de ocurrencia para 250 especies de colibríes en 457 áreas geográficas. A partir de estas áreas se hizo una selección más fina en los países continentales de Sudamérica, que consistió en sólo considerar los estados con costa al mar Caribe, donde *E. tithymaloides* ha sido reportada. De esta manera

se evitó incluir en los datos especies de colibríes que habitan regiones en las que no se distribuye *E. tithymaloides*, tales como la amazónica y andina dentro de Venezuela y Colombia. Se terminó con una base de datos con la frecuencia de ocurrencia de 250 especies de colibríes en 411 áreas geográficas que pertenecen a 45 países o islas.



**Figura 14.** Esquematación del procesamiento de datos de *eBird*. Afuera de los recuadros, en morado, se indican el número de especies y/o áreas para las que se tienen datos en cada paso. Dentro de los recuadros se marcan en verde palabras que hacen referencia al tipo de datos con los que se trabajó en ese paso; definiciones en el texto. 1. Normalizar por esfuerzo de observación. 2. Calcular frecuencias relativas. 3. Filtrar geográficamente una vez más: quitar regiones andina y amazónica. 4. Ponderar longitud de pico de todas las especies en el área por su frecuencia de ocurrencia.





**Figura 15.** Delimitación geográfica de los datos de frecuencia de ocurrencia obtenidos de *eBird*. Cuadro delimitador (“bounding box”) con el que se definió la región de interés para cuyas especies de colibríes se obtuvieron datos de frecuencia de ocurrencia. Coordenadas: -114, 5, -50, 28.

#### B. Longitud de pico ponderada por frecuencia de ocurrencia

El cálculo de la longitud de pico ponderada por frecuencia de ocurrencia se basó en los datos de longitud de pico promediados por especie y la frecuencia de ocurrencia. Por un lado, conjuntando lo recabado de la literatura y de ejemplares de colección, se contó con datos de longitud de pico para 260 especies de colibríes. Los datos de frecuencia de ocurrencia obtenidos incluyen a 250 especies de colibríes que se distribuyen en 411 áreas geográficas de interés. Sin embargo, sólo se contó con datos de ambos tipos –frecuencia de ocurrencia y longitud de pico– para 218 especies, el 87.2% de las que se encuentran en las áreas de interés. Es decir, no se obtuvieron datos de longitud de pico para 32 de las 250 especies de colibríes en la región de interés, las cuales pertenecen a 47 de las 411 áreas. Esto significa que no se contó con la totalidad de datos necesarios para calcular la longitud de pico ponderada en dichas 47 áreas. Al tratarse de especies con bajas frecuencias de ocurrencia, esto podría no haber afectado la estimación de la longitud de pico ponderada. En la gran parte de los territorios ( $n=38$ ; 80.8%) para los que no se cuenta con longitud de pico de todas las especies, las especies faltantes son avistamientos raros, con frecuencias de ocurrencia que van de 0 a 0.01; es decir, en la mayor parte de áreas para las que faltan datos de longitud de pico, las especies faltantes representan menos del 1% de los avistamientos de colibríes, por lo que no se anticipa que su omisión produzca sesgos importantes en los valores de longitud de pico ponderada.

Al ponderar los datos de longitud de pico por frecuencia de ocurrencia para cada especie de colibrí en cada área, se obtuvo una medida de longitud de pico ponderada para cada área. En este trabajo, esta medida fungió como aproximación al régimen selectivo en cuanto a dimensiones de pico que caracteriza a cada una de las áreas de interés. Así pues, en los siguientes análisis se utilizó un sólo valor de longitud de pico ponderada por territorio en el que se incluyen las dimensiones de pico de todas las especies del área ponderadas por su frecuencia de ocurrencia (Anexo VIII, Tabla A8).

Además de usarse en los análisis con modelos lineales para ver la relación entre la morfología de los ciatios de *E. tithymaloides* y la de los picos de los colibríes con los que comparte distribución, los datos de longitud de pico ponderada se utilizaron para documentar la diversidad de atributos de los colibríes del Gran Caribe. Para hacerlo, se construyó un mapa de longitud de pico ponderada por frecuencia de ocurrencia. En éste, se mapearon los valores de la longitud de pico ponderada en el punto centroide de cada una de las 411 áreas geográficas de interés (estados o provincias de los 45 países o islas para los que se recabaron datos). De esta manera, se representa gráficamente la variación geográfica en la longitud del pico de las especies de colibríes que habitan cada área; y se brinda información de los atributos y de las comunidades de colibríes: al darle mayor peso a los atributos de las especies con más avistamientos, los valores de longitud de pico ponderada por frecuencia de ocurrencia reflejan tendencias de las comunidades de colibríes, no de las especies individuales.

## Análisis estadísticos: modelos lineales

Para evaluar si la variación en la longitud del pico a lo largo de la geografía explica la variación en la forma de los ciatios,  $y$ , por lo tanto, si existe evidencia consistente con la hipótesis de que los colibríes pueden estar fungiendo como agentes selectivos potenciales sobre la morfología floral de *E. tithymalooides*, se ajustaron los datos de longitud de pico ponderada y de dimensiones de los ciatios a modelos de regresión lineal de mínimos cuadrados con la siguiente forma básica (para cada par de datos  $x_i, y_i$ ):

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 x_i + \epsilon_i$$

Para fines de este estudio, la variable de respuesta  $y$  corresponde a las dimensiones del ciatio, mientras que  $x$ , la variable explicativa, corresponde a las dimensiones del pico en cada área. Por otro lado,  $\beta_1$  representa la tasa de cambio de las dimensiones del ciatio por unidad de las dimensiones de pico, y  $\beta_0$  es la ordenada al origen; estos dos últimos términos son constantes que describen la relación entre las variables asumiendo que ésta es lineal y se estiman con el cálculo de la regresión (resultando en los estimados  $b_1, b_0$ ). De esta manera, la notación del modelo resulta (Anscombe, 1973):

$$\hat{y}_i = b_0 + b_1 \hat{x}_i$$

Siendo los términos  $\hat{y}_i$  y  $\hat{x}_i$ , los valores predichos por el modelo. El término de error ( $\epsilon_i$ ) en el modelo de regresión lineal hace referencia a los residuales, es decir, la diferencia entre un valor observado de  $y$  ( $y_i$ ), y el valor predicho por el modelo (Whitlock & Schluter, 2015):

$$e_i = y_i - \hat{y}_i$$

En este sentido, a cada observación le corresponde un residual. Los residuales miden la dispersión de los datos con respecto a la línea de regresión de mínimos cuadrados estimada con el modelo y se utilizan para evaluar el ajuste del modelo a los datos (Whitlock & Schluter, 2015). Finalmente, para que las conclusiones derivadas de análisis de regresión lineal sean válidas, tienen que cumplirse supuestos. Además de la linealidad de la relación entre ambas variables, uno de los supuestos de las regresiones lineales es que los residuales tienen una distribución normal (Whitlock & Schluter, 2015). Por esta razón, en este trabajo, los modelos de regresión lineal que se estiman van acompañados de pruebas (gráficas y de Shapiro-Wilk) de la normalidad de los residuales.

Se implementaron modelos lineales para evaluar la asociación entre cada una de las variables descriptivas del tamaño (longitud y altura) y la forma de los ciatios (proporción L: A), y la longitud del pico ponderada (una aproximación a la presión de selección ejercida por los colibríes de cada área). En todos los casos la longitud de pico ponderada fue la variable explicativa y las distintas medidas de los ciatios, las variables de respuesta. Para

correr los modelos lineales se usaron datos de los 31 países/territorios para los cuales se cuenta con datos tanto de dimensiones de ciatios como de longitud de pico ponderada. En este caso la limitante fueron los datos de ciatios; la cobertura geográfica con los datos de longitud de pico fue mucho mayor, casi cubriendo por completo el área de distribución de *E. tithymaloides* en el Caribe (Figura 13), lo cual no sucede con datos de ciatios (Figura 7). Los modelos lineales se implementaron en R (4.1.2 GUI 1.77) con la función *lm* del paquete *stats* (R Core Team, 2021).

Después de ajustar los distintos pares de datos a modelos lineales y con el fin evaluar la validez de las conclusiones que se pueden derivar de cada modelo, se evaluó el supuesto de normalidad de los residuales. Para hacerlo, se siguieron dos aproximaciones: 1) una evaluación gráfica y 2) una evaluación cuantitativa con la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk. Ambos tipos de evaluaciones se llevaron a cabo en R (4.1.2 GUI 1.77). Las evaluaciones gráficas consistieron en histogramas para visualizar la distribución de las frecuencias de los residuales de cada modelo y diagramas cuantil-cuantil para comparar la distribución de los residuales con la distribución esperada de cumplirse el supuesto de normalidad (Anexo IX, Tabla A9).

La hipótesis nula de las pruebas de normalidad Shapiro-Wilk es que la distribución es normal, por lo que, en esta prueba, las distribuciones no normales se identifican con valores de  $p$  menores al umbral de significancia seleccionado. Los resultados de las pruebas gráficas y de Shapiro-Wilk, arrojaron que los residuales de los tres modelos lineales tienen una distribución normal (Tabla 2). Por lo tanto, los modelos estimados cumplen con los supuestos y son buenas estimaciones de la relación entre cada par de variables. Para las pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk se utilizó la función *shapiro.test*.

**Tabla 2.** Resultados de las pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk de los residuales de cada modelo. L: longitud de ciatio. A: altura de ciatio. L/A: proporción longitud: altura de ciatio. L pico: longitud de pico ponderada por frecuencia de ocurrencia.

Modelo	W	p	Interpretación
L pico vs. L ciatio	0.988	0.969	Distribución normal
L pico vs. A ciatio	0.967	0.438	Distribución normal
L pico vs. L/A ciatio	0.969	0.494	Distribución normal

Finalmente, se evaluó la presencia de valores extremos (valores que no pertenecen a la misma distribución que el resto dentro de una misma variable) en las 4 variables implicadas en los modelos usando pruebas de Rosner (con la función *rosnerTest*). En todos los casos, se fijó el valor de valores extremos esperados en tres ( $k = 3$ ), el valor por default de la función. En ninguna de las variables se identificaron valores extremos (Tabla 3).

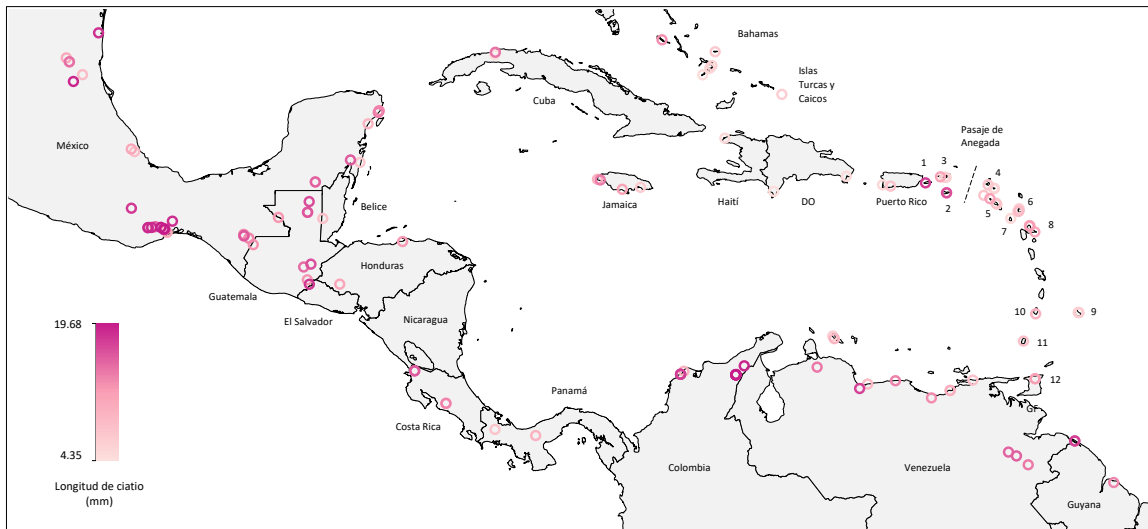
**Tabla 3.** Resultados de las pruebas de Rosner para identificar valores extremos. A: altura de ciatio L: longitud de ciatio. A: altura de ciatio. L/A: proporción longitud:altura de ciatio. L pico: longitud de pico ponderada por frecuencia de ocurrencia.

Variable	k	# de valores extremos	Valores extremos
A ciatio	3	0	No hay
L ciatio	3	0	No hay
L/A ciatio	3	0	No hay
L pico	3	0	No hay

## Resultados

### 1. Distribución geográfica de la variación en la morfología floral de *E. thymaloides*

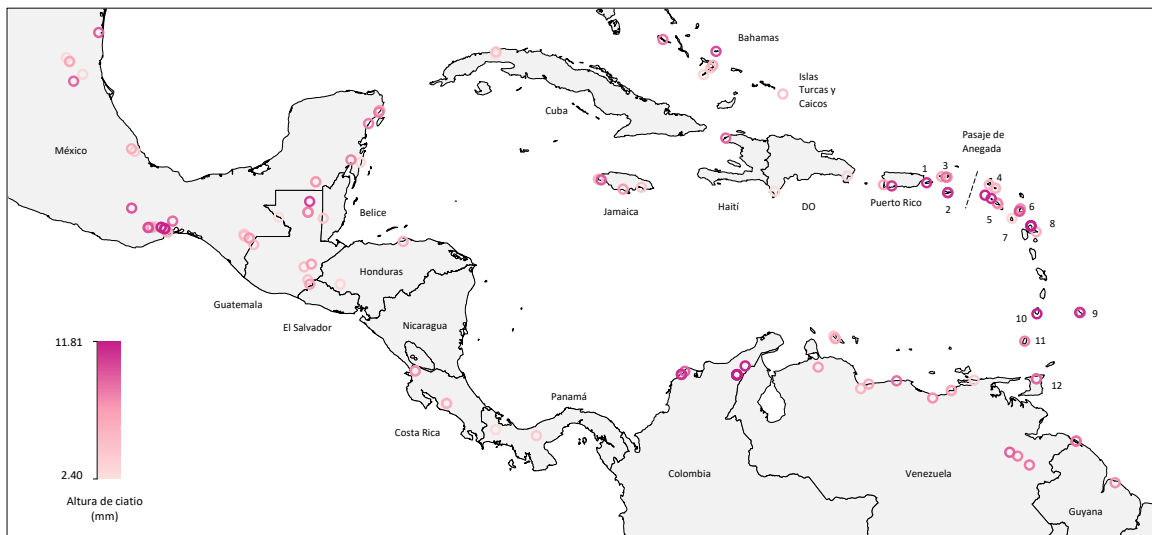
La distribución geográfica de la variación en la longitud del involucro de los ciatios de *E. thymaloides* documentada en este trabajo es consistente con que las poblaciones de regiones continentales tienen ciatios más largos que las poblaciones insulares. La gran mayoría de las localidades insulares tienen ciatios cortos (coloreados de tonos claros), mientras que, en las regiones continentales adyacentes al Caribe, se encuentran más poblaciones con ciatios largos (coloreados de tonos más intensos) (Figura 16; acercamiento a las islas adyacentes al Pasaje de Anegada en Anexo IX). Si bien es cierto que hay excepciones en ambos casos (hay islas, como Vieques, en las que los ciatios son largos, mientras que, en algunas localidades continentales, como las de Panamá, los ciatios son cortos), esto parece mantenerse como un patrón general.



**Figura 16.** Distribución geográfica de la variación en la longitud (mm) de los ciatios de *E. thymaloides* a lo largo de su distribución en la región del Caribe. DO: República Dominicana. 1: Vieques. 2: Islas Vírgenes de los Estados Unidos de América. 3: Islas Vírgenes Británicas. 4: Anguilla. 5: San Cristóbal y Nieves. 6: Antigua y Barbuda. 7: Montserrat. 8: Guadalupe. 9: Barbados. 10: San Vicente. 11: Granada. 12: Trinidad.

Por su parte, la distribución geográfica de la variación de la altura de los ciatios sigue un patrón distinto. En este caso es más difícil identificar una segregación geográfica, pues localidades adyacentes tanto en el continente como en las islas, presentan ciatios con

involucros de diferentes alturas (p. ej., dentro de Jamaica hay tanto localidades con ciatios altos, como localidades en las que los ciatios tienen alturas menores; lo mismo pasa en áreas continentales como Guatemala). A pesar de esto, en las localidades insulares, particularmente en las Antillas Menores, los ciatios son altos (colores intensos), mientras que, en regiones continentales como el sureste de México, Centroamérica y Venezuela, los ciatios tienden a ser de alturas menores (colores claros) (Figura 17; acercamiento a las islas adyacentes al Pasaje de Anegada en Anexo IX). En este sentido, la altura del involucro podría presentar un patrón geográfico reverso a la longitud. Es decir, mientras que en las regiones continentales se concentran ciatios de involucros largos, es en las islas en las que se concentran los ciatios de involucros altos.

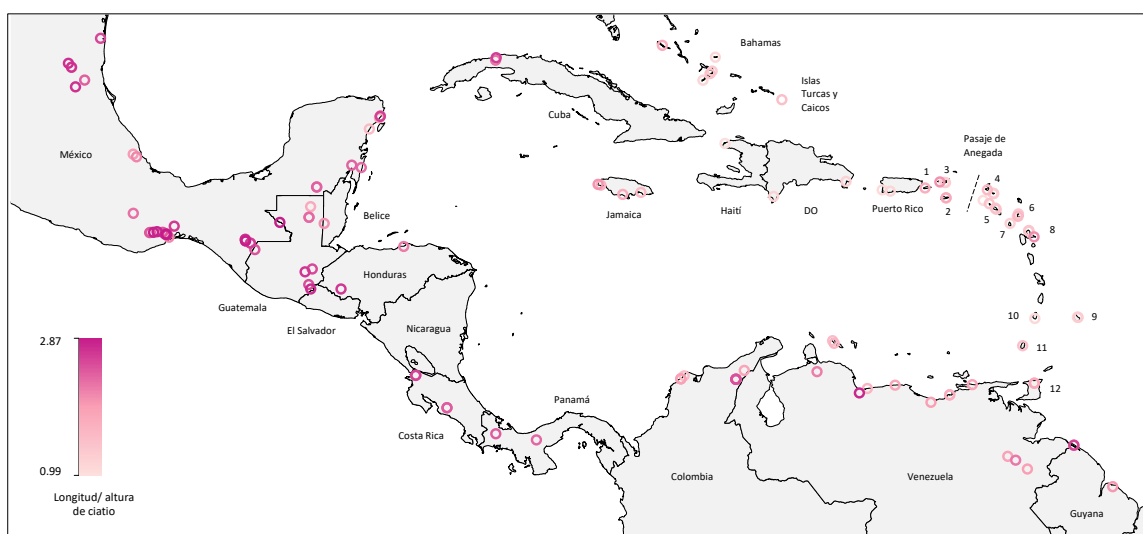


**Figura 17.** Distribución geográfica de la variación en la altura (mm) de los ciatios de *E. tithymaloides* a lo largo de la región del Caribe. DO: República Dominicana.

1: Vieques. 2: Islas Vírgenes de los Estados Unidos de América. 3: Islas Vírgenes Británicas. 5: San Cristóbal y Nieves. 4: Anguilla. 6: Antigua y Barbuda. 7: Montserrat. 8: Guadalupe. 9: Barbados. 10: San Vicente. 11: Granada. 12: Trinidad.

El caso de la proporción longitud: altura es similar al de la longitud del involucro. Esto tiene sentido si se considera que la proporción longitud: altura que describe la forma de los ciatios, y no las dimensiones como las otras dos variables, es directamente proporcional a la longitud e inversamente proporcional a la altura; es decir, los incrementos en la longitud se reflejan en incrementos en la proporción  $L/A$ , mientras que los incrementos en la altura se reflejan en disminuciones en el valor de  $L/A$ . Como con la longitud del involucro, al mapear los valores de  $L/A$  de los ciatios en la geografía es posible

visualizar que en las islas se concentran valores menores mientras que en las regiones continentales se concentran valores mayores. La diferencia con el patrón geográfico de la variación en la longitud de los ciatios es que, en este caso, la segregación espacial es más clara: las islas (a excepción de Cuba) están más uniformemente cubiertas de localidades con valores de L/A menores (colores claros) (Figura 18; acercamiento a las islas adyacentes al Pasaje de Anegada en Anexo IX). El incremento en las diferencias entre las localidades continentales e insulares usando este valor podría estar relacionado con que los incrementos en la longitud de los ciatios parecen estar inversamente relacionados con los incrementos en la altura; un valor de longitud de ciatio grande incrementa si además tiene poca altura. Lo cierto es que, a pesar de ser claro el patrón, hay algunas excepciones. Mientras en México y Centroamérica las localidades tienen consistentemente ciatios con valores mayores de L/A (colores intensos), en el norte de Sudamérica varias localidades tienen valores de L/A equiparables a las de las localidades insulares (Figura 18). Esto puede deberse a que, en algunas de estas localidades, los ciatios tienen longitudes menores a las de México/Guatemala y ciatios considerablemente más altos.



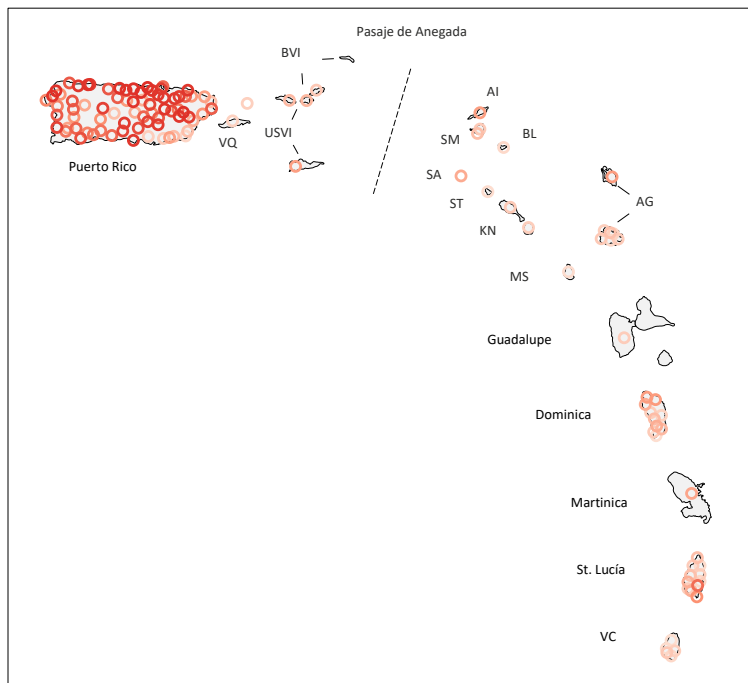
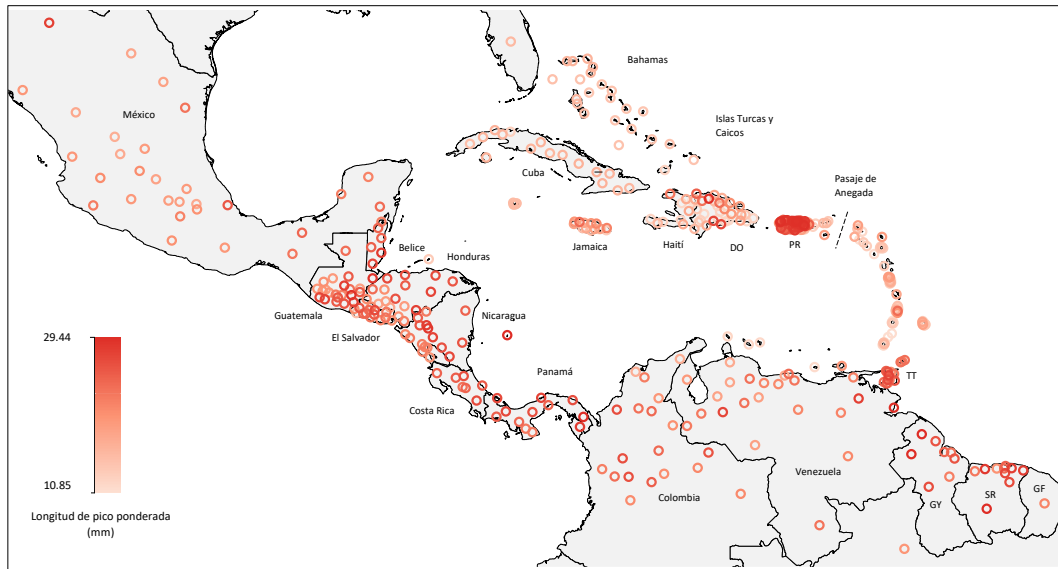
**Figura 18.** Distribución geográfica de la variación en la proporción L: A de los ciatios de *E. tithymaloides* a lo largo de la región del Caribe. 1: Vieques. 2: Islas Vírgenes de los Estados Unidos de América. 3: Islas Vírgenes Británicas. 5: San Cristóbal y Nieves. 4: Anguilla. 6: Antigua y Barbuda. 7: Montserrat. 8: Guadalupe. 9: Barbados. 10: San Vicente. 11: Granada. 12: Trinidad.



## 2. Distribución geográfica de la longitud del pico ponderada por frecuencia de ocurrencia de los colibríes de la región del Caribe

El mapeo de los datos de longitud de pico ponderada por frecuencia de ocurrencia muestra algunos patrones generales de la manera en la que se distribuye la diversidad de tamaños de pico de colibríes en la región del Caribe (Gran Caribe). Para empezar, las regiones continentales, particularmente Centroamérica y el norte de Sudamérica, concentran consistentemente valores mayores de longitud de pico ponderada por frecuencia de ocurrencia (colores oscuros) frente a las regiones insulares, donde en general predominan valores menores (colores claros) (Figura 19, Arriba). Al tratarse de longitud de pico ponderada por frecuencia de ocurrencia y no de longitud en sí misma, este patrón no sólo podría deberse a que las especies de colibríes de las regiones continentales tienen picos más largos, también podría reflejar que, en ciertas regiones continentales, donde coexisten colibríes de picos cortos y largos, los de picos largos son más abundantes.

Existen algunas excepciones al patrón de segregación geográfica descrito anteriormente. Hay islas, como La Española (isla que comparten Haití y República Dominicana), Puerto Rico y Trinidad y Tobago, en las que los valores de longitud de pico ponderada son tan altos como en territorios continentales (Figura 19). El resto de las islas tienen valores de longitud de pico ponderada bajos, lo que sugiere que en las islas del Caribe los colibríes de picos cortos son más abundantes.



**Figura 19.** Distribución geográfica de la longitud de pico ponderada por frecuencia de ocurrencia de los colibríes de la región del Caribe, valor que integra las longitudes de pico ponderadas por frecuencia de ocurrencia de las especies de colibríes del área. Arriba: todas las áreas para las que se tienen datos de longitud de pico ponderada. Abajo: acercamiento a las islas adyacentes al Pasaje de Anegada. DO: República Dominicana. PR: Puerto Rico. TT: Trinidad y Tobago. GY: Guyana. SR: Surinam. GF: Guyana Francesa. VQ: Vieques (Puerto Rico). BVI: Islas Vírgenes Británicas. USVI: Islas Vírgenes de los Estados Unidos de América. SA: Saba. SM: San Martín. AI: Anguila. BL: San Bartolomé. ST: San Eustaquio. KN: San Cristóbal y Nieves. MS: Montserrat. AG: Antigua y Barbuda. VC: San Vicente y las Granadinas.

### 3. Modelos lineales: dimensiones de ciatios vs. longitud de pico ponderada

#### A. Longitud de ciatio vs. longitud de pico ponderada

El ajuste de los datos de longitud de pico ponderada y longitud de ciatio, a un modelo lineal, fue significativo ( $p=0.001^{**}$ ; Tabla 4). El coeficiente de regresión estimado para este modelo, es decir, la pendiente de la recta que indica la razón de cambio de la longitud de los ciatios con respecto a la longitud de pico ponderada es positivo y tiene un valor de 0.434; de acuerdo con el modelo, la longitud de los ciatios incrementa 0.434 con cada unidad que incrementa la longitud de pico ponderada (Tabla 4; Figura 20A). A esta relación significativa le corresponde además un valor de  $R^2$  ajustada de 0.287 (Tabla 4), es decir, cerca del 30% de la variación en la longitud de los ciatios está explicada por este modelo de regresión lineal en el que la longitud de pico ponderada es la variable explicativa. Extrapolando estos resultados al sistema que acomete a este trabajo, esto es consistente con que cerca del 30% de la variación de la longitud de los ciatios está explicada por la longitud de pico ponderada del área en la que se encuentran.

En la gráfica de este modelo (Figura 20A) alcanza a identificarse un patrón de segregación entre las islas y las regiones continentales. Los puntos de las regiones continentales se concentran en la esquina superior derecha de la gráfica, donde los valores tanto de longitud de ciatio como de longitud de pico ponderada son mayores; por su parte, los puntos de territorios insulares, aunque más dispersos, ocupan en general la esquina inferior izquierda, que corresponde a valores menores de ambas variables.

#### B. Altura de ciatio vs. longitud de pico ponderada

Para este par de variables, el ajuste de los datos a un modelo lineal no fue significativo ( $p=0.288$ ; Tabla 4). Esto quiere decir que no hay sustento estadístico para afirmar que el coeficiente de regresión de este modelo es distinto de 0, y, por lo tanto, tampoco se puede afirmar que la relación entre ambas variables es lineal. Aunado al valor de  $p$ , hay otros elementos que apuntan a la no linealidad de la relación entre la altura de los ciatios y la longitud de pico ponderada. El coeficiente de regresión calculado para este modelo es muy cercano a 0 ( $m=-0.087$ ) y la gráfica de ambas variables (Figura 20B) muestra mayor dispersión de los datos que las gráficas de las otras variables, en las que sí se puede vislumbrar un patrón lineal.

Con respecto al tipo de área, los puntos de la gráfica de longitud de pico ponderada vs. altura de los ciatios presentan una incipiente segregación entre las regiones continentales y las insulares (Figura 20B). Las regiones continentales se encuentran a la derecha, mientras que en general, las regiones insulares ocupan la zona izquierda. Esta segregación con respecto al eje de las abscisas se debe a la longitud de pico ponderada y no a la altura de los ciatios, que muestra mayor variación y poca estructura geográfica.

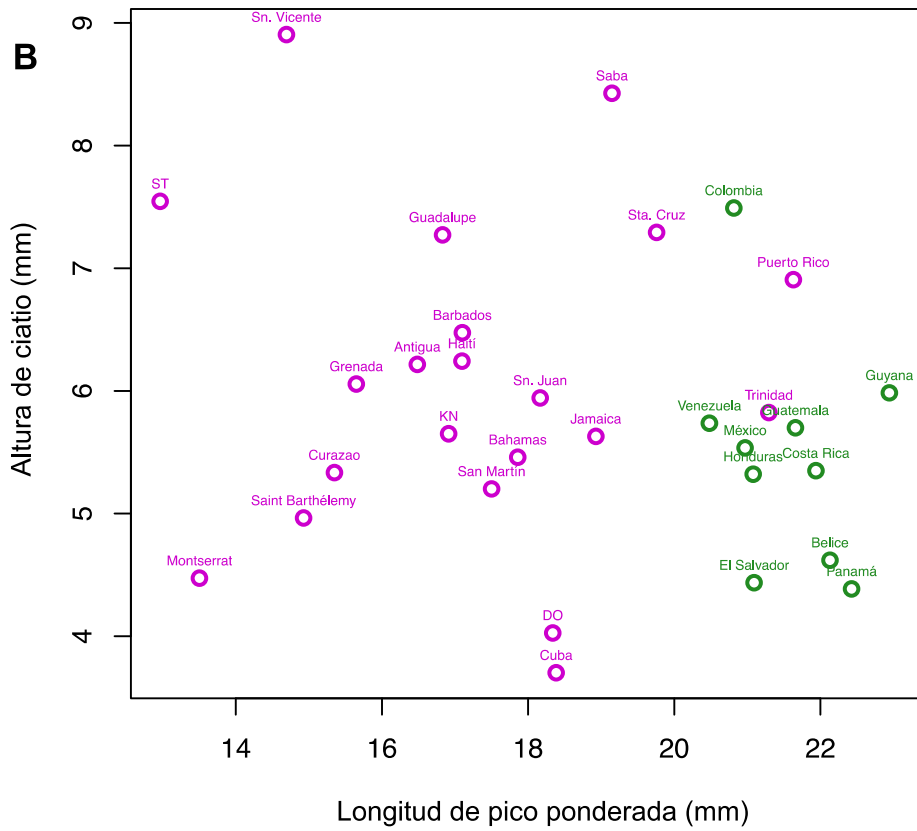
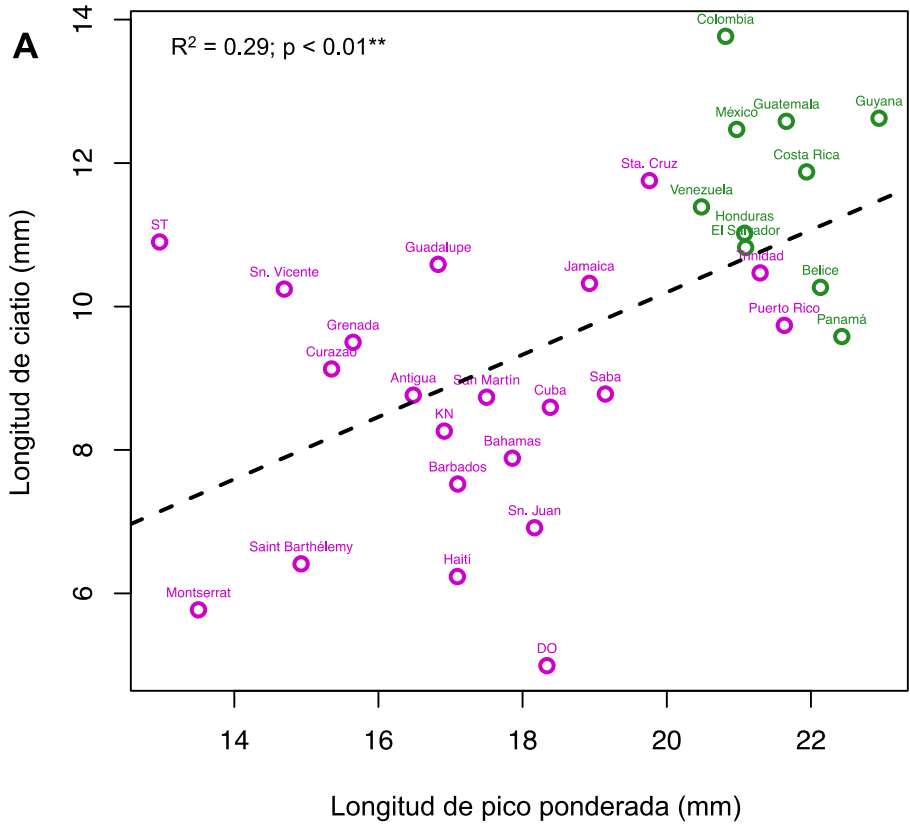
### C. Forma del ciatio (proporción longitud: altura) vs. longitud de pico ponderada

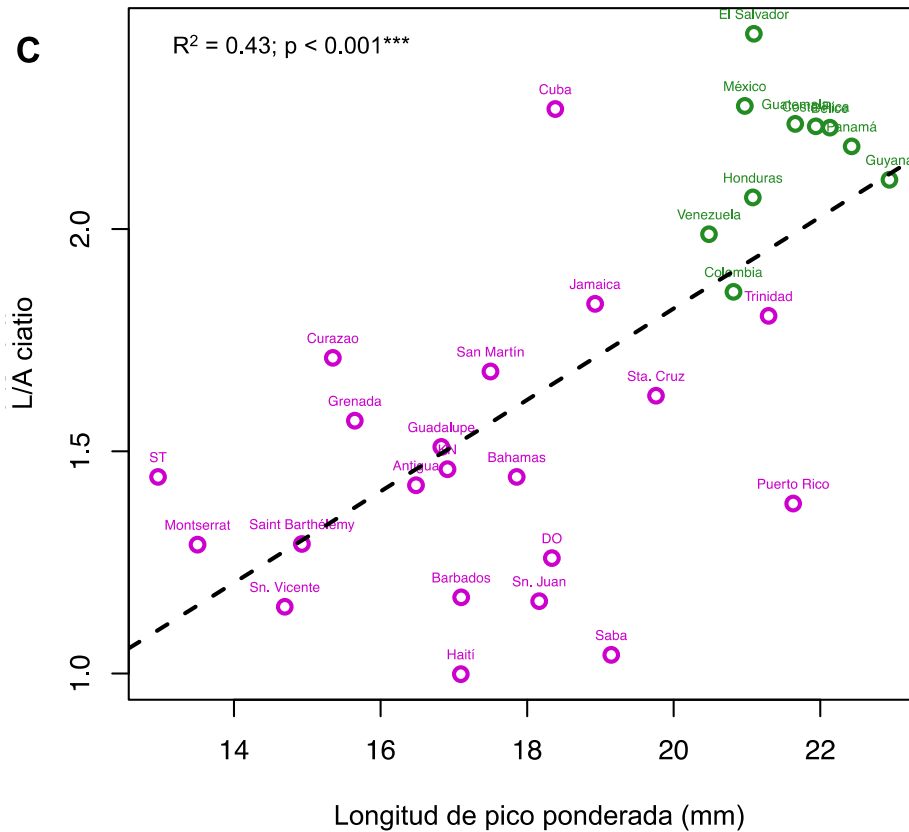
El modelo lineal ajustado a los datos de forma del ciatio (L/A) y longitud de pico ponderada, resultó significativo y con un intervalo de confianza mayor que cualquiera de los otros modelos lineales ( $p=0.00003^{***}$ ; Tabla 4). Al tener un coeficiente de regresión de 0.103, este modelo sugiere que la razón de cambio entre la forma de los ciatios (dada por la proporción L/A) y la longitud de pico ponderada es positiva; y que a un incremento de una unidad en la longitud de pico ponderada le corresponde un incremento de 0.103 en la proporción L/A de los ciatios (Tabla 4; Figura 20C). Dicho en otras palabras, esto significa que *E. tithymaloides* presenta ciatios relativamente más largos o de una forma más alargada (mayor L/A) conforme incrementa la longitud del pico ponderada de las comunidades de colibríes locales. Este modelo además tiene un gran poder explicativo sobre la variación en la forma de los ciatios ( $R^2$  ajustada=0.433) y sugiere que cerca del 43% de la variación en la forma de los ciatios está explicada por la longitud de pico ponderada. Además, el poder explicativo de este modelo es superior al del modelo en el que la variable de respuesta es la longitud de los ciatios, lo que sugiere que la longitud de pico ponderada es un mejor predictor de la forma de los ciatios que de su longitud.

En la gráfica de este modelo (Figura 20C) resalta con más claridad que en las otras gráficas la segregación de las áreas continentales y las insulares. Las regiones insulares presentan valores menores tanto de longitud de pico ponderada como de forma de los ciatios (proporción L: A), mientras que en regiones continentales ambas métricas tienen mayor magnitud.

**Tabla 4.** Resultados de los modelos de regresión lineal con los que se analizó la asociación entre la longitud del pico ponderada (L pico) y la longitud (L ciatio), altura (A ciatio) y proporción longitud: altura de los ciatios (L/A ciatio). *b*: ordenada al origen del modelo estimado. *m*: coeficiente de la regresión, pendiente de la recta del modelo estimado. GL: grados de libertad.

Modelo	<i>b</i>	<i>m</i>	R <sup>2</sup> múltiple	R <sup>2</sup> ajustada	F	GL regresión	GL residuales	p
L pico vs. L ciatio	1.507	0.434	0.311	0.287	13.09	1	29	0.001* *
L pico vs. A ciatio	7.491	-0.087	0.039	0.006	1.17	1	29	0.288
L pico vs. L/A ciatio	-0.235	0.103	0.452	0.433	23.9	1	29	0.0000 3***





**Figura 20.** Gráficas mostrando la asociación entre la longitud del pico ponderada (mm) y A) la longitud de los ciatios (mm), B) la altura de los ciatios (mm) y C), la forma de los ciatios dada por la proporción L: A. A) La longitud del pico ponderada explica el 29% de la variación en la longitud de los ciatios. B) La asociación entre la altura de los ciatios y la longitud de pico ponderada no fue significativa. C) La longitud del pico ponderada explica el 43% de la variación en la forma de los ciatios (L/A). En las tres gráficas, cada punto representa el valor la variable de los ciatios que corresponde a la longitud del pico ponderada en la misma área. Valores de áreas continentales en verde y de islas en magenta.

## Discusión

En este trabajo se identificó una asociación significativa entre la longitud de los picos de los colibríes y la morfología de los ciatios de *E. tithymaloides* a lo largo de su área de distribución en la región del Caribe. Estos resultados son evidencia consistente con que los colibríes fungen como agentes que ejercen una presión de selección sobre la morfología floral de *E. tithymaloides* y contribuyen a la explicación del patrón de convergencia en la morfología floral de sus linajes filogenéticamente más distantes (Cacho et al., 2019). De acuerdo con lo aquí presentado, los colibríes, mediante menores longitudes de pico (ponderadas) en ambientes insulares, han ejercido presiones de selección convergentes sobre ambos linajes de manera independiente, dando como resultado que linajes distintos coincidan en su morfología floral.

En este sentido, este trabajo es uno de los escasos estudios sobre de la incidencia de los polinizadores en la morfología floral en la escala filogenética más somera: la frontera entre población y especie (p. ej., Martén-Rodríguez et al., 2011). Al obtener resultados consistentes con que los colibríes ejercen presiones selección sobre la morfología floral a este nivel, el presente trabajo contribuye a sustentar estudios en los que se reportan asociaciones entre la morfología floral y los polinizadores a escalas filogenéticas más profundas y explicar así patrones macroevolutivos (p. ej., Dellinger et al., 2019; Lagomarsino et al., 2017; Smith & Kriebel, 2018; Temeles & Kress, 2003, entre otros). Además, abre camino para ahondar en el conocimiento sobre los mecanismos ulteriores que subyacen dichos patrones, por ejemplo: los síndromes de polinización, uno de los mejores ejemplos de convergencia evolutiva.

En un sentido más amplio, este estudio se suma a los trabajos en los que se ha identificado una asociación entre la morfología de los picos de los colibríes y la morfología de las flores que polinizan (en el caso de *E. tithymaloides* pseudantos, inflorescencias que parecen y funcionan como flores). En sistemas polinizados por colibríes, la correspondencia morfológica de caracteres del pico y las flores que polinizan se ha reportado ampliamente e identificado a distintos niveles: desde comunidades pequeñas (Kodric-Brown et al., 1984; Temeles & Kress, 2003), hasta regiones geográficas amplias (incluyendo el Caribe) y estudios amplios de alcance continental (Dalsgaard et al., 2021). En las islas del Caribe en específico, se ha reportado también la tendencia de los colibríes a visitar flores de dimensiones correspondientes con las de sus picos. En la comunidad de colibríes de Puerto Rico, dos especies de colibríes del género *Anthracothorax*, grandes y de picos largos, a pesar de no compartir áreas de forrajeo, coinciden en las especies de plantas que visitan, pues ambas especies prefieren flores de corolas largas; por su parte, *Chlorostilbon maugaeus*, otra especie de la isla, que, a diferencia de las otras dos, se caracteriza por sus pequeñas



dimensiones (tanto corporales como de pico), tiende a visitar plantas con flores de tubos más cortos (Kodric-Brown et al., 1984). Dentro de esta comunidad llegan a darse visitas entre pares cuyas morfologías no coinciden, sin embargo, las visitas con correspondencia morfológica son las que resultan en una transferencia de polen efectiva (las visitas de colibríes de picos cortos a flores largas suelen ser a través de perforaciones, haciéndolos en vez de polinizadores, robadores de néctar; Kodric-Brown et al., 1984); una observación que se suma a las ventajas de la polinización entre pares con correspondencia morfológica (p. ej., la eficiencia de manejo; Maglianesi et al. 2014).

Al tratarse de una inflorescencia pseudantial y no de una flor como tal en el sentido anatómico y ontogenético, la forma del ciatio de *E. tithymaloides* puede estar sujeta a constricciones y limitaciones del desarrollo distintas a las que experimentan las flores individuales, lo que podría explicar las diferencias entre los resultados de este estudio y los de otros similares. En este trabajo, la longitud de pico resultó tener poco poder explicativo ( $R^2$  ajustada=0.287; Tabla 4, Figura 20A) sobre la variación de la longitud del involucro (el análogo inmediato a la longitud de corola), sin embargo, su poder explicativo aumentó al tratarse de la proporción longitud: altura de los ciatios ( $R^2$  ajustada=0.433; Tabla 4, Figura 20C). Estos resultados contrastan con los de otros trabajos en los que la longitud del pico tiene gran poder explicativo sobre la variación de la longitud de la corola (Dalsgaard et al., 2021). Un mayor poder explicativo de la longitud del pico para la proporción longitud: altura que para la longitud de los ciatios (como se esperaría a partir de lo reportado en sistemas de flores con corolas), hace evidente la necesidad de considerar la complejidad morfológico-anatómica de los ciatios (Dressler, 1957; Prenner & Rudall, 2007) para estudiar su variación.

Los ciatios son estructuras complejas que incluyen flores reducidas a estambres, una flor reducida a gineceo y un involucro rojizo que las cubre y que forma una cámara con glándulas de néctar (Figura 2). Al contener tantos elementos, los ciatios tienden a estar densamente empaquetados, por lo que mantener erguida la estructura podría imponer limitaciones físicas en las posibilidades de cambio morfológico. Particularmente, podría limitarse la reducción en la altura (como base que sostiene la estructura) y el incremento en la longitud (que podría evitar que el peso se distribuya de tal manera que el ciatio tenga una posición horizontal y erguida), lo que sería consistente con lo que se sabe de la evolución de la forma floral de *E. tithymaloides*. A pesar de que los ciatios son relativamente más cortos en ambos linajes de las Antillas, en ninguno de los dos linajes de *E. tithymaloides* se llegó a esta forma mediante reducciones específicas en la altura del involucro: en las Antillas Mayores fue a partir de una reducción del tamaño y especialmente de su longitud, y en las Antillas Menores contribuyó, además, el incremento en la altura del involucro (Cacho et al., 2019). En este sentido, como han sugerido otros que han identificado la importancia de la historia evolutiva en la evolución de la morfología floral frente a la

selección por polinizadores (Dellinger, 2020; Dellinger et al., 2019; Fenster et al., 2004; Stebbins, 1970), el caso de *E. tithymaloides* podría ser uno en el que es indispensable considerar las constricciones históricas y de desarrollo sobre la morfología floral para entender cómo actúa la selección ejercida por sus principales polinizadores.

Parte importante (~43%) de la variación en la forma de los ciatios (dada por la proporción longitud: altura) está explicada por la variación en la longitud de pico ponderada por frecuencia de ocurrencia, lo que es consistente con la hipótesis de que los colibríes pueden estar ejerciendo una fuerte presión de selección sobre la morfología de los ciatios en los dos linajes de *E. tithymaloides* que colonizaron las Antillas. Identificar esta asociación significativa entre la forma de los ciatios y la longitud del pico a un nivel evolutivo tan somero, sugiere que los efectos de la selección son apreciables a pesar de haber actuado por relativamente poco tiempo y, por lo tanto, es consistente con la idea de que la morfología del pico de los colibríes ejerce una fuerte presión de selección sobre la morfología de los ciatios de *E. tithymaloides* en el Caribe. Otros factores, como una mayor dependencia de la autopolinización o una mayor contribución de otros visitantes florales a la reproducción en ambientes insulares frente a continentales, podrían aún estar operando sobre la morfología de los ciatios en los incipientes linajes de *E. tithymaloides*, y contribuyendo a explicar el resto de la variación en estas estructuras no explicada por los modelos implementados en este estudio.

No todos los cambios en la morfología floral son necesariamente producto de presiones de selección ejercidas por polinizadores. La evolución de la forma de las flores también puede responder a cambios en estrategias reproductivas, por ejemplo: pasar de depender principalmente de la xenogamia, a un sistema en el que la autogamia adquiera más importancia (Cutter, 2019). Como con los síndromes de polinización biótica, los efectos de la autopolinización en la morfología floral no se pueden reducir a un conjunto de características que siempre se cumplen; no obstante, existen características que se repiten (englobadas en el término síndrome de autopolinización) y se pueden identificar generalidades como la reducción en el tamaño de las flores o de la corola (Cutter, 2019; Sicard & Lenhard, 2011; Stebbins, 1970). Uno de los efectos de una mayor incidencia de la autopolinización efectiva es la reducción del perianto (cáliz y corola), un patrón similar al acortamiento relativo reportado en los ciatios de las poblaciones del Caribe de *E. tithymaloides*. La reducción del tamaño floral puede ser producto de una menor asignación de recursos energéticos a los verticilos de atracción, lo que conlleva un ahorro de energía que podría ser ventajoso en un escenario en el que la polinización cruzada pierda importancia (Cutter, 2019). Un ejemplo en el que la reducción en el tamaño floral parece estar asociada a la estrategia reproductiva son las dos variedades de *Impatiens hypophylla* (Balsaminaceae). *Impatiens hypophylla* var. *hypophylla* se caracteriza por tener flores más grandes preferidas por los polinizadores y por depender principalmente de la polinización

cruzada, mientras que *I. hypophylla* var. *microhypophylla*, de flores más pequeñas, es predominantemente autógena (Sato & Yahara, 1999). Esto sugiere que la transición de un sistema reproductivo predominantemente xenógamo a uno principalmente autógeno en *I. hypophylla* var. *microhypophylla*, se vio acompañada de una reducción del tamaño de las flores.

En los pseudantos de *E. tithymaloides* las brácteas que forman el involucro rojizo cumplen la función de atracción del perianto, por lo que es en este elemento en el que se esperaría ver una reducción en tamaño de haber una menor dependencia de la polinización cruzada. Además, recurrir a la autogamia es una estrategia común en poblaciones que colonizan nuevos hábitats pues incrementa la probabilidad de naturalizarse en un área nueva aun cuando se parte de poblaciones con pocos individuos o los polinizadores escasean (Razanajatovo et al., 2016; Stebbins, 1970). Este fenómeno se ha reportado en grupos que, como *E. tithymaloides*, han colonizado ambientes insulares recientemente, entre ellos *Nicotiana glauca* (Solanaceae) (Schueller, 2004). Observaciones en campo e invernadero no aportan evidencia de que *E. tithymaloides* sea autocompatible (Dressler, 1957; Cacho, observaciones personales). Además, estudios de la inversión en polen, sugieren que en general, las poblaciones insulares de *E. tithymaloides* mantienen una estrategia xenógama: en las poblaciones del Caribe y sus alrededores continentales, las proporciones de polen:óvulo coinciden con los valores más bajos reportados en plantas xenógamas facultativas (Cacho & José-Zacatula, 2020). Sin embargo, se ha identificado una reducción en la cantidad de polen por óvulo en poblaciones del frente de las Antillas Mayores cercanas a las Islas Vírgenes (Cacho & José-Zacatula, 2020), un área general donde se encuentran los dos frentes geográficos. Esto es consistente con un incremento en la importancia de la autogamia en las poblaciones de las Antillas Mayores aledañas a las Islas Vírgenes. En este mismo linaje (el de las Antillas Mayores), el acortamiento de los ciatios parece haberse dado, como se ha observado sucede en especies cercanas a *E. tithymaloides* (Sahagún-Godínez & Lomelí-Sención, 1997), por medio de una reducción considerable en el tamaño y en particular en la longitud del involucro (Cacho et al., 2019), lo que es consistente con una reducción de los recursos destinados a la atracción de polinizadores y también apunta a que estas poblaciones podrían depender menos de la polinización cruzada. Esto sugiere que en las Antillas Mayores la autogamia podría aportar hasta cierto punto a la reproducción, hipótesis que es necesario evaluar con estudios en campo.

Adicionalmente, la colonización de nuevas áreas geográficas, particularmente islas, puede estar acompañada de un cambio en la identidad y cantidad de polinizadores disponibles. En este sentido, existe la posibilidad de que, aunque no cambie el grupo de polinizadores principales, sí incremente la importancia de otros. Uno de los contextos que propician el cambio de polinizadores o estrategias de polinización generalistas, es el desplazamiento a un hábitat distinto, donde los vectores originales son escasos y otros

abundantes (Martén-Rodríguez et al., 2015; Stebbins, 1970). Esta diferenciación entre las faunas insulares y continentales que puede deberse a factores climáticos (como en el caso de la disminución de las visitas de murciélagos a *Pilosocereus royenii*, un cactus columnar, en Puerto Rico producto de la inestabilidad ambiental a causa de los huracanes periódicos en la isla; Rivera-Marchand & Ackerman, 2006), o bien, a factores bióticos, como la interacción con especies distintas que interfieran como competidores o depredadores, con las asociaciones mutualistas establecidas en otras áreas (Traveset & Richardson, 2006). De cualquier manera, establecerse en nuevas áreas con una composición de fauna distinta a su lugar de origen, tiene efectos importantes en las plantas. Por un lado, puede resultar en un cambio de polinizadores como se ha reportado en la orquídea *Angraecum striatum* (Orchidaceae) que a pesar de pertenecer a un grupo en el que predomina la polinización por polillas, cambió a polinización por aves al colonizar las islas Mascareñas, aledañas a Madagascar (Micheneau et al., 2006). Por otro lado, como se ha reportado en gesneriáceas polinizadas por colibríes en regiones continentales, la transición a ambientes insulares puede verse acompañada de una disminución en la frecuencia de visitas del polinizador principal, lo que podría favorecer estrategias generalistas (Martén-Rodríguez et al., 2015). Así pues, al estar sujetas a cambios en la identidad de sus polinizadores al colonizar nuevas áreas, las poblaciones de plantas experimentan distintas presiones de selección sobre su morfología floral en distintos territorios y eventualmente, divergen. Esto se observó en *Hosta longipes* (Asparagaceae) en las islas Izu de Japón, donde existen distintas variedades de esta especie (Yamada & Maki, 2012).

Las diferencias en la morfología floral entre las poblaciones insulares y las poblaciones continentales de *E. tithymaloides*, además de reflejar cambios en los caracteres de los colibríes que las polinizan, podría ser producto una composición de las comunidades de polinizadores distinta entre islas y continente, y el consecuente incremento de la importancia de otros polinizadores. En una especie cercanamente relacionada con *E. tithymaloides*, la morfología marcadamente menos elongada de los ciatios se ha atribuido a un incremento en la importancia de los insectos como polinizadores. El clado *Pedilanthus* de *Euphorbia*, caracterizado por la presencia de ciatios zigomórficos y brácteas formando un involucre rojizo, comprende alrededor de 16 especies que en su mayoría son visitadas por colibríes (Dressler, 1957). *Euphorbia diazlanana* y *E. tehuacana* son las dos especies del clado en las que se ha reportado polinización por insectos y ambas presentan una morfología floral menos zigomórfica y elongada que el resto (Norbom et al., 2014; Sahagún-Godínez & Lomelí-Senci3n, 1997). Buscando explicar este fenómeno se ha sugerido que, en *E. diazlanana*, la reducci3n en la elongaci3n de los ciatios corresponde con una disminuci3n de la importancia de los colibríes y un incremento en la importancia de los insectos (Hymenoptera) como polinizadores, cambio morfol3gico que finalmente result3 en una exclusi3n de los colibríes como polinizadores (Sahagún-Godínez & Lomelí-Senci3n,

1997). Aunque los análisis de visitación floral de *E. tithymaloides* apoyan que los colibríes son los visitantes mayoritarios a lo largo de su distribución, en las poblaciones insulares, un incremento en la importancia de otros grupos de polinizadores puede haber contribuido a la selección hacia ciatios más cortos. En las islas del Caribe hay una disminución del porcentaje de visitas realizadas por colibríes, que pasan de representar 97% en el continente, a 90% en las Antillas Menores y disminuyen hasta ser sólo el 60% en las Antillas Mayores (Piña de la Rosa, 2022). Por su parte, otros grupos de visitantes florales adquieren mayor importancia, particularmente el ave *Coereba flaveola*, pero también *Todus todus* y *Melopyrrha violacea*, y en segundo plano, distintos insectos (Piña de la Rosa, 2022). *Coereba flaveola* es un ave con una amplia distribución, que coexiste con *E. tithymaloides* en el Caribe (con excepción de Cuba), el norte de Sudamérica, Centroamérica y parte del Sureste de México (Hilty & Christie, 2020). Además, coincide con *E. tithymaloides* en su preferencia por ambientes secos o bordes de bosques. Esta abundante especie caribeña también se ha reportado como visitante floral en plantas del género *Heliconia*, donde funge como robadora de néctar y polinizadora, transfiriendo granos de polen en la cabeza y el pecho (Martín-Rodríguez et al., 2011). Caracterizada por su pico corto, esta especie, junto con los insectos que visitan los ciatios de *E. tithymaloides* en ambientes insulares, podría influir en el ambiente selectivo, siendo también responsable de la reducción en el tamaño de los ciatios. Sin embargo, son necesarios estudios que pongan a prueba dicha hipótesis.

Algunas de las limitaciones de este estudio incluyen la falta tanto de un muestreo geográfico más completo particularmente con respecto a las poblaciones insulares de *E. tithymaloides* en el Caribe, como de un muestreo más completo de sus poblaciones para representar con un mayor margen de confianza la variación intrapoblacional de la morfología de los ciatios. Al ser un estudio con la intención de evaluar una hipótesis sobre un patrón morfológico en un contexto geográfico amplio, un muestreo completo del área geográfica, tanto de los atributos de pico de los colibríes como de la morfología de los ciatios de *E. tithymaloides*, es parte fundamental. Una de las contribuciones de este trabajo fue incrementar el conocimiento de la diversidad morfológica de los ciatios de *E. tithymaloides*, gracias a lo cual, se incrementó el acervo de islas o países con datos de ciatios de 15, a 31. Dentro estas 31 áreas se incluyen territorios de las tres regiones/linajes geográficos principales en este sistema (continente, Antillas Mayores y Antillas Menores), sin embargo, un mayor y más minucioso muestreo geográfico podría reforzar o brindar nuevas perspectivas sobre la asociación de la morfología floral de *E. tithymaloides* con los colibríes que habitan las mismas regiones. Se cuenta con datos de longitud de pico ponderada para 14 países o islas más de las que se usaron en el análisis. En su mayoría, los 14 territorios para los que no se cuenta con datos de dimensiones y forma de ciatios son islas del Caribe, tanto de las Antillas Menores (Anguilla, Barbuda, Dominica, Martinica y Santa Lucía) como de las Antillas Mayores (Islas Vírgenes Británicas, Islas Caimán e Islas Turcas y Caicos), pero

también hay huecos en el muestreo de zonas continentales como Centroamérica (Nicaragua), Florida y el norte de Sudamérica (Guyana Francesa y Surinam, y Aruba y Bonaire, islas cercanas al continente). Además de incrementar las áreas muestreadas, un incremento en el número de individuos medidos por localidad (las localidades con las que se contribuyó en este trabajo estuvieron, en su mayoría, representadas por 1 individuo; Tabla 1) enriquecería el conocimiento de la variación inter-poblacional de los ciatios de *E. tithymaloides*, y evitaría sesgos en los datos debidos a casos excepcionales.

Por otro lado, los datos de dimensiones de ciatios que se usaron en los análisis de este trabajo provienen tanto de imágenes de individuos silvestres en campo, como de ejemplares de herbario, por lo que en los datos podría estar incluida variación debida al tipo de datos y no a las diferencias entre poblaciones. En otros grupos de plantas se ha reportado que los ejemplares de herbario tienen dimensiones significativamente distintas a las de las plantas vivas. Analizando las diferencias entre ejemplares herborizados y material fresco de *Cerastium scarani* (Caryophyllaceae), se identificó que los verticilos de atracción (sépalos y pétalos) de ejemplares herborizados son significativamente menos largos que los de las plantas vivas (Parnell et al., 2013). Si bien no se ha analizado el efecto de la herborización específicamente en las dimensiones de los ciatios de *E. tithymaloides*, es posible que, debido a la pérdida de turgencia, este proceso altere sus dimensiones. Las variables con mayor potencial de verse afectadas son la longitud y altura de los ciatios, sin embargo, la proporción longitud: altura, al no ser sensible a los cambios absolutos en las dimensiones, no debería cambiar significativamente entre ejemplares de herbario y material fresco. En este sentido, la relación entre la longitud del pico y la forma (proporción longitud: altura) de los ciatios que aquí se reporta ( $R^2$  ajustada=0.433; Tabla 4, Figura 20C), no debería verse afectada por el tipo de ejemplares medidos.

Con respecto a la longitud del pico de los colibríes, al usar datos en los que no se considera la variación intraespecífica (relacionada con el dimorfismo sexual o con la diferenciación entre poblaciones), tanto en los análisis con modelos lineales (Figura 20), como en el mapa que documenta la variación de la longitud del pico de los colibríes del Caribe (Figura 19), se ignora una fuente importante de variación en los colibríes y la manera en la que se relaciona con la variación morfológica de *E. tithymaloides*. Al decidir promediar los datos de longitud de pico por especie, se perdió información sobre las diferencias en la longitud del pico entre sexos y entre poblaciones de áreas geográficas distintas. Si bien las observaciones en campo no sugieren que exista una visita diferencial entre sexos de colibríes a las poblaciones de *E. tithymaloides*, no existe un análisis formal de visitantes florales de *E. tithymaloides* con el grado de detalle y la amplitud geográfico-temporal necesaria para reconocer patrones de segregación sexual en una escala geográfica como la evaluada en este trabajo. La falta de inclusión de la variación geográfica en las dimensiones de los picos de los colibríes se podría haber remediado midiendo colibríes de las localidades

de interés y no asignando a cada especie un valor único sin importar la población de la que se trate. Restricciones de movilidad y acceso relacionadas a la pandemia de COVID-19 impidieron revisar extensamente ejemplares de colecciones ornitológicas para este trabajo; originalmente se planeaba visitas a colecciones con gran alcance geográfico, como la del AMNH de Nueva York o la del Smithsonian National Museum of Natural History en Washington D.C. Estas limitaciones son particularmente importantes si se considera que existen ejemplos documentados en los que ambos tipos de variación intraespecífica son importantes en la interacción que los colibríes establecen con las plantas que polinizan. En el Caribe, el dimorfismo sexual en la morfología del pico de *Eulampis jugularis* (en curvatura y longitud), resulta en una segregación por sexo de los recursos florales que incide en la evolución de la forma de las plantas *Heliconia* que polinizan diferencialmente (Temeles & Kress, 2003). Por su parte, en la costa mexicana del Pacífico, las poblaciones de *Phaethornis mexicanus* presentan variación geográfica en la longitud de sus picos, lo que parece relacionado con la interacción que establecen con plantas de dos especies del género *Heliconia* que, a su vez, varían geográficamente en la longitud de la corola (Ocampo-Sandoval et al., 2021).

Por su parte, la falta de un conocimiento detallado de los colibríes que visitan cada una las poblaciones de *E. tithymaloides* y de la frecuencia con la que lo hacen, imposibilitó un análisis más fino en el que en los modelos lineales se evaluara la relación entre la morfología de los colibríes y la de las poblaciones que visitan. La decisión de considerar todas las especies de colibríes del área y tomar en cuenta sus frecuencias de ocurrencia fue más bien una aproximación conservadora con respecto a un posible patrón de correspondencia morfológica entre los colibríes y *E. tithymaloides*. Existe evidencia de que los colibríes tienden a visitar flores con dimensiones correspondientes a la de sus picos (Dalsgaard et al., 2009; Kodric-Brown et al., 1984; Martén-Rodríguez et al., 2011; Temeles & Kress, 2003; entre otros) y de que en algunas islas del Caribe los colibríes se segregan altitudinalmente de manera que los colibríes de picos cortos quedan restringidos a las zonas bajas en las que se encuentra *E. tithymaloides* (Dalsgaard et al., 2009); sin embargo, en el cálculo de la longitud de pico ponderada de cada área en este trabajo se incluyeron todas las especies de colibríes, no sólo las de picos cortos. De esta manera, además de tomar en cuenta que la segregación altitudinal de los colibríes no es estricta y puede cambiar con la disponibilidad de recursos (como cuando llegan huracanes al Caribe; Wunderle, 2005), se evitó favorecer un posible patrón de acortamiento de los picos hacia las islas del Caribe. Es posible que de haber seleccionado sólo las especies de picos cortos o habitantes de zonas bajas, los análisis hubieran arrojado que una mayor proporción de la variación en la morfología de los ciatios está explicada por la longitud del pico, sin embargo, este resultado habría reflejado dicha decisión metodológica. Aún con un enfoque conservador, en este

trabajo se documenta que más del 40% de la variación en la forma de los ciatios la explica la variación longitud del pico.

En este trabajo se usó la longitud de pico ponderada como aproximación al régimen selectivo que experimentan las poblaciones de *E. tithymaloides* en distintas áreas; una aproximación que tiene la virtud de permitir considerar diferencias en las presiones selectivas sobre la morfología floral derivadas de cambios en la abundancia relativa de las distintas especies de colibríes en un área determinada. Sin embargo, la longitud de pico ponderada se basa en tres supuestos: (1) que la frecuencia de ocurrencia es un buen estimador de la abundancia, (2) que los colibríes que visitan más frecuentemente contribuyen más a la reproducción de *E. tithymaloides* y (3) que los colibríes que más visitan son las especies más abundantes en el área. El comportamiento territorial de los colibríes, su aparente selección de recursos florales cuyas dimensiones correspondan con las dimensiones de sus picos (Dalsgaard et al., 2021; Kodric-Brown et al., 1984), y su tendencia, reportada para algunas islas del Caribe, a segregarse de acuerdo con un gradiente altitudinal (Dalsgaard et al., 2009), sugieren que tomar en cuenta sólo la abundancia, deja de lado otros factores que definen el uso que los colibríes hacen de los recursos florales a su disposición.

Aún con sus limitaciones, este trabajo contribuye de manera importante al conocimiento de los colibríes y de la morfología floral de *E. tithymaloides* en la región del Caribe, así como a la explicación de un patrón de convergencia floral en un sistema en divergencia. La distribución geográfica de la variación en la longitud de pico ponderada por frecuencia de ocurrencia de los colibríes del Caribe (Figura 19), además de informar sobre la variación en la longitud de los picos de los colibríes de la región, revela tendencias a nivel comunidad que pueden extrapolarse a otras preguntas de investigación. Adicionalmente, se actualizó e incrementó la cobertura geográfica del conocimiento de la variación en la morfología floral de *E. tithymaloides*, lo que permitirá responder nuevas preguntas en este sistema con datos más completos. Finalmente, se identificaron asociaciones significativas entre la longitud de los picos de los colibríes y la morfología (longitud y proporción longitud: altura) de los ciatios de *E. tithymaloides* de la misma área, lo que constituye evidencia consistente con que los colibríes fungen como agentes selectivos sobre la morfología floral de *E. tithymaloides* en la región del Caribe. Al hacerlo, se contribuye al entendimiento de factores que pueden explicar un patrón de convergencia en la morfología floral en un sistema que se encuentra en divergencia y posiblemente especiación. Además, al tratarse de una escala filogenética tan somera, este trabajo es pionero e importante para sustentar otros estudios en los que se evalúe el papel de los polinizadores en la evolución de la morfología floral a escalas evolutivas mayores.



## Conclusiones

En este trabajo se identificó que parte importante (~43%) de la variación en la forma de los ciatios de *E. tithymaloides* en la cuenca Caribe (incluyendo áreas continentales e insulares), está explicada por la variación en la longitud de pico ponderada por frecuencia de ocurrencia de los colibríes que habitan la misma región.

Otros aportes de este trabajo incluyen: (1) la documentación de la distribución geográfica de la variación en la longitud del pico de los colibríes del Caribe y patrones a nivel comunidad (mediante la longitud de pico ponderada por frecuencia de ocurrencia), (2) la actualización e incremento de la cobertura geográfica del conocimiento sobre la diversidad de la morfología floral de *E. tithymaloides* y (3) el desarrollo y validación de un protocolo para medir dimensiones de picos de ejemplares de colecciones ornitológicas a partir de imágenes digitales con escala, método que además de eficientizar el trabajo en colecciones, disminuye el tiempo de manipulación de los ejemplares y contribuye a que las colecciones biológicas se mantengan en buen estado. Además, al ser necesaria la toma de imágenes, medir ejemplares siguiendo este protocolo permite que los recursos digitales de este trabajo se integren a repositorios digitales de las colecciones de las que se midieron especímenes de colección (CNAV-IB, AMNH).

Al usar la longitud de pico ponderada por frecuencia de ocurrencia como aproximación al régimen selectivo experimentado por las poblaciones de *E. tithymaloides* en cada área, este trabajo propone una forma de tomar en cuenta las diferencias en los regímenes selectivos impuestos por los polinizadores en distintas áreas, en casos en los que no se cuenta con información detallada de sus tendencias de visitación o variación geográfica en los caracteres.

Este trabajo aporta evidencia consistente con la hipótesis de que los colibríes están actuando como agentes selectivos sobre la morfología de *E. tithymaloides* tanto en sus poblaciones continentales como insulares. Enmarcados en la historia y geografía de *E. tithymaloides*, estos resultados son consistentes con la idea de que la variación geográfica en las presiones selectivas ejercidas por los colibríes contribuyó al patrón de convergencia observado en la morfología floral en este sistema en proceso de divergencia.

Finalmente, al reportar la incidencia de la morfología de los polinizadores en la evolución de la morfología floral en un nivel evolutivo tan somero como lo es la frontera entre población y especie, este trabajo ofrece un sustento que ayuda a explicar patrones macroevolutivos sobre la selección de los polinizadores en la morfología floral.

## Referencias

- Álvarez Sánchez, F. J., Anaya Lang, A. L., Arias Montes, S., Barradas Miranda, V. L., Brechú Franco, A., Burgeff, C., Casas Fernández, A., Cevallos Ferriz, S., Collazo Ortega, M., Cortés Palomec, Á., Cruz Durán, R., Cruz García, F., Cruz González Zamora, Y., Cruz Ortega, M. del R., Dávila Aranda, P., Diego Pérez, N., Domínguez Pérez-Tejada, C., Flores Rivas, J., Gamboa-deBuen, A., Zúñiga Sánchez, E. (2016). *Biología de angiospermas*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Anscombe, F. J. (1973). Graphs in Statistical Analysis. *The American Statistician*, 27(1), 17–21. <https://doi.org/10.2307/2682899>
- Arendt, W. J., Faaborg, J., Wallace, G. E., & Garrido, O. H. (2004). Biometrics of Birds Throughout the Greater Caribbean Basin. *Proceedings of the Western Foundation of Vertebrate Zoology*, 8(1), 1–33.
- Ashworth, L., Aguilar, R., Martén-Rodríguez, S., Lopezaraiza-Mikel, M., Avila-Sakar, G., Rosas-Guerrero, V., & Quesada, M. (2015). Pollination Syndromes: A Global Pattern of Convergent Evolution Driven by the Most Effective Pollinator. En P. Pontarotti (Ed.), *Evolutionary Biology: Biodiversification from Genotype to Phenotype* (pp. 203–224). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-19932-0\\_11](https://doi.org/10.1007/978-3-319-19932-0_11)
- Baldwin, S. P., Oberholser, H. C., & Worley, L. G. (1931). Measurements of birds. *Scientific Publications of the Cleveland Museum of Natural History*, 2(17), 1–165.
- Berry, P., & Steinmann, V. (2015). *Euphorbia tithymaloides* L. En R. Bernal, S. R. Gradstein, & M. Celis (Eds.), *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia. <https://doi.org/10.15472/7avdhn>
- Brown, J. H., & Bowers, M. A. (1985). Community organization in hummingbirds: relationships between morphology and ecology. *Auk*, 102(2), 251–269. <https://doi.org/10.2307/4086767>
- Cacho, N. I., & Baum, D. A. (2012). The Caribbean slipper spurge *Euphorbia tithymaloides*: The first example of a ring species in plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1742), 3377–3383. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0498>
- Cacho, N. I., Berry, P. E., Olson, M. E., Steinmann, V. W., & Baum, D. A. (2010). Are spurred cyathia a key innovation? Molecular systematics and trait evolution in the slipper spurges (Pedilanthus clade: *Euphorbia*, Euphorbiaceae). *American Journal of Botany*, 97(3), 493–510. <https://doi.org/10.3732/ajb.0900090>
- Cacho, N. I., & José-Zacatula, D. (2020). Geographic patterns in pollen production in the plant ring species *Euphorbia tithymaloides* in the Caribbean. *Systematic Botany*, 45(4), 845–853. <https://doi.org/10.1600/036364420X16033962925321>

- Cacho, N. I., Monteverde-Suárez, M. J., & McIntyre, P. J. (2019). Convergent evolution in floral morphology in a plant ring species, the Caribbean *Euphorbia tithymaloides*. *American Journal of Botany*, 106(7), 1032–1045. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1318>
- Cutter, A. D. (2019). Reproductive transitions in plants and animals: selfing syndrome, sexual selection, and speciation. *New Phytologist*, 224(3), 1080–1094. <https://doi.org/10.1111/nph.16075>
- Dalsgaard, B., Martín González, A. 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(4), 757–766. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1255-z>
- Dalsgaard, B., Maruyama, P. K., Sonne, J., Hansen, K., Zanata, T. B., Abrahamczyk, S., Alarcón, R., Araujo, A. C., Araújo, F. P., Buzato, S., Chávez-González, E., Coelho, A. G., Cotton, P. A., Díaz-Valenzuela, R., Dufke, M. F., Enríquez, P. L., Martins Dias Filho, M., Fischer, E., Kohler, G., Martín González, A. M. (2021). The influence of biogeographical and evolutionary histories on morphological trait-matching and resource specialization in mutualistic hummingbird–plant networks. *Functional Ecology*, 35(5), 1120–1133. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13784>
- Darwin, C. (1862). *On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects, and on the good effects of intercrossing*. John Murray.
- Darwin, C. (1876). *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. (6<sup>a</sup> ed.). John Murray.
- Dellinger, A. S. (2020). Pollination syndromes in the 21st century: where do we stand and where may we go? *New Phytologist*, 228(4), 1193–1213. <https://doi.org/10.1111/nph.16793>
- Dellinger, A. S., Chartier, M., Fernández-Fernández, D., Penneys, D. S., Alvear, M., Almeda, F., Michelangeli, F. A., Staedler, Y., Armbruster, W. S., & Schönenberger, J. (2019). Beyond buzz-pollination – departures from an adaptive plateau lead to new pollination syndromes. *New Phytologist*, 221(2), 1136–1149. <https://doi.org/10.1111/nph.15468>
- Dowle, M., & Srinivasan, A. (2023). *data.table: Extension of `data.frame`*. CRAN – Package data.table. <https://CRAN.R-project.org/package=data.table>
- Dressler, R. L. (1957). The Genus *Pedilanthus* (Euphorbiaceae). *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*, 182, 1–188. <http://www.jstor.org/stable/41764794>
- Faure, J., Martén-Rodríguez, S., Clark, J. L., & Joly, S. (2022). The Level of Pollination Specialization Affects the Relationship between the Shape of Flowers and the Bills of Their Hummingbird Pollinators in Antillean Gesneriaceae. *International Journal of Plant Sciences*, 183(3), 169–250. <https://doi.org/10.1086/718221>

- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., & Thomson, J. D. (2004). Pollination Syndromes and Floral Specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 375–403.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132347>
- Feo, T. J., Musser, J. M., Berv, J., & Clark, C. J. (2015). Divergence in morphology, calls, song, mechanical sounds, and genetics supports species status for the Inaguan hummingbird (Trochilidae: *Calliphlox "evelynae" lyrura*). *The Auk*, 132(1), 248–264.  
<https://doi.org/10.1642/AUK-14-108.1>
- Hilty, S., & Christie, D. (2020). Bananaquit (*Coereba flaveola*). En J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. Christie, & E. de Juana (Eds.), *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology.
- Hilty, S. L. (2003). *Birds of Venezuela* (2<sup>a</sup> Ed). Princeton University Press.
- Hohenwarter, M. (2002). *GeoGebra - ein Softwaresystem für dynamische Geometrie und Algebra der Ebene*. [Tesis de maestría, Paris Lodron Universität Salzburg]. <https://uni-salzburg.elsevierpure.com/en/publications/geogebra-ein-softwaresystem-f%C3%BCr-dynamische-geometrie-und-algebra->
- Junge, G. C. A., & Mees, G. F. (1961). The Avifauna of Trinidad and Tobago. *Zoologische Verhandelingen*, 37(1), 1–172.
- Kodric-Brown, A., Brown, J. H., Byers, G. S., & Gori, D. F. (1984). Organization of a Tropical Island Community of Hummingbirds and Flowers. *Ecology*, 65(5), 1358–1368.  
<https://doi.org/10.2307/1939116>
- Lack, D. (1973). The Numbers of Species of Hummingbirds in the West Indies. *Evolution*, 27(2), 326–337. <https://doi.org/10.2307/2406972>
- Lagomarsino, L. P., Forrestel, E. J., Muchhala, N., & Davis, C. C. (2017). Repeated evolution of vertebrate pollination syndromes in a recently diverged Andean plant clade. *Evolution*, 71(8), 1970–1985. <https://doi.org/10.1111/evo.13297>
- Lislevand, T., Figuerola, J., & Székely, T. (2007). Avian body sizes in relation to fecundity, mating system, display behavior, and resource sharing. *Ecology*, 88(6), 1605–1605.  
<https://doi.org/10.1890/06-2054>
- Maglianesi, M. A., Blüthgen, N., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2014). Morphological traits determine specialization and resource use in plant-hummingbird networks in the neotropics. *Ecology*, 95(12), 3325–3334. <https://doi.org/10.1890/13-2261.1>
- Martén-Rodríguez, S., Kress, W. John, Temeles, E. J., & Meléndez-Ackerman, E. (2011). Plant-pollinator interactions and floral convergence in two species of *Heliconia* from the Caribbean Islands. *Oecologia*, 167(4), 1075–1083.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-011-2043-8>

- Martén-Rodríguez, S., Quesada, M., Castro, A. A., Lopezaraiza-Mikel, M., & Fenster, C. B. (2015). A comparison of reproductive strategies between island and mainland Caribbean Gesneriaceae. *Journal of Ecology*, *103*(5), 1190–1204. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12457>
- Maruyama, P. K., Vizentin-Bugoni, J., Oliveira, G. M., Oliveira, P. E., & Dalsgaard, B. (2014). Morphological and spatio-temporal mismatches shape a neotropical savanna plant-hummingbird network. *Biotropica*, *46*(6), 740–747. <https://doi.org/10.1111/btp.12170>
- Medina Rodríguez, M. D. (2022). *Filogenómica de la especie-anillo Euphorbia tithymaloides usando datos de RADseq* [Tesis de maestría, Universidad Nacional Autónoma de México]. [https://tesiunam.dgb.unam.mx/F/QIGA66KLX3FBQG94FSBNX7N567HC7943QDIY6BKJTXLAXPD57R-57078?func=full-set-set&set\\_number=962576&set\\_entry=000001&format=999](https://tesiunam.dgb.unam.mx/F/QIGA66KLX3FBQG94FSBNX7N567HC7943QDIY6BKJTXLAXPD57R-57078?func=full-set-set&set_number=962576&set_entry=000001&format=999)
- Micheneau, C., Fournel, J., & Paillet, T. (2006). Bird Pollination in an Angraecoid Orchid on Reunion Island (Mascarene Archipelago, Indian Ocean). *Annals of Botany*, *97*(6), 965–974. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl056>
- Montoya, P., Gonzalez, M. A., Tenorio, E. A., López-Ordóñez, J. P., Pinto Gómez, A., Cueva, D., Acevedo Rincón, A. A., Angarita Yanes, C., Arango Martínez, H. M., Armesto, O., Betancur, J. S., Caguazango Castro, A., Calderon Leyton, J. J., Calpa-Anaguano, E. V., Cárdenas-Posada, G., Castaño Díaz, M., Chaparro-Herrera, S., Diago-Muñoz, N., Franco Espinosa, L., Salgado-Negret, B. (2018). A morphological database for 606 Colombian bird species. *Ecology*, *99*(7), 1693–1693. <https://doi.org/10.1002/ecy.2368>
- Norrbom, A. L., Castillo-Meza, A. L., García-Chávez, J. H., Aluja, M., & Rull, J. (2014). A new species of *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) from *Euphorbia tehuacana* (Euphorbiaceae) in Mexico. *Zootaxa*, *3780*(3), 567–576. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3780.3.8>
- Ocampo-Sandoval, M., Arizmendi-Arriaga, M. del C., Olson, M. E., & Sánchez-González, L. A. (2021). Geographical variation in the bill–flower fit in a plant–pollinator interaction in western Mexico. *Biotropica*, *53*(4), 1203–1212. <https://doi.org/10.1111/btp.12962>
- Parnell, J., Rich, T., McVeigh, A., Lim, A., Quigley, S., Morris, D., & Wong, Z. (2013). The effect of preservation methods on plant morphology. *Taxon*, *62*(6), 1259–1265. <https://doi.org/10.12705/626.3>
- Piña de la Rosa, I. A. (2022). *Evaluación de posibles factores promotores de divergencia en la especie-anillo Euphorbia tithymaloides L. (Euphorbiaceae)* [Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México]. <https://tesiunam.dgb.unam.mx/F/4KGPV5HJ2M78GJF7KTS9YCGVUR2PH4TNEUUL8>

- DSUXA7AC2ST9-06568?func=full-set-set&set\_number=962674&set\_entry=000002&format=999
- Prenner, G., & Rudall, P. J. (2007). Comparative ontogeny of the cyathium in *Euphorbia* (Euphorbiaceae) and its allies: exploring the organ–flower– inflorescence boundary. *American Journal of Botany*, *94*(10), 1612–1629. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.10.1612>
- Preston, F. W. (1948). The Commonness, And Rarity, of Species. *Ecology*, *29*(3), 254–283. <https://doi.org/10.2307/1930989>
- R Core Team. (2021). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Razanajatovo, M., Maurel, N., Dawson, W., Essl, F., Kreft, H., Pergl, J., Pyšek, P., Weigelt, P., Winter, M., & van Kleunen, M. (2016). Plants capable of selfing are more likely to become naturalized. *Nature Communications*, *7*(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/ncomms13313>
- Rivera-Marchand, B., & Ackerman, J. D. (2006). Bat Pollination Breakdown in the Caribbean Columnar Cactus *Pilosocereus royenii*. *38*(5), 635–642. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00179.x>
- Sahagún-Godínez, E., & Lomelí-Senci3n, J. A. (1997). *Pedilanthus diazlananus* (Euphorbiaceae): Pollination by hymenopterans in a bird-pollinated genus. *American Journal of Botany*, *84*(11), 1584–1587. <https://doi.org/10.2307/2446620>
- Santiago-Valentin, E., & Olmstead, R. G. (2004). Historical biogeography of Caribbean plants: introduction to current knowledge and possibilities from a phylogenetic perspective. *Taxon*, *53*(2), 299–319. <https://doi.org/10.2307/4135610>
- Sato, H., & Yahara, T. (1999). Trade-offs between flower number and investment to a flower in selfing and outcrossing varieties of *Impatiens hypophylla* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany*, *86*(12), 1699–1707. <https://doi.org/10.2307/2656668>
- Schindelin, J., Rueden, C. T., Hiner, M. C., & Eliceiri, K. W. (2015). The ImageJ ecosystem: An open platform for biomedical image analysis. *Molecular Reproduction and Development*, *82*(7–8), 518–529. <https://doi.org/10.1002/mrd.22489>
- Schoener, T. W. (1965). The Evolution of Bill Size Differences Among Sympatric Congeneric Species of Birds. *Evolution*, *19*(2), 189–213. <https://doi.org/10.2307/2406374>
- Schuchmann, K. L., Boesman, P. F. D., & Kirwan, G. M. (2020). Purple-throated Carib (*Eulampis jugularis*). En J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. Christie, & E. de Juana (Eds.), *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology.
- Schueller, S. K. (2004). Self-pollination in island and mainland populations of the introduced hummingbird-pollinated plant, *Nicotiana glauca* (Solanaceae). *American Journal of Botany*, *91*(5), 672–681. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.5.672>

- Sicard, A., & Lenhard, M. (2011). The selfing syndrome: a model for studying the genetic and evolutionary basis of morphological adaptation in plants. *Annals of Botany*, *107*(9), 1433–1443. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr023>
- Smith, S. D., & Kriebel, R. (2018). Convergent evolution of floral shape tied to pollinator shifts in *Lochrominae* (Solanaceae). *Evolution*, *72*(3), 688–697. <https://doi.org/10.1111/evo.13416>
- Snow, B. K. (1973). The Behavior and Ecology of Hermit Hummingbirds in The Kanaku Mountains, Guyana. *The Wilson Bulletin*, *85*(2), 163–177.
- Snow, B. K., & Snow, D. W. (1972). Feeding Niches of Hummingbirds in a Trinidad Valley. *Journal of Animal Ecology*, *41*(2), 471–485. <https://doi.org/10.2307/3481>
- Stebbins, G. L. (1970). Adaptive Radiation of Reproductive Characteristics in Angiosperms, I: Pollination Mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *1*(1), 307–326. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.01.110170.001515>
- Strimas-Mackey, M., Miller, E., & Hochachka, W. (2018). *auk: eBird Data Extraction and Processing with AWK*. eBird Data Extraction and Processing in R *auk*. <https://cornelllabofornithology.github.io/auk/index.html>
- Temeles, E. J., & Kress, W. J. (2003). Adaptation in a plant-hummingbird association. *Science*, *300*(5619), 630–633. <https://doi.org/10.1126/science.1080003>
- Temeles, E. J., Linhart, Y. B., Masonjones, M., & Masonjones, H. D. (2002). The Role of Flower Width in Hummingbird Bill Length-Flower Length Relationships. *BIOTROPICA*, *34*(1), 68–80. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00243.x>
- Temeles, E. J., Miller, J. S., & Rifkin, J. L. (2010). Evolution of sexual dimorphism in bill size and shape of hermit hummingbirds (Phaethornithinae): A role for ecological causation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *365*(1543), 1053–1063. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0284>
- Tobias, J. A., Sheard, C., Pigot, A. L., Devenish, A. J. M., Yang, J., Sayol, F., Neate-Clegg, M. H. C., Alioravainen, N., Weeks, T. L., Barber, R. A., Walkden, P. A., MacGregor, H. E. A., Jones, S. E. I., Vincent, C., Phillips, A. G., Marples, N. M., Montaña-Centellas, F. A., Leandro-Silva, V., Claramunt, S., ... Schleuning, M. (2022). AVONET: morphological, ecological and geographical data for all birds. *Ecology Letters*, *25*(3), 581–597. <https://doi.org/10.1111/ele.13898>
- Traveset, A., & Richardson, D. M. (2006). Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology & Evolution*, *21*(4), 208–216. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.01.006>
- Vázquez, D. P., Blü Thgen, N., Cagnolo, L., & Chacoff, N. P. (2009). Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*, *103*(9), 1445–1457. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp057>

- Veiga Blanco, T., Galetto, L., & Machado, I. C. (2013). Nectar regulation in *Euphorbia tithymaloides* L., a hummingbird-pollinated Euphorbiaceae. *Plant Biology*, 15(5), 910–918. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00695.x>
- Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. v., Williams, N. M., & Ollerton, J. (1996). Generalization in Pollination Systems, and Why it Matters. *Ecology*, 77(4), 1043–1060. <https://doi.org/10.2307/2265575>
- Whitlock, M. C., & Schluter, D. (2015). *The Analysis of Biological Data* (2<sup>a</sup> ed.). W. H. Freeman and Company.
- Wunderle, J. (2005). Hurricanes and the Fate of Caribbean Birds—What do we Know, What do we Need to Know, Who is Vulnerable, How can we Prepare, What can we do, and What are the Management Options? *Journal of Caribbean Ornithology*, 18(1), 94–96.
- Yamada, T., & Maki, M. (2012). Relationships between floral morphology and pollinator fauna in insular and main island populations of *Hosta longipes* (Liliaceae). *Plant Species Biology*, 29(2), 117–128. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12002>

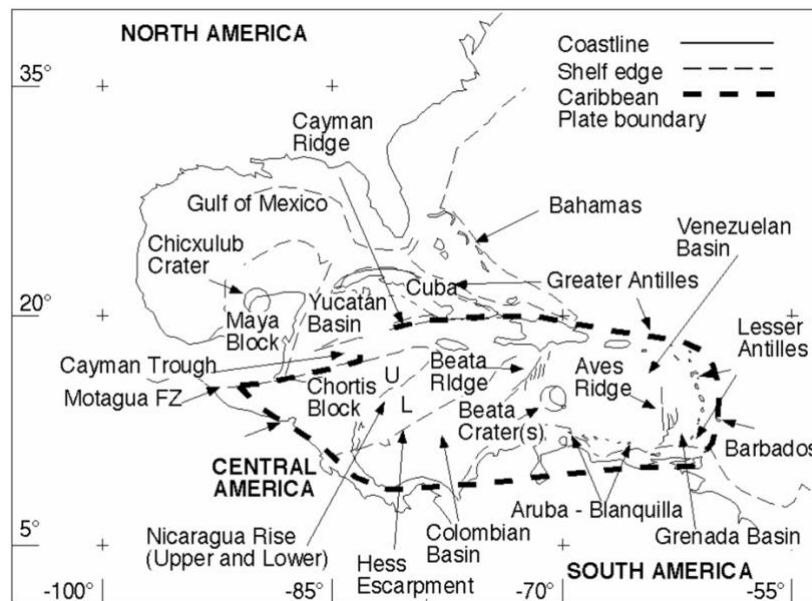


## ANEXOS

### Anexo I. Definición de la región del Caribe usada en este trabajo.

Los términos “la Cuenca del Caribe”, pero sobre todo “el Gran Caribe” (o “Greater Caribbean” en inglés), se utilizan para describir una amplia región que no se limita a las islas del Mar Caribe. El Gran Caribe es una región que comprende, además, regiones continentales adyacentes en el Golfo de México, Centroamérica y el norte de Sudamérica (Santiago-Valentin & Olmstead, 2004). Si bien es cierto que la placa del Caribe se extiende en un área más restringida que no incluye México o Cuba (Figura A1), existen razones biológicas para reconocer la identidad de una región más amplia alrededor del Caribe (Robertson & Cramer, 2014; Santiago-Valentin & Olmstead, 2004).

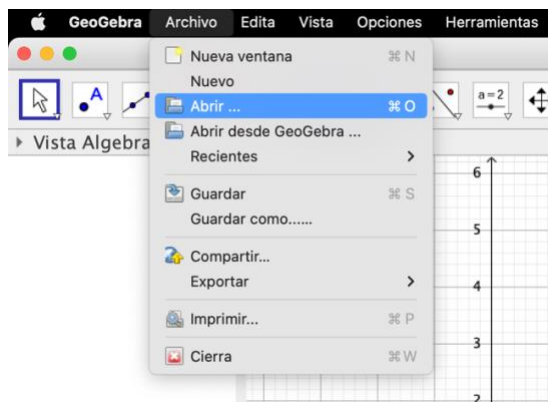
Estudios biogeográficos de plantas son consistentes con que existe una intrincada relación entre la composición florística de las islas del Mar Caribe y la de las regiones continentales adyacentes que forman parte del Gran Caribe: las plantas del Caribe pertenecen a grupos cuyo origen se encuentra en Norte o Sudamérica (Santiago-Valentin & Olmstead, 2004). Así pues, la comprensión amplia de la región del Caribe de la que se parte en este estudio busca estar compaginada con la biología del sistema *E. tithymaloides*, uno de los grupos cuya historia evolutiva está ligada a las regiones continentales del Gran Caribe (Cacho & Baum, 2012; Medina Rodríguez, 2022).



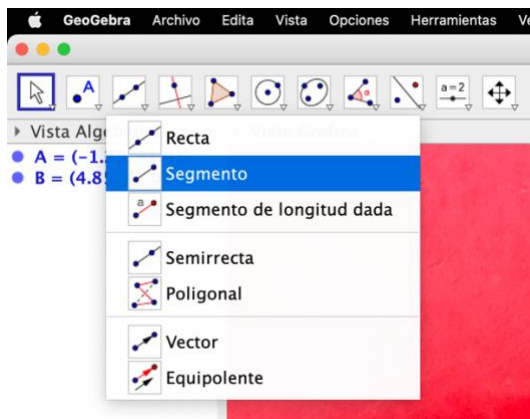
**Figura A1.** Ilustración de la región del Caribe mostrando la ubicación de la placa del Caribe  
Figura tomada de (James 2005).

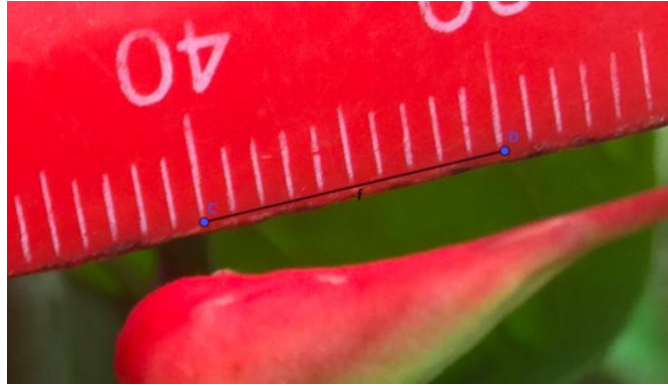
## Anexo II. Protocolo para mediciones de ciatios en GeoGebra.

1. Abrir GeoGebra Classic 5. Para descargar por primera vez GeoGebra en la versión que se utiliza en este protocolo, seleccionar GeoGebra Classic 5 en la siguiente página web: <https://www.geogebra.org/download?lang=en>
2. Abrir imagen con escala, ya sea de campo o de herbario (en formato JPG). Esto se puede hacer arrastrando la imagen desde los archivos de la computadora a la ventana de GeoGebra o en *Archivo* -> *Abrir* -> y seleccionar el archivo de la imagen.



3. Hacer un acercamiento a la escala de la imagen con el cursor.
4. Marcar el segmento 1: un segmento con longitud de 1 cm (10 mm) sobre la regla o escala de la imagen.  
USAR: *Recta* > *Segmento*, y marcar 1 cm en la escala con dos puntos.

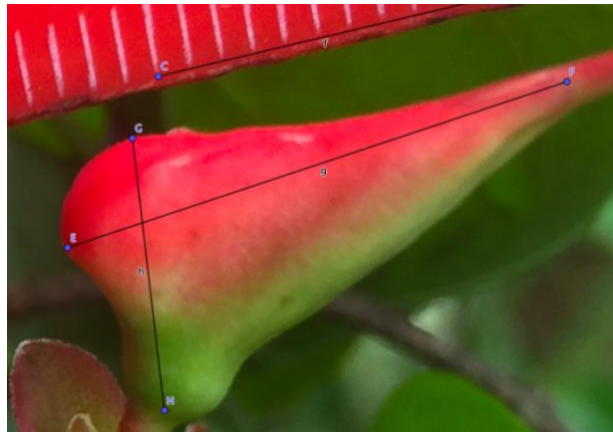




5. Seleccionar un ciatio que se encuentre en posición lateral.
6. Marcar el segmento 2: longitud del involucro.  
USAR: *Segmento > Segmento*

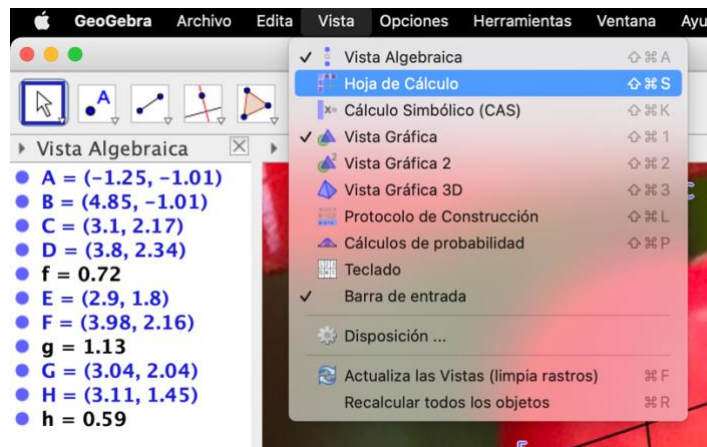


7. Marcar el segmento 3: altura del involucro.  
USAR: *Segmento > Segmento*



8. Abrir una hoja de cálculo de GeoGebra.

USAR: *Vista > Hoja de cálculo*



9. En la hoja de cálculo, registrar escala, longitud y ancho del involucro, cada valor en una columna distinta. Si se siguió el orden de este protocolo para marcar los segmentos, al escribir la letra “f” en una celda de la hoja de cálculo, en ésta misma celda aparecerá el valor de la escala; en este sentido, escribir “g” resulta en el valor de la longitud del ciatio y “h” da el valor de la altura del ciatio.

\*En la imagen de abajo se indica a qué corresponde cada valor en cada columna con fines ilustrativos, no es una característica de GeoGebra.

	A	B	C	D	E
1	seg f	seg g	seg h		
2	0.72	1.13	0.59		
3					
4					

10. Copiar en Excel los datos en las columnas correspondientes en una fila con el nombre de la imagen.
11. Guardar archivo de GeoGebra con el nombre de la imagen. Éste archivo guardará los segmentos marcados sobre la imagen y la hoja de cálculo; al hacerlo, permite volver, de ser necesario, a la forma en la que se tomaron los datos.

**Anexo III.** Datos de dimensiones y forma de ciatios usados en los análisis de este trabajo.

**Tabla A3.** Datos de dimensiones y forma de ciatios de localidades (n=118) a lo largo de la distribución geográfica de *E. tithymaloides*. Estos datos, usados en los análisis de este estudio, son una compilación de los datos que obtuvieron Cacho et al. (2019) y los datos de este estudio. Se presentan promedios por localidad de cada variable: longitud de ciatio (L), altura de ciatio (A) y proporción longitud:altura de ciatio (L/A). Para facilitar la lectura, algunos países o islas tienen nombres abreviados: República Dominicana (DO), San Eustaquio (ST), San Bartolomé (BL), San Cristóbal y Nieves (KN) y Trinidad y Tobago (TT).

Localidad	País	L/A	L	A	n	Fuente
			(mm)	(mm)		
akumal.qroo	México	1.657	10.064	6.073	1	Cacho et al. (2019)
allighole	Jamaica	1.862	10.848	5.809	4	Cacho et al. (2019)
anzoategui	Venezuela	1.851	10.328	5.579	1	Cacho et al. (2019)
araya	Venezuela	1.918	9.022	4.704	1	Cacho et al. (2019)
bullbay	Jamaica	1.660	8.080	4.868	1	Cacho et al. (2019)
caguesan	Costa Rica	2.222	11.782	5.327	9	Cacho et al. (2019)
cahui1	Guatemala	2.054	12.110	5.934	2	Cacho et al. (2019)
cahui2	Guatemala	2.161	12.941	6.001	2	Cacho et al. (2019)
cambur	Venezuela	2.593	13.491	5.202	1	Cacho et al. (2019)
care	Venezuela	1.912	11.784	6.176	2	Cacho et al. (2019)
carmelas	México	2.181	12.688	5.844	4	Cacho et al. (2019)
carmelasB.camp	México	2.106	10.270	4.877	1	Cacho et al. (2019)
cayo.belize	Belice	2.013	9.543	4.741	1	Cacho et al. (2019)
chimanas	Venezuela	1.823	9.977	5.504	6	Cacho et al. (2019)
coro	Venezuela	2.067	12.028	5.822	3	Cacho et al. (2019)
corozal.chis	México	2.848	11.068	3.886	1	Cacho et al. (2019)
dr_jaragua	DO	1.233	4.348	3.581	3	Cacho et al. (2019)
dr_yuma	DO	1.286	5.637	4.474	3	Cacho et al. (2019)
ebano.slp	México	2.195	9.727	4.432	1	Cacho et al. (2019)
estudiante.oax	México	2.124	14.297	6.732	1	Cacho et al. (2019)
fishbay	St. John	1.022	6.290	6.153	3	Cacho et al. (2019)
guacamayo	Venezuela	1.930	12.657	6.559	1	Cacho et al. (2019)
guadeloupe_D122	Guadeloupe	1.380	10.626	7.728	2	Cacho et al. (2019)
guamare	Venezuela	1.955	11.507	5.884	2	Cacho et al. (2019)
guanica.cedro2	Puerto Rico	1.215	8.956	7.369	1	Cacho et al. (2019)
guaniquilla	Puerto Rico	1.095	6.175	5.641	6	Cacho et al. (2019)

---

guiengola.A	México	1.608	10.612	6.601	1	Cacho et al. (2019)
guiengola.B	México	2.871	12.727	4.490	5	Cacho et al. (2019)
guiengola1	México	2.237	19.681	8.797	6	Cacho et al. (2019)
guija	Guatemala	2.505	14.361	5.765	5	Cacho et al. (2019)
hacha1	Costa Rica	2.400	12.067	5.068	8	Cacho et al. (2019)
hacha2	Costa Rica	2.171	12.742	5.874	12	Cacho et al. (2019)
jalmarques.oax	México	2.233	19.125	8.518	6	Cacho et al. (2019)
littlebay	Jamaica	1.804	11.911	6.620	6	Cacho et al. (2019)
majahual	México	2.174	12.729	6.040	2	Cacho et al. (2019)
mante.tamps	México	2.001	11.027	5.512	1	Cacho et al. (2019)
metapan.salvador	El Salvador	2.439	10.823	4.437	1	Cacho et al. (2019)
minahill	St. John	1.304	7.541	5.732	3	Cacho et al. (2019)
mita.guate	Guatemala	2.299	11.294	4.913	1	Cacho et al. (2019)
mujica.chis	México	2.723	11.869	4.358	1	Cacho et al. (2019)
nacimiento.tamps	México	2.464	12.230	4.964	1	Cacho et al. (2019)
nanches.oax	México	2.666	12.490	4.689	2	Cacho et al. (2019)
negril	Jamaica	2.002	10.452	5.221	5	Cacho et al. (2019)
nenton	Guatemala	2.260	11.336	5.045	12	Cacho et al. (2019)
nizanda	México	2.431	15.174	6.243	1	Cacho et al. (2019)
placer.qroo	México	2.137	8.680	4.080	2	Cacho et al. (2019)
playa.daibooi	Curazao	1.773	10.076	5.701	8	Cacho et al. (2019)
playa.stacruzA	Curazao	1.647	8.182	4.968	1	Cacho et al. (2019)
playon	Venezuela	1.773	9.765	5.480	6	Cacho et al. (2019)
plomo	Costa Rica	2.132	10.919	5.129	12	Cacho et al. (2019)
portenfer1	Guadeloupe	1.228	10.937	8.912	2	Cacho et al. (2019)
portenfer2	Guadeloupe	1.417	9.997	7.063	3	Cacho et al. (2019)
ptchteaux	Guadeloupe	2.014	10.789	5.385	2	Cacho et al. (2019)
pte.nacional	México	2.041	9.627	4.716	1	Cacho et al. (2019)
ptevictoria	Venezuela	2.095	12.697	6.064	5	Cacho et al. (2019)
pto.morelos.A	México	2.414	10.906	4.518	1	Cacho et al. (2019)
pto.morelos.B	México	2.035	11.639	5.719	1	Cacho et al. (2019)
quebrada_vieques	Puerto Rico	1.837	14.084	7.709	3	Cacho et al. (2019)
riohondo_guate	Guatemala	2.301	13.117	5.773	9	Cacho et al. (2019)
riohondo_mex1	México	2.672	15.454	5.730	3	Cacho et al. (2019)
riohondo_mex2	México	2.634	15.124	5.756	3	Cacho et al. (2019)
secreto	México	1.922	11.793	6.123	5	Cacho et al. (2019)
servilleta.tamps	México	2.496	10.743	4.304	1	Cacho et al. (2019)
slp_taninul	México	2.494	15.716	6.305	3	Cacho et al. (2019)

---

---

statia	ST	1.442	10.901	7.545	7	Cacho et al. (2019)
stcroix.rd85	St. Croix	1.868	13.180	7.083	6	Cacho et al. (2019)
stcroix.springut	St. Croix	1.382	10.331	7.502	3	Cacho et al. (2019)
stvincent	St.Vincent	1.150	10.242	8.904	1	Cacho et al. (2019)
tehuantepec.A	México	2.280	11.497	5.042	1	Cacho et al. (2019)
tehuantepec.C	México	2.376	12.401	5.220	1	Cacho et al. (2019)
tehuantepec.D	México	2.023	10.744	5.311	1	Cacho et al. (2019)
trinitaria.chis	México	1.978	11.589	5.859	1	Cacho et al. (2019)
trinitariaB.chis	México	2.417	10.822	4.477	1	Cacho et al. (2019)
tumeremo	Venezuela	1.956	12.016	6.126	3	Cacho et al. (2019)
tzimol	México	2.561	12.855	5.134	4	Cacho et al. (2019)
tzimolA.chis	México	2.504	11.540	4.608	1	Cacho et al. (2019)
tzimolB.chis	México	2.085	9.690	4.647	1	Cacho et al. (2019)
uaxactun	Guatemala	1.864	13.185	7.130	2	Cacho et al. (2019)
veracruz	México	1.976	10.820	5.476	1	Cacho et al. (2019)
vistahermosa	México	2.312	15.164	6.568	4	Cacho et al. (2019)
yautepecA.oax	México	2.235	15.511	6.940	1	Cacho et al. (2019)
yautepecB.oax	México	2.134	13.301	6.232	1	Cacho et al. (2019)
zacapa.guate	Guatemala	2.448	12.322	5.034	1	Cacho et al. (2019)
antigua1	Antigua	1.402	8.260	5.891	1	este trabajo
antigua2	Antigua	1.684	9.846	5.846	1	este trabajo
antigua3	Antigua	1.185	8.187	6.912	1	este trabajo
bahamas1	Bahamas	1.447	6.848	4.734	1	este trabajo
bahamas2	Bahamas	1.186	8.322	7.014	1	este trabajo
bahamas3	Bahamas	1.381	7.435	5.383	1	este trabajo
bahamas4	Bahamas	1.570	7.880	5.019	1	este trabajo
bahamas5	Bahamas	1.212	5.405	4.458	1	este trabajo
bahamas6	Bahamas	1.858	11.421	6.148	1	este trabajo
barbados1	Barbados	1.310	7.539	5.753	1	este trabajo
barbados2	Barbados	1.102	7.517	6.835	2	este trabajo
cuba1	Cuba	2.124	5.094	2.399	1	este trabajo
cuba2	Cuba	2.416	12.097	5.006	1	este trabajo
cuestecitas.col	Colombia	1.921	15.692	8.169	1	este trabajo
distraccion.col	Colombia	1.545	14.169	9.534	2	este trabajo
floridaptocolA.col	Colombia	1.584	10.085	6.367	1	este trabajo
grenada	Granada	1.569	9.502	6.057	1	este trabajo
guanabano.col	Colombia	1.958	13.990	7.139	8	este trabajo
guyana1	Guyana	1.986	11.695	5.888	1	este trabajo

---

---

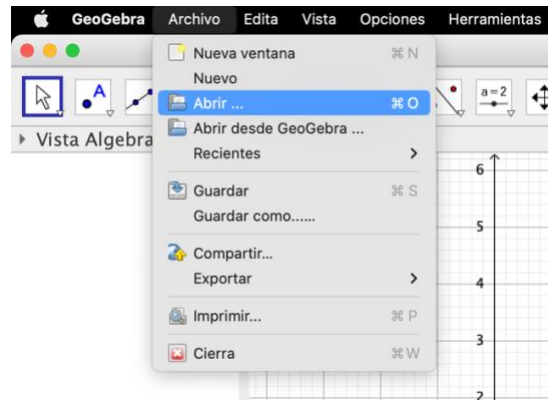
guyana2	Guyana	2.173	13.089	6.033	2	este trabajo
haiti	Haití	0.999	6.235	6.243	1	este trabajo
honduras	Honduras	2.071	11.021	5.322	1	este trabajo
montserrat	Montserrat	1.290	5.771	4.474	1	este trabajo
panama1	Panamá	2.165	10.225	4.723	1	este trabajo
panama2	Panamá	2.207	8.938	4.050	1	este trabajo
saba	Saba	1.042	8.781	8.427	1	este trabajo
st.bart1	BL	1.318	6.367	4.822	2	este trabajo
st.bart2	BL	1.238	6.500	5.249	1	este trabajo
st.kitts.nevis1	KN	1.506	8.970	5.958	1	este trabajo
st.kitts.nevis2	KN	1.414	7.555	5.344	1	este trabajo
st.martin	St. Martin	1.680	8.735	5.201	1	este trabajo
st.thom	St. Thom	2.004	10.847	5.412	1	este trabajo
staveronica.col	Colombia	1.873	13.489	7.214	3	este trabajo
trinidad.y.tobago	TT	1.805	10.468	5.823	2	este trabajo

---

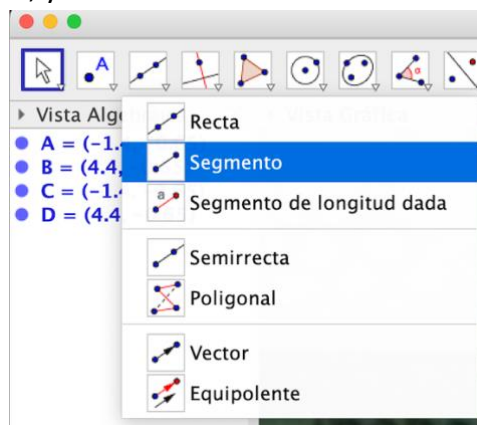


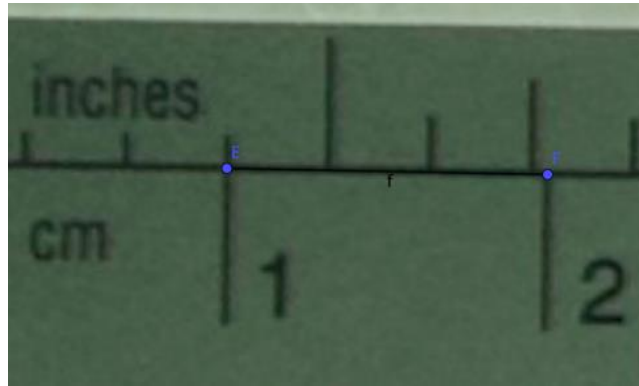
#### Anexo IV. Protocolo para mediciones de picos de colibríes en GeoGebra.

1. Abrir GeoGebra Classic 5.
2. Dentro de la aplicación, abrir una imagen de un ejemplar de colección en posición lateral y con escala (en formato JPG). Esto se puede hacer arrastrando la imagen desde los archivos de la computadora a la ventana de GeoGebra o en *Archivo -> Abrir ->* y seleccionar el archivo de la imagen.



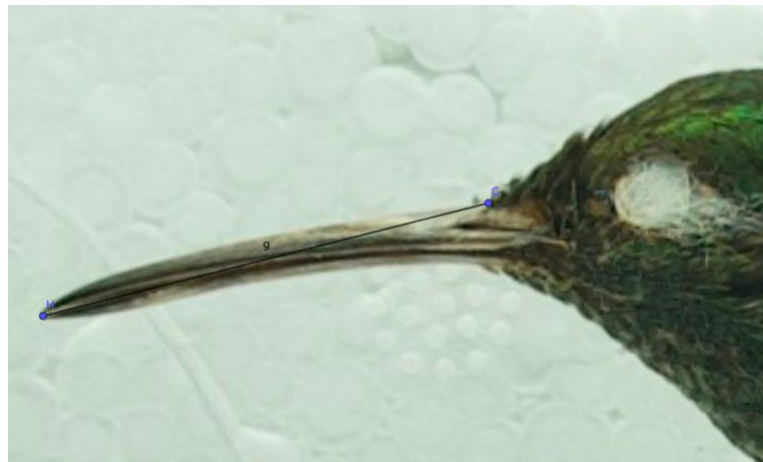
3. Hacer un acercamiento a la escala de la imagen con el cursor.
4. Marcar el segmento 1: un segmento con longitud de 1 cm (10 mm) sobre la regla o escala de la imagen.  
USAR: *Recta > Segmento*, y marcar 1 cm en la escala con dos puntos.





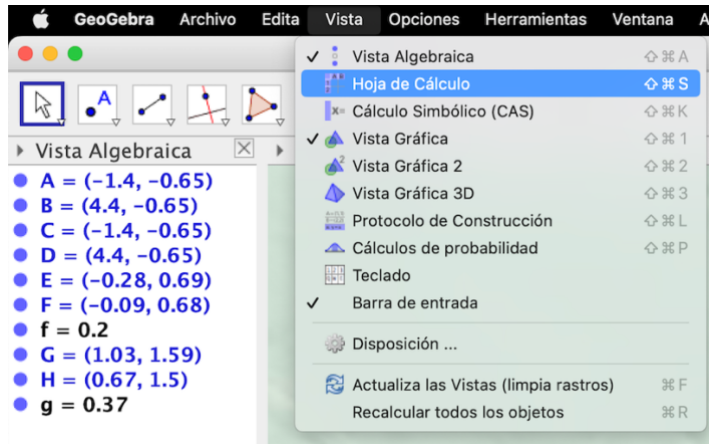
5. Hacer un acercamiento al pico y cabeza del colibrí cuidando que en la pantalla queden visibles: la punta del pico y las plumas de la cabeza que cubren el inicio del pico (dos puntos importantes para definir el culmen expuesto).
6. Marcar el segmento 2: la longitud del pico (culmen expuesto). A este segmento lo definen dos puntos: la punta del pico y el punto en el que las plumas de la cabeza tocan la mandíbula superior.

USAR: *Segmento > Segmento*



7. Abrir una hoja de cálculo de GeoGebra.

USAR: *Vista > Hoja de cálculo*

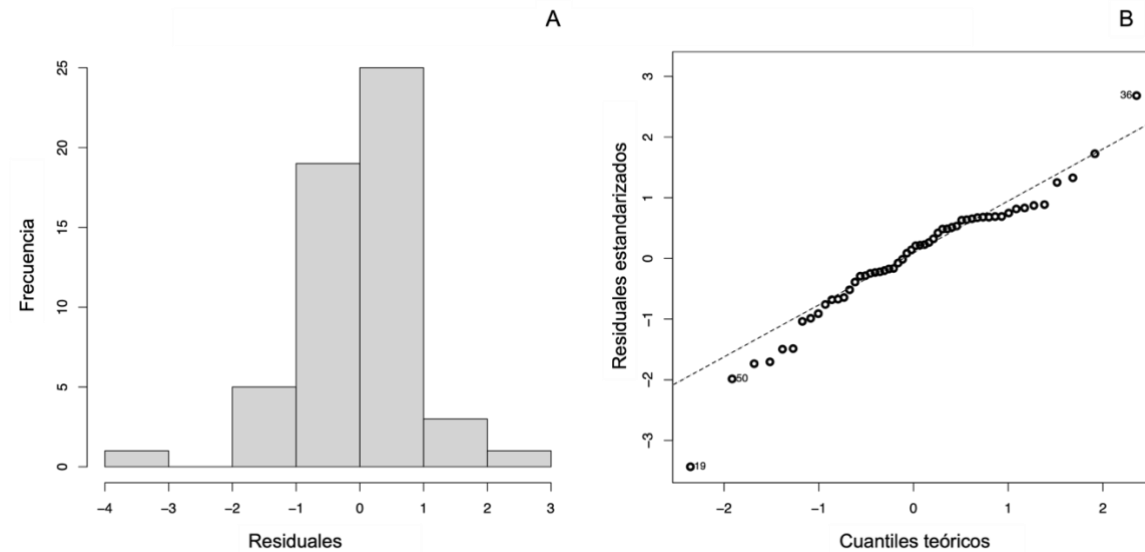


8. En la hoja de cálculo, registrar la escala y longitud del pico. Si se siguió el orden de este protocolo para marcar los segmentos, al escribir la letra “f” en una celda de la hoja de cálculo, en ésta misma celda aparecerá el valor de la escala; de igual manera, escribir la letra “g” arroja el valor asignado a la longitud del pico.
- \*En la imagen de abajo se indica a qué corresponde cada valor en cada columna con fines ilustrativos, no es una característica de GeoGebra.

Hoja de Cálculo			
	A	B	C
1	seg f	seg g	
2	0.2	0.37	
3			
4			

9. Copiar en Excel en las columnas correspondientes en una fila con el nombre de la imagen.
10. Guardar archivo de GeoGebra con el nombre de la imagen. Éste archivo guardará los segmentos marcados sobre la imagen y la hoja de cálculo; al hacerlo, permite volver, de ser necesario, a la forma en la que se tomaron los datos.

**Anexo V.** Pruebas de normalidad de los residuales del modelo de regresión lineal que evalúa la relación entre los datos de longitud de pico obtenidos con GeoGebra (siguiendo el protocolo aquí desarrollado) y los obtenidos con métodos tradicionales (vernier).



**Figura A5.** Pruebas gráficas de normalidad de los residuales del modelo lineal: longitud de pico obtenida con GeoGebra vs. longitud de pico obtenida con vernier. A. Histograma mostrando la distribución de las frecuencias de los residuales. De presentar una distribución normal se esperaría ver una forma de campana. B. Diagrama cuantil-cuantil, comparando la distribución de cuantiles de una distribución normal (eje de las abscisas) y la distribución de los residuales de este modelo (eje de las ordenadas). De tener una distribución normal los residuales del modelo, los puntos deberían caer sobre la línea.

**Tabla A5.** Resultados de la prueba de normalidad Shapiro-Wilk para evaluar la normalidad de los residuales del modelo lineal: longitud de pico obtenida con GeoGebra vs. longitud de pico obtenida con vernier. L geogebra: longitud de pico obtenida con geogebra; L vernier: longitud de pico obtenida con vernier.

Variable	W	p	Interpretación
Residuales	0.95	0.02487	Si se usa el criterio $p < 0.01$ como margen de significancia para aceptar la hipótesis nula (la distribución es normal), los residuales de este modelo
L geogebra ~ L vernier			

---

tienen una distribución normal.

---

## Anexo VI. Datos de longitud de pico recabados de la literatura.

**Tabla A6.** Especies para las que se obtuvieron datos de longitud de pico de la literatura. Para cada especie de colibrí se indican las referencias de la literatura de las que se obtuvieron datos de longitud de pico.

Especie	Referencias
<i>Abeillia abeillei</i>	Dalsgaard et al. 2021; Tobias et al. 2022
<i>Adelomyia melanogenys</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003
<i>Aglaeactis castelnaudii</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Aglaeactis cupripennis</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Aglaiocercus berlepschi</i>	Hilty, 2003
<i>Aglaiocercus coelestis</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Aglaiocercus kingii</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003
<i>Amazilia luciae</i>	Tobias et al. 2022
<i>Amazilia rutila</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Amazilia tzacatl</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Maglianesi et al. 2014; Tobias et al. 2022
<i>Amazilia yucatanensis</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Androdon aequatorialis</i>	Brown & Bowers, 1985
<i>Anopetia gounellei</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Anthracothorax dominicus</i>	Arendt et al. 2004; Dalsgaard et al. 2021; Tobias et al. 2022
<i>Anthracothorax mango</i>	Tobias et al. 2022
<i>Anthracothorax nigricollis</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Junge & Mees, 1961; Tobias et al. 2022
<i>Anthracothorax prevostii</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Tobias et al. 2022
<i>Anthracothorax veraguensis</i>	Brown & Bowers, 1985
<i>Anthracothorax viridigula</i>	Hilty, 2003; Junge & Mees, 1961; Tobias et al. 2022
<i>Anthracothorax viridis</i>	Arendt et al. 2004; Dalsgaard et al. 2021; Tobias et al. 2022
<i>Archilochus alexandri</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Archilochus colubris</i>	Dalsgaard et al. 2021; Tobias et al. 2022
<i>Augastes lumachella</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Augastes scutatus</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Avocettula recurvirostris</i>	Hilty, 2003
<i>Basilinna leucotis</i>	Dalsgaard et al. 2021; Tobias et al. 2022
<i>Basilinna xantusii</i>	Lislevand et al. 2007; Brown & Bowers, 1985
<i>Boissonneaua flavescens</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Boissonneaua jardini</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Boissonneaua matthewsii</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Calliphlox amethystina</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Tobias et al. 2022

---

<i>Calothorax lucifer</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Calothorax pulcher</i>	Lislevand et al. 2007
<i>Calypte anna</i>	Lislevand et al. 2007
<i>Calypte costae</i>	Lislevand et al. 2007
<i>Campylopterus ensipennis</i>	Hilty, 2003; Junge & Mees, 1961; Tobias et al. 2022
<i>Campylopterus falcatus</i>	Hilty, 2003
<i>Campylopterus hemileucurus</i>	Dalsgaard et al. 2021; Maglianesi et al. 2014; Tobias et al. 2022
<i>Campylopterus largipennis</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003
<i>Chaetocercus heliodor</i>	Montoya et al. 2018
<i>Chaetocercus jourdanii</i>	Hilty, 2003; Tobias et al. 2022
<i>Chaetocercus mulsant</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Chalcostigma herrani</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Chalcostigma heteropogon</i>	Montoya et al. 2018
<i>Chalybura buffonii</i>	Hilty, 2003; Dalsgaard et al. 2021
<i>Chalybura urochrysia</i>	Maglianesi et al. 2014
<i>Chionomesa fimbriata</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Tobias et al. 2022
<i>Chionomesa lactea</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003
<i>Chlorestes candida</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Chlorestes cyanus</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003
<i>Chlorestes eliciae</i>	Dalsgaard et al. 2021; Maglianesi et al. 2014; Tobias et al. 2022
<i>Chlorestes notata</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Junge & Mees, 1961; Tobias et al. 2022
<i>Chlorostilbon alice</i>	Hilty, 2003; Tobias et al. 2022
<i>Chlorostilbon gibsoni</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003
<i>Chlorostilbon lucidus</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Chlorostilbon melanorhynchus</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	Arendt et al. 2004; Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Tobias et al. 2022
<i>Chlorostilbon poortmani</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003
<i>Chlorostilbon russatus</i>	Hilty, 2003
<i>Chlorostilbon stenurus</i>	Hilty, 2003
<i>Chrysolampis mosquitus</i>	Arendt et al. 2004; Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Junge & Mees, 1961; Temeles et al. 2010; Tobias et al. 2022
<i>Chrysuronia brevisrostris</i>	Dalsgaard et al. 2021; Junge & Mees, 1961; Tobias et al. 2022; Hilty, 2003
<i>Chrysuronia coeruleogularis</i>	Brown & Bowers, 1985
<i>Chrysuronia goudoti</i>	Hilty, 2003
<i>Chrysuronia grayi</i>	Lislevand et al. 2007
<i>Chrysuronia leucogaster</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003
<i>Chrysuronia oenone</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Tobias et al. 2022
<i>Chrysuronia versicolor</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003
<i>Clytolaema rubricauda</i>	Dalsgaard et al. 2021

---

---

<i>Coeligena bonapartei</i>	Montoya et al. 2018
<i>Coeligena coeligena</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Coeligena helianthea</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Coeligena iris</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Coeligena lutetiae</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Coeligena orina</i>	Montoya et al. 2018
<i>Coeligena phalerata</i>	Lislevand et al. 2007; Montoya et al. 2018
<i>Coeligena prunellei</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Coeligena torquata</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Coeligena violifer</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Coeligena wilsoni</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Colibri coruscans</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003
<i>Colibri cyanotus</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Colibri delphinae</i>	Dalsgaard et al. 2021; Junge & Mees, 1961; Tobias et al. 2022
<i>Colibri serrirostris</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Colibri thalassinus</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Maglianesi et al. 2014
<i>Cynanthus auriceps</i>	Dalsgaard et al. 2021; Tobias et al. 2022
<i>Cynanthus latirostris</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Discosura conversii</i>	Maglianesi et al. 2014
<i>Discosura longicaudus</i>	Hilty, 2003
<i>Doricha enicura</i>	Brown & Bowers, 1985
<i>Doryfera johannae</i>	Lislevand et al. 2007
<i>Doryfera ludovicae</i>	Dalsgaard et al. 2021; Maglianesi et al. 2014
<i>Ensifera ensifera</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Eriocnemis cupreiventris</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Eriocnemis derbyi</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Eriocnemis luciani</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Eriocnemis mirabilis</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Eriocnemis mosquera</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Eriocnemis vestita</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Eugenes fulgens</i>	Dalsgaard et al. 2021; Maglianesi et al. 2014; Temeles et al. 2010
<i>Eugenes spectabilis</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Eulampis holosericeus</i>	Arendt et al. 2004; Dalsgaard et al. 2021; Temeles et al. 2010; Tobias et al. 2022
<i>Eulampis jugularis</i>	Arendt et al. 2004; Dalsgaard et al. 2021; Temeles et al. 2010; Tobias et al. 2022
<i>Eupetomena cirrochloris</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Eupetomena macroura</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Eupherusa cyanophrys</i>	Lislevand et al. 2007
<i>Eupherusa nigriventris</i>	Dalsgaard et al. 2021; Maglianesi et al. 2014
<i>Eupherusa poliocerca</i>	Brown & Bowers, 1985

---



---

<i>Eutoxeres aquila</i>	Dalgaard et al. 2021; Maglianesi et al. 2014
<i>Florisuga fusca</i>	Dalgaard et al. 2021
<i>Florisuga mellivora</i>	Dalgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Junge & Mees, 1961; Maglianesi et al. 2014; Temeles et al. 2010; Tobias et al. 2022
<i>Glaucis aeneus</i>	Maglianesi et al. 2014; Temeles et al. 2010
<i>Glaucis dohrnii</i>	Dalgaard et al. 2021
<i>Glaucis hirsutus</i>	Dalgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Junge & Mees, 1961; Snow, 1973; Tobias et al. 2022
<i>Goldmania bella</i>	Lislevand et al. 2007; Brown & Bowers, 1985
<i>Goldmania violiceps</i>	Brown & Bowers, 1985
<i>Haplophaedia aureliae</i>	Dalgaard et al. 2021
<i>Haplophaedia lugens</i>	Dalgaard et al. 2021
<i>Heliactin bilophus</i>	Dalgaard et al. 2021
<i>Heliangelus amethysticollis</i>	Dalgaard et al. 2021
<i>Heliangelus exortis</i>	Dalgaard et al. 2021; Temeles et al. 2010
<i>Heliangelus micraster</i>	Dalgaard et al. 2021
<i>Heliangelus strophianus</i>	Dalgaard et al. 2021
<i>Heliangelus viola</i>	Dalgaard et al. 2021
<i>Heliodoxa aurescens</i>	Dalgaard et al. 2021
<i>Heliodoxa imperatrix</i>	Dalgaard et al. 2021
<i>Heliodoxa jacula</i>	Dalgaard et al. 2021; Maglianesi et al. 2014
<i>Heliodoxa leadbeateri</i>	Dalgaard et al. 2021; Hilty, 2003
<i>Heliodoxa rubinoides</i>	Dalgaard et al. 2021
<i>Heliomaster constantii</i>	Dalgaard et al. 2021; Tobias et al. 2022
<i>Heliomaster longirostris</i>	Dalgaard et al. 2021; Junge & Mees, 1961; Tobias et al. 2022
<i>Heliomaster squamosus</i>	Dalgaard et al. 2021
<i>Heliothyryx auritus</i>	Hilty, 2003; Dalgaard et al. 2021
<i>Heliothyryx barroti</i>	Brown & Bowers, 1985
<i>Hylocharis chrysur</i>	Dalgaard et al. 2021
<i>Hylocharis sapphirina</i>	Hilty, 2003
<i>Hylonympha macrocerca</i>	Hilty, 2003
<i>Klais guimeti</i>	Dalgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Maglianesi et al. 2014
<i>Lafresnaya lafresnayi</i>	Dalgaard et al. 2021
<i>Lampornis amethystinus</i>	Dalgaard et al. 2021
<i>Lampornis calolaemus</i>	Dalgaard et al. 2021; Maglianesi et al. 2014
<i>Lampornis castaneiventris</i>	Dalgaard et al. 2021
<i>Lampornis clemenciae</i>	Dalgaard et al. 2021
<i>Lampornis hemileucus</i>	Dalgaard et al. 2021; Maglianesi et al. 2014
<i>Lampornis viridipallens</i>	Dalgaard et al. 2021
<i>Lamprolaima rhami</i>	Dalgaard et al. 2021
<i>Lesbia nuna</i>	Dalgaard et al. 2021

---

---

<i>Lesbia victoriae</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Leucippus fallax</i>	Hilty, 2003; Tobias et al. 2022
<i>Leucochloris albicollis</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Leucolia violiceps</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Leucolia viridifrons</i>	Lislevand et al. 2007
<i>Lophornis adorabilis</i>	Schoener, 1965
<i>Lophornis brachylophus</i>	Schoener, 1965
<i>Lophornis chalybeus</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Lophornis delattrei</i>	Tobias et al. 2022
<i>Lophornis helenae</i>	Schoener, 1965
<i>Lophornis magnificus</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Lophornis ornatus</i>	Hilty, 2003; Junge & Mees, 1961; Tobias et al. 2022
<i>Lophornis pavoninus</i>	Schoener, 1965
<i>Lophornis stictolophus</i>	Schoener, 1965
<i>Mellisuga helenae</i>	Arendt et al. 2004; Dalsgaard et al. 2021; Tobias et al. 2022
<i>Mellisuga minima</i>	Dalsgaard et al. 2021; Tobias et al. 2022
<i>Metallura baroni</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Metallura iracunda</i>	Montoya et al. 2018
<i>Metallura theresiae</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Metallura tyrianthina</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Metallura williami</i>	Lislevand et al. 2007; Montoya et al. 2018
<i>Microchera albocoronata</i>	Maglianesi et al. 2014
<i>Microchera chionura</i>	Brown & Bowers, 1985
<i>Microchera cupreiceps</i>	Maglianesi et al. 2014
<i>Nesophlox evelynae</i>	Tobias et al. 2022
<i>Nesophlox lyrura</i>	Feo et al. 2015
<i>Ocreatus underwoodii</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003
<i>Opisthoprora euryptera</i>	Montoya et al. 2018
<i>Oreonympha nobilis</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Oreotrochilus estella</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Orthorhyncus cristatus</i>	Arendt et al. 2004; Dalsgaard et al. 2021; Tobias et al. 2022
<i>Oxypogon guerinii</i>	Montoya et al. 2018
<i>Oxypogon stubelii</i>	Montoya et al. 2018
<i>Pampa curvipennis</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Pampa rufa</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Panterpe insignis</i>	Dalsgaard et al. 2021; Maglianesi et al. 2014
<i>Patagona gigas</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Phaeochroa cuvierii</i>	Dalsgaard et al. 2021; Maglianesi et al. 2014
<i>Phaethornis anthophilus</i>	Hilty, 2003; Temeles et al. 2010
<i>Phaethornis atrimentalis</i>	Tobias et al. 2022

---

---

<i>Phaethornis augusti</i>	Hilty, 2003; Temeles et al. 2010
<i>Phaethornis bourcieri</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Phaethornis eurynome</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Phaethornis griseogularis</i>	Hilty, 2003
<i>Phaethornis guy</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Junge & Mees, 1961; Maglianesi et al. 2014; Temeles et al. 2010; Tobias et al. 2022
<i>Phaethornis hispidus</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Phaethornis longirostris</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Maglianesi et al. 2014; Temeles et al. 2010
<i>Phaethornis longuemareus</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Junge & Mees, 1961
<i>Phaethornis malaris</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Phaethornis pretrei</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Phaethornis ruber</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Snow, 1973
<i>Phaethornis rupurumii</i>	Hilty, 2003
<i>Phaethornis squalidus</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Phaethornis striigularis</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Maglianesi et al. 2014
<i>Phaethornis stuarti</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Phaethornis subochraceus</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Phaethornis superciliosus</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Snow, 1973
<i>Phaethornis syrmatophorus</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Phaethornis yaruqui</i>	Dalsgaard et al. 2021; Temeles et al. 2010
<i>Philodice bryantae</i>	Brown & Bowers, 1985
<i>Philodice mitchellii</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Phlogophilus hemileucurus</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Polyerata amabilis</i>	Maglianesi et al. 2014
<i>Polyerata rosenbergi</i>	Lislevand et al. 2007
<i>Polytmus guainumbi</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Tobias et al. 2022
<i>Polytmus theresiae</i>	Hilty, 2003
<i>Pterophanes cyanopterus</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Ramphodon naevius</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Ramphomicron dorsale</i>	Montoya et al. 2018
<i>Ramphomicron microrhynchum</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Riccordia bicolor</i>	Dalsgaard et al. 2021; Tobias et al. 2022
<i>Riccordia maugaeus</i>	Arendt et al. 2004; Dalsgaard et al. 2021; Tobias et al. 2022
<i>Riccordia ricordii</i>	Arendt et al. 2004; Dalsgaard et al. 2021; Tobias et al. 2022
<i>Riccordia swainsonii</i>	Arendt et al. 2004; Tobias et al. 2022
<i>Saucerottia beryllina</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Saucerottia cyanifrons</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Saucerottia cyanocephala</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Saucerottia cyanura</i>	Tobias et al. 2022
<i>Saucerottia edward</i>	Brown & Bowers, 1985

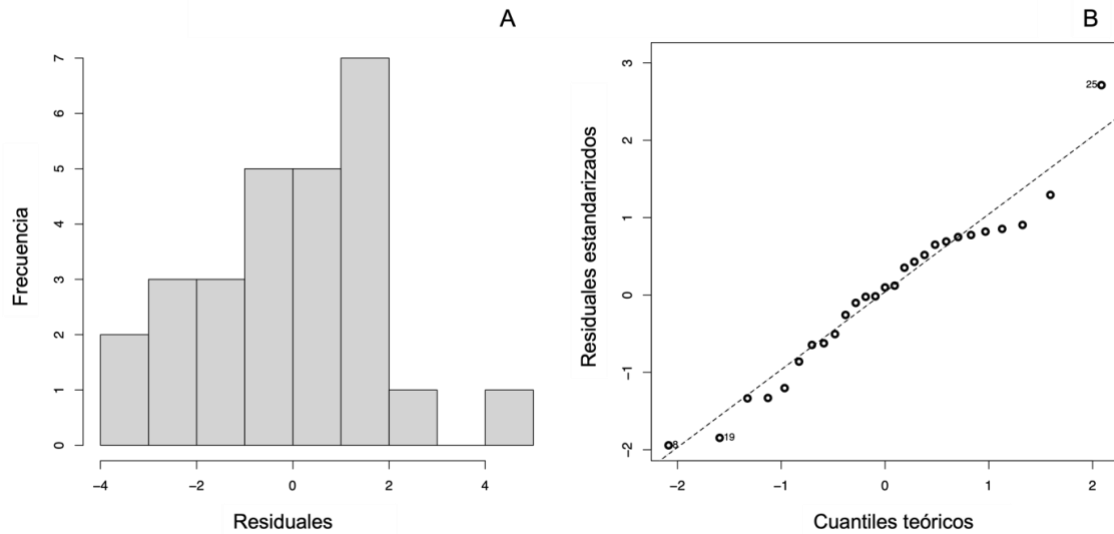
---

---

<i>Saucerottia saucerottei</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003
<i>Saucerottia tobaci</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Junge & Mees, 1961; Tobias et al. 2022
<i>Saucerottia viridigaster</i>	Hilty, 2003; Tobias et al. 2022
<i>Schistes albogularis</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Schistes geoffroyi</i>	Hilty, 2003
<i>Selasphorus ardens</i>	Brown & Bowers, 1985
<i>Selasphorus calliope</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Selasphorus ellioti</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Selasphorus flammula</i>	Dalsgaard et al. 2021; Maglianesi et al. 2014
<i>Selasphorus heloisa</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Selasphorus platycercus</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Selasphorus rufus</i>	Dalsgaard et al. 2021; Tobias et al. 2022
<i>Selasphorus sasin</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Selasphorus scintilla</i>	Dalsgaard et al. 2021; Maglianesi et al. 2014
<i>Stephanoxis lalandi</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Stephanoxis loddigesii</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Sternoclyta cyanopectus</i>	Hilty, 2003
<i>Thalurania colombica</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Maglianesi et al. 2014
<i>Thalurania furcata</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003
<i>Thalurania glaucopis</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Threnetes leucurus</i>	Dalsgaard et al. 2021; Snow, 1973
<i>Threnetes niger</i>	Hilty, 2003
<i>Threnetes ruckeri</i>	Dalsgaard et al. 2021; Hilty, 2003; Maglianesi et al. 2014; Temeles et al. 2010
<i>Tilmatura dupontii</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Topaza pella</i>	Hilty, 2003; Temeles et al. 2010
<i>Topaza pyra</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Trochilus polytmus</i>	Dalsgaard et al. 2021; Tobias et al. 2022
<i>Uranomitra franciae</i>	Dalsgaard et al. 2021
<i>Urochroa bougueri</i>	Montoya et al. 2018
<i>Urosticte benjamini</i>	Dalsgaard et al. 2021

---

**Anexo VII.** Pruebas de normalidad de los residuales del modelo de regresión lineal que evalúa la relación entre los datos de longitud de pico obtenidos de la literatura y los obtenidos de ejemplares de colecciones ornitológicas.



**Figura A7.** Pruebas gráficas de normalidad de los residuales del modelo lineal: longitud de pico de ejemplares de colección vs. longitud de pico de la literatura. A. Histograma mostrando la distribución de las frecuencias de los residuales. De presentar una distribución normal se esperaría ver una forma de campana. B. Diagrama cuantil-cuantil, comparando la distribución de cuantiles de una distribución normal (eje de las abscisas) y la distribución de los residuales de este modelo (eje de las ordenadas). De tener una distribución normal los residuales del modelo, los puntos deberían caer sobre la línea.

**Tabla A7.** Resultados de la prueba de normalidad Shapiro-Wilk para evaluar la normalidad de los residuales del modelo lineal: longitud de pico de ejemplares de colección vs. longitud de pico de la literatura. L col: longitud de pico de ejemplares de colección; L lit: longitud de pico de la literatura.

Variable	W	p	Interpretación
Residuales	0.96673	0.5181	Distribución normal
L col ~ L lit			

**Anexo VIII.** Valores de longitud de pico ponderada para cada país/isla.

**Tabla A8.** Valores de longitud de pico ponderada para cada país/isla dentro de la zona de interés que incluye México, Centroamérica, el norte de Sudamérica y las islas del Caribe (n=45). La longitud de pico ponderada se obtuvo ponderando por frecuencia de ocurrencia (datos de *eBird*) la longitud de pico de cada una de las especies reportadas en cada territorio. En el caso de los países, sólo se consideraron los estados con costa al mar Caribe o en los que haya registros de ocurrencia de *E. tithymaloides*.

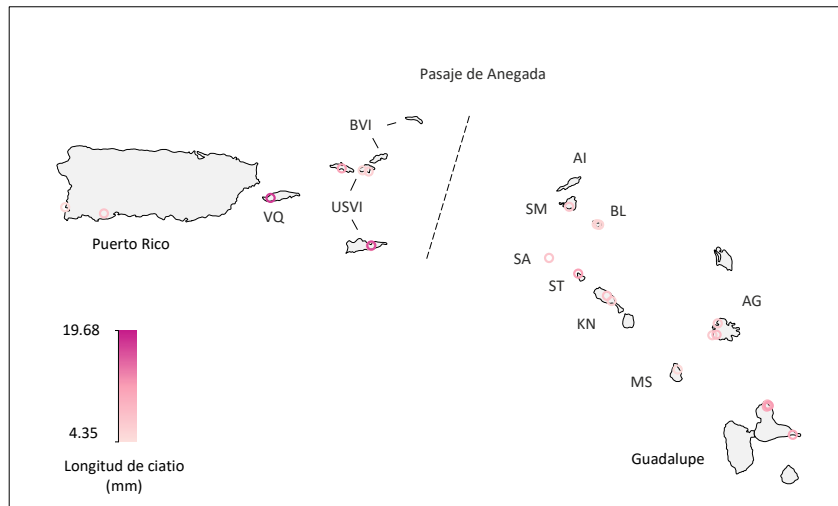
País/isla	Longitud de pico ponderada (mm)
Anguilla	19.786
Antigua	16.484
Aruba	15.350
Bahamas	17.858
Barbados	17.100
Barbuda	19.861
Belice	22.131
Bonaire	14.971
Islas Vírgenes Británicas	17.371
Islas Cayman	18.099
Colombia	20.815
Costa Rica	21.938
Cuba	18.384
Curaçao	15.349
Dominica	17.599
El Salvador	21.093
Florida	18.124
Guyana Francesa	20.755
Granada	15.649
Guadeloupe	16.829
Guatemala	21.658
Guyana	22.943
Haití	17.095
Honduras	21.080
Jamaica	18.927
Martinique	19.428
México	20.969
Montserrat	13.503
Nicaragua	21.775

---

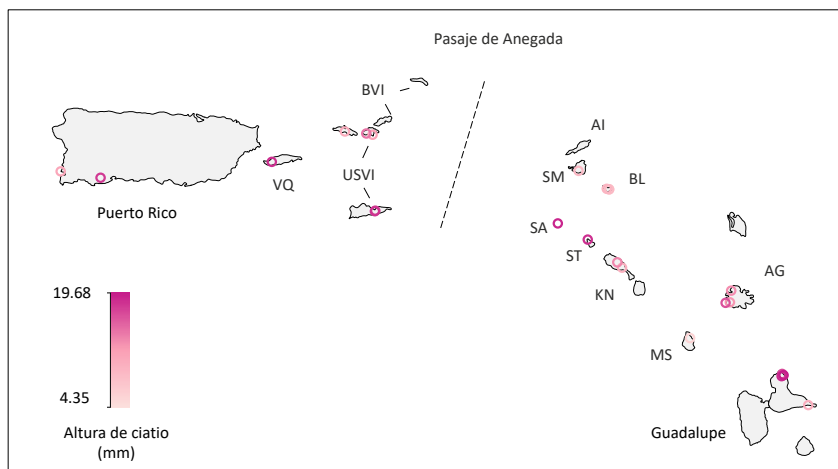
Panamá	22.427
Puerto Rico	21.630
República Dominicana	18.338
Saba	19.147
Saint Barthélemy	14.927
Saint Kitts & Nevis	16.913
Saint Lucia	17.664
Saint Martin	17.500
St. Croix	19.758
St. John	18.165
St. Vincent	14.694
Statia	12.964
Suriname	22.307
Trinidad & Tobago	21.294
Turks & Caicos	17.675
Venezuela	20.481

---

**Anexo IX.** Distribución geográfica de la variación en la morfología floral de *E. tithymaloides*: acercamiento a las islas adyacentes al Pasaje de Anegada.



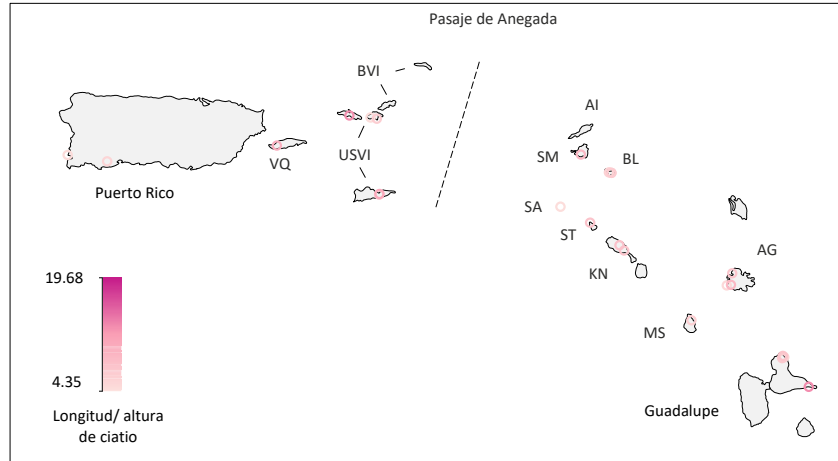
**Figura A9-1.** Longitud de los ciatios de *E. tithymaloides* en islas adyacentes al Pasaje de Anegada. VQ: Vieques (Puerto Rico), BVI: Islas Vírgenes Británicas, USVI: Islas Vírgenes de los Estados Unidos de América, SA: Saba, SM: San Martín, AI: Anguila, BL: San Bartolomé, ST: San Eustaquio, KN: San Cristóbal y Nieves, MS: Montserrat, AG: Antigua y Barbuda.



**Figura A9-2.** Altura de los ciatios de *E. tithymaloides* en islas adyacentes al Pasaje de Anegada. VQ: Vieques (Puerto Rico), BVI: Islas Vírgenes Británicas, USVI: Islas Vírgenes de los Estados Unidos de América, SA: Saba, SM: San Martín, AI: Anguila, BL: San

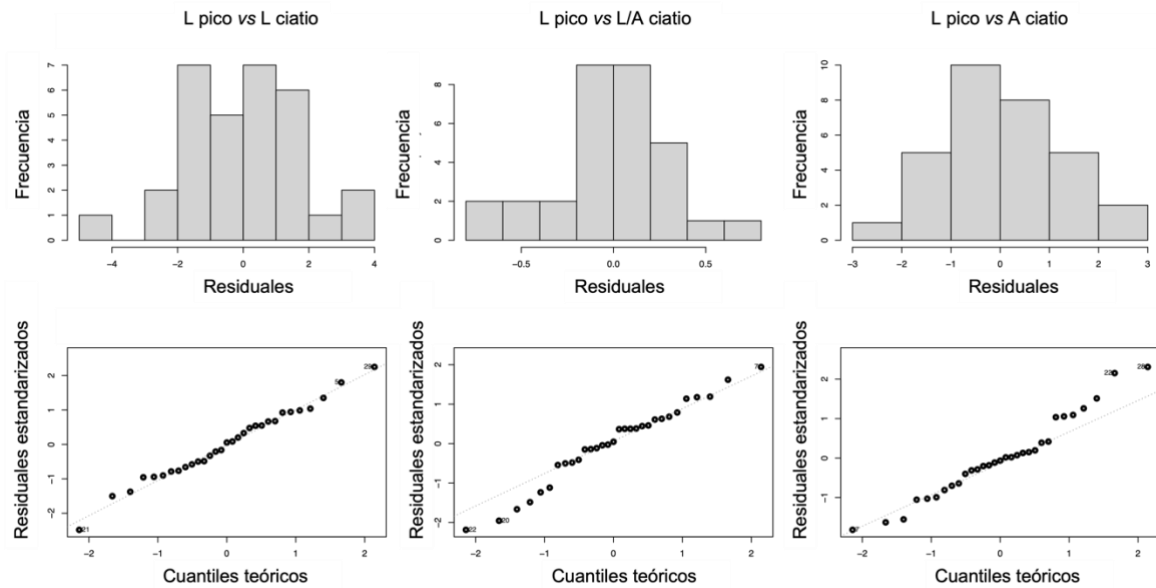


Bartolomé, ST: San Eustaquio, KN: San Cristóbal y Nieves, MS: Montserrat, AG: Antigua y Barbuda y Barbuda.



**Figura A9-3.** Proporción longitud:altura de los ciatios de *E. tithymaloides* en islas adyacentes al Pasaje de Anegada. VQ: Vieques (Puerto Rico), BVI: Islas Vírgenes Británicas, USVI: Islas Vírgenes de los Estados Unidos de América, SA: Saba, SM: San Martín, AI: Anguila, BL: San Bartolomé, ST: San Eustaquio, KN: San Cristóbal y Nieves, MS: Montserrat, AG: Antigua y Barbuda.

**Anexo X.** Pruebas gráficas de normalidad de los residuales de los modelos lineales que evalúan la relación entre las dimensiones (longitud y altura) o forma del ciatio (proporción L:A), y la longitud del pico ponderada en cada área.



**Figura A10.** Pruebas gráficas de normalidad de los modelos (de izquierda a derecha): longitud de ciatio (L ciatio) vs. longitud de pico ponderada (L pico), proporción L:A de ciatio (L/A ciatio) vs. longitud de pico ponderada (L pico) y altura de ciatio (A ciatio) vs. longitud de pico ponderada (L pico). Arriba: histogramas mostrando la distribución de las frecuencias de los residuales. De presentar una distribución normal se esperaría ver una forma de campana. Abajo: diagramas cuantil-cuantil comparando la distribución de cuantiles de una distribución normal (eje de las abscisas) y la distribución de los residuales de este modelo (eje de las ordenadas). De tener una distribución normal los residuales del modelo, los puntos deberían caer sobre la línea.

**Anexo XI.** Bibliografía adicional. Referencias citadas como información complementaria en el Anexo I.

James, K. H. (2005). A simple synthesis of Caribbean geology. *Caribbean Journal of Earth Science*, 39, 69–82.

Robertson, R., & Cramer, K. L. (2014). Defining and Dividing the Greater Caribbean: Insights from the Biogeography of Shorefishes. *PLoS ONE*, 9(7), e102918–e102918.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102918>