

**ANÁLISIS COMPARATIVO FILOGENÉTICO DE LA ESTRUCTURA DE LOS
NIDOS DE LOS COLIBRÍES (AVES: TROCHILIDAE)**

ANDRÉS FELIPE TIGREROS-ANDRADE

**UNIVERSIDAD ICESI
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
SANTIAGO DE CALI**

2017

**ANÁLISIS COMPARATIVO FILOGENÉTICO DE LA ESTRUCTURA DE LOS
NIDOS DE LOS COLIBRÍES (AVES: TROCHILIDAE)**

ANDRÉS FELIPE TIGREROS-ANDRADE

**TESIS DE GRADO COMO REQUISITO PARCIAL PARA OPTAR AL TÍTULO
PREGRADO EN BIOLOGÍA**

TUTORES TEMÁTICOS:

GUSTAVO ADOLFO LONDOÑO GUERRERO PhD

MARÍA DEL ROSARIO CASTAÑEDA PRADA PhD

UNIVERSIDAD ICESI

**FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, DEPARTAMENTO DE CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

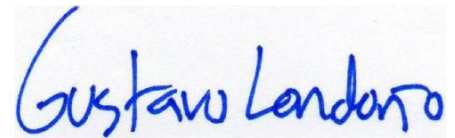
SANTIAGO DE CALI, COLOMBIA

2017

APROBADO POR:



Paola Andrea Caicedo Burbano
Evaluadora



Gustavo Adolfo Londoño Guerrero
Tutor del Proyecto



María del Rosario Castañeda Prada
Tutora del Proyecto

AGRADECIMIENTOS

Le otorgo mi más sinceros agradecimientos a mis tutores, los doctores Gustavo Londoño y María del Rosario Castañeda por su continuo apoyo, acompañamiento y paciencia en la ejecución de este trabajo de grado. A Gustavo por sus continuas enseñanzas sobre este hermoso grupo taxonómico de las aves y a Rosario por haberme sumergido en la apasionante disciplina de la biología evolutiva. También quisiera agradecerle a todas las personas que hicieron parte de la colección de esta inmensa cantidad de datos obtenidas en los estudios de campo del profesor Gustavo, ya que sin ellos no hubiera podido estudiar la evolución de los nidos de los colibríes.

Le agradezco a mis padres, mi tío y a mis abuelos por siempre haberme apoyado en mis estudios universitarios, por siempre acompañarme a pesar de las decisiones que he tomado a lo largo de mi vida y por ser lo más importante que tengo en la vida. A Jhan Carlos Salazar, Manuel Sánchez y Mario Loaiza por la ayuda prestada para solucionar los problemas obtenidos con los análisis evolutivos ejecutados en R. A todos mis amigos de la carrera, Margarita Cantero, Daniela Varón, Jorge Lizarazo y los demás, que siempre estuvieron apoyándome emotivamente para poder completar este estudio. Y por último, pero no menos importante, a Eliana Ceballes, por haberme apoyado incondicionalmente en todos los proyectos que he llevado y llevaré a lo largo de mi vida profesional y ser aquella persona que me ha acompañado en los momentos fáciles y difíciles y hacer de mí una mejor persona y un mejor científico.

CONTENIDO

RESUMEN.....	6
1. INTRODUCCIÓN.....	7
2. DESCRIPCIÓN DEL PROYECTO.....	9
2.1. Planteamiento de la pregunta de investigación	9
2.2. Marco teórico y estado del arte.....	10
3. OBJETIVOS	12
3.1. Objetivo general.....	12
3.2. Objetivos específicos	12
4. METODOLOGÍA.....	13
4.1. Datos	13
4.2. Análisis filogenético de componentes principales	13
4.3. Reconstrucción de caracteres ancestrales	14
4.4. Utilidad de los nidos en la reconstrucción de filogenias.....	14
5. RESULTADOS	16
6. DISCUSIÓN.....	21
7. CONCLUSIONES.....	24
8. RECOMENDACIONES	25
9. REFERENCIAS	26
10. ANEXOS.....	32

RESUMEN

Algunos rasgos del comportamiento podrían ser tan evolutivamente informativos como lo son los caracteres moleculares y morfológicos al momento de reconstruir relaciones filogenéticas entre especies. Entre estos caracteres se ha evaluado en algunas ocasiones la utilidad de los nidos de las aves para la estimación de filogenias. En este trabajo se compilan un conjunto de datos correspondientes a diferentes caracteres de los nidos de la familia de los colibríes (Trochilidae), para evaluar si estos son útiles en el área de la filogenética. Se obtuvieron datos de 501 nidos de 44 especies de colibríes y 4 de vencejos (outgroups). Estos datos correspondían al tipo de soporte de los nidos, medidas de ancho y largo, externos e internos, grosor, altura, profundidad, masa del nido, y además datos asociados a la masa de los adultos que incuban los huevos. Los datos continuos de las medidas se analizaron con el método pPCA (Phylogenetic principal component analysis) en el cual se retuvieron los primeros componentes principales, para los cuales se realizaron las respectivas correlaciones. De esto se determinó que las medidas que mejor explicaban la mayor variación en los nidos y que las de mayor correlación eran el ancho y el largo externos ($r^2=0,83$; $P=2,2e^{-16}$). A estas dos medidas, al soporte de los nidos y a la masa de los adultos se le realizaron varios métodos comparativos para estudiar su evolución. De estos se determinó que el tipo de soporte ancestral de los colibríes es de tipo inferior, y que sus nidos tenían dimensiones entre los 40 y 50mm de largo y ancho externos. Además, se obtuvo que el ancestro de los colibríes tenía un valor de masa corporal cercano a los 6g. Por último, se calcularon índices de consistencia y retención para los caracteres discretos y se obtuvo que estos poseían altos niveles de homoplasia (CI=0.33), pero también contenían alta información filogenética (RI=0.76). Con esto se muestra que los nidos de los colibríes no son una fuente viable de información para la reconstrucción de filogenias, pero si pueden ser evolutivamente informativos dentro de la familia Trochilidae.

Palabras claves: Mapeo de caracteres ancestrales, soporte de los nidos, dimensiones, comportamiento

1. INTRODUCCIÓN

Actualmente se considera que los caracteres morfológicos y moleculares son rasgos más precisos para estimar relaciones evolutivas en contraste al comportamiento (Clayton & Harvey 1993). No obstante, Nik Tinbergen (1959) argumentó que, en principio, no existe una razón por la cual los rasgos del comportamiento se consideren ni más ni menos confiables o útiles que otros rasgos para desentrañar la evolución de un grupo taxonómico. Existen varios estudios que sugieren que el comportamiento es evolutivamente labil por lo cual no provee información sobre relaciones evolutivas entre taxa (e.g. Atz 1970, Urbani 1989, Lee et al. 1996, Blomberg et al. 2003). Sin embargo, existen otros estudios que apoyan el argumento de Tinbergen (e.g., McLennan et al. 1988, Brooks & McLennan 1991, McKittrick 1991, de Queiroz & Wimberger 1993, Paterson et al. 1995), y sugieren que caracteres derivados de comportamientos pueden ser una herramienta útil para reconstruir las relaciones evolutivas entre taxa, por ejemplo con el uso de telas de arañas (Blamires 2006, Kuntner et al. 2008), avisperos (Bailey 2009), y nidos de aves (de Queiroz & Wimberger 1993, Zyskowski & Prum 1999). En este estudio utilizaremos los nidos de varias especies de colibríes para reconstruir la evolución de este carácter dentro de la familia Trochilidae.

Los nidos son una parte del fenotipo extendido (FE) de las aves y proveen información física del comportamiento que se ve reflejada en su construcción (Hansell 2000). El concepto de fenotipo extendido argumenta que, al igual que hay genes que codifican para el color de los ojos y la morfología, deben existir genes que codifiquen para que a través del comportamiento las aves diseñen sus nidos (Dilger 1962) y las arañas sus telas (Orb-weaver Spiders; Dawkins 1982, Hansell 2000, Blamires, 2010). Esto se apoya sobre la premisa que los nidos poseen características especie-específicas (Collias & Collias 1984), lo cual conllevaría a pensar sobre las posibles bases genéticas asociadas en la construcción de los nidos y su utilidad en la reconstrucción de filogenias. Estudios con grupos de aves que han utilizado los nidos para reconstruir filogenias han encontrado evidencia contrastante. Zyskowski & Prum (1999) hallaron que dentro la familia Furnariidae la mayoría de la variación en la construcción de los nidos se encontraba a nivel de género y no de especie. Por otro lado Lee et al. (1996) encontraron que este tipo de caracteres no son filogenéticamente informativos dentro de la tribu Colcaliini en la familia de los vencejos. A pesar de los resultados que obtuvieron, Zyskowski & Prum (1999) no advocaron por utilizar estos caracteres en las reconstrucciones filogenéticas ya que el comportamiento puede ser informativo en un linaje pero muy variable en otros. En contraste, otros estudios han demostrado la utilidad de los nidos de las aves como caracteres filogenéticos útiles (e.g. de Queiroz & Wimberger 1993, Winkler & Sheldon 1993, Sturmbauer et al. 1998)

Con base en lo anterior, nuestro objetivo es realizar un análisis comparativo filogenético de caracteres que describan la arquitectura de los nidos de colibríes (Aves: Trochilidae). Este análisis se desarrolló para reconstruir la evolución de caracteres de los nidos dentro de la filogenia de la familia y también para evaluar la utilidad de los diferentes caracteres de los nidos en la reconstrucción y estimación de filogenias aviares.

2. DESCRIPCIÓN DEL PROYECTO

2.1. Planteamiento de la pregunta de investigación

En el área de la biología evolutiva existe aún un debate sobre qué tipo caracteres son más útiles para la reconstrucción de relaciones evolutivas (Clayton & Harvey 1993). Para resolver este interrogante, se han realizado diferentes estudios utilizando métodos comparativos para determinar cuál de los diferentes tipos de caracteres es el más robusto para reconstruir el pasado de diferentes taxones. Entre los caracteres utilizados en la reconstrucción de filogenias, los más discutidos son los comportamentales. Las opiniones varían entre estudios que han encontrado que el comportamiento es evolutivamente labil y por lo tanto no provee información precisa sobre relaciones evolutivas (Atz 1970, Urbani 1989), y estudios que soportan la utilidad de estos caracteres comportamentales en estudios filogenéticos debido a que son resultado de procesos evolutivos y de selección (de Queiroz & Wimberger 1993, Winkler & Sheldon 1993, McLennan 1994, Paterson et al. 1995, McDowall 1997).

El comportamiento de construcción de nidos en las aves se ha empleado en este tipo de estudios, y está caracterizado por la utilización de una amplia gama de formas, materiales, y sitios de construcción (Gill 2006), haciéndolos una propiedad intrínseca de la especie al igual que su morfología o fisiología (Collias & Collias 1984). Gracias a esta amplia variedad de arquitecturas y a la conservación de las mismas en la historia evolutiva de las aves, este tipo de caracteres deberían ser útiles filogenéticamente, en la medida que hayan sido resultado de procesos evolutivos y/o de selección, y que tengan una base genética más que ambiental (McDowall 1997). Con base en lo anterior, se planteó realizar un análisis filogenético comparativo utilizando caracteres de la arquitectura de los nidos de diferentes especies de colibríes (Aves: Trochilidae). El objetivo es establecer la evolución de los caracteres de la arquitectura de nidos en la familia Trochilidae, así como evaluar la utilidad de estos, como caracteres de fenotipo extendido, para la reconstrucción filogenética.

2.2. Marco teórico y estado del arte

La información obtenida de estudios filogenéticos es vital para el entendimiento de los procesos evolutivos por los que han pasado diferentes genes y especies (Futuyma 2013). Para evaluar la evolución de caracteres comúnmente se utiliza el mapeo de caracteres ancestrales. Es una técnica que utiliza una filogenia y datos de caracteres de especies para estimar condiciones ancestrales de rasgos fenotípicos, usualmente, en los nodos internos del árbol (Omland 2014). Es un procedimiento que puede ayudarnos a entender el patrón y momento de evolución del carácter estimado (Finarelli & Flynn 2006).

El biólogo evolutivo Richard Dawkins propuso el concepto del Fenotipo Extendido (FE) en 1982 (Dawkins 1982). Este concepto argumenta que, en la misma manera que existen genes demostrables para la forma corporal o el color de los ojos, debe haber genes cuya expresión fenotípica se hace aparente directamente en el comportamiento, por ejemplo en la red de arañas de la familia Araneidae (Orb-weaver Spiders; Hansell 2000, Blamires 2010). Se sabe que la construcción de nidos en las aves es una detallada parte de su fenotipo extendido, que deja evidencia física y durable de este comportamiento. Esto se apoya sobre la aceptación general de que los nidos poseen características especie-específicas (Collias & Collias 1984), lo cual conllevaría a pensar sobre las posibles bases genéticas envueltas en la construcción de estas arquitecturas.

Aunque se reconoce que los nidos son un FE de las aves, se han originado muchas críticas en cuanto a la utilidad de los caracteres comportamentales para establecer relaciones filogenéticas (e.g. Atz 1970, Hodos 1976, Aronson 1981, Urbani 1989). Por una parte, muchos investigadores apoyan la idea de utilizar rasgos del comportamiento para este tipo de estudios (e.g. McLennan et al. 1988, Paterson et al. 1995). Por ejemplo, Tinbergen (1959) argumentó que no había razón por la cual el comportamiento debería ser menos fiable que otros rasgos para mirar hacia el pasado de las especies. Múltiples autores concuerdan con Tinbergen en que los caracteres comportamentales pueden ser usados para reconstruir estimaciones robustas de filogenias, indicando que estos pueden ser tan informativos como los caracteres moleculares y morfológicos (Prum 1990, de Queiroz & Wimberger 1993, Paterson et al. 1995, Kennedy et al. 1996, Zyskowski & Prum 1999).

Con respecto a estudios anteriores, en algunos se ha concluido que estos caracteres de los nidos no eran filogenéticamente informativos dentro de la tribu de vencejos Collocaliini (Lee et al. 1996). Por otra parte, Zyskowski & Prum (1999) encontraron que dentro de la familia Furnariidae la mayoría de la variación en la construcción de los nidos está más distribuida entre los géneros que entre las especies (i.e. poca variación intraespecífica), así como también que los caracteres de los nidos proveen un soporte para agrupamientos filogenéticos. A pesar de los resultados que obtuvieron, Zyskowski & Prum (1999) no advocaban por la

utilización de los caracteres de nidos en las reconstrucciones filogenéticas, sino más bien como una prueba de la utilidad de los mismos en la sistemática de las aves, aclarando que al igual que con otros caracteres sistemáticos, el comportamiento puede ser filogenéticamente informativo en un linaje, pero muy variable en cualquier otro. Otros estudios también han demostrado que los nidos pueden proveer caracteres sistemáticos útiles (e.g. Prum 1993, Winkler & Sheldon 1993, Sturmbauer et al. 1998).

En este proyecto se propone establecer la historia evolutiva de caracteres asociados a la arquitectura de los nidos de la familia de los colibríes (Trochilidae), a través de un mapeo de caracteres y, además, evaluar si estos pueden ser útiles para la reconstrucción de relaciones filogenéticas.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo general

Realizar un análisis comparativo filogenético de caracteres que describan la arquitectura de los nidos en especies de colibríes (Aves: Trochilidae).

3.2. Objetivos específicos

- 3.2.1.** Determinar los caracteres que describan la arquitectura de los nidos de los colibríes.
- 3.2.2.** Evaluar la evolución de estos caracteres a través de la filogenia
- 3.2.3.** Determinar si existe una concordancia en la ocurrencia de cambios en los diferentes caracteres evaluados
- 3.2.4.** Analizar la utilidad de los caracteres asociados a la arquitectura de nidos, como caracteres para la reconstrucción de filogenias.

4. METODOLOGÍA

4.1. Datos

Se buscó información asociada a dimensiones de los nidos de colibríes para un total de 48 especies (anexo 1). Esta se obtuvo de datos que provenían de estudios en campo, colecciones biológicas y literatura. Se encontró que los soportes de los nidos varían entre diferentes especies de colibríes. Dentro de las especies evaluadas se realizó una clasificación mayor de los nidos en 4 categorías. La primera fueron nidos soportados en una estructura vertical similar a una pared (Soporte de Pared, anexo 2). En la segunda se incluyeron los nidos sujetos a la parte apical de hojas de diferentes especies vegetales. A estos se les clasificó como nidos con un soporte lateral superior (anexo 3), generalmente observados en los colibríes ermitaños (*Phaethornitinae*). En la tercera se incluyeron nidos con un soporte inferior. Dentro de esta categoría se clasificaron aquellos nidos que son soportados en su base, ya sea encima de hojas (e.g. *Florisuga mellivora*; anexo 4 y 5) o ramas de algunas plantas. En la última categoría, nidos con soporte superior, se incluyeron nidos con un tipo de anclaje en el cual se sujetara solo una porción superior del mismo (e.g. *Metallura tyrianthina*, anexo 6). Además, se tomaron datos de diferentes dimensiones de los nidos (Anexo 7) como lo son el ancho y largo externos e internos, la altura, el grosor, la profundidad, la masa del nido y de los adultos.

Los árboles filogenéticos para los análisis comparativos fueron obtenidos de la página web <https://birdtree.org/> (Jetz et al. 2012). De este servidor se descargaron 2000 árboles que representaran las 48 especies en estudio. Para los análisis fue necesario obtener un consenso de estos árboles. El consenso se obtuvo por medio la función *consensus.edges* del paquete *phytools* utilizando los parámetros por defecto. Esta función calcula árboles consensos por diferentes métodos posibles. Estos métodos pueden ser de medias por borde (mean-edges) o el método de mínimos cuadrados (least squares). Para calcular nuestro consenso se utilizó el método de mean-edges. Debido a que el consenso obtenido resultó con una politomía en un nodo dentro de los ermitaños se utilizó la función *multi2di* del paquete *ape* (Paradis et al. 2004) para resolverla. Esta función colapsa o resuelve las politomías dentro de filogenias, transformándolas en una serie de dicotomías con una o más ramas de largo cero. Este mismo consenso se utilizó en los análisis posteriores cuando fue requerido.

4.2. Análisis filogenético de componentes principales

Se realizó un análisis de componentes principales filogenético (pPCA, Phylogenetic Principal Component Analysis) en el paquete *phytools* (Revell 2012) del programa estadístico R (R Core Team 2017) utilizando la función *phyl.pca*.

Esto para reducir la cantidad de las medidas de los nidos, definir las variables que explicaban la mayor variación y utilizarlas en posteriores análisis. Las medias de los datos fueron corridas en el pPCA para no obtener bloques de correlación entre individuos en vez de obtenerlos entre las especies de estudio. Luego de haber determinado aquellas dimensiones que explicaban el mayor porcentaje de variación se procedió a calcular valores de correlación de Pearson entre las medidas explicativas obtenidas en los componentes principales con los valores reales. Aquellas que mostraron mayor correlación fueron utilizadas en las estimaciones de estados ancestrales y posteriores análisis.

4.3. Reconstrucción de caracteres ancestrales

Para determinar la evolución del soporte de los nidos se realizó una reconstrucción de caracteres ancestrales utilizando la función *ace* del paquete *ape* (Paradis 2004). Con esto se estima cual de los soportes de nido evaluados tiene mayor probabilidad de ser el estado en los nodos internos y en la raíz del árbol. Esta función estima estados ancestrales de caracteres y la incertidumbre asociada por medio de diferentes modelos. Para el análisis, se consideraron los siguientes modelos de evolución de caracteres: tasas iguales (equal-rates o ER), tasas diferentes (all-rates-different o ARD) y el simétrico (symmetrical o SYM). Para seleccionar cual modelo mejor explica la distribución de datos se utilizó la función *AIC.ace* del mismo paquete, la cual calcula el criterio de información de Akaike (AIC) de cada modelo evaluado.

Para estimar la condición ancestral de los caracteres continuos se realizó una estimación de estados ancestrales por medio de la función *fastAnc* del paquete *phytools* (Revell 2012). *fastAnc* realiza una estimación rápida de la máxima verosimilitud de los estados ancestrales para caracteres continuos, dando como resultado los estados ancestrales estimados para cada nodo interno. Esta se corrió con los caracteres del largo y ancho externo de los nidos debido a la alta correlación entre ambas medidas. Estos resultados de estimaciones para los nodos ancestrales fueron graficados utilizando la función *contMap* del mismo paquete.

4.4. Utilidad de los nidos en la reconstrucción de filogenias

Para determinar la utilidad de los nidos en la reconstrucción de filogenias se calcularon índices de consistencia y de retención (Kluge & Farris 1969, Farris 1989). Estos se hizo utilizando el programa Mesquite (Maddison & Maddison 2017). El índice de consistencia (CI) es un estimador directo de homoplasia (i.e. de 0 a 1, si CI=1 no existe homoplasia). El índice de retención (RI) es un aproximado sobre lo bien que el carácter evaluado se ajusta al árbol (i.e. de 0 a 1, si RI=1 se ajusta perfectamente). Si en las reconstrucciones se obtienen índices con valores por debajo y por encima de 0.5 (CI y RI respectivamente), esto

indicaría que, para los taxa de estudio, los caracteres evaluados no son útiles en la estimación de filogenias debido al alto nivel de homoplasia que presentaron.

5. RESULTADOS

Se estudiaron 501 nidos de 48 especies en total, 44 especies de colibríes incluidas en 26 géneros y 4 especies vencejos en 3 géneros, los cuales fueron establecidos como grupos externos (outgroups). Del pPCA corrido se retuvieron los dos primeros componentes (PC1 y PC2). La variación de los nidos entre las especies de colibríes está explicada principalmente por el largo y el ancho tanto externos como internos (PC1, 41%). La altura, la profundidad y la masa del nido explicaron en menor grado la variación dentro de los nidos (PC2, 23%, Anexo 8), obteniendo que la variable menos explicativa fue el grosor del nido. La correlación entre el largo y el ancho externos ($r^2=0,83$; $P<0.001$) de los nidos fue mayor en comparación a la de otras dimensiones. Debido a esta alta relación, el conjunto de datos para la estimación ancestral de datos continuos de los nidos de los colibríes se redujo a estas dos medidas, además de la masa de los adultos para evaluar si existía alguna relación entre las dimensiones del nido y la masa de los colibríes.

Para la reconstrucción de estados discretos se obtuvo que el mejor modelo evaluado, era el modelo ER (Anexo 9). Nuestro análisis muestra pocos cambios en los soportes de nido en diferentes clados de la familia, exhibiendo eventos de convergencia en el soporte de pared y el lateral superior en diferentes clados. Nuestra reconstrucción de estados ancestrales mostró que la máxima verosimilitud fue obtenida para el soporte de pared como estado en el ancestro común entre vencejos y colibríes (figura 1) en comparación a los demás soportes evaluados (anexo 9). Este soporte apareció como convergencia en tres taxa diferentes dentro de especies más derivadas en la filogenia, por ejemplo en el género *Doryfera*, (clado 2), *Chalcostigma ruficeps* y *Metallura tyrianthina* (clado 4) y por último en *Urochroa bougueri* (clado 6). Se obtuvo un valor de similitud menor para el tipo de soporte inferior. Este se originó en el ancestro del cual divergen los ermitaños (clado 1) de los demás colibríes, siendo este el nodo que describe el tipo de soporte que utilizaba el ancestro de Trochilidae. Se observa que este tipo de soporte, desde su aparición en la familia hace aproximadamente 35 millones de años, se siguió presentando en diferentes especies de colibríes con cuatro transiciones hacia otros soportes en los nodos del árbol, sin convergencia de este carácter en otras especies.

La evolución del soporte lateral superior se dio tres veces dentro de la filogenia, en el ancestro del clado de los ermitaños (clado 1) y como convergencia en dos especies, *Heliangelus amethysticollis* y *Haplophaedia aureliae*. Desde su origen, este tipo de soporte se hizo característico de los ermitaños, ya que se encontró en todas las especies evaluadas de estos colibríes. Este análisis revela que el soporte superior es una apomorfía dentro de esta familia, resultado de una transición desde el soporte inferior. A partir del soporte inferior, se observa convergencia con el outgroup del soporte de pared en las especies de *Doryfera*, *Chalcostigma ruficeps* y *Metallura tyrianthina*. Por último, el soporte superior se observa como un carácter plesiomorfo que se dio en el ancestro del clado 4.

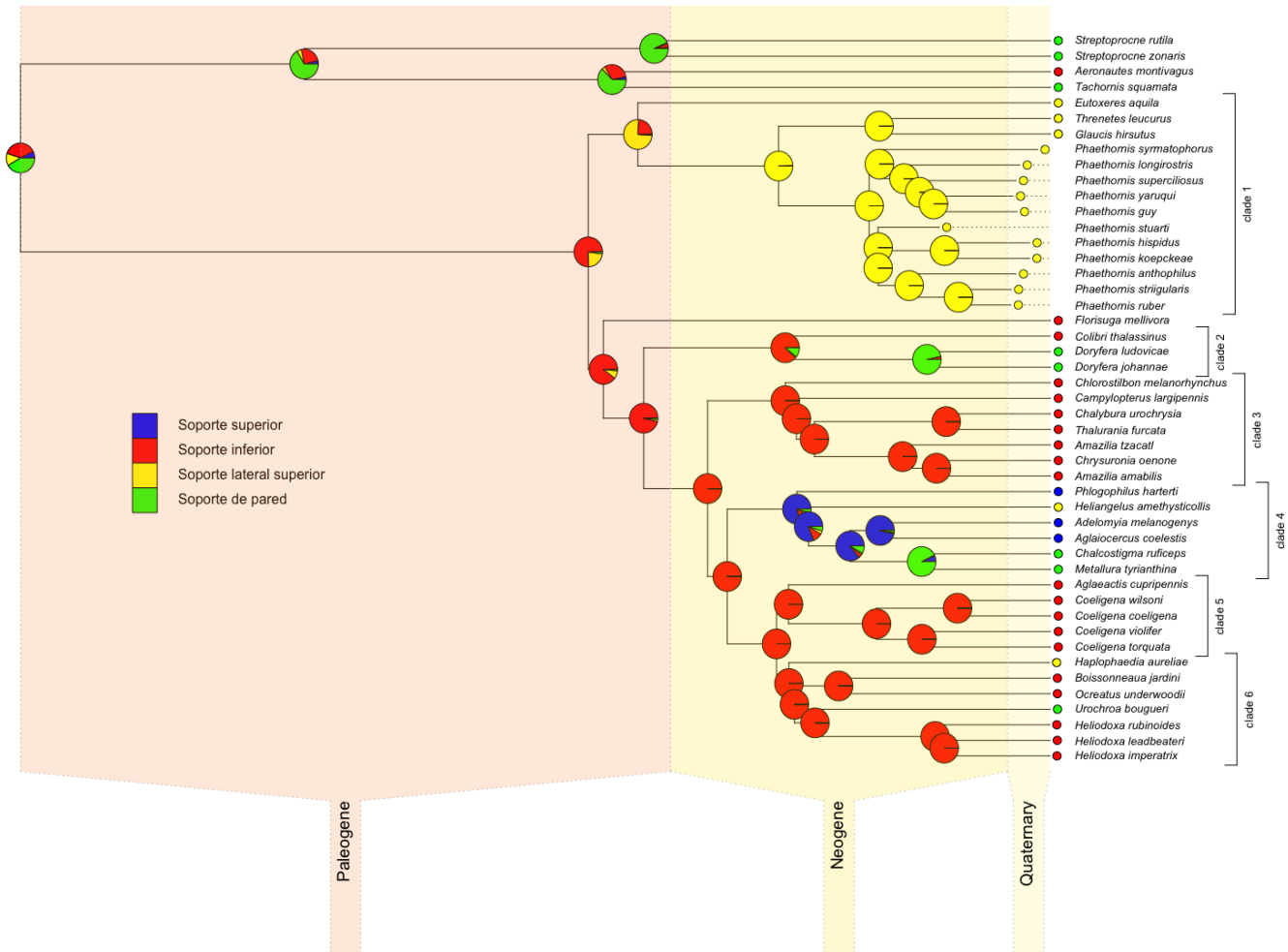


Figura 1. Tipos de soportes mapeados en el consenso de los árboles obtenidos de BirdTree. Esta estimación de estados ancestrales se realizó por medio de *ace* (Paradis et al. 2004). Se corrió utilizando un modelo de tasas iguales (ER, Log-verosimilitud=-34,46). Los colores indicados en las puntas del árbol representan el estado actual del soporte para cada especie evaluada. Las gráficas de tortas en los nodos del árbol indican la proporción posterior de verosimilitud que soporta cada estado de carácter como estado ancestral del nodo en observación.

En la reconstrucción de caracteres continuos con las medidas que mejor explicaban la variación en la forma del nido y de mayor correlación (largo y ancho externos; figura 2), se obtuvo que el carácter ancestral estimado para estas variables eran valores intermedios a los encontrados para los nidos de las especies de estudio en los datos de campo. Estos valores aproximados a los 40mm para el largo y 50mm para el ancho de los nidos de los colibríes. En esta reconstrucción se muestra que estos caracteres han evolucionado de manera independiente dentro de la filogenia. Se observa que el largo y el ancho externos varían entre clados, pero no lo hacen de manera continua, i.e. con una disminución o aumento gradual a medida que evolucionaron estas especies. A

pesar de esto, se observa que estas dimensiones se mantienen entre especies que se encuentran dentro de los mismos clados con pocas variaciones.

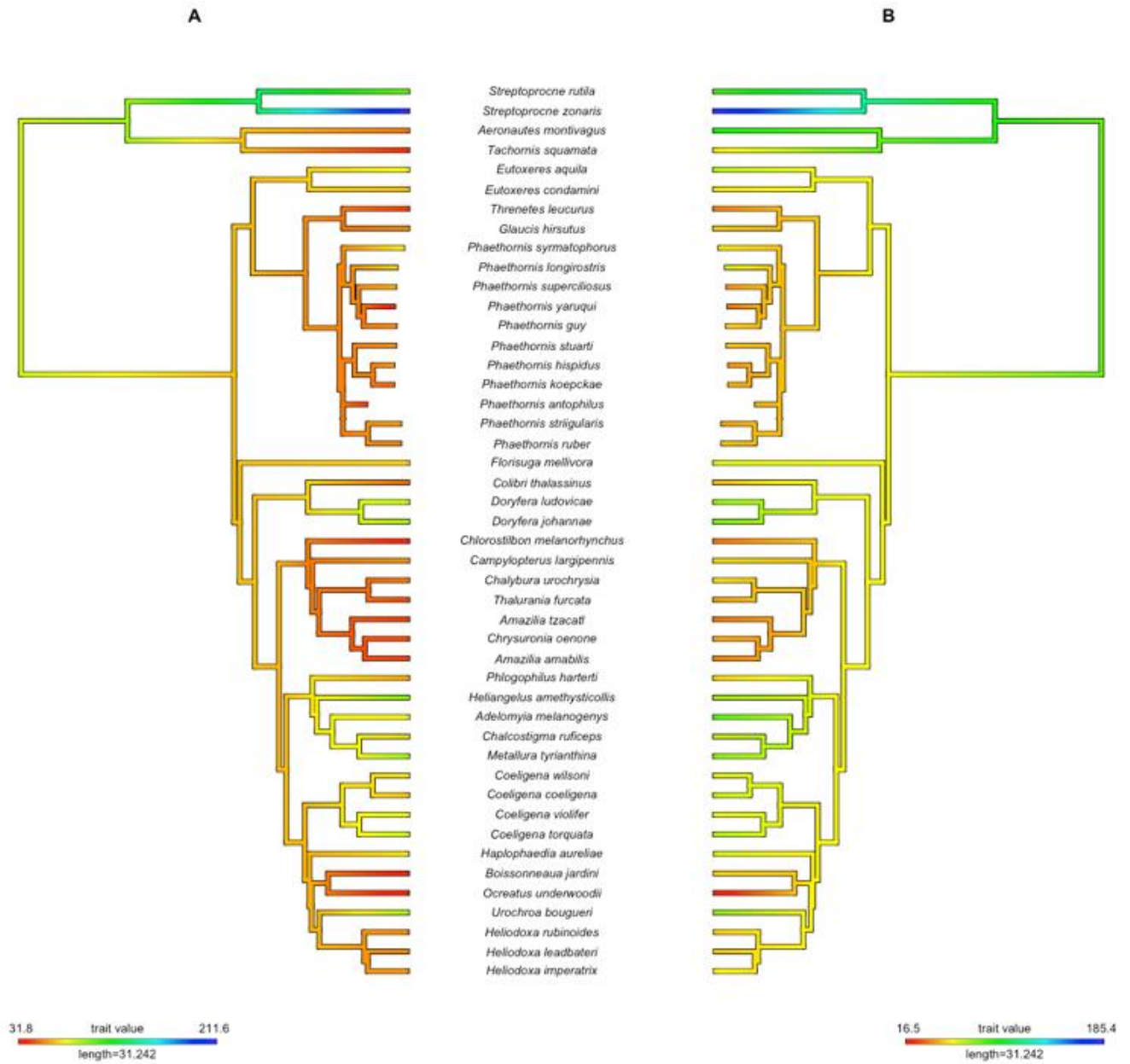


Figura 2. Reconstrucción de estados ancestrales para medidas del largo (A) y ancho (B) externos de los nidos en el consenso de los árboles de BirdTree. Los mapas de calor a lo largo de las ramas del árbol muestran los estados de carácter estimados para estas medidas en milímetros y como estas evolucionaron a lo largo de la familia de los colibríes. Este mapeo se realizó por medio de la función *fastAnc* de *phytools* (Revell 2012).

Para la reconstrucción ancestral del largo externo de los nidos en comparación a la de la masa de los adultos, se observa una alta variación de esta última medida

a lo largo de la filogenia. No se obtuvieron patrones evolutivos en los que se diera una relación entre la variación del largo externo de los nidos con la masa de los adultos de los colibríes. Esto también se observa en los resultados obtenidos para la correlación de Pearson corrida para estas dos variables ($r^2=0,13$, $P=0,004$). Se obtuvo que el ancestro estimado para el adulto de los colibríes podría haber tenido valores de masa corporal de más de 6g.

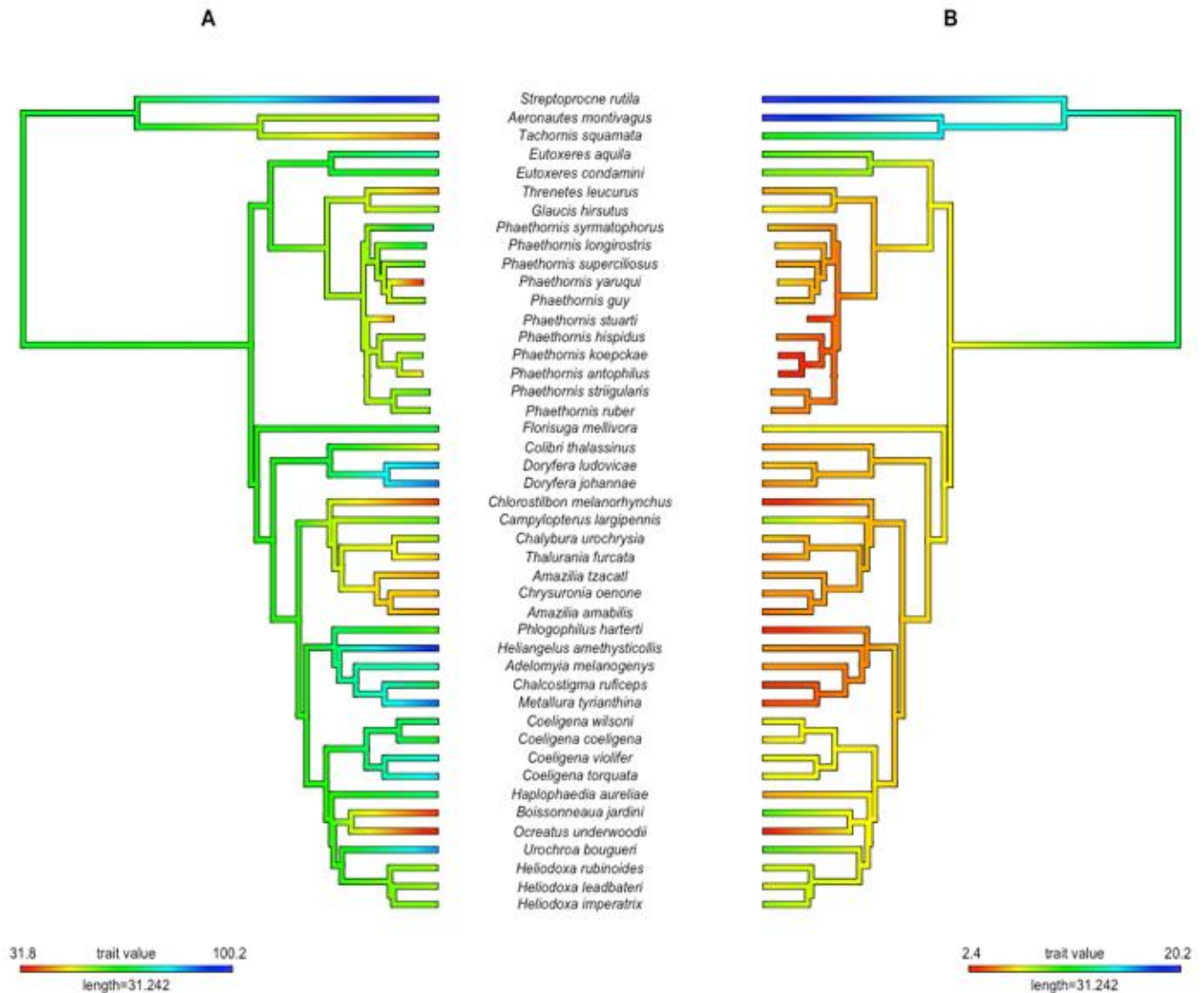


Figura 3. Reconstrucción de estados ancestrales para medidas del largo (A) y la masa de las hembras adultas (B). Los mapas de calor a lo largo de las ramas del árbol muestran los estados de carácter estimados para estas medidas en milímetros y gramos respectivamente y como estos han evolucionado a medida que se originaron las diferentes especies de colibríes. Este mapeo se realizó por medio de la función *fastAnc* de *phytools* (Revell 2012).

Por último, con base en los índices calculados para los caracteres del soporte de los nidos, estos mostraron altos niveles de homoplasia ($CI=0,33$), aunque se ajustaron en un alto grado la topología del árbol ($RI=0,76$).

6. DISCUSIÓN

La estimación de estados ancestrales en este estudio mostró varios patrones evolutivos entre los diferentes caracteres de los nidos de los colibríes evaluados. Se obtuvo una relación en la evolución de las especies de los colibríes con el tipo de soporte utilizado para anclar sus nidos. Esto se debe a que se encontraron diferentes clados en los que se compartían estructuras similares de soporte, obteniendo también pocos eventos dentro de la familia. Para las medidas continuas no se obtuvo un patrón continuo de evolución del largo y el ancho externo de los nidos, pero si se obtuvo una relación (figura 2) entre estas dos medidas ya que dentro del mapeo se observaron cambios recíprocos de estas dimensiones entre las diferentes especies evaluadas. Por otra parte, luego de comparar la estimación ancestral del largo de los nidos con la masa de los adultos se observó que no hay una relación clara entre aumentos o disminuciones en las dimensiones de los nidos con cambios en la masa de las hembras adultas.

En la reconstrucción de estados ancestrales para el soporte de los nidos obtuvimos una mayor verosimilitud para el soporte de pared como carácter primitivo del ancestro de los colibríes y los vencejos bajo un modelo de tasas iguales (ER). Sin embargo, en el grupo más basal de los colibríes evaluados (los ermitaños), hay presencia única del soporte lateral superior. Esto no es consistente ya que se esperaría que el estado ancestral del soporte de los nidos estuviera presente, al menos, dentro de los grupos más basales de la familia. Sin embargo, con base en la filogenia de McGuire et al. (2014), el clado de los ermitaños no es el grupo más basal dentro de la familia Trochilidae. Los más basales son el clado con especies de *Topaza sp.* y *Florisuga sp.* Dentro de nuestro conjunto de datos, *Florisuga mellivora* presenta un nido con soporte inferior. Debido a esto, se requeriría una inclusión de estas especies en la topología ya que así podría observarse un patrón que concuerde con la presencia del soporte ancestral estimado para las especies evaluadas.

El segundo valor de mayor verosimilitud para el ancestro de estas dos familias se obtuvo para el soporte inferior, siendo el mayor valor obtenido para el ancestro de todos los colibríes. Es más consistente que este tipo de soporte sea el estado primitivo en vez del soporte de pared. Esto porque este tipo de soporte requiere menos habilidades motoras en comparación a los demás nidos. Un soporte inferior es menos complejo, ya que solo implica la estructuración de los materiales encima de una base determinada. Muchos nidos de este tipo están soportados por debajo, llegando a ser uno de los soportes que más aseguran el nido en su posición y que incluso no necesitan materiales de fijación especializados (Hansell & Deeming 2002). La selección natural puede favorecer, generalmente, aquellos nidos que tiendan a economizar el esfuerzo (Collias & Collias 1984, poner las paginas), debido a esto, siendo el soporte más simple pudo verse favorecido por selección explicando su amplia distribución entre los colibríes.

Por otra parte, soportes como el lateral superior significan la búsqueda de materiales más especializados para sujetar los nidos, e.g., tela de arañas. Esta tela de araña es utilizada ampliamente por los ermitaños para sujetar los nidos enrollándolos con ella en el ápice de hojas. En otras especies puede ser utilizada para adicionar material extra al nido (musgo, liquen, corteza, etc.) que pueda servir para promover condiciones térmicas para un adecuado cuidado y desarrollo de huevos y polluelos (Calvelo et al. 2006). Esta búsqueda de materiales especializados puede significar para un individuo un mayor costo energético. A pesar de que la construcción del nido no contrae tantos costos energéticos como la incubación o el alimento de los polluelos (Collias & Collias 1984, Dolnik 1991), es de igual manera un alto costo en la etapa reproductiva aviar (Mainwaring & Hartley 2013). La selección natural favorecerá aquellos nidos que les permitan a sus constructores criar antes, tener más descendencia y sobrevivir mejor, por lo cual la construcción de estos nidos afecta rasgos de la historia de vida de las aves (Hansell 2005). Esto se traduce en que la energía gastada en la búsqueda de estos materiales debe ser efectiva para obtener un balance costo-beneficio entre el diseño del nido y su efectividad, de lo contrario, los materiales utilizados para soportar los nidos podrían conllevar a una pérdida de la descendencia ya que si este soporte falla, el nido podría caerse muy fácilmente significando la pérdida de la energía invertida en la construcción del mismo, puesta e incubación de los huevos.

Los eventos de convergencia de los soportes de pared y lateral superior pudieron haberse originado con relación al tipo de hábitat de estas especies. Los nidos están altamente relacionados al medio y lo hábitos de la especie, ya que en otras familias se han observado gran cantidad de casos de evolución recurrente, convergente y paralela entre ellos (Collias & Collias 1984). Los ermitaños por ejemplo son un grupo que disminuye en abundancia y diversidad hacia altas elevaciones o áreas secas y su alta dominancia y diversidad se concentra en los bosques húmedos de tierras bajas (Stiles 1981, Arizmendi & Rodríguez-Flores 2012). Si se observan las especies en las cuales convergieron el mismo soporte de los ermitaños, *H. amethysticollis* y *H. aureliae*, son especies de rangos altitudinales desde los 1800 hasta los 3200 msnm (Schuchmann 1999) y desde 1500 hasta los 3100 msnm (Hilty & Brown 1986). Su rango mínimo de elevación se encuentra cercano al de los ermitaños. De esto se puede inferir que, después de estas dos especies haber divergido de los demás colibríes, desarrollaron este tipo de soporte en lo que eran bosques húmedos y luego se distribuyeron hacia altitudes más elevadas que los ermitaños, lo cual conllevó a obtener estos soportes en especies separadas.

En la reconstrucción de estados ancestrales continuos se observa que el largo y el ancho de los nidos han variado a lo largo de la evolución de los colibríes. A pesar de que estas dimensiones varían a lo largo de la filogenia, se observa que son similares entre especies de un mismo clado. En el caso de los ermitaños se observa que entre todas las especies comparten tamaños pequeños en el largo y el ancho de sus nidos. En el clado 3 se observa que estas comparten medidas también pequeñas del nido, altamente relacionadas entre estos taxa. Esta

variación del largo y el ancho no se debe a una relación entre la masa corporal de los adultos y el tamaño del nido según los análisis realizados. En diferentes estudios se ha encontrado una relación entre la masa corporal de algunas especies y rasgos de historias de vida de las aves (estructura del nido en nuestro caso; Lindstedt & Calder 1981, Sæther 1989), entre ellos el volumen del nido (Biancucci & Martin 2010). A pesar de esto, en nuestro estudio encontramos que no existe correlación entre el ancho y el largo externo de los nidos con la masa de los adultos, observando también que evolutivamente estas medidas no han evolucionado de manera articulada ya que se han dado grandes cambios entre los diferentes clados del árbol. Por lo tanto, la variación del largo y el ancho puede deberse a otros factores externos a la historia de vida los colibríes, entre los cuales pueden estar la respuesta a factores ambientales como la temperatura, la humedad, entre otros.

Con el valor del índice de consistencia calculado para los soportes de los nidos, se encontró que los soportes, para la topología utilizada, muestran un alto nivel de homoplasia ($CI=0.33$), es decir que ocurren múltiples cambios a lo largo de la topología. Sin embargo, el índice de retención calculado ($RI=0.76$) para este mismo carácter muestra que son caracteres que se ajustan a la topología evaluada. Según Savolainen et al. (2000), el índice de retención es una medida de la cantidad de información que puede contener un determinado tipo de carácter. Esto muestra que para las especies evaluadas, a pesar de que existen varios eventos de convergencia o paralelismo entre las especies, los soportes de los nidos muestran relativamente una alta cantidad de señal filogenética retenida en el árbol de los colibríes y pueden ser informativos para inferir relaciones filogenéticas. Se debe tener en cuenta que el CI es un buen indicativo de relaciones para caracteres que posean estados binarios, mientras que el RI lo es para aquellos caracteres que sean multiestados, como lo es el caso del soporte de los colibríes. Con base en esto, se muestra también que el soporte es buen indicador de relaciones filogenéticas para las especies evaluadas.

En este estudio se encontró además que las medidas de ancho y largo de los nidos han estado relacionadas a lo largo de la evolución de estas aves a pesar de que no sean consistentes dentro de los mismos, mostrando que especies cercanamente relacionadas comparten tamaños similares del nido sin importar la masa corporal de los adultos que incuban los huevos en los nidos. Por lo tanto, en nuestros resultados se hace evidente que la evolución de estos caracteres comportamentales varía a lo largo de la evolución de las especies de los colibríes, obteniendo también que estos son informativos filogenéticamente debido a la relación que tienen dentro de diferentes clados.

7. CONCLUSIONES

En este estudio encontramos que los nidos pueden proveer diferentes caracteres con base en su arquitectura. Se pueden obtener diferentes datos que hacen alusión a su forma, materiales, soportes, dimensiones, etc. De estos rasgos elegimos el soporte y medidas externas del largo y el ancho de los nidos para describir la historia evolutiva que han tenido a medida que las especies de colibríes han divergido dentro de la familia.

Encontramos que, por valores de similitud mayores, el soporte que poseía el ancestro de la familia Trochilidae era un soporte de tipo inferior. Esto es consistente en gran parte con la topología evaluada debido a que era un tipo de soporte que se encuentra ampliamente distribuido entre las especies evaluadas y que se ha ido manteniendo a lo largo de la evolución de los colibríes. También hallamos que, probablemente, el nido del ancestro de esta familia poseía dimensiones de largo y ancho de medidas aproximadas a los 40 y a los 50mm respectivamente. Además, se halló que estas medidas se mantienen entre los diferentes clados de la topología del árbol de BirdTree i.e. especies cercanas poseen tamaños similares de los nidos. Encontramos que la masa de la hembra adulta de los colibríes pudo haber estado en valores cercanos a los 6g.

Por último, con base en los índices de retención y consistencia calculados para el soporte de los nidos, se encontró que estos poseen altos niveles de homoplasia dentro de la familia. Sin embargo, debido al alto RI, se determinó que estos caracteres poseen información filogenética relevante para la topología en estudio. Con base en lo primero se concluyó que, para las especies evaluadas, el soporte es un carácter fiable a la hora de estimar y reconstruir relaciones filogenéticas dentro de la familia Trochilidae con base en los resultados obtenidos para el RI.

8. RECOMENDACIONES

Para futuros estudios sugerimos que se deben enfocar en obtener más variables discretas para la descripción de la arquitectura de los nidos. Esto porque en este estudio se tomaron categorías muy generales para el soporte de los nidos. En estos se puede dar gran variación. Los soportes inferiores pueden variar desde estar sobre rocas planas hasta encontrarse en horquillas hechas por 2 y hasta 3 ramas. También se pueden encontrar sobre el haz de diferentes hojas. Si se clasifican de manera muy general se estaría perdiendo cantidad de información sobre la variación de estas estructuras. También se sugiere incluir en futuros estudios datos sobre los materiales de los nidos.

Adicionalmente se sugiere incluir un mayor número de especies de colibríes que representen diferentes clados dentro de la familia. Esto porque hay ciertos vacíos en los datos obtenidos, ya que dentro de la topología evaluada el grupo más basal pertenecía a los colibríes ermitaños. En filogenias más completas y recientes se ha encontrado que los grupos más basales pertenecen a especies de *Florisuga* y *Topaza* (McGuire et al. 2014). Con esto se pierde información sobre las transiciones entre estados de carácter a lo largo de la filogenia, lo cual es importante para determinar consistencias dentro de la evolución de los rasgos evaluados.

9. REFERENCIAS

- Arizmendi, M. d., & Rodríguez-Flores, C. I. (2012). How many plant species do hummingbirds visit? ¿Cuántas especies de plantas son visitadas por los colibríes? *Ornitología Neotropical*, 23, 49-54.
- Aronson, L. (1981). Evolution of telencephalic function in lower vertebrates. En P. R. Laming (Ed.), *Brain mechanisms of behaviour in lower vertebrates* (págs. 33-58). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Atz, J. W. (1970). The application of the idea of homology to behavior. En L. Aronson, & T. Schneirla (Edits.), *Development and Evolution of Behavior: Essays in Honor of T. C. Schneirla* (págs. 53-74). San Francisco: W. H. Freeman.
- Bailey, R., Schönrogge, K., Cook, J., Melika, G., György, C., Thuróczy, C., y otros. (2009). Host niche and defensive extended phenotype structure parasitoid wasp communities. *PLoS Biology*, 7(8).
- Beaulieu, J., Oliver, J., & O'Meara, B. (2017). Analysis of Binary Character Evolution.
- Biancucci, L., & Martin, T. (2010). Can selection on nest size from nest predation explain the latitudinal gradient in clutch size? *Journal of Animal Ecology*, 79, 1086-1092.
- Blamires, S. J. (2006). Plasticity in extended phenotypes: orb web architectural responses to variations in prey parameters. 213, 3207-3212.
- Blomberg, S. P., Garland, T. J., & Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57(4), 717-745.
- Bollback, J. (23 de February de 2006). SIMMAP: Stochastic character mapping of discrete traits on phylogenies. *BMC Bioinformatics*, 7, 88.
- Brooks, D. R., & McLennan, D. A. (1991). *Phylogeny, ecology and behavior: a research program in comparative biology*. Chicago: University of Chicago Press.
- Calvelo, S., Trejo, A., & Ojeada, V. (2006). Botanical composition and structure of hummingbird nests in different habitats from northwestern Patagonia (Argentina). *Journal of Natural History*, 40(9-10), 589-603.
- Cap, H., Deleporte, P., Joachim, J., Reby, & David. (2008). Male vocal behavior and phylogeny in deer. *Cladistic*, 24, 917-931.

- Clayton, D., & Harvey, P. (1993). Hanging nests on a phylogenetic tree. *Current Biology*, 3(12), 882-883.
- Collias, N., & Collias, E. (1984). Diversity of nests and major evolutionary trends in nest building. En N. Collias, & E. Collias, *Nest Building and Bird Behaviour*. Princeton University Press.
- Collias, N., & Collias, E. (1984). *Nest building and bird behaviour*. Princeton University Press.
- Craig, C. (2003). *Spiderwebs and Silk: Tracing Evolution From Molecules to Genes to Phenotypes*. Oxford: Oxford University Press.
- Dawkins, R. (1982). *The extended phenotype: The long reach of the gene*. Oxford, United Kingdom: Oxford University Press.
- de Queiroz, A., & Wimberger, P. (1993). The usefulness of behavior for phylogeny estimation: levels of homoplasy in behavioral and morphological characters. *Evolution*, 47(1), 46-60.
- Dilger, W. (1962). The behavior of Lovebirds. *Scientific American*, 206(1), 89-98.
- Dolnik, V. R. (1991). Time and energy needed for nest-building. *Zoologicheskij Zhurnal*, 70, 97-106.
- Drummond, A., Suchard, M., Xie, D., & Rambaut, A. (2012). Bayesian Phylogenetic with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology And Evolution*, 29, 1969-1973.
- Farris, J. (1989). The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*, 5, 417-419.
- Finarelli, J., & Flynn, J. (2006). Ancestral State Reconstruction of body size in the Caniformia (Carnivora, Mammalia): the effects of incorporating data from the fossil record. *Systematic Biology*, 55(2), 301-313.
- Fourment, M., & Gibbs, M. J. (2006). PATRISTIC: a program for calculating patristic distances and graphically comparing the components of genetic change. *BMC Evolutionary Biology*, 6, 1.
- Garamszegi, Z. L. (Ed.). (2014). *Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application in Evolutionary Biology*. Heidelberg, Germany: Springer.
- Gill, F. (2006). *Ornithology* (Tercera ed.). New York: W. H. Freeman and Company.
- Hansell, M. (2000). *Bird nests and construction behaviour*. Cambridge University Press.

- Hansell, M. (2005). Building costs, optimal solutions and trade-offs. En M. Hansell, *Animal Architecture*. Oxford: Oxford University Press.
- Hansell, M., & Deeming, D. (2002). Location, structure and function of incubation sites. En D. Deeming (Ed.), *Avian Incubation. Behaviour, environment and evolution*. Oxford, U.K.: Oxford University Press.
- Hilty, S., & Brown, W. (1986). *Guía de las Aves de Colombia*. Princeton University Press.
- Hodos, W. (1976). The concept of homology and the evolution of behavior. En W. Hodos, & H. Jerison (Eds.), *Evolution, brain, and behavior: persistent problems* (págs. 153-167). Hillsdale, USA: Lawrence Erlbaum.
- Hughes, D., Brodeur, J., & Thomas, F. (Eds.). (2012). *Host manipulation by parasites*. Oxford, United Kingdom: Oxford University Press.
- Hunter, P. (2009). Extended phenotype redux. How far can the reach of the genes extend in manipulating the environment of a organism? *EMBO reports*, 10(3), 212-215.
- Jetz, W., Thomas, G., Joy, J., Hartmann, K., & Mooers, A. (2012). The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491, 444-448.
- Kennedy, M., Spencer, H. G., & Gray, R. D. (1996). Hop, step and gape: do the social displays of the Pelecaniformes reflect phylogeny? *Animal Behavior*, 51, 273-291.
- Kluge, A., & Farris, J. (1969). Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*, 18(1), 1-32.
- Kuntner, M., Coddington, J., & Hormiga, G. (2008). Phylogeny of extant nephilid orb-weaving spiders (Araneae, Nephilidae): testing morphological and ethological homologies. *Cladistics*, 24, 147-217.
- Lanyon, W. (1986). A phylogeny of the thirty-three genera in the Empidonax assemblage of tyrant flycatchers. *American Museum Novitates*, 1-64.
- Lee, P., Clayton, D., Griffiths, R., & Page, R. (1996). Does behavior reflect phylogeny in swiftlets (Aves: Apodidae)? A test using cytochrome b mitochondrial DNA sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93, 7091-7096.
- Lindstedt, S., & Calder, W. (1981). Body size, physiological time, and longevity of homeothermic animals. *Quarterly Review of Biology*, 56, 1-16.
- Maddison, D. R., & Maddison, W. P. (2005). MacClade 4: analysis of phylogeny and character evolutionn. Version 4.08a.

- Maddison, W., & Maddison, D. (2017). *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Obtenido de <http://mesquiteproject.org>
- Mainwaring, M., & Hartley, I. (2013). The energetic costs of nest building by birds. *Avian Biology Research*, 6(1), 12-17.
- Martins, E. (Ed.). (1996). *Phylogenies and the Comparative Method in Animal Behavior*. New York: Oxford University Press.
- Mayer, G. (2014). The Evidence for Evolution. En J. Losos (Ed.), *The Princeton Guide to Evolution*. Princeton, New Jersey, United States: Princeton University Press.
- McDowall, R. (1997). The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7, 443-462.
- McGuire, J., Witt, C., Remsen, J., Corl, A., Rabosky, D., Altshuler, D., y otros. (2014). Molecular phylogenetics and the diversification of Hummingbirds. *Current Biology*, 24, 910-916.
- McKittrick, M. C. (1991). Phylogenetic analysis of avian hindlimb musculature. *Miscellaneous Publications of Museum of Zoology*(179).
- McLennan, D. (1994). A phylogenetic approach to the evolution of fish behaviour. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 4, 430-460.
- McLennan, D. A., Brooks, D. R., & McPhail, J. D. (1988). The benefits of communication between comparative ethology and phylogenetic systematics: a case study using gasterosteid fishes. *Canadian Journal of Zoology*, 66, 2177-2190.
- Omland, K. (2014). Interpretation of Phylogenetic Trees. En J. Losos (Ed.), *The Princeton Guide to Evolution* (págs. 51-59). Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Paradis, E., Claude, J., & Strimmer, K. (2004). APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289-290.
- Paterson, A., Wallis, G., & Gray, R. (1995). Penguins, petrels, and parsimony: does cladistic analysis of behavior reflect seabird phylogeny? *Evolution*, 49(5), 974-989.
- Paterson, A., Wallis, G., & Gray, R. (1995). Penguins, petrels, and parsimony: does cladistic analysis of behavior reflect seabird phylogeny? *Evolution*, 49(7), 974-989.
- Prum, R. (1990). Phylogenetic analysis of the evolution of display behavior in the neotropical manakins (Aves: Pipridae). *Ethology*, 84, 202-231.

- Prum, R. (1993). Phylogeny, biogeography, and evolution of the Broadbills (Eurylaimidae) and Asities (Philepittidae) based on morphology. *The Auk*, 110(2), 304-324.
- R Core Team. (2017). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Obtenido de R Foundation for Statistical Computing: <http://www.R-project.org>
- Revell, L. J. (2012). phytools: phylogenetic tools for comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 217-223.
- Royer-Carenzi, M., Pontarotti, P., & Didier, G. (March de 2013). Choosing the best ancestral character state reconstruction method. *Mathematical Biosciences*, 242(1), 95-109.
- Sæther, B. (1989). Survival rates in relation to body weight in European birds. *Ornis Scandinavica*, 20, 13-21.
- Savolainen, V., Chase, M., Hoot, S., Morton, C., Soltis, D., Bayer, C., y otros. (2000). Phylogenetics of flowering plants based on combined analysis of plastid atpB and rbcL gene sequences. *Systematic Biology*, 49(2), 306-362.
- Schaedelin, F., & Taborsky, M. (2009). Extended phenotype as signals. *Biological Reviews*, 84(2), 293-313.
- Schliep, K. (2011). phangorn: phylogenetic analysis in R. *Bioinformatics*, 27(4), 592-593.
- Schuchmann, K. L. (1999). Family Trochilidae (Hummingbirds). En J. del Hoyo, A. Elliott, & J. Sargatal (Edits.), *Handbook of the Birds of the World* (Vols. V. Barn-owls to Hummingbirds., págs. 388-457). Barcelona: Lynx Edicions.
- Stiles, F. G. (1981). Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68, 323-351.
- Sturmbauer, C., Berger, B., Dallinger, R., & Föger, M. (1998). Mitochondrial phylogeny of the genus *Regulus* and implications on the evolution of breeding behavior in sylvioid songbirds. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 10(1), 144-149.
- Tinbergen, N. (1959). Behaviour, systematics and natural selection. *Ibis*, 101(3-4), 318-330.
- Urbani, C. (1989). Phylogeny and behavioural evolution in ants, with a discussion of the role of behaviour in evolutionary processes. *Ethology, Ecology & Evolution*, 1, 137-168.

- Whitney, B., Pacheco, J. F., Moreira, P., & Barth, R. H. (1996). The nest and nesting ecology of *Acrobatornis fonsecai* (Furnariidae), with implications for intrafamilial relationships. *Wilson Bulletin*, 108(3), 434-448.
- Winkler, D., & Sheldon, F. (1993). Evolution of nest construction in swallows (Hirundinidae): A molecular phylogenetic perspective. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 90, 5705-5707.
- Zyskowski, K., & Prum, R. (1999). Phylogenetic analysis of the nest architecture of neotropical ovenbirds (FURNARIIDAE). *Auk*, 116(4), 891-911.

10. ANEXOS

Anexo 1. Datos de las especies evaluadas para este análisis comparativo. Se evaluaron diferentes especies distribuidas entre estudios de campo hechos en variadas localidades de Perú y Colombia en estudios de campo. Estas correspondían a 48 especies, 44 de la familia Trochilidae y 4 de Apodidae.

*NA: hace referencia a información faltante dentro de nuestro conjunto de datos.

Especies	Soporte	Masa del nido	Largo interno	Ancho interno	Grosor	Profundidad	Largo externo	Ancho externo	Altura	Masa de los adultos
<i>Thalurania furcata</i>	Soporte inferior	1.29	34.93	32.56	8.05	23.61	44.38	42.07	35.74	4.94
<i>Chalybura urochrysia</i>	Soporte inferior	7.41	37.08	36.66	9.15	28.23	52.67	53.37	45.33	NA
<i>Amazilia tzacatl</i>	Soporte inferior	2.71	28.3	26.4	7.15	3.4	42.25	35.45	33.8	NA
<i>Amazilia amabilis</i>	Soporte inferior	NA	29.74	25.54	5.52	22.54	41.94	37.04	27.08	4.23
<i>Chrysuronia oenone</i>	Soporte inferior	0.9	25.6	25.50	10.60	20.30	44.30	43.10	33.50	4.95
<i>Campylopterus largipennis</i>	Soporte inferior	4.26	41.24	36.09	11.65	28.03	58.11	52.37	51.39	9.71
<i>Chlorostilbon melanorhynchus</i>	Soporte inferior	2.92	27.2	22.10	5.10	14.60	36.00	35.00	23.00	8.30
<i>Metallura tyrianthina</i>	Soporte de pared	11.33	42.66	35.92	22.83	50.43	89.88	74.86	80.94	3.40
<i>Chalcostigma ruficeps</i>	Soporte de pared	10.94	39.39	36.04	19.66	31.02	69.84	63.58	55.89	6.00
<i>Aglaiocercus coelestis</i>	Soporte superior	NA	30.7	28.6	15.7	NA	NA	NA	NA	2.57

<i>Adelomyia melanogenys</i>	Soporte superior	8.65	48.37	68.03	15.6	37.2	75.55	83.65	98.45	4.80
<i>Heliangelus amethysticollis</i>	Soporte lateral superior	9.54	39.67	33.59	255.59	34.28	94.82	71.57	83.80	6.23
<i>Phlogophilus harterti</i>	Soporte superior	4.89	37.88	24.30	15.55	36.13	59.89	50.13	61.82	6.95
<i>Aglaeactis cupripennis</i>	Soporte inferior	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
<i>Coeligena torquata</i>	Soporte inferior	10.56	51.63	47.71	21.33	29.62	82.37	69.20	63.69	6.94
<i>Coeligena violifer</i>	Soporte inferior	39.7	29.96	26.33	22.77	40.43	78.33	58.93	121.93	4.8
<i>Coeligena coeligena</i>	Soporte inferior	6.59	36.16	34.98	16.53	28.44	65.43	65.08	58.76	4.70
<i>Coeligena wilsoni</i>	Soporte inferior	8.6	40.91	36.26	13.00	32.25	71.00	60.48	75.50	5.76
<i>Heliodoxa imperatrix</i>	Soporte inferior	NA	33.7	11.40	25.70	34.0	57.10	56.60	52.50	9.83
<i>Heliodoxa leadbeateri</i>	Soporte inferior	11.52	41.42	34.97	10.56	37.02	54.54	49.04	83.26	9.0
<i>Heliodoxa rubinoides</i>	Soporte inferior	NA	44.6	41.20	8.80	21.90	55.10	49.8	87.66	6.77
<i>Urochroa bougueri</i>	Soporte de pared	10.34	41.07	38.51	20.91	27.88	86.38	73.27	93.78	6.5
<i>Haplophaedia aureliae</i>	Soporte lateral superior	6.16	37.21	30.38	17.79	31.76	71.62	62.68	57.88	5.21
<i>Ocreatus underwoodii</i>	Soporte inferior	NA	38.1	33.10	8.10	33.50	31.80	16.50	46.30	4.80
<i>Boissonneaua jardini</i>	Soporte inferior	NA	37.8	40.4	9.10	26.2	35.20	50.5	46.0	8.47
<i>Colibri thalassinus</i>	Soporte inferior	4.4	31.63	27.67	9.53	28.13	49.57	46.60	45.47	7.1

<i>Doryfera johannae</i>	Soporte de pared	NA	46.00	35.50	17.70	26.00	88.40	76.40	94.50	7.51
<i>Doryfera ludovicae</i>	Soporte de pared	10.9	47.79	41.16	21.87	36.87	85.11	73.94	86.72	3.5
<i>Florisuga mellivora</i>	Soporte inferior	0.70	39.16	36.17	11.80	18.44	67.41	61.95	26.30	2.80
<i>Eutoxeres condamini</i>	Soporte lateral superior	2.05	35.4	34.70	8.00	28.50	64.30	53.00	46.50	4.5
<i>Eutoxeres aquila</i>	Soporte lateral superior	NA	56.8	38.7	13.20	37.50	75.50	66.50	77.60	5.65
<i>Phaethornis stuarti</i>	Soporte lateral superior	1.53	28.81	23.97	10.34	19.62	42.28	45.11	61.34	5.0
<i>Phaethornis longirostris</i>	Soporte lateral superior	6.79	43.41	37.63	6.92	35.95	68.52	62.26	120.38	4.70
<i>Phaethornis superciliosus</i>	Soporte lateral superior	4.60	35.86	27.68	12.82	25.62	60.67	40.20	94.66	5.80
<i>Phaethornis guy</i>	Soporte lateral superior	NA	36.15	33.07	10.14	41.33	55.18	49.93	125.80	2.40
<i>Phaethornis yaruqui</i>	Soporte lateral superior	NA	31.2	29.70	14.40	18.10	35.00	36.00	53.10	2.37
<i>Phaethornis syrmatophorus</i>	Soporte lateral superior	4.74	36.07	28.72	11.60	26.41	71.77	53.29	95.37	2.4
<i>Phaethornis anthophilus</i>	Soporte lateral superior	2.08	34.79	33.03	9.45	17.55	55.26	47.28	56.32	5.0
<i>Phaethornis ruber</i>	Soporte lateral superior	1.30	30.52	26.28	10.93	32.44	48.52	44.36	84.80	5.64

<i>Phaethornis striigularis</i>	Soporte lateral superior	NA	27.3	26.70	15.30	19.10	56.60	39.80	43.10	5.88
<i>Phaethornis koepckeae</i>	Soporte lateral superior	1.60	42.94	32.51	13.10	31.73	55.18	49.50	58.10	2.4
<i>Phaethornis hispidus</i>	Soporte lateral superior	1.61	36.14	29.71	9.07	30.22	58.73	42.04	70.78	4.35
<i>Glaucis hirsutus</i>	Soporte lateral superior	3.59	44.39	33.36	9.57	34.37	55.38	49.39	82.39	5.26
<i>Threnetes leucurus</i>	Soporte lateral superior	2.56	48.04	36.51	9.54	34.67	42.04	36.73	53.02	9.88
<i>Tachornis squamata</i>	Soport de pared	2.51	23.5	31.97	10.81	78.98	39.42	53.70	123.82	20.20
<i>Aeronautes montivagus</i>	Soporte inferior	29.52	48.7	40.7	18.0	15.8	51.9	95.1	38.4	NA
<i>Streptoprocne zonaris</i>	Soporte de pared	14.80	173.79	75.7	50.1	25.5	211.6	185.44	74.38	20.15
<i>Streptoprocne rutila</i>	Soporte de pared	71.32	69.40	61.63	33.97	29.89	100.18	86.6	86.01	10.68

Anexo 2. Nido de *Doryfera ludovicae* con un soporte de pared. En este tipo de soporte se categorizaron aquellos nidos que eran sujetados de un lado posterior del nido de alguna estructura vertical.



Anexo 3. Nido de *Phaethornis antophilus*. Soporte del nido, lateral superior. Estos nidos por lo general son sujetados a la zona apical de hojas colgantes y son sujetados enrollados con tela de arañas a la hoja de la que cuelgan. Son nidos comunes de los colibríes ermitaños (Phaethornitinae).



Anexo 4. Nido de *Florisuga mellivora*. Nidos colocados sobre una base, clasificados como nidos de soporte inferior.



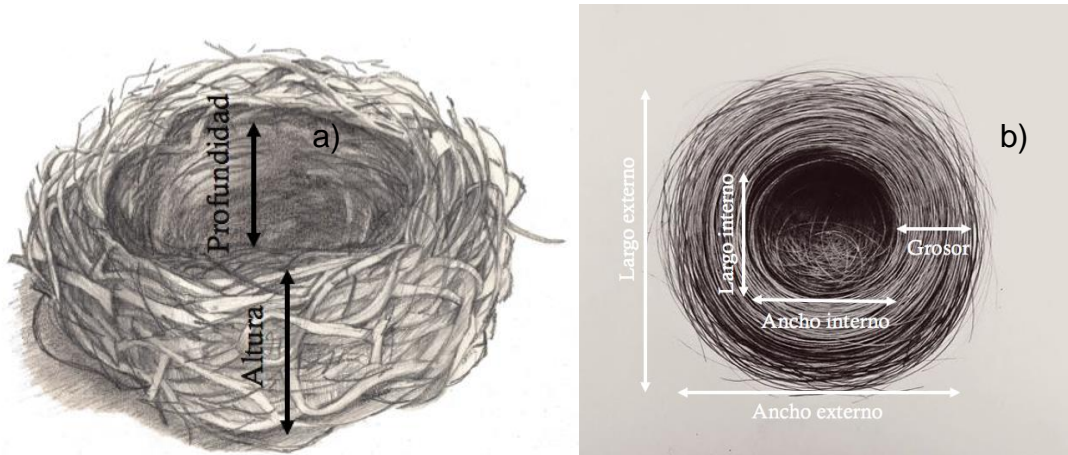
Anexo 5. Nido de *Heliodoxa imperatrix*. Soporte del nido, inferior. En este caso se encuentran posados sobre las ramas de una Melastomataceae.



Anexo 6. Nido de *Metallura tyrianthina*. Soporte del nido, superior. Son nidos que se encuentran en estructuras colgantes (en su mayoría musgos) sujetadas a una rama.



Anexo 7. Ilustraciones de dos nidos en forma en copa mostrando las medidas tomadas de los nidos como a) altura, profundidad y b) ancho externo e interno, largo externo e interno y grosor. Imágenes tomadas y modificadas de <https://co.pinterest.com/>



Anexo 8. Cargas obtenidas para todas las medidas de los nidos en los dos primeros componentes principales del pPCA.

	PC1	PC2
Masa del nido	0,1337	0,5833
Largo interno	-0,9076	-0,2603
Ancho interno	-0,7359	-0,08580
Grosor	-0,2157	0,1618
Profundidad	-0,1018	0,7699
Largo externo	-0,9223	0,1078
Ancho externo	-0,9438	-0,06833
Alto	-0,2545	0,9007
Proporción acumulativa	0,4058	0,6385

Anexo 9. Resultados obtenidos para el criterio de información de Akaike (AIC) utilizando la función *AIC.ace* del paquete *ape* (Paradis et al. 2004) para cada modelo evaluado en la estimación de estados ancestrales discretos.

Modelo	AIC
ER (Equal-rates)	70,93
SYM (Symmetrical rates)	77,71
ARD (All-rates different)	86,31

Anexo 10. Verosimilitudes escaladas obtenidas para la raíz del árbol en la reconstrucción de estados ancestrales discretos utilizando la función *ace* (Paradis et al. 2004) utilizando un modelo de tasas iguales (Equal-rates).

Carácter	Verosimilitud
Soporte de pared	0,4157
Soporte inferior	0,3791
Soporte lateral superior	0,1327
Soporte superior	0,0725