

Origen y evolución de los colibríes



Foto Ezequiel

JUAN FRANCISCO ORNELAS

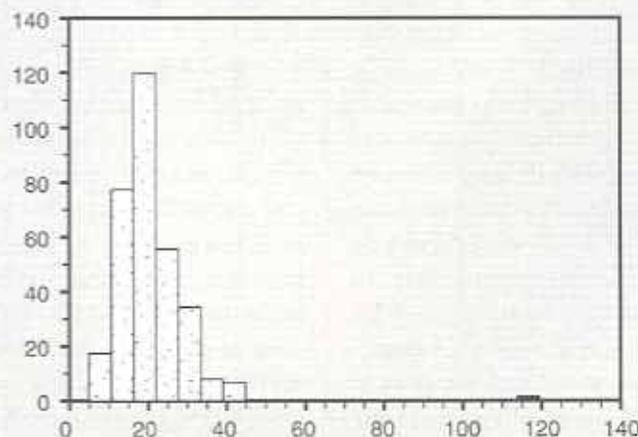
Los colibríes o chupamirtos forman un grupo monofilético, esto es, que posee un origen común, de aproximadamente 340 especies que varían en forma, tamaño corporal y conducta. Agrupadas en la familia Trochilidae, por lo que también se les conoce como troquilidos, este conjunto de aves es, después del de los mosqueros (familia Tyrannidae), el grupo monofilético de pájaros más diverso del continente americano (Tabla 1). Las relaciones filogenéticas de los colibríes con otros grupos de pájaros no son muy claras y debido a los avances en la sistemática molecular, quizás ya sean caducas. Hay pruebas al menos de que apa-

recen al mismo tiempo que los vencejos, con los que han sido clasificados tradicionalmente por compartir algunas características morfológicas. Por otro lado, se acepta que los colibríes se ordenen en dos grupos, los ermitaños en la subfamilia Phaethorninae (ca. 30 especies), y los demás colibríes en la Trochilinae (ca. 310 especies).

Aunque hay cierta variación en tamaño corporal, aproximadamente 80% de las especies son de tamaño medio (en promedio pesan 4 gramos y tienen una cuerda alar de 50-60 mm). El tamaño del pico varía entre 10 y 120 mm, pero en promedio la mayoría de las especies tienen un pico de aproximadamente 20 mm, aunque se puede observar en la figura 1 que no hay una distribución normal en tamaño de picos.

Los colibríes se pueden encontrar en una gran variedad de hábitats, desde las selvas húmedas y secas en los trópicos—donde proliferan con una gran variedad de formas— hasta los bosques de coníferas en las zonas templadas, desde los desiertos cálidos hasta las montañas cubiertas de nieve en donde sobreviven sólo los que pueden entrar en torpor. Geográficamente, se distribuyen desde Alaska hasta la Patagonia, pero su área de mayor diversidad se ubica a lo largo de la línea del ecuador (Figura

Figura 1. Distribución de frecuencias (en milímetros) de los colibríes del largo del pico



2). En cuanto a su distribución altitudinal, los colibríes se encuentran desde el nivel del mar hasta a más de 4 000 msnm (Figura 3).

Los colibríes poseen ciertas características únicas. Con su peculiar manera de volar, al revolotear pueden maniobrar en todas las direcciones y a una velocidad sorprendente. Los cambios en el esqueleto, como el gran tamaño del esternón y la reducción de los huesos en el brazo, así como la musculatura asociada al esternón son interpretados como adaptaciones para su forma de vuelo. Otra peculiaridad es que se alimentan esencialmente del néctar de las flores. Aunque llegan a consumir grandes cantidades de artrópodos, los colibríes, junto con los murciélagos, son los nectarívoros vertebrados más importantes en el Nuevo Mundo. Colectan por capilaridad el néctar floral con la lengua, que es un tubo largo que se bifurca hacia la punta y que se puede extender hacia afuera hasta la misma distancia del tamaño del pico.

Sin duda, una de las características que convierte a los colibríes en un grupo único es su plumaje. Debido a la variedad de sus ornamentos —crestas, gargantas y colas largas de varios colores y formas—, los colibríes forman un grupo que se presta a la formulación de preguntas sobre selección sexual y evolución de formas y caracteres. Quizás lo más interesante sea que la mayoría de los colores en sus plumas no son producidos exclusivamente por pigmentos como sucede en casi todas las aves, sino mediante la refracción de la luz que incide en ellas, lo que se conoce como iridiscencia. Sin embargo, a diferencia de otros pájaros con plumas iridiscentes como los quetzales, la iridiscencia de las plumas de los colibríes es producto de la modificación de la estructura de las plumas y del número y grosor de capas de aire y pigmentos (dos tipos de melaninas). Aunque la física de la producción de colores es bien entendida, la variación

Tabla 1. Grupos de aves más ricos en número de especies



Fulvio Eccardi

Familia	Núm. de géneros	Núm. de especies	Distribución
Emberizidae	134	560	Nuevo Mundo y Eurasia
Tyrannidae	111	376	Nuevo Mundo
Sylviidae	66	361	La mayoría en el Viejo Mundo
Trochilidae	116	341	Nuevo Mundo
Columbidae	42	303	Todo el mundo
Turdidae	38	275	Todo el mundo
Psittacidae	64	268	Pantropical
Timaliidae	44	257	La mayoría en el Viejo Mundo
Formicariidae	52	240	Neotropical
Furnariidae	34	218	Neotropical
Accipitridae	64	217	Todo el mundo
Phasianidae	58	205	Todo el mundo
Picidae	27	204	Todo el mundo menos Australia
Meliphagidae	39	172	Asia y Australia
Muscicapidae	24	153	Asia y Europa
Anatidae	43	147	Todo el mundo
Rallidae	53	142	Todo el mundo
Strigidae	28	135	Todo el mundo
Monarchidae	19	132	Asia y Australia
Cuculidae	38	129	Todo el mundo
Estrildidae	28	127	Los trópicos del Viejo Mundo
Parulidae	28	126	Nuevo Mundo
Pycnonotidae	15	123	África y Asia
Fringillidae	20	122	Todo el mundo menos Australia
Nectariniidae	5	117	Los trópicos del Viejo Mundo
Sturnidae	26	111	La mayoría en el Viejo Mundo
Ploceidae	10	107	La mayoría en el Viejo Mundo
Corvidae	26	106	Todo el mundo
Icteridae	23	95	Nuevo Mundo
Alcedinidae	14	91	Todo el mundo



y los patrones de la distribución de colores entre las especies no se ha estudiado aún. Por ejemplo, no se sabe si el color magenta se produce de la misma manera en todas las especies que lo presentan y si el color se observa siempre en una misma región corporal.

Las interacciones sexuales de los colibríes también son interesantes. Mucho se ha hablado de la promiscuidad de su sistema de apareamiento (un caso extremo de la poligamia), en donde las hembras se encargan de la construcción del nido, del cuidado de los huevos y las crías. Sin embargo, aún no existen suficientes datos de historia natural para asegurar que éste sea el patrón más extendido en el grupo. Otra generalización que se ha hecho acerca de los colibríes es que los plumajes vistosos son exclusivos de los machos, argumentando que esto incrementa la probabilidad de su diversificación morfológica y especiación. De hecho se han utilizado argumentos clásicos de selección sexual para explicar el porqué de la evolución del dimorfismo sexual en colibríes. Sin embargo, es posi-

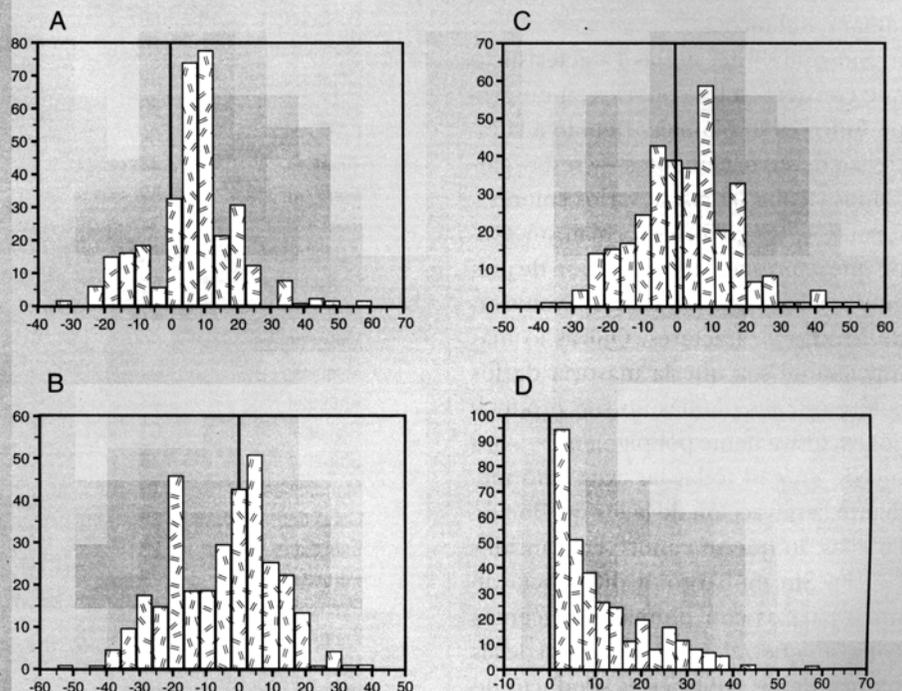
ble refutar este convencionalismo, ya que sólo 54% de todas las especies presentan plumajes dimórficos. En la figura 4 se muestran los patrones generales. Por un lado, el dimorfismo sexual en donde sólo los machos poseen plumajes iridiscentes u ornamentaciones sin iridiscencia; en seguida el monomorfismo sexual en donde machos y hembras comparten un plumaje iridiscente u opaco, y por último, un patrón ontogenético único documentado sólo para algunas especies, en donde las hembras pierden la iridiscencia al madurar sexualmente (polimorfismo). Se piensa que las hembras "pierden" la iridiscencia para reducir posibles agresiones entre sexos, es decir, que la función de estos plumajes no estaría ligada necesariamente a un contexto sexual, sino a otro tipo de interacciones agonísticas entre individuos y entre especies. La reciente documentación de estos polimor-

fismos abre nuevas posibilidades de interpretación y estudio sobre la función y evolución del plumaje iridiscente de los colibríes. Asimismo, para explicar la presencia de todos estos patrones de coloración es necesario recurrir a explicaciones múltiples.

¿Por qué hay tantas especies de colibríes?

Poco se sabe acerca de los mecanismos que determinan el origen y el mantenimiento de la diversidad biológica, sobre todo en grupos ricos en especies. La diversificación biológica y la descripción de patrones de diversidad a distintas escalas son problemas fascinantes en la biología evolutiva, sin embargo, por lo general estos patrones de diversidad se definen en países con megadiversidad como el nuestro, por medio de inventarios que, si bien pueden ayudar a descri-

Figura 2. Patrones de distribución latitudinal de la familia Trochilidae



La distribución de frecuencias (número de especies) fue creada al medir el punto más norteño (A), más sureño (B), y medio (C) de distribución de cada especie en la familia. Obsérvese que en los tres casos el mayor número de especies se encuentra aproximadamente 5 grados latitud norte, aunque el número en México y en los Andes es mayor al esperado en una distribución normal. El rango de distribución latitudinal es presentado también en grados (D).

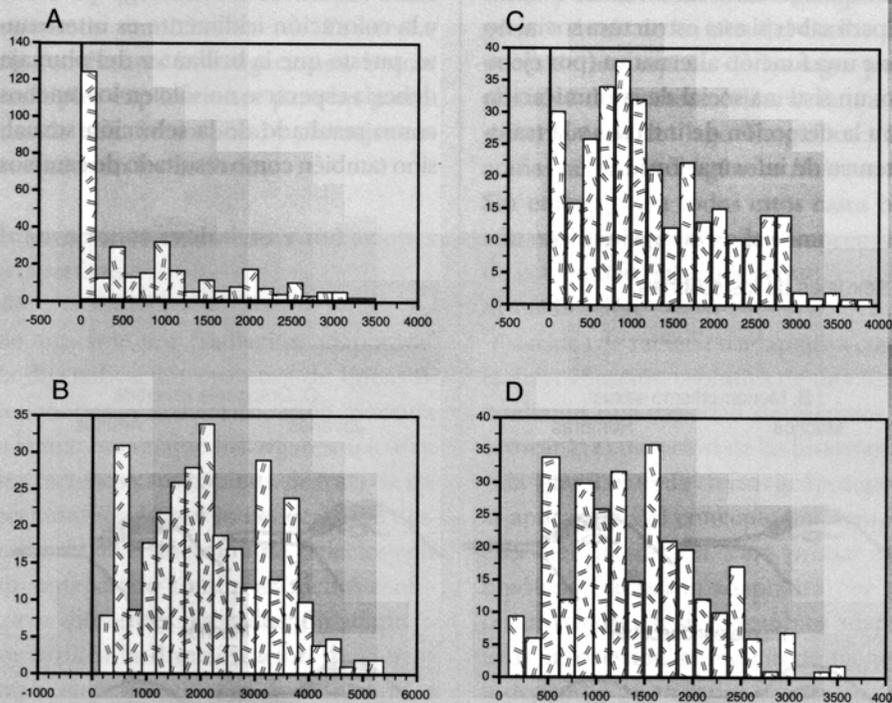
bir ciertas áreas geográficas ricas en especies y endemismos para luego poder proponer estrategias de conservación, poseen un valor predictivo limitado, ya que muchas de las hipótesis que formulan son poco realistas. Por ejemplo, ya que resulta casi imposible financiar la obtención de datos de cada uno de los puntos de interés y escalas, los valores de diversidad que se obtengan para ciertas localidades se tienen que extrapolar a otras escalas mayores para entender los patrones geográficos de diversidad de otras áreas geográficas menos conocidas. Es por ello que la observación empírica a distintas escalas de grupos biológicos muy ricos en especies, punto medular de este ensayo, puede ser de gran ayuda para entender el origen y mantenimiento de la diversidad biológica.

En el caso de los colibríes, se ha propuesto en la literatura que su diversifi-

cación está asociada a una gran capacidad de dispersión y de explotación de recursos nuevos. Un ejemplo de ello serían los grupos de colibríes que llevan a cabo movimientos locales pronunciados, migraciones altitudinales y latitudinales de gran extensión geográfica, lo que, se ha dicho, potencialmente puede favorecer un incremento en las tasas de especiación en una región topográficamente compleja. También se ha sugerido que la diversificación de los colibríes está asociada a la variación de los caracteres sexuales secundarios entre machos. Se piensa que los colores brillantes y las plumas elaboradas, mismas que los machos presentan a las hembras en sesiones de cortejo, caracterizan a esta familia de pájaros, y pueden facilitar un aislamiento reproductivo. Sin embargo, no se ha demostrado que la aparición de plumas y colores iridiscentes en los colibríes haya



Figura 3. Patrones de distribución altitudinal de la familia Trochilidae



La distribución de frecuencias (número de especies) fue creada al medir el punto más bajo (A), más alto (B), y medio (C) de distribución de cada especie en la familia. Se puede observar como tendencia que el número de especies de colibríes disminuye con la altitud, aunque el número de especies es más alto alrededor de los 1 000 msnm. El rango de distribución altitudinal es presentado también en metros sobre el nivel del mar (D).

sido la causa de una radiación adaptativa. Ciertamente, la estructura de las plumas de los colibríes es única, los colores iridiscentes en otros grupos de pájaros se producen de manera distinta y la estructura de las plumas no se modifica como en los primeros. No obstante, en mi trabajo de investigación he encontrado que la radiación adaptativa de los colibríes no se debe sólo a estos fenómenos, sino que ésta se puede explicar también por la forma en que usan los recursos florales.

Es conocido que los caracteres novedosos que pueden ser seleccionados sexualmente son capaces de incrementar la probabilidad de diversificación morfológica y la especiación. Es por ello que la evolución del dimorfismo sexual de los colibríes se ha explicado sólo recurriendo a argumentos de selección sexual. Sin embargo, los patrones de dimorfismo sexual observados en los colibríes pueden ser el resultado de diversos procesos que operan en distintos taxa, así como a la existencia de diferencias interespecíficas en ecología, fi-

siología e historia evolutiva. Asimismo, la creencia convencional de que el dimorfismo sexual caracteriza a la familia no es totalmente cierta, ya que se ha observado que el monomorfismo y algunos polimorfismos son más comunes de lo que se pensaba. Se ha generalizado también la idea de que la coloración iridiscente caracteriza a toda la familia, pero aunque ésta se presenta en buena parte de las especies (74% de ellas), en sólo 73% de éstas los machos poseen plumajes iridiscentes. Asimismo, en 20% de todas las especies de colibríes, machos y hembras comparten un plumaje iridiscente, y en 18% de éstas un plumaje opaco.

Si se utiliza una aproximación heurística y filogenética, es posible evaluar algunas de las hipótesis propuestas para explicar ciertos patrones de variación en tamaño y plumaje observados en los colibríes, y luego identificar las posibles tendencias evolutivas en las diferencias sexuales. En mi trabajo de investigación encontré que el grado de dimorfismo sexual de los colibríes depende no sólo de algunos aspectos de su sistema de apareamiento (poligamia), sino de ciertos caracteres, como la iridiscencia de los

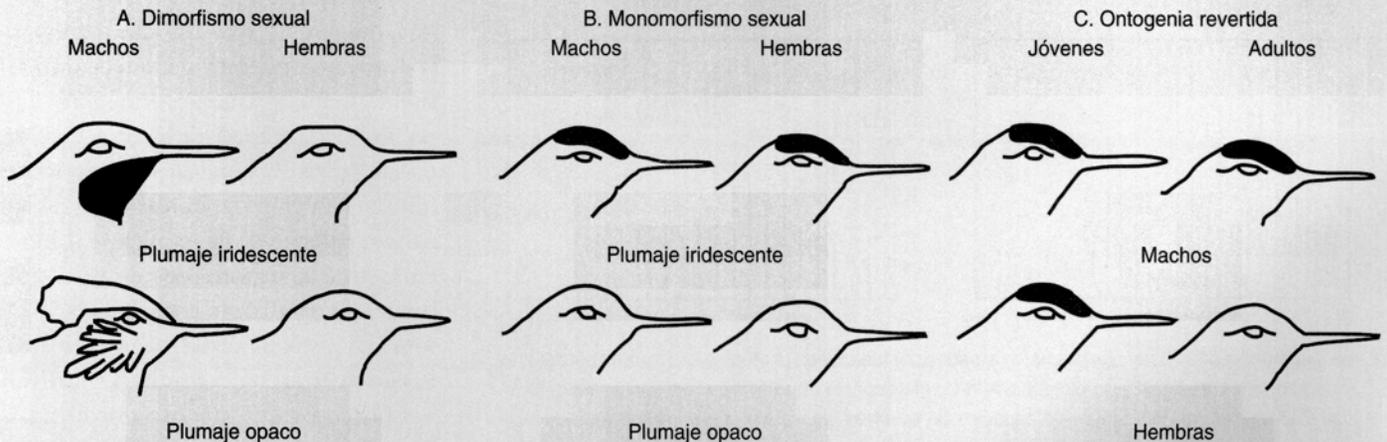
plumajes y los asociados a la aerodinámica del vuelo, como la forma de la cola.

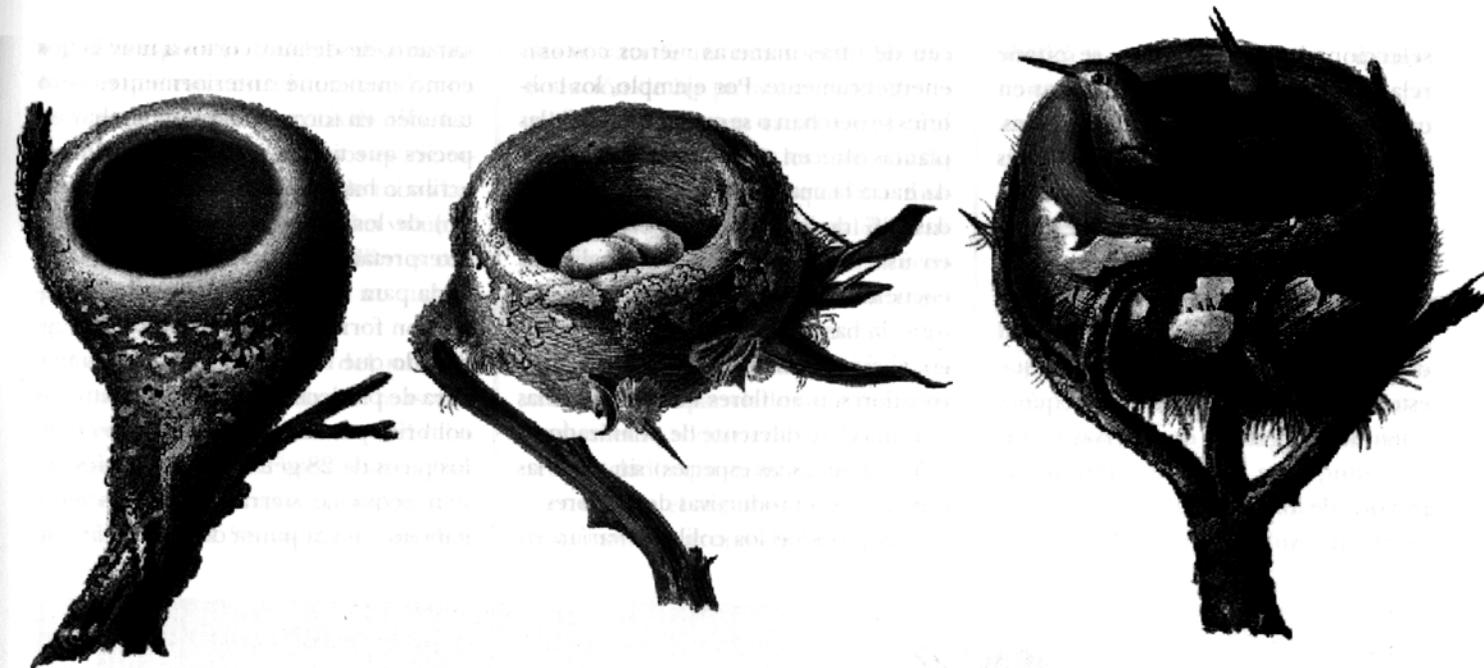
Con base en estudios detallados de la historia natural de algunas especies de colibríes, se ha generalizado la idea de que la poliginia (los machos se aparean con varias hembras en la misma temporada reproductiva) caracteriza a esta familia. En el caso de aproximadamente 40 especies, incluso se ha sugerido que los machos forman *leks*, que son agrupaciones en donde los machos se exhiben (mostrando sus plumajes vistosos, haciendo acrobacias y/o vocalizando) para atraer a las hembras. Los *leks* funcionan como cualquier otra estructura social, como si fuera un mariachi, con una compleja organización y establecimiento de relaciones entre miembros en donde los machos dominantes obtienen la mayoría de las cópulas. Sin embargo, no hay consenso sobre cuál es la verdadera función de estas agrupaciones de colibríes; incluso he propuesto que la función de dichos *leks* debería ser evaluada de nuevo para saber si esta estructura social no tiene una función alternativa (por ejemplo, un sistema social de comunicación para la detección de intrusos y la transferencia de información).

Tradicionalmente, el dimorfismo sexual en aves (plumaje y tamaño) se ha correlacionado con los sistemas de apareamiento; esto debido a que se ha observado que los organismos con sistemas poligínicos presentan dimorfismo sexual. Entre los colibríes se esperaría que aquellas especies de plumaje monomórfico (muchas de las cuales forman *leks* o arenas) fueran de tamaño dimórfico debido a las fuertes presiones que su sistema de apareamiento impone. Sin embargo, no existe la asociación esperada aun cuando se considere la historia evolutiva del grupo. La conducta de formar agrupaciones (*lekking*) no implica la evolución de dimorfismo en tamaño más de lo que se esperaría al azar. Una interpretación alternativa es que ciertas diferencias morfológicas entre sexos evolucionaron como una consecuencia indirecta de la selección sexual (correlaciones genéticas).

La asociación que he encontrado entre la tendencia a formar agrupaciones y la coloración iridiscente es interesante, puesto que la brillantez del plumaje debería esperarse no sólo en los machos como resultado de la selección sexual, sino también como resultado de cambios

Figura 4. Patrones de coloración y diferencias sexuales de los colibríes





entre las hembras si los caracteres están genéticamente correlacionados. Los resultados de este estudio y la asociación entre el dimorfismo sexual en tamaño y otros factores ambientales son un indicativo de que varios mecanismos están operando simultáneamente. Es necesario, en futuras investigaciones, buscar múltiples explicaciones para los patrones de tamaño corporal y plumajes observados en los colibríes.

Innovaciones evolutivas y radiaciones adaptativas

Se entiende por "radiación adaptativa" la diversificación evolutiva de líneas filogenéticas y la diversificación asociada a la manera en que los organismos usan los recursos y sus hábitats. Se trata de un término usado por lo general para describir la diversificación de especies con un antepasado común en nichos ecológicos diferentes. La radiación adaptativa explica la diversificación de ciertos taxa, ejemplos clásicos de esto son los pájaros drepanídeos de Hawai y los peces cíclidos de los lagos africanos. Más recientemente, varios investigadores han propuesto otros ejemplos, en donde los cambios morfológicos asociados a la eco-

logía de los organismos han evolucionado varias veces bajo las mismas condiciones, incluyendo los pinzones de las islas Galápagos, los mosqueros del Nuevo Mundo, los pericos y tucanes del Amazonas y sus afluentes, las lagartijas del género *Anolis* de las islas del Caribe, los peces de tres espinas de los lagos postglaciales de Norteamérica, la fauna de gasterópodos del lago Tanganica y las arañas saltarinas del género *Habronattos*. Sin embargo, en todos estos casos hay aún muchas lagunas en la comprensión de la totalidad del proceso que lleva a la diversificación.

La idea de radiación adaptativa como la diversificación evolutiva de una línea mediante una variedad de recursos es invocar la explicación de las historias de vida y caracteres de ciertos grupos, pero la aplicación del concepto no siempre está bien justificada. Para probar esta hipótesis (radiación adaptativa), es necesario averiguar si los cambios adaptativos en cuestión se repiten de manera independiente en varios grupos y si son seguidos por una diversificación acelerada. Es decir, debemos tener pruebas de la influencia de tal o cual característica en la diversificación y demostrar que distintas líneas evolutivas han invadido

zonas adaptativas diferentes. Un caso bien documentado en la literatura es el de varios grupos de insectos y el hábito de la fitofagia. En cada grupo de insectos fitófagos, Mitter y sus colaboradores demostraron que el hábito de la fitofagia era seguido por una diversificación acelerada en distintos grupos de insectos; con lo que demostraron que las innovaciones evolutivas, en este caso la fitofagia, y los caracteres asociados a ésta, son capaces de disparar una radiación adaptativa.

El concepto de "innovaciones clave" como se aplica en la actualidad, combina al menos tres mecanismos ecológicos distintos por los cuales organismos con caracteres novedosos, evolutivamente hablando, permiten a los individuos explotar nuevos recursos y hábitats, y luego iniciar una radiación adaptativa. Y como no toda innovación evolutiva es una innovación clave, la adquisición de caracteres novedosos no es suficiente para que los organismos de un linaje puedan invadir zonas adaptativas nuevas y luego diversificarse.

Picos y néctar

La diversidad morfológica y conductual de los colibríes, excepto los caracteres

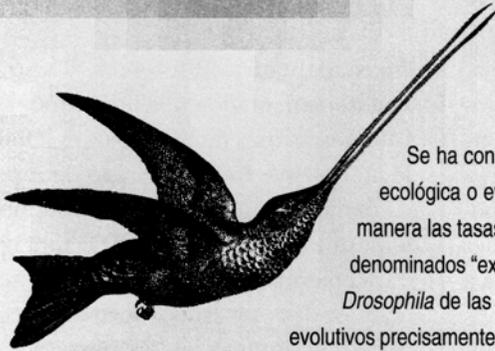
seleccionados sexualmente, se puede relacionar con las distintas maneras en que éstos explotan los recursos florales. La manera en que los colibríes usan sus recursos florales, y cómo se reparten las flores entre las especies en una determinada comunidad puede tener consecuencias evolutivas. Para entender los patrones macroevolutivos de diversidad de los colibríes es necesario apuntar que éstos obtienen diariamente sus requerimientos energéticos de diversas maneras. Aunque se ha reconocido que la mayoría de los colibríes obtienen el néctar floral revoloteando, también lo ha-

cen de otras maneras menos costosas energéticamente. Por ejemplo, los colibríes se perchan o se cuelgan cuando las plantas ofrecen una percha bien definida hacia la cual las flores están orientadas (8% de las especies se especializan en usar esta técnica). Otros colibríes encuentran acceso al néctar floral al perforar la base de las corolas de tubo largo, al visitar flores perforadas por otros robadores, o en flores que son visitadas por una clase diferente de polinizadores (25% de todas las especies) sin tocar las estructuras reproductivas de las flores.

Los picos de los colibríes varían en

tamaño, desde muy cortos a muy largos como mencioné anteriormente, pero también en forma; por ejemplo, hay especies que tienen picos curvados hacia arriba o hacia abajo. La forma (y tamaño) de los picos de los colibríes se ha interpretado como perfectamente diseñada para explotar el néctar de las flores con formas similares, pero se ha ignorado que la forma no es la única manera de predecir la interacción entre los colibríes y sus flores. He descrito cómo los picos de 28 géneros de colibríes tienen pequeñas sierras (y algunas veces ganchos) en la punta del pico (25% de

GRUPOS DE ORGANISMOS CON ÉXITO EVOLUTIVO



Se ha considerado tradicionalmente que los grupos de organismos ricos en especies son más exitosos, ecológica o evolutivamente, que sus grupos hermanos con menor número de especies; es decir, de alguna manera las tasas de especiación son más altas (o las de extinción más bajas) en ciertos grupos de organismos denominados "exitosos". Organismos como las orquídeas, las higüeras y sus avispas polinizadoras, las moscas *Drosophila* de las islas de Hawai, las aves del paraíso y los faisanes han sido el centro de atención de estudios evolutivos precisamente porque su diversidad es extremadamente alta. Sin embargo, poco se ha avanzado en el entendimiento de los mecanismos y procesos que mantienen la riqueza de las especies.

Los investigadores han interpretado la diversificación evolutiva de estos grupos como resultado de una especiación por divergencia. Sin embargo, raramente han ligado la diversificación de un grupo de organismos en particular con la manera de obtener su alimento. Una regla empírica de la macroevolución dice que las tasas de especiación y de extinción están correlacionadas. La correlación general entre las dos tasas se da en una misma dirección. Por ejemplo, aquellos taxa que gozan de tasas de especiación relativamente altas también sufren una extinción relativamente alta. ¿Por qué? Esto parece contradictorio, ya que podría pensarse que en los grupos ricos en especies no se presentan tasas altas de extinción. Antes de que la argumentación se torne circular, es necesario aclarar que la idea de los "supertaxa" se aplica sólo a aquellos que se diferencian por sus tasas extremadamente altas en relación con los grupos más próximos; son supertaxa porque parecen "controlar" la correlación que existe entre la tasa de especiación y la de extinción, es decir, son superorganismos que parecen "manipular" su propio rumbo evolutivo. Esta idea es interesante, pues implica que los organismos no son entes pasivos, a merced de la selección natural.

La pregunta es, entonces, cómo es que estos superorganismos logran, sin que esto se interprete de manera antropocéntrica, "moldear su futuro". Se han identificado a la fecha cinco factores, extrínsecos e intrínsecos, que parecen influir en la correlación entre la especiación y la extinción, que probablemente operan de manera simultánea. El efecto de los factores extrínsecos en la aceleración (o la detención) de la especiación y extinción dependerá de las cualidades intrínsecas de los organismos.

1) **Complejidad conductual.** Se piensa, por un lado, que las conductas estereotipadas (y con cierta complejidad) de los organismos, mismas que se pueden entender como una forma de especialización ecológica, tienden a reducir ciertas dimensiones del espacio de un nicho; es decir, esta especialización hace que ciertas especies sean vulnerables a cambios ambientales, con lo que se aceleran en promedio sus tasas de extinción. Por otro lado, también se puede predecir qué conductas estereotipadas pueden acelerar las tasas de especiación. Imagine, por ejemplo, que una planta al cambiar de polinizador pueda generar mecanismos de aislamiento para diferenciarse de otras plantas (la tasa de especiación se acelera), pero si se especializa de tal manera con respecto a su polinizador, es claro que ante la extinción del polinizador exclusivo, la tasa de extinción de la planta

todas las especies). Una hipótesis de trabajo es que estas estructuras ayudan en el robo de néctar de corolas de tubo largo. El acceso a estos recursos es importante, ya que son las flores de tubos largos las que contienen grandes volúmenes de néctar y a las que colibríes con picos cortos generalmente no tienen acceso.

Valiéndome para ello del método comparativo, he sugerido que la asociación entre los picos aserrados y el robo de néctar es real; las aserraciones han evolucionado muchas veces en circunstancias similares. Se podría argumentar

que se trata de una innovación clave. La evolución de los picos aserrados de los colibríes produjo un cambio en la manera en que éstos usan los recursos florales. Sin embargo, para que una innovación clave se acepte como tal debe incluirse en la discusión una prueba comparativa y una argumentación bien apoyada para un posible mecanismo ecológico. Por un lado, la prueba comparativa debe contrastar clados que independientemente adquirieron las aserraciones con clados que carecen de éstas. Por el otro lado, el argumento ecológico o funcional, un grupo de hipótesis que

unifica la innovación clave en cuestión con un incremento en las tasas de especiación y una disminución en las tasas de extinción, podría ser que las especies con bordes aserrados en el pico utilizan los recursos florales de manera distinta. Esta condición reduce la competencia por los recursos y confiere cierta resistencia a la extinción. Hasta aquí suena como una buena historia para ser contada, sin embargo, ¿qué evidencia existe que apoye la argumentación anteriormente descrita?

El efecto de los colibríes ladrones de néctar en la interacción mutualista en-

hospedera se puede acelerar. Este escenario es difícil de imaginar entre plantas que utilizan varios polinizadores o son polinizadas por el viento; de hecho, la utilización de varios polinizadores se podría interpretar como un mecanismo de defensa que regula la correlación existente entre la tasa de especiación y la de extinción.

2) Amplitud del nicho. En este caso, la correlación entre las tasas de especiación y de extinción y la amplitud del nicho es negativa. Entiéndase aquí que a mayor amplitud de nicho (aunque la idea de nicho se entienda hoy día como una abstracción) las posibilidades de especiación y extinción son mínimas, y viceversa. Sin embargo, la especiación se podría promover entre especies estereotípicas por la tendencia a que sus poblaciones se fraccionen. Tal inestabilidad les hace estar a merced de las fluctuaciones ambientales. La diferenciación subsecuente de poblaciones fragmentadas dependerá de las cualidades intrínsecas de los individuos para invadir nuevos nichos.

3) Estabilidad y tamaño de la población. Mediante simples consideraciones numéricas es posible predecir que una especie con una población total pequeña, puede ser relativamente más vulnerable a la extinción que una con una población total grande. Lo mismo podría pasar con aquellas especies que tienen poblaciones muy inestables, mismas que experimentan fluctuaciones que frecuentemente las llevan a niveles numéricos muy bajos. Otro factor que puede influir en poblaciones inestables y pequeñas es la variabilidad de la disponibilidad de alimento en tiempo y espacio. La capacidad de respuesta de especies con poblaciones de estas características dependerá, de nuevo, de sus cualidades intrínsecas.

4) Habilidad de dispersión. La habilidad de los individuos para dispersarse geográficamente está inversamente relacionada con las tasas de especiación y extinción. La dispersión efectiva de los individuos favorece la sobrevivencia de una especie pero reduce la probabilidad de especiación. Sin embargo, esta relación es más compleja de lo que se había pensado. Por ejemplo, entre especies que se caracterizan por tener una distribución geográfica estable y relativamente continua, la dispersión efectiva retardará la tasa de especiación al evitarse la formación de poblaciones aisladas. La tasa de extinción será también baja porque la población total es grande; ampliamente distribuida y estable. Por otro lado, la dispersión efectiva de especies caracterizadas por tener poblaciones inestables y distribuidas en parches promoverá la especiación al generarse poblaciones aisladas, pero la extinción será mayor debido a la inestabilidad de estas poblaciones.

5) Fragmentación de hábitats. Este factor es más que obvio. Por ejemplo, el creciente deterioro de un hábitat en particular puede potencialmente influir la correlación existente entre la especiación y la extinción. Un ejemplo bien documentado sobre el efecto de este factor es el de los pericos y tucanes, que se diferenciaron a raíz de la fragmentación de los bosques de Sudamérica en las últimas glaciaciones.





tre las plantas y sus polinizadores legítimos ha sido investigado como una cadena de interacciones interdependientes, es decir, sólo considerando la perspectiva de uno de los componentes del mutualismo. Esta manera de aproximarse al problema ha impedido conocer de manera concluyente el efecto de los ladrones de néctar sobre interacciones múltiples. Una aproximación alternativa es averiguar si al cambiar la densidad del ladrón de néctar la naturaleza de la

interacción entre la planta y su polinizador legítimo se altera. El costo que el robo de néctar impone tanto en las plantas como en sus polinizadores legítimos es grande, pero los colibríes, que se comportan como "aprovechados", obtienen beneficios obvios.

En teoría, la competencia interespecífica por los recursos florales puede favorecer la evolución de una divergencia, de manera que los colibríes obtengan el néctar de varios modos. Existe evidencia que apoya la idea de que las especies responden a la competencia interespecífica mediante el desplazamiento de caracteres, pero son pocos los casos en donde se ha demostrado. El efecto del robo de néctar en el polinizador legítimo es comúnmente reportado, pero no se ha cuantificado rigurosamente. Para demostrar si la divergencia en la morfología y el uso de recursos en especies nuevas es causada por la competencia por el alimento, se debe probar que la dirección de la evolución de una especie en su forma de obtener el alimento es afectada por la especie con la que compete.

En un análisis filogenético sugiero que varios clados de colibríes han adquirido las sierras de manera independiente. La adquisición de picos aserrados en el tiempo evolutivo puede estar ligado a la diversificación de los colibríes, esto si se comparan líneas de colibríes con picos aserrados con sus grupos hermanos que carecen de ellos. Sin embargo, ni la prueba comparativa sugerida ni la argumentación ecológica presentada son totalmente convincentes. La prueba filogenética establece una correlación entre los picos aserrados y la diversidad de los colibríes, pero la relación no es causal; la diversificación de los colibríes podría estar caracterizada por múltiples innovaciones; caracteres morfológicos o conductuales compartidos por el grupo. De no ser tan estrictos, sin embargo, el robo de néctar es al menos una manera innovadora de explotar los recursos flo-

rales y una posible ruta en la creación de diversidad. Este escenario supone que los colibríes con picos aserrados se han liberado de tener picos largos, del reto que representa especializarse en ciertas flores, (ya que puede haber una subsecuente extinción) de la manipulación de las plantas y de un ambiente muy competitivo compuesto por colibríes territorialistas de picos cortos. Esta morfopotencialidad, sugerida en particular en el caso de los cíclidos, permite a los organismos subdividir los recursos y especializarse al forrajear.

Los reduccionistas, quienes usan la morfología como único argumento, definen la mayoría de los colibríes como generalistas por la manera en que usan los recursos florales. Sin embargo, no deben hacerse generalizaciones ecológicas como éstas simplemente valiéndose de la morfología de los picos, ya que los individuos son marcadamente plásticos en su conducta de forrajeo, algunos incluso se pueden comportar como oportunistas, lo que significa que pueden cambiar sus estrategias de forrajeo de acuerdo con la fluctuación en la disponibilidad de los recursos en un ambiente que cambia constantemente. La conexión entre especialización ecológica y diversificación ha sido sugerida en la literatura, pero nunca probada. Bleiweiss propone que la especiación puede ser promovida por niveles intermedios de movilidad. El argumento básico utilizado por Bleiweiss para explicar la disparidad en el número de especies entre el grupo de los ermitaños especialistas, Phaethorninae, depauperado en número de especies (30 especies) y el más diverso compuesto sobre todo por generalistas, Trochilinae (310 especies), es la diferencia entre los grupos en movilidad y la especialización ecológica. La correlación se facilitaría, de acuerdo con Bleiweiss, si hubiera una extrema heterogeneidad ambiental y una topografía compleja. Los clados que contengan especies generalistas tenderán a

diversificarse al tomar ventaja de esa complejidad ambiental. Por otro lado, los cladogramas, compuestos en su mayoría por individuos especializados, se diversificarán en ambientes homogéneos al existir una tendencia hacia la formación de poblaciones restringidas. Sin embargo, esta dicotomía no considera que una posible consecuencia en la proliferación de formas, particularmente cuando la especialización es ecológica, no es sólo la producción de nuevas especies que sean capaces de explotar nuevos recursos, sino también un incremento en la tasa de extinción; la posibilidad de que los especialistas tengan una tasa mayor de extinción hace que los argumentos presentados por Bleiweiss sean una interpretación débil de los patrones macroevolutivos de la diversidad de los colibríes.

La diversificación de un clado puede acelerarse con la especialización, pero también puede causar su extinción. Por ejemplo, los colibríes y las flores de las que se alimentan entran en un proceso irreversible de especialización que los condena a la extinción; tanto los colibríes con picos muy largos como las plantas con corolas largas que son polinizadas por éstos son atrapados en una competencia de "alargamiento". En este escenario, las líneas evolutivas de extremistas especializados, en un *continuum* de morfologías y conductas, son grupos más sensibles a la extinción y depauperados en especies que los que logran escapar de la extinción.

Para entender los patrones macroevolutivos de los colibríes hay que empezar por abandonar esta perspectiva reduccionista y buscar múltiples explicaciones. La diversificación de los colibríes seguramente se ha manifestado mediante varias etapas en la producción de especies causadas por la aparición de múltiples innovaciones asociadas a la explotación del néctar floral y las interacciones resultantes. El primero, quizás, al ganar el hábito de la nectarivoría y al procesar de una manera novedosa la síntesis y los tipos de azúcares, y luego, con la alterna-

tiva de varias formas de explotación. Para probar esta hipótesis el siguiente paso sería investigar si, como en el caso de los insectos fitófagos, el hábito de la nectarivoría ha causado la proliferación de formas en los grupos de aves que se alimentan de néctar de manera independiente y repetida.

Agradecimientos

A Judith Bronstein, quien pacientemente me ayudó a darle forma y sentido a este ensayo, y a los otros miembros de mi comité, William A. Calder, Stephen M. Russell, Wayne Maddison y Daniel Papaj por aportar comentarios a la versión del manuscrito en inglés. María de Lourdes Navarajo y César Carrillo aportaron comentarios valiosos. El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (beca 56254), el Departamento de Ecología y Biología Evolutiva de la Universidad de Arizona, y el Instituto de Ecología A.C. me apoyaron durante la concepción y realización de esta investigación. Dedicó este texto a William A. Calder, F. Gary Stiles y Peter Feinsinger por la inspiración de su trabajo. 

Bibliografía

- Arizmendi, M. C. 1994. *Interacciones ecológicas múltiples: el caso del sistema mutualista colibríes-plantas y el ladrón de néctar Diglossa baritula (Aves: Passeriformes)*. Tesis de doctorado, México, UNAM.
- Bleiweiss, R. 1990. "Ecological causes of clade diversity in hummingbirds", en R. M. Ross y W. D. Allmon (eds.) *Causes of Evolution, a Paleontological Perspective*, The University of Chicago Press, Chicago, pp. 354-380
- Brooks, D.R. y D.A. McLennan. 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Cracraft, J., y R.O. Prum. 1988. Patterns and processes of diversification: speciation and historic congruence in some neotropical birds. *Evolution* 42:603-620.
- Feinsinger, P. 1983. "Coevolution and pollination", en D.J. Futuyma y M. Slatkin (eds.) *Coevolution*, Sinauer Associates, Sunderland, pp. 282-310.
- Futuyma, D.J. 1986. *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Sunderland.

- Futuyma, D. J. 1989. "Macroevolutionary consequences of speciation: inferences from phytophagous insects", en D. Otte y J. A. Endler (eds.) *Speciation and its Consequences*, Sinauer Associates, Sunderland, pp. 557-578.
- Greenewalt, C. H. 1990. *Hummingbirds*. Dover Publications, Inc., Nueva York.
- Lara, C. 1995. *Ecología de la conducta de forrajeo del colibrí oreji violeta-verde (Colibri thalassinus): implicaciones en el robo de néctar*. Tesis de licenciatura (Biología). Universidad Autónoma de Puebla, Puebla.
- Meyer, A. 1993. Phylogenetic relationships and evolutionary processes in East African cichlid fishes. *TREE* 8:279-284.
- Mitter, C., B. Farrell, y B. Wiegmann. 1988. The phylogenetic study of adaptive zones: has phytophagy promoted insect diversification? *Am. Nat.* 132:107-128.
- Ornelas, J. F. 1984. *Contribución al conocimiento de la familia Trochilidae en la República Mexicana*. Tesis de licenciatura (Biología). Universidad Autónoma de Aguascalientes, Aguascalientes.
- Ornelas, J. F. 1994. Serrate tomia: an adaptation for nectar robbing among hummingbirds? *The Auk* 111:703-710.
- Ornelas, J. F. 1995. *Radiation in the genus Amazilia: a comparative approach to understanding the diversification of hummingbirds*. Tesis doctoral no publicada. The University of Arizona, Tucson.
- Schluter, D. y J. A. McPhail. 1993. Character displacement and replicate adaptive radiation. *TREE* 8:197-200.
- Soberón, J. y C. Martínez del Río. 1985. "Cheating and taking advantage in mutualistic associations", en D.H. Boucher (ed.) *The Biology of Mutualism*, Croom Helm, Londres, pp. 192-216.
- Stanley, S. M. 1990. "The general correlation between rate of speciation and rate of extinction: fortuitous causal linkages", en R.M. Ross y W. D. Allmon (eds.) *Causes of Evolution, a Paleontological Perspective*, The University of Chicago Press, Chicago, pp. 103-127.
- Wanntorp, H. E., D. R. Brooks, T. Nilsson, S. Nylin, F. Ronquist, S. C. Stearns, y N. Wedell. 1990. Phylogenetic approaches in ecology. *Oikos* 57:119-132.
- West-Eberhard, J. M. 1984. Sexual selection, social competition, and speciation. *Quarterly Rev. Biol.* 58:155-183.

