

El rol de la morfología y la geografía en la diferenciación y diversidad genética en
colibríes (Trochilidae) del norte de Suramérica

Juan Andres Granados Rangel

Trabajo de Grado para Optar el Título de Biólogo

Director

Enrique Arbeláez Cortés

Doctor en Ciencias Biológicas

Codirector

Nicolas A. Hazzi Campo

Doctor en Ciencias

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Bucaramanga

2026

Dedicatoria

Dedico con el mayor orgullo este trabajo a mis padres, por su esfuerzo constante y por permitirme formarme y desarrollarme plenamente. Por brindarme herramientas tanto materiales como humanas, así como la convicción, la entereza y la valentía necesarias para afrontar este reto. Por su amor y su cariño, que siempre sentí cerca pese a la distancia.

A mi hermano, por estar presente cuando lo necesité y por respaldarme en cada paso que di. Su ejemplo ha sido una referencia constante para seguir adelante.

A mis hermanas y a mi sobrina, por su cariño y por la alegría con la que siempre me acompañan. Y a todas las personas que, en algún momento, me ofrecieron una voz de aliento.

Agradecimientos

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento a mi director, Enrique Arbeláez Cortés, por su entereza, su guía constante y por mostrarme el camino en la ciencia. Su acompañamiento y confianza fueron fundamentales para fortalecer mi formación, así como por brindarme la oportunidad de desarrollar mis habilidades como científico en el Laboratorio de Biología Evolutiva.

A mi codirector, Nicolás Hazzi, por su disposición, amabilidad y apoyo durante este proceso, así como por sus valiosos aportes académicos que contribuyeron al desarrollo de este trabajo.

A mis amigos y compañeros de universidad, en especial a Anny Ana, Brandon, quienes me acompañaron a lo largo de este proceso con su amistad, apoyo y momentos compartidos que hicieron este camino más llevadero.

Finalmente, a la Universidad Industrial de Santander, por brindarme la oportunidad de formarme y desarrollarme como profesional.

Tabla de Contenido

Introducción.....	11
1. Objetivos.....	14
1.1 Objetivo General.....	14
1.2 Objetivos Específicos	14
2. Competencias desarrolladas	15
3. Metodología.....	16
3.1 Area de estudio y especies.....	16
3.2 Compilación de base de datos genéticos	16
3.3 Delimitación de poblaciones de estudio	17
3.4 Compilación de métricas morfológicas y control de sesgos.....	20
3.5 Obtención de variables geográfica, polígonos mínimos convexos y filogenia	21
3.6 Estimación de diversidad y diferenciación genética	22
3.7 Análisis estadístico	23
4. Resultados.....	24
4.1 Obtención de base de datos genética	24
4.2 Obtención de métricas morfológicas y evaluación de sesgos.....	24
4.3 Cálculo de diversidad nucleotídica y distancia genética p	25
4.4 Análisis estadístico	28
4.4.1 Modelos de regresión filogenética (PGLS)	28
4.4.2 Modelo de regresión filogenética distancia genética p.....	28
4.4.3 Modelo de regresión filogenética diversidad nucleotídica	30
5. Discusión	34

6. Conclusiones.....	41
Referencias Bibliográficas.....	43
Apéndices	49

Lista de Tablas

Tabla 1. <i>Diversidad nucleotídica (π) por especie y por población previamente delimitada.</i>	
.....	26
Tabla 2. <i>Distancias genéticas p promedio por cada par de poblaciones de estudio comparadas para cada especie</i>	27
Tabla 3. <i>Coeficientes del modelo cuadrático de regresión filogenética entre la masa corporal y la distancia genética (p-distance)</i>	30
Tabla 4. <i>Coeficientes del modelo lineal de regresión filogenética entre la masa corporal estandarizada y la diversidad nucleotídica (π)</i>	31
Tabla 5. <i>Coeficientes del modelo lineal de regresión filogenética entre la masa corporal cuadrática y la diversidad nucleotídica (π)</i>	32

Lista de Figuras

Figura 1. <i>Distribución geográfica de las ocurrencias y delimitación de las poblaciones de estudio en el Norte de Suramérica.</i>	19
Figura 2. <i>Boxplots de la prueba t entre HWI medido y HWI obtenido de Avonet.</i>	25
Figura 3. <i>Relación entre la masa corporal y la distancia genética p (p-distance) bajo un modelo de regresión filogenética cuadrática.</i>	29
Figura 4. <i>Relación entre la masa corporal y la diversidad nucleotídica (π) bajo un modelo de regresión filogenética cuadrática.</i>	32

Lista de Apéndices

Apéndice A. Base de datos genética (Secuencias del gen mtCOI con códigos de acceso libre)	
.....	49
Apéndice B. Matrices de datos de variables de respuesta (Diversidad nucleotídica y distancia genética p) y variables predictoras (HWI, masa corporal, Altitud media, MCP).....	53
Apéndice C. Distancia genética p por cada par de poblaciones comparadas	54

Resumen

Título: El rol de la morfología y la geografía en la diferenciación y diversidad genética en colibríes (Trochilidae) del norte de Suramérica*

Autor: Juan Andres Granados Rangel**

Palabras Clave: Secuencias genéticas, Índice Mano-ala, Estructura genética, Barreras.

Descripción: El Índice Mano-Ala (HWI) es un indicador macroevolutivo de la capacidad de dispersión y la eficiencia de vuelo en las aves. Este trabajo analizó la relación entre el HWI, la masa corporal y la geografía con los patrones de diversidad y diferenciación genética en colibríes del norte de Sudamérica, abarcando un gradiente ecológico que integra tanto especies de tierras bajas como de alta montaña. Mediante modelos de regresión filogenética (PGLS) y secuencias del gen COI, se evaluó si estas métricas morfológicas predicen la conectividad genética en el complejo escenario de los Andes y sus regiones adyacentes.

Los resultados indicaron que el efecto del HWI sobre la divergencia y la diversidad genética fue estadísticamente no significativo, mientras que la masa corporal emergió como el único predictor robusto, mostrando una relación positiva y no lineal con la diversidad nucleotídica y una relación cuadrática sugerente con la distancia genética p . Estos hallazgos revelan un desacoplamiento funcional entre la morfología alar y el flujo génico real: mientras que en los ecosistemas de alta montaña un HWI elevado puede representar una adaptación compensatoria a la baja densidad del aire —hipótesis del aire delgado—, el efecto de la masa corporal sobre la variación genética opera principalmente a través de la estabilidad demográfica histórica, vinculada al tamaño poblacional efectivo y al área de ocupación de cada especie. En conjunto, la estructura genética de los colibríes parece estar moldeada primordialmente por la fragmentación histórica del paisaje andino, más que por los rasgos morfológicos de vuelo.

*Trabajo de Grado

**Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Director: Enrique Arbelaez Cortés. Doctor en ciencias biológicas. Codirector: Nicolas Amin Hazzi Campo. Doctor en ciencias

Abstract

Title: The role of morphology and geography in genetic differentiation and diversity in hummingbirds (Trochilidae) of northern South America*

Author: Juan Andres Granados Rangel¹

Key Words: Genetic sequences, Hand-wing index, Genetic structure, Geographic barriers

Description: The Hand-Wing Index (HWI) is a macroevolutionary indicator of dispersal capacity and flight efficiency in birds. This study analyzed the relationship between HWI, body mass, and geography with patterns of genetic diversity and differentiation in hummingbirds from northern South America, covering an ecological gradient that includes both lowland and high-mountain species. Using phylogenetic regression models (PGLS) and COI gene sequences, we evaluated whether these morphological metrics predict genetic connectivity in the complex landscape of the Andes and their adjacent regions.

The results indicated that the effect of HWI on genetic divergence and diversity was statistically non-significant, while body mass emerged as the only robust predictor, showing a positive and non-linear relationship with nucleotide diversity and a suggestive quadratic relationship with genetic distance. These findings reveal a functional decoupling between wing morphology and actual gene flow: while in high-mountain ecosystems a high HWI may represent a compensatory adaptation to low air density — the thin-air hypothesis — the effect of body mass on genetic variation operates primarily through historical demographic stability, linked to effective population size and the geographic range of each species. Overall, the genetic structure of hummingbirds appears to be shaped primarily by the historical fragmentation of the Andean landscape, rather than by flight morphological traits.

* Degree Work

**Faculty of Sciences. Department of Biology. Director: Enrique Arbeláez Cortés. Doctor of Biological Sciences. Codirector: Nicolas Amin Hazzi Campo. Doctor in Sciences

Introducción

La morfología del ala en las aves constituye un determinante clave del desempeño biomecánico del vuelo y de la capacidad de dispersión geográfica (Sheard et al. 2020; Rader & Hedrick 2023). Uno de los rasgos funcionales más utilizados para evaluar esta relación es el índice mano-ala (Hand-Wing Index, HWI), una métrica que describe el grado de alargamiento y la forma del ala a partir de la longitud relativa de las plumas primarias (Kennedy et al. 2016). El HWI actúa como un indicador del potencial de dispersión: valores altos se asocian con alas más largas y puntiagudas que favorecen vuelos más eficientes y desplazamientos de mayor alcance, mientras que valores bajos corresponden a alas más redondeadas que favorecen la maniobrabilidad en trayectos cortos (Claramunt 2021; Sheard et al. 2020). Su uso se ha extendido ampliamente debido a que permite obtener mediciones comparables a partir de especímenes depositados en colecciones biológicas (Tobias et al. 2022; Beauchamp 2023). A escala global, Sheard et al. (2020) analizaron este rasgo en más de 10.000 especies de aves y demostraron que el HWI se relaciona con variables ecológicas y biogeográficas asociadas a la dispersión, destacando que grupos como los Apodiformes (que incluyen vencejos y colibríes) presentan valores relativamente altos de este índice y concluyeron que el HWI es un indicador macro-evolutivo esencial ya que la capacidad de dispersión que representa influye directamente en procesos fundamentales como las tasas de especiación, la expansión de los rangos geográficos (Luszczak et al., 2025). No obstante, la variación en la forma del ala no solo determina la eficiencia de vuelo, sino que también está intrínsecamente ligada a la capacidad de las especies para colonizar nuevos territorios y a sus tasas de diversificación, lo que confirma que esta métrica permite entender las trayectorias evolutivas y la acumulación de biodiversidad a escala global.

Desde una perspectiva evolutiva, la capacidad de dispersión condiciona los procesos de flujo génico, diferenciación y especiación (Zink 2012). En aves neotropicales, se ha demostrado que los rasgos ecológicos y morfológicos predicen niveles significativos de estructura poblacional; especies con movilidad reducida suelen presentar patrones más marcados de divergencia genética al verse limitadas por barreras geográficas (Burney & Brumfield 2009; Johnson et al. 2023). Incluso barreras de escala local representadas por la compleja orografía andina pueden incrementar la acumulación de distancias genéticas en taxones con baja capacidad de vuelo (Moore et al. 2008; Behrends et al. 2024). A pesar de la relevancia del HWI en diversos órdenes de aves (Arbeláez-Cortés et al. 2014; Naka et al. 2022), existe una marcada brecha de información en la familia Trochilidae. Aunque los colibríes poseen adaptaciones extremas como una alometría de área alar inusual para compensar variaciones en la masa corporal (Skandalis et al. 2017), la relación directa entre su morfología alar y sus niveles de diferenciación genética permanece insuficientemente explorada en la actualidad.

Los colibríes constituyen uno de los linajes más diversos del continente tras una rápida radiación evolutiva (McGuire et al., 2014). El norte de Suramérica, y específicamente la región andina, alberga la mayor riqueza del grupo, concentrando aproximadamente el 40% de sus especies actuales (Sonne & Rahbek, 2024) debido a una topografía particular y dinámica (McGuire et al., 2014; Pérez-Emán et al., 2018). El rápido y reciente levantamiento geológico de los Andes generó un relieve extremo, caracterizado por profundos valles interandinos, múltiples cordilleras y cumbres que superan los 6000 metros de altitud (McGuire et al., 2014). Esta topografía tan compleja originó fuertes gradientes de elevación y una vasta heterogeneidad de hábitats que ha permitido a los colibríes subdividir finamente el espacio geográfico, actuando como un motor de aislamiento poblacional y especiación

(Gutiérrez-Zamora, 2008; McGuire et al., 2014). A su vez, las severas restricciones ambientales impuestas por este sistema montañoso, especialmente la reducción en la densidad del aire a gran elevación, han moldeado adaptaciones específicas en la morfología del ala para mantener la eficiencia del vuelo en este grupo (Altshuler, 2006; Luszczak et al., 2025; Yang et al., 2025). Actualmente, el creciente volumen de secuencias genéticas en repositorios públicos facilita realizar análisis de síntesis para entender cómo la topografía andina y la morfología del vuelo interactúan en la configuración de la biodiversidad regional (Johnson et al., 2023)

Este estudio tiene como objetivo evaluar la relación entre la diversidad genética (π) y la diferenciación genética (distancia genética ρ) con rasgos morfológicos de vuelo (HWI y la masa corporal) en colibríes del norte de Suramérica. Al integrar información de colecciones con datos genéticos de acceso abierto (GenBank, BOLD system) en conjunto con bases de datos morfológicos (AVONET) (Tobias et al., 2022), esta investigación busca determinar si los rasgos funcionales de vuelo son predictores confiables de la estructura genética en un paisaje tan heterogéneo como el norte de Suramérica, siguiendo la validación del HWI como un sustituto (*proxy*) eficaz de la capacidad dispersiva (Arango et al. 2022). De este modo, se pretende aportar evidencia sobre cómo la morfología y la geografía regional interactúan en los procesos de diferenciación genética, contribuyendo a esclarecer si los factores biológicos intrínsecos (HWI) y como modulan las respuestas filogeográficas en escenarios complejos como los Andes (Kennedy et al. 2016).

1. Objetivos

1.1 Objetivo General

Evaluar la relación entre la diferenciación genética (distancia genética p) y la diversidad genética (π) con rasgos morfológicos de vuelo índice mano-ala (HWI) y masa corporal en colibríes del norte de Suramérica.

1.2 Objetivos Específicos

- Compilar una base de datos con secuencias genéticas de colibríes del norte de Suramérica, a partir de ejemplares depositados en la colección de ornitología de la UIS (UIS-AV) y registros complementarios del GenBank y BOLDsystem.
- Delimitar las poblaciones de estudio con base en criterios de cercanía geográfica y estimar la distancia genética p , así como la diversidad nucleotídica (π).
- Obtener métricas de morfología alar asociadas al vuelo (Hand-Wing Index, distancia de Kipp, longitud alar y masa corporal) de AVONET y especímenes de la Colección UIS-AV, con el fin de comparar ambos conjuntos de datos y evaluar su consistencia.
- Analizar la relación entre la distancia genética p , diversidad nucleotídica, rasgos de vuelo, geografía y la filogenia mediante la realización de pruebas estadísticas en R.

2. Competencias desarrolladas

- El pasante aplicó técnicas de compilación, organización y curaduría de datos genéticos y morfológicos provenientes de diferentes fuentes.
- El pasante realizó análisis de diferenciación y diversidad genética (distancia genética p y diversidad nucleotídica) en poblaciones de colibríes del norte de Suramérica.
- El pasante obtuvo información geográfica y métricas morfológicas a partir de datos de especímenes disponibles en colecciones biológicas y bases de datos en línea (GBIF, AVONET).
- El pasante midió rasgos morfológicos en especímenes de la Colección Ornitológica UIS-AV para comparación con fuentes secundarias y control de sesgos.
- Analizó los resultados obtenidos del proyecto científico y generó un informe que integró sus hallazgos

3. Metodología

3.1 Área de estudio y especies

La presente investigación delimitó como área de estudio el norte de Suramérica (Figura 1), abarcando Colombia y regiones adyacentes de Ecuador, el norte de Perú, Venezuela, Panamá y el norte de Brasil, con un límite sur definido por la cuenca del río Amazonas. Esta delimitación respondió a la distribución biogeográfica de los colibríes (familia Trochilidae), grupo que alcanza su mayor diversidad en los Andes tropicales del norte de Suramérica, así como a la disponibilidad de información genética, morfológica y geográfica confiable. Con base en estos criterios, se seleccionaron 16 especies representativas: *Heliangelus amethysticollis*, *Phaethornis anthophilus*, *Eutoxeres aquila*, *Boissonneaua flavescens*, *Glaucis hirsutus*, *Aglaiocercus kingii*, *Doryfera ludovicae*, *Adelomyia melanogenys*, *Coeligena prunellei*, *Florisuga mellivora*, *Colibri thalassinus*, *Coeligena torquata*, *Phaethornis longirostris*, *Phaethornis syrmatorphorus*, *Metallura tyrianthina* y *Threnetes ruckeri*. La selección priorizó especies con representatividad en la Colección Ornitológica de la Universidad Industrial de Santander (UIS-AV, 2022) y la Colección de Tejidos (UIS-CT, 2022), así como en repositorios públicos como GenBank (NCBI) y BOLD Systems. Para cada especie se procuró incluir entre 8 y 10 secuencias, garantizando una cobertura mínima que permitiera estimaciones robustas de diversidad y diferenciación genética.

3.2 Compilación de base de datos genéticos

La compilación de la base de datos genética se realizó utilizando exclusivamente el gen mitocondrial citocromo oxidasa subunidad I (COI). Se exploró la disponibilidad del gen ND2 sin embargo debido a su poca disponibilidad para nuestras especies de estudio se

descartó la posibilidad de incluirlo. Las secuencias fueron obtenidas tanto de las colecciones biológicas UIS-AV y UIS-CT como de las bases de datos GenBank (NCBI) y BOLD Systems. Para cada registro se recopiló información asociada que incluyó la especie, identificador del espécimen, código de acceso, país, localidad, coordenadas geográficas (latitud y longitud), fecha de recolección, longitud de la secuencia en pares de bases y autoría del registro. Posteriormente, se llevó a cabo un proceso de curaduría orientado a minimizar errores y sesgos, el cual incluyó la eliminación de secuencias muy cortas, y la revisión de la coherencia geográfica de los registros. Las secuencias fueron alineadas y en el software de programación RStudio versión 4.4 (R Core Team, 2024) utilizando el paquete *msa* (Bodenhofer et al., 2015). Posteriormente se recortaron procurando eliminar las colas largas y asegurando el mayor overlap entre secuencias posible, las secuencias fueron cortadas con ayuda de MEGA11 (Tamura et al., 2021), y los alineamientos resultantes fueron inspeccionados visualmente para asegurar la correcta homología de posiciones.

3.3 Delimitación de poblaciones de estudio

Se delimitaron diez regiones biogeográficas (A–J) separadas por barreras geográficas y topográficas, con el fin de definir las poblaciones de estudio de acuerdo con el área de distribución de cada especie (Figura 1). La delimitación se realizó considerando la presencia de barreras naturales que pueden restringir el flujo génico, tales como cordilleras, cañones y serranías (Avice, 2000).

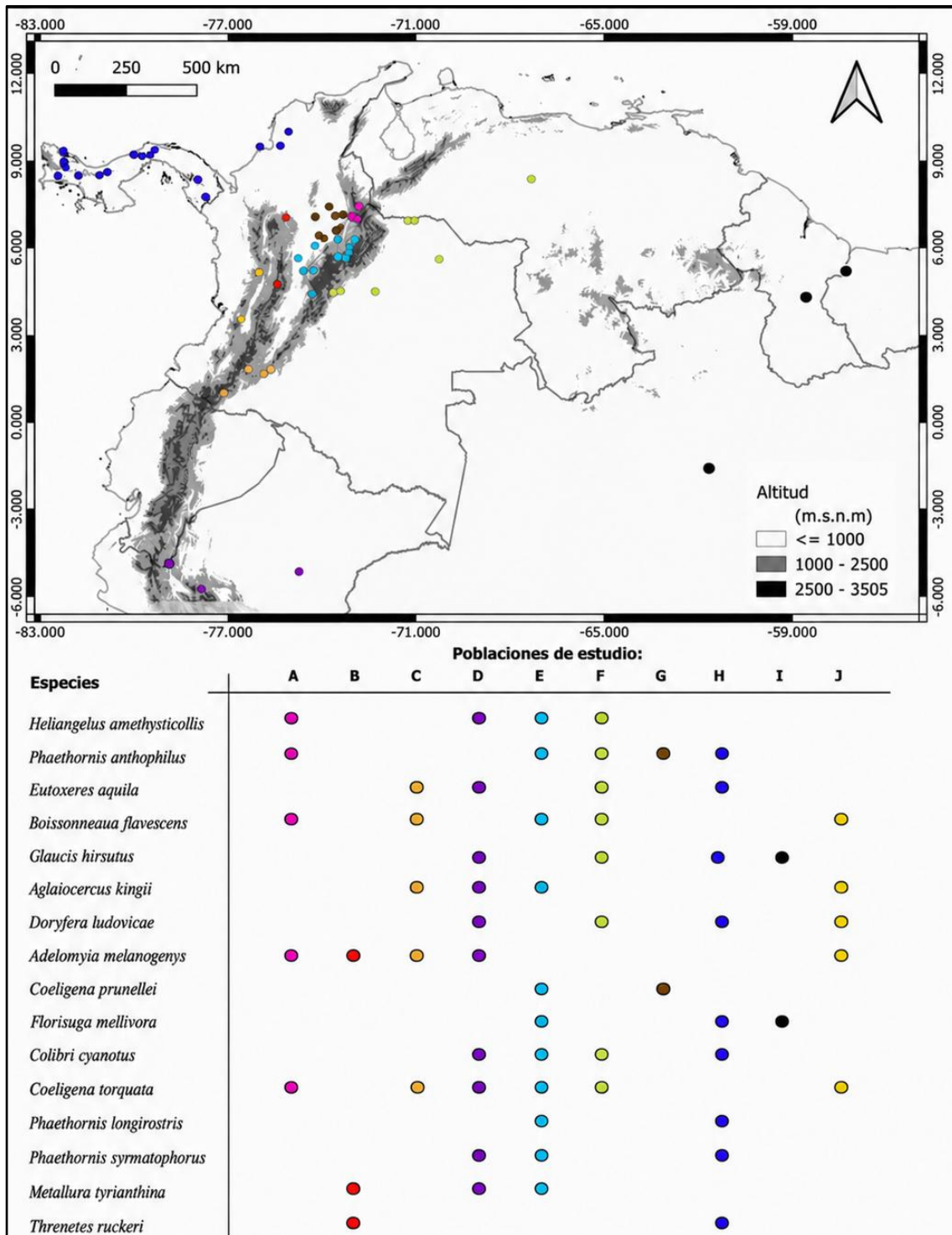
La población A incluyó los individuos de especies muestreados en la vertiente oriental de la cordillera Oriental colombiana, al norte del cañón del río Chicamocha (Figura 1). La población B incluyó los individuos de especies muestreados a lo largo de la vertiente occidental de la cordillera Central colombiana, desde el departamento de Antioquia hasta el norte del departamento de Caldas (Figura 1). La población C agrupó los individuos de

especies muestreados en las zonas bajas al este de las cordilleras Oriental y Central, particularmente en el departamento de Nariño, en límites con Ecuador (Figura 1). La población D comprendió los individuos de especies muestreados en el norte de Perú y sur de Ecuador, en la región subandina próxima a la frontera entre ambos países dentro del área de estudio (Figura 1).

Las poblaciones E y G fueron definidas por la presencia de la serranía de Yariguíes como barrera geográfica: la población E incluyó los individuos muestreados al occidente de esta serranía, en la vertiente oriental de la cordillera Oriental, mientras que la población G agrupó los individuos muestreados al oriente de la misma, en el piedemonte hacia los Llanos Orientales (Figura 1). La población F incluyó los individuos de especies cisandinas muestreados desde la Orinoquía colombiana hasta el norte de Venezuela (Figura 1). La población H correspondió a los individuos de especies muestreados en Panamá y el noroccidente de Colombia, en la región del Chocó biogeográfico y Centroamérica (Figura 1). La población I agrupó los individuos muestreados en el piedemonte andino oriental, en una zona caracterizada principalmente por gradientes altitudinales continuos sin barreras topográficas abruptas (Figura 1). Finalmente, la población J incluyó los individuos de especies muestreados en la cordillera Occidental colombiana, desde el departamento de Nariño hasta el norte del departamento del Valle del Cauca (Figura 1).

Esta delimitación permitió representar la estructura espacial del sistema, integrando tanto barreras físicas como gradientes ambientales relevantes para la diferenciación poblacional en el norte de Suramérica.

Figura 1. Distribución geográfica de las ocurrencias y delimitación de las poblaciones de estudio en el Norte de Suramérica.



3.4 Compilación de métricas morfológicas y control de sesgos

En cuanto a las variables morfológicas, se consideraron dos métricas asociadas a la capacidad de dispersión: el índice mano-ala (Hand-wing index, HWI) y la masa corporal. Ambas variables fueron extraídas de la base de datos AVONET (Tobias et al., 2022) mediante el uso del software RStudio (R Core Team, 2024). Además también se requirió extraer datos manualmente de la base de datos disponible en información suplementaria de Tobias et al., 2022. Para el índice mano-ala se empleó la mediana de los valores disponibles por especie esto con el fin de reducir la influencia de valores extremos que a menudo pueden representar valores atípicos (Beachump, 2023), mientras que la masa corporal fue representada mediante el promedio, siguiendo la estructura de la base de datos original de AVONET (Tobias et al., 2022). Finalmente, para evaluar posibles sesgos, se seleccionaron tres especies (*Heliangelus amethysticollis*, *Doryfera ludovicae* y *Phaethornis anthophilus*), para las cuales se midieron ocho individuos por especie (cuatro machos y cuatro hembras), para un total de 24 especímenes de colección provenientes de la Colección UIS-AV. Los valores obtenidos fueron comparados con los reportados en AVONET mediante una prueba *t*, implementada en el paquete *stats* (R Core Team, 2024), con el fin de identificar diferencias significativas entre las mediciones propias y las de referencia. Es importante precisar que estas mediciones directas sobre especímenes de colección se utilizaron exclusivamente para la evaluación de sesgos (control de calidad de los datos) y no fueron incorporadas en los análisis estadísticos posteriores; los valores de HWI y masa corporal empleados en los modelos de regresión filogenética (PGLS) correspondieron en todos los casos a los reportados en la base de datos AVONET (Tobias et al., 2022).

3.5 Obtención de variables geográfica, polígonos mínimos convexos y filogenia

Las variables geográficas como la altitud media, así como los valores mínimo y máximo de elevación fueron obtenidas a partir de la guía ilustrada de colibríes: Colibríes de Colombia (Ayerbe Quiñones, 2015)

Adicionalmente, se construyeron polígonos mínimos convexos (Minimum Convex Polygons, MCP) para cada especie a partir de las coordenadas geográficas de los individuos incluidos en el presente estudio, es decir, únicamente de las muestras utilizadas en los análisis genéticos. Este procedimiento se realizó en RStudio (R Core Team, 2024) utilizando el paquete *sf* (Pebesma, 2018). Para incorporar la variación altitudinal, se utilizó un Modelo Digital de Elevación (DEM) con una resolución espacial de 90 metros, proveniente de la base de datos SRTM (Shuttle Radar Topography Mission) v4.1, descargado del portal del CGIAR-CSI (Jarvis et al., 2008). El modelo fue recortado al área de estudio mediante el software QGIS (QGIS Development Team, 2023), utilizando un polígono previamente delimitado al norte de Suramérica. Los valores mínimo y máximo de altitud para cada especie fueron utilizados para ajustar los MCP, restringiendo los polígonos a rangos altitudinales plausibles. Finalmente, el área de los MCP corregidos por elevación fue calculada en kilómetros cuadrados y utilizada como variable predictora en los análisis, bajo el supuesto de que especies con mayores rangos de distribución presentan un mayor potencial de conectividad espacial entre poblaciones.

Para la obtención de la filogenia se utilizó un subárbol filogenético correspondiente a las 16 especies seleccionadas, extraído a partir de una filogenia global de aves disponible en McTavish et al. (2025). El árbol filogenético completo fue importado en RStudio (R Core Team, 2024) utilizando el paquete *ape* (Paradis & Schliep, 2019) mediante la función `read.tree()`. Posteriormente, se realizó una búsqueda manual de las especies de interés dentro

de las etiquetas (tip labels) del árbol completo, verificando la correspondencia taxonómica y sinonimias cuando fue necesario. A partir de esta lista, se generó el subárbol conteniendo únicamente las 16 especies de estudio mediante la función `keep.tip()` del paquete `ape`, la cual conserva únicamente las puntas (tips) especificadas y elimina el resto de las ramas del árbol original. El subárbol resultante fue visualizado con la función `plot.phylo()` para verificar su topología, y exportado en formato Newick mediante `write.tree()` para su uso posterior en los modelos de regresión filogenética (PGLS)

De esta manera, las relaciones filogenéticas entre las especies analizadas fueron incorporadas como un efecto aleatorio en los análisis estadísticos, con el fin de controlar la no independencia filogenética entre especies. De esta manera, se buscó evitar que los patrones observados se expliquen, en un caso hipotético, por conservadurismo evolutivo o por relaciones de parentesco filogenético, y no por las variables ecológicas y morfológicas evaluadas.

3.6 Estimación de diversidad y diferenciación genética

La diversidad genética se estimó mediante la diversidad nucleotídica (π) (Nei, 1987), definida como el número promedio de diferencias nucleotídicas por sitio entre las secuencias de cada población. Por su parte, la diferenciación genética se evaluó a través de la distancia genética p (distancia genética p) (Nei & Kumar, 2000), entendida como la proporción de sitios nucleotídicos distintos entre pares de secuencias pertenecientes a las diferentes poblaciones previamente delimitadas (Avice, 2000) en la **Figura 1**. Ambas métricas fueron calculadas a partir de los alineamientos del gen COI utilizando el software MEGA 11 (Tamura et al., 2021).

Cabe señalar que ambas métricas presentan requisitos de muestreo distintos, lo cual explica por qué no todas las poblaciones aparecen representadas en ambos análisis. La

diversidad nucleotídica (π) requiere un mínimo de dos individuos dentro de una misma población para su cálculo, mientras que la distancia genética p solo requiere al menos un individuo en cada una de las dos poblaciones comparadas, dado que evalúa diferenciación entre poblaciones y no variación dentro de ellas. Por esta razón, una población con un único individuo puede no figurar en las estimaciones de π , pero sí participar en comparaciones pareadas de distancia genética p . Los valores individuales de todas las comparaciones pareadas realizadas se presentan en el **Apéndice C**.

3.7 Análisis estadístico

Finalmente, se evaluó la relación entre variables ecológicas, morfológicas y espaciales la diversidad nucleotídica (π) y la distancia genética p mediante regresiones filogenéticas (PGLS) implementadas en RStudio versión 4.4 (R Core Team, 2023) utilizando el paquete *phylolm* (Ho & Ané, 2014), incorporando la no independencia evolutiva entre especies a través de la transformación de Pagel (λ) en base a la filogenia. Se modeló π como variable continua en función de la masa corporal, el índice mano-ala (HWI), la elevación media y el área de distribución (transformada logarítmicamente), ajustando los modelos por máxima verosimilitud. Se realizó una selección de modelos basada en todos los subconjuntos posibles de predictores, evaluados mediante AICc y pesos de Akaike (Burnham & Anderson, 2002), lo que permitió identificar a la masa corporal como el principal predictor de la variación genética. Posteriormente, se compararon modelos lineales y cuadráticos para esta variable, Para la visualización de los resultados, se generaron predicciones a lo largo del gradiente de masa corporal con intervalos de confianza del 95% utilizando *ggplot2* (Wickham, 2016). Se reportaron coeficientes estimados, errores estándar, valores de p , el parámetro λ y coeficientes de determinación (R^2), considerando su dependencia del grado de señal filogenética estimado en cada modelo.

4. Resultados

4.1 Obtención de base de datos genética

La base de datos genética estuvo conformada por un total de 188 secuencias del gen COI. Se procuró que cada una de las 16 especies incluidas contara con al menos ocho secuencias, mientras que algunas especies contaron con hasta 20 secuencias, garantizando una representatividad adecuada para los análisis.

Una vez alineadas, las secuencias presentaron longitudes variables, con un rango de entre 546 y 744 pb. Para los análisis, se utilizaron las regiones compartidas y comparables entre las secuencias de cada especie, con el fin de conservar el mayor número posible de individuos y mantener la representatividad de los datos. En particular, las especies *Glaucis hirsutus* y *Eutoxeres aquila* presentaron las secuencias de menor longitud.

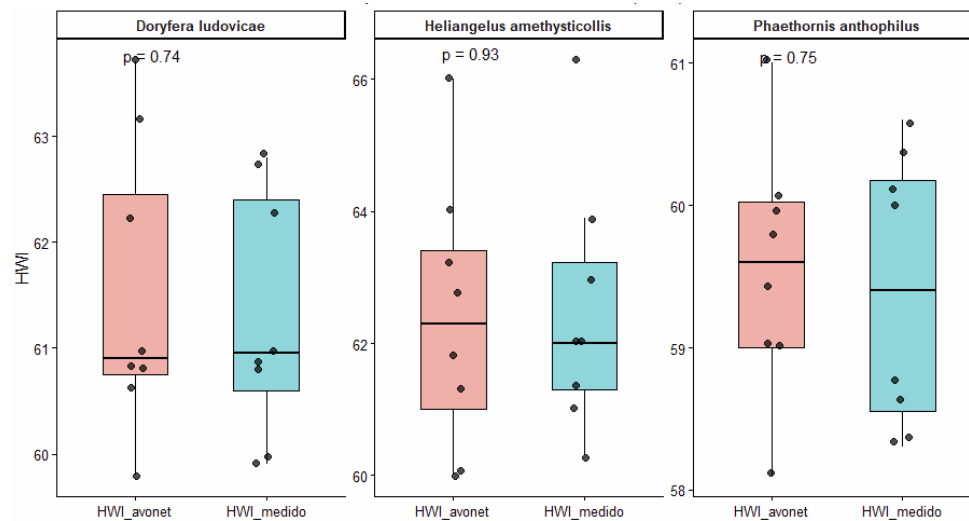
Los códigos de acceso provenientes de GenBank (NCBI) y BOLD Systems permiten la trazabilidad y consulta pública de las secuencias utilizadas, mientras que aquellas correspondientes a la Colección Ornitológica UIS-AV se publicaran en el futuro (**Apéndice A**).

4.2 Obtención de métricas morfológicas y evaluación de sesgos.

Las métricas morfológicas (HWI, masa corporal) fueron organizadas en una matriz de datos junto con las demás variables analizadas (Altitud media, MCP, distancia genética p y diversidad nucleotídica) (véase **Apéndice B**). La comparación del índice mano-ala (HWI) para la evaluación de sesgos no evidenció diferencias significativas entre los valores medidos a partir de los especímenes de la colección UIS-AV y los reportados en AVONET (**Figura 2**) para ninguna de las especies evaluadas (*Doryfera ludovicae*, *Heliangelus amethysticollis* y *Phaethornis anthophilus*). En *Doryfera ludovicae* ($p = 0.74$), *Heliangelus amethysticollis*

($p = 0.93$) y *Phaethornis anthophilus* ($p = 0.75$), los valores de p indican una alta concordancia entre ambas fuentes de datos. Visualmente, las distribuciones presentan una superposición considerable.

Figura 2. Boxplots de la prueba t entre HWI medido y HWI obtenido de Avonet



4.3 Cálculo de diversidad nucleotídica y distancia genética p

La diversidad nucleotídica (π) presentó variación. Se calculó la diversidad nucleotídica para las especies que tuvieran al menos 2 individuos en una misma población (**Tabla1**). A nivel de especie, los valores promedio oscilaron entre 0.0016 (*Coeligena torquata* y *Phaethornis longirostris*) y 0.1848 (*Eutoxeres aquila*), con un promedio general de 0.022. A nivel poblacional, los valores más altos se registraron en la población H de *Eutoxeres aquila* ($\pi = 0.369$) y en la población E de *Agelaiocercus kingii* ($\pi = 0.131$), mientras que múltiples poblaciones presentaron valores cercanos a cero, indicando escasa variación genética intraespecífica en esas localidades.

Tabla 1. Diversidad nucleotídica (π) por especie y por población previamente delimitada.

Especie	Población	n (individuos)	Diversidad Nucleotídica π
<i>Helianthus amethysticollis</i>	A	4	0.041
<i>Helianthus amethysticollis</i>	E	2	0.000
<i>Boissonneaua flavescens</i>	A	4	0.000
<i>Boissonneaua flavescens</i>	E	4	0.054
<i>Coeligena torquata</i>	A	2	0.000
<i>Coeligena torquata</i>	C	2	0.002
<i>Coeligena torquata</i>	D	3	0.003
<i>Colibri thalassinus/cyanotus</i>	A	2	0.002
<i>Colibri thalassinus/cyanotus</i>	D	2	0.000
<i>Colibri thalassinus/cyanotus</i>	E	3	0.006
<i>Colibri thalassinus/cyanotus</i>	H	3	0.000
<i>Metallura tyrianthina</i>	B	2	0.002
<i>Metallura tyrianthina</i>	E	3	0.014
<i>Adelomya melanogenys</i>	D	5	0.002
<i>Agelaiocercus kingii</i>	D	4	0.010
<i>Agelaiocercus kingii</i>	E	2	0.131
<i>Doryfera ludovicae</i>	D	4	0.008
<i>Eutoxeres aquila</i>	D	4	0.001
<i>Eutoxeres aquila</i>	H	4	0.369
<i>Phaethornis syrmatorphorus</i>	D	4	0.016
<i>Phaethornis syrmatorphorus</i>	E	3	0.001
<i>Coeligena prunellei</i>	E	7	0.002
<i>Coeligena prunellei</i>	G	5	0.001
<i>Phaethornis anthophilus</i>	E	3	0.000
<i>Phaethornis anthophilus</i>	F	3	0.004
<i>Phaethornis anthophilus</i>	G	11	0.001
<i>Phaethornis anthophilus</i>	H	2	0.002
<i>Glaucis hirsutus</i>	F	2	0.023
<i>Glaucis hirsutus</i>	I	2	0.000
<i>Florisuga mellivora</i>	H	2	0.004
<i>Phaethornis longirostris</i>	H	8	0.002
<i>Threnetes ruckeri</i>	H	9	0.002

,

La distancia genética p (p-distance), estimada a partir de poblaciones delimitadas con base en criterios de proximidad geográfica, mostró patrones concordantes con la diversidad nucleotídica. En la **Tabla 2** se presenta el promedio de distancias genéticas p (p-distance) por especie, junto con los pares de poblaciones utilizados para su estimación. Cada valor de

la Tabla 2 corresponde al promedio de las distancias genéticas p obtenidas entre todos los pares de poblaciones comparadas, cuyos resultados individuales se encuentran detallados en el **Apéndice C**. En conjunto, los valores de distancia genética oscilaron entre ($p=0.001$) y ($p=0.0875$), con un promedio de 0.0382.

Tabla 2. Distancias genéticas p promedio por cada par de poblaciones de estudio comparadas para cada especie

Especie	Pares de poblaciones comparadas	p_distance promedio
<i>Heliangelus_amethysticollis</i>	A-D, A-E, A-F, D-E, D-F, F-E	0.0417
<i>Phaethornis_anthophilus</i>	A-E, A-F, A-G, E-F, E-G, E-H, F-G, F-H, G-H	0.0018
<i>Eutoxeres_aquila</i>	C-D, C-F, C-H, D-F, F-H	0.0875
<i>Boissonneaua_flavescens</i>	A-C, A-E, A-F, A-J, C-E, C-F, C-J, E-F, E-J, F-J	0.0547
<i>Glaucis_hirsutus</i>	D-F, D-H, D-I, F-H, F-I, H-I	0.0153
<i>Agelaiocercus_kingii</i>	C-D, C-E, C-J, D-E, D-J, E-J	0.0575
<i>Doryfera_ludovicae</i>	D-F, D-H, D-J, F-H, F-J, H-J	0.0218
<i>Adelomyia_melanogenys</i>	A-B, A-C, A-D, A-J, B-C, B-D, B-J, C-D, C-J, D-J	0.0358
<i>Coeligena_prunellei</i>	E-G	0.0025
<i>Florisuga_mellivora</i>	E-H, E-I, H-I	0.0881
<i>Colibri_cyanotus</i>	D-E, D-F, D-H, E-F, E-H, F-H	0.0280
<i>Coeligena_torquata</i>	A-C, A-D, A-E, A-F, A-J	0.0006
<i>Phaethornis_longirostris</i>	E-H	0.034
<i>Phaethornis_syrmatorhynchus</i>	D-E, D-H, E-H	0.0507
<i>Metallura_tyrianthina</i>	B-D, B-E, D-E	0.0879
<i>Threnetes_ruckeri</i>	B-H	0.0014

En términos generales, se observa una marcada variabilidad en la diferenciación genética entre especies. Valores bajos de distancia genética p , como en *Coeligena torquata* ($p=0.0006$), *Threnetes ruckeri* ($p=0.0014$) y *Phaethornis anthophilus* ($p=0.0018$),

Especies con valores intermedios, como *Agelaiocercus kingii*, *Boissonneaua flavescens* y *Heliangelus amethysticollis*, presentan niveles moderados de diferenciación

genética entre poblaciones, lo que sugiere una divergencia genética intermedia en comparación con el resto de las especies analizadas anteriormente.

4.4 Análisis estadístico

4.4.1 Modelos de regresión filogenética (PGLS)

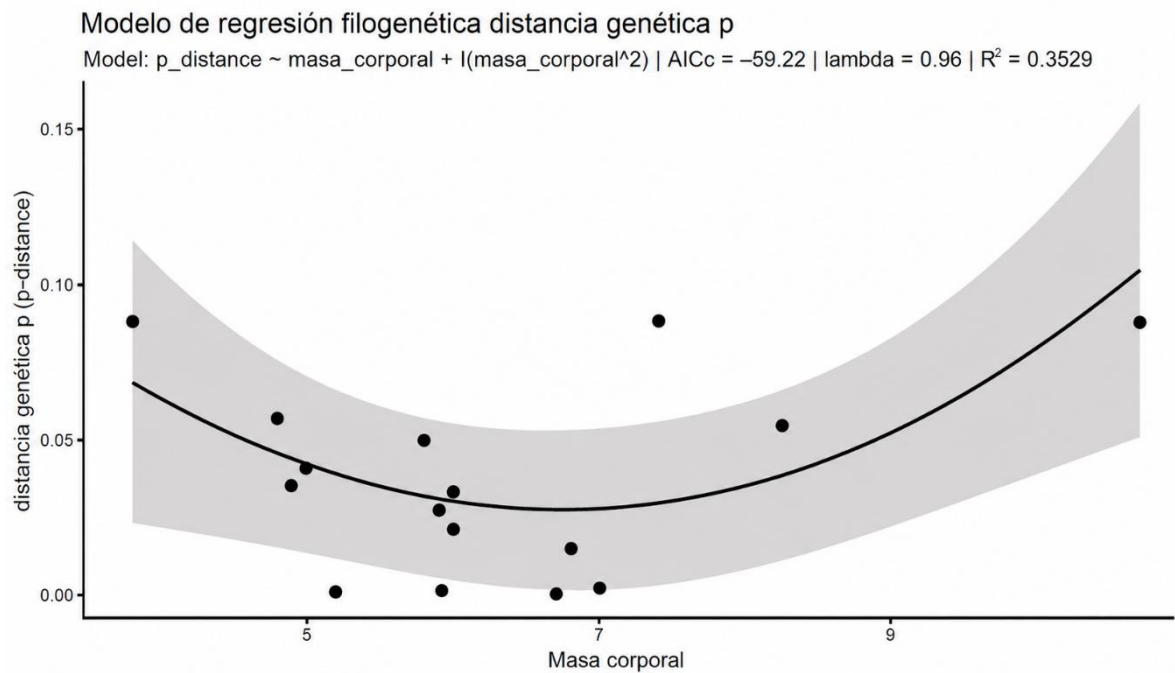
La aplicación de modelos de regresión filogenética reveló patrones contrastantes entre las variables genéticas analizadas. En ambos casos, la estimación del parámetro λ indicó la presencia de señal filogenética en algunos modelos, aunque su magnitud varió dependiendo de la variable respuesta y la estructura del modelo. La comparación de modelos basada en AICc mostró diferencias claras en el soporte estadístico entre predictores y variables de respuesta, evidenciando que la inclusión de términos no lineales mejora sustancialmente el ajuste en ciertos casos. En particular, mientras que para la distancia genética p ningún predictor mostró un soporte consistente, para la diversidad nucleotídica la masa corporal emergió como el principal determinante, especialmente bajo una relación no lineal. Estos resultados nos permitirían inferir que la importancia de los predictores ecológicos y morfológicos depende de la métrica genética considerada.

4.4.2 Modelo de regresión filogenética distancia genética p

Los modelos de regresión filogenética (PGLS) indicaron que ningún predictor mostró un soporte estadístico consistente para explicar la variación en la distancia genética p , dado que el modelo nulo fue el mejor soportado (AICc = -60.32; peso de Akaike = 0.48), con un $R^2 = 0$ y una señal filogenética máxima ($\lambda = 1$). No obstante, el modelo cuadrático de masa corporal presentó un ajuste relativamente competitivo (AICc = -59.22; Δ AICc = 1.10; peso de Akaike = 0.37), con coeficientes significativos tanto para el término lineal ($\beta = -0.063$, $p = 0.039$) como para el cuadrático ($\beta = 0.005$, $p = 0.027$), explicando el 35.29% de la variación observada y con un valor de $\lambda = 0.96$, indicando una fuerte dependencia filogenética (**Tabla**

3; Figura 3). No obstante, dado su menor soporte frente al modelo nulo, estos resultados deben interpretarse con cautela.

Figura 3. Relación entre la masa corporal y la distancia genética p (p -distance) bajo un modelo de regresión filogenética cuadrática.



Nota: Relación entre la masa corporal ($masa_c$) y la distancia genética p (p -distance) estimada mediante un modelo de regresión filogenética con término cuadrático ($p_distance \sim masa_c + I(masa_c^2)$). La línea continua representa la predicción del modelo, mientras que la banda sombreada indica el intervalo de confianza del 95%. Los puntos corresponden a los valores observados para cada especie. El modelo presentó un ajuste moderado ($R^2 = 0.3529$), con coeficientes significativos para los términos lineal y cuadrático, y un valor de $\lambda = 0.96$, indicando una fuerte señal filogenética.

Tabla 3. *Coefficientes del modelo cuadrático de regresión filogenética entre la masa corporal y la distancia genética (p-distance)*

Parámetro	Estimación (β)	Error Estándar (EE)	Valor t	Valor p
Intercepto	0.2407	0.0965	2.4936	0.02691*
Masa corporal (lineal)	-0.0634	0.0276	-2.2953	0.03900*
Masa corporal (cuadrática)	0.0048	0.0019	2.4922	0.02698*

Nota: Se presentan los coeficientes estimados (β), errores estándar (EE), valores t y valores p del modelo de regresión filogenética cuadrática ($p_distance \sim masa_c + I(masa_c^2)$). El término lineal de la masa corporal describe la tendencia inicial de la relación, mientras que el término cuadrático captura la curvatura, indicando una relación no lineal entre la masa corporal y la distancia genética p . La significancia estadística se indica mediante asteriscos (* $p < 0.05$). Todos los parámetros fueron estimados bajo un modelo PGLS con estructura de correlación filogenética definida por el parámetro λ ($\lambda = 0.96$), lo que indica una fuerte dependencia filogenética entre las especies analizadas.

4.4.3 Modelo de regresión filogenética diversidad nucleotídica

En el modelo lineal generalizado filogenético para la diversidad nucleotídica, las variables ecológicas y funcionales evaluadas no mostraron efectos significativos en su mayoría. Específicamente, el índice mano-ala (HWI) no presentó una relación significativa con la diversidad genética ($p = 0.989$), al igual que la altitud media ($p = 0.739$) y el área de

distribución ($p = 0.748$), la masa corporal fue la única variable que mostró un efecto estadísticamente significativo ($\beta = 0.0209$, $p = 0.020$), evidenciando una relación positiva con la diversidad nucleotídica

El análisis de selección de modelos identificó a la masa corporal como el principal predictor de la diversidad nucleotídica, siendo el modelo que la incluye como única variable el mejor soportado (peso de Akaike = 0.57; Tabla 4). En el modelo filogenético completo, únicamente la masa corporal mostró un efecto significativo ($p = 0.020$), con un ajuste moderado ($R^2 = 0.4151$; Tabla 4).

Tabla 4. *Coefficientes del modelo lineal de regresión filogenética entre la masa corporal estandarizada y la diversidad nucleotídica (π)*

Parámetro	Estimación (β)	Error Estándar (EE)	Valor t	Valor p
Intercepto	0.0222	0.0157	1.4159	0.1787
Masa corporal	0.0311	0.0102	3.0466	0.0087***

Nota: Se presentan los coeficientes estimados (β), errores estándar (EE), valores t y valores p del modelo de regresión filogenética lineal (diversidad_nucleotidica ~ masa_z), donde masa_z corresponde a la masa corporal estandarizada (media = 0, desviación estándar = 1). El coeficiente de masa_z indica un efecto positivo y significativo de la masa corporal sobre la diversidad nucleotídica ($p < 0.01$), sugiriendo que especies con mayor masa tienden a presentar mayores valores de diversidad genética.

El modelo explicó el 39.87% de la variación observada ($R^2 = 0.3987$; R^2 ajustado = 0.3557) y presentó un valor de $\lambda = 1$, indicando una fuerte señal filogenética. Los valores de

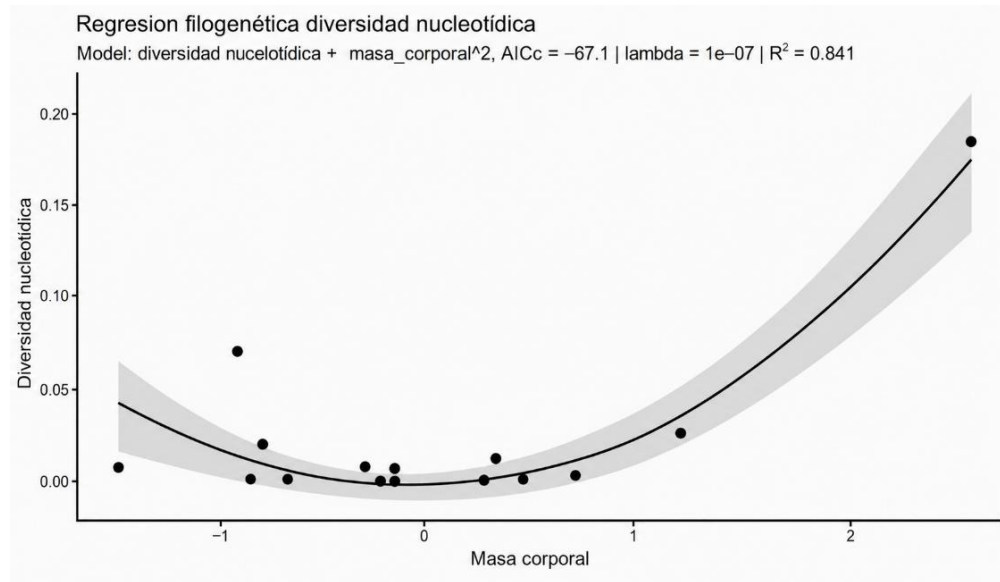
p y el coeficiente de determinación (R^2) son condicionales a este valor de λ . La significancia estadística se indica mediante asteriscos ($p < 0.01$).

Tabla 5. *Coeficientes del modelo lineal de regresión filogenética entre la masa corporal cuadrática y la diversidad nucleotídica (π)*

Coeficiente /	Estimación (Estimate)	Error Estándar (Std. Error)	Valor t (t value)	Valor p (p value)
(Intercept)	0.00238	0.006	0.3969	0.6979
masa_z	0.00612	0.0065	0.9414	0.3637
l(masa_z^2)	0.0211	0.00353	5.974	4.64X10 ^{-5***}

La comparación entre modelos funcionales evidenció que el modelo cuadrático de la masa corporal presentó un ajuste sustancialmente superior (AICc = -67.10; peso de Akaike ≈ 0.999), explicando el 84.1% de la variación observada ($R^2 = 0.841$). En este modelo, el término cuadrático fue altamente significativo ($p < 0.001$), indicando una relación no lineal marcada entre la masa corporal y la diversidad nucleotídica. Este patrón es claramente observable en la curva ajustada (Tabla 5; Figura 4). Adicionalmente, el valor de λ fue cercano a cero ($\lambda \approx 1e-07$), lo que indica ausencia de señal filogenética.

Figura 4. *Relación entre la masa corporal y la diversidad nucleotídica (π) bajo un modelo de regresión filogenética cuadrática.*



Nota: El eje X representa la masa corporal estandarizada ($masa_z$), transformada a media cero y desviación estándar uno. El eje Y corresponde a la diversidad nucleotídica (π), que mide la variación genética dentro de cada especie. Cada punto representa una especie incluida en el análisis. La línea continua muestra la predicción del modelo cuadrático ($diversidad_nucleotídica \sim masa_z + I(masa_z^2)$), mientras que la banda sombreada indica el intervalo de confianza del 95%.

En contraste, el modelo lineal presentó un menor ajuste ($R^2 = 0.3987$; $AICc = -52.95$; Tabla 5) y un valor de $\lambda = 1$, evidenciando una fuerte estructuración filogenética. La diferencia entre ambos modelos se refleja en la forma de las relaciones observadas (Figura 4), indicando que la diversidad nucleotídica está mejor explicada por una relación no lineal con la masa corporal.

5. Discusión

Los patrones de divergencia genética observados en este estudio evidencian contrastes marcados entre las poblaciones de colibríes analizados. Los valores elevados de distancia genética p en especies como *Metallura tyrianthina* (distancia genética $p \approx 0.0879$) y *Eutoxeres aquila* ($p \approx 0.0876$) son consistentes con escenarios de aislamiento prolongado. Si bien este estudio no evaluó directamente el efecto de barreras topográficas específicas sobre la diferenciación genética, estudios previos en aves neotropicales sugieren que la compleja topografía de los Andes puede actuar como una barrera efectiva al flujo génico (Burney & Brumfield, 2009; Pérez-Emán et al., 2018), lo que ofrece un marco interpretativo plausible para los patrones observados. Esta fuerte estructuración coincide con lo reportado para otros colibríes andinos, como *Agelaiocercus kingii*, que presenta linajes mitocondriales distintos ocupando diferentes cordilleras en Colombia (Pérez-Emán et al., 2018). La propensión de muchas especies andinas a poseer rangos de distribución reducidos, hasta cuatro veces menores que las especies no andinas, sugiere que la estabilidad climática y la complejidad del relieve han permitido una partición del espacio geográfico, promoviendo altos niveles de divergencia (McGuire et al., 2014; Behrends et al., 2026). En contraste, la divergencia mínima en especies como *Coeligena torquata* ($p \approx 0.0006$) y *Phaethornis anthophilus* ($p \approx 0.0019$) apunta a poblaciones altamente conectadas o a procesos de diferenciación extremadamente recientes (Behrends et al., 2026; Arbeláez-Cortés et al., 2014).

Los modelos de regresión filogenética (PGLS) revelaron que ningún predictor mostró un soporte estadístico consistente para explicar la variación en la distancia genética p , dado que el modelo nulo fue el mejor soportado (AICc = -60.32; peso de Akaike = 0.48), con un

$R^2 = 0$ y una señal filogenética máxima ($\lambda = 1$). No obstante, el modelo cuadrático de masa corporal presentó un ajuste relativamente competitivo ($AICc = -59.22$; $\Delta AICc = 1.10$; peso de Akaike = 0.37), con coeficientes significativos tanto para el término lineal ($\beta = -0.063$, $p = 0.039$) como para el cuadrático ($\beta = 0.005$, $p = 0.027$), explicando el 35.29% de la variación y con un valor de $\lambda = 0.96$ que indica una fuerte dependencia filogenética. Este patrón no lineal sugiere que la relación entre la masa corporal y la distancia genética p no es monótonica, sino que responde a una dinámica en forma de U, donde tanto las especies de menor como las de mayor masa tienden a presentar mayores valores de divergencia. Aunque estos resultados deben interpretarse con cautela dada la proximidad al modelo nulo, son biológicamente sugerentes y coherentes con lo observado en otros grupos de aves neotropicales, donde rasgos morfológicos no siempre predicen de manera lineal los patrones de estructura genética (Johnson et al., 2023).

La relación cuadrática entre la masa corporal y la distancia genética p , aunque con soporte estadístico débil frente al modelo nulo, describe un patrón en forma de U biológicamente sugerente. Bajo este patrón, tanto las especies de menor masa como las de mayor masa tenderían a presentar mayores valores de divergencia genética entre poblaciones, mientras que las especies de masa intermedia mostrarían los menores niveles de diferenciación. Este comportamiento puede explicarse por mecanismos distintos en cada extremo del gradiente. En las especies de menor masa, la mayor vulnerabilidad a la deriva genética derivada de tamaños poblacionales más reducidos, combinada con una mayor dependencia de hábitats específicos y una menor tolerancia a las barreras geográficas, favorecería la diferenciación rápida entre poblaciones aisladas (Frankham, 1996; Burney & Brumfield, 2009). En las especies de mayor masa, en cambio, la mayor divergencia podría reflejar historias evolutivas más largas y el efecto acumulado del aislamiento geográfico en

linajes que, pese a ocupar rangos amplios, han permanecido separados por las barreras topográficas andinas durante períodos prolongados, acumulando diferencias genéticas considerables (Pérez-Emán et al., 2018; McGuire et al., 2014). La fuerte señal filogenética detectada en este modelo ($\lambda = 0.96$) refuerza la idea de que la distancia genética p entre poblaciones está profundamente influenciada por la historia evolutiva compartida entre los linajes, más que por los rasgos ecológicos contemporáneos. En conjunto, estos resultados indican que la masa corporal actúa como un integrador de múltiples procesos demográficos, históricos y ecológicos cuya relación con la diferenciación genética no puede reducirse a una tendencia lineal simple, en concordancia con lo reportado en otras aves, donde la masa corporal y otros rasgos de historia de vida se asocian con la diversidad genómica a través de su vínculo con el tamaño poblacional efectivo y la disponibilidad histórica de hábitat (Eo et al., 2011; Brüniche-Olsen et al., 2021)

Para la diversidad nucleotídica (π), la masa corporal emergió como el principal y único predictor estadísticamente significativo. El modelo lineal identificó un efecto positivo y robusto de la masa corporal, lo que sugiere que las especies con mayor masa tienden a mantener mayores niveles de variación genética intraespecífica. Sin embargo, el modelo cuadrático de masa corporal presentó un ajuste sustancialmente superior, con un término cuadrático altamente significativo ($p < 0.001$). Esta ausencia de estructuración filogenética en el modelo cuadrático es particularmente relevante, pues sugiere que la relación no lineal entre masa corporal y diversidad nucleotídica opera de manera relativamente independiente de la historia evolutiva compartida entre las especies, respondiendo más a procesos ecológicos o demográficos contemporáneos que a la filogenia per se (Blomberg & Garland, 2002; Freckleton et al., 2002).

La relación positiva y no lineal entre la masa corporal y la diversidad nucleotídica puede interpretarse a través de varios mecanismos biológicos interconectados. En primer lugar, desde la perspectiva de la genética de poblaciones, las especies de mayor masa corporal tienden a ocupar rangos de distribución más amplios, lo que se asocia con tamaños poblacionales efectivos (N_e) más grandes (Damuth, 1981; Nee et al., 1991). Un N_e elevado reduce el efecto de la deriva genética, permitiendo que las poblaciones acumulen y retengan mayor variación nucleotídica a lo largo del tiempo, tal como predice la teoría neutral de la evolución molecular (Kimura, 1983; Hahn, 2018). En segundo lugar, la masa corporal está inversamente relacionada con la tasa metabólica específica, y en aves esta tasa se ha vinculado con la velocidad del reloj molecular mitocondrial: especies con metabolismos más lentos acumulan mutaciones a menor velocidad, pero al mantener poblaciones más grandes y estables, la variación retenida es proporcionalmente mayor (Johnson, 2021; Burney et al., 2006). En tercer lugar, la relación no lineal detectada —con el modelo cuadrático explicando el 84.1% de la variación y ausencia de señal filogenética ($\lambda \approx 0$)— sugiere que este efecto no es simplemente un reflejo de la historia compartida entre linajes, sino que responde a procesos ecológicos y demográficos que operan de forma relativamente independiente de la filogenia. Las especies de masa intermedia podrían haber experimentado dinámicas históricas de contracción demográfica más pronunciadas durante las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno, reduciendo temporalmente su N_e y, por ende, su capacidad de retener variación genética, mientras que los extremos del gradiente de masa habrían mantenido poblaciones más resilientes (Excoffier et al., 2009; Pérez-Emán et al., 2018).

En contraste con la masa corporal, el índice mano-ala (HWI), la altitud media y el área de distribución no mostraron efectos significativos sobre ninguna de las métricas genéticas analizadas. Aunque se esperaría que una mayor capacidad de dispersión —

entendida como el potencial de movimiento de los individuos, del cual el HWI es un proxy—favoreciera el flujo génico y con ello redujera la diferenciación genética (Luszczak et al., 2025; Sheard et al., 2020; Naka et al., 2022), el efecto del HWI resultó débil e inconsistente entre modelos. Una explicación fundamental para esta limitada capacidad predictiva reside en las restricciones biomecánicas del vuelo especializado de los colibríes. Según Skandalis et al. (2017), a diferencia de otras aves, los colibríes mantienen una velocidad de ala constante independientemente de su masa corporal, compensando el aumento de peso exclusivamente mediante incrementos en el área alar. Esta rigidez funcional sugiere que la morfología de sus alas responde prioritariamente a demandas aerodinámicas inmediatas, lo que reduce la variabilidad del HWI dentro del grupo y, por ende, su capacidad de capturar diferencias en el potencial de dispersión (Rader & Hedrick, 2022). Adicionalmente, en paisajes complejos como los Andes, barreras topográficas y ecológicas pueden limitar el flujo génico incluso en especies con alta capacidad de dispersión teórica (Burney & Brumfield, 2009; Johnson et al., 2023), lo que es consistente con la hipótesis del "aire delgado", donde las modificaciones en la morfología alar en ambientes de alta montaña reflejarían adaptaciones fisiológicas más que incrementos en la capacidad de dispersión a gran escala (Yang et al., 2025).

De manera similar, el área de distribución (MCP_log), aunque presentó una tendencia positiva biológicamente plausible bajo el modelo de aislamiento por distancia donde especies con rangos más amplios podrían mostrar mayor estructuración genética por separación espacial entre poblaciones (Burney & Brumfield, 2009; Johnson et al., 2023), su efecto no fue estadísticamente significativo. En conjunto, los resultados indican que las variables morfológicas y ecológicas evaluadas HWI, altitud media y área de distribución no explican de manera robusta la variación en la diferenciación genética de los colibríes estudiados. Esto sugiere que otros factores no contemplados en este estudio podrían estar contribuyendo en

mayor medida a los patrones de estructura genética observados en estas especies del norte de Suramérica.

Entre las principales limitaciones del estudio se destaca el uso de un único marcador molecular mitocondrial (COI). Aunque este gen ha sido ampliamente utilizado en estudios de código de barras, su utilidad en análisis filogeográficos ha sido debatida, ya que puede presentar una variabilidad limitada y no reflejar completamente la historia evolutiva de las poblaciones (Galtier et al., 2009; Rubinoff et al., 2006). Marcadores como el gen mitocondrial ND2 han demostrado una mayor tasa de variación y mejor resolución en estudios de diferenciación genética en aves (Hackett, 1996; Smith et al., 2014); sin embargo, la disponibilidad de secuencias para este marcador fue insuficiente en las especies analizadas. Asimismo, las secuencias debieron recortarse de aproximadamente 1000 pb a 480 pb para estandarizar el alineamiento, lo que implicó una pérdida considerable de información genética. A esto se suma que gran parte de los datos provienen de repositorios públicos, lo que podría introducir heterogeneidad en la calidad y cobertura de la información (Johnson et al., 2023; Rader & Hedrick, 2022), y que el tamaño de muestra por especie fue limitado y condicionado por la disponibilidad de datos, lo que puede afectar la robustez de los resultados (Pérez-Emán et al., 2018).

Adicionalmente, las mediciones morfológicas propias, incluyendo el HWI, fueron obtenidas a partir de especímenes preservados en la Colección Ornitológica UIS-AV, cuyo proceso de preparación puede inducir cierto grado de contracción o rigidez en las plumas primarias. No obstante, la alta concordancia observada entre estas mediciones y los valores reportados en AVONET (Figura 2), también basados mayoritariamente en especímenes de colección, sugiere que este posible sesgo es consistente entre ambas fuentes y no afecta de manera diferencial los resultados obtenidos.

Para futuros estudios sería fundamental incorporar marcadores moleculares más variables, como microsatélites o SNPs, los cuales permiten una resolución más fina de la estructura genética poblacional (Selkoe & Toonen, 2006; Allendorf et al., 2010), junto con una mayor cobertura poblacional y el uso de genómica a gran escala. No obstante, los resultados obtenidos evidencian que el uso de bases de datos globales como AVONET constituye una herramienta confiable para la estimación de rasgos funcionales en análisis comparativos a nivel de especie, y que la masa corporal, especialmente bajo relaciones no lineales, representa un predictor más informativo que los rasgos alares para comprender la variación genética en colibríes andinos.

6. Conclusiones

La estructuración genética de los colibríes en el norte de Sudamérica no está determinada de manera general por los rasgos morfológicos de vuelo evaluados. En particular, el Índice Mano-Ala (HWI) resultó ser estadísticamente nulo como variable explicativa en este sistema. En contraste, la masa corporal mostró relaciones significativas tanto con la diversidad nucleotídica como, de manera no lineal, con la distancia genética p , aunque con matices importantes según la métrica considerada. Desde la perspectiva de la genética de poblaciones, las especies de mayor masa corporal tienden a ocupar rangos de distribución más amplios, lo que se traduce en poblaciones más grandes y demográficamente más estables, capaces de retener mayor variación genética a lo largo del tiempo y de mantener cierto nivel de conectividad entre subpoblaciones. Este vínculo entre masa, área de ocupación y un mayor tamaño poblacional efectivo —inferido a partir del marco teórico de la genética de poblaciones, aunque no estimado directamente en este estudio— explicaría la relación positiva observada entre masa corporal y diversidad nucleotídica, sugiriendo que el efecto de este rasgo sobre la variación genética opera principalmente a través de la estabilidad demográfica histórica y no mediante un incremento directo en la capacidad de dispersión.

Este desacoplamiento funcional indica que, bajo la hipótesis del aire delgado, el incremento del HWI en altitudes elevadas representa una adaptación compensatoria para generar sustentación en condiciones de baja densidad atmosférica y no necesariamente un aumento en la propensión a la dispersión real. Asimismo, las rigurosas restricciones biomecánicas del vuelo especializado de los colibríes, caracterizado por una velocidad de ala constante y una elevada sensibilidad mecánica, limitan la variabilidad morfológica necesaria para que el HWI actúe como un indicador macroevolutivo de conectividad en este grupo, a

diferencia de lo observado en otros linajes de aves. En definitiva, la compleja topografía y la historia geológica de los Andes imponen una huella filogeográfica dominante que limita la aplicabilidad universal de índices morfológicos tradicionales, posicionando a las barreras geográficas como los principales motores de la diferenciación y diversificación biológica en el norte de Suramérica.

El desarrollo de la pasantía implicó la integración de datos genéticos, morfológicos y geográficos provenientes de diversas fuentes, lo que permitió consolidar habilidades en la compilación, organización y curaduría de información biológica. A partir de esta base, se llevaron a cabo análisis de diferenciación y diversidad genética en poblaciones de colibríes del norte de Suramérica, utilizando métricas como la distancia genética p y la diversidad nucleotídica. De manera complementaria, la obtención de información geográfica y rasgos morfológicos a partir de registros de especímenes disponibles en colecciones biológicas y bases de datos en línea como GBIF y AVONET permitió contrastar con mediciones directas realizadas en especímenes de la Colección Ornitológica UIS-AV, posibilitando evaluar la consistencia de los datos y controlar posibles sesgos. Finalmente, el análisis e interpretación de los resultados permitió integrar los hallazgos en un informe científico, fortaleciendo la capacidad de síntesis y el pensamiento crítico en el estudio de procesos evolutivos y ecológicos.

Referencias Bibliográficas

- Altshuler, D. L. (2006). Flight performance and competitive displacement of hummingbirds across elevational gradients. *The American Naturalist*, 167(2), 216–229.
- Arbeláez-Cortés, E., Milá, B., & Navarro-Sigüenza, A. G. (2014). Multilocus analysis of intraspecific differentiation in three endemic bird species from the northern Neotropical dry forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 70, 362–377.
- Arbeláez-Cortés, E., & Navarro-Sigüenza, A. G. (2013). Genetic variation, phenotypic differentiation and phylogeography of the hummingbird *Phaethornis longirostris* (Aves: Trochilidae) in Mexico and Central America. *Journal of Avian Biology*.
- Arbeláez-Cortés, E., Nyári, Á. S., & Navarro-Sigüenza, A. G. (2010). The differential effect of lowlands on the phylogeographic pattern of a Mesoamerican montane species (*Lepidocolaptes affinis*, Aves: Furnariidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57(3), 1193–1203. <https://doi.org/10.1016/j.ymprev.2010.09.016>
- Avice, J. C. (2000). *Phylogeography: The history and formation of species*. Harvard University Press.
- Beauchamp, G. (2023). Is wing morphology across birds associated with life history and sociality? *Frontiers in Bird Science*, 2, 1305453.
- Behrends, G. J., Meheretu, Y., & Manthey, J. D. (2024). The Great Rift Valley is a more pronounced biogeographic barrier than the Blue Nile Valley for six Ethiopian Highland passerines in the eastern Afromontane biodiversity hotspot. *Ornithology*, 141(4), ukae030.

- Bodenhofer, U., Bonatesta, E., Horejš-Kainrath, C., & Hochreiter, S. (2015). *msa: an R package for multiple sequence alignment*. *Bioinformatics*, 31(24), 3997–3999.
- Burney, C. W., & Brumfield, R. T. (2009). Ecology predicts levels of genetic differentiation in Neotropical birds. *The American Naturalist*, 174(3), 358–368.
- Blomberg, S. P., & Garland, T. (2002). Tempo and mode in evolution: Phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(6), 899–910. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00472.x>
- Brüniche-Olsen, A., Kellner, K. F., DeWoody, J. A., & Belant, J. L. (2021). Life-history traits and habitat availability shape genomic diversity in birds: implications for conservation. *Proceedings of the Royal Society B*, 288(1961), 20211441. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1441>
- Charif, D., & Lobry, J. R. (2007). *SeqinR 1.0-2: a contributed package to the R project for statistical computing devoted to biological sequences retrieval and analysis*.
- Damuth, J. (1981). Population density and body size in mammals. *Nature*, 290(5808), 699–700. <https://doi.org/10.1038/290699a0>
- Dehling, D. M., Fritz, S. A., Töpfer, T., Päckert, M., Estler, P., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2014). Functional and phylogenetic diversity and assemblage structure of frugivorous birds along an elevational gradient in the tropical Andes. *Ecography*, 37(11), 1047–1055.
- Excoffier, L., Foll, M., & Petit, R. J. (2009). Genetic consequences of range expansions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 481–501. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173414>

- Eo, S. H., Doyle, J. M., & DeWoody, J. A. (2011). Genetic diversity in birds is associated with body mass and habitat type. *Journal of Zoology*, 283(3), 220–226. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2010.00760.x>
- Frankham, R. (1996). Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation Biology*, 10(6), 1500–1508. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10061500.x>
- Freckleton, R. P., Harvey, P. H., & Pagel, M. (2002). Phylogenetic analysis and comparative data: A test and review of evidence. *The American Naturalist*, 160(6), 712–726. <https://doi.org/10.1086/343873>
- García Antón, A. (2023). *Ecology and conservation of the Dupont's lark Chersophilus duponti: From local processes to the viability of the Iberian metapopulation* [Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid].
- Gutiérrez-Zamora, A. (2008). Las interacciones ecológicas y estructura de una comunidad altoandina de colibríes y flores en la Cordillera Oriental de Colombia. *Ornitología Colombiana*, 7, 17–42.
- Hijmans, R. J. (2023). *terra: Spatial data analysis* (R package version 1.7-55). <https://CRAN.R-project.org/package=terra>
- Hijmans, R. J., Ghosh, A., & Mandel, A. (2023). *geodata: Download geographic data* (R package version 0.5-9). <https://CRAN.R-project.org/package=geodata>
- Jarvis, A., Reuter, H. I., Nelson, A., & Guevara, E. (2008). *Hole-filled SRTM para el globo digital: Cuarta edición*. CGIAR-CSI SRTM 90m Database. <http://srtm.csi.cgiar.org>
- Johnson, O. (2021). *Genetic structuring and community assembly in Neotropical birds* [Tesis doctoral, Louisiana State University].

- Johnson, O., Ribas, C. C., Aleixo, A., Naka, L. N., Harvey, M. G., & Brumfield, R. T. (2023). Amazonian birds in more dynamic habitats have less population genetic structure and higher gene flow. *Molecular Ecology*, 1–21.
- Kennedy, J. D., Borregaard, M. K., Jønsson, K. A., Marki, P. Z., Fjeldså, J., & Rahbek, C. (2016). The influence of wing morphology upon the dispersal, geographical distributions and diversification of the Corvids (Aves: Passeriformes). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283, 20161922.
- Kimura, M. (1983). *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge University Press.
- Luszczak, P., Canio, E., Lijtmaer, D. A., Tubaro, P. L., & Lavinia, P. D. (2025). Ecological traits explain levels of genetic divergence across an environmental barrier among South American birds. *Journal of Biogeography*, 52(11), e70050. <https://doi.org/10.1111/jbi.70050>
- McGuire, J. A., Witt, C. C., Remsen, J. V., Jr., Corl, A., Rabosky, D. L., Altshuler, D. L., & Dudley, R. (2014). Molecular phylogenetics and the diversification of hummingbirds. *Current Biology*, 24(8), 910–916. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.03.016>
- Moore, R. P. (2005). *Biogeographic and experimental evidence for local scale dispersal limitation in central Panamanian forest birds* [Tesis doctoral, Oregon State University].
- Moore, R. P., Robinson, W. D., Lovette, I. J., & Robinson, T. R. (2008). Experimental evidence for extreme dispersal limitation in tropical forest birds. *Ecology Letters*, 11(9), 960–968.
- Naka, L. N., Costa, B. M. S., Lima, G. R., & Claramunt, S. (2022). Riverine barriers as obstacles to dispersal in Amazonian birds. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 846975.

- Nee, S., Read, A. F., Greenwood, J. J. D., & Harvey, P. H. (1991). The relationship between abundance and body size in British birds. *Nature*, 351(6324), 312–313. <https://doi.org/10.1038/351312a0>
- Nei, M. (1987). *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press.
- Nei, M., & Kumar, S. (2000). *Molecular evolution and phylogenetics*. Oxford University Press.
- Pebesma, E. (2018). Simple features for R: Standardized support for spatial vector data. *The R Journal*, 10(1), 439–446. <https://doi.org/10.32147/J.742964>
- Pérez-Amaya, N., Neate-Clegg, M. H. C., Ocampo-Peñuela, N., Cadena, C. D., Soto-Patiño, J., & Cuervo, A. M. (2024). Century-long shifts in body size and proportions of lowland rainforest birds. *Biological Conservation*, 289, 110411. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110411>
- Pérez-Emán, J. L., Perdigón Ferreira, J., Gutierrez-Pinto, N., & Cuervo, A. M. (2018). An extinct hummingbird species that never was: A cautionary tale about sampling issues in molecular phylogenetics. *Zootaxa*, 4442(3), 491–497.
- Rader, J. A., & Hedrick, T. L. (2022). Morphological evolution of bird wings follows a mechanical sensitivity gradient determined by the aerodynamics of flapping flight. *Nature Communications*, 13(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-29773-x>
- Sheard, C., Neate-Clegg, M. H. C., Alioravainen, N., Jones, S. E. I., Vincent, C., MacGregor, H. E. A., Bregman, T. P., Claramunt, S., & Tobias, J. A. (2020). Ecological drivers of global gradients in avian dispersal. *Nature Communications*, 11, 2463. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16313-6>
- Skandalis, D. A., Segre, P. S., Bahlman, J. W., Groom, D. J. E., Welch, K. C., Jr., Witt, C. C., McGuire, J. A., Dudley, R., Lentink, D., & Altshuler, D. L. (2017). The

- biomechanical origin of extreme wing allometry in hummingbirds. *Nature Communications*, 8(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-01202-4>
- Tamura, K., Stecher, G., & Kumar, S. (2021). MEGA11: Molecular evolutionary genetics analysis version 11. *Molecular Biology and Evolution*, 38(7), 3022–3027. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>
- Winter, D. J. (2017). *rentrez: An R package for the NCBI eUtils API*. *The R Journal*, 9(2), 520–526.
- Yang, J., Youngflesh, C., Liang, H.-W., & Tobias, J. A. (2025). Evolutionary response to thin air drives wing shape in mountain birds. *Current Biology*, 35.

Apéndices

Apéndice A. Base de datos genética (Secuencias del gen mtCOI con códigos de acceso libre)

Especie	Código de acceso	Secuencia_longitud_bp
<i>Helianthus amethysticollis</i>	MUSMO054-14.COI-5P	694bp
	IAVHB302-15.COI-5P	650bp
	IAVHB125-13.COI-5P	707bp
	IAVHB038-13.COI-5P	655bp
	CSBPA037-11.COI-5P	694bp
	CSBPA036-11.COI-5P	695bp
	CSBPA013-11.COI-5P	681bp
	BPSAI213-10.COI-5P	694bp
	AWCB120-09.COI-5P	694bp
	AWCB117-09.COI-5P	695bp
	UIS-CT-00379-UIS-AV-2082	626bp
	UIS-CT-00448-UIS-AV-2121	628bp
	UIS-CT-00478-UIS-AV-2137	622bp
	UIS-CT-00493-UIS-AV-2241	642bp
	UIS-CT02466-UIS-AV-2884	628bp
	UIS-CT02470-UIS-AV-2886	642bp
	UIS-CT02476-UIS-AV-2887	626bp
	UIS-CT02486-UIS-AV-2890	642bp
<i>Phaethornis anthophilus</i>	IAVHB176-13.COI-5P	657bp
	IAVHB059-13.COI-5P	655bp
	BSPBB432-12.COI-5P	652bp
	BSPBB411-12.COI-5P	652bp
	BSPBB408-12.COI-5P	652bp
	UIS-CT-00235-UIS-AV-1985	644bp
	UIS-CT-00322-UIS-AV-2197	642bp
	UIS-CT01150-IAvH-A-16542;- CT-23257	642bp
	UIS-CT01210-IAvH-A-16690;- CT-23507	642bp
	UIS-CT01398-UIS-AV-2345	642bp
	UIS-CT-1501-UIS-AV-2681	644bp
	IAvH-CT4687	644bp
	IAvH-CT4897	644bp
	UIS-CT-00224-UIS-AV-1974	642bp
	UIS-CT-00227-UIS-AV-1977	642bp
	UIS-CT01272-IAvH-A-16846;- CT-23571	642bp
	UISCT-2996-UIS-AV-3202	642bp

	UIS-CT-3052-UIS-AV-2947	642bp
	UIS-CT-3061-UIS-AV-3034	642bp
	UIS-CT-1662-UIS-AV-2511	642bp
<i>Eutoxeres aquila</i>	TUNKI237-24.COI-5P	655bp
	IAVHB076-13.COI-5P	656bp
	CSBPA075-11.COI-5P	694bp
	CBIHB226-18.COI-5P	634bp
	BSPTR019-13.COI-5P	648bp
	BSPBA698-07.COI-5P	652bp
	BSPBA697-07.COI-5P	624bp
	BSPBA696-07.COI-5P	624bp
	AVIPE1197-17.COI-5P	694bp
	AVIPE1196-17.COI-5P	547bp
<i>Boissonneaua flavescens</i>	IAVHB301-15.COI-5P	650bp
	IAVHB300-15.COI-5P	650bp
	IAVHB124-13.COI-5P	657bp
	IAVHB013-13.COI-5P	655bp
	CBIHB324-18.COI-5P	635bp
	UIS-CT-00377-UIS-AV-2250	638BP
	UIS-CT-00406-UIS-AV-2097	638BP
	UIS-CT-00482-UIS-AV-2259	638BP
	UIS-CT02462-UIS-AV-2847	628bp
	UIS-CT02493-UIS-AV-2848	628bp
<i>Glaucis hirsutus</i>	UIS-CT02509-UIS-AV-2849	628bp
	PV402989	652bp
	PV403522.1	657bp
	JQ174948	653bp
	KM896368.1	546bp
	JQ174949.1	639bp
	PV403033.1	652bp
	IAVHB182-13.COI-5P	657bp
	IAVHB170-13.COI-5P	681bp
	IAVHB064-13.COI-5P	655bp
<i>Agelaiocercus kingii</i>	MDPA215-22.COI-5P	652bp
	PV403119	652Bp
	TUNKI029-24.COI-5P	651bp
	MUSMO067-14.COI-5P	685bp
	MUSMO058-14.COI-5P	685bp
	IAVHB156-13.COI-5P	657bp
	IAVHB048-13.COI-5P	707bp
	CSBPA255-11.COI-5P	694bp
	CSBPA195-11.COI-5P	694bp
	UIS-CT02469-UIS-AV-2823	658bp

	UIS-CT02471-UIS-AV-2824	658bp
<i>Doryfera ludovicae</i>	PV403100	723Bp
	PV402948.1	744Bp
	JQ174720.1	652Bp
	AVIPE1201-17.COI-5P	694Bp
	AVIPE1202-17.COI-5P	626Bp
	AWCB129-09.COI-5P	694Bp
	CBIHB227-18.COI-5P	622Bp
	CSBPA127-11.COI-5P	694Bp
	CSBPA164-11.COI-5P	694Bp
	IAVHB049-13.COI-5P	655Bp
<i>Adelomyia melanogenys</i>	TUNKI031-24.COI-5P	657bp
	MUSMO055-14.COI-5P	694bp
	IAVHB139-13.COI-5P	631bp
	IAVHB117-13.COI-5P	657bp
	IAVHB074-13.COI-5P	655bp
	GBIR7325-19.COI-5P	627bp
	AWCB128-09.COI-5P	694bp
	AVIPE1206-17.COI-5P	682bp
	AVIPE1205-17.COI-5P	684bp
	AVIPE1204-17.COI-5P	682bp
<i>Coeligena prunellei</i>	IHGTI029-20.COI-5P	658bp
	UIS-CT-00102-UIS-AV-1901*	723Bp
	UIS-CT-00109*	723Bp
	UIS-CT-00126*	723Bp
	UIS-CT-00145-UIS-AV-1917*	723Bp
	UIS-CT-00167-UIS-AV-1926*	723Bp
	UIS-CT-02545-UIS-AV-2857*	723Bp
	UIS-CT-00244-UIS-AV-2012*	723Bp
	UIS-CT02545-UIS-AV-2858*	723Bp
	UIS-CT02563-UIS-AV-2859*	723Bp
	UIS-CT02565-UIS-AV-2860*	711bp
	UIS-CT02571-UIS-AV-2862*	711bp
	UIS-CT02584-UIS-AV-2863*	658BP
<i>Florisuga mellivora</i>	BALFA038-18.COI-5P	658bp
	BBOL145-16.COI-5P	694bp
	BSPBA700-07.COI-5P	652bp
	IAVHB009-13.COI-5P	681bp
	MDPA008-22.COI-5P	652BP
	USNMA024-10.COI-5P	645bp
	USNMA025-10.COI-5P	652bp
	USNMC001-10.COI-5P	653bp
<i>Colibri thalassinus</i>	USNMA548-10.COI-5P	652bp

	MUSMO062-14.COI-5P	694bp
	MUSMO057-14.COI-5P	694bp
	IAVHB144-13.COI-5P	657bp
	IAVHB017-13.COI-5P	652bp
	CSBPA408-11.COI-5P	694bp
	CSBPA407-11.COI-5P	694bp
	CBIHB294-18.COI-5P	658bp
	BSPTR130-13.COI-5P	648bp
	BSPTR129-13.COI-5P	648bp
	UIS-CT-00404-UIS-AV-2095*	658bp
	UIS-CT-00430-UIS-AV-2114*	628bp
	UIS-CT02513-UIS-AV-2866*	658bp
	MUSMO064-14.COI-5P	681bp
	MUSMO056-14.COI-5P	694bp
	IAVHB304-15.COI-5P	652bp
	IAVHB123-13.COI-5P	657bp
	IAVHB073-13.COI-5P	655bp
	CSBPA460-11.COI-5P	694bp
<i>Coeligena torquata</i>	CBIHB299-18.COI-5P	658bp
	BPSAI200-10.COI-5P	694bp
	AWCB118-09.COI-5P	694bp
	AVIPE1215-17.COI-5P	690bp
	UIS-CT-00357-UIS-AV-2074*	764 bp
	UIS-CT-00382-UIS-AV-2252*	691 bp
	UIS-CT02460-UIS-AV-2864*	691bp
	IAVHB058-13.COI-5P	655bp
	CSBPC029-11.COI-5P	686bp
	BSPTR119-13.COI-5P	652bp
	BSPTR114-13.COI-5P	652bp
	BSPTR112-13.COI-5P	652bp
<i>Phaethornis longirostris</i>	BSPTR110-13.COI-5P	652bp
	BSPTR106-13.COI-5P	652bp
	BSPTR097-13.COI-5P	648bp
	BSPTR095-13.COI-5P	648bp
	BSPTR094-13.COI-5P	648bp
	TUNKI131-24.COI-5P	657bp
	TUNKI110-24.COI-5P	655bp
	IAVHB075-13.COI-5P	655bp
<i>Phaethornis syrmatorphorus</i>	IAVHB045-13.COI-5P	655bp
	CSBPA040-11.COI-5P	661bp
	AVIPE1200-17.COI-5P	693bp
	AVIPE1198-17.COI-5P	692bp
	UIS-CT2821-UIS-AV-3211*	658bp

	UIS-CT2863-UIS-AV-3253*	658bp
	UIS-CT2864-UIS-AV-3254*	658bp
<i>Metallura tyrianthina</i>	TUNKI040-24.COI-5P	610bp
	IHAVHB294-15.COI-5P	650bp
	IHAVHB126-13.COI-5P	657bp
	IHAVHB015-13.COI-5P	655bp
	GBIR7335-19.COI-5P	639bp
	GBIR7334-19.COI-5P	634bp
	CSBPA026-11.COI-5P	694bp
	CSBPA025-11.COI-5P	694bp
	CSBPA024-11.COI-5P	638bp
	AVIPE1227-17.COI-5P	694bp
<i>Threnetes ruckeri</i>	BSPBA817-07.COI-5P	652bp
	BSPBA818-07.COI-5P	652bp
	BSPBA819-07.COI-5P	652bp
	BSPBA821-07.COI-5P	652bp
	BSPBA822-07.COI-5P	652bp
	BSPBA823-07.COI-5P	652bp
	BSPTR011-13.COI-5P	652bp
	BSPTR012-13.COI-5P	627bp
	IHAVHB212-14.COI-5P	698bp
	BSPBA824-07.COI-5P	652bp

(*) Pendientes de publicación

Apéndice B. Matrices de datos de variables de respuesta (Diversidad nucleotídica y distancia genética p) y variables predictoras (HWI, masa corporal, Altitud media, MCP).

Espece	p-distance	HWI	Masa corporal	Altitud media	MCP (Area de distribución)
<i>Helianthus_amethysticollis</i>	0.0417	61.5	5	5529	766,625.02
<i>Phaethornis_anthophilus</i>	0.0019	59.2	5.92	1457	171,523.41
<i>Eutoxeres_aquila</i>	0.0876	60.2	10.6	3851.5	427,291.47
<i>Boissonneaua_flavescens</i>	0.0547	61.3	8.2	1874	51,003.65
<i>Glaucis_hirsutus</i>	0.0154	59.4	6.8	4914.5	2,408,152.70
<i>Agelaiocercus_kingi</i>	0.0575	64.45	4.8	1386.5	613,021.52
<i>Doryfera_ludovicae</i>	0.0219	60.9	6	3382	946,175.13
<i>Adelomyia_melanogenys</i>	0.0359	62.4	4.9	534	890,557.23
<i>Coeligena_prunellei</i>	0.0025	61.9	7	2077.5	2,993.11
<i>Florisuga_mellivora</i>	0.0882	66.75	7.4	4305.5	2,661,367.50
<i>Colibri_cyanotus</i>	0.0280	63.35	5.9	3087	758,055.15

<i>Coeligena_torquata</i>	0.0006	63.95	6.7	2563.5	754,241.60
<i>Phaethornis_longirostris</i>	0.0340	63.1	6	921.5	235,650.41
<i>Phaethornis_syrmatophorus</i>	0.0508	59.05	5.8	2085.5	435,283.22
<i>Metallura_tyrianthina</i>	0.0879	60.2	3.8	5870.5	156,185.63
<i>Threnetes_ruckeri</i>	0.0014	61.8	5.2	1388	34,720.07

Espece	Diveridad nucleotídica (π)	HWI	Masa corpora l	Altitud media	MCP (Area de distribución)
<i>Helianthus_amethysticollis</i>	0.0204	61.5	5	5529	766,625.02
<i>Phaethornis_anthophilus</i>	0.0024	59.2	5.92	1457	171,523.41
<i>Eutoxeres_aquila</i>	0.1848	60.2	10.6	3851.5	427,291.47
<i>Boissonneaua_flavescens</i>	0.0270	61.3	8.2	1874	51,003.65
<i>Glaucis_hirsutus</i>	0.0114	59.4	6.8	4914.5	2,408,152.70
<i>Agelaiocercus_kingi</i>	0.0702	64.45	4.8	1386.5	613,021.52
<i>Doryfera_ludovicae</i>	0.0077	60.9	6	3382	946,175.13
<i>Adelomyia_melanogenys</i>	0.0017	62.4	4.9	534	890,557.23
<i>Coeligena_prunellei</i>	0.0018	61.9	7	2077.5	2,993.11
<i>Florisuga_mellivora</i>	0.0041	66.75	7.4	4305.5	2,661,367.50
<i>Colibri_cyanotus</i>	0.0018	63.35	5.9	3087	758,055.15
<i>Coeligena_torquata</i>	0.0016	63.95	6.7	2563.5	754,241.60
<i>Phaethornis_longirostris</i>	0.0016	63.1	6	921.5	235,650.41
<i>Phaethornis_syrmatophorus</i>	0.0089	59.05	5.8	2085.5	435,283.22
<i>Metallura_tyrianthina</i>	0.0080	60.2	3.8	5870.5	156,185.63
<i>Threnetes_ruckeri</i>	0.0018	61.8	5.2	1388	34,720.07

Apéndice C. Distancia genética p por cada par de poblaciones comparadas

espece	comparacion	p_distance
<i>Helianthus_amethysticollis</i>	A-D	0.0757
<i>Helianthus_amethysticollis</i>	A-E	0.0035
<i>Helianthus_amethysticollis</i>	A-F	0.0093
<i>Helianthus_amethysticollis</i>	D-E	0.0763
<i>Helianthus_amethysticollis</i>	D-F	0.0788
<i>Helianthus_amethysticollis</i>	E-F	0.0066
<i>Phaethornis_anthophilus</i>	A-E	0.0000
<i>Phaethornis_anthophilus</i>	A-F	0.0021
<i>Phaethornis_anthophilus</i>	A-G	0.0007

<i>Phaethornis anthophilus</i>	E-F	0.0021
<i>Phaethornis anthophilus</i>	E-G	0.0007
<i>Phaethornis anthophilus</i>	E-H	0.0021
<i>Phaethornis anthophilus</i>	F-G	0.0023
<i>Phaethornis anthophilus</i>	F-H	0.0041
<i>Phaethornis anthophilus</i>	G-H	0.0028
<i>Eutoxeres aquila</i>	C-D	0.0026
<i>Eutoxeres aquila</i>	C-F	0.0021
<i>Eutoxeres aquila</i>	C-H	0.2168
<i>Eutoxeres aquila</i>	D-F	0.0005
<i>Eutoxeres aquila</i>	F-H	0.2158
<i>Boissonneaua flavescens</i>	A-C	0.1100
<i>Boissonneaua flavescens</i>	A-E	0.0353
<i>Boissonneaua flavescens</i>	A-F	0.0000
<i>Boissonneaua flavescens</i>	A-J	0.0084
<i>Boissonneaua flavescens</i>	C-E	0.0811
<i>Boissonneaua flavescens</i>	C-F	0.1100
<i>Boissonneaua flavescens</i>	C-J	0.1155
<i>Boissonneaua flavescens</i>	E-F	0.0353
<i>Boissonneaua flavescens</i>	E-J	0.0432
<i>Boissonneaua flavescens</i>	F-J	0.0084
<i>Glaucis hirsutus</i>	D-F	0.0114
<i>Glaucis hirsutus</i>	D-H	0.0124
<i>Glaucis hirsutus</i>	D-I	0.0228
<i>Glaucis hirsutus</i>	F-H	0.0156
<i>Glaucis hirsutus</i>	F-I	0.0114
<i>Glaucis hirsutus</i>	H-I	0.0187
<i>Agelaiocercus kingii</i>	C-D	0.0115
<i>Agelaiocercus kingii</i>	C-E	0.0861
<i>Agelaiocercus kingii</i>	C-J	0.0290
<i>Agelaiocercus kingii</i>	D-E	0.0919
<i>Agelaiocercus kingii</i>	D-J	0.0324
<i>Agelaiocercus kingii</i>	E-J	0.0944
<i>Doryfera ludovicae</i>	D-F	0.0042
<i>Doryfera ludovicae</i>	D-H	0.0399
<i>Doryfera ludovicae</i>	D-J	0.0042
<i>Doryfera ludovicae</i>	F-H	0.0415
<i>Doryfera ludovicae</i>	F-J	0.0000
<i>Doryfera ludovicae</i>	H-J	0.0415
<i>Adelomya melanogenys</i>	A-B	0.0707
<i>Adelomya melanogenys</i>	A-C	0.0705
<i>Adelomya melanogenys</i>	A-D	0.0779
<i>Adelomya melanogenys</i>	A-J	0.0705
<i>Adelomya melanogenys</i>	B-C	0.0042
<i>Adelomya melanogenys</i>	B-D	0.0154

<i>Adelomya_melanogenys</i>	B-J	0.0042
<i>Adelomya_melanogenys</i>	C-D	0.0196
<i>Adelomya_melanogenys</i>	C-J	0.0062
<i>Adelomya_melanogenys</i>	D-J	0.0196
<i>Coeligena_prunellei</i>	E-G	0.0025
<i>Florisuga_mellivora</i>	E-H	0.1255
<i>Florisuga_mellivora</i>	E-I	0.1203
<i>Florisuga_mellivora</i>	H-I	0.0187
<i>Colibri_cyanotus</i>	D-E	0.0055
<i>Colibri_cyanotus</i>	D-F	0.0041
<i>Colibri_cyanotus</i>	D-H	0.0519
<i>Colibri_cyanotus</i>	E-F	0.0028
<i>Colibri_cyanotus</i>	E-H	0.0519
<i>Colibri_cyanotus</i>	F-H	0.0519
<i>Coeligena_torquata</i>	A-C	0.0010
<i>Coeligena_torquata</i>	A-D	0.0021
<i>Coeligena_torquata</i>	A-E	0.0000
<i>Coeligena_torquata</i>	A-F	0.0000
<i>Coeligena_torquata</i>	A-J	0.0000
<i>Phaethornis_longirostris</i>	H-E	0.0340
<i>Phaethornis_syrmatorophorus</i>	D-E	0.0741
<i>Phaethornis_syrmatorophorus</i>	D-H	0.0734
<i>Phaethornis_syrmatorophorus</i>	E-H	0.0048
<i>Metallura_tyrianthina</i>	B-D	0.1258
<i>Metallura_tyrianthina</i>	B-E	0.1207
<i>Metallura_tyrianthina</i>	D-E	0.0173
<i>Threnetes_ruckeri</i>	B-H	0.0014