

UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y OCEANOGRÁFICAS
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA
BIOLOGÍA



EVOLUCIÓN DE LA ASIGNACIÓN METABÓLICA A REPRODUCCIÓN EN AVES:
INTEGRANDO LA HIPÓTESIS DE ASHMOLE A NIVEL MACROEVOLUTIVO

JOAQUÍN JOSÉ CÁRCAMO GALLARDO

SEMINARIO DE TÍTULO PARA OPTAR AL TÍTULO DE BIOLOGO

CONCEPCIÓN- CHILE

ABRIL, 2023.

UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN

Este seminario de título fue realizado en el Laboratorio de Ecología Evolutiva y Filoinformática. Departamento de Zoología de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la Universidad de Concepción.

Profesor guía

Dr. Cristián E. Hernández Ulloa

Universidad de Concepción

Profesores evaluadores

Dr. Enrique Rodríguez Serrano

Universidad de Concepción

Dr. (c) Paulo Vallejos Garrido

Universidad de Concepción

Coordinador seminario de título

Dr. Víctor Hernández Santander

Universidad de Concepción

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco el cariño y apoyo constante de mi familia, en particular a Margot, Ximena, mi mamita Iris y mis primas.

Especial agradecimiento al profesor Cristián Hernández por confiar en mí y recibirme en el Laboratorio de Ecología Evolutiva y Filoinformática, apoyando mi desarrollo académico durante el pregrado y aceptándome como tesista. Extiendo estos agradecimientos a cada uno de los miembros del laboratorio, en particular a Nico, Garen y Sonia, los cuales me ayudaron en el desarrollo de esta tesis. De igual modo, agradezco al Dr. Andrew Meade por su importante aporte en la revisión metodológica de este trabajo y a los profesores evaluadores Dr. Enrique Rodríguez Serrano y Dr.(c) Paulo Vallejos Garrido del Laboratorio de Mastozoología, Universidad de Concepción, por su compromiso y disposición.

Por último, agradezco al proyecto FONDECYT N° 1201506 por entregar financiamiento para realizar este trabajo

ÍNDICE DE CONTENIDOS

1. ÍNDICE DE FIGURAS.....	5
2. ÍNDICE DE TABLAS.....	5
3. RESUMEN	6
4. ABSTRACT.....	7
5. INTRODUCCIÓN.....	8
5.1 Hipótesis	12
5.2 Predicciones	13
5.3 Objetivos	14
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	14
6.1 Obtención de datos fenotípicos.....	14
6.2 Obtención de información filogenética.....	15
6.3 Obtención de información biogeográfica.....	15
6.4 Estandarización taxonómica.....	16
6.5 Selección de modelos de regresión para explicar PRA.....	16
6.6 Probando el conservadurismo tropical en PRA.....	18
7. RESULTADOS.....	19
7.1 Base de datos	19
7.2 Productividad reproductiva anual y tamaño corporal	19
7.3 Evolución de la productividad reproductiva anual	20
7.4 Efectos de la estacionalidad y la migración sobre PRA	24
7.5 Efectos de la estacionalidad sobre la tasa de evolución de PARA	27
8. DISCUSIÓN.....	28
9. CONCLUSIONES	31
10. LITERATURA CITADA	32
11. ANEXO	35

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Productividad reproductiva anual (años^{-1}) en función del tamaño corporal adulto (gramos).	20
Figura 2. Árbol de máxima credibilidad de clados (MCC) para 1271 especies de Aves, cada rama está escalada por el escalar r del mejor modelo PGLS para PRA.	22
Figura 3. Log 10 Tasa evolutiva root-tip para cada especie, obtenida a partir de la suma de largos de rama desde la raíz (root) hasta los tips del árbol filogenético MCC escalado por el parámetro r	24

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Modelos de regresión bayesianos univariados, comparando un modelo de evolución Browniana (MB) y un modelo de Tasa variable (TV).	21
Tabla 2. Modelos de regresión bayesianos multivariados simples (Tasa variable) para cada predictor de estacionalidad por separado.	25
Tabla 3. Modelo de regresión bayesiano multivariado simple con todos los predictores de estacionalidad incluidos (Tasa variable).	26
Tabla 4. Modelo de regresión multivariado con interacción (Tasa variable).	27

RESUMEN

Los procesos, factores y ritmos evolutivos que subyacen la acumulación de diversidad fenotípica a través del tiempo aún siguen siendo desvelados. Los atributos de historias de vida están estrechamente relacionados con la adecuación biológica de los organismos, sin embargo, han habido pocos esfuerzos en estudiar la capacidad de evolución diferencial (evolucionabilidad) de las estrategias reproductivas animales, la cual podría reflejar la intensidad con la cual ha operado la selección natural, siendo relevante entender, que factores podrían estar favoreciendo los cambios en las historias de vida de los organismos. Entre estos, las presiones selectivas relacionadas con el clima, y su variabilidad latitudinal, son consideradas uno de los principales factores impulsores de la evolución. La hipótesis de conservatismo tropical (HCT) predice que fuera de los trópicos los organismos experimentarían presiones selectivas para adaptarse y tolerar condiciones abióticas estresantes, favoreciendo el cambio evolutivo de atributos adaptativos relacionados al clima, a diferencia de ambientes tropicales donde prevalecería el conservatismo de nicho. Esto es coherente con la hipótesis mecanicista de Ashmole (HA), la cual es puramente ecológica, y plantea que en ambientes estacionales la baja disponibilidad de recursos en invierno genera mortalidad denso-dependiente aumentando la disponibilidad de recursos per-cápita para los sobrevivientes, los cuales pueden asignar más recursos a cada evento reproductivo. De esta manera estos ambientes altamente estacionales podrían ser colonizados por linajes con mayor cambio evolutivo en rasgos de historia de vida (i.e mayor evolucionabilidad) como predice la HCT, aumentando esfuerzo reproductivo como predice la HA. En el presente estudio evaluamos estas hipótesis determinando el efecto de la estacionalidad en la magnitud y evolución de la productividad reproductiva anual (PRA) en aves usando modelos generalizados filogenéticos (PGLS) y regresión de cuantiles, respectivamente. Nuestros resultados muestran un aumento de PRA asociado a la latitud máxima y al grado de estacionalidad en la temperatura de su ambiente, sustentando dicha predicción de HA. Contrariamente, los mayores cambios evolutivos en el rasgo se encuentran en aves tropicales y no en aves de zonas templadas como predice la HCT. Esto indicaría que si bien las presiones selectivas climáticas de ambientes estacionales extra-tropicales tienen un efecto sobre la asignación de recursos a reproducción (HA), limitan el surgimiento de nuevas estrategias reproductivas, disminuyendo la evolucionabilidad de los rasgos de historia de vida de las aves que habitan estas áreas, lo cual no sustentaría las predicciones evolutivas del HCT.

ABSTRACT

The evolutionary processes, factors and tempos underlying the accumulation of phenotypic diversity over time are still being unraveled. Life history attributes are closely related to the biological fitness of organisms; however, there has been little effort to study the differential evolutionary capacity (evolvability) of animal reproductive strategies, which may reflect the intensity with which natural selection has operated, and it is relevant to understand what factors may be favoring changes in the life histories of organisms. Among these, selective pressures related to climate and its latitudinal variability are considered one of the main drivers of evolution. The tropical conservatism hypothesis (HCT) predicts that outside the tropics organisms would experience selective pressures to adapt to and tolerate stressful abiotic conditions, favoring evolutionary change of climate-related adaptive attributes, as opposed to tropical environments where niche conservatism would prevail. This is consistent with Ashmole mechanistic hypothesis (HA), which is purely ecological, and states that in seasonal environments the low availability of resources in winter generates density-dependent mortality, increasing the availability of per-capita resources for survivors, which can allocate more resources to each reproductive event. Thus, these highly seasonal environments could be colonized by lineages with greater evolutionary change in life-history traits (i.e., greater evolvability) as predicted by HCT, increasing reproductive effort as predicted by HA. In the present study, we evaluated these hypotheses by determining the effect of seasonality on the magnitude and evolution of annual reproductive productivity (PRA) in birds using generalized phylogenetic models (PGLS) and quantile regression, respectively. Our results show an increase in PRA associated with maximum latitude and the degree of seasonality in the temperature of their environment, supporting the prediction of HA. In contrast, the greatest evolutionary changes in the trait are found in tropical birds and not in temperate birds as predicted by HCT. This would indicate that although the climatic selective pressures of extra-tropical seasonal environments influence the allocation of resources to reproduction (HA), they limit the emergence of new reproductive strategies, decreasing the evolvability of the life history traits of the birds that inhabit these areas, which would not support the evolutionary predictions of the HCT.

INTRODUCCIÓN

La selección natural no actúa directa y únicamente a nivel genético, lo hace sobre el fenotipo de los organismos, el cual está determinado por la interacción de muchos genes y el medio ambiente (Jablonski 2008). Sin embargo, los procesos, factores y ritmos evolutivos que subyacen de la acumulación de esta diversidad fenotípica a través del tiempo aún siguen siendo desvelados. Actualmente hay evidencia que sugiere que no es un proceso completamente homogéneo a escalas macroevolutivas (Baker et al. 2015b; Venditti et al. 2011), es decir, que el ritmo al cual evoluciona el fenotipo puede cambiar entre linajes y/o con la escala temporal que se estudie. Por lo que comprender las diferencias en la acumulación de la diversidad fenotípica a través del tiempo es clave para explicar la diversidad en capacidad de evolución de los organismos o evolucionabilidad (Pigliucci 2008).

Los rasgos de historias de vida dan cuenta de la supervivencia y la reproducción de los organismos (Ibáñez 2020; Lincoln 1998), y están estrechamente relacionados con la adecuación biológica de éstos (Ricklefs 2000), sin embargo, han habido pocos esfuerzos en estudiar la evolucionabilidad de estos rasgos. Por ejemplo, en recientes estudios macroevolutivos, que incluyen cientos e incluso miles de especies, no se ha considerado la potencial diferencia en las tasas evolutivas de rasgos de historias de vida entre los linajes (Babich Morrow et al. 2021; Cooney et al. 2020; Soriano-Redondo et al. 2020), lo que podría tener repercusiones en la interpretación de los resultados, ya que esta puede ser una huella de la intensidad con la cual la selección natural ha trabajado (Baker et al. 2015b; Furness et al. 2022; Venditti et al. 2011) y como los organismos podrían responder al rápido cambio climático actual (Hoffmann & Sgrò 2011). Además, es relevante conocer qué relación tiene la evolucionabilidad de historias de vida con la variabilidad climática, debido que podrían operar procesos evolutivos diferenciales a lo largo de los gradientes geográficos, generando la pregunta

¿Qué factores climáticos podrían favorecer cambios en las historias de vida de los organismos?

Las presiones selectivas relacionadas con el clima llevan desde los tiempos de Darwin considerándose uno de los más importantes factores impulsores de evolución, no obstante, su importancia varía latitudinalmente (Bothwell et al. 2015). La adaptación a ambientes templados y polares (zonas extra-tropicales) consiste principalmente en afrontar las condiciones abióticas,

asegurar el consumo de recursos y lograr reproducirse durante el corto periodo donde estos abundan, lo cual cobraría menos relevancia en los trópicos, donde los recursos son menos limitantes (Dobzhansky 1950), por lo que otros factores, como las interacciones bióticas, cobrarían mayor relevancia en estos ambientes (Bothwell et al. 2015).

En este sentido, la hipótesis del conservadurismo tropical (Wiens & Donoghue 2004), una de las hipótesis más robustas para explicar los patrones de biodiversidad (Fine 2015; Stokes 2018), plantea que muchos grupos de organismos tienen su origen y están especializados en climas tropicales y debido al conservadurismo de nicho (Wiens & Graham 2005) las adaptaciones necesarias para invadir y permanecer en ambientes extra-tropicales han surgido pocas veces (Wiens & Donoghue 2004). Esto implicaría que las zonas templadas podrían ser colonizadas por linajes con mayor evolucionabilidad que superen la tendencia de los linajes a conservar sus rasgos tropicales a lo largo del proceso de especiación. Lo anterior es apoyado por evidencia encontrada para la evolución del nicho climático (Lawson & Weir 2014) y el tamaño corporal (Cooper & Purvis 2010), donde las tasas de evolución de los rasgos aumentan con la latitud.

Las adaptaciones de historias de vida varían latitudinalmente (Cardillo 2002; Liu et al. 2018; Lundblad & Conway 2021; Martin et al. 2020; Meiri et al. 2020; Parsons & Joern 2014; Yanco et al. 2022) y podrían ser un modelo útil para entender la variación en las presiones selectivas a través de los gradientes geográficos (Pincheira-Donoso & Hunt 2017). Tales como, la supervivencia y los periodos de desarrollo que tienden a disminuir con el aumento de la latitud (Cooney et al. 2020; Martin et al. 2020; Martin Thomas 2015). Dentro de estos patrones el más conspicuo y estudiado es el aumento de la fecundidad con la latitud, denominado la regla de "Moreau-Lack" (D. Lack 1947, 1948; Moreau 1944; Pincheira-Donoso & Hunt 2017). Una de las hipótesis mejor respaldadas para explicar este fenómeno es la hipótesis de Ashmole (i.e. HA) (Lundblad & Conway 2021), la cual plantea que la escasez de recursos durante los periodos no reproductivos en latitudes estacionales provoca mortalidad denso-dependiente, lo que resulta en un excedente de recursos para los individuos que logran sobrevivir hasta el siguiente periodo reproductivo, permitiéndoles sustentar mayor inversión en reproducción (N. Philip Ashmole 1961; N. P. Ashmole 1963; Lundblad & Conway 2021). Es por esto, que factores como la latitud y la estacionalidad en la temperatura, variables estrechamente relacionadas con la fluctuación

en el régimen de recursos, son los predictores más importantes para explicar la fecundidad de mamíferos, reptiles y aves (Walter. Jetz et al. 2008; Meiri et al. 2020; Tökölyi et al. 2014).

Si bien la investigación de la fecundidad en aves, nuestro modelo de estudio, ha estado enfocada en la variación de la cantidad de huevos por evento reproductivo (i.e fecundidad transiente) (Pincheira-Donoso & Hunt 2017), las reservas energéticas reproductivas pueden ser destinadas a la producción de pocos huevos grandes o muchos huevos pequeños, como puntualizó D. L. Lack (1967), de hecho, cuando HA fue publicada (N. P. Ashmole 1963) no se utilizó la cantidad de huevos como estimador de fecundidad (Lundblad & Conway 2021). Hoy sabemos que los rasgos de historia de vida reflejan la asignación de la energía metabólica a los rasgos que determinan la adecuación biológica y ritmo de la vida (Burger Joseph et al. 2019), por lo que la cantidad de huevos por sí sola podría no ser un buen índice de esfuerzo reproductivo. La importancia macroecológica y macroevolutiva de otros estimadores de fecundidad sigue fundamentalmente inexplorada (Pincheira-Donoso & Hunt 2017).

En el presente trabajo estudiaremos la evolución de la productividad reproductiva anual (PRA) de las aves, índice que cuantifica la cantidad de biomasa que produce un organismo anualmente, es decir, el producto metabólico asignado a reproducción (Ernest et al., 2003), dividido en su tamaño corporal (Brown James & Sibly Richard, 2006). La estrecha relación entre los rasgos de historia de vida y la historia evolutiva de las aves sugiere un escenario de conservadurismo filogenético en todo el grupo (Cooney et al. 2020; Owens & Bennett 1995), no obstante, cuantificar las diferencias en las tasas evolutivas podría dar cuenta de linajes que se alejan de este proceso, presentando mayor evolucionabilidad.

Nuestra propuesta busca integrar los mecanismos ecológicos detrás de la variación del esfuerzo reproductivo con la macroevolución fenotípica. HCT y HA predicen que las presiones de los ambientes extra-tropicales favorecerían el surgimiento de novedades evolutivas, en este caso de historias de vida, que permitan adaptarse a esos entornos. De esta manera, se espera que aquellos ambientes altamente estacionales sean colonizados por linajes con mayor cambio evolutivo en rasgos de historia de vida (i.e mayor evolucionabilidad) como predice la HCT, aumentando el esfuerzo reproductivo (como predice la HA).

Para evaluar estas hipótesis determinamos el efecto de la estacionalidad en la magnitud y evolución de la productividad reproductiva anual (PRA) de las aves, tomando en cuenta factores

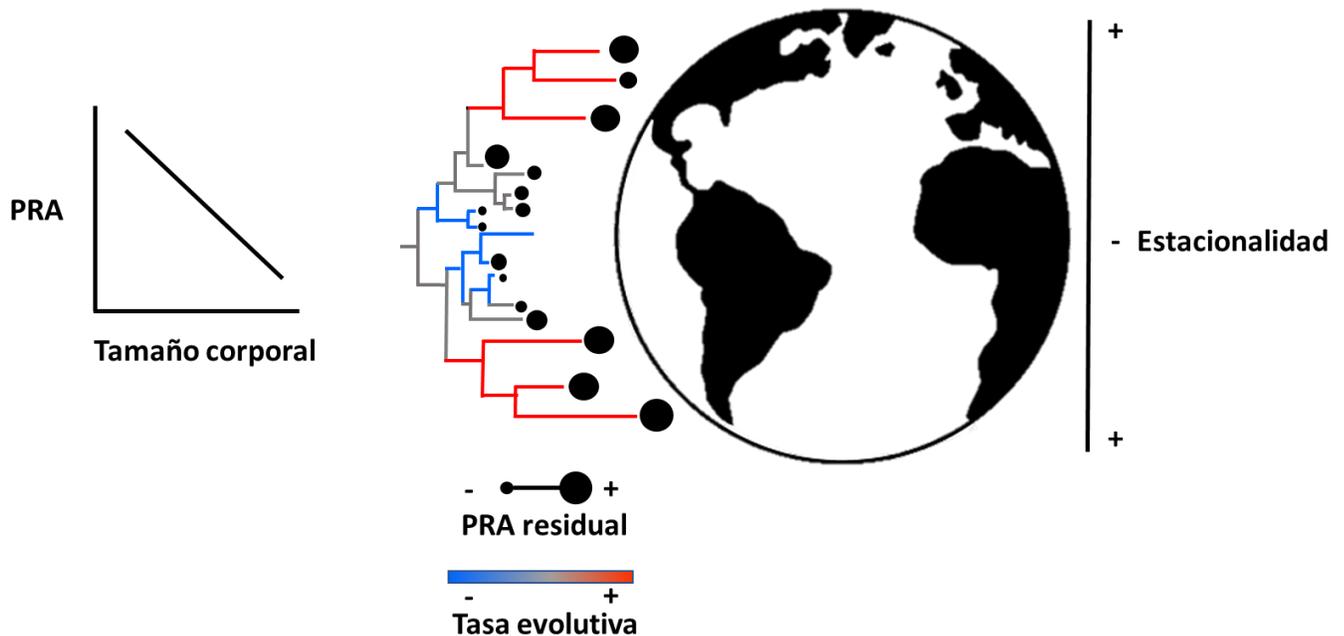
como las restricciones alométricas asociadas a las historias de vida (Brown & Sibly 2006) y el comportamiento migratorio, el cual es fundamental para evaluar HA y estudiar la importancia de las presiones selectivas ambientales. Esto último, debido a que a pesar de existir fuertes presiones selectivas sobre la inversión reproductiva de las aves migradoras (Soriano-Redondo et al. 2020), HA predice que estas presentan menor (o nula) variación latitudinal en su esfuerzo reproductivo, ya que aprovecharían los pulsos de recursos estacionales de latitudes extra-tropicales (Soriano-Redondo et al. 2020), pero escaparían de las presiones selectivas impuestas por estos ambientes durante los periodos no reproductivos (Lundblad & Conway 2021).

Hipótesis

Hipótesis nula general: La evolución de PRA ha sido homogénea a lo largo de la evolución de las aves, acumulando gradualmente diversidad reproductiva en todos los linajes (i.e Movimiento browniano puro, MB). Alternativamente, si el proceso ha sido heterogéneo y linaje-dependiente (Tasa variable, TV), las presiones selectivas diferenciales a lo largo del gradiente geográfico latitudinal, desde ambientes tropicales (entornos estables con alta disponibilidad de recursos) hasta ambientes temperados (fluctuación en la disponibilidad de recursos) no han generado cambios, en la magnitud y evolución de PRA

Hipótesis alternativa general: La evolución de PRA ha sido heterogénea a lo largo de la evolución de las aves, desde linajes que han experimentado conservatismo filogenético hasta grupos con alta evolucionabilidad. Parte de este fenómeno podría ser explicado por las presiones selectivas diferenciales a lo largo gradiente geográfico latitudinal, ambientes altamente estacionales podrían ser colonizados por linajes con mayor cambio evolutivo en rasgos de historia de vida (i.e mayor evolucionabilidad) como predice la HCT, aumentando esfuerzo reproductivo como predice la HA.

Predicciones



H1.1: La estacionalidad del régimen climático de latitudes extra-tropicales favorecería selección natural de estrategias reproductivas basadas en mayores PRA, independiente del tamaño corporal de las Aves. Esto, debido a que la estacionalidad de recursos (mediante mortalidad denso-dependiente) permitiría asignar más recursos a reproducción (HA). Aves migradoras no presentarían este patrón, ya que podrían escapar de las presiones selectivas impuestas por la estacionalidad.

H1.2: Las mayores presiones selectivas de latitudes extra-tropicales estacionales, solo permitirían la colonización y asentamiento de linajes que logren vencer la tendencia de los linajes a conservar sus rasgos relacionados con el nicho tropical a través del proceso de especiación (HCT), acumulando más cambios en sus estrategias reproductivas a lo largo de su historia evolutiva.

Objetivos

Objetivo general:

Evaluar los efectos del régimen climático estacional sobre la evolución del esfuerzo reproductivo, medido como productividad reproductiva anual (PRA) de las aves a nivel global.

Objetivo Específico 1:

Evaluar si el valor de PRA varía con la estacionalidad climática, en función de HA, tomando en cuenta las restricciones alométricas-metabólicas y el comportamiento migratorio de las aves.

Objetivo Específico 2:

Evaluar las predicciones de HCT a lo largo de los gradientes climáticos estacionales utilizando la tasa de evolución root-tip de PRA.

MATERIALES Y MÉTODOS

Obtención de datos fenotípicos

Utilizamos “Amniote Database” (Myhrvold et al. 2015) para extraer las variables: peso del huevo (g), tamaño de la nidada, eventos reproductivos al año y peso del adulto (g), esta última variable será utilizada como estimador del tamaño corporal. Calculamos la productividad reproductiva anual (PRA) utilizando la fórmula de Sibly et al. (2012):

$$\text{Peso del huevo (g)} \times \text{cantidad de huevos} \times \text{eventos reproductivos al año} / \text{peso del adulto (g)}$$

En donde se obtiene una variable interpretada como gramos de huevos por gramos de adulto al año (años^{-1}).

La información con respecto al comportamiento migratorio fue obtenida de Eyres et al. (2017). Las especies migratorias dispersivas y direccionales fueron categorizadas dentro de “migratorias”, el resto fueron categorizadas como “residentes” (a excepción de aves nómades o extintas). Utilizamos la misma base de datos para categorizar las aves en marinas y terrestres, debido a que el ambiente terrestre es de dos a tres órdenes de magnitud más estacional que los ambientes marinos oceánicos (Steele et al. 2019) por lo que difícilmente podrían ser

comparables. Las especies total y parcialmente marinas fueron categorizadas como “marinas” y el resto como “terrestres”. Todos los análisis posteriores fueron realizados solo para aves terrestres, ya que representaron el 84% de nuestra base de datos.

Obtención de información filogenética

Se solicitó una muestra de 1000 árboles filogenéticos ultramétricos (Hecket) para 9993 especies de Aves en birdtree.org (W. Jetz et al. 2012), posteriormente se creó un árbol consenso de máxima credibilidad de clados con el paquete phangorn (Schliep 2010) en R (R-Core-Team 2022).

Obtención de información biogeográfica

Se solicitaron mapas de distribución de especies de Aves de BirdLife Datazone (<http://datazone.birdlife.org/species/requestdis>). Luego, a los polígonos obtenidos se les realizó una corrección geométrica y un primer filtrado utilizando el software QGIS 3.28.1 (QGIS.org 2023) , dejando dentro de la base de datos solo los polígonos nativos y de especies no extintas.

Muchas especies contaban con más de un polígono, por ser rangos geográficos con distintas categorías IUCN: Residente, periodo reproductivo, periodo no-reproductivo, de paso y ocurrencia estacional incierta. Por lo que los polígonos finales de cada especie fueron filtrados de acuerdo a lo siguiente: a) si es un ave residente se utilizó su polígono residente (si dicho polígono está disponible), b) si es un ave migradora se utilizó el polígono del periodo reproductivo (si dicho polígono está disponible); de esta manera obtenemos la distribución donde un ave potencialmente se reproduce y experimenta las presiones selectivas de la estacionalidad de recursos, para probar las predicciones de la hipótesis de Ashmole.

Se calcularon tres indicadores de estacionalidad ambiental de recursos: a) latitud centroide absoluta (**latitud**), b) latitud máxima absoluta (**latitud máxima**) y c) estacionalidad actual en la temperatura (desviación estándar en la temperatura x 100, **SD T°**).

Para obtener la latitud de cada polígono se utilizó la función “centroid” del paquete “terra” en R (R-Core-Team 2022), procurando que dicho punto se ubique dentro del polígono, posteriormente se calculó el valor absoluto de la latitud de dicho centroide.

Debido a que la latitud centroide podría no reflejar la estacionalidad de recursos a la cual una especie ha estado sometida (e.g. especies cosmopolitas), considerando como tropical a una especie que está presente en latitudes templadas en ambos hemisferios, se calculó la latitud máxima en la cual vive una especie con la función “st_bbox” del paquete “sf” en R (R-Core-Team 2022), posteriormente se calculó el valor absoluto de la latitud máxima. SD T° fue calculada como el promedio en la estacionalidad en la temperatura (desviación estándar x 100) del polígono de cada especie, utilizando la herramienta “estadística de zona” en QGIS 3.28.1(QGIS.org 2023) y la variable bioclimática 4 de Worldclim a una resolución de 5 minutos (~9km cerca del ecuador) (Fick & Hijmans 2017)

Estandarización taxonómica

Para maximizar la cantidad de especies en nuestra base de datos, se realizó una estandarización taxonómica de la base de datos de historias de vida, migración (residente/migrador) y hábitat (marino/terrestre), la filogenia y los datos biogeográficos, utilizando la taxonomía de HBW-BirdLife Version 7.0 (December 2022) (*Handbook of the Birds of the World and BirdLife International digital checklist of the birds of the world. 2022*), revisando las sinonimias y actualizando los nombres científicos aceptados. Las especies cuyos nombres científicos no coincidían entre las bases de datos fueron descartadas de los análisis posteriores.

Selección de modelos de regresión para explicar PRA

Para analizar la evolución de PRA tomamos en cuenta las restricciones metabólicas-alométricas, ya que es esperable que organismos más grandes presenten menores PRA, con un valor de pendiente $-1/4$ (-0.25) aproximadamente, debido a sus menores tasas metabólicas masa-específicas (Brown James & Sibly Richard 2006; Sibly & Brown 2007; Sibly et al. 2012). Se implementaron modelos de regresión bayesianos univariados de tasa constante y de tasa variable, utilizando una aproximación de mínimos cuadrados generalizados (PGLS BM y PGLS TV, respectivamente) en el software BayesTraits 4.0.1 (Pagel & Meade 2007), utilizando \log_{10} PRA (años^{-1}) como variable respuesta y el \log_{10} tamaño corporal adulto (gramos) como variable predictora. El modelo de evolución TV identifica la heterogeneidad en la tasa de evolución a lo largo de las ramas filogenéticas (tasas por rama) dividiendo la tasa en dos parámetros: un parámetro de tasa de fondo (σ^2 , proceso MB) y un segundo parámetro, r , que identifica un cambio de tasa específico de la rama. Las tasas por rama se definen mediante un

conjunto de escalares r específicos de la rama ($0 < r < \infty$) que escalan cada rama para optimizar la tasa de cambio, multiplicando la tasa de fondo por el escalar, ajustándose a lo esperado bajo movimiento browniano. Si el cambio fenotípico se produce a tasas más rápidas que la tasa de fondo a lo largo de una rama específica del árbol (“aceleraciones”), entonces $r > 1$ y la rama se estira, $r > 2$ se consideran eventos de selección fenotípica positiva. Las tasas más lentas que la tasa de fondo (“desaceleraciones”) se detectan con $r < 1$, donde la rama se comprime. Si el rasgo evoluciona a un ritmo constante a lo largo de una rama, entonces la rama no se modificará (es decir, $r = 1$). En el caso del modelo PGLS TV, éste detecta heterogeneidad en la tasa evolutiva de los residuales filogenéticamente estructurados (Baker et al. 2015b), es decir de PRA residual no explicada por el tamaño corporal. Los parámetros del modelo PGLS TV, VRBL y VRNode fueron utilizados con las distribuciones a priori por defecto, σ^2 : 1.10 β : 1.00 y γ : 2.00 β : 0.70, respectivamente. La comparación del modelo PGLS MB y PGLS TV se realizó comparando la verosimilitud marginal de cada modelo con el factor de bayes con la formula: $2 * (\log \text{verosimilitud marginal del modelo complejo} - \log \text{verosimilitud marginal del modelo simple})$, donde PGLS MB fue considerado simple con respecto a PGLS TV, en función a la cantidad de parámetros de cada modelo.

Para evaluar si el grado de estacionalidad climática en la cual se reproduce un ave incide sobre PRA se evaluó un conjunto de “modelos multivariados simples” con el tamaño corporal como primer predictor, y una variable de estacionalidad (latitud, latitud máxima o $SD T^\circ$) como segundo predictor. Además, se incluyó un modelo que incorporaba todos los predictores de estacionalidad juntos. Finalmente, como en general las aves migradoras invierten más energía en cada evento reproductivo (Sibly et al. 2012; Soriano-Redondo et al. 2020) y es esperable que la estacionalidad tenga un efecto diferencial sobre PRA de migradores y residentes (ver Hipótesis y predicciones), se evaluó un conjunto de “modelos multivariados con interacción” que incluyeron el tamaño corporal, la variable binaria: residente(0)/migrador(1), las variables de estacionalidad que por sí solas fueron significativas en los modelos multivariados simples y la interacción de dicha variable con la variable binaria (0/1).

Para cada modelo se ejecutó una cadena MCMC con 50.000.000 iteraciones, muestreando cada 10000 y descartando las primeras 5.000.000. Comprobamos la convergencia de la cadena en Tracer v.1.7 (Rambaut et al. 2018).

Probando el conservadurismo tropical en PRA

Para evaluar si el grado de estacionalidad ambiental en la cual se reproduce un ave incide sobre la evolución de PRA, se calculó la “Tasa evolutiva root-tip” (Path-wise rate en inglés) sumando todas las ramas del árbol filogenético escaladas por el parámetro r (Modelo PGLS TV) a lo largo de la trayectoria evolutiva de una especie, desde la raíz (root) hasta la especie actual (tip) del árbol filogenético. Se trabajó con esta variable transformada por logaritmo de 10 debido a que tiene un considerable sesgo positivo. Esta variable representa una medida de los cambios totales en la tasa evolutiva que ha experimentado una especie en el transcurso de su evolución (Avaria-Llautureo et al. 2019; Avaria-Llautureo et al. 2021; Baker et al. 2015a). Si ambientes altamente estacionales solo pueden ser colonizados por linajes con mayor evolucionabilidad (predicho por HCT), esperamos encontrar que las tasas evolutivas root-tip aumenten con la estacionalidad (H1.2).

Debido a que los patrones macroecológicos, en general, no son estrictamente lineales (Anderson & Jetz 2005; Hernández et al. 2013; Inostroza-Michael et al. 2018; Vallejos Garrido et al. 2017), buscamos límites superiores y/o inferiores en la Tasa evolutiva root-tip, determinando la regresión lineal de los cuantiles significativos no-filogenéticos más altos (cuantil 95 y 99) y más bajos (cuantil 5 y 1) utilizando el paquete "quantreg" (Koenker 2004) en R (R-Core-Team 2022). Se realizaron 10.000 aleatorizaciones de Bootstrap para establecer la significancia de la pendiente (con la hipótesis nula de pendiente = 0) siguiendo la metodología de Vallejos Garrido et al. (2017).

RESULTADOS

Bases de datos

Se obtuvo una base de datos global para 1271 aves terrestres, la cual contenía la variable PRA (años⁻¹), Tamaño corporal (gramos), Latitud, Latitud máxima, SD T° y comportamiento migratorio (Migrante/Residente), en total contó con 749 especies migradoras y 522 especies residentes.

Productividad reproductiva anual y tamaño corporal

PRA varía desde 0.013 hasta 55.274 huevos por gramos de adulto al año (años⁻¹.) en *Vultur gryphus* (Condor andino) y *Megapodius pritchardii* (Taléngala/Megapodio de las tongas), respectivamente. Los datos variaron desde -1.8908 hasta 1.7425 (log 10 años⁻¹.) en las especies anteriormente mencionadas. El ave adulta más pequeña es el Colibrí Zunzuncito (*Mellisuga helenae*) pesando tan solo 1.900 gramos, por otra parte, el ave más grande es el Avestruz común (*Struthio camelus*) pesando 109,250.000 gramos (109.3 kg), esta variable también fue transformada por logaritmo de 10.

En general, como se observa en la **Figura 1**, PRA presenta un patrón similar al encontrado en Sibly et al. (2012), aves precociales como los órdenes Anseriformes y la mayoría de especies Galliformes presentan altas PRA según lo esperado por su tamaño corporal. Lo contrario en el caso de órdenes altriciales como Suliformes, Columbiformes y Apodiformes-Caprimulgiformes, los cuales presentan menor PRA según lo esperado por su tamaño corporal.

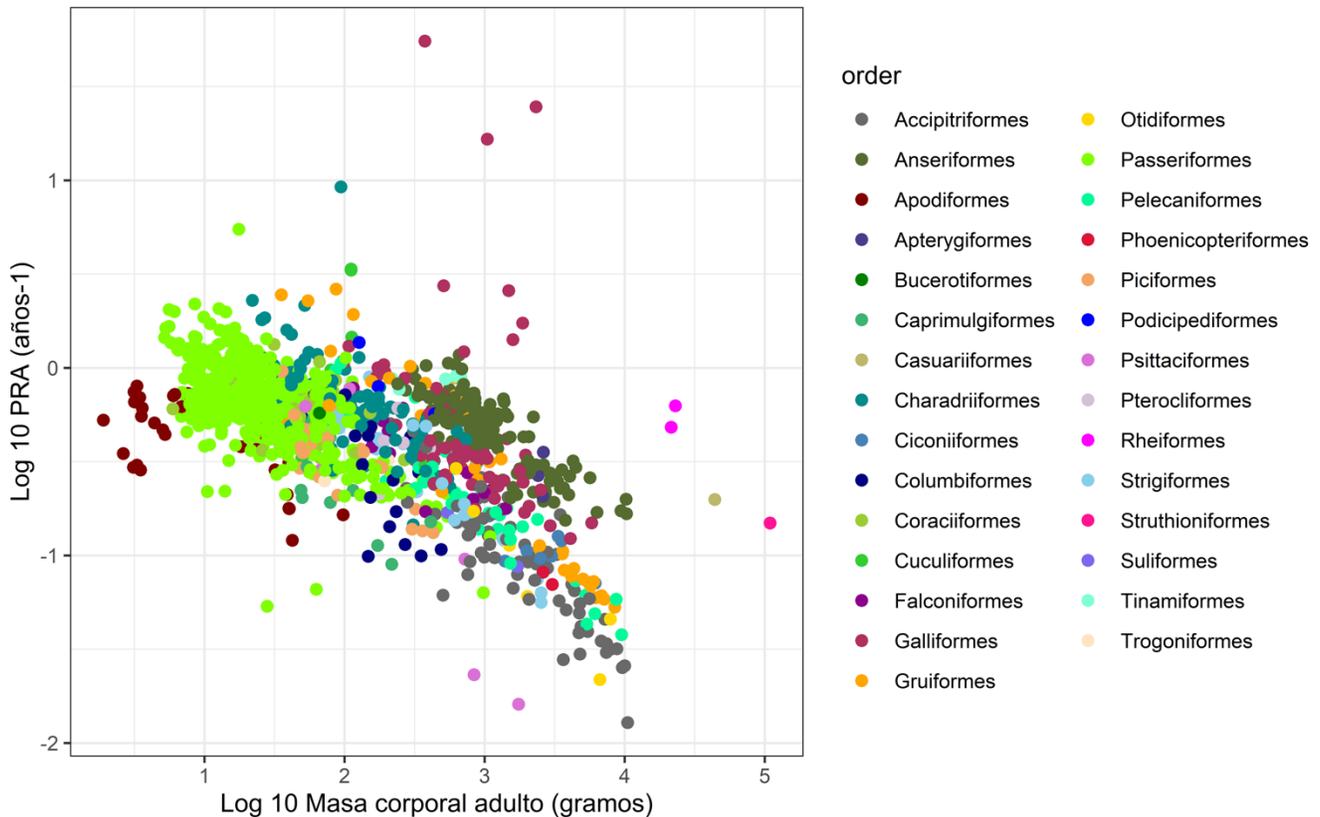


Figura 1. Productividad reproductiva anual (años^{-1}) en función del tamaño corporal adulto (gramos).

Evolución de la productividad reproductiva anual

El modelo que mejor ajustó la evolución de PRA fue el modelo de tasa variable (PGLS TV), en comparación con el modelo de tasa constante (Movimiento browniano puro, PGLS BM) (ver Tabla 1), por lo que hay suficiente evidencia para afirmar que la evolución de PRA ha sido heterogénea. 49% de las ramas presentaron desaceleraciones en la tasa de cambio, 31.6% presentaron aceleraciones, en 6.4% de las ramas del árbol se detectó selección fenotípica positiva ($r > 2$) y tan solo el 13.2% de las ramas tuvieron una tasa de evolución esperada bajo un modelo browniano puro (ver Figura 1 anexo).

Tabla 1. Modelos de regresión bayesianos univariados, comparando un modelo de evolución Browniana (MB) y un modelo de Tasa variable (TV). En negrita están destacados los parámetros en el cual el valor 0 (hipótesis estadística nula) se ubica fuera del intervalo de 95% densidad a posteriori. Al comparar modelos mediante factor de bayes, el mejor modelo es PGLS TV.

Modelo univariado	Intercepto	β_1 (Tamaño corporal)	R ²	Log verosimilitud marginal	Factor de Bayes
PRA ~ Tamaño corporal (PGLS BM)	1.125 [1.0247, 1.2308]	-0.5231 [-0.5603, -0.4876]	0.3854 [0.384, 0.3859]	149.973335	-
PRA ~ Tamaño corporal (PGLS TV)	0.7806 [0.6158, 1.0064]	-0.414 [-0.4456, -0.3794]	0.4688 [0.4158, 0.5272]	595.650363	891.354

Los eventos de aceleración evolutiva ($r > 1$ y $r > 2$) están repartidos en a lo largo de la filogenia aviana (ver Figura 1). En general, los eventos de mayor aceleración se encuentran entre el linaje presente en la actualidad y su último ancestro (ramas terminales del árbol, ver Figura 2). Además, es posible observar respuestas evolutivas a nivel de orden taxonómico en la evolución de PRA (ver Figura 3).

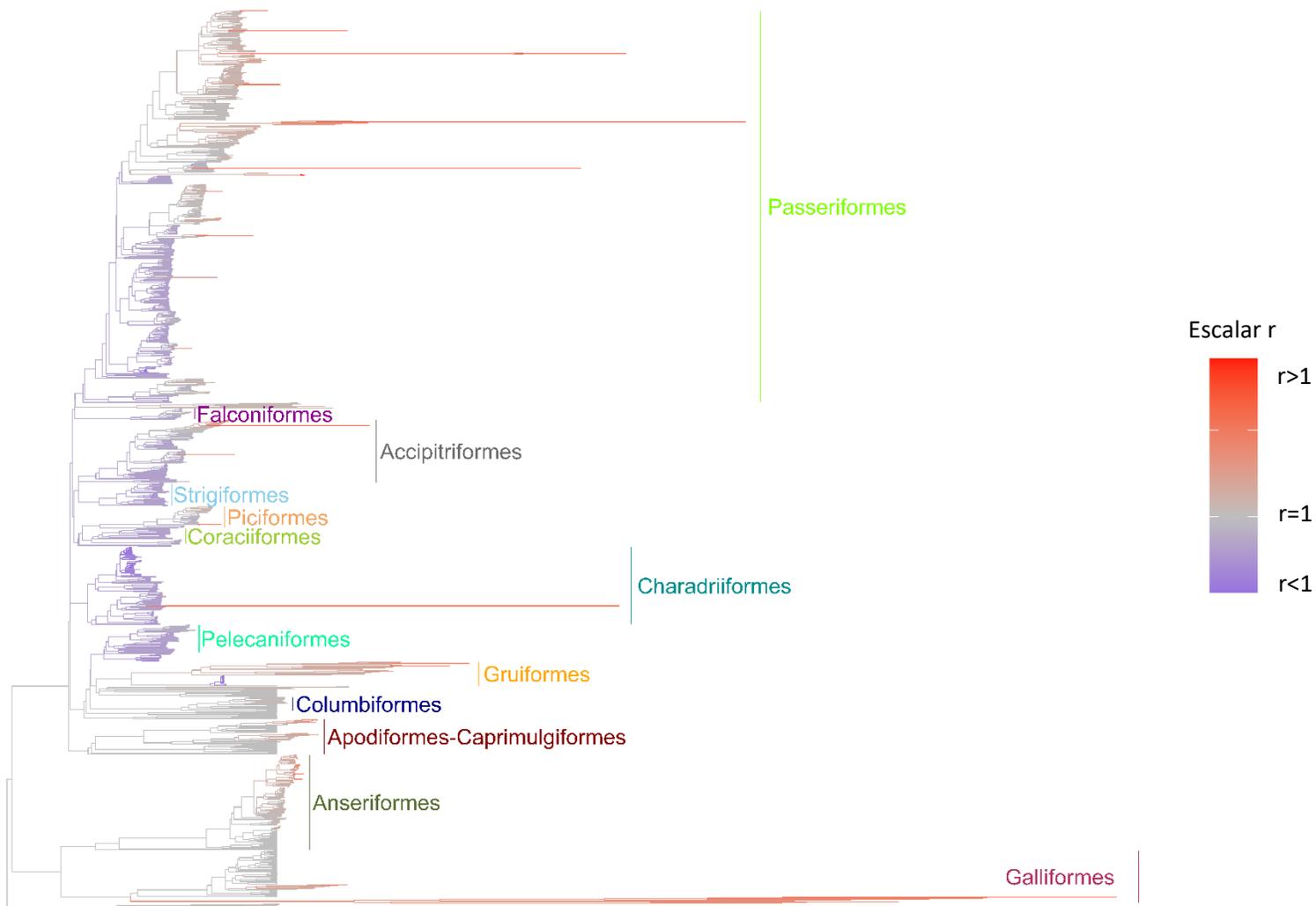


Figura 2. Árbol de máxima credibilidad de clados (MCC) para 1271 especies de Aves. Los largos de ramas están escalados según la mediana del parámetro r del modelo de regresión de tasa variable (TV) de $\log_{10} \text{PRA} \sim \log_{10} \text{Tamaño corporal}$ (el modelo que mejor ajustó los datos, ver tabla1). Para representar visualmente el valor del parámetro r , fue transformado por logaritmo de 10. El color gris representa un $r = 1$, el cambio esperado bajo movimiento browniano. Valores de $r > 1$ en están en color rojo y representan instancias de aceleraciones en la tasa de cambio. Valores de $r < 1$ están en color azul y representan desaceleraciones evolutivas. Solo están representados aquellos ordenes con más de 10 especies con datos disponibles.

Las nueve especies que acumularon mayor cantidad de cambio evolutivo ($> 2.5 \log_{10}$ cambio evolutivo acumulado) pertenecen al orden Galliformes, familia Megapodiidae. En general, estos megapodios son endémicos de islas tropicales, por ejemplo, *Megapodius tenimberensis* endémico de las Islas Tanimbar, *Megapodius eremita* presente en Nueva Bretaña, Nueva Irlanda y el resto del archipiélago Bismarck hasta las islas Salomón y *Megapodius pritchardii* endémico del archipiélago de las Tonga. También existen eventos aislados de acumulación de cambio evolutivo, como el ave migradora *Charadrius vociferus* del orden Charadriiformes y el Halcón hawaiano, *Buteo solitarius* del orden Accipitriformes, otro ejemplo de aceleraciones evolutivas en islas tropicales. (ver Figura 3)

Los Passeriiformes presentaron un patrón heterogéneo, algunas especies principalmente de la familia Fringillidae (Pinzones, eufonías, etc.) e Icteridae (Turpiales, tordos, etc.) presentaron grandes aceleraciones evolutivas con valores similares a los de la familia Megapodiidae, como el Mielero hawaiano *Hemignathus wilsoni*, mientras que otros linajes experimentaron conservadurismo filogenético cuantitativamente similar al del orden Charadriiformes, como algunas especies de la familia Campephagidae. (ver Figuras 2 y 3)

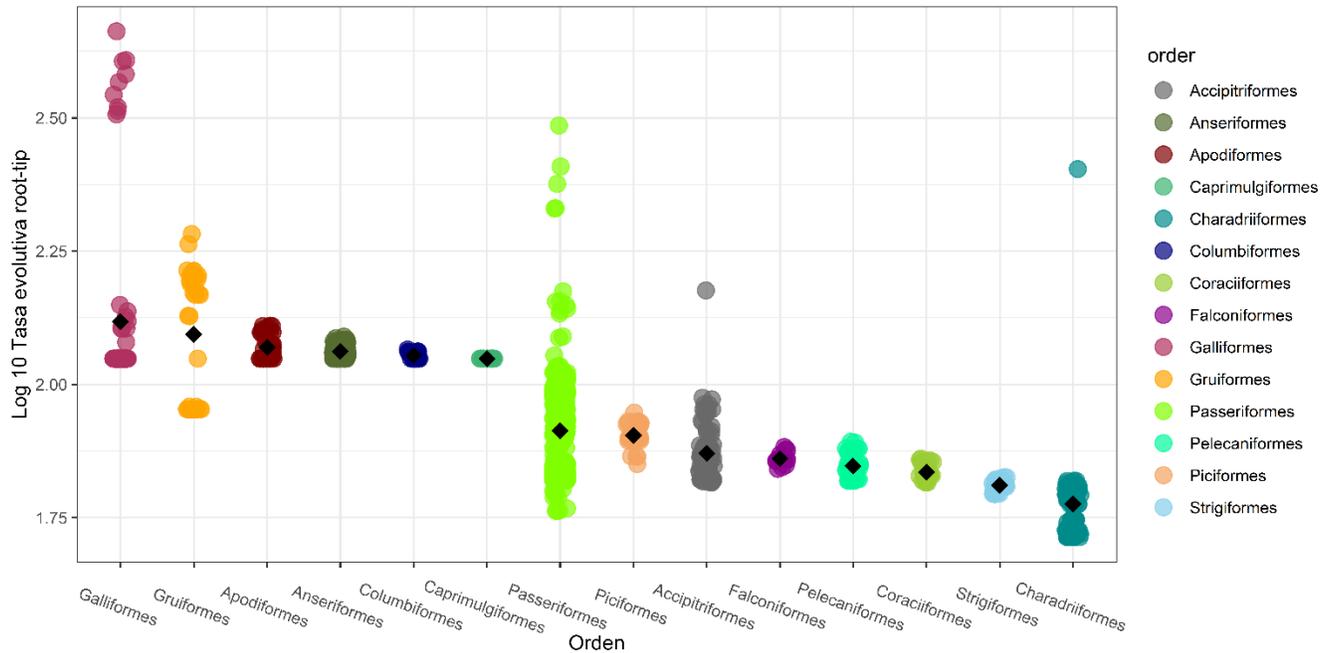


Figura 3. Log 10 Tasa evolutiva root-tip para cada especie, obtenida a partir de la suma de largos de rama desde la raíz (root) hasta los tips del árbol filogenético MCC escalado por el parámetro r . El gráfico está organizado por órdenes taxonómicos, desde mayor a menor cambio evolutivo promedio (representado por el rombo negro), de izquierda a derecha. Solo están representados aquellos ordenes con más de 10 especies con datos disponibles.

Efectos de la estacionalidad y la migración sobre PRA

La latitud máxima en la que habita un ave, así como la estacionalidad en la temperatura de su ambiente ($SD T^\circ$) están relacionadas positivamente con PRA (β_2 promedio 0.000401 y 0.000015 para latitud máxima y $SD T^\circ$, respectivamente) cuando cada una de estas variables se incluyó por separado al modelo de regresión bayesiano multivariado junto con el tamaño corporal (ver Tabla 2). No obstante, el valor de las pendientes para ambas variables predictoras es pequeño con comparación, por ejemplo, con el efecto del tamaño corporal (β_1 , ver Tabla 2) y en ningún caso la inclusión de estas variables predictoras aumentó el poder explicativo del modelo, en comparación con el mejor modelo de regresión univariado (ver Tabla 1).

Tabla 2. Modelos de regresión bayesianos multivariados simples (Tasa variable). En negrita están destacados los parámetros en el cual el valor 0 (hipótesis estadística nula) se ubica fuera del intervalo de 95% densidad a posteriori. Solo las pendientes (β_2) de los modelos con la Latitud máxima y SD T° como predictores fueron estadísticamente distintos de 0.

Modelos multivariados simples	Intercepto	β_1 (Tamaño corporal)	β_2	R ²
PRA ~ Tamaño corporal + Latitud	0.7758 [0.6135, 0.982]	-0.4151 [-0.4467, -0.3803]	0.00037 [<0, 0.00077]	0.4623 [0.4141, 0.5172]
PRA ~ Tamaño corporal + Latitud máxima	0.759 [0.5747, 0.9741]	-0.4109 [-0.4447, -0.378]	0.00040 [0.00005, 0.00074]	0.4599 [0.4134, 0.5119]
PRA ~ Tamaño corporal + SD T°	0.7702 [0.5981, 1.0039]	-0.4129 [-0.447, -0.3817]	0.00002 [0.000001, 0.00003]	0.4602 [0.4116, 0.5157]

La relación positiva de la latitud máxima y SD T° con PRA se pierde (no es distinta de 0) cuando se incluyeron todos los predictores de estacionalidad en conjunto al modelo de regresión, esto es esperable cuando las variables predictoras presentan un grado considerable de colinealidad, ya que provoca una inflación en la varianza de las pendientes (Freckleton 2011) (ver Tabla 3), lo cual es coherente con nuestra base de datos, ya que ambas pretenden representar el grado/magnitud de estacionalidad de los recursos en el hábitat de una especie (ver Figura 2 anexo).

Tabla 3. Modelo de regresión bayesiano multivariado simple con todos los predictores de estacionalidad (Tasa variable). En negrita están destacados los parámetros en el cual el valor 0 (hipótesis estadística nula) se ubica fuera del intervalo de 95% densidad a posteriori. Ninguna de las pendientes de los predictores de estacionalidad fue distinto de 0 cuando fueron incorporados en conjunto.

Modelos multivariados simples	Intercepto	β_1 (Tamaño corporal)	β_2 (Latitud)	β_3 (Latitud máxima)	β_4 (SD T°)	R ²
PRA ~ Tamaño corporal + latitud + latitud máxima + SD T°	0.7641 [0.5896, 0.9651]	-0.4122 [-0.4454, -0.3794]	-0.0002 [-0.001, 0.00065]	0.00038 [-0.0003, 0.00105]	0.00001 [<0, 0.00003]	0.4635 [0.4119, 0.5146]

Ni el comportamiento migratorio, ni su interacción con la latitud máxima, tienen efectos sobre PRA (ver β_2 y β_4 , Tabla 4), es decir, que entre aves residentes y migradoras no hay diferencias en el intercepto de la regresión y la pendiente de la latitud máxima (β_3) es la misma para dichos grupos. El mismo modelo de regresión multivariado con interacción fue evaluado para SD T°, sin embargo, no logró la convergencia en la cadena MCMC para ningún parámetro, incluida la verosimilitud, por lo que no fue incluido en los resultados resumidos en la **Tabla 4**.

Tabla 4. Modelo de regresión multivariado con interacción (Tasa variable). En negrita están destacados los parámetros en el cual el valor 0 (hipótesis estadística nula) se ubica fuera del intervalo de 95% densidad a posteriori. Ni el comportamiento migratorio (residente = 0, migrador =1) ni la interacción de esta variable con la Latitud máxima son estadísticamente distintos de 0.

Modelo multivariado con interacción	Intercepto	β_1 (Tamaño corporal)	β_2 (Comportamiento migratorio)	β_3 (Latitud Máxima)	β_4 (Comportamiento migratorio * Latitud Máxima)	R ²
PRA ~ Tamaño corporal + Comportamiento migratorio + Latitud máxima + (Comportamiento migratorio * Latitud máxima)	0.756 [0.6023 , 0.9927]	-0.411 [- 0.4437 , - 0.3747]	0.0172 [-0.0164, 0.0513]	0.00049 [0.00002 , 0.00099]	-0.0003 [-0.001, 0.00044]	0.4607 [0.4153 , 0.5112]

Efectos de la estacionalidad sobre la tasa de evolución de PRA

Los modelos de regresión lineal de los cuantiles significativos no-filogenéticos mostraron un límite superior e inferior en la tasa evolutiva root-tip, el cual disminuye con el aumento de la latitud máxima y la estacionalidad en la temperatura (ver Tabla 1 anexo). Es decir, que en latitudes tropicales se encuentran especies de aves que han experimentado mayor cambio evolutivo de PRA en el transcurso de su evolución (límite superior). Mientras que la menor acumulación de cambio en el rasgo se encuentra en latitudes altas y estacionales, aunque este límite inferior es menos pronunciado que el límite superior.

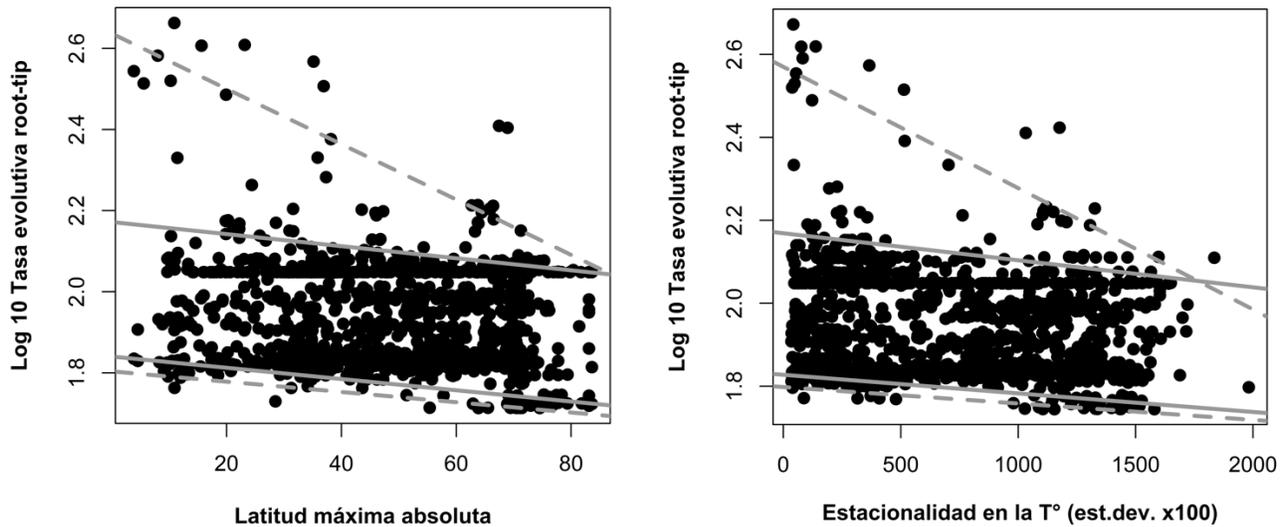


Figura 4. Relación entre Log 10 Tasa evolutiva root-tip como variable respuesta y latitud máxima absoluta y SD T° como variables predictoras. Las líneas continuas grises representan las líneas de regresión de cuantiles para el 5% y 95% de los datos, las líneas discontinuas grises representan las líneas de regresión de cuantiles para el 1% y el 99% de los datos.

DISCUSIÓN

Los resultados principales de este trabajo muestran que la asignación metabólica anual a reproducción, PRA, aumenta con la latitud máxima y la estacionalidad en la temperatura (SD T°) del hábitat de una especie (ver Tabla 2), por lo que hay evidencia para sustentar una de las predicciones de HA (H1.1). Sin embargo, este patrón no presenta diferencias entre aves migradoras y aves residentes (Interacción no significativa, ver Tabla 4). Si las aves migradoras también aumentan su esfuerzo reproductivo en latitudes estacionales, aun cuando escapan de la mortalidad durante los periodos de escasez de recursos, esto podría deberse a: 1) la mortalidad que sufren durante el periodo migratorio (Soriano-Redondo et al. 2020), en donde las aves que sobreviven a la migración de larga distancia también tienen mayor cantidad de recursos per-cápita en su zona reproductiva (en mayores latitudes) o 2) que el aumento del

esfuerzo reproductivo en latitudes estacionales no está relacionado a mayor disponibilidad de recursos per-cápita.

El efecto de la latitud máxima y la estacionalidad en la temperatura sobre PRA encontrado es menos conspicuo que la regla de Moreau-Lack del aumento de la cantidad de huevos con la latitud/estacionalidad (ver Walter. Jetz et al. (2008)), ya que el valor de la pendiente es pequeño y la inclusión de las variables al modelo no contribuyen a aumentar la varianza explicada de PRA (ver Tabla 2), por lo que la estacionalidad de los recursos estaría favoreciendo la selección natural de estrategias reproductivas basadas en la puesta de una mayor cantidad de huevos sin aumentar en gran medida el esfuerzo metabólico asociado. En el trabajo de Tökölyi et al. (2014), al encontrar resultados similares en mamíferos, plantean que los patrones latitudinales en la fecundidad se deberían a diferencias en el tiempo disponible para la reproducción, más que a verdaderas diferencias en la tasa reproductiva. Esto implicaría que los organismos extra-tropicales no necesariamente tienen más recursos para invertir en reproducción, solo que su esfuerzo metabólico está centrado en un único e intenso periodo reproductivo, teniendo más crías a cambio de menores oportunidades para reproducirse.

La evolución de PRA muestra un patrón heterogéneo de evolución, dominado por desaceleraciones en la tasa de cambio (49%). Esto es coherente con los trabajos que plantean que la diversidad de historias de vida de las aves está fuertemente restringida por su historia evolutiva, sugiriendo un escenario de conservadurismo filogenético (Cooney et al. 2020; Owens & Bennett 1995). No obstante, este fenómeno se ha asociado a diversificación fenotípica ancestral (140 - 40 m.a) en las historias de vida, producto de cambios ecológicos en los hábitos de nidificación, seguidos de cambios poco sustanciales en la historia más reciente del grupo (Owens & Bennett 1995). Sin embargo, nuestros resultados indican que este patrón no es general para todos los linajes, de hecho, los eventos de aceleración en la tasa evolutiva ($r > 1$ 32% y $r > 2$, 6.4%) han ocurrido, en general, entre el linaje presente en la actualidad y su último ancestro (ramas terminales del árbol, ver Figura 2).

Parte de la heterogeneidad en el proceso evolutivo está relacionada a la latitud máxima y la estacionalidad de la temperatura del hábitat de las aves. Nuestros resultados muestran que existen límites superiores e inferiores en la tasa evolutiva de PRA que disminuyen con el aumento de la latitud máxima y la estacionalidad en la temperatura, es decir, que en ambientes

altamente estacionales (mayores latitudes) son habitados por especies que han acumulado pocos cambios en PRA a lo largo de su historia evolutiva en comparación con especies tropicales, lo contrario a lo esperado según HCT. En ausencia de presiones selectivas asociadas a estacionalidad climática en los trópicos, la acumulación de cambios evolutivos es mayor, lo cual concuerda con la ley evolutiva de cero fuerzas (McShea et al. 2019). Sin embargo, puede que otras presiones selectivas, como factores bióticos de competencia y depredación cobren más relevancia para explicar la evolución de historias de vida en los trópicos. Por ejemplo, se ha planteado que frente a la mayor depredación de nidos (Martin Thomas 2015), la selección natural favorece una estrategia de "cobertura de apuestas" (bet-hedging), donde el riesgo de depredación se reparte entre múltiples eventos reproductivos con menos huevos (Pincheira-Donoso & Hunt 2017), aunque se desconoce si dichos cambios influyen sobre el esfuerzo reproductivo/fecundidad anual (e.g PRA).

En conjunto, estos resultados indicarían que las presiones selectivas de ambientes estacionales extra-tropicales, si bien tienen un efecto positivo sobre el valor de PRA, limitan el surgimiento de nuevas estrategias reproductivas, disminuyendo la evolucionabilidad de las historias de vida de las aves. Esto sería coherente por lo planteado por Schmalhausen (1949) y Dobzhansky (1950): "la lucha por la existencia en hábitats en los que las duras condiciones físicas son el factor limitante se contrarresta principalmente con el desarrollo de una mayor fertilidad y la aceleración del desarrollo y la reproducción, y no conduce a avances evolutivos importantes".

A pesar de que no fue parte de nuestro marco teórico para realizar este estudio, encontramos que gran parte de las grandes acumulaciones de cambio fenotípicos en PRA están asociados a especies habitantes de islas tropicales, como la familia Megapodiidae, el Halcón hawaiano *Buteo solitarius* y el Mielero hawaiano *Hemignathus wilsoni*. Al verse libres de depredadores y competidores, las formas insulares evolucionan hacia un tamaño corporal que optimiza el uso de los recursos alimenticios disponibles (Lomolino 2005). PRA podría desacoplarse evolutivamente de esta respuesta, cambiando independientemente del tamaño corporal (detectando así aceleraciones evolutivas en los residuales de $PRA \sim \text{Tamaño corporal}$). La evolución de historias de vida en islas, debido a la liberación ecológica y el aumento de la supervivencia, se esperan estén direccionados hacia disminuciones en la fecundidad (Covas 2016), sin embargo las especies de islas tropicales con mayores tasas evolutivas root-tip (e.g

especies de la familia Megapodiidae, Orden Galliformes) tienen alta productividad reproductiva anual (ver Figura 1), por lo que la respuesta reproductiva podría cambiar en función de la interacción entre la estacionalidad e insularidad.

CONCLUSIÓN

En general, al encontrar un aumento de la asignación metabólica a reproducción asociado positivamente a la latitud máxima y la estacionalidad en la temperatura del hábitat de un ave, hay evidencia a favor de HA, sin embargo, contrario a lo esperado por esta hipótesis, la reproducción de aves migradoras y residentes se ve afectada de la misma manera. Este patrón es menos conspicuo que el aumento de la cantidad de huevos con la latitud, por lo que las investigaciones macroecológicas deberían apuntar a diferenciar si estos patrones globales se deben a diferencias en el tiempo disponible para la reproducción, concentrando el esfuerzo metabólico en un único evento reproductivo con muchos huevos, o a verdaderas diferencias en las tasas reproductivas. El aumento de la productividad reproductiva anual con la estacionalidad no estaría asociado a un mayor grado de evolucionabilidad que permita colonizar ambientes extra-tropicales, de hecho, la mayor acumulación de cambios evolutivos en el rasgo se encuentran en aves tropicales, esto indicaría que si bien las presiones selectivas climáticas de ambientes estacionales extra-tropicales tienen un efecto selectivo sobre mayores PRA, limitan el surgimiento de nuevas estrategias reproductivas, disminuyendo la evolucionabilidad de las historias de vida de las aves, lo cual sería lo opuesto a lo esperado por la HCT.

LITERATURA CITADA

- Anderson, K. J., & Jetz, W. (2005). The broad-scale ecology of energy expenditure of endotherms. *Ecology Letters*, 8(3), 310-318. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00723.x>
- Ashmole, N. P. (1961). *The biology of certain terns, with special reference to the black noddy, Anous tenuirostris, and the wideawake, Sterna fuscata on Ascension Island*. (Electronic Thesis or Dissertation). University of Oxford, Retrieved from <https://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&AuthType=sso&db=edsble&AN=edsble.671562&lang=es&site=eds-live&scope=site&custid=s7489523> Available from EBSCOhost British Library EThOS database.
- Ashmole, N. P. (1963). THE REGULATION OF NUMBERS OF TROPICAL OCEANIC BIRDS. *Ibis*, 103b(3), 458-473. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1963.tb06766.x>
- Avaria-Llautureo, J., Hernández, C., Rodríguez-Serrano, E., & Venditti, C. (2019). The decoupled nature of basal metabolic rate and body temperature in endotherm evolution. *Nature*, 572, 1-4. doi:10.1038/s41586-019-1476-9
- Avaria-Llautureo, J., Venditti, C., Rivadeneira, M., Inostroza-Michael, O., Rivera, R., Hernández, C., & Canales-Aguirre, C. (2021). Historical warming consistently decreased size, dispersal and speciation rate of fish. *Nature Climate Change*, 11. doi:10.1038/s41558-021-01123-5
- Babich Morrow, C., Ernest, S. K. M., & Kerkhoff, A. J. (2021). Macroevolution of dimensionless life-history metrics in tetrapods. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1949), 20210200. doi:10.1098/rspb.2021.0200
- Baker, J., Meade, A., Pagel, M., & Venditti, C. (2015a). Adaptive evolution toward larger size in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112, 5093–5098. doi:10.1073/pnas.1419823112
- Baker, J., Meade, A., Pagel, M., & Venditti, C. (2015b). Positive phenotypic selection inferred from phylogenies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 118, n/a-n/a. doi:10.1111/bij.12649
- Bothwell, E., Montgomerie, R., Loughheed, S. C., & Martin, P. R. (2015). Closely related species of birds differ more in body size when their ranges overlap—in warm, but not cool, climates. *Evolution*, 69(7), 1701-1712. doi:10.1111/evo.12706
- Brown James, H., & Sibly Richard, M. (2006). Life-history evolution under a production constraint. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(47), 17595-17599. doi:10.1073/pnas.0608522103
- Brown, J. H., & Sibly, R. M. (2006). Life-history evolution under a production constraint. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(47), 17595-17599. doi:10.1073/pnas.0608522103
- Burger Joseph, R., Hou, C., & Brown James, H. (2019). Toward a metabolic theory of life history. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(52), 26653-26661. doi:10.1073/pnas.1907702116
- Cardillo, M. (2002). The Life-History Basis of Latitudinal Diversity Gradients: How Do Species Traits Vary from the Poles to the Equator? *Journal of Animal Ecology*, 71(1), 79-87. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2693406>
- Cooney, C. R., Sheard, C., Clark, A. D., Healy, S. D., Liker, A., Street, S. E., . . . Wright, A. E. (2020). Ecology and allometry predict the evolution of avian developmental durations. *Nature Communications*, 11(1), 2383. doi:10.1038/s41467-020-16257-x
- Cooper, N., & Purvis, A. (2010). Body Size Evolution in Mammals: Complexity in Tempo and Mode. *The American Naturalist*, 175(6), 727-738. doi:10.1086/652466
- Covas, R. (2016). Life-History Evolution in Island Populations of Birds. In (pp. 352–358).
- Dobzhansky, T. (1950). EVOLUTION IN THE TROPICS. *American Scientist*, 38(2), 208-221. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/27826306>
- Eyres, A., Böhning-Gaese, K., & Fritz, S. A. (2017). Quantification of climatic niches in birds: adding the temporal dimension. *Journal of Avian Biology*, 48(12), 1517-1531. doi:<https://doi.org/10.1111/jav.01308>

- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302-4315. doi:<https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Fine, P. V. A. (2015). Ecological and Evolutionary Drivers of Geographic Variation in Species Diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46(1), 369-392. doi:10.1146/annurev-ecolsys-112414-054102
- Freckleton, R. P. (2011). Dealing with collinearity in behavioural and ecological data: model averaging and the problems of measurement error. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 91-101. doi:10.1007/s00265-010-1045-6
- Furness, A. I., Venditti, C., & Capellini, I. (2022). Terrestrial reproduction and parental care drive rapid evolution in the trade-off between offspring size and number across amphibians. *PLoS biology*, 20(1), e3001495. doi:10.1371/journal.pbio.3001495
- Handbook of the Birds of the World and BirdLife International digital checklist of the birds of the world.* (2022). Retrieved from: Available at: http://datazone.birdlife.org/userfiles/file/Species/Taxonomy/HBW-BirdLife_Checklist_v7_Dec22.zip
- Hernández, C., Rodríguez-Serrano, E., Avaria-Llautureo, J., Inostroza-Michael, O., Morales-Pallero, B., Bargetto, D., . . . Meade, A. (2013). Using phylogenetic information and the comparative method to evaluate hypotheses in macroecology. *Methods in Ecology and Evolution*. doi:10.1111/2041-210X.12033
- Hoffmann, A. A., & Sgrò, C. M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470(7335), 479-485. doi:10.1038/nature09670
- Ibáñez, C. (2020). Sobre el uso de los conceptos de ciclo de vida e historia de vida en ecología y evolución On the use of the concepts of life cycle and life history in ecology and evolution. *Gayana*, 84, 93-100. doi:10.4067/S0717-65382020000200093
- Inostroza-Michael, O., Hernández, C., Rodríguez-Serrano, E., Avaria-Llautureo, J., & Rivadeneira, M. (2018). Interspecific geographic range size-body size relationship and the diversification dynamics of Neotropical Furnariid birds. *Evolution*, 72. doi:10.1111/evo.13481
- Jablonski, D. (2008). Species Selection: Theory and Data. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 501-524. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/30245174>
- Jetz, W., Sekercioglu, C. H., & Böhring-Gaese, K. (2008). The worldwide variation in avian clutch size across species and space. *PLoS biology*, 6(12), 2650-2657. doi:10.1371/journal.pbio.0060303
- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K., & Mooers, A. O. (2012). The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491(7424), 444-448. doi:10.1038/nature11631
- Koenker, R. (2004). Quantreg: An R package for quantile regression and related methods.
- Lack, D. (1947). The Significance of Clutch-size. *Ibis*, 89(2), 302-352. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1947.tb04155.x>
- Lack, D. (1948). THE SIGNIFICANCE OF CLUTCH-SIZE. Part III.—Some Interspecific Comparisons. *Ibis*, 90(1), 25-45. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1948.tb01399.x>
- Lack, D. L. (1967). *The significance of clutch-size in waterfowl.*
- Lawson, A. M., & Weir, J. T. (2014). Latitudinal gradients in climatic-niche evolution accelerate trait evolution at high latitudes. *Ecology Letters*, 17(11), 1427-1436. doi:<https://doi.org/10.1111/ele.12346>
- Lincoln, R. J. B. G. A. C. P. F. (1998). *A dictionary of ecology, evolution, and systematics.* Cambridge; New York: Cambridge University Press.
- Liu, M., Rubenstein, D. R., Cheong, S.-A., & Shen, S.-F. (2018). Multitasking and the evolution of optimal clutch size in fluctuating environments. *Ecology and Evolution*, 8(17), 8803-8817. doi:<https://doi.org/10.1002/ece3.4364>
- Lomolino, M. V. (2005). Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *Journal of Biogeography*, 32(10), 1683-1699. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01314.x>
- Lundblad, C. G., & Conway, C. J. (2021). Ashmole's hypothesis and the latitudinal gradient in clutch size. *Biological Reviews*, 96(4), 1349-1366. doi:<https://doi.org/10.1111/brv.12705>

- Martin, M., Drake, A., Rock, C. A., & Green, D. J. (2020). Latitudinal gradients in some, but not all, avian life history traits extend into the Arctic. *Ibis*, *162*(3), 801-813. doi:<https://doi.org/10.1111/ibi.12789>
- Martin Thomas, E. (2015). Age-related mortality explains life history strategies of tropical and temperate songbirds. *Science*, *349*(6251), 966-970. doi:10.1126/science.aad1173
- McShea, D. W., Wang, S. C., & Brandon, R. N. (2019). A quantitative formulation of biology's first law. *Evolution; international journal of organic evolution*, *73*(6), 1101-1115. doi:10.1111/evo.13735
- Meiri, S., Avila, L., Bauer, A. M., Chapple, D. G., Das, I., Doan, T. M., . . . Roll, U. (2020). The global diversity and distribution of lizard clutch sizes. *Global Ecology and Biogeography*, *29*(9), 1515-1530. doi:<https://doi.org/10.1111/geb.13124>
- Moreau, R. E. (1944). Clutch-size: A Comparative Study, with Special Reference to African Birds. *Ibis*, *86*(3), 286-347. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1944.tb04093.x>
- Myhrvold, N. P., Baldrige, E., Chan, B., Sivam, D., Freeman, D. L., & Ernest, S. K. M. (2015). An amniote life-history database to perform comparative analyses with birds, mammals, and reptiles. *Ecology*, *96*(11), 3109-3109. doi:<https://doi.org/10.1890/15-0846R.1>
- Owens, I. P. F., & Bennett, P. M. (1995). Ancient ecological diversification explains life-history variation among living birds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *261*(1361), 227-232. doi:10.1098/rspb.1995.0141
- Pagel, M., & Meade, A. (2007). BayesTraits.
- Parsons, S. M. A., & Joern, A. (2014). Life history traits associated with body size covary along a latitudinal gradient in a generalist grasshopper. *Oecologia*, *174*(2), 379-391. doi:10.1007/s00442-013-2785-6
- Pigliucci, M. (2008). Is evolvability evolvable? *Nature Reviews Genetics*, *9*(1), 75-82. doi:10.1038/nrg2278
- Pincheira-Donoso, D., & Hunt, J. (2017). Fecundity selection theory: concepts and evidence. *Biological Reviews*, *92*(1), 341-356. doi:<https://doi.org/10.1111/brv.12232>
- QGIS.org. (2023). QGIS Geographic Information System. Retrieved from QGIS Association
- R-Core-Team. (2022). R: A language and environment for statistical computing., R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from URL <https://www.R-project.org/>.
- Rambaut, A., Drummond, A., Xie, D., Baele, G., & Suchard, M. (2018). Posterior Summarization in Bayesian Phylogenetics Using Tracer 1.7. *Systematic biology*, *67*. doi:10.1093/sysbio/syy032
- Ricklefs, R. E. (2000). Density Dependence, Evolutionary Optimization, and the Diversification of Avian Life Histories. *The Condor*, *102*(1), 9-22. doi:10.1093/condor/102.1.9
- Schliep, K. P. (2010). phangorn: phylogenetic analysis in R. *Bioinformatics*, *27*(4), 592-593. doi:10.1093/bioinformatics/btq706
- Schmalhausen, I. I. (1949). *Factors of evolution: the theory of stabilizing selection*. Oxford, England: Blakiston.
- Sibly, R. M., & Brown, J. H. (2007). Effects of body size and lifestyle on evolution of mammal life histories. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(45), 17707-17712. doi:10.1073/pnas.0707725104
- Sibly, R. M., Witt, C. C., Wright, N. A., Venditti, C., Jetz, W., & Brown, J. H. (2012). Energetics, lifestyle, and reproduction in birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(27), 10937-10941. doi:10.1073/pnas.1206512109
- Soriano-Redondo, A., Gutiérrez, J. S., Hodgson, D., & Bearhop, S. (2020). Migrant birds and mammals live faster than residents. *Nature Communications*, *11*(1), 5719. doi:10.1038/s41467-020-19256-0
- Steele, J. H., Brink, K. H., & Scott, B. E. (2019). Comparison of marine and terrestrial ecosystems: suggestions of an evolutionary perspective influenced by environmental variation. *ICES Journal of Marine Science*, *76*(1), 50-59. doi:10.1093/icesjms/fsy149
- Stokes, A. (2018). If not one, then all: Is incomplete support for any hypothesis support for all hypotheses?
- Tökölyi, J., Schmidt, J., & Barta, Z. (2014). Climate and mammalian life histories. *Biological Journal of the Linnean Society*, *111*(4), 719-736. doi:<https://doi.org/10.1111/bij.12238>

- Vallejos Garrido, P., Rivera, R., Inostroza-Michael, O., Rodríguez-Serrano, E., & Hernández, C. (2017). Historical dynamics and current environmental effects explain the spatial distribution of species richness patterns of New World monkeys. *PeerJ*, 5, e3850. doi:10.7717/peerj.3850
- Venditti, C., Meade, A., & Pagel, M. (2011). Multiple routes to mammalian diversity. *Nature*, 479(7373), 393-396. doi:10.1038/nature10516
- Wiens, J. J., & Donoghue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(12), 639-644. doi:<https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.011>
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 519-539. doi:10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431
- Yanco, S. W., Pierce, A. K., & Wunder, M. B. (2022). Life history diversity in terrestrial animals is associated with metabolic response to seasonally fluctuating resources. *ECOGRAPHY*, 2022(3). doi:10.1111/ecog.05900

ANEXO

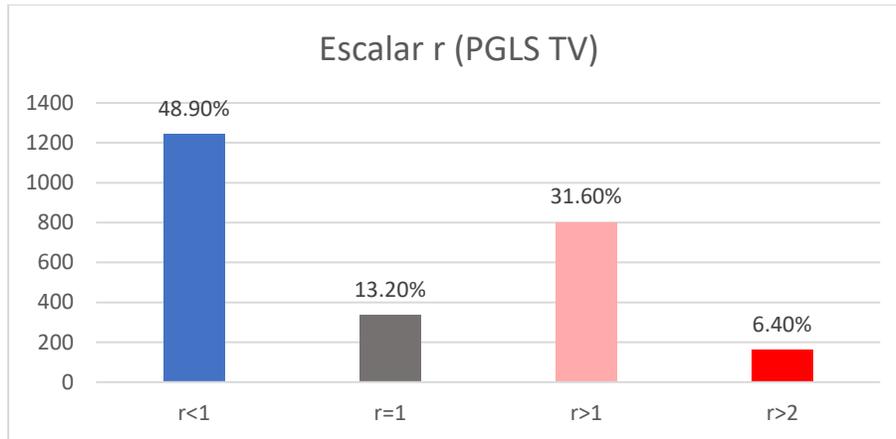


Figura 1 Anexo. Descripción porcentual del valor del escalar r en el modelo PGLS TV (ver Tabla 1).

Tabla 1 anexo. Modelos de regresión lineal de los cuantiles significativos no-filogenéticos más altos (cuantil 99 y 95) y más bajos (cuantil 1 y 5) entre log 10 tasa evolutiva root-tip como variable respuesta y latitud máxima absoluta y SD T° como variables predictoras. Utilizamos 10.000 aleatorizaciones de Bootstrap para establecer la significancia de los modelos.

Modelo	cuantil	intercepto	Valor p	pendiente	Valor p
Log 10 Tasa evolutiva root – tip ~ Latitud máxima absoluta	0.01	1.803795428	<0.05	-0.001266833	<0.05
Log 10 Tasa evolutiva root – tip ~ Latitud máxima absoluta	0.05	1.840342143	<0.05	-0.001387445	<0.05
Log 10 Tasa evolutiva root – tip ~ Latitud máxima absoluta	0.95	2.171845866	<0.05	-0.001487703	<0.05
Log 10 Tasa evolutiva root – tip ~ Latitud máxima absoluta	0.99	2.636659840	<0.05	-0.006820533	<0.05

Modelo	cuantil	intercepto	Valor p	pendiente	Valor p
Log 10 Tasa evolutiva root – tip ~ SD T°	0.01	1.797804	<0.05	-0.00003952018	<0.05
Log 10 Tasa evolutiva root – tip ~ SD T°	0.05	1.827623	<0.05	-0.00004480077	<0.05
Log 10 Tasa evolutiva root – tip ~ SD T°	0.95	2.168931	<0.05	-0.00006522447	<0.05
Log 10 Tasa evolutiva root – tip ~ SD T°	0.99	2.570000	<0.05	-0.0002924853	<0.05

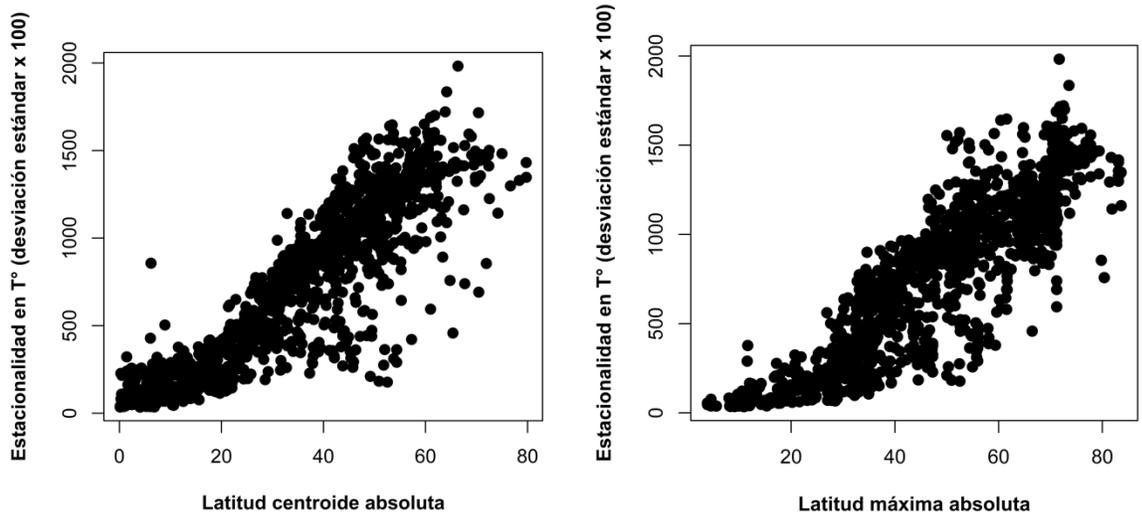


Figura 2 anexo. Relación colineal entre latitud, latitud máxima y SD T°.