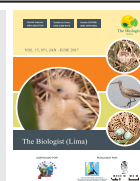


The Biologist (Lima), 2017, 15(1), jan-jun: 49-58.



The Biologist (Lima)



ORIGINAL ARTICLE / ARTÍCULO ORIGINAL

ARE THE NEOTROPICAL HONEYCREEPERS (*CYANERPES* SPP.) A CURIOUS CASE OF CONVERGENT MORPHOLOGY WITH AFRICAN SUNBIRDS (NECTARINIIDAE) OR A GONDAWANIAN RELICT LINK BETWEEN THEM AND THE HUMMINGBIRDS (TROCHILIDAE)?

¿SON LOS COPEICILLOS NEOTROPICALES (*CYANERPES* SPP.) UN CASO CURIOSO DE MORFOLOGÍA CONVERGENTE CON LOS PÁJAROS SOL AFRICANOS (NECTARINIIDAE) O UN ESLABÓN RELICTO GONDWANIANO ENTRE ÉSTOS Y LOS COLIBRÍES (TROCHILIDAE)?

Gedio Marín Espinoza

Laboratorio de Ecología de Aves, Departamento Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.

Autor corresponsal: e-mail: gediom@yahoo.com

Dirección Postal: Urbanización Villa Olímpica, Bloque 03, Apto 01-03, Cumaná, estado Sucre, Venezuela.

ABSTRACT

The coincidence between African sunbirds (Nectariniidae), with honeycreepers (Thraupidae) and hummingbirds (Trochilidae) from the Neotropics, specifically by hovering meanwhile sucking nectar and also taking insects, creates reasonable doubts about whether it is treated a simple case of ecological equivalents because of convergent evolution (*i.e.*, Trochilidae vs. Nectariniidae), or a real kinship between a relict nectarivorous group (*Cyanerpes* spp.) and sunbirds. Based on unexpected findings, my analysis underscores the problems that may be encountered in avian systematics, exacerbated by lack of molecular resolution, imperfect taxonomic sampling, uncertainty about extent of morphological homoplasy and paucity of well-preserved fossils with plesiomorphic characters. The first has to do with a new cestode species, *Staphylepis ambulateris*, found in African sunbird species and its striking morphological and anatomical resemblance with *S. inhamata*, obtained from South American hummingbirds. The second has to do with hummingbird fossils discovered on the European continent which allow the inference that Trochilidae originated in the Old World to early Tertiary. The emergence of ecomorphology and ecopylogenetics can elucidate, partially, the genuine kinships between avian lineages with enigmatic phylogeographical histories.

Keywords: African sunbirds – convergent evolution – *Cyanerpes* spp. – ecomorphology – ecopylogenetic – hummingbirds

RESUMEN

La coincidencia entre los pájaros sol (Nectariniidae) africanos con los copecillos (Thraupidae) y colibríes (Trochilidae) del Neotrópico, particularmente usando el vuelo cernido para libar el néctar y atrapar insectos, crea dudas razonables de si se trata de un simple caso de equivalentes ecológicos por evolución convergente (*i.e.*, Trochilidae vs. Nectariniidae) o un parentesco en propiedad entre un grupo nectarívoro relictivo (*Cyanerpes* spp.) y los nectarínidos. Sobre la base de dos hallazgos inusitados, se replantean los conflictivos problemas en la sistemática entre especies de aves, magnificados por la carencia de resolución en los análisis moleculares, el imperfecto muestreo taxonómico, los desaciertos acerca de la extensión de la morfohomoplasia y la escasez de fósiles con caracteres plesiomórficos bien preservados. El primer hallazgo tiene que ver con una nueva especie de cestodo, *Staphylepis ambilateris* Mariaux & Vaucher 1991, descubierta en especies de aves nectarínidas africanas, y su sorprendente similitud morfoanatómica con la especie *S. inhamata* Rietschel 1934, obtenida de colibríes sudamericanos. El segundo, con el descubrimiento de fósiles de colibríes en el continente europeo, que permiten inferir que los Trochilidae tuvieron su origen en el Viejo Mundo en los inicios del período Terciario. El resurgimiento de la ecomorfología y la ecofilogenética pudiera terminar de esclarecer, parcialmente, los genuinos parentescos entre linajes aviares con historias filogeográficas enigmáticas.

Palabras clave: colibríes – *Cyanerpes* spp. – ecofilogenética – ecomorfología – evolución convergente – pájaros sol

INTRODUCCIÓN

Hallazgos inusitados: De cestodos gondwánicos a colibríes europeos

El siguiente texto estimuló, en parte, el desarrollo de esta nota: Llama la atención que *S. inhamata* parasita a los Trochilidae (colibríes) en Sudamérica. Esta convergencia en la fauna parásita de grupos hospederos vicariantes es interesante y sorprendente porque se sabe que estas dos familias de aves están filogenéticamente separadas”. Esta aseveración, de Mariaux & Vaucher (1991), se refería a una nueva especie de cestodo por ellos descubierta, *Staphylepis ambilateris* Mariaux & Vaucher 1991 (Hymenolepididae), hallada en especies de aves nectarínidas africanas, y su similitud morfoanatómica con la especie *Staphylepis inhamata* Rietschel 1934, obtenida de colibríes sudamericanos. En esta misma línea de investigación, otros géneros de cestodos, filogenéticamente cercanos a *Staphylepis*, han sido hallados en los colibríes *Sephanoides sephaniodes* Lesson 1827 (*Colibrilepis pusilla* Widmer, Georgiev & Mariaux 2013) y *Amazilia tobaci* Gmelin 1788 (*Amazilolepis trinidadensis* Schmidt & Dailey 1992), en Chile (Widner *et al.*, 2013) y Trinidad (Schmidt & Dailey, 1992), respectivamente.

El objetivo del presente trabajo fue evaluar la coincidencia entre los pájaros sol (Nectariniidae) africanos con los copecillos (Thraupidae) y colibríes (Trochilidae) del Neotrópico, particularmente usando el vuelo cernido para libar el néctar y atrapar insectos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Hallazgos fósiles, en la década pasada, de colibríes en el continente europeo permiten señalar que este fascinante grupo de aves pareciera que tuvo su origen en el Viejo Mundo hacia inicios del período Terciario (Mayr, 2004; Louchart, 2008; Bochenski & Bochenski, 2008). Sin embargo, mientras que los colibríes se diversificaron en el Nuevo Mundo, en el Viejo Mundo, por razones aún no aclaradas convincentemente, se extinguieron (Mayr, 2005), siendo sustituidos por evolución convergente por los nectarínidos en África (donde desafortunadamente no se tienen aún registros fosilizados de colibríes) y los melifágidos en Australia (Higgins *et al.*, 2008).

Acerca de la ausencia actual de colibríes en el Viejo Mundo, Mayr (2005) presume que la distribución

de los colibríes en montañas y regiones templadas del Neotrópico y los movimientos migratorios regulares de varias especies desechan la hipótesis del descenso de temperatura durante el Terciario como causa de su extinción; más bien “prosigue” se debe apuntar hacia las distintas características ecológicas de las biotas del Viejo y el Nuevo Mundo, especialmente de Centro y Sudamérica.

Ahora bien, existe consenso, entre la mayoría de los geólogos, en que el supercontinente Gondwana inició su fragmentación y posterior deriva escindiéndose en lo que actualmente es Sudamérica, África y la Antártida hace *ca.* 30 mill. de años (Feduccia, 1995; Lawver & Gahagan, 2003). Los linajes aviares que existían para ese entonces han promovido una serie de posturas, según desde el punto de vista que se analice, acerca de la evolución convergente o convergencia adaptativa en diversos linajes aviares de distribución geográficamente distantes y que, aparentemente, no tienen parentesco filogenético (Ericsson, 2008). Las semejanzas morfológicas y/o conductuales entre los pájaros sol (Nectariniidae) de África *vs.* los copecillos (*Cyanerpes* Oberholser, 1899) y colibríes (Trochilidae) de la Región Neotropical, todos con dieta esencialmente nectarívora, recrean la necesidad de retomar las controversias acerca del significado evolucionario de la conducta, ecomorfología y ecofisiología alimentaria y los estudios taxomoleculares para dilucidar relaciones filogenéticas entre linajes (Leon & Nicolson, 1997; Cooper *et al.*, 2001; Briggs, 2003; McWhorter *et al.*, 2003; Fain & Houde, 2004; Arendt, 2008; Johnson & Nicolson, 2008; Nicolson & Fleming, 2014).

Nectarivoría y vuelo cernido

La alimentación a base de néctar ha sido documentada en diversas familias de aves, *e.g.*, Trochilidae, exclusivos de América (Schuchmann, 1999); Nectariniidae, de África, Sur de Asia y partes de Australasia (Cheke & Mann, 2008); Drepanididae, de Hawaii (Pratt, 2005); Meliphagidae, de Australia (Recher *et al.*, 2016); Promeropidae, del sur de África (Tjørve, 2005); Dicaeidae, de Asia y partes de Australasia (Cheke & Mann, 2008); Timaliidae, de la región Indomalaya (Collar & Robson, 2007). Pero la obtención del néctar utilizando el vuelo en suspensión o cernido (hovering) no es exclusiva de los colibríes; tanto es así, que Wester (2013) listó

un total de 10 familias del Viejo Mundo que utilizan esta forma de vuelo para consumir líquidos de flores y frutos; además, hay especies de colibríes que suelen perchar para alimentarse de flores y frutos (Pyke, 1981; Miller, 1985; Marín & Durán, 2016).

En colibríes, tal habilidad alimentaria aerodinámica parece deberse a sus singulares atributos anatomofisiológicos (Altshuler & Dudley, 2002), pues sólo algunas otras especies de aves están capacitadas para ejecutarla (Wester, 2013), aunque de manera intermitente y por lapsos muy cortos (Westerkamp 1990); en nuestro caso particular, me referiré a miembros de las familias Nectariniidae (Cheke & Mann, 2008) y Thraupidae (Snow & Snow, 1971). Esta singularidad parece sustentarse, palmariamente, en atributos biomecánicos del diseño metabólico-corporal, tales como la masa, longitud de las alas, morfología de las patas, rapidez, aceleración, modo y costos energéticos, mientras las aves se mueven entre las flores (Wolf & Hainsworth, 1983; Collins & Patton, 1989; Westerkamp, 1990; Altshuler & Dudley, 2002). Sin embargo, Wester (2013) arguye que las limitaciones en el uso del vuelo cernido tiene que ver mayoritariamente con las características de las plantas explotadas.

Los pájaros sol, también denominados suimangas o nectarinas (Nectariniidae), son pequeñas aves paseriformes que regularmente se alimentan de néctar, aunque también atrapan artrópodos (Fry, 2000; Cheke & Mann, 2008). Sin embargo, llama la atención la existencia de algunas semejanzas morfológicas y comportamentales con los colibríes, que han conducido a tratarlas como equivalentes ecológicos (Fain & Houde, 2004). Y es que aunque generalmente obtienen el néctar desde una percha, varias especies de pájaros sol pueden hacerlo como los colibríes, en vuelo cernido frente a la fuente floral (Geerts & Pauw, 2009; Janeček *et al.*, 2010; Janeček *et al.*, 2015; Padyšáková & Janeček, 2016); además, al igual que los colibríes, los pájaros sol tienen un notable dicromatismo y dimorfismo sexual, coloraciones llamativas iridiscentes, picos largos, finos y, generalmente, curvados, con lenguas tubulares con la punta modificada para la succión (Fry, 2000; Cheke & Mann, 2008); además, prefieren los néctares ricos en sacarosa (pentosa) y muy poco las hexosas (Fleming *et al.*, 2004; Leseigneur &

Nicolson, 2009; Brown *et al.*, 2010).

Taxonómicamente, los pájaros sol se han agrupado en unos 15 géneros (Cheke & Mann, 2008), mientras que los colibríes alcanzan alrededor de la centena (Schuchmann, 1999). Por otro lado, no existe parentesco filogenético entre las dos familias (Bleiweiss, 1998; Irwin, 1999); de hecho, a los pájaros sol se les considera paseriformes y a los colibríes, no paseriformes.

Por su parte, los copecillos constan de 4 especies agrupadas en el género *Cyanerpes* (Thraupidae); y, a pesar de que son nativos de la región Neotropical, tampoco parecen tener relación filogenética con los colibríes (Burns *et al.*, 2003). La coloración básica de los machos es de tonalidades violeta y negro, con las patas coloreadas de rojo (2 spp.) o amarillo (2 spp.), y las hembras presentan tonalidades verdosas, jaspeadas ventralmente (Figuras 1 y 2). Vale comentar que, en Venezuela, *Cyanerpes cyaneus* L. 1766 y *C. caeruleus* L. 1766 son capturadas para su comercialización como aves de enjaular (Marín *et al.*, 2011). En el aspecto

cromático, varias especies de nectarínidos presentan coloraciones violáceas en el cuerpo (Figura 3), *e.g.*, *Cynnyris* spp., *Leptocoma* spp., *Anthreptes* spp. (Cheke & Mann, 2008).

Ahora bien, morfológica y superficialmente, los copecillos son parecidos a los pájaros sol, aunque no poseen coloración iridiscente; pueden al igual que colibríes y pájaros sol alimentarse en vuelo cernido, como se ha observado en *C. cyaneus* (Snow & Snow, 1971) y en *C. caeruleus* (observ. pers.); adicionalmente, como los pájaros sol (Cheke & Mann, 2008), poseen movimientos migratorios estacionales (Willis, 1987) y el plumaje violeta masculino se torna afeminado (Figura 4), una vez terminado el período reproductivo. Además, la tasa de metabolismo basal y consumo de oxígeno, al menos en cautividad son cuantitativamente similares a la de los Nectarínidos (Prinzinger *et al.*, 1989; Prinzinger *et al.*, 1997; Mata, 2010).

Un análisis comparativo de caracteres morfológico-estructurales (*e.g.*, esqueléticos y/o



Figura 1. *Cyanerpes cyaneus* (♂), al frente; *Cyanerpes caeruleus* (♀), al fondo. Fotografías: Yalicia Carvajal.

musculares) entre nectarínidos (Farquhar *et al.*, 1996) y copeicillos (Beecher, 1951) pudiera arrojar más luces de eventuales coincidencias entre estos dos grupos; asumiendo como premisa que la convergencia evolucionaria parece menos probable que ocurra a nivel molecular que a nivel morfológico (Torres & Van Tuinen, 2013), pues las diferencias morfológicas entre los diferentes linajes aviares se observan principalmente en aquellas regiones anatómicas directamente involucradas en las actividades de alimentación y locomoción (Ericson, 2008).

Aspectos biogeográficos

Los nectarínidos se expandieron desde el continente africano más hacia el oriente, colonizando islas y archipiélagos del océano Índico, llegando hasta Asia y Australasia (Warren *et al.*, 2003), pero pocas especies se dispersaron hacia las islas y archipiélagos del océano Atlántico africano, donde se encuentra un número importante de entidades insulares (EI), geopolíticamente pertenecientes a países de tierra firme, como Guinea-Bisáu (15 EI), Namibia (10 EI), Guinea (4 EI), Guinea Ecuatorial (4 EI), Mauritania (4 EI), Gambia (2 EI), Marruecos (2 EI); más los países insulares Cabo Verde (10 EI) y Santo Tomé y Príncipe (2 EI). De hecho, sólo están registrados los nectarínidos *Anabathmis hartlaubii* Hartlaub 1857 y *Anabathmis newtonii* Bocage 1887, y *Dreptes thomensis* Bocage 1889, endémicas de isla Príncipe, y San Tomé y Tórtolas, respectivamente. En el Océano Índico, el archipiélago de Seychelles, ubicado a 1.600 km de tierra firme africana, es la entidad insular más lejana adonde se ha registrado un nectarínido (*Nectarinia dussumieri* Hartlaub, 1861) proveniente de ancestros africanos (Warren *et al.*, 2003); tal distancia triplica la existente entre las islas Cabo Verde y la costa occidental de África, 500 km, y, mucho más, la de las islas Canarias, a menos de 100 km de Marruecos, al NO de África; ambos archipiélagos sin registros de especies nectarínidas.

Quedaría en el ambiente, la posibilidad de que, en las islas atlánticas africanas con especies nectarínidas, la distribución de estas tres especies de pájaros sol haya sido apelando a consideraciones geológicas postuladas por la escuela panbiogeografista (Croizat, 1982) debido a que estas islas estuvieron unidas al continente africano en tiempos primigenios, y durante los

períodos de transgresiones marinas interglaciares, con el consecuente ascenso del nivel del mar, quedaron separadas del continente, por lo que estas especies ya residían en ellas, y no colonizaron dichas islas por migración, como, por el contrario, se ha planteado para islas del Océano Índico (Nelson *et al.*, 2001; Warren *et al.*, 2003).

Más interrogantes que respuestas

Las elucubraciones e inferencias teóricas planteadas aquí reviven puntos de vista antagónicos y controversiales que se presentan en la sistemática e historia biogeográfica de las aves (Marín, 2010); por un lado, la reiterada evolución de algunos rasgos morfológicos, en este caso, de nectarínidos y copeicillos, en relación a la forma del pico, lengua, huesos y musculatura hiodea (Beecher, 1951; Farquhar *et al.*, 1996); por otro lado, la rápida diversificación de los linajes en diferentes momentos evolutivos, lo cual tiende a difuminar las señales secuenciales moleculares, haciendo cuesta arriba la reconstrucción de las relaciones entre taxones como resultado de una radiación adaptativa (Sefton, 2003).

Al parecer, las asunciones acerca del significado evolucionario de la conducta y morfología de la alimentación tienden a oscurecer potenciales relaciones filogenéticas entre taxones (Burns *et al.*, 2003; Packer *et al.*, 2009); pero, a contramano, los estudios taxomoleculares también han recibido críticas metodológicas (Houde, 1987; Sarich *et al.*, 1989; Lanyon, 1992; McCracken & Sheldon 1998; Nelson 2001; Fain & Houde, 2004; Meyer & Paulay, 2005; Wheeler, 2005; Hickerson, 2006; Philippe *et al.*, 2011); sin embargo, ambas posiciones se tornan imprescindibles para aclarar controversias aparentemente irreconciliables (Hillis, 1987; Baker *et al.*, 1998; Mayr, 2008; Torres & Van Tuinen, 2013). Así, el surgimiento hace dos décadas de la *Ecología Histórica*, la cual conjuga dos áreas interrelacionadas, la ecomorfología, en la cual la evolución morfológica es interpretada en términos ecológicos, y la ecofilogenética, en la cual la ecología y el comportamiento son interpretados a la luz de la filogenia (Sheldon & Whittingham, 1997), pudiera contribuir al esclarecimiento parcial de los parentescos entre linajes aviares con historias filogeográficas enigmáticas (Arendt & Reznick, 2008; Hackett *et al.*, 2008).



Figura 2. Detalle del pico y coloración de las patas de *Cyanerpes caeruleus* (♀). Fotografías: Yalicia Carvajal.

En retrospectiva, la comprensión de las fuentes de variación genética en poblaciones naturales y de la importancia de la plasticidad fenotípica en rasgos de estrategia vital constituye otro reto para el futuro, por lo que caben las preguntas de Moreno-Klemming (2002): ¿Hasta qué punto la variación observada es debida a plasticidad fenotípica, y cómo ha sido dicha plasticidad modulada por la selección natural? ¿Por qué en determinados organismos, la adaptación ha operado por medio de plasticidad fenotípica, y en otros vía diferenciación genética? ¿Cuáles son los límites de la plasticidad fenotípica como sustento de adaptación? Un vasto

campo de modelización y experimentación espera al que se quiera adentrar en uno de los terrenos más fructíferos de la ecología evolutiva.

Entre tanto, persisten los conflictos filogenéticos entre las aves modernas, los cuales se han visto exacerbados por la carencia de resolución en los análisis moleculares, el imperfecto muestreo taxonómico, los desaciertos acerca de la extensión de la morfomoplasia y la escasez de fósiles con caracteres plesiomórficos bien preservados, para los clados aviares Paleognatos, Neognatos y Neoaves (Torres & Van Tuinen, 2013).



Figura 3. Suimanga Espléndida (*Cinnyris coccinigaster* Latham 1802). Fotografía: WIKIPEDIA (izquierda). Individuo de *Cyanerpes*. Fotografía: Jorge Muñoz (derecha).



Figura 4. *Cyanerpes cyaneus* (♂) en plumaje transitorio afeminado. Fotografías: Astolfo Mata.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Altshuler, D.L. & Dudley, R. 2002. The ecological and evolutionary interface of hummingbird flight physiology. *The Journal of Experimental Biology*, 205: 2325–2336.
- Arendt, J. & Reznick, D. 2008. Convergence and parallelism reconsidered: what have we learned about the genetics of adaptation? *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 26–32.
- Baker, R.H.; Yu, S. & Desalle, R. 1998. Assessing the relative contribution of molecular and morphological characters in simultaneous analysis trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9: 427–436.
- Beecher, W. 1951. Convergence in Coerebidae. *Wilson Bulletin*, 63: 274–297.
- Bleiweiss, R. 1998. Origin of hummingbird faunas. *Biological Journal of the Linnean Society*, 65: 77–97.
- Bochenski, Z. & Bochenski, Z.M. 2008. An old world hummingbird from the Oligocene: a new fossil from Polish Carpathians. *Journal of Ornithology*, 149: 211–216.
- Briggs, J.C. 2003. Fishes and birds: Gondwana life rafts reconsidered. *Systematic Biology*, 52: 548–553.
- Brown, M.; Downs, C. T. & Johnson, S. D. 2010. Concentration-dependent sugar preferences of the Malachite Sunbird (*Nectarinia famosa*). *The Auk*, 127: 151–155.
- Burns, K.J.; Hackett, S.J. & Klein, N.K. 2003. Phylogenetic relationships of Neotropical honeycreepers and the evolution of feeding morphology. *Journal of Avian Biology*, 34: 360–370.
- Cheke, R.A. & Mann, C.F. 2008. *Family Dicaeidae (Flowerpeckers)*. In: *Handbook of the birds of the world*. Vol. 13. del Hoyo, J.; Elliott, A. & Christie, D.A. (eds.). Lynx Edicions. Barcelona, Spain. pp. 350–388.
- Cheke, R.A. & Mann, C.F. 2008. *Family Nectariniidae (Sunbirds)*. In: *Penduline-tits to Shrikes*. *Handbook of the birds of the world*, Vol. 13. del Hoyo, J.; Elliott, A. & Christie, D.A. (eds.). Lynx Edicions. Barcelona, Spain. pp. 196–321.
- Collins, B. & Patton, C. 1989. Consequences of differences in body mass, wing length and leg morphology for nectar-feeding birds. *Austral Journal of Ecology*, 14: 269–289.
- Collar, N.J. & Robson, C. 2007. *Family Timaliidae (Babblers)*. *Picathartes to Tits and Chickadees*. In: *Handbook of the birds of the world*, Vol. 12. Del Hoyo, J.; Elliott, A. & Christie, D.A. (eds.). Lynx Edicions. Barcelona, Spain. pp. 70–291.
- Cooper, A.; Lalueza-Fox, C.; Anderson, S.; Rambaut, A.; Austin, J. & Ward, R. 2001. Complete mitochondrial genome sequences

- of two extinct moas clarify ratite evolution. *Nature*, 409: 704–707.
- Croizat, L. 1982. Vicariance, vicariism, panbiogeography, vicariance biogeography, etc. A clarification. *Systematic Zoology*, 31: 291–304.
- Ericson, G.P. 2008. Current perspectives on the evolution of birds. *Contributions to Zoology*, 77: 109–116.
- Fain, M.G. & Houde, P. 2004. Parallel radiations in the primary clades of birds. *Evolution*, 58: 2558–2573.
- Farquhar, M.R.; Lorenz, M.; Rayner, J.L. & Craig, A.J.F.K., 1996. Feather ultrastructure and skeletal morphology as taxonomic characters in African sunbirds (Nectariniidae) and sugarbirds (Promeropidae). *Journal of African Zoology*, 110: 321–331.
- Feduccia, A. 1995. Explosive evolution in Tertiary birds and mammals. *Science*, 201: 644–654.
- Fleming, P.A.; Bakken B.; Lotz, N. & Nicolson W. 2004. Concentration and temperature effects on sugar intake and preferences in a sunbird and a hummingbird. *Functional Ecology*, 18: 223–232.
- Fry, C.H. 2000. *Family Nectariniidae: sunbirds and spiderhunters*. In: *The birds of Africa. Vol. 6: Picathartes to Oxpeckers*. Fry, C. H.; Keith S. & Urban E.K. (eds.). Academic Press. London. pp. 135–305.
- Geerts, S. & Pauw, A. 2009. African sunbirds hover to pollinate an invasive hummingbird-pollinated plant. *Oikos*, 118: 573–579.
- Hackett, S.; Kimball, R.T.; Reddy, S. Bowie, R.C.K.; Braun, E.L.; Braun, M.J.; Chojnowski, J.L.; Cox, W.A.; Han, K.-L.; Harshman, J.; Huddleston, C.J.; Marks, B.D.; Miglia, K.J.; Moore, W.S.; Sheldon, F.H.; Steadman, D.W.; Witt, C.C. & Yuri, T. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science*, 320: 1763–1768.
- Hickerson, M.J.; Meyer, C.P. & Moritz C. 2006. DNA barcoding will often fail to discover new animal species over broad parameter space. *Systematic Biology*, 55: 729–739.
- Higgins, P. J.; Christidis, L. & Ford, H.A. 2008. *Family Meliphagidae (honeyeaters)*. In: *Handbook of the birds of the world. Vol. 13: Penduline-tits to Shrikes*. Del Hoyo, J.; Elliott, A. & Christie, D. (eds.). Lynx Edicions. Barcelona. pp. 498–691.
- Hillis, D.M. 1987. Molecular and morphological approaches to systematics. *Annals and Reviews in Ecology and Systematics*, 18: 23–42.
- Houde, P. 1987. Critical evaluation of DNA hybridization studies in avian systematics. *Auk*, 104: 17–32.
- Irwin, M.P.S. 1999. The genus *Nectarinia* and the evolution and diversification of sunbirds: an Afrotropical perspective. *Honeyguide*, 45: 45–58.
- Janeček, S.; Patačová, E.; Bartoš, M.; Padyšáková, E.; Spitzer, L. & Tropek, R. 2010. Hovering sunbirds in the Old World: occasional behaviour or evolutionary trend? *Oikos*, 120: 178–183.
- Janeček, S.; Bartoš, M. & Njabo, K. 2015. Convergent evolution of sunbird pollination systems of *Impatiens* species in tropical Africa and hummingbird systems of the New World. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103: 696–706.
- Johnson, S.D. & Nicolson, S.W. 2008. Evolutionary associations between nectar properties and specificity in bird pollination systems. *Biological Letters*, 4: 49–52.
- Lanyon, S.M. 1992. Review of Sibley and Ahlquist 1990. *Condor*, 94: 304–307.
- Lawver, L.A. & Gahagan, L.M. 2003. Evolution of Cenozoic seaways in the circumAntarctic region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology*, 198: 11–37.
- Leon, B. & Nicolson, S.W. 1997. Metabolic rate and body temperature of an African Sunbird, *Nectarinia chalybea*: daily rhythm and the effect of ambient temperature. *South African Journal of Zoology*, 32: 31–36.
- Leseigneur, C.D. & Nicolson, S.W. 2009. Nectar concentration preferences and sugar intake in the White-bellied Sunbird, *Cinnyris talatala* (Nectariniidae). *Journal of Comparative Physiology*, 179: 673–679.
- Louchart, A.; Tourment, N.; Carrier, J.; Roux, T. & Mourer-Chauviré, C. 2008. Hummingbird with modern feathering: an exceptionally well-preserved Oligocene fossil from southern France. *Naturwissenschaften*, 95: 171–175.
- Mariaux, J. & Vaucher, C. 1991. A new species of

- Staphylepis* Spassky & Oshmarin 1954 (Cestoda: Hymenolepididae) found in West African nectariniid birds. *Revue Suisse de Zoologie*, 98:261–268.
- Marín, G. 2010. Acerca del origen y biogeografía del Pantepuy o Croizat versus Mayr: Una revisión crítica. *The Biologist (Lima)*, 6:79–108.
- Marín, G.; Guevara, S.; Prieto, A.; Muñoz, J. & Carvajal, Y. 2011. Comercialización ilegal de aves silvestres: un caso en Venezuela. *The Biologist (Lima)*, 9:38–52.
- Marín, G. & Durán, M. 2016. Ornitofrugivoría en *Stenocereus griseus* (Haw.) Buxb y *Cereus repandus* Mill. (Cactaceae) durante el período de lluvias en un hábitat xerofítico litoral del nororiente de Venezuela. *The Biologist (Lima)*, 14:397–411.
- Mata, A. 2010. Metabolic rate and specific dynamic action of the Red-legged Honeycreeper, a nectar-feeding Neotropical passerine. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, 157:291–296.
- Mayr, G. 2004. Old world fossil record of modern-type hummingbirds. *Science*, 304:861–864.
- Mayr, G. 2005. Fossil hummingbirds in the Old World. *Biologist*, 52:12–16.
- Mayr, G. 2008. The higher-level phylogeny of birds - when morphology, molecules, and fossils coincide. *Oryctos*, 7:67–73.
- McCracken, K.G. & Sheldon, F.H. 1998. Molecular and osteological heron phylogenies: Sources of incongruence. *The Auk*, 115:127–141.
- McWhorter, T.J., Martínez del Río, C. & Pinshow, B. 2003. Modulation of ingested water absorption by Palestine sunbirds: evidence for adaptive regulation. *Journal of Experimental Biology*, 206:659–666.
- Meyer, C.P. & Paulay, G. 2005. DNA bar coding: error rates based on comprehensive sampling. *Public Library of Science Biology*, 3:2229–2238.
- Miller, R.S. 1985. Why hummingbirds hover? *Auk*, 102:722–726.
- Moreno-Klemming, J. 2002. *La evolución de las estrategias vitales*. En: *Evolución: La base de la biología*. Soler, M. (eds.). Proyecto Sur. España. pp.158–176.
- Nelson, G.J.; Williams, E.M. & Evans, M.C. 2001. A question of conflict. Three-items and standard parsimony compared. *Systematics and Diversity*, 1:145–149.
- Nicolson, S.W. & Fleming, P.A. 2014. Drinking problems on a 'simple' diet: physiological convergence in nectar-feeding birds. *Journal of Experimental Biology*, 217:1015–1023.
- Packer, L.; Gibbs J.; Sheffield, C. & Hanner, R. 2009. Barcoding methodology and applications: DNA barcoding and the mediocrity of morphology. *Molecular Ecology Resources*, 9:42–50.
- Padyšáková, E. & Janeček, S. 2016. Sunbird hovering behavior is determined by both the forager and resource plant. *Biotropica in press*.
- Philippe, H.; Brinkmann, H.; Lavrov, D.V.; Littlewood, D.T.J.; Manuel, M.; Wörheide, G. & Baurain, D. 2011. Resolving difficult phylogenetic questions: Why more sequences are not enough?. *PLoS Biology*, 9(3): e1000602.
- Pratt, H.D. 2005. *Hawaiian honeycreepers*. Oxford University Press. USA.
- Prinzinger, R.; Lübben, I. & Schuchmann, K.-L. 1989. Energy metabolism and body temperature in 13 sunbird species (Nectariniidae). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 92A:393–402.
- Prinzinger, R., Schäfer, T., Schuchmann, K.L., 1992. Energy metabolism, respiratory quotient and breathing parameters in two convergent small bird species: the Fork-tailed Sunbird *Aethopyga christinae* (Nectariniidae) and the Chilean Hummingbird *Sephanoides sephanoides* (Trochilidae). *Journal of Thermal Biology*, 17:71–79.
- Pyke, G.H. 1981. Why hummingbirds hover and honeyeaters perch?. *Animal Behavior*, 29:861–867.
- Recher, H.F.; Calver, M.C. & Davis, W.E. Jr. 2016. Ecology of Honeyeaters (Meliphagidae) in Western Australian eucalypt woodlands I: Resource allocation among species in the Great Western Woodland during spring. *Australian Zoologist*, 38:130–146.
- Sarich, V.M.; Schmid, C.W. & Marks, J. 1989. DNA hybridization as a guide to phylogenies: a critical analysis. *Cladistics*, 5:3–32.
- Schuchmann, K.L. 1999. *Family Trochilidae*

- (Hummingbirds). In: *Handbook of the birds of the world. Vol. 5. Barn-owls to hummingbirds*. Del Hoyo, J.; Elliot, A. & Sargatal, J. (eds.). Lynx Edicions. Barcelona. pp.468–680.
- Schmidt G.D. & Dailey M.D. 1992. *Amazilolepis trinidadensis* gen n., sp. n. (Cestoidea: Hymenolepididae) from the Copper-rumped Hummingbird, *Amazilia tobaci*, in Trinidad, West Indies. *Journal of the Helminthological Society of Washington*, 59:117–119.
- Sefc, K.M.; Payne, R.B. & Sorenson, M.D. 2003. Phylogenetic relationships of African sunbird-like warblers: Moho (*Hypergerus atriceps*), Green Hylia (*Hylia prasina*) and Tit-Hylia (*Pholidornis rufiae*). *Ostrich*, 74:8–17.
- Sheldon, F.H. & Whittingham, L.A. 1997. *Phylogeny in studies of bird ecology, behavior and morphology. Avian molecular evolution and systematics*. In: *Avian molecular evolution and systematics*. Mindell, D. (ed.). Academic Press. New York. pp.279–299.
- Snow, B.K. & Snow, D.W. 1971. The feeding ecology of tanagers and honeycreepers in Trinidad. *Auk*, 88:291–322.
- Tjørve, K.M.C.; Geertsema, G.H. & Underhill, L.G. 2005. Do sugarbirds feed on arthropods inside or outside *Protea* inflorescences? *Emu*, 105:293–297.
- Torres, C. & Van Tuinen, M. 2013. *Relationships of birds – Molecules versus morphology*. In: eLS. John Wiley & Sons Ltd, Chichester. Retrieved from: <http://www.els.net> [doi: 10.1002/9780470015902.a0003357.pub3]
- Warren, B.H.; Bermingham, E.; Bowie, R.C.K.; Prys-Jones, R.P. & Thébaude, C. 2003. Molecular phylogeography reveals island colonization history and diversification of western Indian Ocean sunbirds (Nectarinia: Nectariniidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29:67–85.
- Wester, P. 2013. Feeding on the wing: hovering in nectar-drinking Old World birds – more common than expected. *Emu*, 114:171–183.
- Westerkamp, C. 1990. Bird-flowers: Hovering versus perching exploitation. *Botanica Acta*, 103:366–371.
- Wheeler, Q.D. 2005. Losing the plot: DNA 'barcodes' and taxonomy. *Cladistics*, 21: 405–407.
- Widmer, V.C.; Georgiev, B.B. & Mariaux, J. 2013. A new genus of the family Hymenolepididae (Cestoda) from *Sephanoides sephaniodes* (Apodiformes, Trochilidae) in Northern Patagonia (Chile). *Acta Parasitologica*, 58:105–111.
- Willis, E.O. 1987. Possible long-distance pair migration in *Cyanerpes cyaneus*. *Wilson Bulletin*, 99:498–499.
- Wolf, L.L. & Hainsworth, F.R. 1983. *Economics of foraging strategies in sunbirds and hummingbirds*. In: *Behavioral energetics: The cost of survival in vertebrates*. Aspey, W.P. & Lustick, S.I. (eds.). Ohio State University Press. Columbus, OH. pp. 223–264.

Received November 21, 2016.
Accepted January 25, 2017.