

Century-long shifts in body size and proportions of lowland rainforest birds

Cambios a lo largo de un siglo en el tamaño corporal y las proporciones en aves de selvas bajas tropicales

Natalia Pérez-Amaya¹, Montague H. C. Neate-Clegg², Natalia Ocampo-Peñuela², Carlos Daniel Cadena³, Juliana Soto-Patiño⁴, Andrés M. Cuervo¹.

1. Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias - Sede Bogotá, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
2. Department of Environmental Studies, University of California, Santa Cruz, Santa Cruz, California, USA
3. Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia
4. Illinois Natural History Survey, Prairie Research Institute, University of Illinois, Champaign, IL, USA

Palabras clave: Climate change, Chocó, Long-term trends, Neotropics, Phenotypic accommodation, Resurveys

Número de tablas y figuras: 2 tablas, 3 figuras

Lista de apéndices:

Material suplementario 1- Tablas y figuras suplementarias

Material suplementario 2- Versión en español

Resumen

El cambio climático está teniendo profundas repercusiones en la biodiversidad, con efectos notables en la distribución y morfología de las especies. Muchos estudios han documentado cambios en el tamaño y la forma del cuerpo en respuesta a las condiciones climáticas cambiantes, observándose una tendencia generalizada a la disminución del tamaño corporal en las regiones templadas. A pesar de la creciente evidencia sobre los cambios morfológicos de las aves asociados al cambio climático, ningún estudio ha evaluado las tendencias temporales del tamaño y la forma del cuerpo a lo largo de un siglo en tierras bajas de zonas tropicales. Usando datos de especímenes de museo, examinamos las tendencias morfológicas de 23 especies de aves durante los últimos 109 años en Barbacoas, Nariño, un sitio de tierras bajas cerca de la costa pacífica de Colombia. Nuestros resultados revelaron tendencias mixtas en el tamaño corporal. Los colibríes mostraron una disminución general del tamaño corporal, con una fuerte evidencia de reducción en *Florisuga mellivora*. Por el contrario, los no colibríes mostraron un aumento medio del tamaño corporal, con fuertes indicios de aumento en tres especies: *Microbates cinereiventris*, *Myiobius barbatus* y *Myrmotherula pacifica*, y una notable disminución en *Sporophila nigricollis*. La longitud de las alas disminuyó en la mayoría de las especies, mientras que la longitud de la cola aumentó en el 61% de ellas (aumento promedio del 4.4%), posiblemente en respuesta a los cambios en la estructura de los bosques asociados al cambio climático. Los cambios en la morfología del pico se limitaron a un aumento de la profundidad de la maxila en diez especies, sin cambios consistentes en la longitud total del pico, el ancho o el área de la maxila. Estos resultados destacan la complejidad de las respuestas morfológicas potencialmente vinculadas al cambio climático y la necesidad de seguir investigando para comprender los factores y mecanismos que impulsan estos cambios, especialmente en las comunidades de aves tropicales.

Introducción

El cambio climático antropogénico se ha convertido en un poderoso impulsor de respuestas ecológicas y evolutivas, desde cambios en la distribución y fenología de las especies que remodelan las comunidades (Visser y Both 2005; Durant et al. 2007; Malhi et al. 2020; Neate-Clegg et al. 2024a) hasta alteraciones en la morfología (Tian y Benton 2020). Entre estas respuestas, los cambios en el tamaño y la forma del cuerpo han surgido como respuestas potencialmente importantes ante el aumento de la temperatura. Los cambios morfológicos pueden ser el resultado tanto de procesos evolutivos como de plasticidad fenotípica a través de

diversos mecanismos, incluida la hipótesis del intercambio de calor, que predice que los cuerpos más pequeños disipan el calor de manera más eficiente, mejorando así la capacidad para hacer frente a las condiciones de calentamiento (Brown y Lee 1969; Gardner et al. 2019). Otras respuestas morfológicas al cambio climático incluyen cambios en los apéndices que disipan el calor, como los tarsos o los picos, donde los apéndices más grandes facilitan la pérdida de calor (Allen 1877; Greenberg et al. 2012; Tattersall et al. 2017), aunque las diferencias en la regulación del flujo sanguíneo sugieren que los picos pueden ser más sensibles a los cambios de temperatura que los tarsos (McQueen et al. 2023; Krugler et al. 2025). Además, en las selvas tropicales de tierras bajas, la elevada humedad puede dificultar la pérdida de calor mediante evaporación, lo que puede aumentar la dependencia de la disipación de calor no evaporativa (Gerson et al. 2014; Pollock et al. 2021). Más allá de las adaptaciones al estrés térmico, los cambios en el tamaño y la forma del cuerpo, que reflejan la plasticidad fenotípica y los cambios evolutivos, también pueden estar impulsados indirectamente por el cambio climático a través de alteraciones en la estructura del hábitat (Lurgi et al. 2012), la disponibilidad de recursos (Yom-Tov y Geffen 2011; Tan et al. 2021; Dias et al. 2025) y las interacciones entre especies (Gibert y DeLong 2014). En las aves, estudios recientes han documentado patrones complejos y a veces contradictorios de cambio morfológico a lo largo del tiempo (Goodman et al. 2012; Gardner et al. 2014; Kenneth et al. 2020). Sin embargo, nuestra comprensión de estas respuestas sigue siendo sesgada, ya que la mayoría de los estudios se han realizado en regiones templadas y en aves migratorias (Van Buskirk et al. 2010; Weeks et al. 2020; Dias et al. 2025). Este sesgo es especialmente preocupante dado que los ecosistemas tropicales albergan la mayor parte de la biodiversidad de la Tierra y pueden ser especialmente vulnerables al cambio climático debido a la escasa tolerancia térmica de las especies y a su limitada capacidad de dispersión (Janzen 1967; Moore et al. 2008; Sunday et al. 2014). Es necesario seguir estudiando si las especies tropicales pueden responder al cambio climático de forma adaptativa o mediante la plasticidad, y de qué manera.

Pruebas recientes sugieren que los efectos del cambio climático no son uniformes en todos los ecosistemas y especies. Por ejemplo, aves playeras de zonas tropicales y templadas han mostrado respuestas morfológicas diferentes al cambio climático (por ejemplo, McQueen et al. 2004). Incluso dentro de los trópicos, los estudios han revelado patrones contrastados. En la Amazonia central, Jirinec et al. (2021) documentaron un descenso de ~7,2% en la masa corporal a lo largo de 40 años (1.8% por década) en 36 especies. Por el contrario, Neate-Clegg et al. (2024b) encontraron aumentos sistemáticos de la masa corporal entre las aves del sotobosque montano en Tanzania, con especies que mostraron un aumento promedio del 4.1% de la masa corporal a lo largo de 36 años (1.1% por década). Estas tendencias opuestas entre los ecosistemas de tierras bajas y de montaña sugieren que las condiciones ambientales locales, como la variabilidad de la temperatura, la disponibilidad de recursos o la estructura del hábitat, probablemente medien en las respuestas morfológicas al calentamiento climático (Ocampo-Peñuela 2024). Sin embargo, los datos a largo plazo de las regiones tropicales siguen siendo escasos, en particular de los

bosques húmedos de tierras bajas relativamente poco perturbados, donde las especies pueden enfrentarse a presiones selectivas únicas. Es necesario ampliar la investigación en las regiones tropicales para proporcionar una imagen más clara de los posibles patrones biogeográficos del cambio morfológico en las aves asociado al cambio climático.

Los conjuntos de datos a largo plazo que abarcan más de un siglo son excepcionalmente raros en las regiones tropicales, lo que limita nuestra comprensión de las respuestas al cambio ambiental, incluidos los cambios morfológicos. El Colombia Resurvey Project aborda este vacío mediante el muestreo sistemático de localidades que fueron originalmente estudiadas por el American Museum of Natural History (AMNH) durante sus expediciones pioneras de 1910-1915 (Chapman 1917) para estudiar los cambios evolutivos y ecológicos en las aves (Kattan et al. 2016; Gómez et al. 2022). En octubre de 2021, como parte de esta iniciativa, nuestro equipo volvió a realizar muestreos en Barbacoas-Nariño, un sitio de bosque húmedo de tierras bajas en la región biogeográfica del Chocó en el suroeste de Colombia. Este sitio fue estudiado originalmente por el personal del AMNH en 1912, proporcionando un intervalo de 109 años sobre el cual examinar el cambio morfológico. Entre todas las localidades re-exploradas, Barbacoas se destaca por haber mantenido una continuidad forestal excepcional con >95% de cobertura natural de la tierra a escala local (1km), de paisaje (5km) y regional (20km) cuando se consideran los cambios en el índice de huella humana (Correa Ayram et al. 2020).

Analizamos el cambio morfológico a lo largo de 109 años comparando especímenes de las expediciones original (1912) y moderna (2021) en Barbacoas, Colombia, para investigar las tendencias morfológicas a largo plazo en 23 especies de aves de selva baja. Estimamos tanto los cambios absolutos en el tamaño corporal y los rasgos, como los cambios relativos en la forma del cuerpo. Dado que Barbacoas ha experimentado una transformación mínima del paisaje durante el último siglo, este sitio ofrece una oportunidad única para aislar posibles respuestas morfológicas impulsadas principalmente por el cambio climático. Basándonos en las conocidas adaptaciones del tamaño corporal para mejorar la disipación del calor (Bergmann 1847; Gardner et al. 2011) y en el aumento del tamaño de los apéndices termorreguladores, como el pico y los tarsos (Allen 1877; Greenberg et al. 2012; Tattersall et al. 2017), así como en estudios previos sobre las respuestas morfológicas de las aves al cambio climático (Goodman et al. 2012; Gardner et al. 2019; Weeks et al. 2020; Jirinec et al. 2021), planteamos la hipótesis de que si el cambio climático está ejerciendo una presión selectiva sobre la fisiología de las aves forestales, entonces esperaríamos observar reducciones en el tamaño corporal y aumentos en el tamaño relativo de los apéndices implicados en la disipación del calor vinculados a los aumentos históricos de la temperatura. Al examinar tanto los cambios absolutos en el tamaño y los rasgos corporales como los cambios relativos en la forma del cuerpo de 23 especies de aves terrestres residentes, este estudio proporciona una visión única de las respuestas morfológicas a largo plazo y las posibles adaptaciones al cambio climático antropogénico.

Materiales y métodos

Muestreos de 1912 vs. 2021

Para examinar los cambios morfológicos analizamos especímenes de aves recogidos durante dos periodos intensivos de muestreo en Barbacoas separados por 109 años: la expedición histórica de 1912 y un nuevo muestreo de 2021. La colección histórica comprende 158 especímenes recogidos por W. B. Richardson entre el 3 de agosto y el 10 de septiembre de 1912 para el Museo Americano de Historia Natural (AMNH, Chapman 1917). La colección moderna consta de 265 especímenes recolectados entre el 8 y el 19 de octubre de 2021 por el Colombian Resurvey Project durante las expediciones «Alas, Cantos y Colores» (Gómez et al. 2022). Los especímenes de 1912, colectados con escopetas, se encuentran en su mayoría en el AMNH, mientras que los especímenes de 2021, obtenidos con redes de niebla, se encuentran en la Colección Nacional de Aves, Instituto de Ciencias Naturales (ICN), Universidad Nacional de Colombia. Todos los especímenes estudiados se prepararon como pieles de estudio redondas. Los diferentes métodos de recolección pueden introducir sesgos en el muestreo, ya que los recolectores con escopeta podrían ser potencialmente más selectivos (por tamaño o apariencia externa) que el muestreo pasivo de las redes de niebla. Sin embargo, Richardson carecía de binoculares u otro equipo óptico, por lo que su capacidad para apuntar selectivamente a individuos concretos era probablemente limitada. Además, las diferencias que observamos son del orden de milímetros, variación tan sutil que habría sido imperceptible para los recolectores en campo. Un sesgo más relevante de los diferentes métodos de muestreo es la infrarrepresentación en nuestras comparaciones de las especies que habitan en las copas de los árboles para las que Richardson recogió series (por ejemplo, *Querula purpurata*) pero que no fueron capturadas en nuestras líneas de redes de niebla. Por lo tanto, nuestras inferencias se limitan únicamente al subconjunto del conjunto local de especies muestreadas en ambos periodos.

Área de estudio

Barbacoas está localizada en el suroeste de Colombia (1.6625°, -78.1464°), en el departamento de Nariño (Fig. 1a), en las tierras bajas del Pacífico de la Región Biogeográfica del Chocó, que es un reconocido punto caliente de biodiversidad (Myers et al. 2000). El recolector original, W. B. Richardson, muestreó las tierras bajas alrededor del pueblo de Barbacoas, aproximadamente a 70 m de elevación. No incluimos la localidad cercana de Buenavista (366 m), que también fue muestreada por Richardson. Nuestro reexamen de 2021 se enfocó en dos localidades de muestreo, Entre Ríos (1.6591°, -78.1475°), y Mingoya (1.6192°, -78.0722°), cerca del pueblo de Barbacoas (Fig. 1b), en áreas que han mantenido su estructura boscosa desde la expedición original de 1912. El paisaje sigue siendo en gran parte boscoso, con aproximadamente un 99% de cobertura arbórea, de la cual el 74% (238 000 ha) correspondía a bosque primario en el año 2000 (Global Forest Watch 2025). La región se caracteriza por una selva tropical de tierras bajas

con precipitaciones anuales excepcionalmente altas (de 4500 a 9254 mm al año) y una temperatura media de 26°C (Guevara et al. 2006).

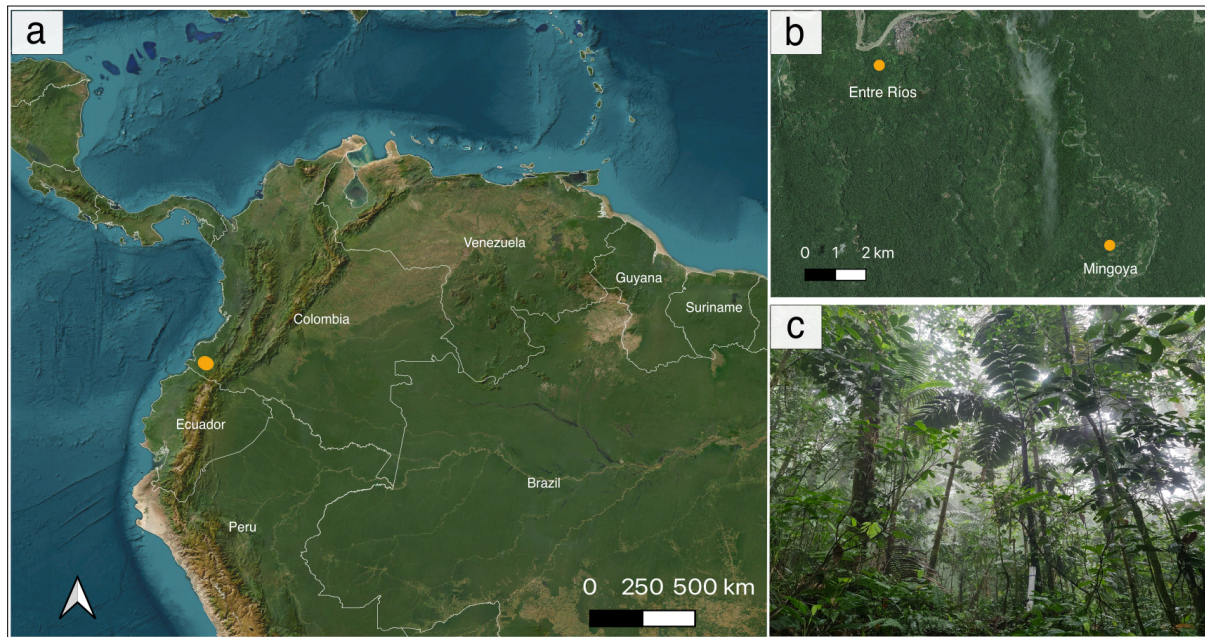


Fig. 1 Ubicación de Barbacoas, Nariño, Suroccidente de Colombia (a), sitios de muestreo (b), cobertura boscosa en la localidad Mingoya (c).

Para estimar las tendencias climáticas a largo plazo en los lugares de muestreo, utilizamos datos de temperatura y precipitación extraídos de la Unidad de Investigación Climática (CRU) de la Universidad de East Anglia (Harris et al., 2014) para la celda de 0.5 grados que abarca ambos lugares de muestreo. Filtramos el conjunto de datos para incluir solo registros a partir de 1950 (cuando el número de estaciones meteorológicas disponibles para la interpolación aumentó lo suficiente) y calculamos la temperatura media anual y la precipitación total. La relevancia estadística se evaluó mediante modelos de regresión lineal, con el año como variable de predicción y la temperatura media o la precipitación total como variables de respuesta.

Recolección de datos

De un total de 172 especies recolectadas en 1912 y 100 en 2021, 24 especies tuvieron un muestreo suficiente (es decir, al menos tres ejemplares por periodo de estudio) para realizar comparaciones estadísticas. Excluimos del conjunto de datos a *Actitis macularius*, inusual por ser un ave playera migratoria. Por lo tanto, analizamos los cambios morfométricos en 23 aves terrestres residentes (Tablas 1, S1, Fig. S4). El conjunto de datos final consta de 423 individuos (158 de 1912 y 265 de 2021), con una media de siete ejemplares históricos y 11 modernos por especie. El tamaño de las muestras osciló entre 35 individuos para *Manacus manacus* y 11 para *Saltator maximus* (Tabla S1, S2). Todos los especímenes de 2021 se midieron en 2024 tras completar el proceso de curaduría, incluido el secado en horno (48-72 horas), la cuarentena y el

almacenamiento en cajones de armarios de colección. Dado que el encogimiento post mortem se produce principalmente en los primeros meses tras la preparación y luego el tamaño del espécimen se estabiliza (Knox 1980; Winker 1993; Kuczyński et al. 2003), las medidas tomadas en esta etapa deberían ser comparables a las de los especímenes históricos de 1912.

Tabla 1. Veintitrés especies de aves de los bosques lluviosos de Barbacoas incluidas en este estudio, muestreadas en dos periodos de tiempo, 1912 y 2021. El conjunto de datos incluyó cuatro especies de colibríes (Trochilidae), un bucónido (Bucconidae) y 18 especies de passeriformes de siete familias (Fig. S4). Las identificaciones de las subespecies se basan en el trabajo curatorial del ICN. Los nombres en inglés y la secuencia taxonómica siguen el Comité Sudamericano de Clasificación (SACC, Remsen et al. 2025).

Familia	Taxon de estudio	Nombre en inglés	Tamaño de muestra
Trochilidae	<i>Florisuga m. mellivora</i>	White-necked Jacobin	15
	<i>Phaethornis striigularis subrufescens</i>	Stripe-throated Hermit	15
	<i>Androdon aequatorialis</i>	Tooth-billed Hummingbird	15
	<i>Polyerata rosenbergi</i>	Blue-headed Sapphire	22
Bucconidae	<i>Malacoptila panamensis poliopis</i>	White-whiskered Puffbird	15
Thamnophilidae	<i>Thamnophilus a. atrinucha</i>	Black-crowned Antshrike	19
	<i>Myrmotherula pacifica</i>	Pacific Antwren	14
	<i>Poliocrania exsul maculifer</i>	Chestnut-backed Antbird	24
	<i>Gymnopithys bicolor aequatorialis</i>	Bicolored Antbird	20
	<i>Hylophylax n. naevioides</i>	Spotted Antbird	17
Furnariidae	<i>Glyphorhynchus spirurus subrufescens</i>	Wedge-billed Woodcreeper	20
Pipridae	<i>Lepidothrix velutina minuscula</i>	Velvety Manakin	31
	<i>Manacus manacus bangsi</i>	White-bearded Manakin	35
Onychorhynchidae	<i>Myiobius barbatus aureatus</i>	Sulphur-rumped Flycatcher	15
Tyrannidae	<i>Mionectes olivaceus hederaceus</i>	Olive-striped Flycatcher	18
Troglodytidae	<i>Cantorchilus nigricapillus connectens</i>	Bay Wren	12
	<i>Microbates c. cinereiventris</i>	Tawny-faced Gnatwren	16
Thraupidae	<i>Tachyphonus delatrii</i>	White-shouldered Tanager	19
	<i>Ramphocelus flammigerus icteronotus</i>	Flame-rumped Tanager	19
	<i>Sporophila corvina ophthalmica</i>	Variable Seedeater	22
	<i>Sporophila n. vivida</i>	Yellow-bellied Seedeater	16
	<i>Saltator maximus iungens</i>	Buff-throated Saltator	11
	<i>Stilpnia larvata fanny</i>	Golden-hooded Tanager	12

Para cada espécimen, recogimos nueve medidas morfométricas: longitud total del pico (desde la base del cráneo hasta la punta de la maxila), longitud del pico desde las narinas (desde el borde anterior de la narina hasta la punta de la maxila), alto del pico (en el borde anterior de las narinas), alto de la maxila (en las narinas), ancho del pico (en las narinas), longitud del tarso, distancia de Kipp (KD; longitud desde la punta de la primera rémige secundaria a la rémige primaria más larga), longitud del ala (WL; cuerda alar) y longitud de la cola (Baldwin et al. 1931). Se excluyeron las mediciones de las alas y la cola de los ejemplares con plumas muy desgastadas o en proceso de muda. Los valores de tarso, rasgos del pico y distancia de Kipp se tomaron con un calibrador digital (iGaging IP54) con una precisión de 0,01 mm, mientras que las

longitudes de alas y cola se tomaron con una regla con tope con precisión de 1mm. Se calculó la superficie de la maxila a partir de un ajuste en la estimación del área de un cono: $((\text{ancho del pico} + \text{alto de la maxila})/2) * \text{longitud total del pico} * \pi$ (Ryding et al. 2025). Calculamos el índice mano-ala (HWI) como $100 * (\text{KD}/\text{WL})$ (Baldwin et al. 1931; Claramunt et al. 2012; Sheard et al. 2020).

Para garantizar la precisión de las mediciones y evaluar el error de medición, un único medidor (NPA) midió cada rasgo tres veces por espécimen. Para evaluar la consistencia de las medidas dentro de los individuos, calculamos la repetibilidad de las tres medidas por rasgo utilizando un análisis de varianza (ANOVA). A partir de este análisis, extrajimos las varianzas entre individuos (BV) e intraindividual (WV) y calculamos la repetibilidad ($R = \text{BV}/(\text{BV} + \text{WV})$) (Lessells y Boag 1987). La repetibilidad fue superior a 0,89 para todos los caracteres (Tabla S3, valores cercanos a 1 indican una alta consistencia en las mediciones). A continuación, calculamos la media de las tres mediciones repetidas para cada rasgo e individuo. No encontramos valores atípicos en nuestros datos (valores >4 SD de la media). Para estimar el grado de variabilidad por rasgo y por especie, calculamos el coeficiente de variación ($\%CV = (\text{DE}/\text{Media}) * 100$), que expresa la desviación estándar insesgada de la muestra como porcentaje de la media de la muestra por especie (Welham et al. 2014). El alto del pico se excluyó de los análisis porque muchos especímenes de 1912 (78%) tenían el pico abierto, por lo que utilizamos el alto de la maxila (véase más arriba) como indicador de la profundidad del pico. Nuestro conjunto de datos de rasgos final contiene ocho mediciones.

Dado que no disponíamos de datos sobre la masa corporal de los especímenes de 1912, utilizamos un análisis de componentes principales (ACP) para elaborar un índice de tamaño corporal. Específicamente, realizamos un ACP sobre los valores medios de todos los rasgos de todos los individuos de todas las especies, extrayendo el CP1 como un proxy del tamaño corporal (Pigot et al. 2020). Debido a la disyunción de tamaño y forma de los Trochilidae (colibríes) en relación con todas las demás aves, y a que no pudimos medir sus tarsos, realizamos un ACP separado para los colibríes. Para las especies que no son colibríes, excluimos el HWI del PCA porque no aumentaba proporcionalmente con el tamaño corporal y porque 13 de 19 especies mostraban una variación moderada (p. ej., CV entre 10% y 30%, Tabla S4). Primero realizamos un ACP bayesiano para imputar los datos que faltaban (p. ej., para tarsos o picos rotos, muda de alas o colas) para colibríes y no colibríes independientemente; para ello, utilizamos el método bpca del paquete R 'pcaMethods' (Stacklies et al. 2007) con dos componentes para reestimación ($nPCs=2$). A continuación, realizamos un ACP con la función prcomp del paquete 'stats' de R (R Core Team 2024), tras la transformación logarítmica de los valores medios de los rasgos. CP1 explicó el 73% de la variación en los colibríes (Tabla S5) y el 72% de la variación en los no colibríes (Tabla S6). Para ambos ACP, CP1 fue inicialmente cargado negativamente para todos los rasgos, lo que significa que todos los rasgos estaban correlacionados negativamente con CP1 (Tablas S5, S6). Sin embargo, queríamos que CP1 se correlacionara positivamente con los

rasgos, de forma que los valores más altos de CP1 indicaran un mayor tamaño corporal. Por lo tanto, realizamos una transformación en espejo de CP1, es decir, multiplicamos todos los valores de CP1 por -1 (Tablas S5, S6). Esta transformación preserva la geometría del ACP a la vez que hace que los valores de CP1 sean más intuitivos (Figs. S1, S2). Finalmente, para generar nuestro índice de tamaño corporal, restamos de cada puntuación CP1 el valor CP1 mínimo y añadimos 1, de modo que todos los valores del índice fueran positivos.

Nueve de las especies no son sexualmente dimórficas, por lo que sus especímenes de 1912 no pudieron sexarse sin más información (es decir, anotaciones en las etiquetas). Por lo tanto, no disponíamos de muestras de tamaño suficiente para evaluar la variación entre sexos; para cada especie, los machos y las hembras se agruparon en todos los análisis. Del mismo modo, aunque nuestro conjunto de datos estaba formado principalmente por individuos adultos, y excluimos los volantones y los juveniles, no se dispone de datos precisos sobre la edad de los ejemplares de 1912 (es decir, neummatización del cráneo); también agrupamos todas las clases de edad en el análisis.

Análisis

Para evaluar si las poblaciones de 23 aves terrestres han cambiado morfológicamente en Barbacoas, realizamos modelos jerárquicos bayesianos dentro de un marco de efectos mixtos. Primero estandarizamos los valores medios de los rasgos de cada especie calculando las puntuaciones Z a nivel de especie ($Z = \text{Valor del rasgo} - \text{Media del rasgo} / \text{SD del rasgo}$). Todas las especies se incluyeron en el mismo modelo, teniendo en cuenta las especies como efectos aleatorios a través de interceptos específicos de cada especie (alphas), cambios específicos de cada especie en los rasgos a lo largo del tiempo (deltas), así como una estructura de error específica de cada especie. Este enfoque permite inferir tanto los efectos globales del cambio (a través de hiperparámetros) como los efectos de las especies individuales (Neate-Clegg et al. 2024b). Ejecutamos los modelos utilizando el programa de modelado bayesiano JAGS (Plummer 2003) a través del paquete R 'R2jags' (Su y Yajima 2024) utilizando R ver. 4.4.0 (R Core Team 2024).

Estimamos los cambios morfológicos utilizando dos enfoques, el primero analizando los cambios en el tamaño absoluto del cuerpo y de los rasgos entre los especímenes históricos y los modernos, y el segundo analizando los cambios en la forma relativa del cuerpo empleando ratios de medidas morfológicas. Para esto último, calculamos los cocientes tomando los valores transformados logarítmicamente de cada rasgo (como corrección alométrica) y dividiéndolos por su índice de tamaño corporal.

Ejecutamos análisis bayesianos en los que todas las distribuciones previas fueron vagas (por ejemplo, normal (0, 100) o gamma (0,001, 0,001) para los parámetros de límite cero). Los modelos incluían tres cadenas que se ejecutaban durante 50.000 iteraciones, incluyendo un burn-

in de 10.000, seguido de un adelgazamiento de 40 veces aplicado a las muestras posteriores restantes. Para evaluar la convergencia de los modelos bayesianos, calculamos el Factor Potencial de Reducción de Escala (PSRF), donde valores cercanos a 1 indican convergencia y valores muy superiores a 1 indican ausencia de convergencia (Gelman y Rubin 1992). Todos los modelos bayesianos presentaron $PSRF < 1,05$, lo que indica que las cadenas MCMC convergieron (Tabla S2). Extrajimos la media, así como los cuantiles 2.5 y 97.5% (que representan los intervalos de credibilidad del 95%) para cada parámetro. También calculamos el porcentaje de muestras posteriores por encima o por debajo de 0 como medida de la fuerza de la evidencia.

Dado que los aspectos morfológicos están relacionados con el parentesco filogenético entre especies, era importante comprobar la no independencia filogenética en un análisis de sensibilidad. Para nuestro conjunto de especies, extrajimos 1000 árboles filogenéticos de Hackett de birdtree.org (Jetz et al. 2012) a partir del Hackett backbone. A continuación, creamos un árbol de consenso utilizando la función `ls.consensus` del paquete 'phytools' (Revell 2012). A partir de este árbol calculamos la matriz de covarianza filogenética entre especies. A continuación, incorporamos directamente esta matriz a un modelo que tenía una estructura similar a la de nuestros modelos principales, pero que incluía la similitud filogenética en las medias de los rasgos y en los deltas de los rasgos. Para cuantificar las señales filogenéticas, estos modelos estimaron directamente el λ de Pagel para los interceptos y deltas de los rasgos (Pagel 1999). Encontramos muy poca señal filogenética en el modelo, con valores λ por debajo de 0.02 para todos los interceptos de los rasgos, y valores λ alrededor de 0.1 para los deltas de los rasgos (Tabla S3).

Resultados

Tendencias de temperatura y precipitación

Los resultados del modelo lineal revelaron un aumento significativo en la temperatura media anual entre 1950 y 2025, con una tasa estimada de $0.118\text{ }^{\circ}\text{C}$ por década ($\beta = 0.0118$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.317$), lo que representa un incremento total de aproximadamente $0.88\text{ }^{\circ}\text{C}$ en los últimos 75 años (Fig. S5). En contraste, la precipitación total anual no mostró una tendencia significativa ($\beta = -2.91$, $p = 0.179$, $R^2 = 0.025$). Sin embargo, la tasa estimada de cambio de -2.91 mm por año sugiere una reducción acumulada de 218 mm durante el mismo período (Fig. S6), aunque esta disminución no fue estadísticamente significativa.

Cambios en el tamaño corporal y los rasgos

Para los colibríes hubo evidencia débil de que el índice de tamaño corporal fue menor en los especímenes recientes (coeficiente = -0.19 , 95% CrI Bayesiano = -1.06 a 0.67 ; $\text{Pr}(\text{coeficiente} < 0) = 69\%$), con fuerte evidencia (es decir, 95% CrI no incluye el 0) de una disminución en el tamaño corporal para una especie (*Florisuga mellivora*; Figs. 1d, 2a, y S4). En los no colibríes,

hubo evidencia moderada de aumento promedio para el índice de tamaño corporal en los especímenes recientes (coeficiente = 0.11, 95% CrI = -0.07 a 0.31; Pr(coeficiente > 0) = 88%), con fuerte evidencia de aumento en el tamaño corporal para tres especies y disminución en una (Fig. 2b).

Los colibríes mostraron mayores valores de HWI en especímenes recientes (coeficiente = 1.00, 95% CrI = -0.01 a 2.05; Pr(coeficiente > 0) = 97%), con fuerte evidencia para tres de las cuatro especies (Fig. 2a). La longitud del tarso no cambió en general (Tabla 2), pero encontramos fuertes evidencias de un aumento para una de las 19 especies de no colibríes: *Malacoptila panamensis* (Fig. S1 y S4). La longitud total del pico, la longitud del pico desde las narinas y el ancho del pico no difirieron entre los periodos de muestreo (Tabla 2, Fig. S3). En contraste, el alto de la maxila aumentó en general (coeficiente = 0.53, 95% CrI = 0.23 a 0.83; Pr(coeficiente > 0) = 100%) con fuerte evidencia de aumento para diez de las 23 especies (Fig. 2c). El área de la maxila aumentó en general (coeficiente = 0.32, 95% CrI = 0.03 a 0.62; Pr(coeficiente > 0) = 100%), con fuerte evidencia de aumento para una especie (Fig. S3b). Para los especímenes recientes, en promedio, la longitud del ala mostró una disminución (coeficiente = -0.42, 95% CrI = -0.71 a 0.12; Pr(coeficiente < 0) = 99%) con fuerte evidencia de disminución para cuatro especies. La longitud de la cola aumentó entre las expediciones originales y las modernas (coeficiente = 0.74, 95% CrI = 0.43 a 1.05; Pr(coeficiente > 0) = 100%), con fuertes evidencias de aumento para 14 especies (Fig. 2c).

Tabla 2 Resultados de los modelos bayesianos jerárquicos que comparan rasgos morfológicos absolutos y relativos en colibríes y no colibríes para especímenes de aves de 1912 y 2021, mostrando los coeficientes estimados, los intervalos del 95% (CrI) y las probabilidades posteriores (Pr(coeficiente)). Para más detalles sobre los especímenes incluidos en este estudio, véase la Tabla S1.

	Coeficiente	95% CrI	Pr (coeficiente)
Rasgo absoluto			
CP1 en colibríes	-0.19	-1.06, 0.67	<0=69%
CP1 no colibríes	0.11	-0.07, 0.31	>0=88%
HWI (colibríes)	1.00	-0.01, 2.05	>0=97%
Longitud total del pico	0.23	-0.07, 0.55	<0=6%
Longitud pico desde las narinas	0.23	-0.07, 0.53	<0=6%
Alto de la maxila	0.53	0.23, 0.83	>0=1%
Ancho del pico	0.07	-0.22, 0.37	<0=32%
Area de la maxila	0.32	0.03, 0.62	>0=1%
Tarso (en no colibríes)	0.02	-0.32, 0.37	<0=46%
Longitud del ala	-0.42	-0.71, -0.12	<0=99%
Longitud de la cola	0.74	0.43, 1.05	>0=1%

Rasgos relativos en colibríes

Longitud total del pico	0.09	-0.79, 1.02	<0=41%
Longitud pico desde narinas	0.07	-0.78, 0.94	<0=42%
Alto de la maxila	-0.01	-0.81, 0.82	<0=51%
Ancho del pico	0.01	-0.84, 0.81	<0=47%
Area de la maxila	-0.04	-0.20, 0.12	<0=69%
Longitud del ala	0.13	-0.76, 1.01	<0=37%
Longitud de la cola	0.08	-0.82, 0.93	<0=41%
HWI	0.19	-0.71, 1.15	<0=29%

Rasgos relativos en no colibríes

Longitud total del pico	-0.03	-0.18, 0.13	<0=64%
Longitud pico desde las narinas	-0.02	-0.18, 0.13	<0=58%
Alto de la maxila	0.002	-0.14, 0.15	<0=49%
Ancho del pico	-0.01	-0.16, 0.14	<0=56%
Area de la maxila	0.15	-0.69, 1.04	<0=34%
Tarso	-0.02	-0.18, 0.13	<0=64%
Longitud del ala	-0.02	-0.17, 0.14	<0=60%
Longitud de la cola	-0.02	-0.18, 0.13	<0=64%

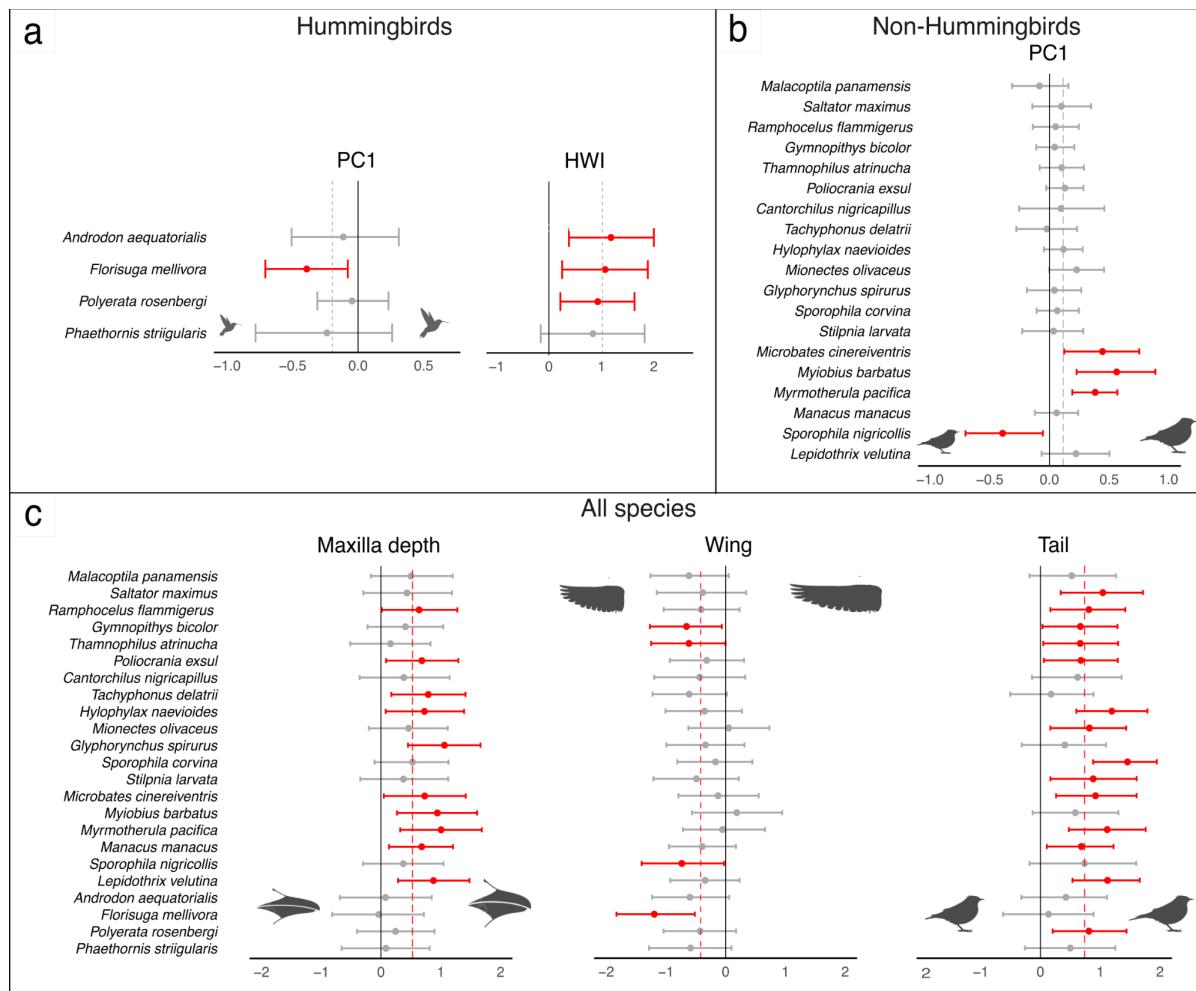


Fig. 2 Cambios temporales en el tamaño de los rasgos entre especímenes históricos y modernos de aves colectadas en Barbacoas, Colombia. Las diferencias en el tamaño absoluto de los rasgos se muestran para colibríes (a), no colibríes (b), y todas las especies (c). Los puntos representan los valores medios, y las barras representan los intervalos creíbles bayesianos del 95%. Los puntos y las barras son rojos cuando no se solapan con 0. La línea de puntos muestra la media del grupo (es decir, el hiperparámetro del modelo); es roja cuando el intervalo no incluye 0 y gris cuando sí lo hace. Las especies están ordenadas por tamaño corporal en función de las cargas de CP1.

Cambios en la proporción corporal

En general, las proporciones morfológicas (es decir, las medidas de los rasgos en relación con el índice de tamaño corporal) no difirieron entre los especímenes históricos y contemporáneos de colibríes para la longitud total del pico, la longitud del pico desde las narinas, el área de la maxila, el ala, el HWI y la cola, excepto para *Florisuga mellivora* (Tabla 2, Fig. 3a). En esa especie, los cinco rasgos mostraron fuertes evidencias de incremento a lo largo del tiempo. En los no colibríes, el tamaño relativo de los siete rasgos no cambió en general (Fig. 3b), pero la longitud relativa total del pico (coeficiente = -0.03; IC 95% = -0.18 a 0.13; Pr(coeficiente < 0) =

64%) mostró una fuerte evidencia de disminución para las poblaciones recientes de cuatro especies, y la longitud relativa del pico desde las narinas (coeficiente = -0.02, 95% CrI = -0.18 a 0.13; $\text{Pr}(\text{coeficiente} < 0) = 58\%$) fue menor para cuatro especies, y mayor en una.

El alto relativo de la maxila no cambió en general, pero mostró fuertes indicios de disminución en dos especies y aumento en tres (Fig. 3b). El ancho relativo del pico y el área de la maxila no cambiaron entre los muestreos, pero disminuyeron en tres especies y aumentaron en una. La longitud relativa del ala mostró un cambio mínimo, pero encontramos fuertes indicios de disminución en cuatro especies y de aumento en una. La longitud relativa de la cola disminuyó en tres especies, y la longitud relativa del tarso mostró pocos cambios, a pesar de una fuerte disminución en cuatro especies y un aumento en una (Tabla 2). En particular, las especies que mostraron fuertes indicios de cambios en los rasgos se encuentran en su mayoría entre los taxones de cuerpo más pequeño.

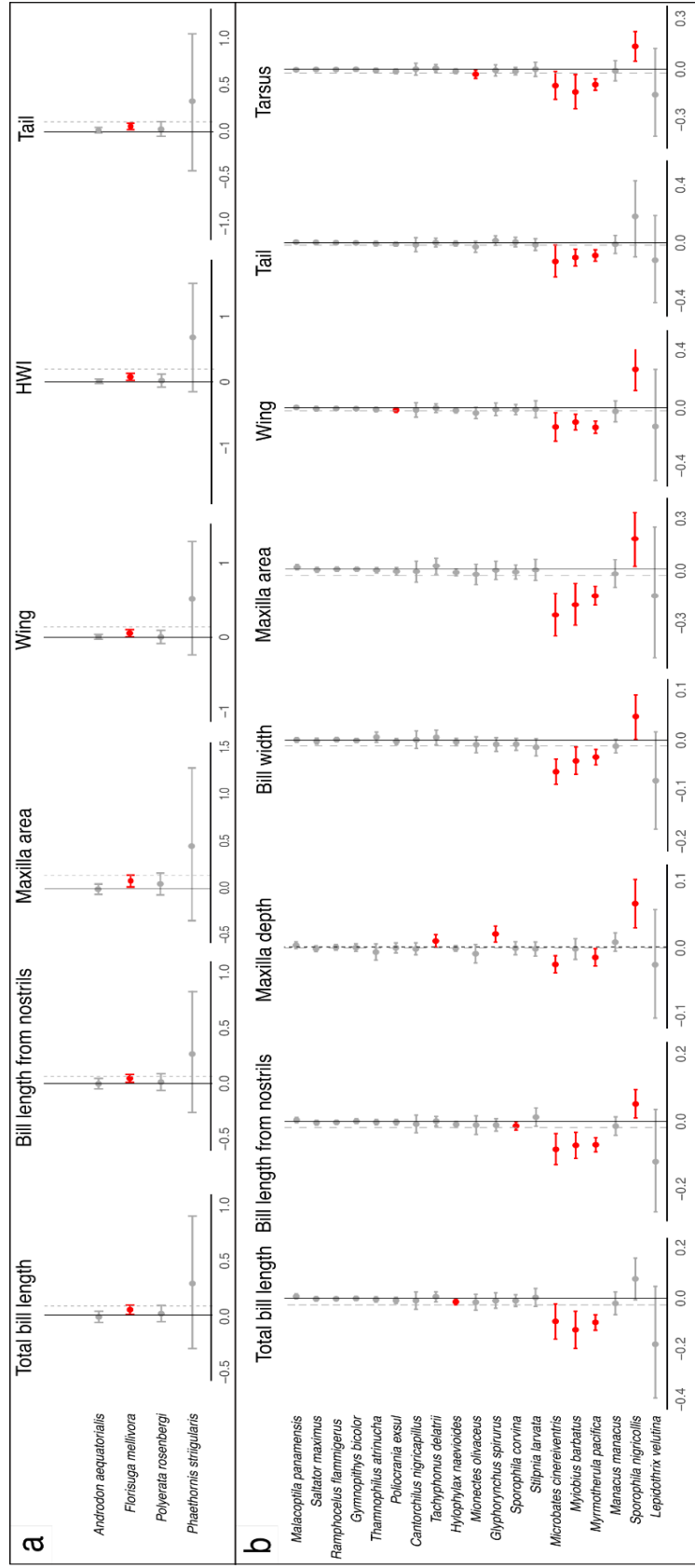


Fig. 3 Cambios temporales en el tamaño del rasgo en relación con el índice de tamaño corporal (CP1) entre especímenes históricos y modernos de aves colectadas en Colombia para colibríes (a) y no colibríes (b). Los puntos representan los valores medios y las barras representan los intervalos de credibilidad bayesiana del 95%. Los puntos son rojos cuando no se superponen 0. La línea gris punteada muestra la media del grupo (es decir, el hiperparámetro del modelo). Las especies están ordenadas por tamaño corporal en función de las cargas de CP1.

Discusión

Nuestro estudio, que abarca más de un siglo de cambios morfológicos en Barbacoas, para una comunidad de aves de las tierras bajas de la selva tropical en Colombia, revela un complejo mosaico de respuestas que representan un reto para las interpretaciones simples de los cambios impulsados por el clima. Las aves terrestres residentes en Barbacoas han experimentado varios cambios morfológicos desde 1912, con patrones contrastantes entre los taxones: mientras que los colibríes mostraron disminuciones consistentes en el tamaño corporal, la mayoría de los no colibríes exhibieron aumentos de tamaño, con una fuerte evidencia para tres especies. Más allá de estas tendencias divergentes en el tamaño corporal, documentamos cambios consistentes en las dimensiones de los apéndices de las especies, incluyendo un aumento del alto de la maxila en casi la mitad de las especies y cambios generalizados en las proporciones de las colas y de las alas. Estas diversas respuestas, que se producen en un paisaje de selva tropical que ha mantenido una continuidad excepcional del hábitat, pueden reflejar factores que van más allá del estrés térmico directo. En la región, la temperatura media anual ha aumentado aproximadamente 0.88 °C en los últimos 75 años. Este cambio es comparable al aumento de 0.58°C registrado en Tanzania en las últimas tres décadas (Neate-Clegg et al. 2024b) y a los aumentos de 1.00°C y 1.65°C observados en las estaciones húmeda y seca, respectivamente, en los últimos 40 años en Manaos (Jirinec et al. 2021). Nuestros hallazgos en Barbacoas destacan la importancia de estudiar los cambios morfológicos a largo plazo para comprender mejor cómo responden las comunidades de aves al cambio climático antropogénico, especialmente en paisajes tropicales bien conservados.

Nuestros resultados muestran tendencias dispares en el tamaño corporal, con descensos a lo largo del tiempo en *F. mellivora* y *Sporophila nigricollis* (reducción promedio del 1.9%), y aumentos en tres especies de no colibríes: *Microbatas cinereiventris*, *Myiobius barbatus* y *Myrmotherula pacifica* (aumento promedio del 3%; Fig. 1d). La disminución del tamaño corporal, observada tanto a través de mediciones de masa como del análisis PCA de múltiples rasgos morfológicos a lo largo del tiempo, ha sido ampliamente reportada como una respuesta potencial al calentamiento climático en regiones como el Reino Unido (Yom-Tov et al. 2006), Israel (Dubiner y Meiri 2022), Norteamérica (Van Buskirk et al. 2010; Weeks et al. 2020; Youngflesh et al. 2022), y el Amazonas (Jirinec et al. 2021). Notablemente, el único estudio similar sobre aves neotropicales (Jirinec et al. 2021) reportó una disminución en la masa corporal para 77 especies de tierras bajas (significativa para 36, con una reducción de hasta 1.8% por década) en la Amazonía brasileña a lo largo de 40 años. Estos patrones se alinean con la hipótesis del intercambio de calor (los cuerpos más pequeños son más eficientes disipando el calor, Brown y Lee 1969), ofreciendo una ventaja adaptativa en climas más cálidos. Sin embargo, hallazgos contrastantes de aumento del tamaño corporal sugieren que una disminución del tamaño corporal no es una respuesta universal al cambio climático (Teplitsky y Millien 2014; Gardner et al. 2019).

En estudios realizados en aves de la costa central de California (Goodman et al. 2012) y de las montañas Usambara de Tanzania (Neate-Clegg et al. 2024b) se ha observado un aumento del tamaño corporal. En nuestro estudio se observaron débiles indicios de aumento del tamaño corporal en las aves no colibríes, con tres especies que mostraron fuertes indicios de aumento del tamaño corporal: *M. cinereiventris*, *M. barbatus* y *M. pacifica*. Entre las posibles explicaciones se incluyen la hipótesis de la resistencia a la inanición, que sugiere que los individuos de mayor tamaño corporal sobreviven mejor en entornos impredecibles debido a su mayor capacidad para almacenar reservas corporales (Kooijman 1986; Cushman et al. 1993), y la influencia del tamaño de la población, que vincula la disminución del tamaño de la población con territorios más grandes y un mayor acceso a los recursos, lo que se traduce en un mayor tamaño corporal (Neate-Clegg et al. 2024). Del mismo modo, los cambios en la temperatura y las precipitaciones derivados del cambio climático podrían afectar a la productividad primaria, la disponibilidad de alimento y la capacidad de las aves para buscar alimento, influyendo así en el tamaño corporal (Yom-Tov y Geffen 2011; Goodman et al. 2012; Boyle et al. 2020). Es necesario seguir investigando, e incorporando datos ecológicos y demográficos, para comprender los factores que impulsan estas tendencias opuestas en el tamaño corporal.

Además, las preferencias de hábitat también pueden desempeñar un papel en la variación de las tendencias observadas de cambio morfológico entre especies (Jirinec et al. 2021). Las especies que muestran una disminución del tamaño corporal, como *F. mellivora* y *S. nigricollis*, están asociadas a hábitats abiertos y bordes (Stiles et al. 2020; Rising et al. 2020), lo que las expone potencialmente a temperaturas más altas. Por el contrario, especies del sotobosque como *M. cinereiventris* y *M. barbatus* (Atwood et al. 2020; Schafer 2024), o especies de los bordes del bosque como *M. pacifica* (Zimmer e Isler 2020) pueden experimentar temperaturas más bajas debido a la amortiguación proporcionada por el dosel.

Un hallazgo notable en nuestro estudio es la tendencia observada de aumento del tamaño absoluto de la cola a lo largo de un siglo, con fuertes evidencias de colas más largas en el 60.8% de las especies analizadas (14 de 23, crecimiento promedio del 4.4%). El cambio en la longitud de la cola parece ser proporcional al aumento del tamaño corporal en la mayoría de las especies, como indica la ausencia de cambios en la longitud relativa de la cola (Fig. 2b). No conocemos ningún estudio que evalúe específicamente los cambios en la longitud de la cola a lo largo del tiempo. Se ha señalado que las aves forestales tienden a tener alas más cortas que las de hábitats abiertos. Esto influye en la longitud de la cola, que suele ser mayor en las aves forestales, para compensar la menor sustentación debida a unas alas más cortas (Balmford et al. 1993; Thomas y Balmford 1995). En nuestro estudio, observamos una ligera disminución general de la longitud de las alas acompañada de un pronunciado aumento de la longitud de la cola. Este patrón podría estar relacionado con los cambios en la estructura del bosque a lo largo del tiempo, dando lugar a bosques cada vez más dominados por vegetación secundaria más densa debido a la dinámica

sucesional desencadenada por la pérdida de especies sensibles (Svenning y Sandel 2013). En este contexto, el alargamiento de la cola podría servir como adaptación para compensar unas alas más cortas, mejorando la maniobrabilidad en hábitats densos (Balmford et al. 1993; Thomas y Balmford 1995). Aunque estas explicaciones se centran en adaptaciones funcionales relacionadas con el rendimiento del vuelo (selección natural), la selección sexual también puede contribuir al alargamiento de la cola observado. En muchas especies de aves, las hembras suelen preferir colas más largas a la hora de elegir pareja (Balmford et al. 1993; Aparicio et al. 2003). Investigar si las especies que muestran los cambios más pronunciados en la longitud de la cola también utilizan sus colas en las exhibiciones de apareamiento podría ayudar a aclarar hasta qué punto la selección sexual influye en estos patrones.

Nuestro análisis reveló pruebas sólidas de que se ha producido un aumento en el alto de la maxila (un indicador indirecto del alto del pico) en el 43.5% (10 de 23) de las especies analizadas. También hallamos una tendencia general hacia un aumento del área de la maxila, pero este cambio sólo mostró pruebas sólidas en una especie. La ausencia de pruebas sólidas de cambios en el área de la maxila sugiere que la detección de cambios puede ser difícil, especialmente en aves más pequeñas, debido a la pequeña superficie de la maxila o al ruido de las mediciones derivado de los cálculos de estimación. No obstante, los aumentos observados en el tamaño del pico son coherentes con la regla de Allen, que predice que los animales de climas más fríos tienden a tener apéndices corporales más cortos que los de regiones más cálidas, donde los apéndices más grandes facilitan la disipación del calor (Allen 1877; Greenberg et al. 2012; Tattersall et al. 2017; Tian y Benton 2020). En consecuencia, se espera que el aumento de las temperaturas globales impulse el incremento de rasgos como la longitud del tarso (encontramos pruebas sólidas de cambios en la longitud del tarso solo en una especie) y el tamaño del pico (Gardner et al. 2014; Campbell-Tennant et al. 2015). De hecho, en las aves australianas se ha registrado un aumento del área del pico durante más de un siglo, potencialmente como respuesta para mitigar el estrés térmico causado por el calentamiento climático (Campbell-Tennant et al. 2015; Ryding et al. 2024a). La mayor respuesta en el tamaño del pico en comparación con las dimensiones del tarso se alinea con los hallazgos de que las aves pueden regular más estrechamente el flujo sanguíneo a los tarsos que a los picos, haciendo que los picos sean más susceptibles a los cambios impulsados por la temperatura (McQueen et al. 2023). Este patrón refleja aumentos temporales más consistentes en la superficie del pico que en el tarso observados en aves de zonas templadas (Krugler et al. 2025). Sin embargo, más allá de la termorregulación, el cambio climático también puede influir indirectamente en el tamaño del pico a través de sus efectos sobre los patrones de temperatura y precipitación que alteran la productividad primaria (Campbell-Tennant et al. 2015), afectando así a la disponibilidad de alimentos o hábitats de forrajeo, y potencialmente seleccionando picos más grandes (Grant y Grant 2002).

Encontramos una fuerte disminución de la longitud del ala en cuatro de las 23 especies, lo que contrasta con las tendencias más amplias de otras regiones, donde se reportan tanto aumentos

como disminuciones. Estudios temporales en Australia (50 años, Gardner et al. 2019; 104 años, Ryding et al. 2024a), Europa (120 años, Salewski et al. 2014) y Estados Unidos (45 años, Van Buskirk et al. 2010) relacionan la disminución de la longitud del ala con los cambios de temperatura provocados por el clima, utilizando la longitud del ala como indicador de la disminución del tamaño corporal. Esto contrasta con el aumento de la longitud del ala a lo largo del tiempo tanto en aves residentes (27-50 años, Goodman et al. 2012; 29 años, Youngflesh et al. 2022) como migratorias (40 años, Weeks et al. 2020) en Estados Unidos y regiones tropicales (36 años, Neate-Clegg et al. 2024b; 40 años, Jirinec et al. 2021). Las alas más largas y puntiagudas en aves residentes se relacionan a veces con paisajes fragmentados que requieren una mayor dispersión (Bowlin y Wikelski 2008; Desrochers 2010; Hermes et al. 2016). El estudio sobre aves de tierras bajas neotropicales de Jirinec et al. (2021) se llevó a cabo en una zona conservada donde la cubierta forestal ha aumentado con el tiempo (Rutt et al. 2019). Por el contrario, nuestros resultados, de un área conservada, sugieren que las disminuciones en la longitud de las alas pueden estar relacionadas con cambios sutiles en la estructura del bosque más que con la fragmentación. Sin embargo, también encontramos alas más puntiagudas en tres de las cuatro especies de colibríes. Estos resultados contrastantes destacan la importancia de investigar como la composición del bosque en áreas neotropicales conservadas influye en las adaptaciones morfológicas (Jirinec et al. 2021).

Nuestros resultados sobre cambios en proporciones morfológicas sugieren que las especies de menor tamaño corporal pueden estar experimentando cambios morfológicos más rápidos en comparación con las especies de mayor tamaño. Este patrón es coherente con hallazgos previos que indican que las especies más pequeñas pueden responder más rápidamente a los cambios ambientales (Zimova et al. 2023; Neate-Clegg et al. 2024b). Entre las especies analizadas, el colibrí *F. mellivora* muestra los patrones más distintivos, con incrementos en la longitud del pico, de las alas, del HWI y de la cola, que son proporcionalmente mayores que su aumento de tamaño corporal. Esta combinación de cambios sugiere posibles adaptaciones morfológicas a cambios ambientales o alteraciones en los patrones de alimentación. Cambios tan pronunciados en múltiples rasgos pueden reflejar la interacción de presiones selectivas que actúan simultáneamente sobre la eficiencia del vuelo, la termorregulación, la adquisición de recursos y la selección sexual. Después de aproximadamente 110 años, esta región boscosa ha experimentado evidencias claras de cambio climático. En los últimos 75 años, la temperatura ha aumentado 0.88 °C y las precipitaciones anuales han disminuido 218 mm. Entre 1982 y 2011 también aumentó la amplitud del ciclo anual de precipitación, lo que indica un mayor contraste entre estaciones húmedas y secas (IDEAM-UNAL 2018). Además, en los últimos 40 años se han producido más eventos extremos de precipitación (dos Santos et al. 2024; Gallego et al. 2019). Bajo este contexto climático, las aves están exhibiendo cambios morfológicos en formas complejas que desafían las teorías establecidas y la evidencia empírica - específicamente, tamaños corporales más pequeños emparejados con apéndices más grandes como alas y tarsos (Bergmann 1847; Allen 1877; Gardner et al. 2011; Tian y Benton 2020). Estos patrones

inesperados requieren una mayor investigación sobre cómo el cambio climático puede estar impulsando efectos en cascada a través de múltiples dimensiones ecológicas, incluyendo la estructura de la comunidad (Le Roux y McGeoch 2008; Alarcón y Pabón 2013; Svenning y Sandel 2013), las interacciones entre especies (Gibert y DeLong 2014), la disponibilidad de recursos, la previsibilidad (fenología) (Yom-Tov y Geffen 2011; Piao et al. 2019), y la estructura del hábitat (Auer y Martin 2013), en lugar de impactar directamente en la fisiología de las aves. La variabilidad en las respuestas morfológicas específicas de cada especie puede atribuirse a los impactos del cambio climático que aún no son lo suficientemente fuertes como para impulsar cambios consistentes en toda la comunidad, con factores idiosincrásicos que potencialmente dan forma a la respuesta de cada especie. Esta complejidad pone de relieve la necesidad de explorar modelos no lineales de cambio morfológico inducido por el clima, en los que el aumento de la temperatura influye indirectamente en las aves a través de cambios ecológicos. Aunque en teoría la reducción del tamaño corporal podría facilitar la disipación del calor, la magnitud de estos cambios suele ser demasiado pequeña para conferir ventajas fisiológicas significativas, y su importancia adaptativa sigue siendo incierta (Nord et al. 2024). Estos resultados ponen de relieve la variabilidad de las respuestas de las comunidades de aves a los cambios ambientales a largo plazo y subrayan la importancia de considerar las vías indirectas para comprender mejor la relación entre el cambio climático y la morfología aviar.

Los cambios morfológicos de un siglo que documentamos en un bosque colombiano casi virgen demuestran respuestas complejas y específicas de cada especie a los cambios ambientales. Nuestros hallazgos sugieren que son múltiples los mecanismos que moldean la morfología de las aves durante largos periodos de tiempo frente al cambio global. Los patrones contrastantes que observamos, desde tendencias de tamaño divergentes entre colibríes y otras aves, hasta cambios consistentes en el tamaño del pico y las proporciones de las alas y la cola, resaltan la necesidad de más investigación para desentrañar los papeles del cambio climático, la alteración del hábitat y las interacciones ecológicas en la conformación de la morfología aviar en el Antropoceno. Al evaluar estos patrones, observamos que ni el encogimiento post mortem, que se estabiliza meses después de la preparación (Winker 1993; Wilson y McCracken 2008), ni las diferencias en los métodos de recolección (escopetas en 1912 frente a redes de niebla en 2021) pueden explicar la magnitud de los cambios morfológicos observados. Es importante centrarse en los mecanismos de adaptación o plasticidad fenotípica relacionados con el cambio climático y en la interacción entre las respuestas fisiológicas, las interacciones entre especies y las relaciones de las especies con su entorno. Integrar el seguimiento a largo plazo, incorporar datos ecológicos y de comportamiento, los enfoques experimentales y el análisis continuado de especímenes de museo será clave para identificar los factores que impulsan estos cambios y poder predecir cómo pueden responder las comunidades de aves a futuros cambios medioambientales.

Agradecimientos

Agradecemos a los curadores y gestores de colecciones del Museo Americano de Historia Natural (AMNH, B. Smith, J. Cracraft, T. Trombone, P. Sweet), el Museo Field de Historia Natural (FMNH, J. Bates, M. Hennen), el Museo de Zoología Comparada de la Universidad de Harvard (MCZ, J. Trimble), y el Museo Nacional de Historia Natural Smithsonian (USNM, C. Milensky) por permitirnos el acceso a los especímenes de Barbacoas de 1912. Al Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Estatal de Luisiana (G. Thom, N. Mason, A. Moncrieff, D. Cueva) que acogió generosamente a NPA y proporcionó instalaciones para apoyar los préstamos de especímenes y la recogida de datos. Agradecemos a E. Tenorio y D. García su apoyo durante la visita de NPA al AMNH. El Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (ICN) y el Instituto Alexander von Humboldt proporcionaron infraestructura esencial y apoyo logístico para la expedición de 2021. Los estudiantes y el personal del ICN ayudaron en la preparación de los especímenes. La expedición "Alas, Cantos y Colores" a Barbacoas fue posible gracias a F. Ayerbe, J. Burbano, Y. Caicedo, D. Calderón, J. Díaz, C. Flórez, M. Flórez, C. Gómez, N. Niño, W. Narváez, D. Ocampo, G. Seeholzer, A. Sierra, y especialmente a H. Estrada, E. Leyton, C. M. Delgado, la comunidad de Mingoya, el consejo comunitario La Gran Unión Río Telpí, la Fundación FELCA y las autoridades de Barbacoas. Por su inspiración, ideas y discusión agradecemos al equipo del Proyecto Colombia Resurvey (G. H. Kattan, C. Gómez, N. Niño, J. Díaz, A. Sierra y G. Seeholzer).

Declaraciones

Financiación

La expedición Barbacoas 2021 "Alas, Cantos y Colores" fue realizada por el Proyecto Colombia Resurvey y financiada por el programa Colombia BIO del Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación de Colombia.

Conflictos de intereses

Los autores no tienen ningún conflicto de intereses.

Aprobación ética

La investigación se realizó bajo la legislación colombiana (Decretos 1375 y 1376, 2013, Ministerio de Ambiente), con especímenes depositados en la Colección Nacional de Aves del ICN (Registro Nacional 005) y actividades de campo autorizadas y acompañadas por las comunidades locales.

Consentimiento de participación

No aplica

Consentimiento para la publicación

Todos los autores han leído el manuscrito y están de acuerdo con su contenido.

Disponibilidad de datos y material

Los especímenes incluidos en este estudio están disponibles en el AMNH, el MCZ, el USNM, el FMNH y el ICN (Material suplementario, Tabla S1).

Disponibilidad de códigos

No aplicable

Contribuciones de los autores

NPA redactó la primera versión del manuscrito con la contribución de AMC. NPA, CDC, JSP y AMC participaron en la expedición de 2021. NPA examinó y midió todos los especímenes. MHCNC concibió el diseño estadístico. NPA realizó los análisis estadísticos con el apoyo de MHCNC. CDC, AMC y NOP conceptualizaron y administraron el Colombian Resurvey Project. Todos los autores contribuyeron a la edición y las revisiones.

Referencias

- Alarcón JC, Pabón JD (2013) El cambio climático y la distribución espacial de las formaciones vegetales en Colombia. *Colomb For* 16(2):171–185.
<https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2013.2.a04>
- Allen JA (1877) The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radial Review* 1:108–140
- Aparicio JM, Bonal R, Cordero PJ (2003) Evolution of the structure of tail feathers: implications for the theory of sexual selection. *Evol* 57 (2): 397–405. [10.1111/j.0014-3820.2003.tb00273.x](https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00273.x)
- Atwood JL, Lerman SB, de Juana E (2020) Tawny-faced Gnatwren (*Microbates cinereiventris*), version 1.0. In *Birds of the World* (J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, and E. de Juana, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
<https://doi.org/10.2173/bow.tafgna1.01>
- Auer SK, Martin TE (2013) Climate change has indirect effects on resource use and overlap among coexisting bird species with negative consequences for their reproductive success. *Glob Change Biol* 19(2):411–419. <https://doi.org/10.1111/gcb.12062>
- Baldwin SP, Baldwin SP, Oberholser HC, Worley LG, Valentine JM (1931) *Measurements of birds*. Cleveland, Ohio.
<https://www.biodiversitylibrary.org/item/122689#page/13/mode/1up>
- Balmford A, Thomas ALR, Jones IL (1993) Aerodynamics and the evolution of long tails in birds. *Nature* 361:628–631. <https://www.nature.com/articles/361628a0>
- Bergmann C (1847) Über die verhältnisse der warmekonomie der thiere zu ihrer grosse. *Gottinger Stud* 1:595–708
- Bowlin MS, Wikelski M (2008) Pointed Wings, Low Wingloading and Calm Air Reduce Migratory Flight Costs in Songbirds. *PLoS ONE* 3(5):e2154.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002154>
- Brown JH, Lee AK (1969) Bergmann's rule and climatic adaptation in woodrats (*Neotoma*).

- Evolution 23(2):329–338. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1969.tb03515.x>
- Boyle WA, Shogren EH, Brawn JD (2020) Hygric niches for tropical endotherms. Trends Ecol Evol vol: 35, No. 10: 938–952. [10.1016/j.tree.2020.06.011](https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.06.011)
- Campbell-Tennant DJE, Gardner JL, Kearney MR, Symonds MRE (2015) Climate-related spatial and temporal variation in bill morphology over the past century in Australian parrots. J Biogeogr 42(6):1163–1175. <https://doi.org/10.1111/jbi.12499>
- Chapman FM (1917) The distribution of bird-life in Colombia; a contribution to a biological survey of South America. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/117285#page/9/mode/1up>
- Claramunt S, Derryberry EP, Remsen JV, Brumfield RT (2012) High dispersal ability inhibits speciation in a continental radiation of passerine birds. Proc R Soc B Biol Sci 279(1733):1567–1574. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1922>
- Correa Ayram CA, Etter A, Díaz-Timoté J, Rodríguez Buriticá S, Ramírez W, Corzo G (2020) Spatiotemporal evaluation of the human footprint in Colombia: Four decades of anthropic impact in highly biodiverse ecosystems. Ecol Indic 117:106630. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106630>
- Cushman JH, Lawton JH, Manly BFJ (1993) Latitudinal patterns in European ant assemblages: variation in species richness and body size. Oecologia 95(1):30–37. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00649503>
- Desrochers A (2010) Morphological response of songbirds to 100 years of landscape change in North America. Ecology 91(6):1577–1582. <https://doi.org/10.1890/09-2202.1>
- Dias T, Lemoine NP, Yanco SW, Zimova M, Bay RA, Weeks BC (2025) Long-term increases in wing length occur independently of changes in climate and climate-driven shifts in body size. Proc R Soc B Biol Sci 292(2039):20242556. <https://doi.org/10.1098/rspb.2024.2556>
- dos Santos LOF, Machado NG, Querino CAS, Biudes MS (2024) Trends of climate extremes and their relationships with tropical ocean temperatures in South America. Earth 5: 844–872. <https://doi.org/10.3390/earth5040043>
- Dubiner S, Meiri S (2022) Widespread recent changes in morphology of Old World birds, global warming the immediate suspect. Glob Ecol Biogeogr 31(4):791–801. <https://doi.org/10.1111/geb.13474>
- Durant J, Hjermann D, Ottersen G, Stenseth N (2007) Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. Clim Res 33:271–283. <https://www.int-res.com/abstracts/cr/v33/n3/p271-283/>
- Gardner JL, Amano T, Backwell PRY, Ikin K, Sutherland WJ, Peters A (2014) Temporal patterns of avian body size reflect linear size responses to broadscale environmental change over the last 50 years. J Avian Biol 45(6):529–535. https://doi.org/10.1111/jav.00431open_in_new
- Gardner JL, Amano T, Peters A, Sutherland WJ, Mackey B, Joseph L, Stein J, Ikin K, Little R, Smith J, Symonds MRE (2019) Australian songbird body size tracks climate variation: 82 species over 50 years. Proc R Soc B Biol Sci 286(1916):20192258. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2258>
- Gardner JL, Peters A, Kearney MR, Joseph L, Heinsohn R (2011) Declining body size: a third universal response to warming? Trends Ecol Evol 26(6):285–291. [10.1016/j.tree.2011.03.005](https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.005)
- Gallego D, García-Herrera R, Gómez-Delgado FdeP, Ordoñez-Perez P, Ribera P (2019) Tracking the moisture transport from the Pacific towards central and northern South

- America since the late 19th century. *Earth Syst Dynam* 10: 319-33.
<https://doi.org/10.5194/esd-10-319-2019>
- Gelman A, Rubin DB (1992) Inference from Iterative Simulation Using Multiple Sequences. *Stat Sci* 7(4). <https://doi.org/10.1214/ss/1177011136>
- Gerson AR, Smith EK, Smit B, McKechnie AE, Wolf BO (2014) The impact of humidity on evaporative cooling in small desert birds exposed to high air temperatures. *Physiol Biochem Zool*, 87(6), 782-795. [10.1086/678956](https://doi.org/10.1086/678956)
- Gibert JP, DeLong JP (2014) Temperature alters food web body-size structure. *Biol Lett* 10(8):20140473. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0473>
- Global Forest Watch. 2025. *Dashboard for Colombia*. Global Forest Watch.
<https://www.globalforestwatch.org>. Accessed 12 Jan 2025.
- Gómez C, Cadena CD, Cuervo AM, Díaz-Cárdenas J, García-Cardona F, Niño-Rodríguez N, Ocampo-Peñuela N, Ocampo D, Seeholzer G, Sierra-Ricaurte A, Soto-Patiño J (2022) Reexpedición Colombia: Entender el pasado para empoderar acciones que fortalezcan el conocimiento y conservación de las aves. *Biota Colomb* 23(1):e984–e984.
<https://doi.org/10.21068/2539200X.984>
- Goodman RE, Lebuhn G, Seavy NE, Gardali T, Bluso-Demers JD (2012) Avian body size changes and climate change: warming or increasing variability? *Glob Change Biol* 18(1):63–73. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02538.x>
- Grant PR, Grant BR (2002) Unpredictable Evolution in a 30-Year Study of Darwin's Finches. *Science* 296(5568):707–711. DOI: [10.1126/science.1070315](https://doi.org/10.1126/science.1070315)
- Greenberg R, Cadena V, Danner RM, Tattersall G (2012) Heat Loss May Explain Bill Size Differences between Birds Occupying Different Habitats. *PLoS ONE* 7(7):e40933.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040933>
- Guevara O, Abud M, Trujillo AF, Suárez CF, Cuadros L, López C, Flórez C (2016) Plan Territorial de Adaptación Climática del departamento de Nariño. Corponariño y WWF-Colombia. Cali, Colombia. 154 pp.
- Harris I, Jones PD, Osborn TJ, Lister DH (2014) Updated high-resolution grids of monthly climatic observations – the CRU TS3.10 Dataset. *Int. J. Climatol.*, 34: 623-642.
<https://doi.org/10.1002/joc.3711>
- Hermes C, Döpper A, Schaefer HM, Segelbacher G (2016) Effects of forest fragmentation on the morphological and genetic structure of a dispersal-limited, endangered bird species. *Nat Conserv* 16:39–58. <https://doi.org/10.3897/natureconservation.16.10905>
- IDEAM- UNAL (2018) Variabilidad climática y el cambio climático en Colombia. Instituto de Hidrología, Meteorología, y Estudios Ambientales y Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, D.C.
- Janzen DH (1967) Why Mountain Passes are Higher in the Tropics. *Am Nat* 101(919):233–249.
<https://doi.org/10.1086/282487>
- Jetz W, Thomas GH, Joy JB, Hartmann K, Mooers AO (2012) The global diversity of birds in space and time. *Nature* 491(7424):444–448. <https://doi.org/10.1038/nature11631>
- Jirinec V, Burner RC, Amaral BR, Bierregaard RO, Fernández-Arellano G, Hernández-Palma A, Johnson EI, Lovejoy TE, Powell LL, Rutt CL, Wolfe JD, Stouffer PC (2021) Morphological consequences of climate change for resident birds in intact Amazonian rainforest. *Sci Adv* 7(46):eabk1743. DOI: [10.1126/sciadv.abk1743](https://doi.org/10.1126/sciadv.abk1743)
- Kattan GH, Tello SA, Giraldo M, Cadena CD (2016) Neotropical bird evolution and 100 years of the enduring ideas of Frank M. Chapman. *Biol J Linn Soc* 117(3):407–413.

- <https://doi.org/10.1111/bij.12720>
- Kenneth AT, Barnard P, Fraser M, Lennard C, Smit B, Oschadleus H-D (2020) Body mass and condition of a fynbos bird community: investigating impacts of time, weather and raptor abundance from long-term citizen- science datasets. *Ostrich* 91(2):142–157.
<https://doi.org/10.2989/00306525.2019.1683093>
- Knox A (1980). Post-mortem changes in wing-lengths and wing-formulae. *Ringling & Migration*, 3(1), 29–31. <https://doi.org/10.1080/03078698.1980.9673758>
- Kooijman SALM (1986) Energy budgets can explain body size relations. *J Theor Biol* 121(3):269–282. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(86\)80107-2](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(86)80107-2)
- Krugler J, Benham PM, Bowie RCK (2025) Shared temporal increases in bill size among songbirds of the San Francisco Bay Area are due to different seasonal selective pressures. *Ecography* In press. [10.22541/au.172879980.04174533/v1](https://doi.org/10.22541/au.172879980.04174533/v1)
- Kuczyński L, Tryjanowski P, Antczak M, Skoracki M, Hromada M (2002) Repeatability of measurements and shrinkage after skinning: the case of the Great Grey Shrike *Lanius excubitor*. *Bonner Zoologische Beiträge*, 51, 127-130.
https://zoologicalbulletin.de/BzB_Volumes/Volume_51_2_3/127_130_BZB51_2_3_Tryjanowski_Piotr_et_al.PDF
- Le Roux PC, McGeoch MA (2008) Rapid range expansion and community reorganization in response to warming. *Glob Change Biol* 14(12):2950–2962.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01687.x>
- Lessells CM, Boag PT (1987) Unrepeatable Repeatabilities: A Common Mistake. *The Auk* 104(1):116–121. <https://doi.org/10.2307/4087240>
- Lurgi M, López BC, Montoya JM (2012) Climate change impacts on body size and food web structure on mountain ecosystems. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 367(1605):3050–3057.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0239>
- Malhi Y, Franklin J, Seddon N, Solan M, Turner MG, Field CB, Knowlton N (2020) Climate change and ecosystems: threats, opportunities and solutions. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 375(1794):20190104. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0104>
- McQueen A, Barnaby R, Symonds MRE, Tattersall GJ (2023) Birds are better at regulating heat loss through their legs than their bills: implications for body shape evolution in response to climate. *Biol Lett*, 19(11). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2023.0373>
- McQueen A, Klaassen M, Tattersall GJ, Ryding S, Victorian Wader Study Group, Australasian Wader Studies Group, Atkinson R, Jessop R, Hassell, CJ, Christie M, Fröhlich A, Symonds MRE (2024) Shorebirds Are Shrinking and Shape-Shifting: Declining Body Size and Lengthening Bills in the Past Half-Century. *Ecol Lett*. 27(12): e14513.
<https://doi.org/10.1111/ele.14513>
- Moore RP, Robinson WD, Lovette IJ, Robinson TR (2008) Experimental evidence for extreme dispersal limitation in tropical forest birds. *Ecol Lett* 11(9):960–968.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01196.x>
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772):853–858.
<https://www.nature.com/articles/35002501>
- Neate-Clegg MHC, Tonelli BA, Tingley MW (2024a) Advances in breeding phenology outpace latitudinal and elevational shifts for North American birds tracking temperature. *Nat Ecol Evol* 8:2027–2036. <https://doi.org/10.1038/s41559-024-02536-z>
- Neate-Clegg MHC, Tingley MW, Newmark WD (2024b) Afri-montane understory birds increase

- in body size over four decades. *Ecography* 2024(4):e07106.
<https://doi.org/10.1111/ecog.07106>
- Nord A, Persson E, Tabh JKR, Thorall E (2024) Shrinking body size may not provide meaningful thermoregulatory benefits in a warmer world. *Nat Ecol Evol* 8, 387–389.
<https://doi.org/10.1038/s41559-023-02307-2>
- Ocampo-Peñuela N (2024) Context-dependent bird body mass responses to climate change. *Trends Ecol Evol* 39(4):318–319. [10.1016/j.tree.2024.02.010](https://doi.org/10.1016/j.tree.2024.02.010)
- Pagel M (1999) Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401(6756):877–884. <https://www.nature.com/articles/44766>
- Piao S, Liu Q, Chen A, Janssens IA, Fu Y, Dai J, Liu L, Lian X, Shen M, Zhu X (2019) Plant phenology and global climate change: Current progresses and challenges. *Glob Change Biol* 25(6):1922–1940. <https://doi.org/10.1111/gcb.14619>
- Pigot AL, Sheard C, Miller ET, Bregman TP, Freeman BG, Roll U, Seddon N, Trisos CH, Weeks BC, Tobias JA (2020) Macroevolutionary convergence connects morphological form to ecological function in birds. *Nat Ecol Evol* 4(2):230–239.
<https://www.nature.com/articles/s41559-019-1070-4>
- Plummer M (2003) JAGS: A Program for Analysis of Bayesian Graphical Models Using Gibbs Sampling. *Proc 3rd Int Workshop Distrib Stat Comput*
- Pollock HS, Brawn JD, Cheviron ZA (2021) Heat tolerances of temperate and tropical birds and their implications for susceptibility to climate warming. *Funct Ecol*, 35(1), 93–104
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.13693>
- R Core Team (2024). *_R: A Language and Environment for Statistical Computing_*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Remsen JV Jr, Areta JJ, Bonaccorso E, Claramunt S, Lane DF, Robbins MB, Stiles FG, Zimmer KJ. Version (2025) A classification of the bird species of South America. Museum of Natural Science, Louisiana State University. Disponible en:
<https://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.htm>
- Revell LJ (2012) phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods Ecol Evol* 3(2):217–223. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>
- Rising JD, Jaramillo A, Sharpe CJ (2020). Yellow-bellied Seedeater (*Sporophila nigricollis*), version 1.0. In *Birds of the World* (J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, and E. de Juana, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
<https://doi.org/10.2173/bow.yebsee1.01>
- Rutt CL, Jirinec V, Cohn-Haft M, Laurance WF, Stouffer PC (2019) Avian ecological succession in the Amazon: A long-term case study following experimental deforestation. *Ecol Evol* 9(24):13850–13861. <https://doi.org/10.1002/ece3.5822>
- Ryding S, McQueen A, Klaassen M, Tattersall GJ, Symonds MRE (2024a) Long- and short-term responses to climate change in body and appendage size of diverse Australian birds. *Glob Change Biol* 30(10):e17517. <https://doi.org/10.1111/gcb.17517>
- Ryding S, Tattersall GJ, Klaassen M, Wilkinson DJ, Symonds MRE (2025) Measuring avian bill size: comparing and evaluating 3D surface scanning with traditional size estimates in Australian birds. *J. Avian Biol* 2024:e03248 <https://doi.org/10.1111/jav.03248>
- Salewski V, Siebenrock K-H, Hochachka WM, Woog F, Fiedler W (2014) Morphological Change to Birds over 120 Years Is Not Explained by Thermal Adaptation to Climate Change. *PLoS ONE* 9(7):e101927. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101927>

- Schafer T (2024). Sulphur-rumped Flycatcher (*Myiobius sulphureipygius*), version 1.1. In Birds of the World (T. S. Schulenberg, Editor). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.surfly1.01.1>
- Sheard C, Neate-Clegg M, Alioravainen N, Jones S, Vincent C, MacGregor H, Bregman T, Claramunt S, Tobias J (2020) Ecological drivers of global gradients in avian dispersal inferred from wing morphology. *Nat Commun* 11:1-9. <https://www.nature.com/articles/s41467-020-16313-6>
- Stacklies W, Redestig H, Scholz M, Walther D, Selbig J (2007) pcaMethods—a bioconductor package providing PCA methods for incomplete data. *Bioinformatics* 23(9):1164–1167. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm069>
- Stiles FG, Kirwan GM, Boesman PFD (2020). White-necked Jacobin (*Florisuga mellivora*), version 1.0. In Birds of the World (J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, and E. de Juana, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.whnjac1.01>
- Su Y-S, Yajima M (2024) R2jags: Using R to Run “JAGS.” R package version 0.8-5, <https://CRAN.R-project.org/package=R2jags>
- Sunday JM, Bates AE, Kearney MR, Colwell RK, Dulvy NK, Longino JT, Huey RB (2014) Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. *Proc Natl Acad Sci* 111(15):5610–5615. <https://doi.org/10.1073/pnas.1316145111>
- Svenning J, Sandel B (2013) Disequilibrium vegetation dynamics under future climate change. *Am J Bot* 100(7):1266–1286. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200469>
- Tan H, Hirst AG, Atkinson D, Kratina P (2021) Body size and shape responses to warming and resource competition. *Funct Ecol* 35(7):1460–1469. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13789>
- Tattersall GJ, Arnaout B, Symonds MRE (2017) The evolution of the avian bill as a thermoregulatory organ. *Biol Rev* 92(3):1630–1656. <https://doi.org/10.1111/brev.12299>
- Teplitsky C, Millien V (2014) Climate warming and Bergmann’s rule through time: is there any evidence? *Evol Appl* 7(1):156–168. <https://doi.org/10.1111/eva.12129>
- Thomas ALR, Balmford A (1995) How Natural Selection Shapes Birds’ Tails. *Am Nat* 146(6):848–868. <https://doi.org/10.1086/285828>
- Tian L, Benton MJ (2020) Predicting biotic responses to future climate warming with classic ecogeographic rules. *Curr Biol* 30(13):R744–R749. [10.1016/j.cub.2020.06.003](https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.06.003)
- Van Buskirk J, Mulvihill RS, Leberman RC (2010) Declining body sizes in North American birds associated with climate change. *Oikos* 119(6):1047–1055. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.18349.x>
- Visser ME, Both C (2005) Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proc R Soc B Biol Sci* 272(1581):2561–2569. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3356>
- Weeks BC, Willard DE, Zimova M, Ellis AA, Witynski ML, Hennen M, Winger BM (2020) Shared morphological consequences of global warming in North American migratory birds. *Ecol Lett* 23(2):316–325. <https://doi.org/10.1111/ele.13434>
- Welham SJ, Gezan SA, Clark SJ, Mead A (2014) Statistical Methods in Biology: Design and Analysis of Experiments and Regression. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, FL, United States
- Winker K (1993) Specimen shrinkage in Tennessee Warblers and "Traill's" Flycatchers. *J Field*

- Ornithol 64:331-336.
- Wilson RE, McCracken KG (2008) Specimen shrinkage in Cinnamon Teal. Wilson J Ornith 120: 390-394. [10.1676/07-040.1](https://doi.org/10.1676/07-040.1)
- Yom-Tov Y, Geffen E (2011) Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: probable causes and pitfalls. Biol Rev 86(2):531–541. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00168.x>
- Yom-Tov Y, Yom-Tov S, Wright J, J. R. Thorne C, Du Feu R (2006) Recent changes in body weight and wing length among some British passerine birds. Oikos 112(1):91–101. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14183.x>
- Youngflesh C, Saracco JF, Siegel RB, Tingley MW (2022) Abiotic conditions shape spatial and temporal morphological variation in North American birds. Nat Ecol Evol 6(12):1860–1870. <https://www.nature.com/articles/s41559-022-01893-x#citeas>
- Zimmer K, Isler ML (2020). Pacific Antwren (*Myrmotherula pacifica*), version 1.0. In Birds of the World (J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, and E. de Juana, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.pacant.01>
- Zimova M, Weeks BC, Willard DE, Giery ST, Jirinec V, Burner RC, Winger BM (2023) Body size predicts the rate of contemporary morphological change in birds. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 120 (20) e2206971120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2206971120>

Material suplementario

Material suplementario 1 - Tablas y figuras suplementarias

Material suplementario 2- Versión en español