



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

DIMORFISMO SEXUAL EN TAMAÑO, SELECCIÓN  
SEXUAL Y REGLA DE RENSCH EN COLIBRÍES (AVES:  
TROCHILIDAE)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A :

JOSÉ RICARDO RUIZ ALBIZURI



TUTOR

DR. MARTÍN ALEJANDRO SERRANO MENESES

2008



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

¿Pueden las palabras reemplazar tu vida y tu muerte? Aunque hubieras aprendido todas las formas de la dialéctica, éstas nunca podrían ser equiparadas con la realidad.

Huang Po

A mi familia.

A mi abuela.

A ti.

A mí.

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco a mi asesor Alejandro Martín Serrano Meneses por su apoyo a todo lo largo de mi trabajo de tesis. A Alejandro Córdoba, Raúl Cueva del Castillo, Carlos Lara y Alejandra Valero por su revisión y comentarios del manuscrito. A la Dra. Patricia Escalante del Instituto de Biología UNAM por proporcionarme la Base de datos de la Colección Nacional de Aves.

# ÍNDICE

|                                                                                                          | Página |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------|
| Resumen                                                                                                  | 6      |
| I. Introducción                                                                                          | 7      |
| 1.1 Dimorfismo Sexual en Tamaño (DST)                                                                    | 7      |
| 1.1.1 Distribución del dimorfismo sexual en tamaño en aves                                               | 8      |
| 1.1.2 Hipótesis funcionales del DST                                                                      | 9      |
| 1.2 Regla de Rensch                                                                                      | 12     |
| 1.2.1 Distribución regla de Rensch                                                                       | 13     |
| 1.2.2 Distribución de la regla de Rensch en aves                                                         | 14     |
| 1.2.3 Hipótesis explicativas de la regla de Rensch                                                       | 15     |
| 1.2.4 Hipótesis explicativas particulares de la regla de Rensch                                          | 16     |
| 1.3 Biología de los colibríes                                                                            | 17     |
| 1.4 Reproducción de los colibríes                                                                        | 19     |
| 1.4.1 Distribución de la conducta de lek en colibríes                                                    | 20     |
| 1.4.2 Variación en la formación de leks en colibríes                                                     | 20     |
| 1.5 Estudios precedentes de la regla de Rensch en colibríes                                              | 21     |
| II. Justificación                                                                                        | 24     |
| 2.1 Estudio del dimorfismo sexual en tamaño                                                              | 24     |
| 2.2 Elección del modelo biológico                                                                        | 24     |
| III. Objetivos                                                                                           | 25     |
| IV. Hipótesis y predicciones                                                                             | 26     |
| V. Método                                                                                                | 27     |
| 5.1 Datos y filogenia                                                                                    | 27     |
| 5.2 Análisis filogenéticos comparativos                                                                  | 27     |
| 5.3 Regla de Rensch                                                                                      | 28     |
| 5.4 Correlación entre del dimorfismo sexual en tamaño y las hipótesis<br>funcionales de selección sexual | 28     |
| 5.5 Determinación de la regla de Rensch por la selección sexual                                          | 29     |
| VI. Resultados                                                                                           | 30     |
| 6.1 Regla de Rensch                                                                                      | 30     |

|                                                                                                        |    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 6.2 Relación entre el DST con el sistema de apareamiento y la agilidad en el despliegue de los machos. | 31 |
| 6.3 Determinación de la regla de Rensch por la selección sexual                                        | 31 |
| VII. Discusión                                                                                         | 34 |
| 7.1 Regla de Rensch                                                                                    | 34 |
| 7.2 Dimorfismo sexual en tamaño y selección sexual                                                     | 35 |
| 7.3 Regla de Rensch explicada por selección sexual                                                     | 39 |
| VIII. Conclusiones                                                                                     | 41 |
| IX. Perspectivas                                                                                       | 42 |
| Apéndice 1 – Peso y sistema de apareamiento de las especies                                            | 43 |
| Apéndice 2 – Despliegues de las especies                                                               | 46 |
| Apéndice 3 – Filogenia                                                                                 | 56 |
| Apéndice 4 – Estandarización de los contrastes independientes                                          | 58 |
| Apéndice 5 – Análisis estadísticos no filogenéticos                                                    | 60 |
| Apéndice 6 – Métodos filogenéticos comparativos                                                        | 64 |
| A6.1 Métodos para tratar los problemas asociados a la similitud filogenética                           | 64 |
| A6.1.1 Método de los contrastes independientes                                                         | 65 |
| A6.1.1.1 Cálculo de los contrastes independientes                                                      | 66 |
| A6.1.2 Método de los mínimos cuadrados generalizados filogenéticos                                     | 67 |
| A6.2 Métodos de asignación de la longitud de las ramas de la filogenia                                 | 69 |
| XI. Bibliografía                                                                                       | 72 |

## RESUMEN

El dimorfismo sexual en tamaño (DST) es un fenómeno ampliamente observado en diferentes especies de animales y plantas dioicas. La regla de Rensch es un patrón alométrico existente en algunos grupos de animales en el que el DST disminuye cuando las hembras son el sexo más grande pero aumenta cuando los machos son el sexo de mayor tamaño. Este trabajo es un esfuerzo por comprender el fenómeno del DST y su alometría en colibríes, la segunda familia más numerosa de América, dentro del marco de su posible significado adaptativo. Se investiga el cumplimiento de la regla de Rensch en los colibríes (Aves: Trochilidae), así como la relación de dos estimadores de la selección sexual (sistema de apareamiento y agilidad en el despliegue del macho) con el DST y este patrón alométrico. Según nuestros resultados la regla de Rensch se cumple en esta familia. El DST en esta familia es predicho significativamente por la agilidad en el despliegue de los machos, pero no por el sistema de apareamiento. La alometría de la regla de Rensch no es explicada por ninguno de estos factores.

# I. INTRODUCCIÓN

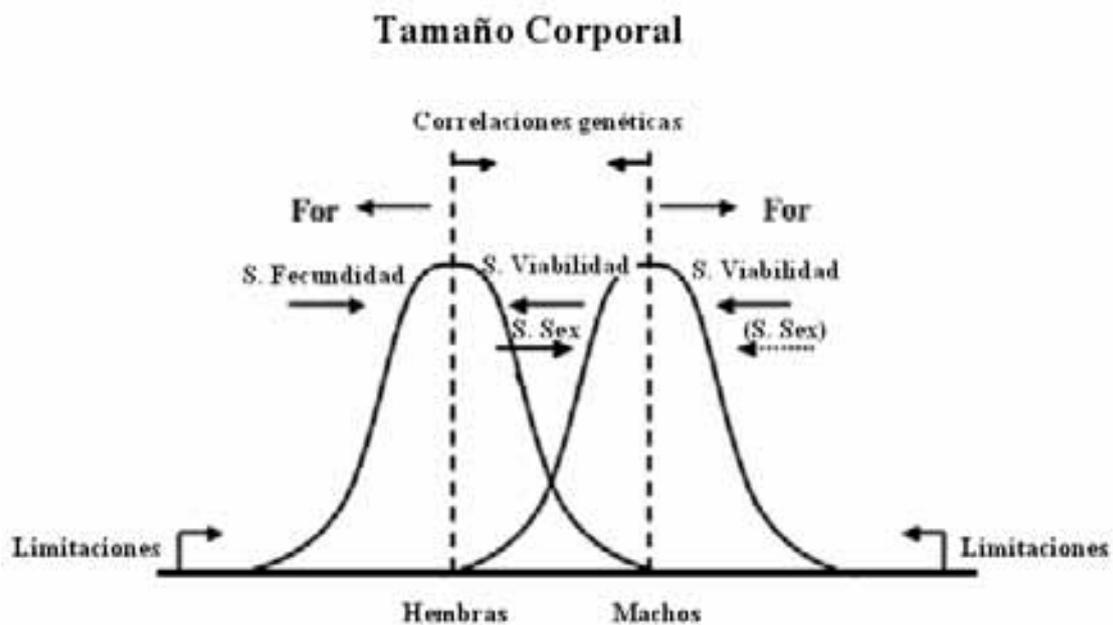
## 1.1 Dimorfismo Sexual en Tamaño

El dimorfismo sexual en tamaño (DST) es la diferencia en el tamaño corporal promedio de los machos adultos y las hembras adultas en las poblaciones naturales de linajes de animales y de plantas dioicas (Fairbairn et al. 2007).

El tamaño corporal está correlacionado fuertemente con varias características adaptativas. La selección de fecundidad en las hembras, y la selección sexual sobre los machos son las principales fuerzas evolutivas que promueven la tendencia hacia un tamaño corporal grande en varios organismos. Existen fuerzas selectivas opuestas que contrarrestan esta tendencia, principalmente la selección de viabilidad (Blanckenhorn 2000).

El equilibrio de estas presiones selectivas, si es diferente en cada sexo, ocasiona el DST, dentro de ciertos límites impuestos por la genética, la historia filogenética, la fisiología y del desarrollo (Figura 1; Blanckenhorn 2000).

En la mayor parte del reino animal, incluyendo peces, anfibios, reptiles y prácticamente todos los invertebrados, las hembras generalmente son mayores que los machos (frecuentemente mucho más grandes), aunque en la mayoría de los linajes de aves y mamíferos los machos generalmente son mayores que las hembras. Sin embargo, también en estos grupos existen varias especies donde las hembras son más grandes que los machos (Abouheif & Fairbairn 1997). Tal es el caso de los murciélagos (Chiroptera), conejos y liebres (Lagomorpha, Leporidae), misticetos, aves rapaces (Falconiformes) y búhos (Strigiformes), y muchos otros linajes contienen al menos algunas especies en las que las hembras son más grandes que los machos (Fairbairn 2007).



**Figura 1.** Modelo de equilibrio diferencial para la evolución del dimorfismo sexual en tamaño (DST), mostrando las principales presiones selectivas sobre el tamaño corporal y el DST. Distribuciones del tamaño corporal cuando los machos son más grandes que las hembras. La selección de fecundidad tiende a seleccionar incrementos en el tamaño de las hembras, y la selección sexual incrementos en el tamaño de los machos (pero ocasionalmente lo contrario). La selección de viabilidad tiende a seleccionar tamaños pequeños en ambos sexos. La especialización en el forrajeo puede seleccionar tamaños divergentes en los sexos. Si estas presiones de selección se equilibran de manera diferente en los sexos se produce el DST. Algunas limitantes generales, así como las correlaciones genéticas pueden limitar la evolución del DST (Tomada de Blanckenhorn 2005).

### 1.1.1 Distribución del Dimorfismo Sexual en Tamaño en Aves

El estudio más completo que se tiene del DST en la clase Aves es el de Székely et al. 2007 (realizado con datos de 3767 (38.8%) de las 9702 especies de aves, agrupadas en 125 de las 146 familias). En su estudio, Székely et al. (2007) utilizaron datos de cinco rasgos morfológicos: masa corporal, longitud de las alas, longitud del tarso, longitud del pico y longitud de la cola). Según sus análisis, los machos son más grandes que las hembras, sin importar que característica morfológica sea observada, siendo consistente esto, tanto a nivel especies como a nivel familia.

La distribución del DST es leptocurtica (existen más especies alrededor de la media que lo predicho por una distribución normal), y las correlaciones entre las cinco

características de DST fueron débiles, particularmente entre la longitud de la cola y las otras cuatro. El DST de la mediana de la masa corporal fue el mayor y el de la longitud del tarso fue menor. Además, la dispersión en el DST fue mayor en la masa corporal que en la longitud alar, del tarso y del pico (Székely et al. 2007).

La familia Trochilidae muestra uno de los rangos más grandes de DST (medido como el rango intercuartil) en longitud alar (junto con las familias Tytonidae, Otidae y Ciconiidae), y en longitud del pico (junto con las familias Eurylaimidae, Otidae y Threskiornithidae). En cuanto a masa corporal, el rango más grande pertenece a Otidae, Tytonidae y Centropidae, en longitud del tarso: Tytonidae, Otidae y Phasianidae, y en longitud de la cola: Nectariniidae, Menuridae y Cerylidae (Székely et al. 2007).

### 1.1.2 Hipótesis funcionales del DST

Para explicar el dimorfismo sexual en tamaño se han propuesto diferentes hipótesis, las cuales pueden clasificarse en dos categorías: de selección natural y de selección sexual.

Entre las hipótesis que atribuyen el DST a las presiones de **selección natural** sobre los sexos están las siguientes:

#### 1) Hipótesis de la división de los recursos (utilización diferencial del nicho)

El conocimiento del dimorfismo sexual en características no relacionadas con las funciones reproductivas (como estructuras locomotoras o alimenticias) que suelen asociarse a diferencias ecológicas entre los sexos, ha dado lugar a la hipótesis de que el DST puede reflejar adaptación de los sexos a diferentes roles ecológicos más que a diversos roles reproductivos (Slatkin 1984).

Esta hipótesis predice que el DST puede originarse debido a una especialización ecológica divergente para evitar explotar los mismos recursos cuando los machos y las hembras forrajeen juntos y emplean el mismo territorio. Esto puede ocurrir si ambos padres permanecen cerca de la cría y si el alimento es limitado. De esta manera la pareja dimórfica puede explotar un nicho ecológico más amplio que una pareja monomórfica

(Serrano 2006). En esta hipótesis cualquiera de los sexos puede ser más grande que el otro.

## 2) Hipótesis de la selección por fecundidad

Esta hipótesis predice un aumento en el tamaño relativo de la hembra respecto al macho con la fecundidad.

Si uno de los sexos, en este caso las hembras, gana más en fecundidad por unidad de tamaño corporal que lo que el otro gana por sus ventajas en el apareamiento (ver Andersson 1994). Esto es particularmente cierto cuando la cavidad corporal de la hembra limita la producción de la prole (como en muchos peces y ranas) y cuando los machos invierten más en buscar y en desplegar a las hembras que en luchar por ellas (Székely et al. 2000).

Un ejemplo de grupos donde esta hipótesis parece ser particularmente aplicable son arañas, insectos (Honêk 1993), peces (Perrone 1978) y anfibios (Woolbright 1983) en donde se ha encontrado que existe una relación positiva entre el tamaño corporal de la hembra y su fecundidad.

Las hipótesis de **selección sexual** postulan que si la selección sexual direccional actúa más fuertemente en un sexo que en otro, se produce un cambio evolutivo correlacionado pero más débil en el otro sexo. La ventaja selectiva, sin embargo, puede depender de si la competencia ocurre en la tierra o en el aire. Si la competencia es en tierra el tamaño grande puede ser ventajoso selectivamente, mientras que si la competencia se da en el aire, entonces pueden verse beneficiados los machos pequeños por la mayor maniobrabilidad (Andersson & Norberg 1981, Székely et al. 2000).

El efecto de la selección sexual en el DST puede ser evaluado mediante dos componentes de la conducta reproductiva:

### 1) Competencia por pareja

El DST puede originarse si la competencia entre los individuos de un mismo sexo por reproducirse (típicamente entre machos) es más intensa que la competencia que se da

entre los individuos del otro sexo siempre y cuando el tamaño esté relacionado con el éxito reproductivo (Székely et al. 2000).

Un ejemplo donde esta hipótesis parece aplicarse es el estudio de Székely (2004) en aves costeras, en el que se muestra que una competencia más intensa entre los machos está asociada a un incremento en el DST en el que el macho es más grande que la hembra. Raihani et al. (2006) realizaron un estudio con avutardas de 25 especies empleando contrastes independientes y basándose en la longitud alar. Sus análisis muestran que la regla de Rensch (ver la siguiente sección) se cumple en este grupo de manera estadísticamente significativa (tanto para los datos de especies como para los contrastes independientes). Además sus datos muestran que los cambios evolutivos tendientes a un tamaño mayor del macho respecto a la hembra están correlacionados con una creciente intensidad en la competencia por aparearse. Asimismo los cambios evolutivos hacia despliegues más ágiles se correlacionan con un tamaño menor de los machos respecto a las hembras. En su modelo multivariado tanto los incrementos en la intensidad de la competencia de apareamiento como los decrementos en la agilidad de los despliegues se correlacionaron con cambios evolutivos hacia machos más grandes respecto de las hembras de modo estadísticamente significativo, lo que apoya tanto la hipótesis de la intensidad en la competencia por el apareamiento como la de agilidad en el despliegue (descrita a continuación).

## 2) Agilidad en el despliegue

Puesto que diversos aspectos de la agilidad y maniobrabilidad se ven reducidos al aumentar la masa corporal de las aves en animales geoméricamente iguales (Andersson & Norberg 1981, Hedenström 1992) si la competencia entre los machos ocurre en el aire, los machos pequeños pueden tener una ventaja sobre los de mayor tamaño. Al disminuir el tamaño, la aceleración lineal y angular es mayor, el radio de giro menor y la velocidad de ascenso y horizontal son mayores. Únicamente la velocidad máxima del vuelo en picada se incrementa con el tamaño corporal (Andersson & Norberg 1981).

Una talla pequeña podría ayudar a los machos en la competencia por territorios, y en la competencia por hembras, si éstas prefieren a los machos más acrobáticos (Székely et al. 2000).

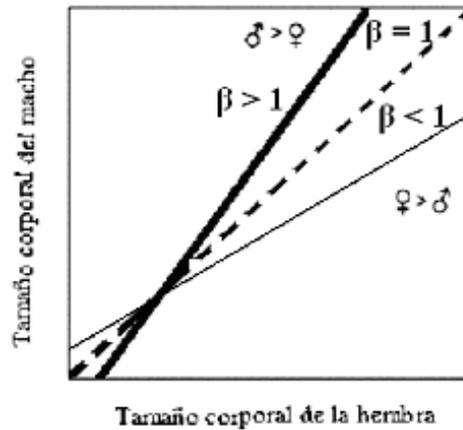
Un ejemplo donde esta hipótesis parece aplicarse es el estudio de Székely (2004) en aves costeras. De acuerdo con sus datos, existe una interacción significativa entre la competencia sexual y la agilidad: hay una tendencia evolutiva a que en las especies con una competencia más intensa entre los machos la hembra sea el sexo más grande si los despliegues de los machos son ágiles; pero a que los machos sean más grandes que las hembras cuando aquellos no exhiben despliegues ágiles. Otro ejemplo es el estudio de Raihani et al. 2006 donde el DST se correlaciona con la agilidad en el despliegue según lo predicho por esta hipótesis (ver arriba en la hipótesis de “Competencia por pareja”).

Existen además estudios interespecíficos como el realizado por Blomqvist et al. (1997) con correlimos (*Calidris alpina*) en siete localidades, donde se observa que la tasa de despliegue y la proporción de tiempo empleado en los despliegues es mayor en los machos de menor tamaño. Además los machos de menor tamaño realizaron los componentes del despliegue energéticamente costosos más frecuentemente y por un tiempo proporcionalmente mayor que los machos de mayor tamaño.

## **1.2 Regla de Rensch**

La regla de Rensch se refiere a un patrón en el que en grupos de especies cercanamente relacionados existe una relación positiva entre el DST y el tamaño corporal (Fairbairn 1997), y predice que el dimorfismo sexual en tamaño estará positivamente correlacionado con el tamaño corporal promedio (hiperalometría) en taxa en que el macho es el sexo de mayor tamaño, y negativamente correlacionado con el tamaño corporal promedio (hipoalometría) en taxa en que la hembra es el sexo de mayor tamaño (Abouheif y Fairbairn 1997; Fig. 2, Modificada de Serrano-Meneses et al. (2008)).

Una manera estadística de cuantificar esta regla alométrica en tamaño es graficar el logaritmo del tamaño corporal del macho en función del logaritmo del tamaño corporal de la hembra, y calcular la pendiente de la relación de ambas variables mediante el uso de regresión del eje mayor (REM) (Fairbairn 1997). Las pendientes mayores a 1 indican una alometría positiva consistente con la regla de Rensch (Fairbairn 1997).



**Figura 2.** La regla de Rensch predice una divergencia evolutiva mayor en el tamaño del macho que en el de la hembra, independientemente de cuál sexo sea más grande (Abouheif y Fairbairn 1997). Normalmente se grafica el logaritmo del tamaño del macho en función del logaritmo de la hembra de taxa cercanamente relacionados: una pendiente mayor a uno ( $\beta > 1$ ) indica conformidad con la regla de Rensch, una pendiente igual a uno ( $\beta = 1$ ) indica que no hay relación entre el DST y el tamaño, y por tanto la divergencia en el tamaño del macho es igual al de la hembra, y una pendiente menor que uno ( $\beta < 1$ ) indica una relación entre el DST y el tamaño, siendo la divergencia del tamaño de la hembra mayor que la del macho. La figura ha sido modificada de Serrano-Meneses et al. (2008).

Cuando la regla de Rensch se cumple podemos observar que en los clados en los cuales las hembras tienden a ser más grandes que los machos, el DST disminuye cuando el tamaño aumenta, mientras que en los clados en los que los machos tienden a ser más grandes que las hembras el DST se incrementa al aumentar el tamaño (fig. 2; Abouheif y Fairbairn 1997, Colwell 2000, Raihani et al. 2006).

### 1.2.1 Distribución taxonómica de la Regla de Rensch

La regla de Rensch se cumple en diversos grupos taxonómicos, por ejemplo en insectos: moscas drosófilidas (Blanckenhorn et al. 2007), ácaros de flores (Colwell 2000), heterópteros, lepidópteros y odonatos (Blanckenhorn et al. 2007), aves: aves salvajes (Abouheif y Fairbairn 1997), colibríes (Colwell 2000), Charadriidae (Székely et al. 2004), avutardas (Raihani et al. 2006) y lagópodos (Payne 1984); peces salmónidos (Young 2005); reptiles: lagartos (Agamidae, Iguanidae, Anguillidae y Eublepharidae), víboras (Natricinae, Colubrinae y Elapidae), tortugas (Geoemydidae y Kinosternidae)

(Cox et al. en Fairbairn et al. 2007); la clase mammalia (Fairbairn et al. 2007), y dentro de ésta también en primates y diprotodontios (Lindenfors et al. 2007).

### **1.2.2 Distribución de la Regla de Rensch en aves**

Según el estudio de Székely et al. 2007 (realizado con datos de 3767 de las 9702 especies de aves, agrupadas en 125 de las 146 familias) la distribución de las pendientes de las regresiones del eje mayor (REM) de las familias de aves estudiadas es significativamente mayor que 1.0 para las cinco características de su estudio (masa corporal, longitud de las alas, longitud del tarso, longitud del pico y longitud de la cola), lo que sugiere que la mayoría de las familias de aves exhibe la relación alométrica en tamaño para estas características. El grado de alometría no difirió entre las características evaluadas.

Las familias que mostraron la alometría más fuerte consistente con la regla de Rensch fueron Nectariniidae, Otididae, Passeridae, Phasianidae y Cisticolidae. Las familias que mostraron una alometría más intensa opuesta a la regla de Rensch fueron Threskiornidae, Charadriidae, Scolopacidae, Regulidae y Columbidae (Székely et al. 2007).

El estudio de Székely et al. (2007) fue congruente con los estudios anteriores que afirmaban la existencia de la regla de Rensch en las siguientes familias de aves: aves playeras (Székely et al. 2004), avutardas (Payne 1984; Rainahi et al. 2006), Galliformes (Fairbairn 1997), lagópedos (Payne 1984; Lislievand et al. 2007), Passeriformes, Pelecaniformes, Procellariiformes (Fairbairn 1997) y Trochilidae (Fairbairn 1997; Colwell 2000). Por otra parte, no encontró evidencia de la regla de Rensch en aves marinas siendo congruente con el estudio de Serrano-Meneses y Székely (2006), ni tampoco en las siguientes familias: Falconiformes, Strigiformes, Anseriformes, Caradriformes discrepando con el estudio de Fairbairn (1997).

### 1.2.3 Hipótesis explicativas de la Regla de Rensch

Aunque existen numerosas hipótesis sobre la causa de este patrón de alometría en el DST, hasta ahora no existe ninguna explicación general sobre su causa (Fairbairn 1997, pero ver Dale et al. 2007).

De las numerosas hipótesis funcionales se mencionan a continuación las más generalizables a distintos taxa, y las que tienen mejor sustento teórico (Fairbairn 1997).

- 1) Selección correlacional. Las fuerzas selectivas que afectan el tamaño de hembras y machos no son independientes entre sí. El éxito reproductivo de los machos puede depender significativamente de su tamaño relativo a las hembras; por ejemplo, para cargar a la hembra durante el cortejo o la cópula, si las parejas permanecen únicas por periodos prolongados, como en algunos invertebrados, o si el macho debe superar cierta resistencia física por parte de la hembra a aparearse. Aún en ausencia de interacciones reproductivas, la selección de machos grandes puede favorecer un tamaño grande en las hembras, pues éstas tienden a producir hijos de mayor tamaño cuanto más grandes son. Si debido a lo anterior el tamaño corporal óptimo de un sexo depende del tamaño corporal del otro, cambios en el tamaño de un sexo tendrán como consecuencia el que se favorezcan cambios correlacionados en el otro sexo, aunque de menor intensidad. La selección que ocasione el DST puede actuar sobre machos, en cuyo caso se espera una alometría consistente con la regla de Rensch, o sobre las hembras, en cuyo caso se espera alometría inconsistente con la regla de Rensch (Fairbairn 1997).
- 2) Un tamaño grande facilita la evolución del DST, puesto que incrementa la probabilidad de que la selección sexual actúe en el tamaño corporal en vez de en otra característica (plumaje, color, vocalizaciones, etc.). La eficiencia de las armas y de las competencias de fuerza se incrementa con el tamaño corporal puesto que la energía de un golpe se incrementa más rápidamente con el tamaño que la habilidad de absorber la energía de ese golpe. Por otra parte, conforme aumenta el tamaño corporal la fuerza también aumenta, pero la agilidad

disminuye, por lo que las especies grandes dependen más de la fuerza y las pequeñas dependen más de la agilidad y los despliegues (Fairbairn 1997).

- 3) Hipótesis de repuesta correlacionada de las hembras a selección sexual en el macho. La selección sexual que favorece a los machos grandes produce incremento en el tamaño del macho y un incremento correlacionado en el tamaño de la hembra (pero menor) debido a la correlación genética entre los sexos (Lande 1980). De modo que en taxa en los que el sexo grande son los machos, los incrementos en el tamaño de ambos sexos van acompañados por un DST que se incrementa. En cambio, en taxa en que las hembras son el sexo más grande, estas respuestas van acompañadas de una disminución en el DST (Abouheif y Fairbairn 1997). Hay que decir, sin embargo, que esta hipótesis es controversial, pues predice que las hembras regresen a su óptimo de selección natural en el equilibrio (Lande 1980), y por tanto las hembras serían estadísticamente independientes del tamaño del macho. Por tanto, el modelo sólo predice alometría cuando el DST no está en equilibrio (Abouheif y Fairbairn 1997).

#### **1.2.4 Hipótesis explicativas particulares de la regla de Rensch**

Existen condiciones que pueden producir un patrón alométrico consistente con la regla de Rensch, en que el tamaño de los machos varía más que el tamaño de las hembras (Abouheif and Fairbairn 1997): si el tamaño corporal sufrió una radiación interespecífica en respuesta a los recursos, entonces una presión selectiva estabilizadora más fuerte o limitantes más fuertes en el tamaño de la hembra que en el del macho pueden producir un patrón conforme a la regla de Rensch en ausencia completa de selección sexual en el macho (Fairbairn 1997, Colwell 2000).

Colwell (2000) propone para explicar el patrón alométrico de la regla de Rensch considerar la diferencia en los costos reproductivos de machos y hembras según la abundancia de los recursos. Según esta hipótesis dado que durante la época reproductiva los machos tienen costos considerablemente mayores que las hembras por unidad de peso (debido a los despliegues aéreos energéticamente costosos y a las interacciones

agresivas con machos competidores, incluyendo en algunos casos la defensa del territorio, y en otros los despliegues realizados en los leks por varias horas; mientras que las hembras generalmente pasan mucho tiempo del cortejo observando perchadas), éstos deben pagar el costo de dos posibles maneras: manteniendo una tasa individual de consumo de recursos mayor que el de las hembras durante el cortejo o siendo más pequeños que éstas. Colwell (2000) argumenta que los machos de especies con acceso a recursos más abundantes (especies de mayor tamaño) tenderán a pagar el costo reproductivo consumiendo más, mientras que los machos de especies restringidas a escasos recursos (especies de menor tamaño) pagarán los costos siendo más pequeños que las hembras. Resulta fundamental la selección sexual en esta hipótesis dada la diferencia de roles sexuales en las especies de colibríes.

### **1.3 Biología de los colibríes**

La familia de los colibríes (Trochilidae) representa la segunda familia más diversa de aves del continente americano, con aproximadamente 331 especies descritas, agrupadas en 104 géneros (McGuire et al. 2007), y dos subfamilias: Trochilinae y Paethornithinae (del Hoyo et al. 1999).

Los colibríes forman una unidad filogenética, aunque las relaciones con sus grupos hermanos son aun debatidas. Tradicionalmente los colibríes son clasificados dentro de los Apodiformes, junto con las familias Hemiprocnidae (vencejos arborícolas) y Apodidae (vencejos) (del Hoyo et al. 1999).

Los colibríes ocupan un rango amplio de hábitats del continente americano. Su área de distribución comprende desde Alaska hasta la Tierra del Fuego, desde el nivel del mar hasta cerca de 4500m, incluyendo toda clase de hábitats en donde existan plantas con flores (del Hoyo et al. 1999). Más del 50% de las especies de colibríes habitan en las regiones montañosas. La región altitudinal con mayor diversidad en especies de colibríes es la zona de transición entre el bosque andino y el adyacente bosque submontano inferior, aproximadamente de 2500-1800m, donde la temperatura diaria oscila constantemente entre 12-16°C. Los colibríes tienen un alto grado de diversificación ecológica, coexistiendo en la mayor parte de las comunidades en las que

se encuentran varias especies. Algunas comunidades llegan a tener, en los sitios con mayor riqueza, 25 o más taxa (McGuire et al. 2007).

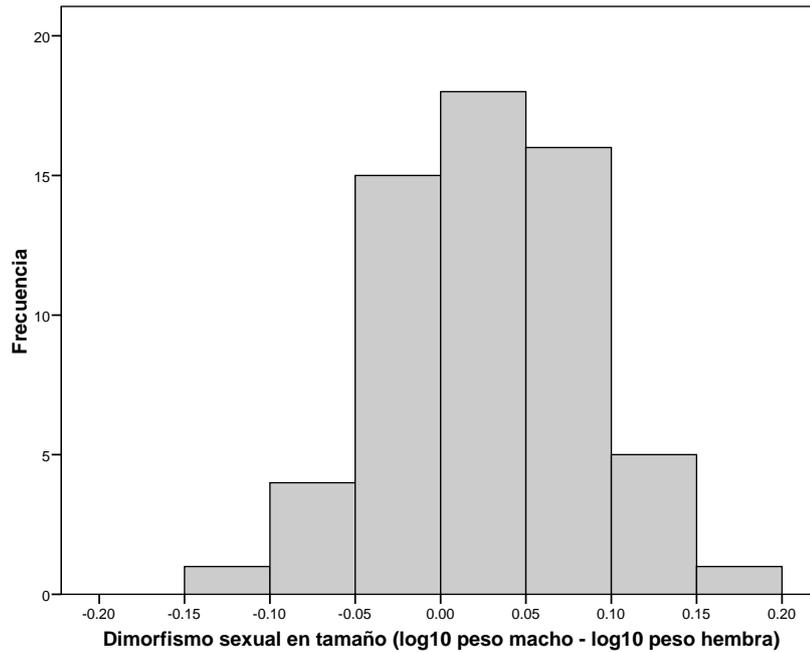
Los colibríes, en general, no son migrantes; hay pocas especies que hagan un movimiento estacional sustancial que se pueda reconocer como migración (del Hoyo et al. 1999).

Los colibríes son nectarívoros altamente evolucionados que dependen casi completamente de las secreciones azucaradas ricas en carbohidratos (néctar) de las flores de las plantas ornitófilas. Su dieta se compone de aproximadamente un 90% de néctar y un 10% de artrópodos y polen (del Hoyo et al. 1999).

La mayoría de las especies de colibríes tiene un tamaño de entre 6 y 12 cm de longitud y un peso de 2.5-6.5g. En esta familia se encuentra el ave más liviana del mundo, *Calypte helenae* con un peso aproximado de 2g. El colibrí de mayor tamaño, *Patagona gigas*, pesa 20g. Lo anterior nos brinda un rango de pesos de un orden de magnitud (Colwell 2000). Además, existen tanto especies en las que las hembras son más grandes que los machos como especies en las que los machos son el sexo más grande (Colwell 2000; Fig. 3).

Siendo endotermos de tamaño pequeño, los colibríes sufren de altas pérdidas de calor. Tienen las tasas metabólicas basales específicas de masa más altas de todas las aves; y debido a su vuelo, que demanda mucha energía, los requerimientos de oxígeno más altos de todos los vertebrados. Un colibrí de 4-5g tiene un requerimiento energético diario de 30-35kJ aproximadamente, por lo que debe consumir el néctar de 1000-2000 flores cada día (del Hoyo et al. 1999).

En la subfamilia Trochilinae la mayoría de los colibríes muestran un marcado dimorfismo en el color del plumaje. Los machos tienen colores iridiscentes brillantes de varios tonos metálicos rojizos, anaranjados, verdes y azules; comúnmente muestran en la cabeza crestas, cuellos, rectrices y otras plumas, mientras que las hembras tienen una apariencia menos llamativa, y usualmente no presentan plumajes brillantes (del Hoyo et al. 1999).



**Figura 3.** Distribución del dimorfismo sexual en tamaño (DST) ( $\log_{10}$  peso macho –  $\log_{10}$  peso hembra) según datos recopilados para este estudio (media= 0.02, Desv. Est. = 0.059, n= 60; ver Material y Métodos, y Apéndice 1).

#### 1.4 Reproducción de los colibríes

Los colibríes son promiscuos, dado que tanto hembras como machos pueden tener múltiples parejas durante la época reproductiva y que estas parejas no son permanentes, reuniéndose los sexos únicamente durante la cópula (Carlos Lara com. pers.). La hembra es la única que brinda cuidado parental (Bleiweiss 1998). Prácticamente todas las actividades relacionadas con la construcción del nido y la crianza de los hijos las realiza exclusivamente la hembra. Ninguna otra de las grandes familias de aves parece haber adaptado tan intensamente esta tendencia hacia la exención del macho de las responsabilidades de anidación y las consecuentes tendencias promiscuas de apareamiento (Johnsgard 1997).

Los sistemas de apareamiento tienen variantes y, como se verá más adelante, con frecuencia existen variaciones tanto inter- como intraespecíficas dependiendo de diversos factores que aún no son comprendidos en su totalidad (Payne 1984). Existen especies en las que los machos defienden un territorio rico en alimento y se aparean con

las hembras que lo visitan, mientras que en otras especies los machos se congregan en leks.

Los leks se han definido tradicionalmente como sistemas en los que los machos se congregan en áreas de despliegue (exhibición) que las hembras visitan con el único propósito de aparearse –los machos se congregan en grupos densos o dispersos (laxos) y no proveen otros recursos para la hembra que el esperma (Andersson 1994; Höglund and Alatalo 1995).

#### **1.4.1 Distribución de la Conducta de Lek en Colibríes**

La conducta de lek (ver definición en el apartado “Reproducción”) ha sido documentada en varias especies de esta familia (Stiles y Wolf 1979; Payne 1984; Höglund & Alatalo 1995, Bleiweiss 1997, 1998, Ramjohn 2000), en donde ha evolucionado independientemente en varios linajes (Bleiweiss 1998). Esta conducta se encuentra ampliamente distribuida. Predomina en la subfamilia de los ermitaños (Phaethornithinae) pero también existe en muchos miembros de la subfamilia Trochilinae (Bleiweiss 1998).

En cerca de la mitad de las especies tropicales en las cuales se ha observado el sistema de apareamiento, los machos se reúnen en leks al menos ocasionalmente. En contraste, los colibríes de Norteamérica no forman leks comúnmente (Payne 1984).

#### **1.4.2 Variación en la Formación de Leks en Colibríes**

La conducta de lek varía según las poblaciones locales y la temporada. Los machos de algunas poblaciones de *Phaethornis ruber* forman leks mientras que otras son solitarias. Los machos de *Calypte anna* pueden cambiar, de formar territorios individuales basados en el alimento, a realizar despliegues en leks temporales y viajar de un sitio de alimento no defendido a otro, de acuerdo a la cantidad de alimento disponible en el momento (Payne 1984).

Stiles & Wolf (1979) proponen que la determinante crítica del pico adaptativo hacia el que una especie puede evolucionar –si exhibe un sistema social de leks o de

apareamiento territorial centrado en alimento- parece ser si los machos que se reproducen pueden controlar áreas ricas para alimentarse que puedan servir como estaciones de apareamiento. (Stiles & Wolf 1979).

Puesto que algunos colibríes se congregan en leks en respuesta a factores locales de su hábitat (como el alimento), y otros regularmente forman asociaciones o leks, es difícil definir sus patrones espaciales (Payne 1984).

El hecho de formar leks es aparentemente tanto una respuesta evolutiva como una respuesta inmediata del comportamiento de los colibríes a la abundancia local de néctar y de flores (particularmente de epífitas y hierbas que se dan en pequeñas aglomeraciones). La distribución de las fuentes alimenticias, sin embargo, no explica la evolución de los leks en las aves que se alimentan de néctar en general (Payne 1984).

### **1. 5 Estudios precedentes de la regla de Rensch en colibríes**

Este estudio no es el primero que tenga entre sus objetivos probar la regla de Rensch en la familia Trochilidae. En los siguientes estudios se ha intentado probarla:

**Payne (1984)** realiza un estudio con diferentes grupos de aves, entre ellos los colibríes. Emplea 32 especies de colibríes, y trata de observar la relación entre el dimorfismo sexual en tamaño (empleando para esto la longitud de las alas) y el tamaño de la hembra y el sistema de apareamiento.

Según Payne (1984) en los colibríes el dimorfismo sexual está más asociado con el tamaño corporal de la hembra que con el sistema de apareamiento. Sus datos son aparentemente consistentes con la regla de Rensch aunque no emplea ninguna prueba estadística. Tampoco usa ningún método para tomar en cuenta la historia filogenética.

Payne (1984) menciona que la ausencia de asociación del dimorfismo sexual con el sistema de apareamiento puede deberse al comportamiento oportunista de los colibríes, pues el sistema de apareamiento puede variar dentro de límites más bien amplios, dependiendo de la dispersión, riqueza y posibilidad de defender los recursos.

**Colwell (2000)** encuentra el cumplimiento de la regla de Rensch en la familia de colibríes. Dos son sus estimadores de DST, la longitud del culmen y la masa corporal. Colwell (2000) emplea una filogenia que arma a partir de una hipótesis filogenética de los clados mayores de esta familia basada en la hibridación de ADN (Bleiweiss et al. 1997), utilizando para la subfamilia Phaethorninae una filogenia basada en la electroforesis de proteínas (Gill y Gerwin 1989), y añadiendo para la subfamilia Trochilinae especies de la filogenia de Zusi y Bents (1982) basada en caracteres anatómicos, y acomodando dentro de otros géneros las especies según otras hipótesis filogenéticas, y colocando como politomías basales suaves dentro de la subfamilia Trochilinae aquellos géneros pertenecientes a esta subfamilia que no fueren contemplados ni por la filogenia de Bleiweiss (1997) ni por Zusi y Bents (1982). Debido a esto, no tiene datos independientes para estimar la longitud de las ramas de su filogenia, y aplica para estimarlas el método propuesto por Grafen (1989). Por otra parte, Colwell (2000) realiza un segundo cladograma, para probar la sensibilidad del análisis a las numerosas politomías suaves, con únicamente 51 especies de las 154 de la filogenia inicial, el cual no difiere significativamente del primer resultado.

Graficando el logaritmo del peso de la hembra contra el logaritmo del peso del macho obtienen:  $\beta = 0.84$  para los contrastes independientes, y  $\beta = 0.90$  para las especies. Sus datos muestran una alometría “mixta” para el DST, es decir, cruzan la línea de la igualdad en tamaño de los sexos (cuando en la gráfica del tamaño de un sexo en función del otro  $\beta = 1$ ), existiendo especies en que la hembra es más grande que el macho y otras en las que sucede lo contrario.

**Dale et al. (2007)** realizan un estudio sobre el dimorfismo sexual en tamaño en la clase Aves. Junto con otras 180 subfamilias de aves analizan datos de las dos subfamilias de colibríes (Trochilinae y Phaethornithinae), encontrando en ambas consistencia con la regla de Rensch. Además de las dos subfamilias de colibríes otras 108 subfamilias de aves son consistentes con este patrón alométrico, es decir, el 60.4% de las 182 subfamilias analizadas. Sin embargo, aunque controla por la influencia de la filogenia entre las subfamilias de la clase, no lo hace dentro de cada una de éstas, por lo que pueden ser cuestionables los resultados en este nivel taxonómico.

Sus análisis también muestran que tanto el grado de poliginia dentro de cada subfamilia, como el grado de agilidad en el despliegue están relacionados de manera significativa con el DST en las subfamilias analizadas. La filogenia empleada para los contrastes independiente en este análisis esta formada por varios estudios de datos moleculares, y la longitud de sus ramas se asignó en uno.

## II. JUSTIFICACIÓN

### 2.1 Estudio del dimorfismo sexual en tamaño

El DST se encuentra correlacionado frecuentemente con varias características fisiológicas así como con ventajas reproductivas (Serrano-Meneses 2006). El DST asimismo afecta y es afectado por la historia de vida, el comportamiento, el desarrollo y la ecología del organismo. Por eso el estudio de las posibles causas del DST nos brinda una buena oportunidad para intentar entender cómo trabaja la evolución por selección natural. De igual forma, el estudio de las causas del DST nos permite observar los efectos que la selección natural y sexual tienen en la diferenciación en tamaño entre los sexos, aún bajo la fuerte influencia de factores que pueden limitar su evolución (Fairbairn et al. 2007).

### 2.2 Elección del modelo biológico

Los colibríes son potencialmente un buen modelo para estudiar el dimorfismo sexual en tamaño y la regla de Rensch principalmente por tres razones: 1) Muestran un rango de tamaños relativamente amplio, teniendo una diferencia en sus pesos de un orden de magnitud (2-20g), 2) muestran un rango de DST en donde existen especies en las que la hembra es el sexo de mayor tamaño y otras en las que el macho es más grande, y 3) son un modelo adecuado para poner a prueba hipótesis de selección sexual, ya que las especies de esta familia muestran altos niveles de poliginia (indicador de un alto nivel de selección sexual), además de que exhiben variación en sus sistemas de apareamiento.

En este trabajo únicamente se analizaron hipótesis de selección sexual para probar el DST y la regla de Rensch. Estas hipótesis han probado ser predictores de la regla de Rensch en las subfamilias de la clase aves (Dale et al. 2007).

### **III. OBJETIVOS**

Objetivo General:

Probar si existe una relación entre estimadores de selección sexual (sistema de apareamiento y agilidad en el despliegue de los machos) y el DST y la regla de Rensch (previa comprobación de su cumplimiento) en colibríes (Aves: Trochilidae).

Objetivos Particulares:

- 1) Comprobar si la Regla de Rensch se cumple en los colibríes (Aves: Trochilidae).
- 2) Investigar la relación del DST con el sistema de apareamiento y la agilidad del despliegue de los machos.
- 3) Evaluar si la regla de Rensch en colibríes está determinada por la selección sexual.

## IV. HIPÓTESIS y PREDICCIONES

Las hipótesis a poner a prueba son dos:

### 1) **Competencia por pareja:**

El grado de poliginia determina la magnitud del DST.

**Predicción:** Existirá un mayor grado de DST en las especies con mayor grado de poliginia (la dirección del dimorfismo dependerá de la agilidad en el despliegue de los machos).

### 2) **Agilidad en el despliegue de los machos:**

La agilidad en el despliegue de los machos determina la magnitud del DST.

**Predicción:** A mayor agilidad en el despliegue de los machos menor tamaño de machos con respecto a las hembras

## V. MATERIAL y MÉTODOS

### 5.1 Datos y filogenia

Se colectaron datos de peso de ambos sexos, información sobre el sistema de apareamiento, y la descripción sobre el despliegue de cortejo para las especies de colibríes en fuentes publicadas (Apéndices 1 y 2). El sistema de apareamiento, un indicador de la intensidad de la competencia de apareamiento, fue calificado como: (1) no forman leks y (2) forman leks. La agilidad en el despliegue fue calificada como (1) baja y (2) alta.

La calificación de la agilidad del despliegue en la categoría “alta” se basó en el hecho de que presentara uno o más de los siguientes elementos: despliegue en picada en forma de “U” o “J” y / o con retiradas cercanas al objeto, maniobra de aros y ascenso vertical empinado. En la categoría “baja” fueron asignados todos los despliegues que no presentaron ninguno de los elementos anteriores.

La filogenia de los colibríes fue obtenida de un estudio molecular reciente (McGuire et al. 2007) que emplea dos genes mitocondriales codificantes de proteínas (N2 y N4), ARNts y dos intrones nucleares (AK1 y BFib). Establecimos la misma longitud para todas las ramas. Aquellas especies que no estaban en la filogenia de McGuire et al. (2007; 13 especies en total) fueron colocadas como politomías basales en los clados de sus especies hermanas, es decir, de su mismo género (11 especies) y otras 2 especies cuyos géneros no aparecían en la filogenia de McGuire et al. (2007) fueron colocadas de manera basal en el clado de la subfamilia Trochilinae (ver Apéndice 3, Fig. 4). Sabemos que la distinción entre las dos subfamilias de colibríes está bien sustentada tanto por datos moleculares como morfológicos (del Hoyo 1997, Colwell 2000). La filogenia fue construida en Mesquite (Versión 2.01; Maddison & Maddison. 2007).

### 5.2 Análisis filogenéticos comparativos

Se empleó el método de los contrastes independientes (Felsenstein 1985; ver Apéndice 5 sobre la lógica de este método) como lo implementa el paquete PDAP:PDTREE

(Midford et al. 2007) para Mesquite (Versión 2.01; Maddison & Maddison. 2007) para controlar la falta de independencia filogenética de las especies. El peso de ambos sexos fue transformado en logaritmo (base 10) antes de los análisis. Los contrastes independientes deben de estar adecuadamente estandarizados para poder ser empleados en los análisis. Para poner a prueba su adecuada estandarización una opción es graficar los contrastes estandarizados en función de su desviación estándar y comprobar que no exista ninguna tendencia significativa en los datos (Garland et al. 1992). Esta prueba fue realizada satisfactoriamente (Apéndice 4).

### **5.3 Regla de Rensch**

Para poner a prueba la relación alométrica entre el peso de la hembra y del macho empleamos regresiones de eje mayor (REM; Sokal & Rohlf 1981) forzándolas por el origen utilizando tanto los datos del logaritmo de peso como los contrastes independientes calculados previamente como se indica arriba. La regresión de eje mayor (REM) se emplea en este análisis puesto que ambas variables (tanto el peso del macho como el de la hembra) se estiman con un error ya que son muestras tomadas de una población (Fairbairn 1997). La regresión forzada por cero se realiza dado que la dirección de la sustracción en el cálculo de los contrastes es arbitraria lo que da lugar a que el signo de los contrastes también lo sea (Garland 1992). Se proveen las pendientes de esas regresiones y sus intervalos al 95% de confianza (IC inferior-IC superior), los cuales fueron calculados utilizando los contrastes empleando R (versión 2.2.1, R Development Core Team, <http://www.r-project.org>; la función de R para el cálculo de la REM forzada por cero fue escrita por Zoltan Barta).

### **5.4 Correlación entre el dimorfismo sexual en tamaño y las hipótesis funcionales de selección sexual**

Se calculó el DST como el contraste del log<sub>10</sub> del peso del macho – el contraste del log<sub>10</sub> del peso de la hembra. El cálculo de estos contrastes es equivalente al log<sub>10</sub>(M/H) y tiene propiedades estadísticas excelentes pues satisface el criterio de simetría y direccionalidad y sus valores no se aproximan a asíntotas (Smith 1999, Fairbairn en Fairbairn et al. 2007).

Pusimos a prueba las hipótesis funcionales del DST investigando la relación del DST (variable dependiente) con las variables explicativas: sistema de apareamiento y agilidad en el despliegue de cortejo (variables independientes). Esto lo analizamos por medio de regresiones múltiples de GLS (Mínimos cuadrados generalizados; Pagel 1995; ver Apéndice 5 sobre la lógica de este método) implementados con R (versión 2.2.1, <http://www.r-project.org>) para controlar por la filogenia.

### **5.5 Determinación de la Regla de Rensch por la selección sexual**

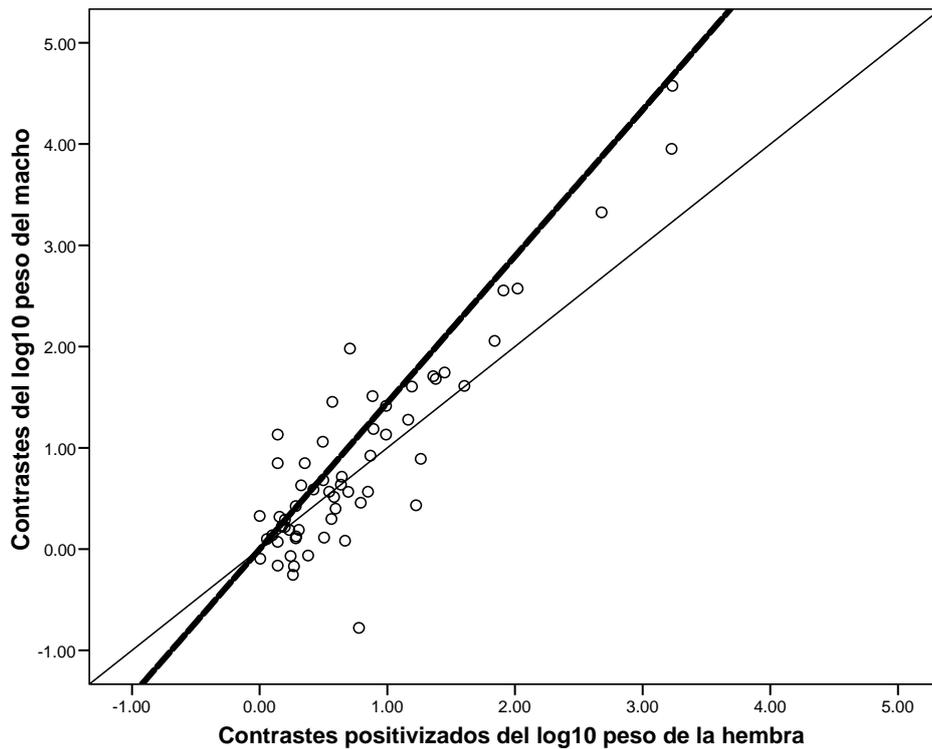
Puesto que la Regla de Rensch es una relación entre el DST y el tamaño de los sexos, nosotros realizamos modelos de mínimos cuadrados generalizados (GLS) en R, en donde además de estas variables (DST como variable dependiente y el tamaño del macho como variable independiente) incluimos nuestras estimaciones de selección sexual de forma que intentamos restar poder explicativo al tamaño del macho como predictor de DST con éstas. De restarle poder explicativo al tamaño como predictor y ser las estimaciones de la selección sexual las explicativas el modelo nos indicaría que el tamaño no tiene un efecto independiente sobre la regla de Rensch sino que son debidas a la selección sexual. Este método fue propuesto por Székely et al. (2004), y es empleado aquí con el mismo propósito: averiguar si la regla de Rensch puede ser explicada exclusivamente por los componentes de la selección sexual. Este análisis fue realizado en R (versión 2.2.1, <http://www.r-project.org>).

## VI. RESULTADOS

### 6.1 Regla de Rensch

Los resultados de la regresión de eje mayor forzada por cero (MA0) de los contrastes independientes (CI) estandarizados obtenidos a partir de los logaritmos del peso de los sexos de las especies de colibríes se muestran en la Figura 4.

Se observa que la regla de Rensch se cumple en esta familia (Figura 4), pues la pendiente de la REM de los contrastes independientes es mayor a 1 y los intervalos de confianza al 95% no incluyen este número (una pendiente de uno indicaría que no existe alometría). El modelo de regresión de mínimos cuadrados generalizados (MCG) también muestra una pendiente mayor a uno ( $\beta = 1.115$ , D.E. = 0.044,  $r^2 = 0.9168763$ ,  $F_{2,58} = 639.7549$ ,  $P = 0$ ).



**Figura 4.** Contrastes independientes estandarizados a partir de los logaritmos de los datos de peso de las especies de colibríes y la filogenia, machos en función de las hembras. Regresión de eje mayor forzada por cero (MA0; línea gruesa,  $\beta = 1.446035$ , IC 95% (1.198980-1.579059),  $n = 59$  contrastes). La línea delgada de referencia tiene una pendiente igual a uno.

## **6.2 Relación del DST con el sistema de apareamiento y la agilidad en el despliegue de los machos.**

Los modelos de regresiones múltiples de mínimos cuadrados generalizados (MCG) para estimar la relación del dimorfismo sexual en tamaño (DST, variable dependiente) con el sistema de apareamiento y la agilidad en el despliegue de los machos (variables independientes) se muestran en el Cuadro 1.

Se observa (Cuadro 1) que existe una relación estadísticamente significativa en la interacción de nuestros estimadores de selección sexual (sistema de apareamiento y agilidad en el despliegue; Modelo 1) pero cuando se emplean los datos de las especies para los que se tiene información tanto del sistema de apareamiento como de la agilidad en el despliegue (Modelos 2) no existe una relación significativa entre estos estimadores y el DST. En el análisis con datos del sistema de apareamiento exclusivamente (Modelo 3) no existe una relación significativa con el DST; sin embargo, al emplear el modelo realizado con datos de la agilidad del macho exclusivamente la relación con el DST resultó estadísticamente significativa (Modelo 4),.

## **6.3 Determinación de la Regla de Rensch por la Selección Sexual**

Los modelos de regresiones múltiples de mínimos cuadrados generalizados (MCG) para estimar la relación del dimorfismo sexual en tamaño (DST, variable dependiente) con el sistema de apareamiento y la agilidad en el despliegue de los machos (variables independientes) tomando en consideración el peso del macho se muestran en el Cuadro 2.

No existe una relación estadísticamente significativa entre los estimadores de selección sexual (sistema de apareamiento y agilidad en el despliegue) ni en su interacción al considerar el peso del macho en los modelos, ni considerándolos por separado (Cuadro 2).

**Cuadro 1.** Modelos para estimar la relación del DST (variable dependiente) con la interacción de la intensidad de la SS y la agilidad en el despliegue (variables independientes, Modelo 1), de cada uno de ellos por separado con datos de ambos (Modelo 2), y con datos de sólo una de estas variables (Modelo 3 y Modelo 4 respectivamente) realizadas por medio de regresiones múltiples con mínimos cuadrados generalizados (MCG).

| <b>Modelo</b>   | <b>Pendiente</b> | <b>Desviación estándar</b> | <b>t</b> | <b>P</b>     |
|-----------------|------------------|----------------------------|----------|--------------|
| <b>Modelo 1</b> |                  |                            |          |              |
| Intensidad SS   | -0.146           | 0.090                      | -1.612   | 0.130        |
| Agilidad        | -0.148           | 0.113                      | -1.316   | 0.210        |
| Int SS*agilidad | 0.0824           | 0.063                      | 1.303    | 0.215        |
| <b>Modelo 2</b> |                  |                            |          |              |
| Intensidad SS   | -0.034           | 0.030                      | -1.122   | 0.280        |
| Agilidad        | -0.006           | 0.028                      | -0.209   | 0.837        |
| <b>Modelo 3</b> |                  |                            |          |              |
| Intensidad SS   | 0.004            | 0.016                      | 0.255    | 0.799        |
| <b>Modelo 4</b> |                  |                            |          |              |
| Agilidad        | -0.046           | 0.019                      | -2.318   | <b>0.028</b> |

El DST está dado en todos los modelos como  $\log_{10}$  peso de macho –  $\log_{10}$  peso de la hembra (ver Métodos). Modelo 1:  $\lambda = 6.61e-05$ ,  $R^2 = 0.193$ ,  $R^2_{ajs} = 0.006$ ,  $F_{3,14} = 1.037$ ,  $P = 0.408$ . Modelo 2:  $\lambda = 5.33e-05$ ,  $R^2 = 0.087$ ,  $Adj. R^2 = -0.042$ ,  $F_{3,14} = 0.673$ ,  $P = 0.525$ . Modelo 3:  $\lambda = 0.424$ ,  $R^2 = 0.001$ ,  $Adj. R^2 = -0.019$ ,  $F_{2,48} = 0.065$ ,  $P = 0.799$ . Modelo 4:  $\lambda = 0.406$ ,  $R^2 = 0.176$ ,  $Adj. R^2 = 0.144$ ,  $F_{2,25} = 5.374$ ,  $P = 0.028$ .

**Cuadro 2.** Modelos para estimar la relación del DST (variable dependiente) con la interacción de la intensidad de la SS y la agilidad en el despliegue tomando en cuenta el peso del macho (variables independientes, Modelo 1), de cada uno de ellos por separado tomando en cuenta el peso del macho (con los datos de ambos; Modelo 2), y con datos de cada una de estas variables solamente por separado tomando en cuenta el peso del macho (Modelos 3 y 4 respectivamente) realizadas por medio de regresiones múltiples con mínimos cuadrados generalizados (MCG).

| <b>Modelo</b>   | <b>Pendiente</b> | <b>Desviación estándar</b> | <b>t</b> | <b>P</b>        |
|-----------------|------------------|----------------------------|----------|-----------------|
| <b>Modelo 1</b> |                  |                            |          |                 |
| Intensidad SS   | -0.072           | 0.072                      | -0.989   | 0.342           |
| Agilidad        | -0.026           | 0.094                      | -0.282   | 0.782           |
| Int SS*agilidad | 0.021            | 0.051                      | 0.408    | 0.690           |
| Peso macho      | 0.195            | 0.060                      | 3.212    | <b>0.007</b>    |
| <b>Modelo 2</b> |                  |                            |          |                 |
| Intensidad SS   | -0.043           | 0.022                      | -1.956   | 0.072           |
| Agilidad        | 0.010            | 0.021                      | 0.512    | 0.616           |
| Peso Macho      | 0.204            | 0.054                      | 3.736    | <b>0.002</b>    |
| <b>Modelo 3</b> |                  |                            |          |                 |
| Intensidad SS   | -0.006           | 0.014                      | -0.438   | 0.662           |
| Peso Macho      | 0.172            | 0.038                      | 4.513    | <b>4.26e-05</b> |
| <b>Modelo 4</b> |                  |                            |          |                 |
| Agilidad        | -0.024           | 0.018                      | -1.344   | 0.191           |
| Peso Macho      | 0.154            | 0.047                      | 3.270    | <b>0.003</b>    |

El DST está dado en todos los modelos como  $\log_{10}$  peso de macho –  $\log_{10}$  peso de la hembra (ver Métodos). El peso macho está dado como  $\log_{10}$  peso macho. Modelo 1:  $\lambda = 6.61e-05$ ,  $R^2 = 0.566$ ,  $\text{Adj. } R^2 = 0.421$ ,  $F_{4,13} = 3.914$ ,  $P = 0.029$ . Modelo 2:  $\lambda = 6.61e-05$ ,  $R^2 = 0.560$ ,  $R^2 \text{ ajs} = 0.458$ ,  $F_{4,13} = 5.517$ ,  $P = 0.011$ . Modelo 3:  $\lambda = 0.178$ ,  $R^2 = 0.302$ ,  $\text{Adj. } R^2 = 0.272$ ,  $F_{3,47} = 10.190$ ,  $P = 0.0002$ . Modelo 4:  $\lambda = 0.476$ ,  $R^2 = 0.429$ ,  $\text{Adj. } R^2 = 0.381$ ,  $F_{3,24} = 9.023$ ,  $P = 0.001$ .

## VII. DISCUSIÓN

### 7.1 Regla de Rensch

El cumplimiento de la regla de Rensch en la familia Trochilidae en nuestro análisis es consistente con estudios anteriores (Payne 1984, Colwell 2000, Dale et al. 2007; ver introducción, sección de “Estudios precedentes de la regla de Rensch en colibríes”).

Sin embargo, Payne (1984), cuyos datos muestran que aparentemente existe una relación entre el DST y el tamaño de manera consistente con la Regla de Rensch en esta familia, realiza su estudio sin emplear pruebas estadísticas, únicamente graficando los datos, y sin controlar la influencia de la filogenia. El tamaño de su muestra es de 32 especies y emplea la masa corporal como estimador del DST. Por otra parte, el estudio de Dale et al. (2007) en donde se muestra que en cada una de las dos subfamilias de colibríes existe un patrón consistente con la regla de Rensch, no controla por la influencia de la filogenia dentro de cada una de las subfamilias (si bien sí lo hace entre las distintas subfamilias).

Por otra parte, a pesar de la diferencia entre los datos empleados en este estudio y en el de Colwell (2000) nuestro análisis es congruente con ese estudio (ver Introducción, sección de “Estudios precedentes de la regla de Rensch en colibríes”). Colwell (2000) usa una filogenia compuesta, es decir, basada en datos de diversas fuentes: hibridación de ADN, electroforesis de proteínas y caracteres anatómicos; asignando la longitud de las ramas según el método de Grafen (1989) (mayor información sobre este estudio puede encontrarse en la introducción de esta tesis; mayor información sobre los métodos filogenéticos comparativos puede encontrarse en el Apéndice 5). En contraste, en este estudio se realizó el análisis con una filogenia que emplea datos moleculares: dos genes mitocondriales (N2 y N4), ARNt's y dos intrones nucleares (AK1 y BFib), y se establecieron las mismas longitudes para todas las ramas (ver Apéndice 5, “Métodos de asignación de la longitud de las ramas de la filogenia”). Podemos decir entonces que a pesar de cambios en los caracteres empleados en la hipótesis filogenética y en la asignación de la longitud de las ramas de ésta para controlar por la historia filogenética de las especies, el patrón alométrico consistente con la regla de Rensch se observa en la familia Trochilidae.

## 7.2 Dimorfismo Sexual en Tamaño y Selección Sexual

La relación entre el DST y nuestro estimador de la intensidad de la selección sexual, el sistema de apareamiento, parece no sustentar a la hipótesis de la intensidad de la selección sexual como predictor del DST en la familia Trochilidae; sin embargo deben tomarse en cuenta varias consideraciones.

Se ha observado que los sistemas de leks generalmente muestran muy altos niveles de intensidad en selección sexual (estimado como la varianza en el número de apareamientos de los distintos machos; Höglund y Alatalo 1995), e incluso parece ser que en aves los leks exhiben una intensidad de selección sexual mayor que aquellas especies poligínicas territoriales (Payne y Payne 1977), y de aquellas aves poligínicas que defienden territorios donde las hembras anidan y utilizan las reservas del territorio (Payne 1984). Sin embargo, es importante considerar que en otros sistemas de apareamiento puede existir selección sexual intensa, inclusive en los sistemas monógamos, en donde generalmente cada individuo tiene una sola pareja y el dimorfismo tiende a ser menor que en las especies poligínicas relacionadas (Andersson 1994, Höglund & Alatalo 1995). Es posible que los machos de las especies de colibríes que defienden territorios (en lugar de formar leks) estén también bajo importantes presiones de selección que influyan sobre su tamaño y por lo tanto en el DST de la especie. También debemos considerar que, si bien varios estudios muestran un gran sesgo en el número de apareamientos o en el éxito reproductivo de los machos (Höglund & Alatalo 1995) en determinada época o periodo reproductivo, existe la posibilidad de que el éxito reproductivo de éstos a lo largo de toda su vida no muestre una varianza mayor en las especies que forman leks que en otras especies poligínicas. Aun cuando el éxito reproductivo en un lek es altamente sesgado hacia ciertos machos en determinado año, frecuentemente el éxito reproductivo depende fuertemente de la edad, y por lo tanto la varianza en éxito reproductivo de los machos en toda su vida puede ser mucho menor que la varianza anual (Andersson 1994). De manera que la evolución del DST podría verse favorecida con la misma intensidad en un sistema de apareamiento como en otro.

Por otro lado, el hecho de que no exista relación entre el sistema de apareamiento y el DST puede deberse a que, aunque en las aves que forman leks la selección sexual es

probablemente alta, el tamaño puede no ser la única característica que puede estar sujeta a selección sexual (Höglund 1989). No puede descartarse el hecho de que la selección sexual puede influir en otras características distintas al tamaño, tanto corporales como conductuales (e.g. despliegues vocales de las aves, presencia en el lek y comportamiento en él, dominancia, etc.), que pueden ser más importantes en términos del éxito reproductivo de los machos, permitiendo que el monomorfismo persista aún en el contexto de una fuerte selección sexual como la encontrada en los sistemas de apareamiento de leks (Höglund 1989, Atwood 2001). En el caso del despliegue de cortejo, por ejemplo, la visibilidad de las aves es un factor importante, pudiéndose desarrollar cantos o vocalizaciones para comunicarse, en lugar de despliegues, como en el caso de *Phaethornis superciliosus* (Stiles & Wolf 1979).

Asimismo, el monomorfismo sexual puede existir aún en un contexto de selección sexual intensa, si el desarrollo de caracteres sexuales secundarios promueve el desarrollo de características similares en las hembras debido a correlaciones genéticas entre los sexos, lo cual puede restringir la tasa de evolución del dimorfismo sexual (Lande 1980). Si la correlación genética entre los sexos es muy alta, la evolución del dimorfismo puede ser un proceso muy lento, y los caracteres seleccionados en los machos pueden ser expresados por las hembras al menos temporalmente, en un menor grado, aunque en ellas sean inútiles o incluso perjudiciales (Lande 1987). Los caracteres homólogos de los sexos que tienen una expresión similar en los machos y hembras de una población, como es el caso del tamaño corporal, usualmente tienen una correlación genética muy alta entre los sexos (Lande en Bradbury & Andersson 1987), por lo cual no podemos descartar que la correlación genética pueda ser al menos parte de la explicación de una ausencia de correlación entre el dimorfismo sexual en tamaño y la intensidad de la selección sexual.

Sin embargo, dado que la selección antagonista en genes que se expresan del mismo modo en machos y hembras impone un costo significativo en la adecuación (Rhen 2007), se espera que la selección favorezca la evolución divergente de caracteres en machos y hembras ocasione una disminución en la correlación genética entre los sexos (Fairbairn et al. 2007b) por medio de ciertos mecanismos. Entre éstos destaca la herencia ligada al sexo, sin embargo, aunque la herencia ligada al sexo es claramente importante en la evolución del dimorfismo sexual, su contribución en las diferencias

sexuales de caracteres cuantitativos como el tamaño corporal es desconocido (Rhen 2007). Un mecanismo alternativo es la expresión limitada al sexo de loci autosómicos (sea debida a epístasis entre loci autosómicos y ligados al sexo o a causa de esteroides sexuales, como ocurre en los vertebrados). Otra alternativa es que factores extrínsecos, como efectos epigenéticos, o factores bióticos o abióticos (e.g. los padres pueden invertir diferentes recursos en sus hijos dependiendo del sexo de éstos; Rhen 2007) pueden promover el dimorfismo sexual, y también el DST.

En el patinador acuático, *Aquarius remigis*, la correlación genética entre los sexos se relaciona negativamente con el valor del dimorfismo sexual para algunas medidas corporales, lo que parece indicar que en esta especie la genética ha evolucionado en respuesta a los patrones específicos de selección en los sexos (Fairbairn et al. 2007b).

Una posible explicación alternativa a la falta de asociación entre el DST y el sistema de apareamiento es la debida a las diferencias en los papeles sexuales en cada especie. Se ha sugerido que distintos niveles de dicromatismo pueden deberse a diferencias en los roles sociales de los sexos (Bleiweiss 1997), pues entre las aves que forman leks una mayor ornamentación en los machos puede deberse a comportamientos más competitivos y agresivos que los de las hembras. Con base en esto, algunos autores como Trail (1990) han propuesto que un plumaje brillante puede evolucionar en las hembras cuando éstas compiten socialmente (e.g. una población puede evolucionar hacia un plumaje brillante monocromático en las hembras si está sujeta a selección debido a que compite con los machos, Bleiweiss 1997). De aplicarse este razonamiento al DST podríamos esperar que el tamaño también responda a la selección debido a la competencia interespecífica, de modo que las hembras pueden aumentar (o disminuir) de tamaño si compiten interespecíficamente. Esta clase de comportamiento, sin embargo, parece ser poco probable en las hembras de colibríes, las cuales sólo en unas cuantas especies defienden territorios temporalmente durante y después de la época reproductiva (Bleiweiss 1997). La única especie en la que se ha documentado que las hembras defiendan territorios alimenticios a largo plazo es *Panterpe insignis* (del Hoyo 1999).

En cuanto a la agilidad en el despliegue de los machos, los resultados son congruentes con la hipótesis de selección sexual, pues incrementos evolutivos en la agilidad del

despliegue de los machos están correlacionados con una disminución evolutiva en el tamaño del macho. Lo anterior quiere decir que en las especies con mayor grado de agilidad en el despliegue encontramos machos más pequeños respecto a la hembra. Esta relación también ha sido reportada en avutardas (Otididae; Raihani et al. 2006) y en aves playeras (Charadriidae; Székely et al. 2000, 2004) en donde se observa una disminución relativa del tamaño del macho respecto a la hembra en aquellas especies con despliegues más acrobáticos.

A pesar de lo anterior no debemos descartar otras hipótesis funcionales para explicar el DST en la familia Trochilidae. La selección de fecundidad a primera vista no parece ser una hipótesis plausible para explicar el DST, pues prácticamente todas las hembras de las especies en esta familia pone dos huevos por nidada a pesar de que la diferencia de tamaños es de un orden de magnitud (Colwell 2000). Además, en esta familia es importante el cuidado paternal, de forma que la limitante en el éxito reproductivo de la hembra puede estar más en la capacidad para criar a los hijos hasta su independencia que en el número de huevos que puede producir (Andersson 1994). Sin embargo, el peso de los huevos muestra variación (de 0.3g en *Chlorostilbon canivetii* hasta 1.78g en *Patagona gigas* según datos de Lislevand et al. 2007), por lo que no se debe descartar esta hipótesis (el tamaño de los huevos puede ser sujeto de selección si brinda beneficios; e.g. hijos más grandes).

Por otra parte, la diferenciación del nicho no parece ser una hipótesis capaz de explicar el DST en colibríes. Por lo menos según la manera en que Colwell (2000) lo ha estimado (utilizando la longitud del pico de las especies, como estimador del nicho alimenticio de éstas), pues hay una ausencia de correlación entre la diferencia intersexual en la longitud del pico y el DST. Sin embargo, la productividad del nicho puede ser un estimador para poner a prueba la hipótesis de la agilidad en despliegue, pues podría afectar la manera en que la agilidad en el despliegue se relaciona con el DST, según la hipótesis de Colwell (2000) para explicar la regla de Rensch (ver introducción, sección “Hipótesis explicativas particulares de la regla de Rensch”).

La interacción entre los estimadores de la selección sexual no es significativa, aunque se esperaba que la intensidad de la selección sexual potenciara el efecto de la agilidad en el despliegue sobre el DST. Esto puede deberse a la falta de relación misma entre la

intensidad de la selección sexual y el DST. También puede deberse al hecho de que el criterio con que se clasificó la agilidad del despliegue de los machos únicamente reconoce dos categorías y es, al menos hasta cierto punto, arbitrario.

### **7.3 Regla de Rensch explicada por selección sexual**

La regla de Rensch en esta familia no se explica por nuestros estimadores de selección sexual, pues al incluir el peso del macho en nuestro análisis (un factor determinante de la alometría en la regla de Rensch, puesto que esta se define como la alometría en la relación del DST y el tamaño del macho) éste siguió teniendo un efecto significativo en la predicción del DST (Cuadro 2). Este resultado no resulta extraño en el caso de la intensidad de la selección sexual estimada por el sistema de apareamiento, puesto que observamos ya que éste no tuvo una relación significativa con el DST (Cuadro 1). Sin embargo, en el caso de la agilidad en el despliegue en que existe una relación estadísticamente significativa con el DST (Cuadro 1), ésta deja de existir al controlar por el peso del macho (Cuadro 2), y por tanto, no alcanza a dar una explicación total de la alometría de la regla de Rensch.

Por lo anterior podemos pensar que otros factores pueden determinar la regla de Rensch en estas aves. Si pensamos que este patrón alométrico puede explicarse si el tamaño corporal sufrió una radiación interespecífica en respuesta a los recursos, entonces una presión selectiva estabilizadora más fuerte o limitantes más fuertes en el tamaño de la hembra que en el del macho pueden producir un patrón conforme a la regla de Rensch en ausencia completa de selección sexual en el macho (Fairbairn 1997; Colwell 2000).

Es posible que el tamaño de los huevos limite el tamaño en las hembras. Las hembras colibríes más pequeñas producen huevos más pesados en relación a su peso que las hembras más grandes, por lo que quizá el límite inferior en el tamaño de los huevos (es decir el tamaño más pequeño que sea viable en un huevo) determine el límite inferior en el tamaño de las hembras en esta familia (Colwell 2000). Lo anterior parece apoyar, al menos parcialmente, la Regla de Rensch en colibríes si pensamos en la explicación sugerida por Colwell (2000): la alometría consistente con la Regla de Rensch puede producirse debido a una presión selectiva estabilizadora en el tamaño de las hembras.

Por otra parte los costos reproductivos de los machos podrían ser mayores a los de las hembras (Colwell 2000), de forma que los machos tenderán a pagar el costo dependiendo de los recursos que tengan en su ambiente (teniendo un tamaño pequeño en caso de tener recursos escasos y consumiendo más en caso de tener recursos abundantes). De acuerdo con esta hipótesis el ambiente y la productividad del nicho podrían ser buenos predictores de la alometría consistente con la regla de Rensch en esta familia.

## VIII. CONCLUSIONES

En este trabajo se puso a prueba la hipótesis de que la selección sexual (intensidad del sistema de apareamiento y agilidad en el despliegue del macho) ha afectado la evolución del dimorfismo sexual en tamaño y la alometría del patrón denominado regla de Rensch.

Según nuestros resultados la regla de Rensch se cumple en esta familia. El DST en esta familia es predicho significativamente por la agilidad en el despliegue de los machos, pero no por el sistema de apareamiento. La alometría de la regla de Rensch no es explicada por ninguno de estos factores.

La relación de la agilidad en el despliegue de los machos con el DST es congruente con estudios anteriores. Por otra parte, es posible que factores como la productividad del nicho afecten la manera en que la selección sexual se relaciona con el DST y con la regla de Rensch. (Colwell 2000).

## IX. PERSPECTIVAS

Dada la naturaleza correlacional de nuestro estudio debe decirse que, si bien se demuestra una correlación (o una falta de ésta) entre el DST y los indicadores de selección sexual, se trata sólo de un primer paso en la puesta a prueba de estas hipótesis que debe de apoyarse en estudios que muestren que efectivamente sean los factores de selección sexual los que producen el DST. Entre estos se han propuesto métodos que pretenden poner a prueba la adaptación por medio de análisis con filogenia, los cuales no están exentos de controversia (ver Harvey & Pagel 1991).

Además, dado que esta investigación se basa en el método comparativo, depende de la filogenia que se emplee y del modo evolutivo propuesto para los caracteres en cuestión, por lo que deben de aprovecharse las hipótesis filogenéticas más completas disponibles al momento de realizar el estudio.

Una investigación que pretendiera ampliar el estudio acerca del DST en esta familia debería de tomar en cuenta otros factores capaces de producirlo. Se han mencionado en la discusión dos alternativas: las hipótesis de fecundidad y de división del nicho (ver discusión y además Colwell 2000). En especial, debería de analizarse la relación de la productividad del nicho con el DST, ya que si bien la hipótesis de la división del nicho como predictor de DST no parece ser plausible (Colwell 2000), resulta una posible explicación del DST, relacionada con la selección sexual y el despliegue de los machos, según la hipótesis de Colwell (2000).

## APÉNDICE 1 – PESO Y SISTEMA DE APAREAMIENTO DE LAS ESPECIES

Se muestran los datos de peso para cada sexo, el sistema de apareamiento y calificación dada a la agilidad en el despliegue de las especies empleadas en el estudio en el Cuadro 3.

**Cuadro 3.** Pesos para cada sexo de las especies utilizadas en este análisis y sus referencias. Se muestra además el sistema de apareamiento (Sist. Ap.) clasificado como formadoras de leks(2) y no formadoras de leks(1), y la agilidad en el despliegue, calificada como menos ágil(1) y más ágil(2).

| Especie                           | Macho        |      | Hembra       |     | Referencias peso | Sist. Ap. | Agilidad despliegue | Referencias Sistema de apareamiento |
|-----------------------------------|--------------|------|--------------|-----|------------------|-----------|---------------------|-------------------------------------|
|                                   | Promedio (g) | n    | Promedio (g) | n   |                  |           |                     |                                     |
| <i>Agelaiocercus coelestis</i>    | 6,3          | 31   | 5            | 49  | 9                | 1         | NA                  | 6                                   |
| <i>Amazilia amabilis</i>          | 4,1          | 20   | 3,7          | 24  | 8                | 2         | NA                  | 5; 23; 2                            |
| <i>A. candida</i>                 | 4,5          | 1    | 3            | 1   | 12               | 2         | NA                  | 5; 2                                |
| <i>A. rosenbergi</i>              | 3,4          | 1    | 4,1          | 2   | 12               | 1         | NA                  | 5                                   |
| <i>A. rutila</i>                  | 5,17         | 10   | 4,92         | 11  | 10               | 2         | NA                  | 5; 2                                |
| <i>A. saucerottei</i>             | 4,5          | 5    | 4,7          | 1   | 12               | 1         | NA                  | 5                                   |
| <i>A. tzacatl</i>                 | 5,4          | 12   | 4,72         | 10  | 10               | 2         | NA                  | 5; 6; 2                             |
| <i>Anthracothorax nigricollis</i> | 6,86         | 2    | 7,335        | 2   | 24               | 1         | NA                  | 5                                   |
| <i>Archilochus alexandri</i>      | 3,3          | 1030 | 3,6          | 765 | 12               | NA        | 2                   |                                     |
| <i>A. colubris</i>                | 3,4          | 397  | 3,8          | 483 | 12               | 1         | 2                   | 6                                   |
| <i>Calypte anna</i>               | 4,5          | 431  | 4            | 541 | 12               | 2         | 2                   | 23; 15                              |
| <i>C. costae</i>                  | 3            | 25   | 3,3          | 19  | 12               | NA        | 2                   |                                     |
| <i>Calothorax lucifer</i>         | 3,2          | 13   | 3,5          | 9   | 12               | NA        | 2                   |                                     |
| <i>Campylopterus hemileucurus</i> | 11,8         | 5    | 8,9          | 4   | 12               | 2         | NA                  | 5; 23; 2                            |
| <i>C. largipenis</i>              | 9,8          | 1    | 7,5          | 1   | 12               | 2         | NA                  | 5                                   |
| <i>Chorostilbon mellisugus</i>    | 2,7          | 18   | 2,55         | 17  | 21               | 1         | NA                  | 6                                   |
| <i>Colibri coruscans</i>          | 8            | 1    | 6,5          | 1   | 12               | 1         | NA                  | 6                                   |
| <i>C. delphinae</i>               | 7,2          | 1    | 5,3          | 1   | 12               | 2         | NA                  | 5                                   |
| <i>C. thalasinus</i>              | 5,3          | 2    | 5            | 1   | 12               | 2         | 1                   | 5; 7; 25                            |

**Cuadro 3. (Cont.)**

| Especie                        | Macho        |     | Hembra       |    | Referencias peso | Sist. Ap. | Agilidad despliegue | Referencias Sistema de apareamiento |
|--------------------------------|--------------|-----|--------------|----|------------------|-----------|---------------------|-------------------------------------|
|                                | Promedio (g) | n   | Promedio (g) | n  |                  |           |                     |                                     |
| <i>Doyfera ludovicæ</i>        | 6            | 2   | 5,2          | 1  | 12               | 1         | NA                  | 6                                   |
| <i>Elvira chionura</i>         | 2,93         | 1   | 2,83         | 1  | 24               | 2         | NA                  | 2; 22                               |
| <i>Eriocnemis luciani</i>      | 6,3          | 1   | 6,2          | 1  | 12               | 1         | NA                  | 6                                   |
| <i>Eugenes fulgens</i>         | 7,7          | 119 | 6,4          | 24 | 10               | 1         | NA                  | 5; 6                                |
| <i>Eutoxeres aquila</i>        | 11,92        | 9   | 10,4         | 6  | 20               | 2         | NA                  | 5; 6; 23                            |
| <i>Glaucis aenea</i>           | 5,46         | 11  | 5,16         | 8  | 20               | 1         | NA                  | 5                                   |
| <i>G. hirsuta</i>              | 6,35         | 12  | 5,62         | 6  | 17               | 1         | NA                  | 5                                   |
| <i>Heliodoxa jacula</i>        | 9,1          | 6   | 7,2          | 7  | 9                | 2         | NA                  | 6                                   |
| <i>Heliomaster constantii</i>  | 7,43         | 6   | 7,2          | 3  | 10               | NA        | 1                   |                                     |
| <i>Heliothryx barroti</i>      | 5,6          | 2   | 5,55         | 3  | 20               | 1         | NA                  | 6                                   |
| <i>Hylocharis eliciae</i>      | 4,2          | 1   | 3,6          | 1  | 12               | 2         | NA                  | 10; 2                               |
| <i>H. leucotis</i>             | 3,6          | 158 | 3,2          | 51 | 10               | 2         | 2                   | 10; 7; 2                            |
| <i>H. xanthusi</i>             | 3,5          | 8   | 3,4          | 15 | 12               | NA        | 1                   |                                     |
| <i>Klais guimeti</i>           | 2,95         | 15  | 2,8          | 18 | 8                | 2         | NA                  | 23; 2                               |
| <i>Lampornis amethystinus</i>  | 6,8          | 21  | 6,6          | 5  | 10               | 2         | 2                   | 10; 13; 2                           |
| <i>L. clemenciae</i>           | 8,4          | 190 | 6,8          | 62 | 10               | 1         | 1                   | 6                                   |
| <i>Lesbia victoriae</i>        | 5,1          | 1   | 4,5          | 1  | 12               | 1         | NA                  | 6                                   |
| <i>Lophornis delatrei</i>      | 3            | 1   | 2,6          | 1  | 3                | NA        | 1                   |                                     |
| <i>Microchera albocoronata</i> | 2,52         | 14  | 2,55         | 12 | 8                | 2         | NA                  | 2                                   |
| <i>Myrtis fanny</i>            | 2,3          | 1   | 2,3          | 1  | 12               | 1         | NA                  | 6                                   |
| <i>Orthorhynchus cristatus</i> | 2,8          | 18  | 2,4          | 11 | 9                | 1         | 1                   | 6                                   |
| <i>Panterpe insignis</i>       | 6,1          | 7   | 5            | 1  | 12               | 1         | NA                  | 5                                   |
| <i>Phaethornis bourcierii</i>  | 4,28         | 6   | 3,61         | 4  | 17               | 2         | NA                  | 5                                   |
| <i>P. guy</i>                  | 4,9          | 6   | 4,9          | 6  | 12               | 2         | 1                   | 10; 23                              |
| <i>P. longuemareus</i>         | 2,49         | 9   | 2,62         | 7  | 10               | 2         | 1                   | 10; 23                              |
| <i>P. ruber</i>                | 2,25         | 3   | 3            | 3  | 17               | 2         | 1                   | 5; 10; 16; 23; 18                   |
| <i>P. superciliosus</i>        | 6,19         | 17  | 5,82         | 12 | 20               | 2         | 1                   | 10; 16; 23                          |
| <i>P. syrmatophorus</i>        | 5,4          | 2   | 5,6          | 2  | 12               | 2         | NA                  | 5                                   |
| <i>P. yaruqui</i>              | 6,1          | 2   | 5,1          | 1  | 12               | 2         | NA                  | 16                                  |
| <i>Selasphorus flammula</i>    | 2,6          | 1   | 2,6          | 1  | 12               | 1         | 2                   | 5; 19                               |

**Cuadro 3. (Cont.)**

| Especie                     | Macho        |    | Hembra       |    | Referencias peso | Sist. Ap. | Agilidad despliegue | Referencias Sistema de apareamiento |
|-----------------------------|--------------|----|--------------|----|------------------|-----------|---------------------|-------------------------------------|
|                             | Promedio (g) | n  | Promedio (g) | n  |                  |           |                     |                                     |
| <i>S. platycercus</i>       | 3,2          | 68 | 3,7          | 65 | 12               | 2         | 2                   | 4                                   |
| <i>S. rufus</i>             | 3,3          | 46 | 3,6          | 83 | 12               | 2         | 2                   | 10; 14                              |
| <i>S. sasin</i>             | 3,13         | 38 | 3,24         | 18 | 10               | NA        | 2                   |                                     |
| <i>S. scintilla</i>         | 2,12         | 8  | 2,33         | 7  | 19               | 1         | 2                   | 5; 19                               |
| <i>S. simoni</i>            | 2,6          | 4  | 2,83         | 3  | 19               | NA        | 2                   |                                     |
| <i>S. torridus</i>          | 2,46         | 13 | 2,75         | 17 | 19               | NA        | 2                   |                                     |
| <i>Stellula calliope</i>    | 2,5          | 46 | 2,83         | 26 | 10               | 2         | 2                   | 1                                   |
| <i>Thalurania colombica</i> | 4,6          | 50 | 4,1          | 50 | 8                | 1         | NA                  | 6                                   |
| <i>Threnetes leucurus</i>   | 5,56         | 5  | 5,7          | 2  | 17               | 2         | 1                   | 5                                   |
| <i>T. ruckeri</i>           | 6,01         | 9  | 5,92         | 9  | 20               | 2         | NA                  | 6; 2                                |
| <i>Tilmatura eliza</i>      | 2,3          | 1  | 2,6          | 3  | 10               | NA        | 2                   |                                     |

Referencias: 1.Armstrong 1987, 2.Atwood et al. 1991, 3.Base de datos del CNAV (Centro nacional de aves), 4.Barash 1972, 5.Bleiweiss 1997, 6.Bleiweiss 1998, 7.Carlos Lara (comunicación personal), 8.Dearborn 1998, 9.Dunning 1993, 10.Johnsgard 1997, 11.Hoglund 1989, 12.Lislievand et al. 2007, 13.Ornelas et al. 2002, 14.Payne 1984, 15.Powers 1987, 16.Ramjohn et al. 2003, 17.Rodríguez & Stiles 2005, 18.Snow 1973, 19.Stiles 1983, 20.Stiles 1995, 21.Stiles 1996, 22.Stiles & Skutch 2003, 23.Stiles & Wolf 1979, 24.Wetmore 1981, 25.Williamson 2002.

## APÉNDICE 2 – DESPLIEGUES DE LAS ESPECIES

A continuación se describen los despliegues de las especies de colibríes que se emplearon en el estudio.

*Archilochus alexandri* – Según Johnsgard (1997) su despliegue aéreo consiste en una serie de maniobras largas, en picada y semejantes a un péndulo de cerca de 30m de longitud, con el macho pasando cerca de la hembra en la parte más baja del arco, y terminando cerca de 5m arriba. A veces toma la forma de una estrecha figura de ocho horizontal, y es acompañada por un sonido fuerte de silbido, presuntamente hecho por las alas o la cola. En la cima de cada vuelo el ave puede planear y hacer un llamado, o producir un sonido aparentemente mecánico, evidentemente causado por palmadas de sus alas juntas bajo de él, sonido semejante a los ruidos hechos por un ave bañándose.

Según Pytte & Fiken (1994) el macho tiene un despliegue de cortejo muy energético donde conduce a la hembra a un arbusto, luego “danza” frente a ella, bamboleándose de un lado para otro rápidamente sobre un arco poco pronunciado de cerca de 12”. Esto usualmente es seguido por un despliegue de un arco amplio: el macho se precipita en el aire, tal vez unos 50 pies, luego planea hacia abajo y completa el arco hacia arriba de nuevo, en ocasiones lo hace 6-8 veces. El despliegue de esta especie consiste en vuelos de péndulo en forma de “U”. Los brazos de la U no son verticales sino que tienen una inclinación de cerca de 45° respecto a la horizontal. El ápice (punto más alto) de cada vuelo es de unos 20-30m de altura del suelo aproximadamente. En los despliegues aéreos observados en este estudio la base de la U estuvo aproximadamente a 1m de un arbusto en donde se situaba una hembra de la especie, a unos 1.5m de altura del suelo. Mientras volaba directamente hacia la hembra el macho produjo una serie de sonidos en rápida sucesión. Aparentemente no existió cambio en la velocidad del vuelo, salvo cuando el macho llegó al extremo superior del arco y giró para volar hacia abajo.

*Archilochus colubris* – Según Johnsgard (1997) su despliegue generalmente consiste en volar hacia un lado y hacia otro en un arco de un amplio círculo, como si el ave pendiera de una cuerda que se balancea, “tan preciso que sugiere un trazo geométrico en el aire en vez del vuelo de un ave”. Frecuentemente el macho pasa en el aire muy cerca

de la cabeza de la hembra en la parte más baja del arco, con las alas y la cola produciendo el zumbido más fuerte en ese punto. En otra variante tanto el macho como la hembra revolotean en el aire a una distancia corta mientras están orientados uno hacia el otro ascendiendo y descendiendo verticalmente a una altura de 1.5-3m.

*Calothorax lucifer* - Según Johnsgard (1997) el cortejo consiste de dos fases. La primera es atraer a la hembra e inducirla a la cópula y la segunda es realizada simultáneamente por ambos compañeros. La primera fase es un despliegue volador del macho. Su forma es variable pero en parte consiste de vuelos laterales repetitivos entre dos perchas de un árbol o arbusto. A mayores niveles de excitación el macho puede ascender verticalmente en un vuelo espiral y luego dirigirse hacia abajo a percharse. La segunda fase un macho la realizó frente a una hembra perchada, comenzando su despliegue con un vuelo empinado ascendente y espiralado hacia arriba hasta unos 20m. En la cima del ascenso él revoloteó en el lugar, y luego empezó un rápido descenso hacia la hembra, retirando el vuelo estando aún a cierta distancia arriba de ella, y terminando el descenso con una serie de balanceos semejantes a un péndulo de amplitud decreciente conforme descendía lentamente hacia ella. El vuelo terminó con el macho ganando altitud de nuevo. El vuelo fue acompañado por un sonido similar al de un ventilador eléctrico, pero aparentemente sin vocalizaciones

*Calypte anna* – Según Larimer & Dudley (1995), la cópula parece precederse con el macho volando hacia un lado y hacia otro frente a la hembra perchada, de 4 a 6 veces, produciendo un sonido silbante con el pico levemente abierto. El macho realiza el cortejo de su especie: usualmente comienza con un vuelo en picada largo y empinado iniciado a 20-35m de altura por un ave conespecífica. Cuando el ave que está volando se encuentra a 1m de distancia del objetivo al que despliega y probablemente moviéndose a máxima velocidad, ocurre una retirada abrupta en la que la aceleración debe ser sustancial. Se calculó que el despliegue tiene una velocidad media de 17m/s (máxima de 20m/s), el radio de la curvatura es de 4m y la aceleración media es de 72m/s<sup>2</sup> (máxima de 100m/s<sup>2</sup>).

Según Stiles (1982), este despliegue es complejo y ruidoso. El macho vuela unos 2-4m arriba del objeto de despliegue (hembra, macho rival, otras especies de colibríes e incluso humanos), mientras canta de una a cuatro series de tres notas zumbantes (“bzz”;

sic) luego se eleva por 7-8s en una trayectoria ondulante a una altura de 20-40m, de manera casi vertical, para inmediatamente bajar en picada esa misma distancia en sólo 2 segundos, y hasta pasar con un estridente chillido apenas arriba del objeto de despliegue (usualmente a una distancia de 0.5-1 m). Luego, sin pausas, el macho regresa a un punto 2-4m arriba del objeto de despliegue, donde puede sobrevolar y cantar, o repetir nuevamente todo el despliegue. En ocasiones el macho da hasta 5-10 despliegues en una secuencia rápida. El macho también tiene un despliegue de un lado a otro, que consiste en arcos horizontales de 15-25cms de longitud, que realiza a unos 20-30cms arriba de la hembra, con el pico apuntado hacia ella, el cuello extendido y el cuerpo horizontal (la hembra frecuentemente mantiene su pico apuntado hacia el macho mientras se mueve de un lado a otro).

*Calypte costae* – Según Johnsgard (1997), El despliegue aéreo usualmente consiste en un arco muy abierto con forma de U, en el que el macho típicamente hace círculos para re-trazar el arco en la misma dirección en lugar de hacerlo en la dirección opuesta. También se ha observado una oscilación de aproximadamente 1m de longitud horizontal, con el ave meciéndose lentamente de un lado hacia otro. La U larga puede ser realizada repetidas veces en la misma dirección o en un ángulo nuevo. El sonido usual producido es extremadamente prolongado e intenso, algo así como el chillido de una bala, parece ser de origen vocal, pues un sonido muy similar ocurre cuando el ave está perchada. A veces, sin embargo, es hecho un sonido más “explosivo”, y los vuelos son más estrechos e inclinados.

Según Williamson (2002), el despliegue tiene tres fases, empezando con una o dos pasadas horizontales arriba o alrededor del objeto del despliegue (usualmente una hembra adulta, pero ocasionalmente otro macho u otro especie de ave). El macho luego se eleva empinadamente para empezar una serie de hasta 40 altos aros verticales directamente arriba del objeto. Una canción de silbido se da en el descenso, más fuerte en la parte baja del aro antes de empezar el nuevo ascenso. Sonidos fuertes se escuchan durante el despliegue y probablemente son originados por las alas o la cola. El despliegue termina en una bajada hacia la tierra seguida de una desviación del objeto. El macho puede regresar rápidamente y repetir este despliegue o empezar el despliegue hacia los lados, volando lentamente de un lado a otro frente a la hembra en arcos cortos

enlazados, ocasionalmente arrojándose hacia la hembra. La hembra usualmente observa el despliegue perchada gorjeando durante éste

*Colibri thalassinus* – El despliegue en vuelo es ondulante, acompañado de cantos, en la bajada (“alighting”, al percharse) el macho aletea las alas abiertas por varios segundos. Las parejas en cortejo se involucran en vuelos de despliegue uno al lado del otro, frecuentemente acompañados de “aplausos” con las alas. La hembra puede entonces descender de la copa de un árbol en un vuelo ondulante, pasar cerca del suelo y luego elevarse para percharse en una rama. Ella repite este movimiento hasta que el macho la guía en un “vuelo salvaje” (sic) final que precede a la cópula (Johnsgard 1997).

*Cyananthus latirostris* - Notas de F.C. Willard indican que el macho realiza un “balanceo a manera de péndulo en frente de la hembra” (Johnsgard 1997).

Durante el cortejo el macho realiza un despliegue de péndulo acompañado de un sonido distintivo de silbido altamente entonado (Williamson 2002).

*Heliomaster constantii* - Los despliegues hacia un lado y otro consisten en arcos verticales cortos realizados directamente frente a la hembra, con los picos casi tocándose (Johnsgard 1997).

*Hylocharis leucotis* - El macho da vueltas alrededor, arriba, enfrente y al lado de la hembra la cual está perchada en una rama. A veces la hembra se mueve a otro lugar, sólo para ser seguida por el macho; este procedimiento se repite varias veces, con los intervalos de percha volviéndose más cortos y los vuelos intermedios más largos. Mientras vuelan la pareja de colibríes a veces revolotean uno frente al otro, y cuando la hembra aterriza el macho repetidamente la “invita” a reunírsele en el aire. El vuelo nupcial resultante es salvaje y veloz, durante el cual las aves alternan maniobras de lazos y pequeños períodos de revoloteo de frente al otro. Su fase final es un vuelo rápido curvado en el cual las aves presuntamente vuelan a un sitio de apareamiento (Johnsgard 1997).

*Hylocharis xantusii* - Lamb (1925) no observó un despliegue aéreo durante el cortejo, pero sí una considerable cantidad de comportamiento de persecución (“chasing”). En su

cortejo, el macho de esta especie no se eleva en el aire y realiza el vuelo parabólico de otras especies, pero hay una considerable persecución por los individuos del uno a otro entre los árboles (Johnsgard 1997).

*Lampornis amethystinus* - Los machos luego de emitir algunos cantos perchados, empiezan a elevarse para iniciar el despliegue aéreo. Los machos entonces trazan, en un plano paralelo al suelo, casi horizontalmente un círculo de diámetro variable (30m aprox.) a unos 10-20m sobre el suelo y luego caen en picada hacia la hembra antes de regresar a la pecha. Este vuelo circular dura 15s aproximadamente y se repite 5 ó 6 veces (Ornelas et al. 2002).

*Lampornis clemenciae* – Según Williamson 2002 los despliegues de cortejo consisten principalmente de canto y abaniquos de la cola.

Según Ficken et al. (2002) no existen despliegues aéreos o señales visuales exageradas asociadas al cortejo por parte de los machos. A diferencia de otros colibríes, los machos muestran una fuerte dependencia de vocalizaciones y falta de despliegues aéreos; y en cambio, hay señalización de disposición sexual por parte de las hembras, quienes realizan un raro despliegue aéreo. Los machos pasaron más tiempo vocalizando que en agresiones ostensibles.

*Lophornis delattrei* - El despliegue de cortejo de estos colibríes aparentemente incluye vuelos laterales oscilantes de un lado a otro del macho enfrente de la hembra (Johnsgard 1997).

*Orthorhyncus cristatus* - El cortejo incluye un vuelo de despliegue lento y descendiente, que el macho inicia desde una posición arriba de la hembra, seguido por un rápido despliegue de un lado a otro enfrente de ella, que va acompañado de sonidos de palmoteos (golpes). La cresta del macho está erecta durante el despliegue (Johnsgard 1997).

*Phaethornis guy* - Según Stiles & Wolf (1979) esta especie tiene un pico abierto conspicuo, pero el adulto no tiene un patrón conspicuo en la cara; tiene un despliegue de pico abierto (“gape display”) dado que éste es conspicuo. Esta especie no tiene un

despliegue estrictamente análogo al “despliegue flotante” (“floating display”), pero como se discutió anteriormente el “tock display” contiene elementos tanto del despliegue del pico abierto y “bill-pop” y “despliegue flotante”.

*Phaethornis longuemareus* - Los machos cantan en perchas y vocalizan persistentemente con el pico hacia arriba, distendiendo la garganta, y agitan vigorosamente la cola para un lado y otro o hacia arriba y abajo. Se han visto también comportamiento de intercambio de percha (similares a los descritos para *P. superciliosus*). También se han observado despliegues flotantes (“floating displays”), en los que un ave inclina tanto el pico como la cola hacia arriba, formando un perfil curioso semejante a un bote o a un arco, o a veces curveándose hacia abajo mientras sobrevuela enfrente de otro individuo perchado (Johnsgard 1997).

*Phaethornis ruber* - Dos variaciones del despliegue aéreo han sido observadas (cada una dos veces y ocurrieron en o cerca de una percha de canto): el despliegue fue realizado por un ave visitante, aparentemente un macho vecino, enfrente del macho dueño en su percha. El visitante sobrevoló con su cola extendida y levantada sobre su espalda y su pico (garganta) abierto amarilla expuesta hacia arriba, 8-10cms arriba y enfrente del macho dueño, mientras revoloteaba la cola del ave se agitaba de un lado a otro cerca de una pulgada mientras que la cabeza permanecía estacionaría. Davis (1958) describió un despliegue similar por un macho frente a una probable hembra (Snow 1973).

En el otro despliegue aéreo ambas aves revolotearon una frente a la otra unos 25-150mm separados. El ave de abajo exhibió su pico abierto y tenía su cola levantada y abaniqueaba con ella, de modo esencialmente igual al del ave voladora descrita arriba; el ave de arriba sacaba su lengua blanca intermitentemente. (Según B.K. Snow, en prensa) los machos se visitan unos a otros en sus perchas de canto y realizan las mismas secuencias de despliegue que en las visitas de una hembra, las que pueden terminar en apareamientos. Probablemente algunos o todos estos despliegues de sean realizados frente a las hembras antes del apareamiento) (Snow 1973).

*Phaethornis superciliosus* - Los despliegues visuales incluyen un “despliegue flotante” (“floating display”) en que el macho lentamente va hacia un lado y hacia otro frente a

otra ave, que frecuentemente responde exponiendo su garganta naranja hacia él. Frecuentemente mientras revolotean enfrente de un rival (o una hembra) el macho residente abrirá y cerrará rápidamente su pico en un despliegue “gape and bill-pop”, denominado así por las instantáneas y secas vocalizaciones asociadas con él. Otro despliegue común es el “intercambio de perchas” en donde un ave comienza a revolotear frente a un rival (o hembra) perchado, luego circula alrededor detrás de él y suplanta al individuo antes perchado en su puesto. Este intercambio continúa hasta por 10 secuencias rápidas. Dos machos pueden también percharse “lado a lado” (sic) y mostrar su boca abierta mutuamente y menear la cola rápidamente. Movimientos similares y posturas “lado a lado” ocurren en un contexto sexual o precopulatorio entre machos y hembras perchados, aunque las copulas pueden ser precedidas también por un despliegue flotante o por despliegues de intercambio de perchas (Johngard 1997).

*Selasphorus flammula* - Un vuelo con forma de U o J (con forma de U si hay más de un vuelo por despliegue); el ave vuela de una altura de 15-20m casi verticalmente al inicio, describiendo el arco de un círculo en el punto más bajo. Silbidos altos y delgados se dan tanto al ir como al venir, la del descenso más fuerte que la de la curva ascendente; en el punto más bajo cuatro pitidos secos (“chuts”) en un rápido chisporroteo (Stiles 1983).

*Selasphorus platycercus* - El despliegue aéreo típico del macho consiste de un vuelo en forma de U, frecuentemente 9-15m arriba del suelo y pasando muy cerca de la hembra perchada. Algunas veces las hembras y los machos vuelan casi pico con pico en el aire, mientras el macho aparentemente muestra su collar a la hembra. Aparentemente no se producen vocalizaciones durante el vuelo de despliegue, pero el nivel global de ruidos de vibración conforme el aire pasa rápidamente por los canales de las plumas primarias. Sonidos mecánicos de las alas similares suceden durante los vuelos rápidos (“whisking flights”) El vuelo más distintivo consiste en una serie de movimientos oscilantes y zumbadores semejantes a los movimientos de las escobillas o a los movimientos de estocada de un yoyo suspendido, que pueden servir para unirse a una hembra que se encuentre en la vegetación lo suficiente para permitir un intento de cópula por parte del macho (Calder and Calder 1992).

*Selasphorus rufus* – Según Johnsgard (1997) los vuelos de despliegue normalmente comprenden un óvalo completo con el eje inclinado y más amplios en el punto más bajo que en el más alto. El vuelo del óvalo se repite varias veces en una secuencia. En la parte del descenso el ave produce un sonido mecánico empezando con un zumbido exagerado de las alas, seguido de una nota chillante en staccato y terminando con un rechinado metálico (“rattle”).

Según Hurly et al. (2001) de los 458 despliegues observados ninguno tuvo forma de óvalo. Un vuelo inició con un macho ascendiendo en vuelo cóncavo a una altura de 14.6m. Después el macho voló rápidamente en un arco cóncavo, ascendiendo un poco del punto más bajo del vuelo, y terminó el despliegue meneándose oscilando verticalmente mientras se movía en una línea horizontal. La parte más baja del vuelo ocurrió apenas arriba (a veces únicamente unos cuantos centímetros) del objetivo del despliegue. Esta serie de movimientos llevó al macho muy cerca del punto inicial en que inició el ascenso. El siguiente despliegue inició desde este punto, elevándose también en un arco cóncavo, pero siempre manteniendo un curso ligeramente arriba del precedente.

*Selasphorus sasin* - Los despliegues aéreos consisten generalmente en series de vuelos arqueados similares al movimiento de un péndulo, de unos 6-9m de ancho (horizontalmente), típicamente con una pausa cerca del final de cada arco. En la parte más baja de cada arco el macho extiende la cola y la sacude, produciendo un zumbido interrumpido y un movimiento agitado del cuerpo. Luego de varios vuelos el macho asciende a una mayor elevación y realiza un vuelo potente a gran velocidad. Un sonido desgarrante, algo semejante al realizado al tirar rápidamente con una lima de grano fino sobre la orilla de una hoja de acero, es producido en el punto más bajo del vuelo y dura un segundo o más (Johnsgard 1997). En un análisis fotográfico Pearson (1960) determinó que a la mitad del vuelo potente el macho desciende a un ángulo de 45° respecto a la horizontal, entre 84 y 102 km/hr. El vuelo entero (de una altura de cerca de 18m) requiere más de un segundo y tiene una velocidad promedio de cerca de 64 km/hr (Johnsgard 1997).

*Selasphorus scintilla* - Un vuelo en forma de “U” de aproximadamente 15m de altura, el vuelo es menos empinado y el arco más ancho que en *S. flammula*. El trino de las alas

(“wingtrill”) se escucha durante el vuelo. A mitad del trayecto de ascenso para empezar el siguiente vuelo, la trayectoria del macho se vuelve violentamente ondulante o zigzagueante, conforme éste se mueve abruptamente de un lado a otro (la amplitud de estos movimientos es de aproximadamente 50cm). Durante este vuelo zigzagueante el trino de las alas se escucha discontinuo a diferencia del resto del vuelo donde se escucha de modo continuo. El despliegue de *S. scintilla* difiere grandemente de *S. torridus*, *S. flammula* y *S. simoni* en tres aspectos principales: el sonido (“sputter”) en la parte más baja (contiene el doble de sílabas), el sonido del arco originado por el trino de las alas, y la presencia de un vuelo en zigzag durante la fase de ascenso (Stiles 1983).

***Selasphorus simoni*** - El vuelo tiene forma de J, casi vertical de una altura de 50-60 pies (aprox. 18m). Una nota alta y delgada se produce mientras el ave desciende, levemente más alta y más aguda que en *S. flammula* (Stiles 1983).

***Selasphorus torridus*** - Los despliegues son del tipo de péndulo, en forma de U; el ave realiza su siguiente vuelo del mismo lado que el precedente terminó. Los vuelos se realizan en un ángulo empinado, de una altura de 50-75 pies (15.24-22.86m), no del todo verticales. Silbidos altos y delgados se escuchan tanto en el descenso como en el ascenso (Stiles 1983).

***Stellula calliope*** – Según Johnsgard (1997) el despliegue consiste en una serie de vuelos rápidos en un curso en forma de U que puede tener 7-9m de ancho e iniciar a una altura de 9-18m. El sonido que lo acompaña es un zumbido metálico (que suena como un bzzt (sic)). Evidentemente el área de las alas también puede generar un sonido metálico más explosivo y repetitivo como “tzing” (sic). De acuerdo con Tamm et al. (1989) los despliegues fueron empleados hacia intrusos del territorio de ambos sexos, sin embargo, las hembras fueron “seguidas” en un modo menos vigoroso y agresivo que los machos. Los despliegues de sobrevuelo (“hover displays”) consistieron en el descenso del macho en una serie de caídas repentinas verticales alternadas con revoloteos estacionarios o descensos lentos, mientras el macho frecuentemente se volteó de un lado a otro mientras encaraba el objeto del despliegue, usualmente una hembra. Cuando una hembra aterrizaba en el territorio de un macho, éste revoloteaba frente a ella y un poco arriba produciendo un sonido zumbante (llamado en inglés “buzzing boat”). La hembra dejaba la pecha y los dos giraban en una “danza circular” aérea, el macho manteniendo su

posición enfrente y arriba de la hembra. (Los despliegues que precedieron directamente una copula completa incluyeron 19 vuelos, 4 despliegues de sobrevuelo y 6 “buzzing boats”).

*Threnetes leucurus* - Según Snow (1973) cuando un ave de esta especie visita a un macho que canta en un territorio, este último vuela de su percha con la cola extendida, mueve su cabeza bruscamente hacia atrás y al mismo tiempo avienta su pecho hacia adelante, exhibiendo el patrón llamativo de su garganta. Esto se acompaña de una versión muy queda de la frase de canto normal. Mientras tanto el visitante revolotea enfrente del macho dueño del territorio, que siempre mantiene una posición por debajo del visitante. Usualmente el visitante vuela a otro lado, siendo perseguido por el macho dueño del territorio que aún tiene la cola extendida y vocaliza la canción muy quedamente.

El encuentro entre un ave con plumaje juvenil y un joven macho terminó en una monta breve. El juvenil voló en el territorio donde un macho cantaba y se perchó ahí silenciosamente por un minuto sacudiendo la cola hacia arriba y hacia abajo. Luego voló arriba del macho joven que estaba cantando y brevemente revoloteó a su espalda; el joven macho revoloteó hacia arriba y su lugar de percha fue ocupado por el juvenil. El macho joven entonces revoloteó, encarando al juvenil, con su cola extendida y exhibiendo el patrón de su garganta, mientras cantaba la canción quedamente. Entonces él, aún cantando, revoloteó alrededor y sobre la espalda del juvenil, revoloteando ahí brevemente antes de que el juvenil volara y fuera seguido por el macho joven. Esta secuencia o algo semejante es probablemente el despliegue precopulatorio (Snow 1973).

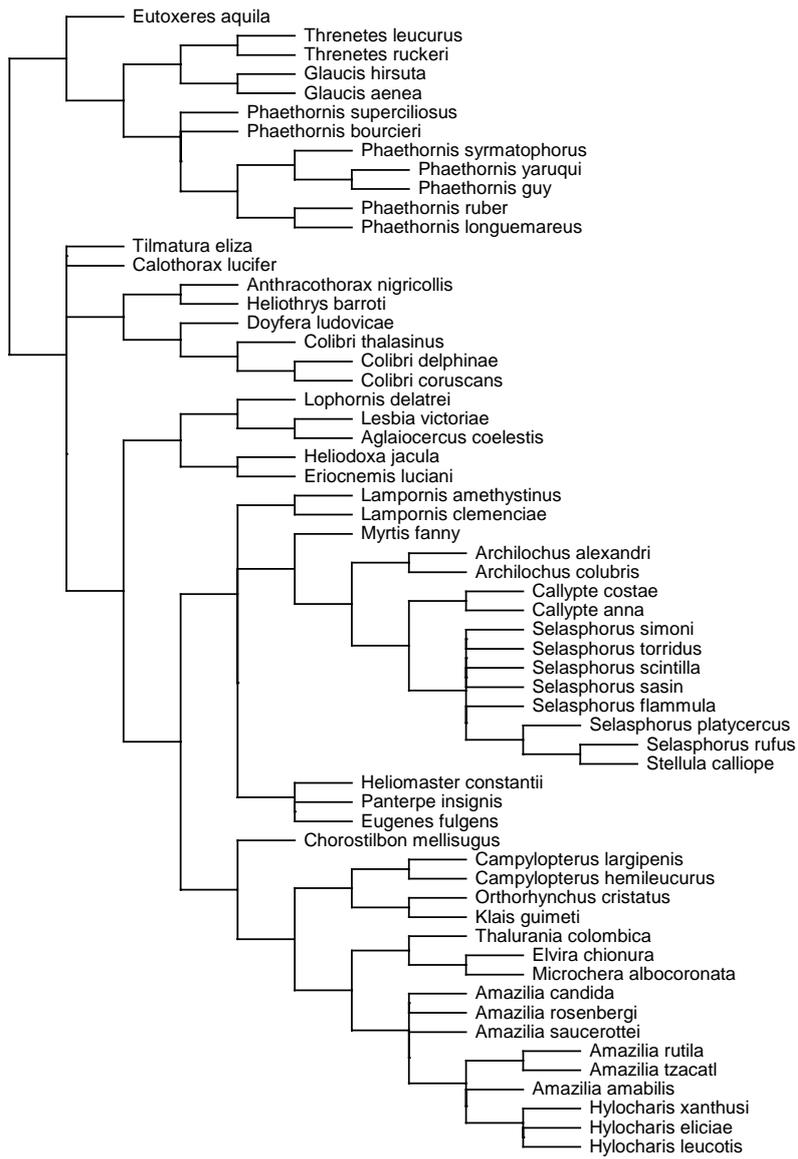
Según Stiles & Wolf (1979) se han observado las secuencias de intercambio de perchas en esta especie y probablemente ocurren en la mayoría de las especies de colibríes ermitaños, pues parecen ser una forma ritualizada de monta precopulatoria que ocurre independientemente del sexo del ave posada.

*Tilmatura eliza* - El macho realiza vuelos con zumbidos de un lado para otro enfrente de la hembra perchada, con su cola abierta y doblada casi en un ángulo recto al plano de su cuerpo; luego asciende empinadamente a cerca de 30m o más antes de volar repentinamente y de percharse al lado de la hembra (Johnsgard 1997).

### APÉNDICE 3 - FILOGENIA

Filogenia empleada en los análisis comparativos de este estudio (Figura 5). La filogenia está basada en la filogenia de datos moleculares de McGuire et al. (2007) la cual se realizó con dos genes mitocondriales codificantes de proteínas (N2 y N4), ARNts y dos intrones nucleares (AK1 y BFib).

Establecimos la misma longitud (1) para todas las ramas (véase Apéndice 6). Aquellas especies que no estaban en la filogenia de McGuire et al. (2007; 13 especies en total) fueron colocadas como politomías basales en los clados de sus especies hermanas, es decir, de su mismo género (11 especies) y otras 2 especies (*Tilmatura eliza* y *Calothorax lucifer*) cuyos géneros no aparecían en la filogenia de McGuire et al. (2007) fueron colocadas de manera basal en el clado de la subfamilia Trochilinae. Sabemos que la distinción entre las dos subfamilias de colibríes tiene mucho soporte tanto de datos moleculares como morfológicos (del Hoyo 1997, Colwell 2000). La filogenia fue construida en Mesquite (Maddison & Maddison. 2007).



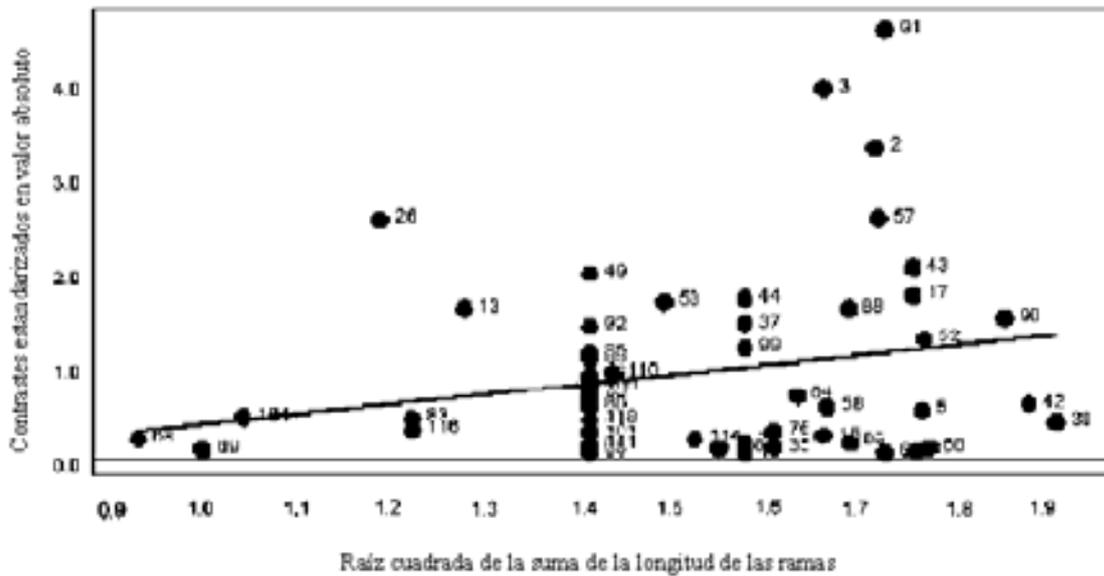
1

**Figura 5.** Filogenia empleada en los análisis filogenéticos comparativos. Basada en la filogenia de datos moleculares de McGuire et al. (2007).

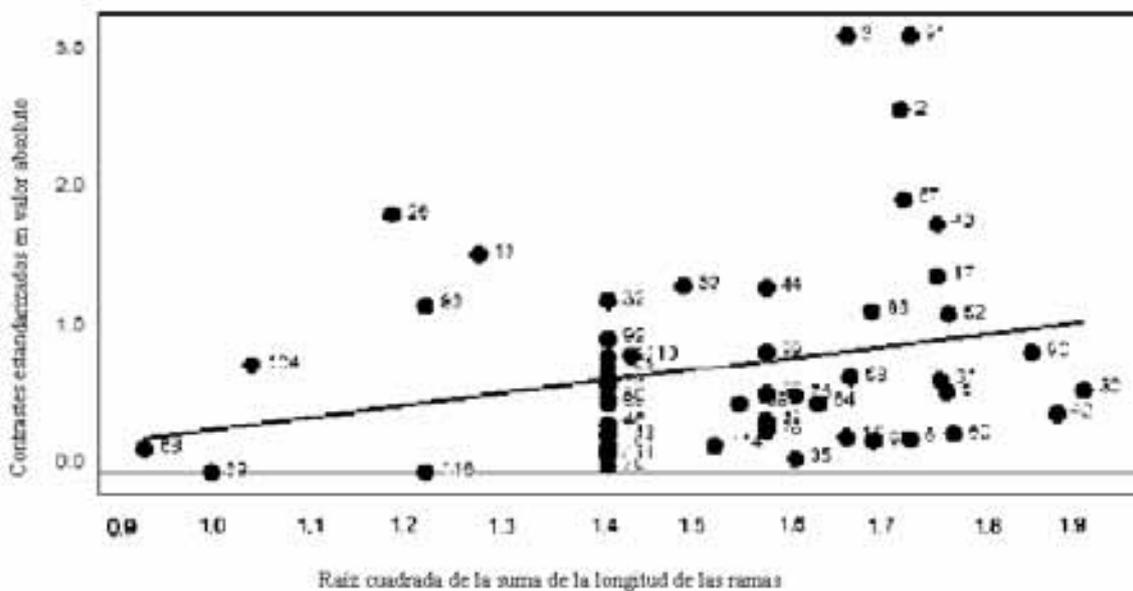
## **APÉNDICE 4 – ESTANDARIZACIÓN DE LOS CONTRASTES INDEPENDIENTES**

Para probar que la estandarización de los contrastes independientes es la adecuada para ser empleada en los análisis de regresión graficamos los valores absolutos de cada contraste independiente estandarizado en función de su desviación estándar (Figuras 6 y 7; Garland et al. 1992). Los contrastes independientes estandarizados son los valores de los contrastes entre la desviación estándar de cada contraste. (La desviación estándar de cada contraste es la raíz cuadrada de la suma de la longitud de las ramas empleadas en su cálculo). Por lo tanto, las figuras 6 y 7 grafican fracción en función de su denominador para determinar si los efectos del denominador efectivamente son removidos.

Cualquier tendencia significativa en la gráfica indicaría que los contrastes no están adecuadamente estandarizados. Puesto que ninguna de las regresiones de mínimos cuadrados fue significativa (para los machos el coeficiente de correlación de Pearson: 0.2264,  $p= 0.0845$ ; para las hembras el coeficiente de correlación de Pearson: 0.2531,  $p= 0.0530$ ), podemos deducir que los contrastes se encuentran adecuadamente estandarizados para emplearse en los análisis.



**Figura 6.** Contrastes en valor absoluto del logaritmo del peso de los machos en función de su desviación estándar (la raíz cuadrada de la suma del valor corregido de la longitud de las ramas empleadas en su cálculo). La regresión de mínimos cuadrados no fue significativa (coeficiente de correlación de Pearson: 0.2264,  $p= 0.0845$ ).

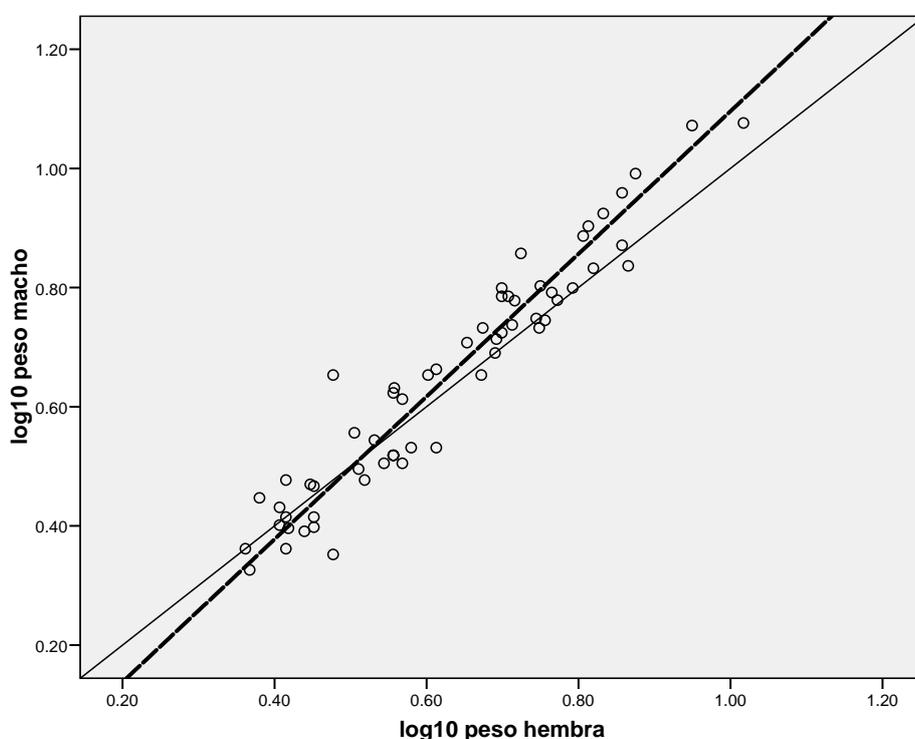


**Figura 7.** Contrastes en valor absoluto del logaritmo del peso de las hembras en función de su desviación estándar (la raíz cuadrada de la suma del valor corregido de la longitud de las ramas empleadas en su cálculo). La regresión de mínimos cuadrados no fue significativa (coeficiente de correlación de Pearson: 0.2531,  $p= 0.0530$ ).

## APÉNDICE 5 – ANÁLISIS ESTADÍSTICOS NO FILOGENÉTICOS

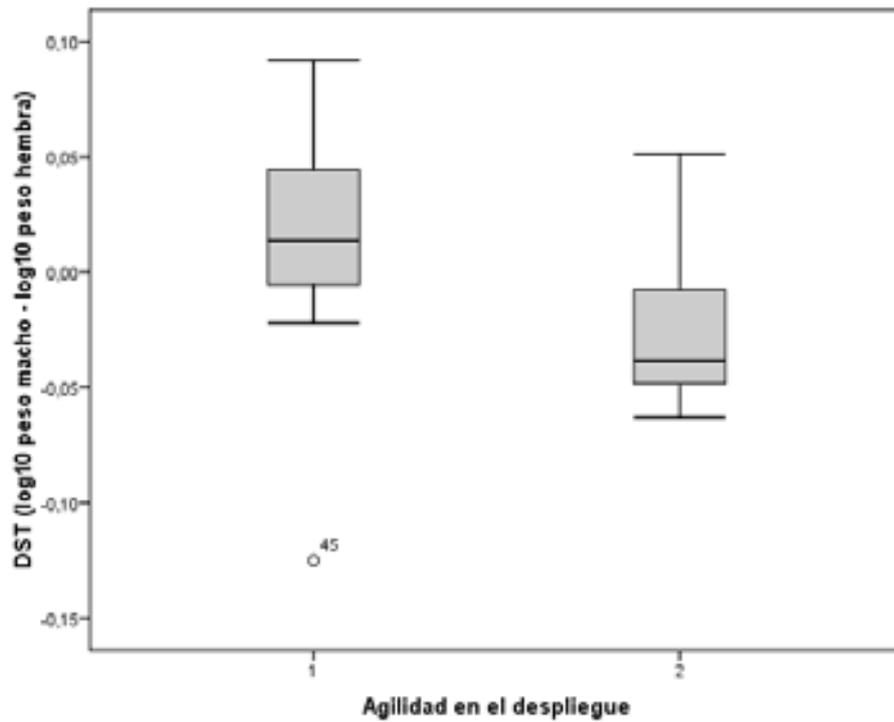
A continuación se presentan los análisis estadísticos sin considerar la influencia de la filogenia. Como se ha mencionado, esto implica asumir que las especies han evolucionado de manera independiente, y/o que el cambio de los caracteres en cuestión se produce de manera instantánea, sin existir inercia filogenética (Felsenstein 1985).

Los resultados de la regresión de eje mayor (REM) de los logaritmos base 10 del peso de los sexos de las especies de colibríes se muestran en la Figura 8.

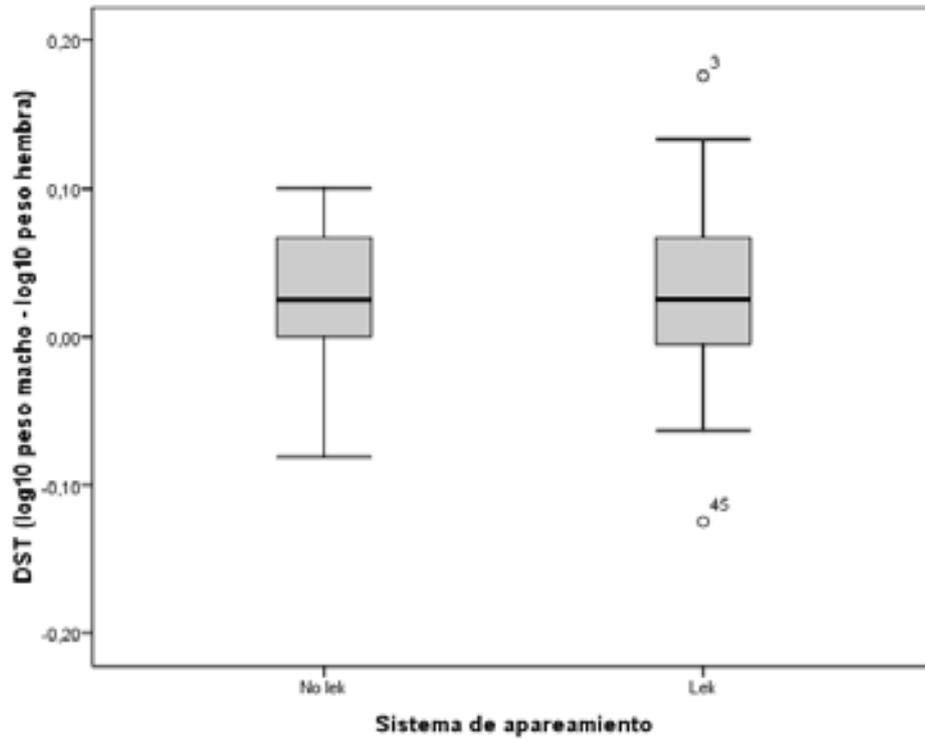


**Figura 8.** Logaritmos base 10 del peso de los sexos de las especies de colibríes, machos en función de las hembras. Regresión del eje mayor forzada por cero (MA, línea gruesa punteada;  $m = 1.1969$ , IC 95% (1.1104-1.2916),  $n = 60$  especies). La pendiente de la línea de referencia (línea continua delgada) es igual a 1.

Los resultados de las pruebas de t para determinar la relación entre el DST y la agilidad en el despliegue del macho y el sistema de apareamiento de los colibríes se muestran a continuación (Figuras 9 y 10 respectivamente).

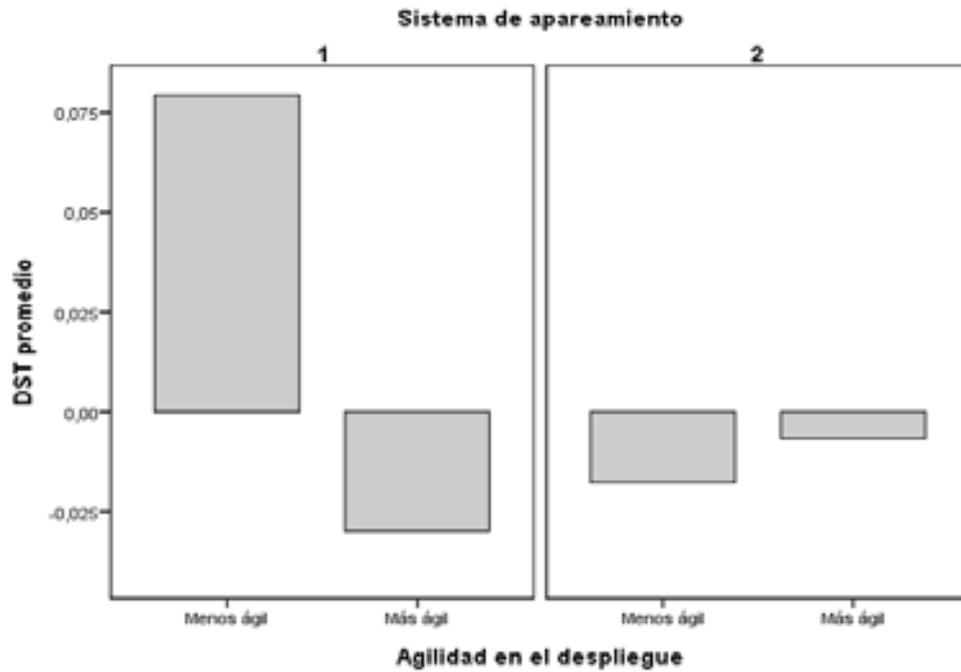


**Figura 9.** DST ( $\log_{10}$  del peso del macho –  $\log_{10}$  del peso de la hembra) en función de la agilidad en el despliegue del macho. La prueba de t para comparar las medias entre el grupo de especies con despliegues menos ágiles y el grupo de las que tienen despliegues más ágiles es significativa ( $p = 0.044$ ;  $n = 27$ ).



**Figura 10.** DST ( $\log_{10}$  del peso del macho –  $\log_{10}$  del peso de la hembra) en función del sistema de apareamiento de las especies (clasificadas según forman leks o no lo hacen). La prueba de t para comparar las medias entre el grupo de las especies formadoras de leks con aquellas que no lo hacen no es significativa ( $p = 0.789$ ;  $n = 50$ ).

A continuación de muestra el promedio del DST según el sistema de apareamiento y la agilidad en el despliegue del macho en las especies de colibríes (Figura 11).



**Figura 11.** DST ( $\log_{10}$  del peso del macho –  $\log_{10}$  del peso de la hembra) promedio en función del sistema de apareamiento de las especies (clasificadas según forman leks o no lo hacen) y de la agilidad en el despliegue del macho (calificadas como menos ágiles o más ágiles) ( $n = 17$ ).

## **APÉNDICE 6 – MÉTODOS FILOGENÉTICOS COMPARATIVOS**

Al emplear el método comparativo debemos tomar en cuenta que las especies cercanamente emparentadas comparten muchas características además de aquellas que son relevantes para cualquier pregunta comparativa:

Las relaciones filogenéticas reflejan una similitud en las fuerzas selectivas y una similitud en las respuestas a esas mismas fuerzas selectivas por parte de las especies debido al “conservacionismo del nicho” y a las “diferentes respuestas adaptativas” (Harvey & Pagel 1991).

La similitud asociada con la filogenia ocasiona problemas estadísticos. La mayoría de los métodos estadísticos asume que los puntos de datos pueden tomarse como (1) muestreados de una manera independiente de (2) una distribución normal con cierto promedio y varianza (Harvey & Pagel 1991). La similitud filogenética, sin embargo, al introducir una correlación entre los caracteres invalida el primer supuesto. El segundo supuesto también puede ser violado.

Esto es sumamente importante pues el correlacionar los estados de carácter de dos variables (o más) de especies, sin tomar en cuenta lo anterior, puede hacer que tomemos muchos datos que no son independientes entre sí, ocasionando que los grados de libertad en las pruebas estadísticas se sobreestimen, y que por lo tanto los valores de probabilidad asociados con esa estadística no sean confiables (Felsenstein 1985).

### **A 6.1 Métodos para tratar los problemas asociados a la similitud filogenética**

Existen diferentes métodos para tratar el problema de la falta de independencia y la desigualdad en las varianzas de los datos (Harvey & Pagel 1991), cada uno de los cuales se basa en una serie de supuestos, frecuentemente implícitos, que conforman una hipótesis nula sobre el modo en que ocurre el cambio evolutivo, y en una serie de técnicas estadísticas que aplican esos supuestos a datos reales. Las técnicas estadísticas están diseñadas para producir puntos de datos que pueden ser tratados como independientes para los análisis estadísticos.

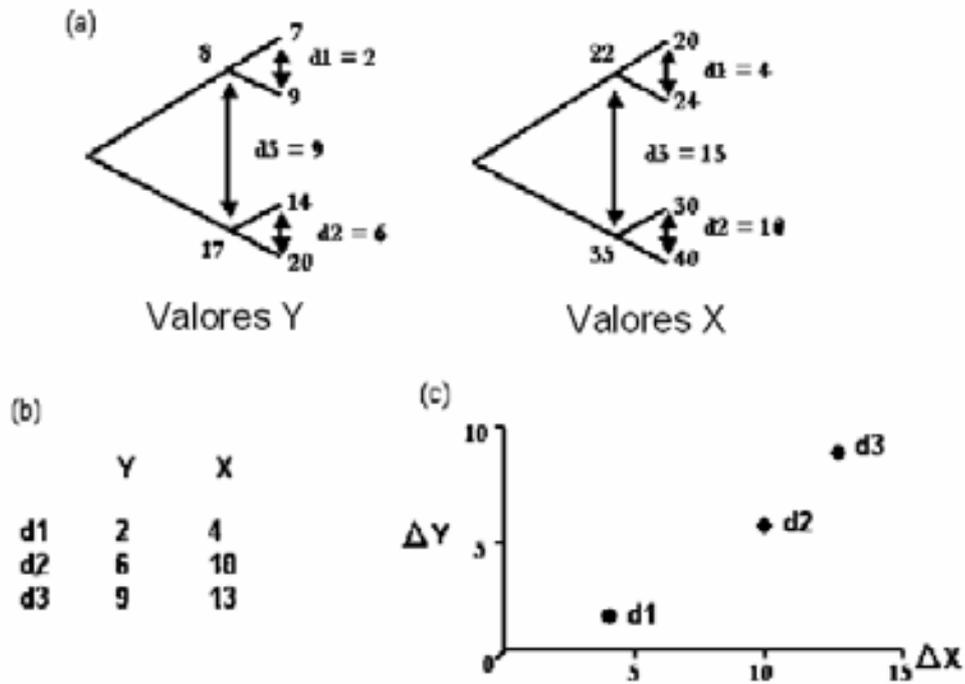
### **A 6.1.1 Método de los contrastes independientes (CIs; Felsenstein 1985)**

Los métodos de contrastes independientes (CI) emplean toda la información disponible reconociendo que lo que es herencia filogenética a un nivel de la jerarquía puede constituir parte de una diferencia adaptativa en el siguiente nivel arriba.

La lógica de estos procedimientos, señalada por Felsenstein (1985), se puede ejemplificar tomando una filogenia como la de la Figura 12(a), en donde se tienen 4 especies. Las especies 1, 2, 3 y 4 son en gran parte resultado de la diferencia existente entre los nodos n1 y n2. Por lo que la variación en estas cuatro especies en una filogenia típica ya estará presente en los dos nodos. Sin embargo, se puede dividir la variación en tres eventos evolutivos diferentes: sp1 con sp2, sp3 con sp4 y n1 con n2. Cada uno de estos eventos refleja la diferencia entre los cambios evolutivos de dos ramas del árbol. De este modo, los contrastes independientes emplean toda la variación para establecer la relación comparativa, partiéndola de manera apropiada.

Cada una de estas relaciones representa bajo la hipótesis nula una instancia independiente de evolución de la relación entre Y y X. Por lo que cualquier covariación existente entre X y Y que exista entre las especies que comparten un ancestro común es filogenéticamente independiente de la covariación entre Y y X entre especies que comparten un ancestro común diferente. Esta serie de diferencias entre X y Y proveen un modo de probar si los cambios en X y Y están correlacionados.

Este método asume que los caracteres tienen un cambio evolutivo semejante al movimiento browniano (movimiento al azar de una partícula que se puede desplazar cierta distancia fija en determinada dirección o la contraria por unidad de tiempo)



**Figura 12.** Método de los contrastes independientes. Se muestran los valores de dos caracteres X y Y en una filogenia hipotética de cuatro especies que se bifurca (a). Los valores de X y de Y se muestran en filogenias separadas. Se calculan las diferencias existentes entre los valores de cada uno de los caracteres en las especies y nodos hermanos (d1, d2 y d3). Las diferencias (comparaciones) se tabulan (b) y se grafican (c).

### A 6.1.1.1 Cálculo de los contrastes independientes

El cálculo del contraste  $X_a - X_b$  es precisamente su sustracción (de modo arbitrario se puede emplear  $X_a - X_b$  ó  $X_b - X_a$ ). La varianza es igual a la suma de la longitudes de las ramas:  $\sigma^2 = v_a + v_b$ . (Su desviación típica es igual a la raíz cuadrada de la varianza).

Para el cálculo del ancestro  $X_e$  se les asigna el valor del promedio de sus dos descendientes  $X_a$  y  $X_b$  ponderado por la inversa de las longitudes de las ramas:  $X_e = X_a v_a + X_b v_b / (v_a + v_b)$ . Nótese que se da más peso al descendiente más cercano, es decir, al de la rama de menor longitud.

Debe alargarse la rama bajo el nodo calculado  $X_e$  ( $v_e$ ) según:  $v_e = v_e + v_a v_b / (v_a + v_b)$ , pues este nodo no se mide sino que se estima por lo que hay que añadir un componente de incertidumbre (tanto mayor cuanto mayores sean  $v_a$  y  $v_b$ , pues más

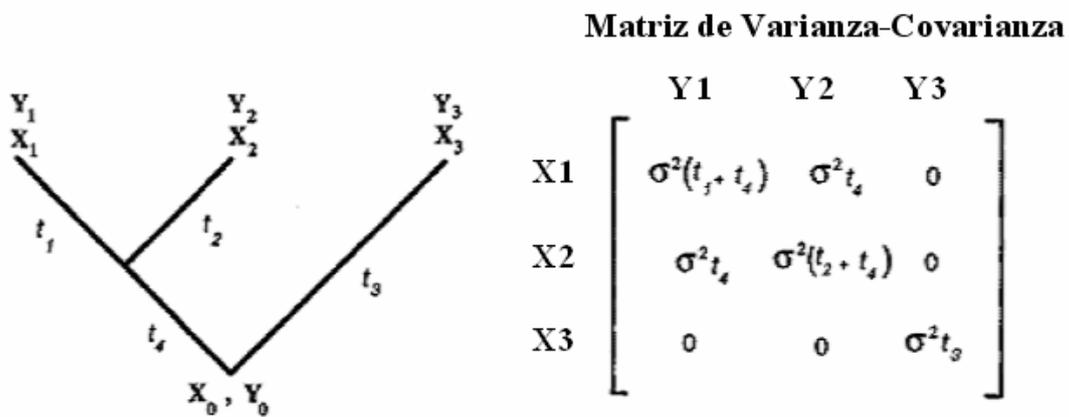
incierto será la estimación de  $X_e$  al aumentar la longitud de estas ramas).

Repitiendo estos pasos hasta el contraste basal para  $n$  especies obtendremos  $n-1$  contrastes independientes (CIs).

Estandarización de los contrastes independientes

Luego de obtener los CIs debemos estandarizarlos, para evitar dar más peso a los contrastes más largos. La estandarización es un requisito previo para que los datos se ajusten a los supuestos de la estadística paramétrica y puedan analizarse mediante técnicas convencionales de correlación y regresión. Podemos estandarizar dividiendo cada CI entre su desviación típica (raíz cuadrada de la suma de las longitudes de sus ramas).

**A 6.1.2 Método de los mínimos cuadrados generalizados filogenéticos (MCGF; Martins & Hansen 1997)**



**Figura 13.** Filogenia con longitud de ramas y la matriz de covarianza que implica. Dado un modelo de varianza continua (movimiento browniano) la covariación esperada entre los caracteres de dos especies es proporcional a la longitud de las compartidas por esas especies (tomada de Pagel 1997).

Bajo un modelo de evolución de varianza constante (es decir un modelo de “movimiento browniano”) la variabilidad en un carácter es directamente proporcional al tiempo que lleva evolucionando, y la covarianza esperada entre dos especies (su falta de independencia) es proporcional a la longitud total de las ramas compartidas (Figura 13; Pagel 1997).

De esta manera los MCGF incorporan el “coeficiente de regresión evolutivo” dada la fórmula:

$$Y = \alpha + \beta x + e$$

Donde: la variable  $y$  es una función lineal de la variable  $x$ , más el intercepto  $y$  (ordenada al origen) y cierto error. El parámetro  $\beta$  resulta ser la regresión de la variable  $y$  en la variable  $x$ , que estima la cantidad de cambio en  $y$  por unidad de cambio en  $x$  a lo largo de las ramas de la filogenia, es decir, como cambia  $y$  conforme  $x$  evoluciona en el tiempo:

$$\beta = (X'V^{-1}X)^{-1}X'V^{-1}Y$$

Donde:  $X$  es una matriz  $n \times m$  de  $X$  (las variables predictoras),  $n$  es el número de especies y  $m$  es el número de variables predictoras,  $V$  es una matriz  $n \times n$  de covarianza de la longitud compartida de las ramas en la filogenia,  $Y$  es el vector de las observaciones de la variable a ser explicada por las variables  $X$  (Pagel 1997).

El valor de  $\beta$  puede maximizar la verosimilitud de observar los valores de las variables  $x$  y  $y$  en las especies dada la filogenia (Fl). Foralmente  $\beta$  maximiza:

$$L(\beta) = \prod_{i=1}^n P(x_i, y_i | Fl, \beta)$$

En esta fórmula se estima el valor del parámetro  $\beta$  que hace que los pares de puntos  $(x, y)$  sean más probables dada la filogenia y el modelo de evolución que incluye  $\beta$  (Pagel 1997).

El modelo empleado en este análisis (realizado en R versión 2.2.1, R Development Core Team, <http://www.r-project.org>) tiene la ventaja de incorporar el parámetro lambda ( $\lambda$ ), el cual estima si la filogenia predice correctamente los patrones de covarianza en las especies dados los valores de los caracteres. Este modelo responde a los patrones en los datos a diferencia de un modelo puramente neutral (de movimiento browniano) (Pagel 1999).

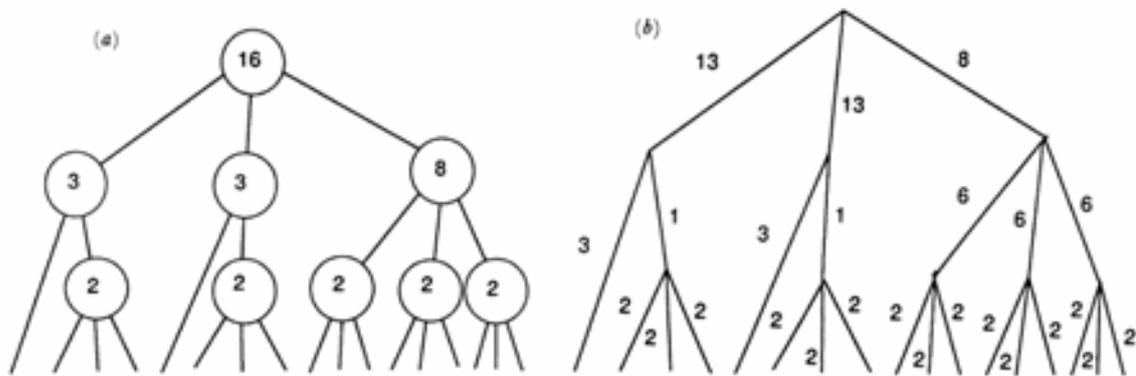
Si un carácter evoluciona en las especies como si fueran independientes, este parámetro toma el valor de 0 indicando que la corrección filogenética puede pasarse por alto. Si lambda tiene un valor igual a 1 los caracteres evolucionan de acuerdo con la topología del árbol y un modelo de evolución de movimiento browniano. Valores intermedios de lambda se obtienen cuando la filogenia sobrestima la covarianza entre las especies, es decir, cuando la historia filogenética no tiene un efecto tan fuerte sobre los caracteres como lo estima la filogenia (Pagel 1999).

## **A 6.2 Métodos de asignación de la longitud de las ramas de la filogenia**

Si en un análisis filogenético se emplea una filogenia cuya longitud de ramas está en unidades de tiempo (o de alguna medida que varíe entre los segmentos), y se asume un modo de evolución de “movimiento browniano”, entonces, el modelo es denominado “gradual”, indicando que se asume que los caracteres sufren usualmente un cambio mayor en las ramas más largas (Garland 1993).

En cambio, si la filogenia empleada tiene la misma longitud en todos los segmentos de sus ramas, el análisis puede llamarse “especiacional”. El concepto detrás de un modelo especiacional es que el cambio ocurre con los eventos de especiación (Garland 1993).

Por otra parte, el método de propuesto por Grafen (1989) consiste en calcular la altura de los nodos como  $n-1$  siendo  $n$  el número de especies debajo de éstos (siendo la altura de las especies cero; Figura 14a). La longitud de cada segmento de la filogenia se calcula como la diferencia entre su nodo superior y el inferior (Figura 14b).



**Figura 14.** Método propuesto por Grafen (1989) para asignar la longitud de las ramas de una filogenia. Se calcula la altura de los nodos como  $n-1$  siendo  $n$  el número de especies debajo de éstos, siendo la altura de las especies cero (a). La longitud de cada segmento de la filogenia se calcula como la diferencia entre su nodo superior y el inferior (b). (Tomada de Grafen 1989).

Una vez hecho esto, la longitud de las ramas de esta filogenia se eleva a una potencia positiva (llamada rho;  $\rho$ ). El parámetro  $\rho$  modifica la longitud de las ramas, comprimiendo la parte cercana a la base o a las puntas de la filogenia, y expandiendo la contraria, dependiendo de su valor. Utilizando diversos valores de  $\rho$  se crea un conjunto de árboles con diferente longitud de ramas (ver Figura 15). De este conjunto se selecciona el árbol que se ajuste mejor a los datos de las especies para emplearlo en el análisis. La elección del árbol que mejor se ajusta se logra por máxima verosimilitud. La fórmula es:

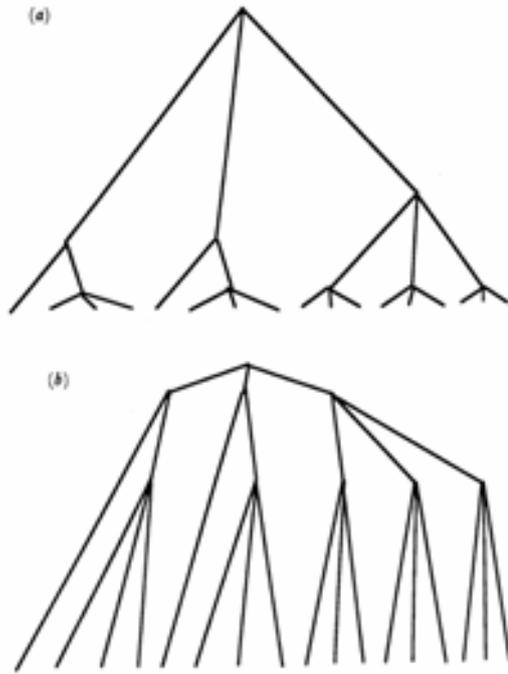
$$\text{Ver} = (\exp (-1/2 (y-X\beta)^T V^{-1} (y-X\beta)) / \sqrt{(\det(2\pi \sigma^2 V))}$$

Donde: “ver” significa verosimilitud y “det” significa determinante,  $\sigma^2$  escala todas las varianzas y covarianzas del árbol y  $\rho$  se incorpora en  $V$ .  $\beta$  y los parámetros de  $V$  son ajustados simultáneamente maximizando la verosimilitud.

$V$  se define como:

$$V_{ij} = (1 - h_{ij}^\rho)$$

Donde  $h_{ij}$  es la altura de la filogenia en la que las ramas de la raíz a  $i$  y  $j$  divergen.



**Figura 15.** Modificación de la longitud de las ramas de la filogenia de la figura 14 por el parámetro  $\rho$ . Un valor alto de  $\rho$  aumenta la los segmentos de las ramas en la base de la filogenia (a), lo que haría más confiables las radiaciones cercanas a las puntas de ésta (especies), pues a mayor longitud de ramas mayor error. Un valor de  $\rho$  bajo aumenta los segmentos de la punta de la filogenia (b), lo que haría más confiable la evidencia de una radiación basal.

## XI. BIBLIOGRAFÍA

Abouheif, E., y D. J. Fairbairn. 1997. A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *American Naturalist* 149:540-562.

Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton Univ. Press, Princeton.

Andersson, M. & Norberg, R. A. 1981. Evolution of reversed sexual size dimorphism and role partitioning among predatory birds, with a size scaling of flight performance. *Biol. J. Linn. Soc.* 15, 105-130.

Armstrong, D.P. 1987. Economics of breeding territoriality in male Calliope Hummingbirds. *Auk* 104:242-253

Atwood, J. L., V. L. Fitz, y J. E. Bamesberger. 1991. Temporal patterns of singing activity at leks of the White-bellied Emerald. *Wilson Bull.* 103: 373–386.

Barash, D. P. 1972. Lek behavior in the broad-tailed hummingbird. *Wilson Bull.* 84:202-203.

Blanckenhorn, W. U. 2000: The evolution of body size: what keeps organisms small? *Q. Rev. Biol.* 75: 385-407.

Blanckenhorn, W.U. 2005. Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology* 111: 977-1016.

Blanckenhorn, W.U., Meier, R., Teder, T. Rensch's Rule in insects: Patterns among and within species. 2007. En: Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U., Szekely, T., 2007. (eds.) *Sex, Size and Gender Roles. Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. pp 60-70. Oxford, Oxford University Press.

Bleiweiss, R. 1997. Covariation of sexual dichromatism and plumage colours in lekking and non-lekking birds: a comparative analysis. *Evol. Ecol.* 11:217–235.

Bleiweiss, R. 1998. Phylogeny, body mass, and genetic consequences of lek-mating behavior in hummingbirds. *Molecular Biology and Evolution* 15: 492–498.

Bleiweiss, R. 1998a. Relative-rate tests and biological causes of molecular evolution in hummingbirds. *Mol. Biol. Evol.* 15:481–491.

Blomqvist, D., Johansson, O. C., Unger, U., Larsson, M. & Flodin, L. A. 1997. Male aerial display and reversed sexual size dimorphism in the dunlin. *Animal Behaviour*, 54, 1291–1299.

Calder, W. A., y L. L. Calder. 1992. Broad-tailed Hummingbird (*Selasphorus platycercus*). En A. Poole, F. Gill, and P. Stettenheim (eds.), *The birds of North America*, No. 16. The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, PA, and The American Ornithologists' Union,. Washington, D.C.

Colwell, R. K. 2000 Rensch's rule crosses the line: convergent allometry of sexual size dimorphism in hummingbirds and flower mites. *Am. Nat.* 156, 495–510.

Dale, J., P.O. Dunn, J. Figuerola, T. Lislevand, T. Székely y L. Whittingham. 2007. Sexual selection explains Rensch's rule of allometry for sexual size dimorphism. *Proc. Royal Soc. B* 274:2971-2979.

Davis, T. A. W. 1958. The displays and nests of three forest hummingbirds in British Guiana. *Ibis*, 100:31-39.

Dearborn, D.C. 1998. Interspecific territoriality by a rufous-tailed hummingbird (*Amazilia tzacatl*): Effects of intruder size and resource value. *Biotropica* 30(2):306-313.

del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J. (eds.) 1999. *Handbook of the birds of the world*, Vol. 5. Barn-owls to Hummingbirds. Barcelona, España: Lynx Edicions.

Dunn, P. O., Whittingham, L. A. & Pitcher, T. E. 2001. Mating systems, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds. *Evolution* 55, 161–175.

Dunning, J B., Jr 1993. *CRC Handbook of Avian Body Masses*. Boca Raton, FL: CRC.

Fairbairn, D. J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:659-87.

Fairbairn D. 2007a. Introduction: the enigma of sexual size dimorphism. En *Sex, size and gender roles* (eds. W. Blanckenhorn, D. Fairbairn & T. Székely), pp. 1–10. Oxford, UK: Oxford University Press.

Fairbairn D. 2007b. Sexual dimorphism in the water strider, *Aquarius remigis*: a case study of adaptation in response to sexually antagonistic selection. En *Sex, size and gender roles* (eds W. Blanckenhorn, D. Fairbairn & T. Székely), pp. 97–105. Oxford, UK: Oxford University Press.

Fairbairn D., W. Blanckenhorn & T. Székely (eds). 2007. *Sex, size and gender roles*. Oxford, UK: Oxford University Press. 266 p.

Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125: 1-15.

Ficken, M., Rusch, K., Taylor, S. & Powers, D. 2002. Reproductive behavior and communication in blue-throated hummingbirds. *Wilson Bull.* 114: 45-47.

Garland, T., Jr., P. H. Harvey, & A. R. Ives. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology* 41:18-32.

Garland, T. Jr., A.W. Dickerman, C.M. Janis & J. A. Jones. 1993. Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation. *Systematic Biology* 42: 265-292.

Gill, F. B., and J. A. Gerwin. 1989. Protein relationships among hermit hummingbirds. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 141:409-421.

Harvey, P. H. & Pagel, M. D. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford: Oxford University Press.

Hedenström, A. 1992. Flight performance in relation to fuel load in birds. *J. Theor. Biol* 158, 535-537.

Hedenström, A. & Møller, A. P. 1992. Morphological adaptations to song flight in passerine birds: a comparative study. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B*, 247, 183–187.

Höglund, J. 1989. Size and plumage dimorphism in lek-breeding birds: A comparative analysis. *Am. Nat.* 134, 72-87.

Höglund, J., y R. V. Alatalo. 1995. *Leks*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Honêk, A. 1993. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: A general relationship. *Oikos* 66: 483-492.

Hurly, T. A., R. D. Scott, y S. D. Healy. 2001. The function of displays of male rufous hummingbirds. *Condor* 103:647–651.

Johnsgard, P. 1983. *The hummingbirds of North America*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C

Johnsgard P. 1997. *The Hummingbirds of north America*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. 278p.

Lamb, C.C. 1925. Observations on the Xantus hummingbird. *Condor* 14:32-40.

Lande, R. 1980. Sexual dimorphism, sexual selection and adaptation in polygenic characters. *Evolution* 34: 292-307.

Lande, R. 1987. Genetic correlation between the sexes in the evolution of sexual dimorphism and mating preferences. En: Bradbury, J. W. & M. B. Andersson (eds.) *Sexual Selection: Testing the Alternatives*. pp. 83–94. New York: John Wiley & Sons.

Larimer, J. L., & R. Dudley. 1995. Accelerational implications of hummingbird display dives. *Auk* 112:1064-1066.

Lindfors P., Gittleman J.L. & Jones K.E. 2007. Sexual size dimorphism in mammals. En: Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU & Székely T (eds.) *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. pp. 19-26. Oxford: Oxford University Press.

Lislevand, T., Figuerola, J. & Székely, T. 2007 Avian body sizes in relation to fecundity, mating system, display behaviour and resource sharing. *Ecology* 88, 1605.

Maddison, W. P. y D.R. Maddison. 2007. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.01 <http://mesquiteproject.org>

McGuire JA, Witt CC, Altshuler DL, Remsen Jr. J.V. 2007. Phylogenetic systematics and biogeography of hummingbirds: Bayesian and maximum likelihood analyses of partitioned data and selection of an appropriate partitioning strategy. *Syst Biol* 56: 837-856.

Midford, P. E., T. Garland Jr. & W. Maddison. 2007. PDAP:PDTREE package for Mesquite, version 1.1. [http://mesquiteproject.org/pdap\\_mesquite/](http://mesquiteproject.org/pdap_mesquite/)

Ornelas, J. F., C. González & J. Uribe. 2002. Complex vocalizations and aerial displays of the Amethyst–Throated Hummingbird (*Lampornis amethystinus*). *The Auk*. 119: 1141-1149.

Oakes, E.J. 1992. Lekking and the evolution of sexual dimorphism in birds: Comparative approaches. *Am. Nat.* 140, 665-684.

Pagel M. 1997. Inferring evolutionary processes from phylogenies. *Zool. Scr.* 26:331–348.

Pagel, M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401, 877-884.

Payne, R. B. 1984. Sexual selection, lek behavior, and sexual size dimorphism in birds. *Ornithological Monographs* 33:1-52.

Payne, R. B., y K. Payne. 1977. Social organization and mating success in local song populations of Village Indigobirds, *Vidua chalybeata*. *Z. Tierpsychol.* 45:113-173.

Pearson, O.P. 1960. Speed of the Allen hummingbird while diving. *Condor* 62:403.

Perrone, M.J. 1978. Mate size and breeding success in a monogamous cichlid fish. *Env. Biol. Fish.* 3: 193-201.

Powers, D. R. 1987. Effects of variation in food quality on the breeding territoriality of the male Anna's hummingbird. *Condor* 89:103-111.

Pytte, C. & M. S. Ficken. 1994. Aerial display sounds of the black-chinned hummingbird. *Condor*; 96(4):1088-1091.

Raihani, G., Székely, T., Serrano-Meneses, M. A., Pitra, C. & Goriup, P. 2006 The influence of sexual selection and male agility on sexual size dimorphism in bustards (Otididae). *Anim. Behav.* 71, 833–838.

Ramjohn, C. L., F. B. Lucas, F. E. Hayes, S. Ballah, N. C. Johnson, and K. M. Garcia. 2003. Lek mating behavior of the Sooty-capped Hermit (*Phaethornis augusti*) in the Paria Peninsula of Venezuela. *Journal of Field Ornithology* 74:205-209.

Rhen, T. 2007. Sex differences: genetic, physiological, and ecological mechanisms. En *Sex, size and gender roles* (eds W. Blanckenhorn, D. Fairbairn & T. Székely), pp. 167–175. Oxford, UK: Oxford University Press.

Rodríguez-Flores, C. I. & F. G. Stiles. 2005. Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la amazonia colombiana. *Ornología Colombiana* 3:7-27.

Schuchmann, Karl-L. 1987. First record of the grey-chinned hermit (*phaethornis griseogularis*) west of the colombian andes, with notes on the displays of the species. *Wilson Bull.* 99(1):122-123.

Serrano-Meneses M.A. Sexual size dimorphism in damselflies, dragonflies and birds: function and development. Bath: 2006. Presentada en la University of Bath para la obtención de grado de doctor.

Sibley C. & Monroe B. 1993. *Distribution and Taxonomy of Birds of the World*. Yale University Press, New Haven.

Slatkin, M. 1984. Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution* 38: 622-630.

Smith, R.J. 1999 Statistics of sexual size dimorphism. *Journal of Human Evolution* 36: 423-458.

Snow, B. K. 1973. The behavior and ecology of hermit hummingbirds in the Kanaku Mountains, Guyana. *Wilson Bull.* 85:163-177.

Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1981. *Biometry*. W. H. Freeman, San Francisco.

Stiles, F. G. 1982. Aggressive and courtship displays of the male Anna's Hummingbird. *Condor* 84: 208-225.

Stiles, F. G. 1983. Systematics of the southern forms of *Selasphorus* (Trochilidae). *Auk* 100:311-325.

Stiles, F. G. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *The Condor* 97:853-878.

Stiles, F. G. 1996. A new species of emerald hummingbird (Trochilidae: Chlorostilbon) from the Sierra de Chiribiquete, southeastern Colombia, with a review of the *C. mellisugus* complex. *Wilson Bull.* 108:1-27.

Stiles, F. G. y A.F. Skutch. 1989. *A Guide to the Birds of Costa Rica*. Ithaca, N.Y: Cornell University Press.

Stiles, F.G. y A.F. Skutch. 2003. *Guía de aves de Costa Rica, Tercera edición*. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: INBio.

Stiles, F. G., y L.L. Wolf. 1979. The ecology and evolution of a lek-mating system in the long-tailed hermit hummingbird. *Am. Ornithol. Union Monogr.* 27:1–78.

Székely, T., Freckleton, R. P. & Reynolds, J. D. 2004. Sexual selection explains Rensch's rule of size dimorphism in shorebirds. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 101, 12 224–12 227.

Székely, T., Lislevand, T. & Figuerola, J. 2007. Sexual size dimorphism in birds. En *Sex, size and gender roles* (eds W. Blanckenhorn, D. Fairbairn & T. Székely), pp. 27–37. Oxford, UK: Oxford University Press.

Székely, T., Reynolds, J. D. & Figuerola, J. 2000. Sexual size dimorphism in shorebirds, gulls and alcids: the influence of sexual and natural selection. *Evolution*, 54, 1404–1413

Tamm, S., Doug P. A. y Zena J. T. 1989. Display behavior of male calliope hummingbirds during the breeding season. *Condor*, 91(2):272-279.

Trail, P.W. 1990. Why should lek-breeders be monomorphic? *Evolution* 44: 1837-1852.

Wetmore, A. 1981. *The birds of the republic of Panamá*. Smithsonian Institution. Washington.

Williamson, Sheri L. 2002. *A Field Guide to Hummingbirds of North America* (Peterson Field Guide Series). Houghton Mifflin Co., Boston.

Woods, R.S. 1927. The hummingbirds of California. *Auk* 44:297-318.

Woolbright, L.L. 1983. Sexual selection and size dimorphism in anuran amphibia. *Am. Nat.* 121: 110-119.

Young, K. A. 2005 Life-history variation and allometry for sexual size dimorphism in Pacific salmon and trout. *Proc. R. Soc. B* 272, 167–172.

Zusi, R. L., y G. D. Bentz. 1982. Variation of a muscle in hummingbirds and swifts and its systematic implications. *Proceedings of the Biological Society of Washington.* 95:412-420.