



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA  
ECOLOGÍA

**EVOLUCIÓN DEL DIMORFISMO SEXUAL EN COLIBRÍES**  
**(AVES: TROCHILIDAE)**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:  
**BIÓL. NORMA JOYCE HERNÁNDEZ VEGA**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA**  
**COMITÉ TUTOR: DR. JUAN FRANCISCO ORNELAS RODRÍGUEZ**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
**COMITÉ TUTOR: DR. RAÚL CUEVA DEL CASTILLO MENDOZA**  
**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA**

**MÉXICO, D.F. AGOSTO, 2014**



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.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA  
ECOLOGÍA

**EVOLUCIÓN DEL DIMORFISMO SEXUAL EN COLIBRÍES**  
**(AVES: TROCHILIDAE)**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:  
**BIÓL. NORMA JOYCE HERNÁNDEZ VEGA**

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA  
COMITÉ TUTOR: DR. JUAN FRANCISCO ORNELAS RODRÍGUEZ  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
COMITÉ TUTOR: DR. RAÚL CUEVA DEL CASTILLO MENDOZA  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**MÉXICO, D.F. AGOSTO, 2014**

Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 03 de marzo de 2014, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **HERNÁNDEZ VEGA NORMA JOYCE**, con número de cuenta 406014472, con la tesis titulada **"EVOLUCIÓN DEL DIMORFISMO SEXUAL EN COLIBRÍES (AVES: TROCHILIDAE)."**, realizada bajo la dirección de la **DRA. MARIA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**:

Presidente: DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS  
Vocal: DRA. BLANCA ESTELA HERNÁNDEZ BAÑOS  
Secretario: DR. JUAN FRANCISCO ORNELAS RODRÍGUEZ  
Suplente: DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD  
Suplente: DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"**  
Cd. Universitaria, D.F., a 17 de junio de 2014.

*M. del Coro Arriaga*

**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
**COORDINADORA DEL PROGRAMA**



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

## **AGRADECIMIENTOS**

- Primeramente al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.
- A los apoyos recibidos por la beca CONACyT con número de becario 245190.
- A los miembros de mi Comité Tutor: Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga (Tutora principal), Dr. Juan Francisco Ornelas Rodríguez y al Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza por apoyarme y guiarme durante todo la maestría.

## **A TÍTULO PERSONAL**

**Agradezco a la Dra. Coro, porque siempre estuvo apoyándome, instruyéndome para una mejor realización del proyecto de tesis.**

**A Georgina García Morán por su apoyo en los tramites, orientación y sobre todo por hacer de los tramites algo más llevadero, por ser una amiga mas. Y al Dr. Ernesto Armando Rodríguez Reyes, por su gran ayuda en los trámites de titulación.**

**A Leonel Herrera Alsina por su gran ayuda en el aprendizaje del programa R y su apoyo en los problemas estadísticos. Gracias por siempre estar ahí para resolver cualquier duda. Así como al Dr. Martín Serrano Meneses, por dirigirme en los análisis estadísticos.**

**A Fanny de la colección de la Facultad de Ciencias por permitirme la libre entrada a la medición de los especímenes. Así como en la Universidad de Colombia, al Dr. Gary Stiles por permitirme la estancia en Colombia y la libre entrada a la colección.**

**A mis colegas de la Facultad de Ciencias: Erick, César, Gala, Martha y Gordillo por orientarme y apoyarme.**

**A mis compañeros de la Universidad de Colombia, Diego, Orlando, Natalia, Nabhi por hacer mi estancia en Colombia muy agradable y por llevarme a conocer las aves de su país. Así como a la familia de Claudia Rodríguez por recibirme con las puertas abiertas sin conocerme y tratarme de la manera más amable.**

**A todos mis compañeros del laboratorio, Mónica, Claudia, Carlos, Ana, Gabriel y Rafa por el apoyo incondicional cuando lo necesitaba.**

**A Roberto Flores Cárdenas por su gran apoyo en la etapa de medición de los colibries, por todas esas tardes que estuvo apoyándome para sacar adelante el proyecto.**

**A mis amigas Ana y Claudia que siempre me motivaban a seguir adelante y siempre tenía con quien compartir mis experiencias, logros y fracasos, gracias por estar ahí para escucharme y alentarme a seguir.**

**A mis hermanos, porque de alguna manera siempre me estaban apoyando y curioseando en lo que yo hacía, por extrañarme cada más que me iba y hacerme desear regresar a casa. Los adoro mis niños.**

**A mi abuelita Cristina y tía Paty que siempre estuvieron apoyándome y queriéndome, y por siempre estar ahí en cada logro que he tenido.**

**A TODOS MUCHAS GRACIAS.**



## DEDICATORIA

*A las dos grandes personas que siempre han estado para apoyarme, dándome su confianza, su amor, la libertad de decisión, por extrañarme y desear mi bienestar y mi pronto regreso en cada salida. Por enseñarme a nunca derrotarme y seguir adelante, a ser fuerte, a ver que si se puede formar una maravillosa familia y seguir adelante con amor y entrega sin importar el paso de los años. Por darme las herramientas necesarias y el apoyo para poder continuar con la meta de alcanzar una maestría, nunca desalentarme y siempre con paciencia y tolerancia para concluir esta meta. Esas maravillosas personas que son MIS PADRES. Los Admiro y los Amo Demasiado, jamás los cambiaría. Gracias por ser mis padres ☺.*

*A la persona tan importante que llegó a mi vida para cambiarla, para hacerme una mejor persona, para enseñarme que el amor entregado e incondicional si existe. A ti mi adorado esposo, Andrés Solís Ortiz, que gracias a la estancia en Colombia, supe que podía confiar en alguien, que siempre estuviste ahí para platicar conmigo mientras trabajaba y quedarte hasta tarde para que no me sintiera sola. Gracias por todos esos momentos maravillosos y por ese apoyo infinito para llegar hasta el tan esperado final, concluir la meta de la maestría. TE AMO MI VIDA.*

---

---

## ÍNDICE GENERAL

	<b>PÁG.</b>
Lista de Figuras .....	III
Lista de Tablas .....	IV
Resumen .....	1
Abstract .....	3
I. Introducción .....	5
1.1 Dimorfismo Sexual .....	5
1.2 Dimorfismo Sexual en Aves .....	12
1.3 Dimorfismo Sexual en Colibríes.....	13
II. Objetivos.....	21
III. Hipótesis.....	22
IV. Antecedentes .....	23
V. Material y Métodos .....	26
5.1 Datos Morfológicos.....	26
5.2 Filogenia.....	28
5.3 Análisis Estadísticos .....	30
5.4 Análisis Comparativos .....	31
VI. Resultados .....	34

---

---

VII. Discusión .....	42
VIII. Conclusiones .....	51
Anexo 1. Especies de Colibríes.....	52
Anexo 2. Mapeo de atributos y estrategias de forrajeo en la filogenia.....	57
Anexo 3. Regresiones Alométricas .....	60
Anexo 4. Colibríes utilizados en el estudio .....	65
Literatura Citada.....	71

---

---

## LISTA DE FIGURAS

	<b>PÁG.</b>
Figura 1. Regla de Rensch .....	8
Figura 2. Variables morfológicas medidas .....	27
Figura 3. Relación filogenética de las especies de colibríes.....	29
Figura 4. Representación de las estrategias de forrajeo en la filogenia.....	57
Figura 5. Representación del tamaño del pico en la filogenia .....	58
Figura 6. Representación del tamaño del ala en la filogenia .....	59
Figura 7. Regresiones alométricas de eje mayor (REM) de ambos sexos para todas las especies de culmen expuesto y cuerda alar .....	60
Figura 8. REM de ambos sexos de especies ruterias .....	61
Figura 9. REM de ambos sexos de especies territoriales.....	62
Figura 10. REM de las estrategias de forrajeo para machos.....	63
Figura 11. REM de las estrategias de forrajeo para hembras .....	64

---

---

## LISTA DE TABLAS

	<b>PÁG.</b>
Tabla 1. Promedio de culmen expuesto y cuerda alar por clado .....	35
Tabla 2. Datos de las REM de contrastes independientes .....	38
Tabla 3. ANOVA de 2 factores para cúlmén expuesto.....	39
Tabla 4. ANOVA de 2 factores para cuerda alar .....	40
Tabla 5. Prueba del estadístico $K$ para todas las especies.....	40
Tabla 6. Prueba del estadístico $K$ por sexo .....	41
Tabla 7. Datos de las especies de colibríes .....	52

---

---

## RESUMEN

El dimorfismo sexual en tamaño y morfología es un fenómeno extendido en animales y plantas dioicas. En aves, como en otros vertebrados, los sexos usualmente difieren en tamaño y también en las proporciones de las partes del cuerpo, incluidas las que utilizan en la alimentación. Los colibríes son un buen modelo para el presente proyecto de tesis, ya que presentan dimorfismo sexual en tamaño corporal, morfología del pico y estrategias de forrajeo. Dentro de una especie puede haber diferenciación en el largo del pico asociada al uso diferencial de recursos que probablemente evolucionó por segregación de nicho. Las especies territoriales están más fuertemente asociadas a recursos particulares y por lo tanto son más especializadas. Por otra parte, la cuerda alar se ha interpretado como una medida de la capacidad de los colibríes para maniobrar, siendo las alas más largas las que les dan mayores ventajas para la maniobrabilidad, lo cual es de utilidad para un macho territorial ya que le confiere una mayor velocidad en la persecución de los intrusos al territorio. El objetivo del presente estudio fue analizar la evolución del dimorfismo sexual en la longitud del pico y alas en colibríes, asociada a las estrategias de forrajeo (sea territorial o rutero) que exhiben los miembros de este grupo. Se realizaron revisiones intensivas en colecciones ornitológicas de la UNAM así como en la colección perteneciente a la Universidad Nacional de Colombia. El muestreo de las especies corresponde a algunas de las especies incluidas en la reconstrucción filogenética de McGuire (2009). Se midieron 75 especies, y alrededor de 10 individuos por sexo de cada especie. A cada individuo se le midió: culmen expuesto (longitud del pico) y cuerda alar. Usando una aproximación filogenética comparativa, se exploró la relación alométrica entre individuos territoriales y ruterros.

---

Encontrando que el tamaño del ala difiere entre los sexos, siendo los machos tanto rutereros como territoriales los que presentan las alas más largas, confirmando con ello la Regla de Rensch. En cuanto al dimorfismo del pico entre los sexos, no se encontraron diferencias significativas, por lo que la estrategia de forrajeo no tiene un efecto significativo sobre el pico de machos y hembras. Son necesarios estudios que examinen la variación fenotípica y ambiental enfocándose en un clado específico para eliminar la gran variación que existe, considerando la historia filogenética para revelar los principales mecanismos que dirigen la evolución del dimorfismo sexual de otros atributos en colibríes. Considerando otros aspectos de la morfología alar, fisiología y su relación con el comportamiento de vuelo, ampliando el número de individuos por especie y por sexo para las especies en que ambos sexos sean territoriales. Y con observaciones adicionales corroborar si estas diferencias sexuales en el uso del recurso (estrategias de forrajeo) son más frecuentes en los parches para alimentarse o en los parches para la reproducción.

---

## ABSTRACT

Sexual dimorphism in size and morphology is a widespread phenomenon in dioecious plants and animals. In birds, as in other vertebrates, sexes usually differ in size and also in the proportions of the parts of the body, including that used in food. Hummingbirds are a good model for the current project, since they are sexually dimorphic in body size, morphology of the bill and strategies of foraging. Within a species can be differentiation in the bill length with differential use of resources that probably evolved by niche segregation. Territorial species are more strongly associated with particular resources and therefore are more specialized. On the other hand, chord wing has been interpreted as a measure of the ability of hummingbirds to maneuver, is longer wings that give them greater advantages for maneuverability, which is useful for a male territorial since it gives a greater speed in the persecution of the intruders to the territory. The objective of the present study was to analyze the evolution of sexual dimorphism in the bill length and wings in hummingbirds, associated with the foraging strategies (either territorial or trapplining) exhibiting the members of this group. Intensive revisions in ornithological collections of the UNAM, as well as the collection belonging to the National University of Colombia were carried out. Sampling of species corresponds to some of the species included in the phylogenetic reconstruction of McGuire (2009). I measured 75 species, and around 10 individuals by sex of each species. To each individual measured you: exposed culmen (the bill length) and chord wing. Using a comparative phylogenetic approach, explored the allometric relationship between territorial individuals and trappliners. I found that the length of the wing differs between sexes, both territorial males as trappliners males have longer wings,



---

---

confirming thereby Rensch's rule. In terms of the dimorphism of the bill between the sexes, I didn't find significant differences, so the strategy of foraging doesn't have a significant effect on the bill of males and females. They are necessary studies examining the variation in phenotypic and environmental focus on a specific clade to eliminate the great variation that exists, considering the phylogenetic history to reveal the main mechanisms that steer the evolution of sexual dimorphism of other attributes in hummingbirds. Whereas other aspects of the wing morphology, physiology and its relationship with the behavior of flight, expanding the number of individuals per species and sex for species where both sexes are territorial. And with additional observations corroborate if these sexual differences in the use of the resource (foraging strategies) are more frequent in patches to feed or patches for the reproduction.

---

# I. INTRODUCCIÓN

## 1.1 DIMORFISMO SEXUAL

El dimorfismo sexual es un fenómeno extendido en el reino animal. El dimorfismo sexual puede adoptar una gran variedad de formas: diferencias en el plumaje y la ornamentación del mismo, coloración, en tamaño corporal, en la ornamentación que le sirve de armas a los machos al combatir entre ellos, diferencias en el tamaño de alguna parte o partes del cuerpo, en conductas de forrajeo, de cuidado parental, territorialidad, etc., por mencionar algunos. Un patrón frecuentemente observado es el dimorfismo sexual en tamaño (DST) y se define como la diferenciación morfológica de machos y hembras sexualmente maduros, siendo una característica común en animales y plantas dioicas (Andersson 1994).

Ahora bien, ¿Porque existe esa variación entre los sexos de las distintas especies que existen en el reino animal? La evolución en el dimorfismo sexual ha recibido considerable atención entre los biólogos evolutivos, sin embargo la función adaptativa y las bases genéticas del desarrollo del dimorfismo no son totalmente entendidas (Lislevand *et al.* 2009).

Para lograr entender la evolución del dimorfismo sexual se requieren poner a prueba hipótesis funcionales para entender el por qué y cómo el dimorfismo sexual ha evolucionado y se ha mantenido en las poblaciones (Fairbairn 1997; Székely *et al.* 2007). Las causas del dimorfismo sexual en grupos particulares pueden ser exploradas usando métodos de sistemática filogenética y biología comparada para reconstruir la historia de los taxa y sus caracteres (Hennig 1966; Harvey y Pagel 1991). También es necesario examinar

---

la fuerza de la selección en machos y hembras adultos, y como podría variar entre poblaciones, evaluando la importancia relativa de varias presiones evolutivas y restricciones en la evolución del DST (Hedrick y Temeles 1989; Badyaev *et al.* 2000; Badyaev y Martin 2000; Preziosi y Fairbairn 2000).

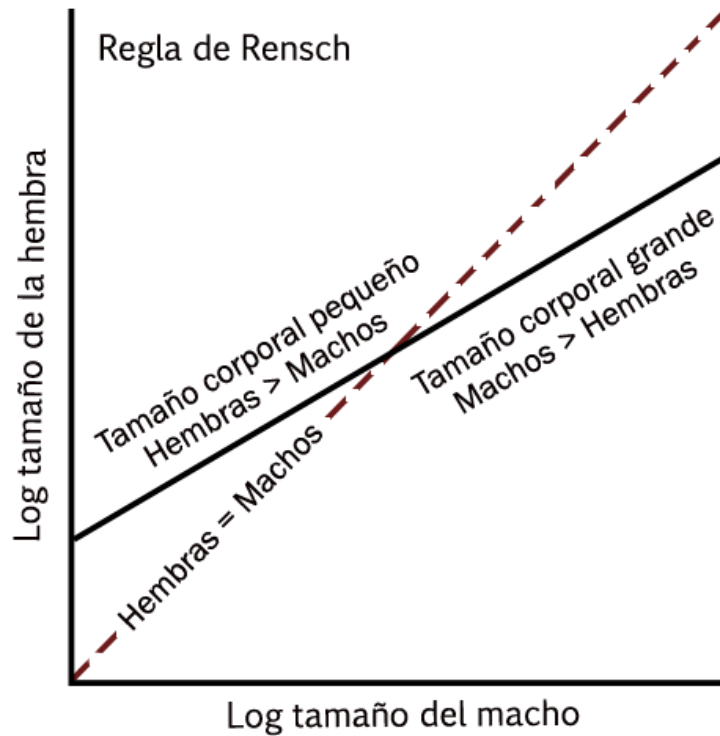
Existen numerosas hipótesis o teorías que explican el dimorfismo sexual en tamaño y morfología, las cuales predicen la fuerza diferencial y/o dirección de las presiones de selección (sea natural o sexual) actuando sobre machos y hembras (Hedrick y Temeles 1989; Shine 1989; Andersson 1994; Abouheif y Fairbairn 1997; Colwell 2000; Blanckenhorn 2005; Fairbairn *et al.* 2007). Darwin (1871) propuso que la selección sexual, que resulta de las interacciones entre los sexos (ver más adelante) y la selección en un incremento en la fecundidad de la hembra, podrían ser mecanismos que expliquen patrones de dimorfismo en tamaño (ver también Moller 1988, Andersson 1994). Otra hipótesis sugiere que el dimorfismo sexual evoluciona por la competencia de recursos entre los sexos (divergencia intraespecífica o intersexual del nicho; Selander 1972) lo que resulta de la interacción directa de los miembros de cada sexo con su entorno; otra puede deberse a la respuesta específica de un sexo a gradientes ambientales (Hendry *et al.* 2006). En algunas especies, el dimorfismo puede estar dirigido por diferencias en el papel reproductivo de machos y hembras (Ralls 1976). Cuando estos procesos ocurren en especies estrechamente relacionadas, pueden resultar en distintos patrones de dimorfismo entre especies (Rensch 1960, Dale *et al.* 2007). En el presente estudio nos enfocaremos solo a dos de estas numerosas hipótesis.

---

### 1) Evolución del Dimorfismo Sexual por Selección Sexual

De acuerdo con Darwin (1871), la selección sexual surge de las diferencias en el éxito reproductivo causado por la competencia por parejas, por lo que el dimorfismo sexual evoluciona cuando los caracteres que les confieren ventajas en la competencia o elección de pareja a los individuos de un sexo, son seleccionados por el sexo opuesto. La selección sexual puede favorecer machos grandes cuando las hembras prefieren aparearse con ellos, ya que son más exitosos en monopolizar territorios o recursos reproductivos en el combate macho-macho (Andersson 1994). En los vertebrados superiores, incluyendo algunos reptiles, y especialmente aves y mamíferos, el macho usualmente es el más grande de los dos sexos. Aunque se pueden presentar excepciones, como lo es una familia de aves, los colibríes (Trochilidae), en los cuales el macho es el sexo más pequeño en varias especies. Por ejemplo, el colibrí garganta rubí, *Archilochus colubris*, del este de Norteamérica, el largo de sus alas (como índice de tamaño) en promedio es de 38.5 mm en los machos y 44.5 en las hembras (Amadon 1959).

Varios grupos de animales muestran una relación alométrica entre el tamaño corporal del macho y de la hembra. En linajes en los que los machos son más grandes que las hembras, el dimorfismo sexual se incrementa de acuerdo a un aumento en el tamaño de las especies, sin embargo, el dimorfismo disminuye en los linajes en los que las hembras son más grandes que los machos, siguiendo un patrón que se ha denominado “Regla de Rensch” (Figura 1; Fairbairn 1997; Colwell 2000). En aves se ha postulado que la selección sexual dirige esta relación alométrica (Székely *et al.* 2004; Dale *et al.* 2007).



**Figura 1.** Regla de Rensch de alometría en dimorfismo sexual en tamaño. Especies con machos y hembras de igual tamaño (línea punteada; pendiente = 1, no existe dimorfismo). Por encima de la línea punteada, las hembras más grandes que los machos; por debajo de la línea, los machos son más grandes que las hembras. Si la pendiente de la relación entre el logaritmo del tamaño de la hembra y el logaritmo del tamaño del macho es menor a 1 (línea continua), entonces en las especies pequeñas, las hembras son más grandes que los machos, mientras que en especies grandes los machos son más grandes que las hembras, es la conocida Regla de Rensch (Figura tomada y adaptada de Colwell, 2000).

---

La dirección de la selección sexual sobre el tamaño corporal puede depender de si los combates entre machos son a nivel del suelo o en vuelo (Payne 1984; Jehl y Murray 1986; Figuerola 1999). La selección sexual podría favorecer un tamaño pequeño en los machos en especies en las cuales estos hacen vuelos con despliegues acrobáticos (Andersson y Norberg 1981; Jehl y Murray 1986; Figuerola 1999; Székely *et al.* 2004; Raihani *et al.* 2006). Un tamaño corporal pequeño incrementa la maniobrabilidad, haciendo a los machos más ágiles y hábiles en el desempeño de sus vuelos acrobáticos (Fairbairn y Preziosi 1994). Por otro lado, la presencia de alas más largas (como índice de tamaño) les dan mayores ventajas para la maniobrabilidad (F. G. Stiles com. pers.), lo cual, entre los colibríes, es de utilidad para un macho territorial, ya que le confiere una mayor velocidad y maniobrabilidad en la persecución de los intrusos al territorio (Stiles *et al.* 2005).

Antes se pensaba que los colibríes tenían alas cortas para obtener una mayor frecuencia de aleteos, por lo que ellos tendrían una mayor capacidad de maniobrabilidad en interacciones competitivas de forrajeo (Feinsinger y Chaplin 1975; Feinsinger y Colwell 1978). Sin embargo, la evaluación de la maniobrabilidad en vuelo de un organismo puede involucrar hasta tres ejes y tres componentes torsionales de velocidad y aceleración (Dudley 2002), así como cada uno de estos podría relacionarse con la capacidad competitiva (Stiles *et al.* 2005).

---

2) *Evolución del Dimorfismo Sexual por divergencia intersexual del nicho (hipótesis de la división de recursos)*

Se ha propuesto que el DS evoluciona como un resultado del desplazamiento de estructuras tróficas para reducir la competencia intraespecífica entre machos y hembras por alimento haciendo a los sexos más hábiles en utilizar diferentes nichos ecológicos (Selander 1972; Shine 1989; Temeles y Kress 2003). Por lo tanto, la pareja dimórfica puede explotar un nicho ecológico más amplio que una pareja monomórfica (Serrano-Meneses 2006). Esto no está necesariamente asociado a la selección sobre atributos reproductivos (Ralls 1976; Hedrick y Temeles 1989). De esta forma, se sugiere que el dimorfismo sea mayor conforme sea mayor el tiempo en que ambos sexos necesitan compartir los recursos disponibles en un espacio determinado, como un territorio (Székely *et al.* 2007).

Al existir variación morfológica entre especies estrechamente relacionadas, se hacen inferencias acerca de los tipos de procesos ecológicos que pueden estar causándola, como la competencia y el mutualismo (Grant 1986). Desde la época de Darwin, estudios de variación morfológica dentro y entre los picos de los pinzones de Darwin han ayudado a entender el papel de la selección natural y la competencia interespecífica en la división de recursos por especies y la evolución de las diferencias entre ellos mediante el desplazamiento de caracteres (Grant 1986; Grant y Grant 2008).

---

---

El papel de la competencia en dirigir la evolución de diferencias entre sexos dentro de una especie es pobremente entendido (Hedrick y Temeles 1989, Shine 1989, Fairbairn *et al.* 2007). Y aunque existen numerosos ejemplos de diferencias sexuales en el uso de los recursos (Temeles 1986, Shine 1989, Butler *et al.* 2000, Pearson *et al.* 2002; Temeles *et al.* 2003, 2010), es difícil demostrar que el dimorfismo sexual es ocasionado por las diferencias en el uso del recurso, ya que las diferencias sexuales en el tamaño de las estructuras alimenticias están relacionadas positivamente con el tamaño corporal (relación alométrica) en varias especies de animales (Shine 1989), además de que es complicado excluir la hipótesis que el dimorfismo trófico evoluciono como una consecuencia de un DS preexistente (Andersson 1994; Reynolds y Harvey 1994).

Aquellas especies que exhiben dimorfismo sexual conductual y morfológico asociado a diferentes estrategias de explotación del recurso representan un modelo adecuado para probar las hipótesis evolutivas planteadas. Se esperaría que la selección natural actué diferencialmente en cada sexo, promoviendo atributos clave para las estrategias de explotación que incrementen las habilidades competitivas y, consecuentemente la adecuación de los individuos (Bleiweiss 1999).



---

## 1.2 DIMORFISMO SEXUAL EN AVES

En aves, como en otros vertebrados, los sexos generalmente difieren en tamaño, pero también lo hacen en diferentes partes del cuerpo, incluyendo las que son utilizadas en la alimentación (Darwin 1871, Amadon 1959), varían en el tamaño corporal que van desde sólo 2 gramos (colibrí abeja *Mellisuga helenae*) hasta los 100,000 gramos (avestruz). Como ejemplo citamos el estudio más completo que se tiene del DST en Aves, es el de Székely y colaboradores (2007) realizado con datos de 3767 de las 9702 especies de aves, agrupadas en 125 de las 146 familias. Utilizaron datos de cinco rasgos morfológicos: largo del ala, masa corporal, largo del pico, de la cola y del tarso. De acuerdo con sus resultados, las familias de aves que exhiben un sesgo de DST hacia los machos son las avutardas, urogallos, viudas, aves acuáticas y zanates; mientras que el DST sesgado hacia las hembras es exhibido por aves rapaces. Esto sin importar que característica morfológica sea observada, siendo consistente tanto a nivel de especie como de familia. Las correlaciones entre las cinco características morfológicas fueron débiles, además de que 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 (colibríes) muestra uno de los rangos más grandes de DST en longitud alar [junto con las familias Tytonidae (lechuzas), Otidae (avutardas) y Ciconiidae (cigüeñas)], y en longitud del pico [junto con las familias Eurylaimidae (eurilaimos), Otidae y Threskiornithidae (ibis y espátulas)]. 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).

---

### 1.3 DIMORFISMO SEXUAL EN COLIBRIES

Los colibríes (Trochilidae: Apodiformes) son un sistema ideal para el estudio del dimorfismo sexual. Este grupo diverso, representa un linaje monofilético (familia Trochilidae) de 331 especies actualmente reconocidas [American Ornithologists' Union (AOU) 1998] que varían en tamaño corporal, forma y conducta. La familia Trochilidae en la clasificación tradicional comprendía 2 subfamilias: los ermitaños (Phaethornithinae) con 6 géneros *Glaucis*, *Threnetes*, *Ramphodon*, *Eutoxeres*, *Anopetia* y *Phaethornis*, y los colibríes (Trochilinae) con cerca de 96 géneros (del Hoyo *et al.* 1999). Sin embargo, estudios filogenéticos basados en genes mitocondriales, hicieron que la clasificación fuera dividida en 9 grupos, los cuales comprenden a: topases, ermitaños, mangos, coquetas, brillantes, patagona (con una sola especie), gemas de la montaña, abejas y esmeraldas. (Fig. 2; Bleiweiss *et al.* 1997; Altshuler *et al.* 2004, McGuire *et al.* 2007, 2009). Tanto la competencia intra e interespecífica son prevalentes en colibríes, dentro y entre sexos (Kodrick-Brown y Brown 1978). Las hembras se encargan de todo el cuidado parental (Kaufman 1996).

El dimorfismo sexual ocurre en la morfología del ala (Stiles *et al.* 2005), pico, coloración y tamaño (Temeles *et al.* 2003, 2010). La morfología del pico es un atributo crítico que probablemente esta bajo fuertes presiones de selección (Colwell 2000) y está estrechamente ligado con la eficiencia de alimentación y preferencias de forrajeo en varias especies. También muestran dimorfismo sexual en la coloración y ornamentación del plumaje, así como en las estrategias de forrajeo (Temeles y Roberts 1993). Existen datos

---

que sugieren que cerca de un 30% de los colibríes, las hembras tienen picos que pueden ser más cortos o el mismo largo que el pico de los machos. Por otra parte, dentro de los ermitaños ocurre el patrón opuesto: los machos tienen picos más largos que las hembras en alrededor del 70% de las especies examinadas (ver Temeles y Roberts 1993).

Darwin (1871) observó que las causas ecológicas podían estar relacionadas con los atributos asociados con la alimentación. En este caso la variedad de picos que presentan los colibríes, podrían representar un claro ejemplo de adaptabilidad. Estudios experimentales y observacionales sugieren que la morfología del pico está directamente relacionada con el forrajeo del néctar de las flores (Bleiweiss 1999).

Por otra parte, existe una gran variación en la magnitud de las diferencias en el tamaño de hembras y machos, la cual se ha considerado como un resultado de la selección sexual, ya sea por la competencia entre machos por territorios para el apareamiento o por acceder a las hembras, aunque existen evidencias de machos con tendencia a disminuir su tamaño para tener despliegues más ágiles y atraer de forma acrobática a las hembras (Ruiz-Albizuri 2008).

Cabe destacar que existen diferencias entre los colibríes ermitaños y el resto de los colibríes. Los ermitaños son de tamaño grande, el macho tiende a ser más grande que la hembra en la mayoría de las especies, aunque la magnitud del dimorfismo en tamaño es típicamente pequeña (Temeles *et al.* 2010). Su comportamiento de forrajeo no es territorial, sino mediante rutas de forrajeo y usualmente tienen picos largos y altamente curvos,

---

adaptados a las flores que visitan. El dimorfismo en pico puede estar dirigido por diferencias en el papel reproductivo tales como combate entre machos o por la construcción de nidos en hembras (Temeles *et al.* 2009). Los demás colibríes presentan picos rectos hasta curvados, con un marcado dimorfismo sexual en el color del plumaje, y pueden tener colores brillantes iridiscentes. Los machos con colores más brillantes son generalmente territoriales, el brillo y colores iridiscentes dependen de la luz sobre garganta, cresta o espalda, y juegan un papel importante intra e interespecífico, como señales de amenaza para la defensa territorial, así como de advertencia durante el despliegue o las señales de reconocimiento específico de la especie. La mayoría de las hembras exhiben una coloración críptica, y esto tal vez está dado por la relación depredador-presa, ya que todas las actividades asociadas con la anidación y crianza de los polluelos son llevadas por la hembra (del Hoyo *et al.* 1999).

### ***Competencia y Territorialidad***

Los machos de colibríes defienden territorios por dos principales razones: asegurar el acceso al alimento y para atraer a las hembras. Dentro de las causas ecológicas que podrían provocar un dimorfismo sexual en el tamaño sesgado hacia los machos se encuentra entre otras, la competencia entre machos y hembras por recursos limitados (Slatkin 1984). La limitación de un recurso cualquiera que sea de difícil acceso (pareja, sitio de anidamiento o alimento) puede preceder a la territorialidad. Tales recursos tienen una localización espacial y son susceptibles a ser defendidos bajo esta conducta agresiva (Brown 1964). Los despliegues agresivos asociados con la lucha por el recurso alimenticio y la dominancia

---

sobre dichos recursos han moldeado la territorialidad como una estrategia alimenticia importante en colibríes (Wolf 1969; Stiles y Wolf 1970). Dentro de una especie puede haber diferenciación en el largo de pico asociada al uso diferencial de recursos, que probablemente evolucionó por segregación de nicho (Bleiweiss 1999; Colwell 2000; Temeles *et al.* 2010). El tamaño del pico se ha interpretado como una adaptación correlacionada directamente con el largo de las corolas de las flores visitadas (Selander 1966; Wolf 1975; Arizmendi y Ornelas, 1990; Temeles *et al.* 2000, 2003, 2009, 2010). Las especies territoriales están más fuertemente asociadas a recursos particulares y por lo tanto son más especializadas.

Los machos de colibríes algunas veces defienden un territorio en el cual se alimentan, los cuales son a menudo independientes del territorio de apareamiento y pueden ser defendidos en o fuera de la estación reproductiva. Machos de ciertas especies son territoriales solo cuando las flores son moderadamente o poco abundantes. Cuando la abundancia local de flores incrementa a un punto al cual las aves no ganan nada al excluir a otros individuos que se alimentan del territorio, o cuando decaen a un punto en el cual las aves gastan más energía en excluir intrusos que lo que ganan en fuentes de néctar, los colibríes abandonan la territorialidad (Payne 1984, Stiles 1973, 1980, 1981; Stiles y Wolf 1979).

Tanto la competencia intersexual por alimento y la selección sexual pueden resultar en competencia entre machos por territorios, ya sea como fuente de alimento durante el periodo de no reproducción o como territorios de alimentación y apareamiento durante la

---

época reproductiva (Temeles *et al.* 2004). La competencia entre machos y hembras por flores durante la estación no reproductiva es un indicador de competencia intersexual por alimento, debido a que muchas hembras visitan el territorio del macho durante la época reproductiva. Sin embargo, se ha mostrado que en el colibrí *Eulampis jugularis* la defensa territorial del macho durante el período de reproducción es principalmente por alimento y es producida por competencia intersexual alimenticia, mientras que cuando es por selección sexual, las hembras entran al territorio del macho, sugiriendo que la calidad de éste podía ser una señal para la elección de pareja en este sistema colibrí-flor (Temeles *et al.* 2004).

Entre los colibríes norteamericanos, los machos tienden a defender fuentes ricas en néctar contra los demás colibríes, independientemente de la especie o sexo, mientras que las hembras se mueven más ampliamente entre fuentes pobres, o roban néctar furtivamente del territorio de los machos (Stiles 1973; DesGranges 1978; Kodrick-Brown y Brown 1978; Carpenter *et al.* 1993). Durante la estación reproductiva los machos defienden territorios para el apareamiento que pueden o no contener flores. La territorialidad reproductiva a menudo involucra intensa competencia macho-macho, incluyendo persecuciones y despliegues aéreos (Stiles 1982; Baltosser y Russell 2000; Mitchell 2000). En los despliegues rápidos, los machos alcanzan altas velocidades en vuelo (Pearson 1960; Stiles 1982) y se llevan a cabo en cientos de ocasiones en el transcurso de la estación reproductiva. La fase final de cortejo consiste en un despliegue violento de vuelo oscilante cerca de la hembra. Ambos tipos de despliegue involucran efectos de sonido específicos, algunos de los cuales son producidos por las alas (Miller e Inouye 1983). La territorialidad alimenticia en otoño e invierno es similar en machos adultos e inmaduros, partiendo del

---

hecho de que los adultos usualmente dominan a los inmaduros (Stiles 1973; Carpenter *et al.* 1993), probablemente por los altos niveles de testosterona y la mayor experiencia (Stiles *et al.* 2005).

Las hembras de la mayoría de las especies rara vez defienden flores y son usualmente subordinadas de los machos. La defensa de un territorio por hembras es más probable cuando los machos son escasos o ausentes (Carpenter *et al.* 1993). Las hembras reproductivas típicamente defienden sus sitios de anidamiento de otros colibríes y algunas veces hasta de otras aves, pero esto generalmente incurre en un costo menor de tiempo y energía que la defensa del territorio del macho (Hainsworth 1977; Stiles 1995).

### ***Morfología del pico***

Aunque varios atributos anatómicos contribuyen a un forrajeo exitoso en aves, la morfología del pico afecta la diferenciación del nicho entre especies y entre los sexos (ver Feinsinger y Colwell 1978). Diferentes especies de colibríes que coexisten en el mismo hábitat se especializan en ciertas flores o subdividen el hábitat. Defienden sus recursos de néctar en un territorio o se mueven entre parches ricos en flores en un comportamiento llamado *traplining* (ruteros; Camfield 2004).

La morfología del pico de los colibríes está relacionada directamente con la eficiencia de forrajeo de las flores de diferentes formas de las cuales se alimenta. Temeles (1996) encontró que colibríes con picos largos tienen una mayor extracción profunda del néctar en

---

menor tiempo que las aves con pico corto. En contraste, encontró que colibríes con pico corto se equivocan menos en insertar sus picos dentro de flores angostas. Por lo tanto, Temeles argumentó que las diferencias en el largo del pico pueden estar relacionadas con *trade-offs* en la habilidad de forrajeo, por lo que aves con pico largo son hábiles para alimentarse más rápido en flores con corolas largas, pero pueden cometer más errores de inserción que los de pico corto lo cual puede ser costoso energéticamente (Smith *et al.* 1996).

La morfología del pico no sólo está relacionada a la alimentación por néctar de las flores, sino también de su alimentación complementaria que son los artrópodos. Las especies con picos más largos son principalmente ruteras y las de picos rectos y menos largos defienden territorios (ver Rico 2008). Los ruteros cazan más presas sobre sustrato y los territoriales más presas al aire, lo cual va relacionado con la estrategia de forrajeo para buscar néctar. Los colibríes territoriales tienen que pasar mucho tiempo vigilando su espacio de alimentación, lo cual sería difícil y costoso en términos energéticos hacer en vuelo. Posados para vigilar, sólo pueden hacer vuelos de captura cortos. En cambio, la cacería de presas del sustrato requiere pasar mucho tiempo escudriñando la vegetación con vuelo lento y continuo, lo cual sería incompatible con la vigilancia de un territorio (Rico 2008). El comportamiento de vigilancia territorial es más compatible con la táctica de halconeo desde una percha (Stiles 1995).



---

Debido a que los colibríes muestran dimorfismo sexual en la mayoría de sus atributos morfológicos, son un excelente modelo de estudio para probar si las estrategias de forrajeo juegan un papel crucial como fuerza selectiva en la evolución y mantenimiento de las diferencias morfológicas entre los sexos. Tres componentes morfológicos: largo del ala, largo de pico y tamaño corporal, están relacionadas con la estrategia de forrajeo (territorial vs. ratera), y se plantea que el dimorfismo sexual en estas especies ha evolucionado como resultado de la relación de estos componentes.

La presente investigación tiene como finalidad evaluar el dimorfismo sexual que exhiben los colibríes en un contexto sexual e histórico, utilizando el método comparativo, método que ha sido usado en diferentes estudios para explorar hipótesis funcionales de dimorfismo sexual (Owens y Hartley 1998; Székely *et al.* 2000; Dunn *et al.* 2001). Estos métodos se aplican para comparar atributos entre y dentro de especies o taxa, sobre una estructura estadística que controla el efecto de la ancestría común.

---

## II. OBJETIVOS

### **Objetivo general:**

Analizar la evolución del dimorfismo sexual en longitud de pico y alas en colibríes, e identificar si existe un componente adaptativo.

### **Objetivos particulares:**

- i) Analizar la evolución del dimorfismo sexual en colibríes a partir del establecimiento de una base de datos morfológicos.
- ii) Identificar si las estrategias de forrajeo que exhiben los colibríes están asociadas con la evolución del dimorfismo sexual en la longitud de las alas (como un índice de tamaño corporal).
- iii) Examinar si las diferencias sexuales en el largo del pico están asociadas con las diferencias en la conducta de forrajeo, comparando las dos estrategias de forrajeo que presentan los colibríes: ruteros y territoriales.
- iv) Comparar los atributos morfológicos anteriores entre individuos del mismo sexo, pero de diferente estrategia de forrajeo: ruteros vs. territoriales.
- v) De manera adicional, evaluar si los atributos morfológicos (ala y pico) exhiben una señal filogenética.

---

### III. HIPÓTESIS

La selección sexual puede favorecer machos grandes cuando las hembras prefieren aparearse con ellos, ya que son más exitosos en monopolizar territorios (combate macho-macho). Por lo tanto, machos que tienen alas más largas poseen una mayor ventaja para la maniobrabilidad, siendo de utilidad para un macho territorial ya que le confiere una mayor velocidad y maniobrabilidad en la persecución de los intrusos al territorio. Por lo tanto:

1. Se espera que los machos de especies territoriales tengan una mayor cuerda alar que las hembras, y en las especies ruteras existirá poca diferencia entre los sexos.

Partiendo de la hipótesis de la división de recursos, para una hembra es benéfico tener un pico largo para ampliar su rango de tamaño de flores de las cuales se alimenta, especialmente plantas con corolas largas, las cuales ofrecen una mayor cantidad de néctar, lo que les brinda mayor energía, y así evitar competir con los machos.

2. Se espera que las hembras de especies ruteras tendrán una mayor diferencia en el largo del pico con los machos y las diferencias serán mínimas en las especies territoriales.

---

#### IV. ANTECEDENTES

Diversos estudios han reportado el dimorfismo sexual y estrategias de forrajeo en colibríes. En 1999, Bleiweiss evaluó a 166 especies de colibríes, las cuales revelaron una asociación de dimorfismo sexual en el largo del pico con el plumaje y la conducta de reproducción (estrategias reproductivas como leks, arenas, etc.). Los picos de las hembras fueron más largos que los de los machos conforme el dicromatismo se incrementa. Sin embargo, el pico de los machos es más largo tanto cuando forman leks al congregarse para reproducirse, a diferencia de los que están dispersos. Por lo que sugirió que la asociación positiva del plumaje con dimorfismo en el pico sugiere que el estatus social determina la prioridad de acceso al néctar de las flores. En cuanto a la reproducción, el dimorfismo puede surgir de la conducta sobre la prioridad de los machos por las flores: dominancia de la hembra sobre los machos que anidan en colonias, y el establecimiento de territorios en la reproducción lek.

Temeles y Roberts en 1993 examinaron si las diferencias sexuales en la morfología trófica estaban asociadas con diferencias sexuales en la conducta de forrajeo a través de dos experimentos de laboratorio en *Selasphorus rufus*. Los picos de las hembras son cerca de 10.5% más largos que el pico de los machos y esta diferencia fue asociada con diferencias sexuales en las habilidades de forrajeo. Debido a sus largos picos, las hembras de *S. rufus* tienen el potencial de alimentarse de flores más largas que de las que se alimentan los machos, haciéndolo más rápidamente. Por lo que sugieren que no es un único mecanismo el responsable de la evolución del dimorfismo sexual en el largo del pico de los colibríes,

---

probablemente se deba a efectos combinados de la división del papel reproductivo, la competencia intersexual por alimento, y posiblemente la selección sexual.

En el 2004, Altshuler y colaboradores evaluaron la hipótesis que la estrategia de forrajeo y la habilidad competitiva son funciones de la carga del disco alar (WDL por sus siglas en inglés; explicada que debido a que en el sostenimiento de los colibríes baten sus alas casi horizontalmente, el área barrida hacia fuera por las alas puede ser tomado para ser el disco propulsor en cuestión. La proporción de peso corporal a esta área es lo que se conoce como WDL, parámetro que incorpora la envergadura alar y la masa corporal). Interpretando a la carga del disco alar como el impulso de la presión requerida para el sostenimiento en vuelo. Sin embargo, los resultados del estudio no revelaron una relación de la conducta de forrajeo con el WDL, tal vez debido a que la variación en la conducta no puede ser fácilmente clasificada usando el WDL, ya que ésta se correlaciona con una diversidad de atributos morfológicos y fisiológicos.

Rico en el 2008 examinó tácticas de caza, selección de presas, estructura morfológica y parámetros aerodinámicos en colibríes de bosque altoandino, cerca de Bogotá, Colombia, para hacer una caracterización inicial de la depredación de artrópodos por colibríes en ambientes de alta montaña. Obteniendo que la razón de forma del ala (la cual se obtuvo dividiendo la longitud del ala por el ancho máximo de cada ala) de los colibríes halconeadores (caza insectos voladores) son más altas que en los revoloteadores de sustrato. Haciendo una comparación en tierras bajas y altas, es que pesan más los hábitos de forrajeo para néctar de los individuos, ruteros vs. territoriales (relacionados con la forma

---

del ala), que la curvatura o largo del pico en las preferencias de consumo de artrópodos. Por lo que sus resultados sugieren la existencia de condicionamientos morfológicos y por lo tanto presiones selectivas impuestas por la caza de artrópodos sobre el diseño corporal de los colibríes.

---

## V. MATERIAL Y MÉTODOS

### 5.1 DATOS MORFOLÓGICOS

Se realizaron mediciones de 2181 especímenes, correspondientes a 75 especies de colibríes, depositados en las colecciones ornitológicas del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología, UNAM, México y la Colección Ornitológica del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Bogotá, Colombia.

De las 75 especies de colibríes que fueron medidas para el presente estudio, 46 están presentes en la reconstrucción filogenética de McGuire *et al.* (2009), la cual se tomó como modelo para elaborar la topología del grupo. A cada individuo se le midió (en mm): cuerda alar (del hombro a la punta del ala) y cúlmen expuesto (inicio del pico a la punta; Fig. 1) utilizando un vernier digital (0.05 mm Mitutoyo Corp®, Tokio, Japón). Se midieron por lo menos 40 individuos por cada especie, y 20 de cada sexo. De las especies que no se contaba con un amplio número de especímenes, se tomaban como mínimo 10 individuos por especie y 5 de cada sexo (46 de las 75 especies).



**Figura 2.** Macho de *Florisuga mellivora* y las variables morfológicas medidas:

CE = culmen expuesto y CA = cuerda alar. © 2011 Foto tomada por SIRROYALTY

<http://ibc.lynxeds.com>

Para cada una de las especies se tomó la información sobre datos de estrategia de forrajeo (rutero o territorial) de cada sexo, así como su descripción, a partir de láminas y descripciones del libro *Handbook of the birds of the world* (del Hoyo *et al.* 1999), guías de campo de aves de México (Peterson y Chalif 2000), Guía de las Aves de Colombia (Hilty y Brown 1986), así como del Check-list of North American Birds (AOU 1998). Con estos datos se construyó una base de datos morfológicos apoyada de la información obtenida en las colecciones para su posterior análisis.



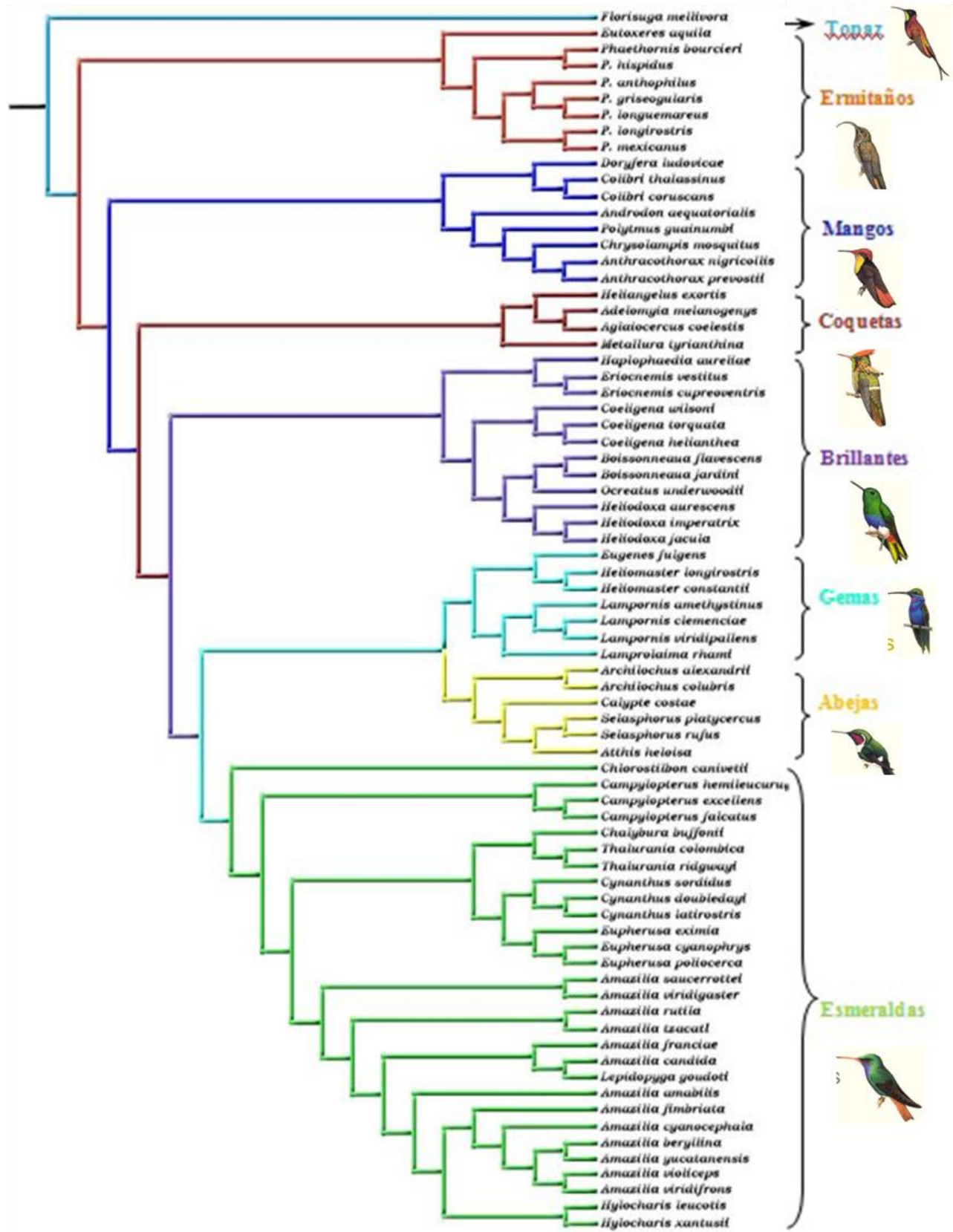
---

## 5.2 FILOGENIA

A raíz del uso moderno de las filogenias, muchos de los rasgos fenotípicos y ecológicos de los organismos han sido evaluados bajo una perspectiva histórica, la cual incluye métodos que consideran las relaciones jerárquicas de parentesco (Felsenstein 1985).

Dado que las especies no son unidades independientes, debido a que comparten un ancestro común, en este estudio se utilizó una hipótesis filogenética para 75 especies de colibríes representantes de especies territoriales y ruteras. Se utilizó la filogenia de colibríes de McGuire y colaboradores (2009), la cual representó el análisis filogenético más completo y reciente al momento de hacer este estudio para determinar la relación de las 75 especies. La filogenia fue construida empleando dos genes mitocondriales codificantes de proteínas (*N2* y *N4*), ARNts y dos intrones nucleares (*AK1* y *BFib*).

Apoyada en esta filogenia, se construyó una topología para las 75 especies, usando el programa Mesquite versión 2.74 (Maddison y Maddison 2007). Todas las ramas tuvieron la misma longitud (largo= 1, Pagel 1992). Aquellas especies que no estaban en la filogenia de McGuire *et al.* (2009; 27 especies en total) fueron colocadas como dicotomías o grupos hermanos en sus clados correspondientes (mismo género; clasificación tradicional). En el caso de tres especies del género *Cyananthus* (género que no aparecía en la filogenia) se colocó de acuerdo al orden del Check-list of North American Birds (AOU 1998).



**Figura 3.** Relación filogenética para 75 especies de colibríes, basada en la filogenia de datos moleculares de McGuire *et al.* (2009). A la derecha de cada clado se muestra el nombre de los principales grupos para colibríes.

---

### 5.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

#### *Variación morfológica y Regla de Rensch*

Se utilizaron las medias de cada especie para cada variable, evaluando la relación entre el cúlmen expuesto (CE) y cuerda alar (CA) sobre ambos sexos, así como para las 75 especies de colibríes por medio de regresiones lineales en el programa R (versión 2.1.5, <http://www.R-project.org/>).

Para evaluar la Regla de Rensch, en las regresiones se predice que la pendiente del tamaño macho: hembra debe ser significativamente mayor a 1 ( $b > 1$ ) cuando los machos son más grandes, y, menor a 1 ( $b < 1$ ) cuando las hembras son el sexo grande.

#### *Relación de variables morfológicas con estrategias de forrajeo para ambos sexos*

Se determinó la relación entre el cúlmen expuesto del macho (variable dependiente) en función del cúlmen expuesto de la hembra (variable independiente) por especie, de la misma manera se hizo con la cuerda alar. Además de hacerlo de manera independiente con cada estrategia de forrajeo (ruteros y territoriales).

#### *Relación de variables morfológicas con las estrategias de forrajeo de individuos de cada sexo*

Posteriormente se hicieron correlaciones del pico y ala de los machos con cada una de las estrategias de forrajeo, y de la misma manera se hizo con las hembras, con la finalidad de examinar si el dimorfismo está relacionado a la estrategia de forrajeo más que al sexo.

---

## 5.4 ANÁLISIS COMPARATIVOS

### *Análisis usando contrastes filogenéticamente independientes*

Se empleó el método de los contrastes filogenéticamente independientes (Felsenstein 1985) para controlar la falta de independencia filogenética de las especies. Se analizaron las dos variables morfológicas y las dos estrategias de forrajeo, utilizando la topología resultante del programa Mesquite y empleando el paquete Ape en R (por sus siglas en inglés ape: Analyses of Phylogenetics and Evolution; R Development Core Team 2012). Previo a los análisis comparativos, las variables morfológicas fueron transformadas a logaritmo<sub>10</sub> ya que es usual utilizar la transformación a logaritmo de los datos desde que las diferencias entre machos y hembras expresadas como logaritmos proveen estimaciones más precisas que las proporciones. La transformación log del tamaño también hace supuestos más razonables de que diferentes linajes son igualmente probables a hacer el mismo cambio proporcional en tamaño (Purvis y Rambaut 1995).

Para poner a prueba la relación alométrica entre las especies de colibríes, fue utilizado el modelo II de regresión. También conocido como regresión de eje mayor (REM; Sokal y Rohlf 1995) de los contrastes de cada variable morfológica y estrategia de forrajeo de machos y hembras, para determinar si la pendiente (b) de la línea de regresión es significativamente menor o mayor a 1, considerando como  $h_0=1$  (isometría). Las REM se utilizan en estudios de alometría debido a que las regresiones tradicionales requieren que la variable independiente sea fija y estimada sin error (Abouheif y Fairbairn 1997; Fairbairn 1997).

---

Cada regresión fue forzada a través del origen (Harvey y Pagel 1991), además de que se muestran los valores de las pendientes ( $b$ ) y sus intervalos al 99% de confianza (IC inferior – IC superior) los cuales fueron calculados empleando el paquete caper en R (por sus siglas en ingles caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R; R Development Core Team 2012). La REM se empleó en este análisis, puesto que ambas variables (ala y pico) se estiman con un error, ya que son muestras tomadas de una población (Fairbairn 1997).

También se empleó el paquete SMATR en el programa R (por sus siglas en ingles smatr: Standardized Major Axis Estimation and Testing Routines; R Development Core Team 2012) para probar si las pendientes de cada regresión eran significativamente diferentes de 1 (rechazar la  $H_0 = 1$ ). Para todas las regresiones de eje mayor, la línea continua es la que tiene una pendiente de 1 lo que significa isometría.

---

### *Señal filogenética*

Debido a que las especies están relacionadas, tienden a compartir valores de atributos similares, es decir, exhiben una “señal filogenética”. Esta señal se puede calcular mediante el estadístico  $K$  (Blomberg *et al.*, 2003), el cual indica la magnitud de la señal filogenética observada en un conjunto de datos comparativos, divididos por la cantidad esperada bajo la evolución de caracteres a lo largo de las ramas de la filogenia pueden ser modeladas por un proceso de movimiento Browniano (es decir, un camino aleatorio) con la variación acumulada linealmente con el tiempo (Felsenstein 1985). Para calcularla se llevó a cabo un procedimiento de aleatorización para probar si cada atributo estudiado exhibe una tendencia significativa de especies relacionadas que se parecen entre sí, o que tan conservado está tal atributo a través del tiempo evolutivo. Esto se llevó a cabo con el paquete Picante en el programa R (versión 2.1.5, <http://www.R-project.org/>).

---

---

## VI. RESULTADOS

### *Variación morfológica y Regla de Rensch*

Los datos del promedio de culmen expuesto y cuerda alar de cada sexo para cada clado se muestran en la tabla 1, resaltando que los ermitaños son los que presentan una mayor longitud en el culmen expuesto, y para la cuerda alar, las gemas son las que presentan la mayor longitud así como la única especie de los topases (*Florisuga mellivora*). A nivel de especie, *Phaethornis mexicanus* (ermitaño) es la especie que tiene el pico más largo y *Campylopterus hemileucurus* (esmeralda) el que tiene el ala más larga. En contraste, *Metallura tyrianthina* (coqueta) es la del pico más corto y *Phaethornis griseogularis* (ermitaño) con el ala más corta.

La pendiente de la regresión de eje mayor (REM) de la cuerda alar de machos sobre las hembras para todas las especies es mayor a 1 (lo que quiere decir que no existe isometría:  $b = 1.23$ , IC 95%: 1.163 - 1.31,  $n = 75$  especies; Anexo 3, Fig. 3C), lo que significa que en los colibríes grandes, el macho es más grande que las hembras. Estos resultados permanecen estadísticamente significativos cuando se emplearon los contrastes independientes filogenéticamente ( $b = 1.25$ , IC 95%: 1.04 - 1.377,  $n = 74$  contrastes; Tabla 2, Anexo 3, Fig. 3D).

En las diferencias entre machos y hembras de cada especie, el largo del pico (cúlmen expuesto), la regresión sin contrastes es significativamente diferente de 1 ( $b = 1.04$ , IC 95%: 1.007 - 1.083,  $n = 75$  especies; Anexo 3, Fig. 3A), lo que significa que en los

colibríes de pico largo, los machos son los que presentan un pico largo y en los de pico corto, las hembras son las que tienen una mayor longitud en el pico. La regresión de los contrastes no es significativa ( $b = 1.065$ , IC 95%: 0.975 - 1.151,  $n = 74$  contrastes; Anexo 3, Fig. 3B).

Los resultados son consistentes con la regla de Rensch para esta familia en la cuerda alar y permanece estadísticamente significativo al usar los contrastes independientes. Por otra parte, al usar los contrastes desaparece la relación en el largo de pico.

Tabla 1. Promedio de culmen expuesto y cuerda alar para machos y hembras de cada clado de las 75 especies de colibríes.

CLADO	SEXO	CÚLMEN EXPUESTO	CUERDA ALAR
<b>Topaz</b>	Macho	18.29	<b>69.03</b>
	Hembra	19.06	<b>65.11</b>
<b>Ermitaño</b>	Macho	<b>31.06</b>	54.98
	Hembra	<b>30.23</b>	52.94
<b>Mango</b>	Macho	23.8	63.74
	Hembra	24.69	60.65
<b>Coqueta</b>	Macho	13.54	60.47
	Hembra	13.59	52.4
<b>Brillante</b>	Macho	21.25	65.59
	Hembra	22.39	61.62
<b>Gema</b>	Macho	25.18	<b>68.63</b>
	Hembra	26.44	<b>63.65</b>
<b>Abeja</b>	Macho	16.09	41.05
	Hembra	16.88	44.08
<b>Esmeralda</b>	Macho	19.42	56.23
	Hembra	20.18	53.6



---

La pendiente de la regresión de eje mayor (REM) de la cuerda alar de machos sobre las hembras para todas las especies es mayor a 1 (lo que quiere decir que no existe isometría:  $b = 1.23$ , IC 95%: 1.163 - 1.31,  $n = 75$  especies; Anexo 3, Fig. 3C), lo que significa que en los colibríes grandes, el macho es más grande que las hembras. Estos resultados permanecen estadísticamente significativos cuando se emplearon los contrastes independientes filogenéticamente ( $b = 1.25$ , IC 95%: 1.04 - 1.377,  $n = 74$  contrastes; Tabla 2, Anexo 3, Fig. 3D).

En las diferencias entre machos y hembras de cada especie, el largo del pico (cúlmen expuesto), la regresión sin contrastes es significativamente diferente de 1 ( $b = 1.04$ , IC 95%: 1.007 - 1.083,  $n = 75$  especies; Anexo 3, Fig. 3A), lo que significa que en los colibríes de pico largo, los machos son los que presentan un pico largo y en los de pico corto, las hembras son las que tienen una mayor longitud en el pico. La regresión de los contrastes no es significativa ( $b = 1.065$ , IC 95%: 0.975 - 1.151,  $n = 74$  contrastes; Anexo 3, Fig. 3B).

Los resultados son consistentes con la regla de Rensch para esta familia en la cuerda alar y permanece estadísticamente significativo al usar los contrastes independientes. Por otra parte, al usar los contrastes desaparece la relación en el largo de pico.

---

### *Relación de variables morfológicas con estrategias de forrajeo*

En el caso de las especies ruteras, las REM de cúlmen expuesto no fueron significativamente diferentes de una pendiente de 1, por lo que no existen diferencias significativas entre los sexos ( $b = 1.04$ , IC 95%: 0.99 - 1.09,  $n = 43$  especies, Anexo 3, Fig. 4A;  $b = 1.007$ , IC 95%: 0.92 - 1.08,  $n = 42$  contrastes, Anexo 3, Fig. 4B). Para la cuerda alar, las regresiones con y sin contrastes filogenéticos son significativas (Tabla 2,  $b = 1.19$ , IC 95%: 1.12 - 1.27,  $n = 43$  especies, Anexo 3, Fig. 4C;  $b = 1.21$ , IC 95%: 1.08 - 1.34,  $n = 42$  contrastes, Anexo 3, Fig. 4D). Lo que podría indicar que existe una tendencia hacia un tamaño de ala más grande en los machos por presiones de selección sexual (cuando el largo del ala se toma como un índice de tamaño corporal). Pero no hay diferencias entre los sexos en cuanto al largo del pico para este tipo de estrategia de forrajeo, por lo tanto no se cumple la Hipótesis 2.

Para las especies territoriales ninguna de las pendientes de las REM fue significativamente diferente de 1. Esto pudo deberse a que son muy pocas las especies (6 especies) en que ambos sexos comparten esta estrategia territorial que se tienen para este estudio (Tabla 2, Anexo 3, Fig. 5A-D). Debido a lo anterior, no hay consistencia con la hipótesis 1.

Tabla 2. Resultados de las regresiones alométricas (modelo Tipo II) de contrastes independientes de cúlmen expuesto y cuerda alar de machos en función de las hembras de todas las especies de colibríes y por cada estrategia de forrajeo (ruteros y territoriales).

<b>Variables</b>	<b>Pendiente (b)</b>	<b>ICS</b>	<b>ICI</b>	<b>r</b>	<b>P</b>
Cúlmen expuesto*	1.065	1.149	0.988	0.194	0.097
Cuerda alar*	1.25	1.362	1.155	0.546	<b>&lt;0.0001</b>
Cúlmen expuesto de ruteros	1.007	1.083	0.936	0.032	0.84
Cuerda alar de ruteros	1.21	1.343	1.103	0.54	<b>0.0002</b>
Cúlmen expuesto de territoriales	1.30	-	-	0.411	0.49
Cuerda alar de territoriales	1.11	1.682	0.75	0.46	0.44

Intervalos de confianza del modelo II, superior (ICS) e inferior (ICI) al 95%, se muestran los valores de la varianza explicada (r) y los valores de *P*. Grados de libertad para el total de especies = 1,74; para ruteros = 1,42; para territoriales = 1, 5. \*todas las especies.

### ***Relación de variables morfológicas con las estrategias de forrajeo individuos de cada sexo***

No existe una relación estadísticamente significativa entre el cúlmen expuesto de machos ruteros vs. machos territoriales ( $r = 0.03$ ,  $P = 0.07$ , Anexo 3, Fig. 6A; para los contrastes independientes:  $r = -0.013$ ,  $P = 0.84$ ,  $n = 74$  contrastes, Anexo 3, Fig. 6B), pero si hay una relación significativa para el caso de los contrastes filogenéticos en la cuerda alar, donde se observa una tendencia a que los machos territoriales tengan alas más largas ( $r = 0.06$ ,  $P = 0.02$ ,  $n = 74$  contrastes, Anexo 3, Fig. 6D).

Para el caso de las hembras, no existe relación significativa ni para el cúlmen expuesto ni para la cuerda alar, esto puede estar dado por las pocas hembras de especies territoriales con las que se está relacionando (6 especies; Anexo 3, Fig. 7). Es decir, se está comparando un gran número de especies de hembras ruteras, en comparación con la pequeña cantidad de hembras territoriales, haciendo que la tendencia sea siempre hacia los ruteros.

El análisis de varianza (ANOVA) de dos factores: sexo y estrategia de forrajeo (ruteros y territoriales), para analizar las diferencias entre las especies estudiadas, dio como resultado que al utilizar como variable dependiente el cúlmen expuesto, no se encuentran diferencias significativas tanto en la estrategia de forrajeo como entre sexos (Tabla 3). Por otra parte, tomando a la cuerda alar como variable dependiente, tampoco se obtienen diferencias significativas por sexo, estrategia de forrajeo, ni la interacción de ambas (Tabla 4).

Tabla 3. ANOVA de dos factores: sexo y estrategia de forrajeo. Variable dependiente: Cúlmen Expuesto.

	<b>G.L.</b>	<b>Suma de Cuadrados</b>	<b>Cuadrados Medios</b>	<b>Valor F</b>	<b>Valor P</b>
Sexo	1	0.0086	0.0086	0.569	0.4517
Estrategia	1	0.0581	0.0581	3.867	<b><u>0.0511</u></b>
Sexo*Estrategia	1	0.0008	0.0008	0.051	0.8209
Residuos	146	2.1922	0.0150		

Tabla 4. ANOVA de dos factores: sexo y estrategia de forrajeo. Variable dependiente: Cuerda Alar.

	<b>G.L.</b>	<b>Suma de Cuadrados</b>	<b>Cuadrados Medios</b>	<b>Valor F</b>	<b>Valor P</b>
Sexo	1	0.0143	0.01434	2.408	0.123
Estrategia	1	0.0006	0.00064	0.107	0.744
Sexo*Estrategia	1	0.0039	0.00385	0.647	0.422
Residuos	146	0.8691	0.00595		

### ***Señal Filogenética***

Como se muestra en la Tabla 5, los dos atributos empleados en este estudio (cúlmen expuesto y cuerda alar) muestran una señal filogenética estadísticamente significativa ( $P < 0.001$ ), con el estadístico  $K$  en un rango de 0.3 - 0.6. Lo que podría indicar que la cuerda alar es el atributo que más se ha conservado a lo largo del tiempo evolutivo ( $K = 0.63$ ; más cercano a 1; Blomberg *et al.*, 2003). Para el estadístico  $K$  de cada sexo sucede lo mismo, tanto para machos como para hembras la cuerda alar es el atributo mas conservado a través del tiempo.

Tabla 5. Prueba de aleatorización del estadístico  $K$  para todas las especies, el cual indica la cantidad de señal filogenética y la prueba de significancia de la presencia de señal filogenética (Blomberg *et al.*, 2003).

<b>Variables Morfológicas</b>	<b>n</b>	<b>K</b>	<b>Valor de P</b>
Cúlmen Expuesto	75	0.378	< 0.001
Cuerda Alar	75	0.635	< 0.001

\*Ambas variables están en logaritmo<sub>10</sub>.

---

Tabla 6. Prueba de aleatorización del estadístico  $K$  por sexo del total de especies, el cual indica la cantidad de señal filogenética y la prueba de significancia de la presencia de señal filogenética (Blomberg *et al.*, 2003).

<b>Variables Morfológicas</b>	<b>n</b>	<b><math>K</math></b>	<b>Valor de P</b>
Cúlmen Expuesto Machos	75	0.375	< 0.001
Cúlmen Expuesto Hembras	75	0.376	< 0.001
Cuerda Alar Machos	75	0.647	< 0.001
Cuerda Alar Hembras	75	0.615	< 0.001

\*Todas las variables estan en  $\log_{10}$ .

---

## VII. DISCUSIÓN

### *Relación estrategia de forrajeo con la cuerda alar*

Tanto en los análisis filogenéticos y no filogenéticos en la correlación entre la cuerda alar de machos y hembras se encontró una relación positiva y significativa estadísticamente (la pendiente fue superior a 1), lo que quiere decir que el tamaño del ala difiere entre los sexos, siendo los machos grandes los que presentan las alas más largas que las hembras y los colibríes chicos tienen alas más cortas que las hembras. La relación se mantiene de esta manera después de controlar el efecto filogenético, lo que sugiere que estos atributos efectivamente han experimentado una evolución correlacionada (ó integración fenotípica, que se refiere a la variación coordinada de atributos o características relacionadas funcionalmente y del desarrollo del organismo, Olson y Miller 1958). Los análisis confirman la regla de Rensch en colibríes, cuando los machos son la variable dependiente en una REM, una pendiente (b) que es mayor a 1, representa alometría consistente con la Regla de Rensch, lo que significa que en las especies grandes los machos son más grandes que las hembras, mientras que una pendiente menor es inconsistente (Fairbairn 1997), así como lo demostró el estudio de Colwell (2000) con colibríes y los ácaros de las flores de las cuales se alimentan los colibríes.

Alas más largas y angostas sirven para cacerías cortas y rápidas, lo que es útil para un macho territorial, mientras que las alas más anchas son convenientes para la búsqueda en vuelo sostenido cerca del follaje (Stiles 1995; Rico 2008). Sin embargo, en el presente estudio se observó que los machos de especies ruterías también presentan alas más largas, lo

---

que podría indicar que la estrategia de forrajeo no influye directamente en la evolución de este atributo.

La morfología alar de los machos adultos probablemente refleja la selección sexual sobre despliegues aéreos, especialmente en un sistema de apareamiento poligínico como el de los colibríes. Específicamente estas modificaciones alares producen sonidos propios de cada especie, asociados a los despliegues de cortejo (Stiles *et al.* 2005).

La estrategia de forrajeo de los colibríes y la energética del vuelo están correlacionadas (Feinsinger *et al.* 1979). Especies agresivas gastan una parte de su energía diaria defendiendo una pequeña área. Una defensa exitosa requiere de un vuelo rápido y alta maniobrabilidad. En estas aves territoriales, la selección natural podría resultar a favor de alas cortas capaces de una alta frecuencia de aleteos. Aunque esto resulte en una alta carga alar y un gran gasto de energía en el sostenimiento en vuelo, la alta densidad de flores defendidas provee de abundante néctar, el cual puede ser obtenido con un pequeño gasto de energía en vuelo entre las flores. A pesar del alto costo del sostenimiento, el forrajeo puede requerir solo una pequeña parte del presupuesto diario de energía (Wolf y Hainsworth 1971).

Feinsinger y Chaplin (1975) probaron que los colibríes ruteros tienen alas más largas relativas al tamaño corporal, porque aparentemente ellos necesitan menor cantidad de energía para el sostenimiento en vuelo que los colibríes territoriales. Además de que se había propuesto que los colibríes territoriales podrían estar bajo fuerte selección de



---

velocidad y maniobrabilidad en persecuciones, asumiendo que aumentan con la disminución de la longitud del ala (Feinsinger y Colwell 1978). Sin embargo, Altshuler y colaboradores (2004) encontraron que era imposible predecir tanto la estrategia de forrajeo para alimentarse de néctar como el ganador en encuentros agresivos entre especies de colibríes de México, Costa Rica y Perú.

En contraste con lo anterior, en el presente estudio, se demostró que los machos, tanto ruteros como territoriales tuvieron alas más largas que las hembras, y específicamente, machos territoriales tienen alas más largas que los machos ruteros. Las alas cortas son ventajosas para los machos ruteros para el revoloteo, pero debido a su mayor arrastre, son posiblemente menos aptas para maniobras rápidas o altas velocidades, como las disputas y persecuciones entre machos que defienden un territorio (Altshuler 2001).

Estos resultados concuerdan con lo encontrado por Rico (2008), que demostró que los machos (más territoriales que las hembras) tenían alas relativamente más largas, y que estas alas más largas y angostas servirían para cacerías cortas y rápidas. Las hembras tenían alas relativamente más anchas y redondeadas que los machos, características favorables para el comportamiento rutero de las hembras. Aunque también esto podría indicar que probablemente la defensa territorial podría no ser un factor determinante en la morfología del ala, tal vez porque buena parte de esta defensa se efectúa mediante vocalizaciones y choques aéreos cortos, tal como sucede en tierras bajas (Stiles 1995).

---

Lo anterior es visto en términos de selección natural, ya que el ala está relacionada con una mayor eficiencia al momento del forrajeo. En términos de selección sexual, los machos territoriales podrían variar en su habilidad de evadir intrusos al territorio y por lo tanto prevenir la pérdida de recursos. Tal variación en la conducta podría ser esperada a contribuir variación en la calidad del territorio y éxito de apareamiento, es decir, mejores defensores podrían tener territorios de alta calidad conteniendo más recursos alimenticios, no solo por su habilidad de obtener mejores territorios, sino por su habilidad de prevenir la pérdida de los recursos por los intrusos (Temeles y Kress 2010). Las hembras inicialmente evalúan la calidad de los machos en base al número de flores en sus territorios así como de la cantidad de néctar acumulado y mantenido por la defensa del macho y el forrajeo. Una defensa exitosa está basada en parte en un tamaño corporal grande (Temeles y Kress 2010) y estudios de aves nectarívoras en territorios de alimentación demuestran que el beneficio de la defensa floral es que permite a las aves territoriales acumular una gran cantidad de néctar en sus territorios (Gill y Wolf 1975; Temeles *et al.* 2005).

### ***Relación estrategia de forrajeo con el cúlmen expuesto***

Las regresiones entre el cúlmen expuesto de machos y hembras no fueron estadísticamente significativas al igual que en el ANOVA ( $P = 0.051$ ), lo que nos indica que la estrategia de forrajeo independientemente del sexo, no tiene ningún efecto significativo sobre la variable dependiente (cúlmen expuesto). Por lo que no podría considerarse como la consecuencia de fuerzas selectivas diferenciales que resultan de una competencia por recursos ecológicos. Por ejemplo, la hipótesis de Bleiweiss (1999) dice que la división de recursos podía

---

influenciar la evolución del dimorfismo sexual en tamaño sesgado hacia machos o hembras en colibríes, pero en este estudio en particular, los resultados demuestran que la estrategia de forrajeo no influye en el tamaño del pico ni en el tamaño corporal.

Un pico largo permite alimentarse de una amplia variedad de recursos, mientras que un pico corto es más eficiente en un parche con el mismo tipo de flor, es decir de corola corta. En especies donde los machos son el sexo dominante y defienden territorios, las hembras tienden a tener picos más largos, lo que les permite alimentarse de recursos más dispersos (ruteros), mientras que los machos que tienden a tener picos más cortos, incrementan la eficiencia de forrajeo en territorios pequeños los cuales monopolizan (Bleiweiss 1999). Las hembras de estas especies visitan los territorios del macho para alimentarse y aparearse, o se alimentan en parches no defendidos. Dado este estatus subordinado de las hembras, la selección natural puede favorecer que tengan un pico largo para ampliar su rango de tamaño de flores de las cuales se alimentan, especialmente plantas con corolas largas, las cuales ofrecen una mayor cantidad de néctar (Feinsinger y Colwell 1978), inaccesibles para los machos, evitando la competencia entre sexos (Bleiweiss 1999).

La selección natural también puede ser promotora del dimorfismo sexual en atributos que están estrechamente relacionados con la ecología de forrajeo y la estrategia de explotación del recurso, con el fin de optimizar su explotación y minimizar el costo de la competencia entre sexos. Además de que la diferenciación del nicho puede, en principio, explicar el dimorfismo sexual en tamaño (ver Shine 1989 y Fairbairn 1997), debido a que diferencias en el largo del pico son una clave morfológica para diferenciar el nicho

---

alimenticio entre colibríes coexistentes (Feinsinger y Colwell 1978).

Por otra parte, es posible que las limitaciones de tamaño de puesta puedan hacer poco viable para las hembras tener un tamaño tan grande como los machos. El tamaño de la nidada de un colibrí es constante, de dos huevos por puesta sobre toda la familia, a pesar de un intervalo de 10 veces en masa corporal (Johnsgard 1997).

Independientemente de lo anterior, el tamaño de los machos puede estar moldeado por selección sexual. Los colibríes presentan las condiciones de selección intrasexual entre machos (competencia para acceder a la hembra), así como el potencial para la selección intersexual por elección de las hembras (Kirkpatrick 1982; Andersson 1994). Tienen un sistema poligínico, y los machos generalmente no juegan ningún papel en la reproducción, aparte del cortejo y el apareamiento (Payne 1984; Colwell 1985; Colwell y Naeem 1994; Johnsgard 1997; Colwell y Naskrecki 1999). Un sistema de apareamiento poligínico puede promover la especiación y la radiación adaptativa, y los colibríes (a diferencia de los vencejos, su grupo hermano, que no son polígamos) posiblemente proveen de un claro ejemplo (Mitra *et al.* 1996).

Existe suficiente evidencia morfológica de selección sexual, aparte del dimorfismo sexual de tamaño en aves (Payne 1984; Abouheif y Fairbairn. 1997; Badyaev *et al.* 2000; Colwell 2000; Dale *et al.* 2007; Fairbairn *et al.* 2007; entre otros) La mayoría de especies de colibríes de la subfamilia Trochilinae, son sexualmente dimórficos en coloración, y los machos de muchas especies presentan ornamentación elaborada y vistosas modificaciones del plumaje (Payne 1984; Bleiweiss 1998).

---

En colibríes, el cortejo y la conducta de reproducción (el éxito o fracaso de los cuales, es crucial para la adecuación del macho) relacionados con las interacciones entre los machos, y un costo energético considerablemente mayor en machos que en hembras por unidad de peso corporal. Los machos deben pagar un costo mayor manteniendo un mayor consumo de recursos durante el cortejo, en comparación con las hembras conespecíficas, o por el simple hecho de ser más pequeños. De acuerdo a este razonamiento, los machos de la especie con acceso a los recursos más ricos (colibrí grande) tienden a pagar el costo por consumo adicional, mientras que los machos que se limitan a los recursos más pobres (pequeñas especies) pagan el costo por ser más pequeños que las hembras. El resultado de ello, se ajusta a la regla de Rensch, con o sin selección estabilizadora en el tamaño corporal de la hembra (Colwell 2000).

### ***Señal filogenética***

La cuerda alar mostró una señal filogenética significativa, basada en la prueba de aleatorización de Blomberg *et al.* (2003) (Tablas 5 y 6). Aunque fue altamente significativo, la cantidad de señal filogenética que muestra ( $K = 0.63$ ), es menor que si el árbol filogenético (y asumiendo el modelo de movimiento Browniano) provee de un perfecto ajuste de los datos de las puntas del árbol, es decir una  $K = 1$ . Una señal filogenética más baja que la unidad pueden ser causados por la desviación del movimiento Browniano, variación en cualquier factor podría explicar las diferencias en  $K$  entre atributos

---

individuales o entre tipos de atributos (morfológicos, conductuales, fisiológicos, etc.), evolución adaptativa en respuesta a la selección natural, evolución en respuesta a la selección sexual y varios tipos de “error de medición” (Blomberg *et al.* 2003; Ives *et al.* 2007). Aunque para el caso particular de este estudio todos los atributos morfológicos fueron medidos de la misma forma, eliminando ese error de medición.

Una manera obvia de que la evolución de un atributo pueda desviarse del simple movimiento browniano es una adaptación a un determinado factor ambiental. Tal como sucede con la  $K$  menor a la unidad ( $K=0.378$ ) en el caso del cúlmen expuesto en colibríes, que la evolución del pico está estrechamente relacionada con la evolución de las flores de las cuales se alimentan. Cabe resaltar que se utiliza la señal filogenética simplemente para describir una tendencia (patrón) de organismos relacionados evolutivamente a parecerse entre sí, con ninguna implicación en cuanto a los mecanismos que podría causar tal semejanza (Blomberg *et al.* 2003), sino tan solo ver que tan conservado se encuentra un atributo dentro del grupo en cuestión.

El que los análisis de las especies territoriales no hayan sido significativos puede deberse al pequeño número de especies de colibríes territoriales en el análisis, lo cual limita el poder estadístico de los modelos.

Son necesarios estudios que examinen la variación fenotípica y ambiental enfocándose en un clado específico (separar clados) para eliminar la gran variación que existe, considerando la historia filogenética para revelar los principales mecanismos que dirigen la evolución del dimorfismo sexual de otros atributos en colibríes. Considerando

---

otros aspectos de la morfología alar (forma, largo y ancho), fisiología y su relación con el comportamiento de vuelo, ampliando el número de individuos por especie y por sexo para las especies en que ambos sexos sean territoriales. Y con observaciones adicionales corroborar si estas diferencias sexuales en el uso del recurso (estrategias de forrajeo) son más frecuentes en los parches para alimentarse o en los parches para la reproducción. Así como analizar otros factores, como lek vs. no lek, coloración, analizar la variación individual dentro y entre poblaciones y entender mejor los costos energéticos de las conductas y los tamaños.

---

---

## VIII. CONCLUSIONES

1. En el presente estudio se pusieron a prueba las hipótesis de que las estrategias de forrajeo (ruteros y territoriales) jugaban un papel importante en la evolución de dos atributos morfológicos: el ala (cuerda alar) y el pico (cúlmen expuesto).
2. La hipótesis de que los machos territoriales tienen alas más largas que las hembras y que los ruteros en general fue aceptada. Esto podría significar que existe una presión selectiva sobre alas más largas en especies territoriales, particularmente para un mayor éxito en persecuciones y despliegues aéreos, así como para evitar la pérdida de recursos y obtener un territorio de mejor calidad, logrando con ello la elección y por lo tanto el acceso a las hembras.
3. La hipótesis de que las hembras ruteras tienen picos más largos fue rechazada, ya que los machos fueron los que presentaron picos más largos, y esto puede ser explicado de que a pesar de que machos y hembras tienen el mismo largo de pico puede que la forma sea totalmente diferente y eso evite la competencia intersexual por los mismos recursos.



## ANEXO 1 – ESPECIES DE COLIBRÍES

TABLA 7. Se muestran los valores de las medias para 75 especies de colibríes, de: cúlmen expuesto de machos y hembras (CE M, CE H; respectivamente) cuerda alar (CA M, CA H) y peso (PESO M, PESO H). Además de la estrategia de forrajeo (ESTRAT.M, ESTRAT H) de cada sexo de cada especie (R: rutero, T: territorial). Los tamaños de muestra de cada sexo por especie se muestran entre paréntesis.

ESPECIES	CE M	CE H	CA M	CA H	PESO M	PESO H	ESTRAT. M	ESTRAT. H
<i>Florisuga mellivora</i>	18.29 (20)	19.06 (11)	69.03 (20)	65.11 (11)	6.76 (6)	6.8 (8)	R	R
<i>Eutoxeres aquila</i>	30.5 (10)	31.3 (10)	74.3 (10)	68.8 (10)	11.34 (4)	10.27 (3)	R	R
<i>Phaethornis anthophilus</i>	33.77 (10)	32.4 (10)	56.75 (10)	54.1 (10)	5.32 (8)	4.6 (2)	R	R
<i>P. bourcierii</i>	28.87 (8)	26.87 (6)	54.87 (8)	50.83 (6)	4.37 (6)	3.69 (5)	R	R
<i>P. griseogularis</i>	21.16 (8)	21.83 (7)	32.87 (8)	34.28 (7)	2.2 (7)	2.5 (4)	R	R
<i>P. hispidus</i>	31.76 (10)	30.61 (10)	57.1 (10)	52.85 (10)	4.9 (6)	5.17 (5)	R	R
<i>P. longirostris</i>	38.64 (15)	37.22 (5)	62.46 (15)	59.88 (5)	5.98 (14)	5.17 (3)	R	R
<i>P. longuemareus</i>	21.32 (12)	20.79 (14)	36.4 (12)	38.25 (14)	2.51 (10)	2.78 (12)	R	R
<i>P. mexicanus</i>	42.48 (20)	40.81 (20)	65.07 (20)	64.55 (20)	5.95 (19)	5.92 (19)	R	R
<i>Doryfera johannae</i>	32.43 (20)	32.66 (20)	60.35 (20)	56.8 (20)	6.17 (6)	6.1 (7)	R	R
<i>Colibri thalassinus</i>	19.34 (20)	19.79 (20)	64.33 (20)	61.56 (20)	5.68 (20)	4.46 (20)	R	R
<i>C. coruscans</i>	22.83 (20)	21.52 (20)	76.7 (20)	69.07 (20)	7.86 (10)	6.59 (9)	T	T
<i>Androdon aequatorialis</i>	34.23 (6)	38.02 (6)	65.67 (6)	65.5 (6)	7.37 (3)	6.47 (5)	R	R
<i>Polytmus guainumbi</i>	22.02 (5)	22.32 (5)	57.7 (5)	54.8 (5)	5.43 (3)	5.23 (2)	R	R

<i>Chrysolampis mosquitus</i>	10.75 (15)	12.62 (9)	53.73 (15)	51.55 (9)	3.62 (3)	3.52 (4)	T	T
<i>Anthracothorax nigricollis</i>	23.12 (20)	23.86 (20)	66.32 (20)	64.27 (20)	6.43 (6)	7.13 (8)	R	R
<i>A. prevostii</i>	25.72 (8)	26.7 (11)	65.14 (8)	61.62 (11)	6.83 (4)	6.07 (7)	R	R
<i>Heliangelus exortis</i>	15.49 (10)	14.77 (7)	64.4 (10)	56 (7)	4.86 (9)	3.5 (2)	T	T
<i>Adelomyia melanogenys</i>	13.84 (20)	13.79 (20)	53.25 (20)	49.1 (20)	3.89 (13)	3.41 (8)	R	R
<i>Agelaiocercus coelestis</i>	15 (9)	15.27 (6)	67.72 (9)	56 (6)	6.1 (9)	4.6 (5)	R	R
<i>Metallura tyrianthina</i>	9.83 (10)	10.55 (10)	56.5 (10)	48.5 (10)	3.39 (7)	3.24 (6)	T	T
<i>Haplophaedia aureliae</i>	17.74 (8)	17.97 (9)	58.75 (8)	55.22 (9)	4.6 (2)	4.21 (5)	T	T
<i>Eriocnemis vestitus</i>	17.68 (10)	19.54 (10)	55.65 (10)	57.35 (10)	4.46 (5)	4.58 (9)	T	T
<i>E. cupreovertris</i>	17.68 (13)	17.89 (13)	59.53 (13)	57.27 (13)	5.37 (6)	4.94 (9)	T	T
<i>Coeligena wilsoni</i>	31.45 (9)	33.57 (7)	70.44 (9)	65.57 (7)	6.91 (6)	6.31 (4)	R	R
<i>C. torquata</i>	31.81 (20)	34.06 (20)	76.27 (20)	70.3 (20)	7.53 (7)	6.74 (5)	R	R
<i>C. helianthea</i>	27.83 (12)	30.21 (13)	71.04 (12)	67.61 (13)	7.06 (6)	6.31 (8)	R	R
<i>Boissonneaua flavescens</i>	16.19 (20)	17.7 (15)	74 (20)	70.73 (15)	8.6 (2)	7.9 (2)	T	T
<i>B. jardini</i>	18.2 (5)	18.7 (6)	76.6 (5)	71 (6)	9.4 (4)	8.56 (4)	T	T
<i>Ocreatus underwoodii</i>	13.16 (10)	13.83 (10)	42.35 (10)	40.3 (10)	2.83 (3)	2.77 (2)	R	R
<i>Heliodoxa aurescens</i>	18.5 (7)	19.04 (5)	59.86 (7)	56.8 (5)	6.11 (5)	5.5 (3)	R	R
<i>H. imperatrix</i>	23.81 (7)	24.14 (5)	71.28 (7)	64.4 (5)	7.71 (7)	8.36 (5)	R	R
<i>H. jacula</i>	21.02 (10)	22.03 (10)	71.35 (10)	62.9 (10)	7.6 (6)	6.61 (4)	R	R

<i>Eugenes fulgens</i>	27.7 (20)	29.47 (20)	71.88 (20)	67.17 (20)	7.83 (19)	6.34 (19)	T	T
<i>Helimaster longirostris</i>	32.07 (11)	34.55 (5)	58.94 (11)	60.21 (5)	6.21 (10)	6.6 (5)	T	T
<i>H. constantii</i>	33.56 (20)	33.7 (6)	63.85 (20)	63.63 (6)	7.07 (16)	6.65 (2)	T	T
<i>Lampornis amethystinus</i>	20.72 (20)	22.16 (20)	66.51 (20)	60.35 (20)	5.92 (19)	5.71 (18)	R	R
<i>L. clemenciae</i>	23.67 (20)	26.16 (20)	77.68 (20)	69.89 (20)	7.91 (19)	6 (18)	T	T
<i>L. viridipallens</i>	21.27 (14)	22.36 (20)	65.09 (14)	58.7 (20)	6.37 (11)	4.77 (18)	R	R
<i>Lamprolaima rhami</i>	17.25 (16)	16.66 (19)	76.47 (16)	65.64 (19)	7.96 (14)	5.35 (16)	T	R
<i>Archilochus alexandrii</i>	17.88 (5)	18.19 (12)	40.59 (5)	44.99 (12)	2.55 (4)	2.95 (8)	T	T
<i>A. colubris</i>	16.57 (20)	17.53 (20)	40.13 (20)	43.72 (20)	2.77 (19)	3.4 (20)	T	T
<i>Calypte costae</i>	16.95 (20)	17.54 (15)	43.47 (20)	44.34 (15)	2.89 (12)	2.69 (11)	T	T
<i>Selasphorus platycercus</i>	17.21 (20)	17.97 (20)	47.02 (20)	48.62 (20)	4.35 (17)	3.19 (17)	T	T
<i>S. rufus</i>	16.54 (20)	17.69 (20)	41.13 (20)	45.08 (20)	3.1 (18)	2.97 (16)	T	T
<i>Atthis heloisa</i>	11.39 (11)	12.35 (18)	33.98 (11)	37.73 (18)	2.34 (9)	2.31 (16)	R	R
<i>Chlorostilbon canivetii</i>	13.37 (20)	14.08 (20)	45.04 (20)	43.3 (20)	2.69 (16)	2.62 (14)	R	R
<i>Campylopterus hemileucurus</i>	25.94 (20)	28.63 (20)	78.39 (20)	72.87 (20)	11.27 (20)	9.24 (20)	R	R
<i>C. excellens</i>	27.65 (17)	25.13 (14)	66.09 (17)	60.81 (14)	9.94 (16)	6.97 (13)	T	T
<i>C. falcatus</i>	22.57 (20)	24.91 (16)	66.2 (20)	61.29 (16)	7.5 (8)	5.68 (5)	R	R
<i>Chalybura buffonii</i>	22.91 (20)	23.41 (20)	68.1 (20)	61.92 (20)	6.18 (5)	5.67 (5)	T	T

<i>Thalurania colombica</i>	17.53	(10)	18.62	(10)	52.9	(10)	49.9	(10)	4.02	(6)	3.97	(3)	T	T
<i>T. ridgwayi</i>	17.69	(5)	18.89	(6)	53.63	(5)	54.24	(6)	3.84	(5)	3.42	(6)	R	R
<i>Cynanthus sordidus</i>	19.97	(20)	20.68	(20)	53.64	(20)	52.58	(20)	3.86	(18)	3.7	(15)	R	R
<i>C. doubledayi</i>	16.82	(19)	18.21	(10)	46.67	(19)	47.01	(10)	2.3	(19)	2.94	(9)	R	R
<i>C. latirostris</i>	20.58	(20)	21.18	(20)	52.85	(20)	52.19	(20)	3.55	(20)	3.81	(17)	R	R
<i>Eupherusa eximia</i>	18.46	(11)	19.6	(7)	59.77	(11)	54.38	(7)	4.54	(10)	4.5	(5)	T	R
<i>E. cyanophrys</i>	18.79	(16)	18.65	(16)	59.98	(16)	54.96	(16)	4.69	(16)	4.09	(16)	R	R
<i>E. poliocerca</i>	17.6	(20)	18.19	(20)	60.69	(20)	54.74	(20)	4.14	(19)	3.83	(20)	R	R
<i>Amazilia saucerrottei</i>	16.86	(15)	17.69	(11)	52.1	(15)	49.54	(11)	4.88	(6)	4.7	(3)	R	R
<i>A. viridigaster</i>	17.46	(20)	18.22	(20)	52.3	(20)	51.22	(20)	3.87	(6)	3.37	(3)	R	R
<i>A. rutila</i>	21.72	(20)	21.54	(20)	56.13	(20)	54.79	(20)	4.4	(19)	4.46	(19)	T	T
<i>A. tzacatl</i>	19.99	(20)	20.61	(20)	56.5	(20)	53.97	(20)	5.03	(20)	4.58	(15)	T	T
<i>A. franciae</i>	22.29	(20)	22.5	(20)	53.67	(20)	51.17	(20)	4.93	(14)	4.64	(5)	R	R
<i>A. candida</i>	15.97	(20)	17.27	(20)	52.18	(20)	50.35	(20)	3.96	(20)	3.63	(17)	R	R
<i>Lepidopyga goudoti</i>	17.48	(9)	19.53	(7)	47.28	(9)	46.57	(7)	3.97	(4)	3.5	(3)	R	R
<i>Amazilia amabilis</i>	17.59	(9)	18.81	(7)	53.22	(9)	51.36	(7)	3.63	(6)	3.32	(4)	R	R
<i>A. fimbriata</i>	19.7	(20)	20.82	(20)	54.32	(20)	52.1	(20)	4.99	(10)	4.71	(9)	R	R
<i>A. cyanocephala</i>	20.31	(20)	20.54	(20)	58.45	(20)	56.59	(20)	5.49	(19)	4.8	(17)	R	R

<i>A. beryllina</i>	18.27 (20)	18.96 (20)	54.9 (20)	51.72 (20)	4.54 (20)	4.14 (19)	T	T
<i>A. yucatanensis</i>	20.07 (20)	20.79 (18)	55.5 (20)	51.68 (18)	4.11 (18)	3.84 (16)	T	T
<i>A. violiceps</i>	21.51 (20)	21.89 (20)	56.27 (20)	55.14 (20)	5.29 (17)	4.66 (16)	R	R
<i>A. viridifrons</i>	20.83 (20)	21.77 (13)	58.11 (20)	55.55 (13)	5.44 (17)	5.14 (7)	R	R
<i>Hylocharis leucotis</i>	16.37 (20)	16.81 (20)	55.83 (20)	52.82 (20)	3.07 (20)	3.53 (19)	R	R
<i>H. xantusii</i>	16.92 (18)	17.88 (8)	49.88 (18)	49.68 (8)	2.99 (16)	3.14 (7)	R	R
<b>MEDIA</b>	21.36	22.05	58.73	55.83	5.35	4.87		
<b>DESV.EST.</b>	1.40	1.37	2.28	2.42	0.74	0.66		
<b>C.V.</b>	6.57	6.21	3.88	4.33	13.83	13.55		

Todas las unidades están expresadas en mm, excepto en las medidas de peso que están dadas en g. Se muestra la Media, desviación estándar (DESV.EST) y el coeficiente de variación (C.V).

## ANEXO 2 – MAPEO DE ATRIBUTOS Y ESTRATEGIAS DE FORRAJEO EN LA FILOGENIA

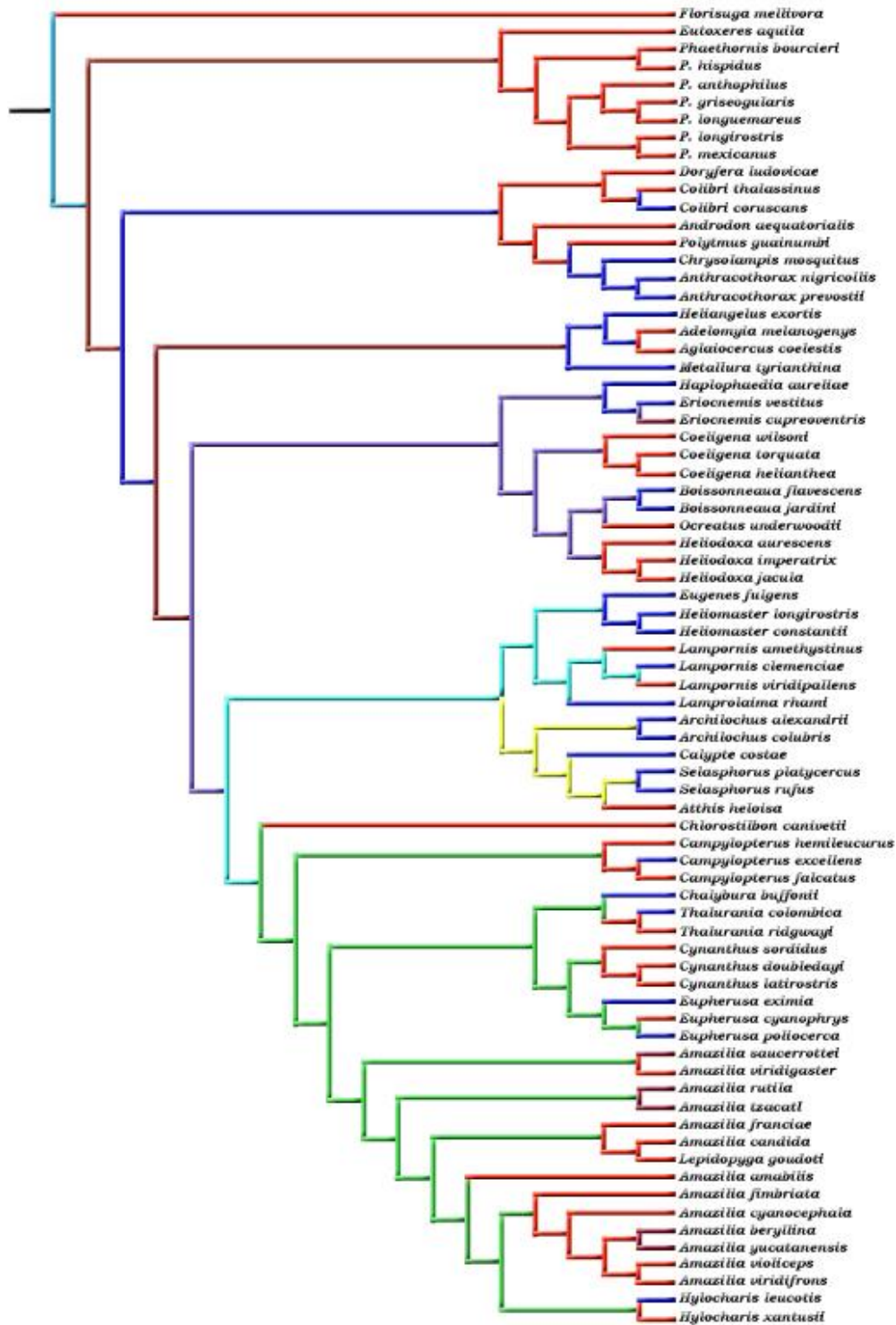


Figura 4. Representación gráfica de las estrategias de forrajeo en la filogenia de las 75 especies de colibríes. Las líneas naranjas corresponden a las especies rufas; las líneas azules corresponden a las especies donde el macho es territorial y la hembra es rufa; y las líneas rojas corresponden a las especies territoriales en ambos sexos. Las demás líneas representan a los clados como se muestra en la figura 3.

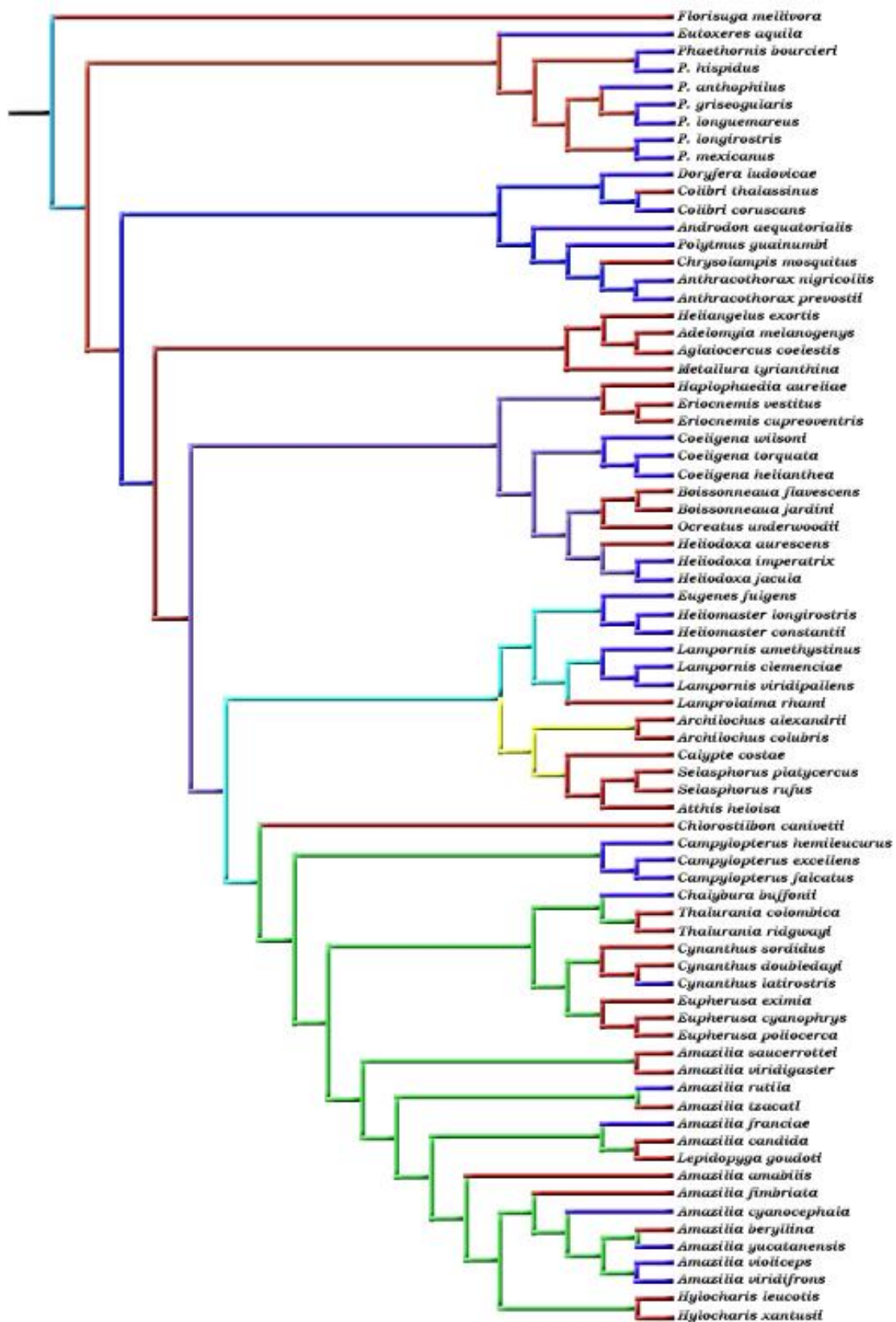
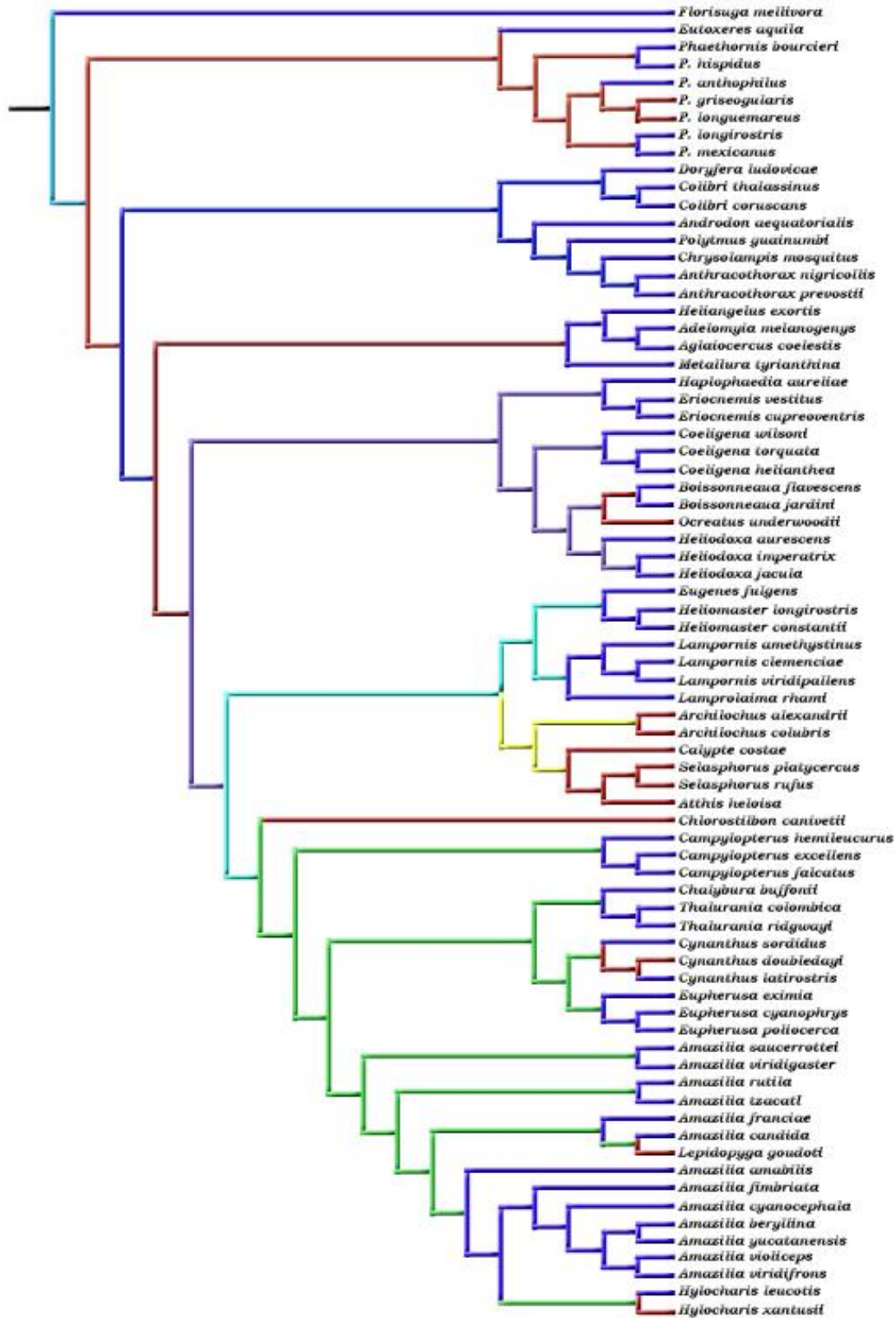


Figura 5. Representación gráfica del tamaño del pico en la filogenia de las 75 especies de colibríes. Las líneas rojas corresponden a las especies con pico corto (5-20 mm) y las líneas azules corresponden a las especies con pico largo (21-45 mm).



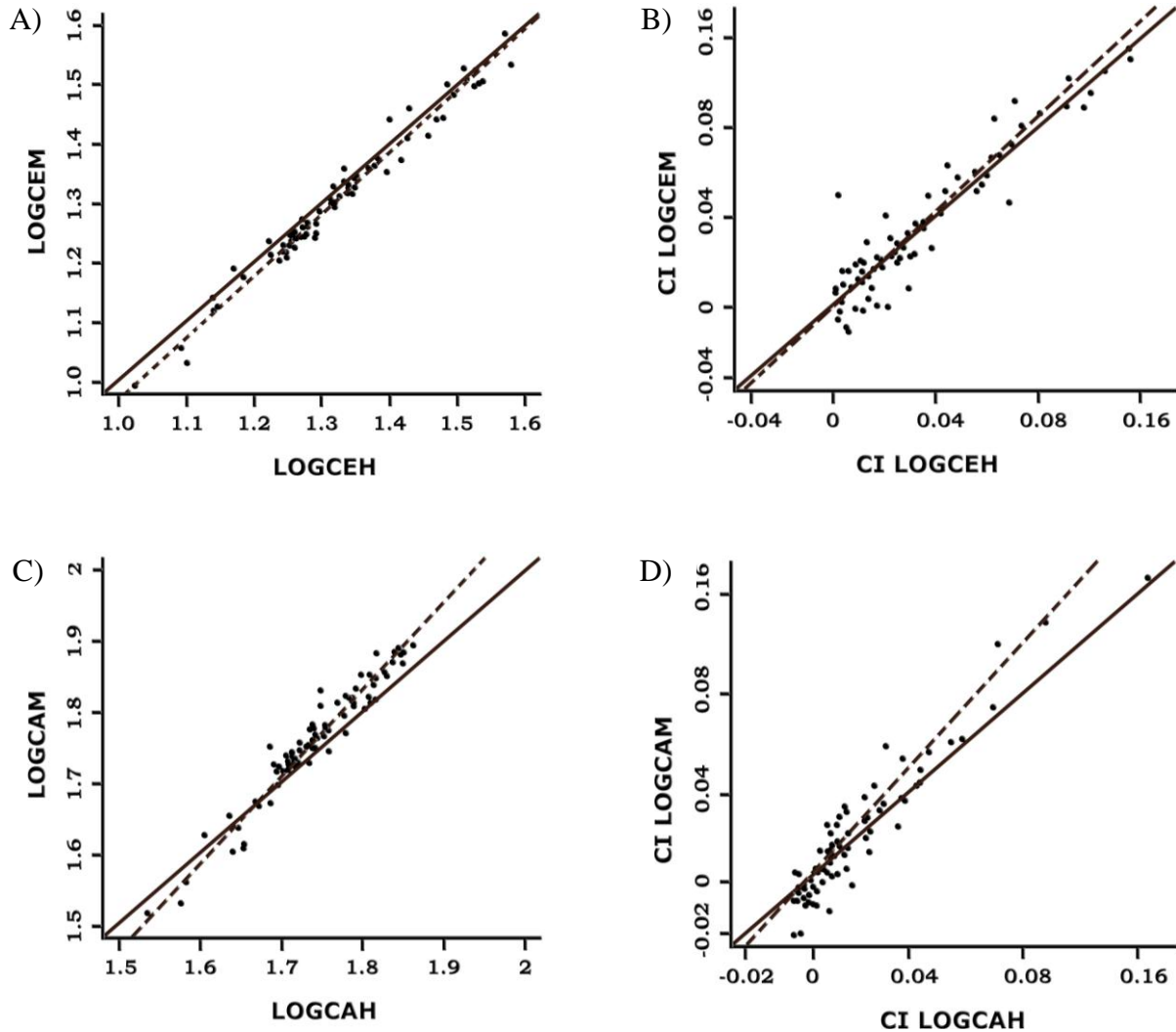
**Figura 6.** Representación gráfica del tamaño del ala en la filogenia de las 75 especies de colibríes. Las líneas rojas corresponden a las especies con ala corta (tamaño pequeño; 40-50 mm) y las líneas azules corresponden a las especies con ala larga (51-80 mm).



---

## ANEXO 3 – REGRESIONES ALOMÉTRICAS

### Análisis de todas las especies

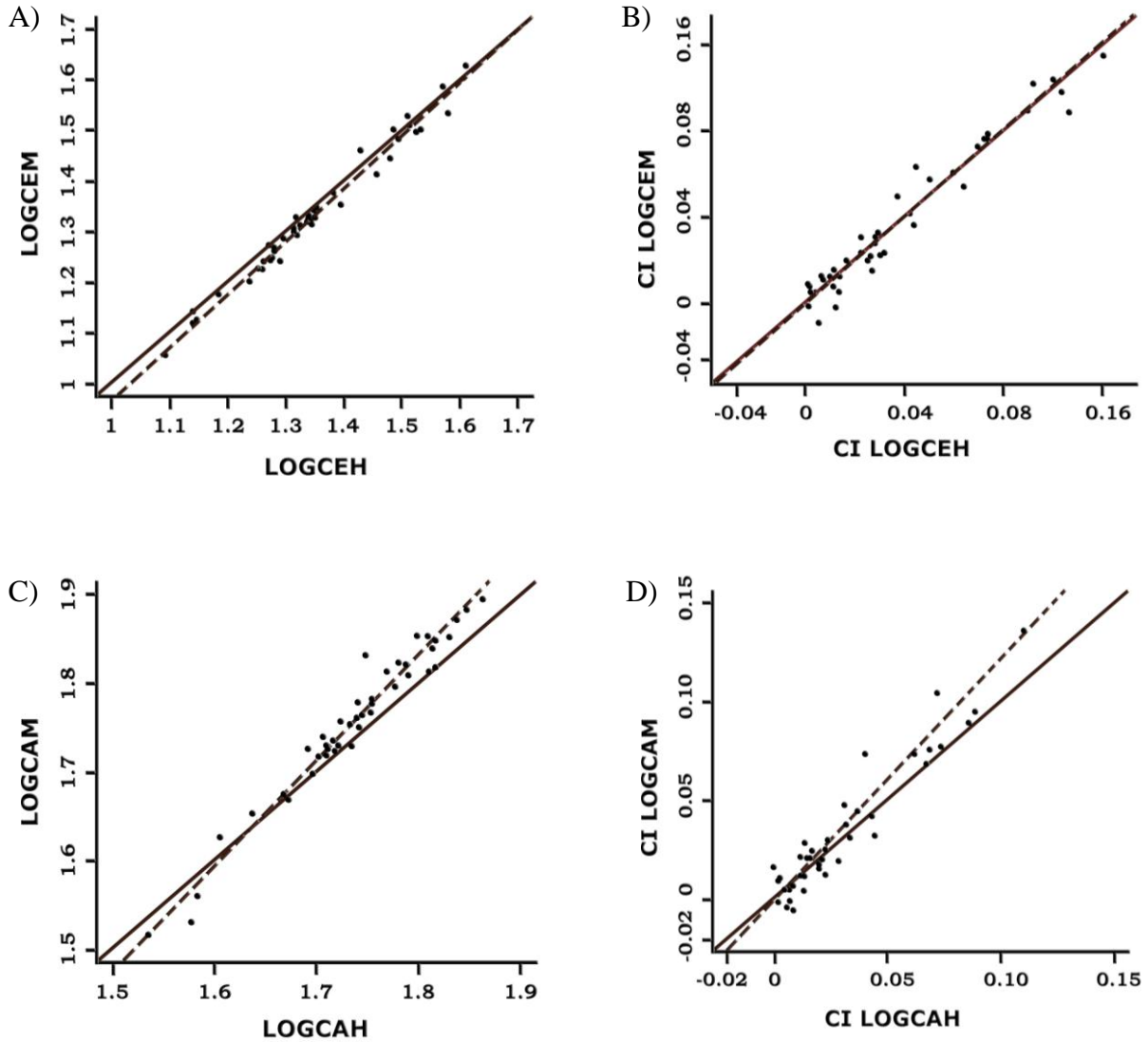


**Figura 7.** Regresiones alométricas de eje mayor para machos y hembras de todas las especies para:

**A)** Cúlmen expuesto ( $b = 1.044$ , línea punteada, IC 95%: 1.007 - 1.083,  $n = 75$  especies). Línea continua  $b = 1$ . **B)** Con contrastes independientes (CI;  $b = 1.065$ , IC 95%: 0.975 - 1.151,  $n = 74$  contrastes). **C)** Cuerda alar ( $b = 1.23$ , IC 95%: 1.163 - 1.309,  $n = 75$  especies). **D)** Con contrastes independientes ( $b = 1.25$ , IC 95%: 1.04 - 1.377,  $n = 74$  contrastes).

---

## Análisis de especies ruteras

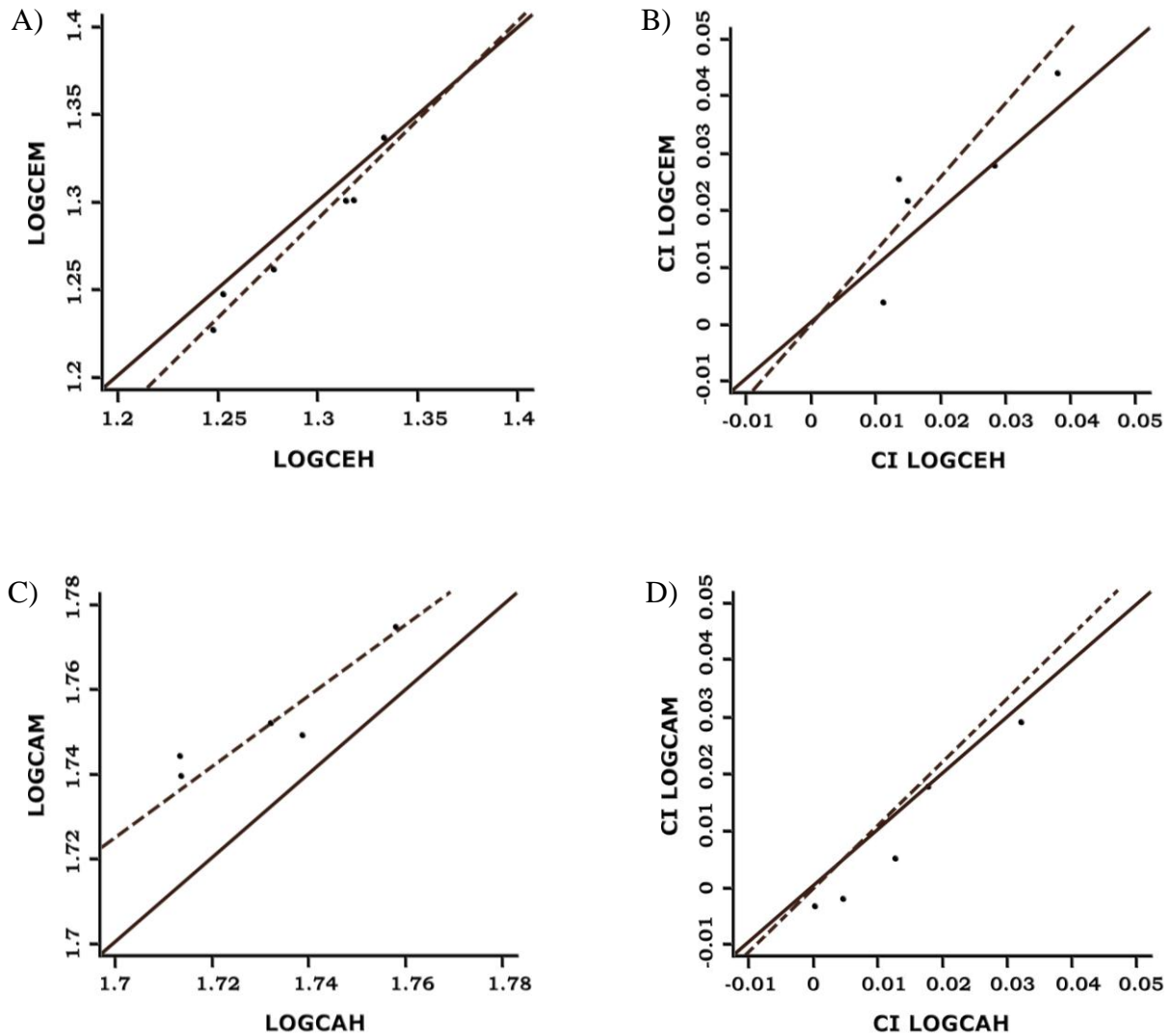


**Figura 8.** Regresiones alométricas de eje mayor para machos y hembras de especies ruteras para:

**A)** Cúlmen expuesto ( $b = 1.04$ , IC 95%: 0.99 - 1.09,  $n = 43$  especies). **B)** Con contrastes independientes ( $b = 1.007$ , IC 95%: 0.921 - 1.08,  $n = 42$  contrastes). **C)** Cuerda alar ( $b = 1.19$ , IC 95%: 1.12 - 1.27,  $n = 43$  especies). **D)** Con contrastes independientes ( $b = 1.21$ , IC 95%: 1.08 - 1.34,  $n = 42$  contrastes).

---

## Análisis de especies territoriales

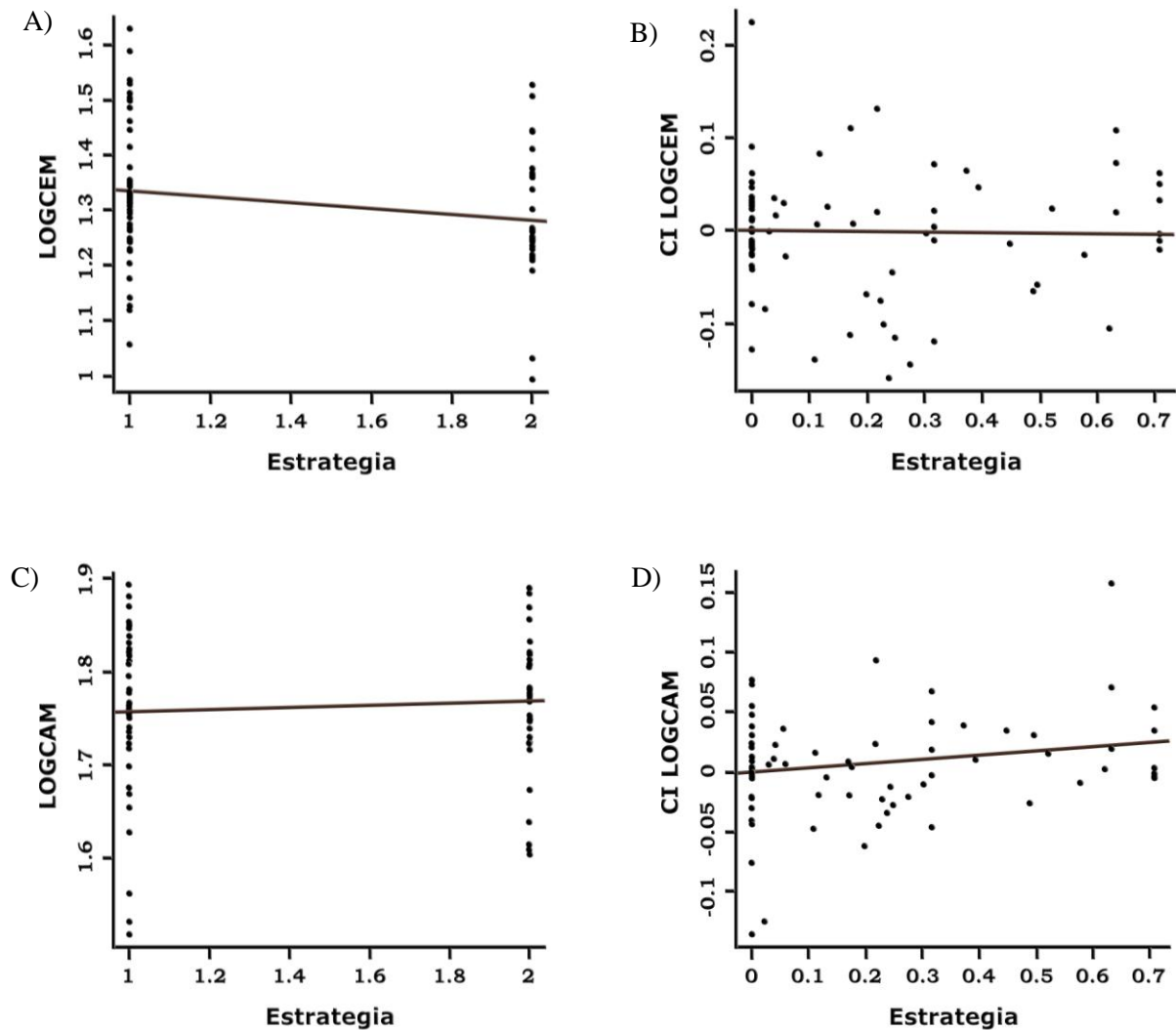


**Figura 9.** Regresiones alométricas de eje mayor para machos y hembras de especies territoriales para: **A)** Cúlmen expuesto ( $b = 1.13$ , IC 95%: 0.847 - 1.52,  $n = 6$  especies). **B)** Con contrastes independientes ( $b = 1.30$ , IC 95%: -4.95 - 2.35,  $n = 5$  contrastes). **C)** Cuerda alar ( $b = 0.83$ , IC 95%: 0.514 - 1.304,  $n = 6$  especies). **D)** Con contrastes independientes ( $b = 1.11$ , IC 95%: 0.66 - 1.55,  $n = 5$  contrastes).

---

---

## RUTEROS vs. TERRITORIALES (sólo machos)

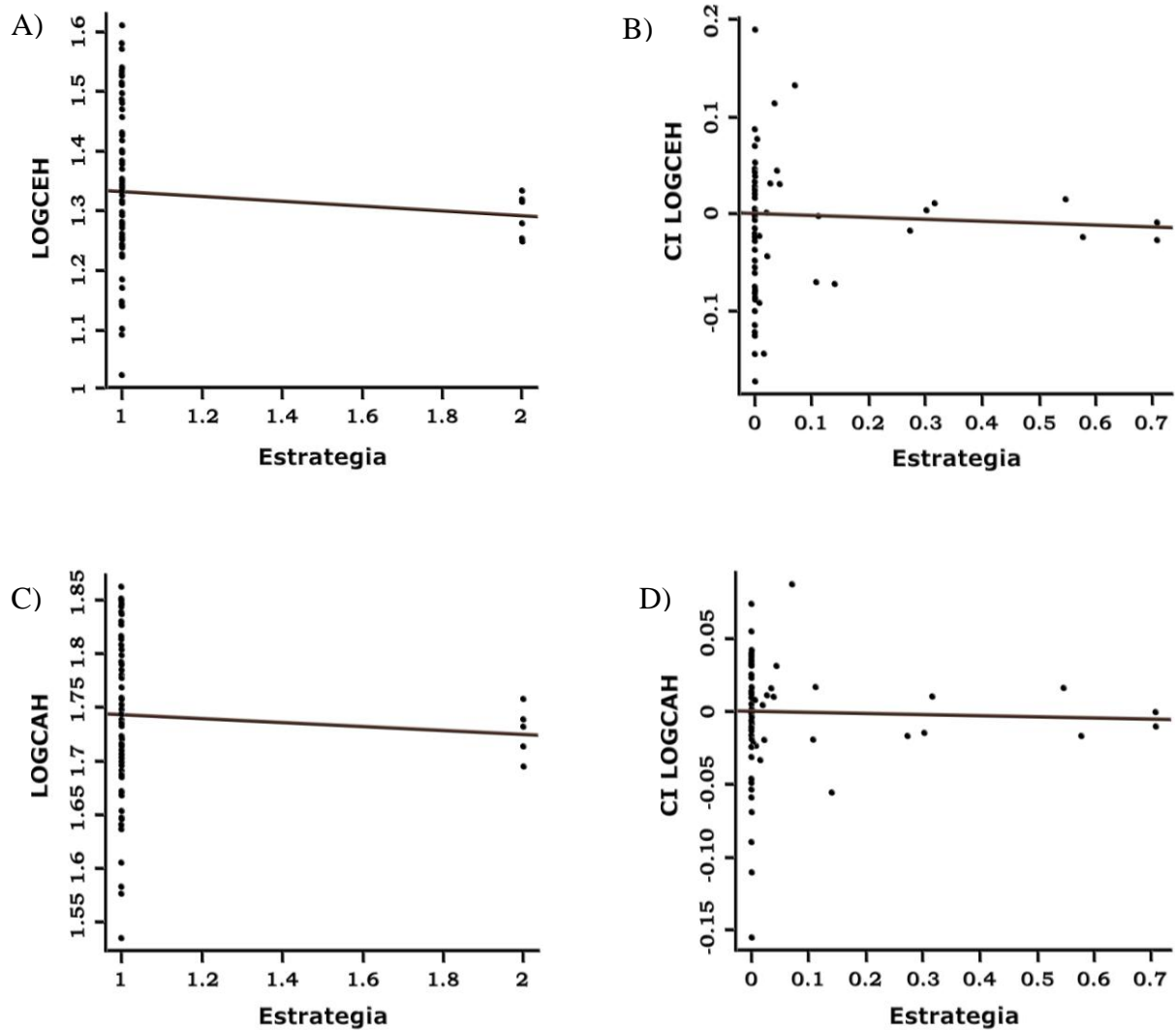


**Figura 10.** Regresiones para los machos de ambas estrategias de forrajeo: 1 = ruteros, 2 = territoriales. **A)** para el cúlmen expuesto ( $r = 0.03$ ,  $F_{1,73} = 3.28$ ,  $P = 0.07$ ,  $n = 75$  especies), **B)** contrastes independientes filogenéticamente del cúlmen ( $r = -0.013$ ,  $F_{1,73} = 0.04$ ,  $P = 0.84$ ,  $n = 74$  contrastes), **C)** cuerda alar ( $r = -0.008$ ,  $F_{1,73} = 0.38$ ,  $P = 0.54$ ,  $n = 75$  especies) y **D)** contrastes independientes para la cuerda alar ( $r = 0.06$ ,  $F_{1,73} = 5.77$ ,  $P = 0.02$ ,  $n = 74$  contrastes).

---

---

## RUTEROS vs. TERRITORIALES (sólo hembras)



**Figura 11.** Regresiones para el cúlmén expuesto de hembras de ambas estrategias de forrajeo: 1 = ruteros, 2 = territoriales. **A)** para el cúlmén expuesto ( $r = -0.005$ ,  $F_{1,73} = 0.57$ ,  $P = 0.45$ ,  $n = 75$  especies), **B)** contrastes independientes filogenéticamente del cúlmén ( $r = -0.011$ ,  $F_{1,73} = 0.16$ ,  $P = 0.69$ ,  $n = 74$  contrastes), **C)** cuerda alar ( $r = -0.008$ ,  $F_{1,73} = 0.37$ ,  $P = 0.54$ ,  $n = 75$  especies) y **D)** contrastes independientes para la cuerda alar ( $r = -0.01$ ,  $F_{1,73} = 0.08$ ,  $P = 0.78$ ,  $n = 74$  contrastes).

---

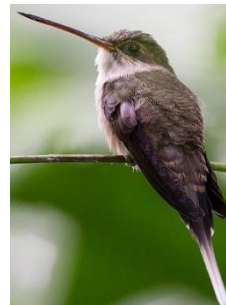
## ANEXO 4 – COLIBRÍES UTILIZADOS EN EL ESTUDIO



1. *Florisuga mellivora*



2. *Eutoxeres aquila*



3. *Phaethornis bourcierii*



4. *Phaethornis hispidus*



5. *Phaethornis anthophilus*



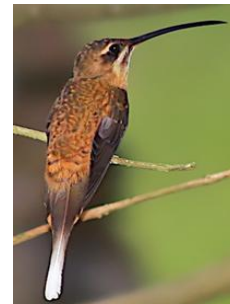
6. *Phaethornis griseogularis*



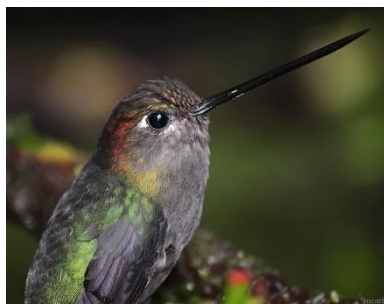
7. *Phaethornis longuemareus*



8. *Phaethornis longirostris*



9. *Phaethornis mexicanus*



10. *Doryfera ludovicae*



11. *Colibri thalassinus*



12. *Colibri coruscans*



13. *Androdon aequatorialis*



14. *Polytmus guainumbi*



15. *Chrysolampis mosquitus*



16. *Anthracothorax nigricollis*



17. *Anthracothorax prevostii*



18. *Heliangelus exortis*



19. *Adelomyia melanogenys*



20. *Agelaiocercus coelestis*



21. *Metallura tyrianthina*



22. *Haplophaedia aureliae*



23. *Eriocnemis vestitus*



24. *Eriocnemis cupreiventris*



25. *Coeligena wilsoni*



26. *Coeligena torquata*



27. *Coeligena helianthea*



28. *Boissonneaua flavescens*



29. *Boissonneaua jardini*



30. *Ocreatus underwoodii*



31. *Heliodoxa aurescens*



32. *Heliodoxa imperatrix*



33. *Heliodoxa jacula*



34. *Eugenes fulgens*



35. *Heliomaster longirostris*



36. *Heliomaster constantii*



37. *Lampornis amethystinus*



38. *Lampornis clemenciae*



39. *s. viridipallens*





40. *Lamprolaima rhami*



41. *Archilochus alexandrii*



42. *Archilochus colubris*



43. *Calypte costae*



44. *Selasphorus platycercus*



45. *Selasphorus rufus*



46. *Atthis heloisa*



47. *Chlorostilbon canivetii*



48.  
*Campylopterus hemileucurus*



49. *Campylopterus excellens*



50. *Campylopterus falcatus*



51. *Chalybura buffonii*



52. *Thalurania colombica*



53. *Thalurania ridgwayi*



54. *Cynanthus sordidus*



55. *Cynanthus doubledayi*



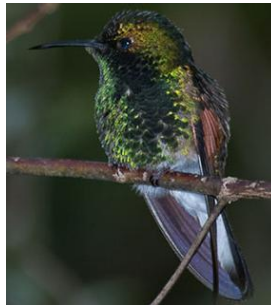
56. *Cynanthus latirostris*



57. *Eupherusa eximia*



58. *Eupherusa cyanophrys*



59. *Eupherusa poliocerca*



60. *Amazilia saucerrottei*



61. *Amazilia viridigaster*



62. *Amazilia rutila*



63. *Amazilia tzacatl*



64. *Amazilia franciae*



65. *Amazilia candida*



66. *Lepidopyga goudoti*



67. *Amazilia amabilis*



68. *Amazilia fimbriata*



69. *Amazilia cyanocephala*



70. *Amazilia beryllina*



71. *Amazilia yucatanensis*



72. *Amazilia violiceps*



73. *Amazilia viridifrons*



74. *Hylocharis leucotis*



75. *Hylocharis xantusii*

- Todas las imágenes fueron sacadas de internet.

---

---

## LITERATURA CITADA

- Abouheif, E. & D. Fairbairn. 1997. A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: Assessing Rensch's rule. *American Naturalist* 149:540-562.
- Altshuler, D. L. 2001. Ecophysiology of hummingbird flight along elevational gradients: An integrated approach. Ph.D. dissertation, University of Texas, Austin.
- Altshuler, D., R. Dudley & J. McGuire. 2004. Resolution of a paradox: hummingbird flight at high elevation does not come without a cost. *Proc. Natl. Acad* 101:17731-17736.
- Altshuler, D., F. Stiles & R. Dudley. 2004. Of hummingbirds and helicopters: hovering costs, competitive ability and foraging strategies. *American Naturalist* 163:16-25.
- Amadon, D. 1959. The significance of sexual differences in size among birds. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 103:531-536.
- American Ornithologists' Union. 1998. Check-list of North American Birds, 7<sup>th</sup> ed. American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- Andersson, M. & R. Norberg. 1981. Evolution of reversed sexual size dimorphism and role partitioning among predatory birds, with a size scaling of flight performance. *Biological Journal of the Linnean Society* 15:105-130.
- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton, New Jersey: Princeton

---

University Press.

- Arizmendi, M. C. & J. F. Ornelas. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* 22 (2):172-180.
- Badyaev, A., G. Hill, A. Stoehr, P. Nolan & K. McGraw. 2000. The evolution of sexual size dimorphism in the house finch. II. Population divergence in relation to local selection. *Evolution* 54: 2134–2144.
- Badyaev, A. & T. Martin. 2000. Sexual dimorphism in relation to current selection in the house finch. *Evolution* 54:987–997.
- Baltosser, W. & S. Russell. 2000. *Black-chinned Hummingbird (Archilochus alexandri)*. In *Birds of North America*, no. 495 (A. Poole & F. Gill, Eds.). Birds of North America, Philadelphia.
- Blanckenhorn, W. 2005. Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology* 111: 977–1016.
- Bleiweiss, R. 1998. Phylogeny, body mass and genetic consequences of lek-mating behavior in hummingbirds. *Molecular Biology and Evolution* 15:492-498.
- Bleiweiss, R. 1999. Joint effects of feeding and breeding behavior on trophic dimorphism in hummingbirds. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266:2491–2497.
- Bleiweiss, R., JAW Kirsch & J. Matheus. 1997. DNA hybridization evidence for the principal lineages of hummingbirds (Aves: Trochilidae). *Mol. Biol. Evol.* 14:325-343.
- Blomberg, S., T. Garland, Jr. & A. Ives. 2003. Testing for Phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57 (4):717-745.
- Brown, J. L. 1964. The Evolution of Diversity in Avian Territorial Systems. *The*

---

*Wilson Bulletin* 6 (2):160-169.

- Butler, M., T. Schoener & J. Losos. 2000. The relationship between sexual size dimorphism and habitat use in Greater Antillean *Anolis* lizards. *Evolution* 54:259–272.
- Camfield, A. 2004. “Trochilidae” (On-line), Animal Diversity Web. Accessed July 06, 2005 at <http://animaldiversity.ummz.edu/site/accounts/information/Trochilidae.html>.
- Carpenter, F., M. Hixon, R. Russell, D. Paton & E. Temeles. 1993. Interference asymmetries among sex-age classes of Rufous Hummingbirds during migratory stopovers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33:297-304.
- Colwell, R. K. 1985. Stowaways on the hummingbird express. *Natural History* 94:56-63.
- Colwell, R. K. 2000. Rensch’s rule crosses the line: convergent allometry of sexual size dimorphism in hummingbirds and flower mites. *American Naturalist* 156:495-510.
- Colwell, R. K., & S. Naeem. 1994. *Life history patterns of hummingbird flower mites in relation to host phenology and morphology*. Pages 23-44 in M. A. Houck, ed. *Mites: ecological and evolutionary analyses of life history patterns*. Chapman & Hall, New York.
- Colwell, R. & P. Naskrecki. 1999. *The evolution of host-plant affiliation, body size and sexual dimorphism in hummingbird flower mites (Ascidae: Rhinoseius and Tropicoseius)*. Pages 79-86 in G. R. Needham, R. Mitchell, D. J. Horn and W. C. Welbourn, eds. *Acarology 9. Vol. 2. Symposia (Ninth International Congress of Acarology)*. Ohio Biological Survey, Columbus, Ohio.

- 
- Dale, J., P. Dunn, J. Figuerola, T. Lislevand, T. Székely & L. Whittingham. 2007. Sexual selection explains Rensch's rule in birds. *Proc. R. Soc. B.* 274: 2971–2979.
  - Darwin, C.R. 1871. *The Descent of Man, & Selection in Relation to Sex.* [Reprinted by Rand, McNally, and Co., Chicago, 1974.]
  - del Hoyo, J., A. Elliot & J. Sargatal (eds.) 1999. *Handbook of the birds of the world, Vol. 5. Barn-owls to Hummingbirds.* Barcelona, España: Lynx Edicions.
  - DesGranges, J.L. 1978. Organization of a tropical nectar feeding bird guild in a variable environment. *Living Bird* 17:199-236.
  - Dudley, R. 2002. Mechanisms and implications of animal flight maneuverability. *Integr. Comp. Biol.* 42:135–140.
  - Dunn, P., L. Whittingham & T. Pitcher. 2001. Mating systems, sperm competition and the evolution of sexual dimorphism in birds. *Evolution* 55:161-175.
  - Fairbairn, D. & R. Preziosi. 1994. Sexual Selection and the Evolution of Allometry for Sexual Size Dimorphism in the water strider, *Aquarius remigis*. *Am. Nat.* 144:101-118.
  - 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* 28:659-687.
  - Fairbairn, D., W. Blanckenhorn & T. Székely. 2007. *Sex, size, & gender roles: evolutionary studies of sexual dimorphism.* Oxford, UK: Oxford University Press.
  - Feinsinger, P. & S. Chaplin. 1975. On the relationship between wing disc loading

- 
- and foraging strategy in hummingbirds. *American Naturalist* 109:217–224.
- Feinsinger, P. & R. Colwell. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18:779-795.
  - Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125:1-15.
  - Figuerola, J. 1999. A comparative study on the evolution of reversed size dimorphism in monogamous waders. *Biological Journal of the Linnean Society* 67:1-18.
  - Gill, F. B. & L. L. Wolf. 1975. Economics of feeding territoriality in the golden-winged sunbird. *Ecology* 56, 333–345.
  - Grant, P. R. 1986. *Ecology and evolution of Darwin's finches*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
  - Grant, P. & B. Grant. 2008. *How and why species multiply: the radiation of Darwin's finches*. Princeton, N.J.:Princeton University Press.
  - Hainsworth, F. R. 1977. Foraging efficiency and parental care in *Colibri coruscans*. *Condor* 79:69-75.
  - Harvey, P. & M. Pagel. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press.
  - Hedrick, A. & E. Temeles. 1989. The evolution of sexual size dimorphism in animals: hypotheses and test. *Trends in Ecology and Evolution*, 4:136-138.
  - Hendry, A., M. Kelly, M. Kinnison & D. Reznick. 2006. Parallel evolution of the sexes? Effects of predation and habitat features on the size and shape of guppies. *Journal of Evolutionary Biology* 19:741-754.



- 
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. (English Translation). Urbana: University of Illinois Press.
  - Hilty, S. & W. Brown. 1986. *A Guide to the Birds of Colombia*. Princeton Univ. Press. Princeton, New Jersey.
  - Ives, A., P. Midford & T. Garland, Jr. 2007. Within-species variation and measurement error in phylogenetic comparative methods. *Syst. Biol.* 56:252–270.
  - Jehl, J. & B. Murray. 1986. The evolution of normal and reverse sexual size dimorphism in shorebirds and other birds. In: *Current Ornithology. Vol 3* (Ed. For R.F. Johnston) 1-86 pp. New York: Plenum.
  - Johnsgard, P.A. 1997. *The hummingbirds of North America*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. 278pp.
  - Kaufman, K. 1996. *Lives of North American Birds*. Houghton Mifflin, Boston.
  - Kirkpatrick, M. 1982. Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution* 36:1-12.
  - Kodrick-Brown, A. & J. Brown. 1978. Influence of economics, interspecific competition, and sexual dimorphism on territoriality of migrant Rufous Hummingbirds. *Ecology* 59:285-296.
  - Lislevand, T., J. Figuerola & T. Székely. 2009. Evolution of sexual size dimorphism in grouse and allies (Aves:Phasianidae) in relation to mating competition, fecundity demands and resource division. *J. Evol. Biol.* 22:1895-1905.
  - Maddison, W. & D. Maddison. 2007. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.74. <http://mesquiteproject.org>.

- 
- McGuire, J., C. Witt, D. Altshuler & J. Remsen Jr. 2009. 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.
  - McGuire, J., C. Witt, J. Remsen Jr., R. Dudley & D. Altshuler. 2009. A higher – level taxonomy for hummingbirds. *J. Ornithol.* 150:155-165.
  - Miller, S. & D. Inouye. 1983. Roles of the wing whistle in the territorial behavior of male Broad-tailed Hummingbirds (*Selasphorus platycercus*). *Animal Behaviour* 31:689 700.
  - Mitra, S., H. Landel, & S. Pruett-Jones. 1996. Species richness covaries with mating system in birds. *Auk* 113:544-551.
  - Mitchell, D. E. 2000. *Allen's Hummingbird (Selasphorus sasin)*. In *Birds of North America, no. 501* (A. Poole and F. Gill, Eds.). Birds of North America, Philadelphia.
  - Moller A. P. 1988. Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature* 332:640-642.
  - Olson E.C. & R. A. Miller. 1958. *Morphological integration*. University of Chicago Press; Chicago.
  - Owens, I. & I. Hartley. 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proc. R. Soc. Lond. B* 265:397-407.
  - Pagel, M. D. 1992. A method for the analysis of comparative data. *J. Theor. Biol.* 156:431-442.
  - Payne, R. B. 1984. Sexual Selection, Lek and Arena Behavior, and Sexual Size

---

Dimorphism in Birds. *Ornithological Monographs*, 33:1-52.

- Pearson, D., R. Shine & R. How. 2002. Sex-specific niche partitioning and sexual size dimorphism in Australian pythons (*Morelia spilota imbricata*). *Biol. J. Linn. Soc.* 77:113–125.
- Pearson, O. P. 1960. Speed of the Allen hummingbird while diving. *Condor* 62:403.
- Peterson, R. & E. Chalif. 2000. *Aves de México*. Guía de Campo. Ed. Diana. México, D.F.
- Preziosi, R. & D. Fairbairn. 2000. Lifetime selection on adult body size and components of body size in a waterstrider: opposing selection and maintenance of sexual size dimorphism. *Evolution* 54: 558–566.
- Purvis, A. & A. Rambaut. 1995. Comparative analysis by independent contrasts (CAIC): an Apple Macintosh application for analyzing comparative data. *Computer Applications in the Biosciences*. 11:247-251.
- R Development Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Raihani, G., T. Székely, M. Serrano-Meneses, C. Pitra, & P. Goriup. 2006. The influence of sexual selection and male agility on sexual size dimorphism in bustards (Otididae). *Anim. Behav.* 71:833–838. (doi:10.1016/j.anbehav.2005.06.013).
- Ralls, K. 1976. Mammals in which females are larger than males. *Quart. Rev. Biol.* 51:245-276.

- 
- Rensch, B. 1960. *Evolution above the species level*. Columbia University Press, New York
  - Reynolds J. D. & P. H. Harvey. 1994. Sexual selection and the evolution of sex differences. In: *The Differences Between The Sexes* (ed. RV Short & E. Balaban). Cambridge University Press. pp. 53–70.
  - Rico, A. 2008. Morfología y forrajeo para buscar artrópodos por colibríes altoandinos. *Ornitología Colombiana* 7:43-58.
  - Ruiz-Albizuri, J. 2008. Dimorfismo sexual en tamaño, selección sexual y regla de Rensch en colibríes (Aves: Trochilidae). México, D.F. presentada en la Facultad de Ciencias, UNAM. Tesis para obtención del grado de biólogo.
  - Selander, R. K. 1966. Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. *Condor* 68:113-151.
  - Selander, R. K. 1972. Sexual selection and dimorphism in birds. Pages 180-230 in *Sexual Selection & the Descent of Man* (1871-1971) (B. G. Campbell, Ed.). Aldine, Chicago, Illinois.
  - 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.
  - Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quarterly Review of Biology* 64:419-461.
  - Slatkin, M. 1984. Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution* 38:622-630.
  - Smith, C., J. Stevens, E. Temeles, P. Ewald, R. Hebert & R. Bonkovsky. 1996. Effect of Floral Orifice Width and Shape on Hummingbird-flower Interactions.

---

*Oecologia* 106: 482-492.

- Sokal R. & F. Rohlf. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biology research*. 3<sup>rd</sup> ed. W.H. Freeman, New York, 887 pp.
- Stiles, F.G. 1973. Food supply and the annual cycle of the Anna Hummingbird. *University of California Publications in Zoology* 97:1-109.
- Stiles, F.G. 1980. The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis* 122:322-342.
- Stiles, F.G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 68:323-351.
- Stiles, F.G. 1982. Aggressive and courtship displays of the male Anna's Hummingbird. *Condor* 84:208-225.
- Stiles, F.G. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical forest. *Condor* 97:853-878.
- Stiles, G. & L. Wolf, 1970. Hummingbird Territoriality at a Tropical Flowering Tree. *The Auk* 87(3):467-491.
- Stiles, G. & L. Wolf, 1979. Ecology and evolution of lek mating behavior in the Longtailed Hermit Hummingbird. *Ornithol. Monogr.* 27.
- Stiles, F., D. Altshuler & R. Dudley. 2005. Wing morphology and flight behavior of some North American hummingbird species. *Auk* 122:872-886.
- Székely, T., J. Reynolds & J. Figuerola. 2000. Sexual size dimorphism in shorebirds, gulls and alcids: the influence of sexual and natural selection. *Evolution*, 54:1404-1413.
- Székely, T., R. Freckleton & J. Reynolds. 2004. Sexual selection explains

- 
- Rensch's rule of size dimorphism in shorebirds. *Proc. Natl Acad. Sci.* 101: 12224–12227
- Székely, T., T. Lislevand & J. Figuerola. 2007. Sexual size dimorphism in birds. *In: Sex, Size & Gender Roles* (W. Blanckenhorn, D. Fairbairn & T. Székely, eds), pp. 27–37. Oxford University Press, Oxford.
  - Temeles, E. T. 1986. Reversed sexual size dimorphism: effect on resource defense and foraging behaviors of nonbreeding Northern Harriers. *Auk* 103:70–78.
  - Temeles, E. & W. Roberts. 1993. Effect of sexual dimorphism in bill length on foraging behavior: an experimental analysis of hummingbirds. *Oecologia* 94: 87–94.
  - Temeles, E. J. 1996. A new dimension to hummingbird - flower relationships. *Oecologia* 105:517-523.
  - Temeles, E., I. Pan, J. Brennan & J. Horwitt. 2000. Evidence for ecological causation of sexual dimorphism in a hummingbird. *Science* 289, 441–443.
  - Temeles, E. & W. Kress. 2003. Adaptation in a plant hummingbird association. *Science* 300: 630–633.
  - Temeles, E., A. Muir., E. Slutsky & M. Vitousek. 2004. Effect of food reductions on territorial behavior of Purple-throated Caribs. *Condor* 106:691–695.
  - Temeles, E., R. Goldman & A. Kudla. 2005. Foraging and territory economics of sexually-dimorphic Purple-throated caribs, *Eulampis jugularis*, at three heliconias. *Auk* 122, 187–204.
  - Temeles, E., C. Koulouris, S. Sander & W. Kress. 2009. Effect of flower shape

- 
- and size on foraging performance and trade-offs in a tropical hummingbird. *Ecology* 90:1147–1161. (doi:10.1890/08-0695.1)
- Temeles, E. & W. Kress. 2010. Mate choice and mate competition by a tropical hummingbird at a floral resource. *Proc. R. Soc. B* 277:1607-1613.
  - Temeles, E., J. Miller & J. Rifkin. 2010. Evolution of sexual dimorphism in bill size and shape of hermit hummingbirds (Phaethornithinae): a role for ecological causation. *Phil. Trans. R. Soc. B* 365:1053-1063.
  - Wolf, L. L. 1969. Female territoriality in a tropical hummingbird. *The Auk* 86(3):490-504
  - Wolf, L. L. 1975. Female territoriality in the purple-throated carib. *Auk* 92, 511–522.
  - Wolf L. L. & F. R. Hainsworth. 1971. Time and energy budgets of territorial hummingbirds. *Ecology* 52:980–988.