



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

**Dimorfismo Sexual en Colibríes
(Aves: Trochilidae): un análisis comparativo
filogenético**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Laura Edith Nuñez Rosas

Coodirectores

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga

Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses

Tlaxcala, Tlax.

Enero 2018



Posgrado en Ciencias Biológicas

Dimorfismo Sexual en Colibríes
(Aves: Trochilidae): un análisis comparativo
filogenético

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Laura Edith Nuñez Rosas

Comité Tutorial

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga

Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses

Dr. Amando Bautista Ortega

Dr. Alejandro Ariel Ríos Chelén

Financiamiento

Este trabajo fue financiado por CONACyT con la beca número 261593 para estudios de doctorado en el Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas en la Universidad Autónoma de Tlaxcala. Así mismo, se contó con el financiamiento de los proyectos PAPIIT-UNAM-IN216514 y PAPIIT-UNAM-IN216617.



Universidad Autónoma de Tlaxcala
Secretaría de Investigación Científica y Posgrado
Posgrado en Ciencias Biológicas



COORDINACIÓN DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
PRESENTE

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del proyecto de tesis que **Laura Edith Nuñez Rosas** realiza para la obtención del grado de **Doctora en Ciencias Biológicas**, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es **“Evolución del dimorfismo sexual en colibríes (Aves: Trochilidae): un estudio comparativo filogenético”**.

Sin otro particular, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

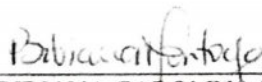
ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., ENERO 15 DE 2018


DRA. BLANCA ESTELA HERNÁNDEZ BAÑOS


DR. AMANDO BAUTISTA ORTEGA


DR. JORGE VÁZQUEZ PÉREZ


DR. ALEJANDRO ARIEL RÍOS CHELÉN


DRA. BIBIANA CAROLINA MONTOYA LOAIZA



Sistema Institucional de Gestión de la Calidad Certificado bajo la Norma:
ISO 9001:2008-NMX-CC-9001-IMNC-2008



Km. 1.5 Carretera Tlaxcala-Puebla CP 90070, Tlaxcala, Tlax. Tel/Fax: 01(246)462-15-57 e-mail: posgradoctbcuat@gmail.com

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas por el apoyo brindado durante todo el doctorado. Así como a la Dra. Margarita Martínez por todas las facilidades brindadas.

A mis directores, Dra. María del Coro Arizmendi y Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses por la oportunidad. A Coro le agradezco por darme nuevamente la oportunidad; por creer en mi para este proyecto, por siempre estar ahí, y por todas sus contribuciones tan atinadas. A Martín por la oportunidad de aprender nuevas cosas. A los dos, gracias.

Al Dr. Alejandro Ríos, por participar en último momento en este proceso. Al Dr. Amando Bautista por todo su apoyo y sus contribuciones hacia el proyecto.

A la Dra. Blanca Hernández Baños porque ser parte desde el inicio, por todas sus aportaciones y apoyo. Gracias.

A mi jurado, Dr. Amando, Dr. Alejandro, Dra. Blanca, Dra. Bibiana y Dr. Jorge Vazquez. Gracias por los aportes, gracias por todo.

Agradecimientos personales

Mis padres, que en la distancia me han apoyado en todo, aunque lejos siempre son mi pilar. Max y Sebastián, que les ha tocado todo el proceso, y les ha tocado mis ausencias, y siguen ahí, amorosos. Las cuatro personas que más amo en la vida, gracias. También agradezco a mis hermanas Marilú, Carmen y Sindia, que en todo este tiempo me han brindado su apoyo incondicional, las amo.

A Coro, gracias por todo, por seguir confiando y creyendo. En todos estos años he aprendido muchas cosas, y sigo aprendiendo mucho de ti, y espero seguir aprendiendo. Contigo me he formado siempre, y agradezco toda esa paciencia que desde ese verano de investigación tuviste conmigo, y que hasta ahora sigues teniendo. Agradezco los consejos que me han hecho crecer personal y profesionalmente. Gracias por tu amistad y cariño, gracias por siempre.

A Martín, por creer en el proyecto, por la paciencia, por todas las enseñanzas. Aprendí mucho de ti, y lo agradezco infinitamente.

A Blanca, le agradezco infinitamente todos los aportes, la confianza y amistad.

A mis grandes amigos Gisella, Jen, Maribel, Mine, Tam, Ernesto, Marijón, Marisela, Rafa y muchos más que no terminaría de nombrar, todos ellos compartimos muchas cosas en el camino, aprendimos y seguiremos aprendiendo. Espero seguir encontrándolos. Mis hermanos académicos Chio y Gabo por tantas cosas compartidas.

A Vero, Esme, Karla, Irene y Zepeda, por adoptarme en su laboratorio, gracias por su amistad.

A Amando por su amistad, por darme refugio en su laboratorio y tantas cosas compartidas, gracias.

A Nora Núñez por siempre estar ahí, por todo el cariño y cosas compartidas; sobre todo, por siempre tener confianza en mí. La quiero harto. A Aby y Flora por la gran amistad.

A mi nueva familia, Baracasa.

A Rocío Sánchez, que desde que apareció en mi vida es mi ángel. Gracias por todo el amor que le da a mis pequeños (mis grandes tesoros) y a mí. Por todas sus enseñanzas, por compartir tantas cosas conmigo y por estar siempre presente en los momentos difíciles de mi vida. Gracias.

A Max y Sebastián

Resumen

Machos y hembras a menudo exhiben diferencias en tamaño, coloración, ornamentación o conducta. Las diferencias sexuales entre machos y hembras han evolucionado en respuesta a diferentes presiones selectivas, las cuales actúan de forma diferente en cada los sexo. El dimorfismo sexual en tamaño (DST) está sesgado hacia machos en las especies en las cuales el macho es de mayor tamaño respecto a la hembra, y el DST está sesgado hacia hembras cuando la hembra es de mayor tamaño que el macho. Varias hipótesis funcionales han sido planteadas para explicar la evolución de los patrones de DST exhibidos por animales: segregación sexual, selección por fecundidad, competencia por pareja y agilidad de los despliegues de los machos. Ahora bien, para las diferencias sexuales en coloración o dicromatismo sexual (DS) se han propuesto explicaciones basadas principalmente en selección sexual, sin embargo, dicho escenario podría ser más complejo dado que aspectos de selección natural podrían estar actuando también en la evolución del DS. Por ejemplo, la selección sexual favorece coloraciones conspicuas en machos, mientras que la selección natural favorece coloración críptica en el sexo que brinda el mayor cuidado parental a la descendencia.

En este estudio, utilizamos a los colibríes dado que son un excelente modelo de estudio, debido a que, presentan variación en tamaño, conductas de territorialidad, especies leks y no-leks, así como variación en la migración y rangos de distribución, lo cual permite poner a prueba las teorías que se han planteado para explicar la evolución tanto del dimorfismo sexual en tamaño como el dimorfismo sexual en plumaje.

En el Capítulo II pusimos a prueba si i) los colibríes exhiben la regla de Rensch, una relación macroecológica entre el tamaño del cuerpo y el DST; ii) la intensidad de la selección sexual operando sobre machos (competencia por pareja, territorialidad del macho y agilidad de vuelo) predicen la dirección y evolución del DST en los colibríes; y si iii) la selección sexual podría explicar la alometría consistente con la regla de Rensch. Nuestros resultados muestran que los colibríes exhiben la regla de Rensch: el DST incrementa con el tamaño cuando los machos son más grandes que las hembras, y disminuye con el tamaño cuando las hembras son el sexo más

grande. Además, la dirección y evolución del DST en colibríes se predice con la agilidad de vuelo y la territorialidad. Y, aunque otros trabajos previos han reportado el cumplimiento de la regla de Rensch en colibríes, las causas potenciales responsables de dicho patrón no han sido formalmente puestas a prueba. En este trabajo investigamos si la selección sexual explica la regla de Rensch; nuestros resultados sugieren que la regla de Rensch no es explicada por la selección sexual. Sugerimos que otras variables ecológicas deben ser puestas a prueba con el fin de conocer las fuerzas que dieron forma a la evolución de dicho patrón macroecológico en este grupo.

En el Capítulo III analizamos si la evolución del DS en colibríes está determinada por el sistema de apareamiento, territorialidad (machos y hembras) y la capacidad de dispersión medida por el rango de distribución y el estatus migratorio utilizando el método comparativo filogenético. Nuestros resultados sugieren que las especies territoriales que forman leks muestran clara tendencia a ser más dimórficas que las especies no-lek. Ahora bien, en nuestros estimados de capacidad de dispersión, el rango de distribución no predice la evolución del DS, sin embargo, el estatus migratorio es un buen predictor para la dirección del DS en los colibríes.

Capítulo I

Dimorfismo Sexual

1.1 Introducción	6
<i>1.1.1 Determinación genética del dimorfismo sexual.....</i>	7
<i>1.1.2 Dimorfismo sexual en tamaño (DST).....</i>	10
<i>1.1.3 Dicromatismo sexual</i>	12
1.2 Método comparativo	15
<i>1.2.1 Modelos filogenéticos de mínimos cuadrados generalizados.....</i>	16
<i>1.2.2 Contrastes filogenéticos.....</i>	16
1.3 Justificación.....	18
1.4 Literatura Citada	21

Capítulo II

Dimorfismo sexual en tamaño y regla de Rensch en colibríes

2.1 Introducción	24
<i>2.1.1 Hipótesis funcionales del DST.....</i>	25
<i>2.1.1.1 Selección sexual.....</i>	25
<i>2.1.1.1.1 Competencia macho-macho.....</i>	26
<i>2.1.1.1.2 Elección de pareja por parte de la hembra</i>	27
<i>2.1.1.2 Segregación sexual (causas ecológicas del DST).....</i>	27
<i>2.1.1.3 Hipótesis de fecundidad de la hembra.....</i>	28

2.1.1.4 Hipótesis de agilidad aérea del macho.....	29
2.1.2 Regla de Rensch.....	30
2.2 Hipótesis	32
2.2.1 Predicciones.....	32
2.3 Objetivos.....	33
2.3.1 General:.....	33
2.3.2 Específicos:	33
2.4 Métodos.....	34
2.4.1 Datos y estimación del DST.....	34
2.4.2 Filogenia.....	35
2.4.3 Análisis filogenéticos comparativos	36
2.5 Resultados.....	39
2.5.1 Distribución del DST	39
2.5.2 Regla de Rensch.....	39
2.5.3 DST y competencia entre machos.....	39
2.5.4 Competencia entre machos y regla de Rensch	39
2.6 Discusión.....	47
2.8 Literatura Citada	53

Capítulo III

Dimorfismo sexual en plumaje en colibríes

3.1 Introducción	66
3.1.1 Selección sexual.....	68
3.1.1.1 Competencia intra-machos	69
3.1.1.2 Elección de la hembra	69
3.1.2 Capacidad de dispersión.....	70
3.1.3 Territorialidad	71
3.2 Hipótesis	72

3.3 Predicciones.....	72
3.4 Objetivos.....	72
General.....	72
3.5 Métodos.....	73
3.5.1 <i>Datos y estimación del DS</i>	73
3.5.2 <i>Filogenia</i>	73
3.5.3 <i>Reconstrucción de estados ancestrales de dicromatismo sexual</i>	74
3.5.4 <i>Análisis filogenéticos comparativos</i>	75
3.6 Resultados.....	76
3.7 Discusión.....	90
3.8 Conclusiones	93
3.9 Literatura Citada	94
4. Conclusiones generales	101
5. ANEXOS.....	102
5.1 Anexo I: Tabla de especies incluidas en el Capítulo II.	103
5.2 Anexo II: Tabla de especies incluidas en el capítulo III.	126
5.3 Anexo III. Observadores independientes	157
6 Publicaciones	168

Lista de Figuras

Figura 1.	Regla de Rensch en el dimorfismo sexual en tamaño (DST).....	31
Figura 2.	Distribución del dimorfismo sexual en tamaño (DST).....	40
Figura 3.	Regla de Rensch en colibríes.....	41
Figura 4.	Relación del DST y agilidad del macho entre machos territoriales y no-territoriales.....	42
Figura 5.	Fenograma del dimorfismo sexual en plumaje.....	77
Figura 6.	Reconstrucción de estados ancestrales para el dimorfismo sexual en plumaje en colibríes.....	78
Figura 7.	Distribución del dimorfismo sexual en plumaje por clado en colibríes.....	79
Figura 8.	Dimorfismo sexual en plumaje considerando la territorialidad y agilidad en función del sistema de apareamiento.....	80

Lista de Tablas

Tabla 1.	Factores selectivos que pueden influir en el dimorfismo sexual e tamaño.....	11
Tabla 2.	Relación entre DST en masa corporal (variable dependiente) y variables independientes (sistema de apareamiento, agilidad del macho y territorialidad) usando GLS en colibríes.....	43
Tabla 3.	Relación entre el DST (masa corporal como variable dependiente) y las variables independientes de competencia entre machos y el tamaño del macho usando GLS en colibríes.....	45
Tabla 4.	Relación entre el dicromatismo sexual (variable dependiente) y la territorialidad (machos y hembras), sistema de apareamiento (SA), estatus migratorio y rango de distribución usando PGLS en colibríes.....	81
Tabla 5.	Parámetros del modelo saturado y reducidos.....	82

Capítulo I

Dimorfismo Sexual

1.1 Introducción

Una observación común en muchas especies de animales es que los machos y hembras muestran diferencias en tamaño, coloración, conductas y ornamentos, tales diferencias son conocidas como dimorfismo sexual, es decir, cualquier diferencia sistemática en la forma entre machos y hembras de una especie (Cox 2010). Por ejemplo, los machos y hembras difieren en el tamaño de sus gametos: los machos forman muchos espermatozoides pequeños, mientras que las hembras forman pocos óvulos grandes, estas diferencias fundamentales en los tamaños de los gametos, o anisogamia, predispone a los sexos a órganos reproductores distintos, y por ende a diferencias sexuales (Cox 2010). En algunas especies o grupos de animales (e. g. aves del paraíso y los peces cíclidos) pueden mostrar diferencias sexuales extremas y se han propuesto diversos factores para explicarlas, tales como el cuidado parental (cuidado biparental o uniparental), dieta (por ejemplo, cuando el color está basado en carotenoides), neuroanatomía () y el ligamiento sexual (Snow 1962, Ryan 1986, Hastings 1994, Kirkpatrick y Hall 2004). Además de estos factores, es necesario conocer las bases del desarrollo, genéticas y mecanismos fisiológicos que

producen esas diferencias sexuales, así como los factores ambientales que afectan a esos mecanismos.

Pero, ¿puede el dimorfismo sexual tener bases genéticas?, y entonces, ¿qué tan diferentes son genéticamente los sexos? Si bien los factores ecológicos y las presiones selectivas ayudan a la evolución del dimorfismo sexual, este tiene bases en los genes de los individuos. Según Fisher (1930) hay dos formas en que los genes pueden causar dimorfismo sexual en muchas especies: 1) los rasgos dimórficos están limitados para los machos, entonces su expresión está condicionada a diferencias fisiológicas y/u hormonales entre los sexos; y/o 2) inicialmente estos alelos se expresan en ambos sexos, pero luego se limitan a los machos por la acumulación de genes modificadores (considerando que los ornamentos específicos de los machos son rasgos sexualmente seleccionados y que son deletéreos en las hembras).

El dimorfismo sexual se puede observar entre los sexos de muchas especies que virtualmente presentan secuencias de DNA idénticas, por lo tanto, el dimorfismo sexual debió (en la mayoría de los casos) surgir debido a los mecanismos que implican la regulación de los genes y la expresión genética (Naurin et al. 2011). Para lograr un entendimiento completo de la evolución del dimorfismo sexual es necesario conocer las bases genéticas, ontogénicas, y mecanismos fisiológicos que producen las diferencias sexuales entre las especies, sin dejar de lado los factores ambientales que contribuyen a esos mecanismos (Rhen 2007).

1.1.1 Determinación genética del dimorfismo sexual

¿Cómo es que evoluciona el dimorfismo sexual dadas las limitaciones evolutivas impuestas por los genomas compartidos entre ambos sexos? Como es bien sabido, en algunas especies los sexos pueden ser irreconocibles como una misma especie (Darwin 1871), sin embargo, estos fenotipos surgen de genomas idénticos. La teoría evolutiva predice que la evolución del dimorfismo sexual puede facilitarse si los genes con efectos de adecuación ocurren en los cromosomas sexuales o pueden ser trasladados allí (Fisher 1931, Rice 1984). Las especies con determinación sexual cromosomal tienen dos tipos de cromosomas: autosomas y cromosomas sexuales; el número de autosomas son idénticos en ambos sexos, pero difieren los cromosomas

sexuales (Reinhold 1998). Por ejemplo, en los mamíferos e insectos las hembras presentan determinación sexual XX y los machos XY, el cromosoma Y es restringido a los machos (Reinhold 1998, 1999). Los genes en los cromosomas sexuales son responsables de iniciar la cascada de los procesos de desarrollo que condicionan al dimorfismo sexual (Lyon 1994). Una vez iniciado el proceso, se ve facilitada la evolución por los genes ligados al sexo con adecuación diferencial en machos y hembras (Fisher 1931, Rice 1984, Reinhold 1988, 1999, Gibson et al. 2002), sin embargo, existe evidencia que una vez iniciado el proceso de desarrollo, los genes que responden no necesitan estar alojados en los cromosomas sexuales. Por ejemplo, en los humanos y en *Drosophila melanogaster*, la mayoría de los genes ligados al sexo están alojados en regiones pseudoautosomales (Burgoyne 1982, Saifi y Chandra 1999, Parisi et al. 2003). Adicionalmente, modelos genéticos predicen que la evolución del dimorfismo sexual es facilitada por la vinculación sexual de los genes y dado que estos tienen adecuación diferencial entre machos y hembras, entonces, se espera que los genes se acumulen en el cromosoma X (o Z para organismos con determinación genética ZZ/ZW), dado que, los rasgos que favorecen solo a los machos son alelos recesivos alojados en el cromosoma X, y los alelos dominantes ligados al cromosoma X se expresan con mayor frecuencia en las hembras (Fairbairn y Roff 2006, Reinhold 1999).

Un segundo mecanismo genético está involucrado en el dimorfismo sexual: la evolución de patrones específicos de genes autosómicos (Lande, 1987; Rhen, 2000). Esto ocurre a través de reclutar alelos con efectos sexualmente limitados en los loci existentes, así como a través de la evolución de nuevos genes modificadores y vías reguladoras (Lande, 1980, 1987, Rice, 2000, Badyaev, 2002). Sin embargo, es probable que la expresión genética específica del sexo y los genes ligados al sexo estén actuando simultáneamente dado que los genes ligados a menudo ejercen sus efectos fenotípicos mediante la regulación de la expresión de genes autosómicos (Charlesworth et al., 1987, Marshall-Graves, 1994, Chippindale y Rice, 2001). En adición, Reinhold (1998) señala que los genes ligados al cromosoma X solo contribuyen en una tercera parte a la variación fenotípica.

Adicionalmente, los genes ligados al cromosoma Y afectan los rasgos sexualmente dimórficos, lo cual se ha reportado en varios grupos de animales, incluyendo los humanos (Kirkpatrick y Hall 2004). En aves, la determinación sexual para machos es ZZ y ZW para hembras, y los genes ligados al cromosoma Z controlan caracteres del plumaje de los machos que son importantes en el reconocimiento entre las especies. Sin embargo, los genes alojados en el cromosoma Z influyen en la esterilidad híbrida (Sætre et al. 2003).

Aunque hay varias formas en que los sexos difieren, en este estudio nos enfocaremos al dimorfismo sexual en tamaño (DST) y dicromatismo sexual (DS). Por su parte, Darwin (1871) notó tales diferencias y escribió “el macho de las arañas es generalmente mucho más pequeño que las hembras, en algunas ocasiones en un grado extraordinario”, “...las hembras de los peces son más grandes que los machos” y “en los mamíferos, cuando los sexos difieren en tamaño, los machos son más grandes y fuertes”. Ahora, el dicromatismo sexual generalmente favorece coloración conspicua en los machos mediante la selección sexual (Martin y Badyev 1996). El DST y DS no son excluyentes, por ejemplo, el tordo sargento, *Agelaius phoeniceus*, muestra una fuerte integración del DST y DS (Owens y Hartley 1998).

Se ha asumido que el DST y el DS son resultado de la selección sexual, entonces un patrón esperando es que los sistemas de apareamiento se correlacionen con el grado de dimorfismo sexual (Björklund 1990). Las diferencias que se observan en el DST y DS sugieren que estas dos formas de dimorfismo son el resultado de diferentes presiones selectivas (Owens y Hartley 1998). Owens y Hartley (1998) sugieren que las competencias intrasexuales puede ser la fuerza más importante para la evolución del DST, mientras que la elección críptica de la pareja durante las cópulas extra-pareja pueden ser un componente importante de la selección sexual para la coloración. Actualmente se realizan estudios con enfoques interdisciplinarios que se benefician de los avances en ecología, reconstrucciones filogenéticas, genética y biología del desarrollo, dado que este enfoque es esencial para una comprensión integral de la evolución y mantenimiento del dimorfismo sexual ya sea en tamaño o coloración (Serrano-Meneses 2006).

1.1.2 Dimorfismo sexual en tamaño (DST)

La diferencia en tamaño entre los sexos es a menudo la diferencia más notable, y esta diferencia se relaciona con muchos de los aspectos de la historia natural animal (Serrano-Meneses 2006). Ahora, ¿por qué ocurre el DST en muchas especies? y ¿cómo se desarrolla el DST a través de la ontogenia de los individuos dada su arquitectura genética? Se han propuesto dos mecanismos que podrían explicar la evolución del dimorfismo sexual en tamaño: la selección sexual y la selección natural (Shine 1989, Andersson 1990). Bajo estas teorías, diferencias en la relación entre el tamaño corporal y el éxito reproductivo entre machos y hembras resulta en procesos de selección que favorecen tamaños corporales óptimos que difieren entre los sexos (Shine 1989). Un argumento que se ha citado comúnmente es el propuesto por Darwin (1871), en el cual sugiere que el tamaño corporal grande en machos ha evolucionado debido a las ventajas que dicho tamaño provee, por ejemplo, mayor éxito en los combates macho-macho, lo cual podría incrementar las probabilidades de conseguir parejas. Esta idea es apoyada por la observación en especies poligínicas las cuales muestran amplio rango de DST en comparación con las especies monogámicas, entonces, la variación en el tamaño corporal entre los sexos se debe a una variación entre las especies en el sistema de apareamiento y los patrones de cuidado parental, aunque dicho patrón está lejos de ser perfecto (Lack 1969, Payne 1984, Björklund 1990, Owens y Hartley 1998).

Los machos y hembras son casi idénticos genéticamente, sin embargo, algunas veces muestran diferencias corporales extremas, por ejemplo, en los peces cíclidos (*Lamprologus callipterus*), los machos son hasta 60 veces más pesados que las hembras (Ota et al. 2010), mientras que en *Ceratias holboelli*, las hembras llegan a pesar 500 000 veces más que el macho (Berthelson 1951, Pietsch 2005). El DST es afectado por el comportamiento, desarrollo y ecología, entonces, el entendimiento de los procesos que causan el DST en animales provee una única oportunidad para entender cómo es que trabaja la evolución (Fairbairn et al. 2005, Serrano-Meneses 2006); Andersson (1994) propone factores selectivos que pueden influir en la dirección del DST (ver Tabla 1).

Tabla 1. Factores selectivos que pueden influir en la dirección y grado del dimorfismo sexual en tamaño (tomado de Andersson 1944).

Descripción de la Hipótesis	Dirección del DST	Ventajas del tamaño seleccionado
<p>Selección sexual: Competencias macho-macho: los machos de tamaños grandes son seleccionados debido a que el incremento de tamaño les confiere ventajas en los encuentros agonísticos.</p>	<p>DST sesgado a machos</p>	<p><i>Ventajas del macho en tamaños grandes:</i> dominancia sobre la hembra en el contexto de recursos; mejor desempeño en la resistencia contra rivales; preferencia de las hembras por tamaños grandes; mayor éxito en la competencia espermática.</p>
<p>Selección sexual: Elección de pareja: será favorecido el tamaño corporal de los machos al cual las hembras tengan preferencia.</p>	<p>No predice ninguna dirección</p>	<p><i>Ventajas del macho en tamaños grandes:</i> dominancia sobre la hembra en el contexto de recursos; mejor desempeño en la resistencia contra rivales; preferencia de las hembras por tamaños grandes; mayor éxito en la competencia espermática.</p> <p><i>Ventajas del macho en tamaños pequeños:</i> dominancia en el contexto de los recursos cuando la tasa de maniobrabilidad es fuertemente crucial; desarrollo temprano, con más rápida reproducción y tiempo generacional más corto; mayor éxito en combates; mayor excedente de energía disponible para la búsqueda de parejas; preferencia de las hembras por tamaños pequeños.</p>

<p>Hipótesis de fecundidad: machos prefieren aparearse con hembras de tallas corporales grandes que pueden producir huevos de más grandes y fértiles.</p>	<p>DST sesgado a hembras</p>	<p><i>Ventajas de la hembra en tamaño grande:</i> alta fecundidad; mejor cuidado parental; machos prefieren tamaños grandes; dominancia en el contexto de los recursos o sobre los machos en especies con roles opuestos.</p>
<p>Hipótesis de agilidad aérea: hembras prefieren aparearse con machos de cuerpo pequeño que son más acróbatas en cortejos aéreos.</p>	<p>DST sesgado a hembras</p>	<p><i>Ventajas del macho en tamaños pequeños:</i> dominancia en el contexto de los recursos cuando la tasa de maniobrabilidad es fuertemente crucial; desarrollo temprano, con rápida reproducción y tiempo generacional más corto; mayor éxito en combates; mayor excedente de energía disponible para la búsqueda de parejas; preferencia de las hembras por tamaños pequeños.</p>
<p>Segregación Sexual: competencias ecológicas entre los sexos por alimento u otros recursos limitados conduce al DST.</p>	<p>No predice ninguna dirección</p>	<hr/>

1.1.3 Dicromatismo sexual

Las aves son, entre los vertebrados, un grupo relativamente homogéneo en su morfología básica y su biología reproductiva, sin embargo, exhiben una diversidad de rasgos asociados con el cortejo y la elección de pareja (Ligon 1999). El color brillante del macho se ha enfatizado en estudios de dicromatismo en plumaje, debido principalmente a que el brillo de los machos es más variable que el brillo de las hembras, esto debido a que los plumajes vistosos es atribuida con mayor frecuencia a procesos asociados con la selección sexual. Aunque el color del plumaje

en las hembras también puede estar favorecido por procesos como la competencia social o la elección de pareja (Payne 1984, Hill 1994, Martin y Badyaev 1996). El dicromatismo sexual en aves generalmente es atribuido a que la selección sexual favorece coloraciones conspicuas en los machos, sin embargo, la selección natural (p. e. depredación) limita en última instancia lo conspicuo de los machos (Fisher 1930, Kodric-Brown y Brown 1984, Martin y Badyaev 1996). Este juego de fuerzas evolutivas (selección sexual y selección natural) ha creado un mosaico de interacciones en el que no ha sido fácil discernir qué elementos sexuales y no sexuales se han conjugado en la expresión e intensidad del dimorfismo sexual (Jiménez-Valdés 2009).

Algunos estudios indican que el dicromatismo sexual en plumaje también es resultado de mecanismos próximos: estrógeno, testosterona, hormona luteinizante y otros factores no-hormonales. Los plumajes apagados generalmente se desarrollan con la presencia de estrógeno, mientras que los brillantes generalmente suelen desarrollarse en la ausencia de este (Kimball y Ligon 1999). Por su parte, la presencia de testosterona y hormona luteinizante desarrollan plumajes brillantes, mientras que los plumajes apagados se caracterizan por la ausencia de ambas (Owens y Short 1995, Kimball y Ligon 1999). Por su parte, el control no-hormonal del dimorfismo sexual en plumaje en especies donde el plumaje no es dependiente de la presencia de hormonas esteroideas, estudios en el gorrión común *Passer domesticus* donde involucran tanto la castración como implantes hormonales han demostrado que el dimorfismo sexual en plumaje normal se desarrolla en ausencia tanto de la testosterona como del estrógeno (Keck 1934).

Además del control hormonal (testosterona y estrógenos) hay otros factores que influyen en el dimorfismo sexual en plumaje. Por ejemplo, el sistema de apareamiento juega un rol importante en la elaboración del plumaje; en especies donde se presenta la monogamia social, los machos y las hembras muestran una tendencia a ser más similares en apariencia que aquellas especies poligínicas (Payne 1984). Sin embargo, el éxito de apareamiento de los machos en especies lek puede depender de una variedad de factores, tales como la atención del lek, dominancia y las preferencias de las hembras por territorios o fenotipos de los machos en particular (Andersson 1994). Existen excepciones a esta generalización de las características del plumaje en relación a su sistema de apareamiento, por ejemplo, en el loro ecléctico (*Electus roratus*), las hembras

muestran colores brillantes (rojo y azul), mientras que los machos son principalmente verdes (Ligon 1999). Además, se ha mencionado que la relación entre el brillo del plumaje y la paternidad extra-pareja podría ser resultado sí i) la selección sexual puede actuar exagerando el brillo del plumaje del macho y/o ii) la selección sexual a través de la elección de pareja en extra-parejas puede ser más valiosa para las hembras en especies donde la variación del brillo del macho es clara (MØller y Birkhead 1994).

Adicionalmente, estudios sugieren que existen otros factores que influyen en la evolución del dimorfismo en plumaje; tales como la territorialidad, calidad del territorio, rango de distribución, estatus migratorio. Para más detalles ver Capítulo III.

1.2 Método comparativo

El método comparativo es una herramienta que se usa en varios campos de estudio tales como antropología, leyes, lingüística y por supuesto, biología evolutiva; los conceptos y uso que hace cada área varían ampliamente (Paradis 2014). Pero, ¿Cómo definimos el método comparativo? De acuerdo con Paradis (2014) puede definirse como un enfoque analítico basado en la comparación de diferentes objetos con el objetivo de dilucidar los mecanismos que dan origen a la diversidad. En los últimos años se ha incrementado el número de estudios que usan el método comparativo. Este método usualmente involucraba una comparación entre dos fenotipos a través de un rango de especies con el objetivo de evaluar si una variable se correlaciona con la otra variable en dichas especies (Felsenstein 1985). Por muchos años el método comparativo se ha mantenido como la principal herramienta para responder preguntas acerca de los patrones comunes en los cambios evolutivos (Harvey y Pagel 1991). Por ejemplo, en lingüística, el objetivo del método comparativo es la reconstrucción histórica de las lenguas habladas (Forster y cols. 1998).

De acuerdo con la teoría evolutiva, todos los organismos evolucionaron a partir de un ancestro común y los arboles filogenéticos proveen una forma de representar las relaciones hipotéticas ancestro-descendiente entre los taxones existentes, y en algunos casos los taxones extintos, incluyendo así los ancestros intermedios (Garamszegi y Gonzalez-Voyer 2014). La esencia en el método comparativo radica en determinar los diversos grados de ancestría compartida entre las especies, lo cual a su vez determina la similitud esperada entre los fenotipos (Felsenstein 1985, Harvey y Pagel 1991).

En los primeros estudios realizados empleando el método comparativo utilizaron métodos estadísticos tradicionales, sin embargo, la aplicación de métodos estadísticos tradicionales podría violar la suposición de independencia filogenética dentro de un determinado grupo, entonces podrían ocurrir dos problemas: i) los límites de confianza estadísticos utilizados son espuriamente estrechos, entonces podría afirmar que se existe relación entre las variables estudiadas cuando en realidad no lo hay (es decir, error de Tipo I) y ii) los parámetros de interés,

la regresión y coeficientes de correlación, pueden estimarse de forma errónea (Felsenstein 1985, Harvey y Pagel 1991, Pagel 1991, Abouhief 1999). El método diseñado para evitar problemas por la dependencia de los conjuntos de datos supone que si bien las especies no son independientes entre sí, los géneros y familias si lo son (Pagel 1991). Felsenstein (1985) desarrolló el método de análisis comparativo para variables continuas para solucionar el problema de la no-independencia. Actualmente, dicho método incorpora la corrección filogenética.

Felsenstein (1985) fue el primero en desarrollar un método para el análisis comparativo de variables continuas, el cual aborda el problema de la no-independencia, sin embargo, sigue tomando la variación en el conjunto de datos.

Dentro del método comparativo existen varios métodos para poner a prueba las hipótesis.

1.2.1 Modelos filogenéticos de mínimos cuadrados generalizados (PGLS por sus siglas en inglés)

Los PGLS son una extensión de los modelos generalizados mixtos (GLMM). El GLMM es un marco unificado que nos permite analizar el impacto de una o varias variables. Los predictores categóricos (factores) pueden incluirse fácilmente en la regresión múltiple mediante la codificación, las interacciones pueden ser modeladas incluyendo los productos de los predictores en el modelo y los efectos no lineales se incluyen generalmente incluyendo predictores transformados (ver Cohen y Cohen 1983, Aiken y West 1991).

1.2.2 Contrastes filogenéticos

Los contrastes filogenéticamente independientes desarrollados por Felsenstein (1985) se basan en las diferencias, llamadas “contrastos” de los valores de un carácter entre un par de especies hermanas, o ramas terminales representadas en un cladograma; son independiente de las diferencias entre cualquier otro par. Este método toma en cuenta las relaciones jerárquicas, es decir, las especies con mayor cambio en cierto rasgo estarán en las ramas iniciales mientras que las que presenten menos cambios serán ramas terminales. Detecta estas diferencias para

determinar qué tan cercanas son dos especies entre sí y con su ancestro (Mahler y Tubaro 2002). Felsenstein (1985) asume que el cambio de los caracteres a través del tiempo asemeja el movimiento browniano (describe el movimiento al azar de una molécula de fluido afectada por ruido térmico). Esto puede entenderse como el cambio en los rasgos de manera independiente para cada especie, cada uno de manera gradual sin asumir una direccionalidad.³

1.3 Justificación

Las diferencias en tamaño corporal y plumaje entre hembras y machos es un patrón muy conocido entre los naturalistas desde hace muchos años. Darwin (1871) fue quien observó tales diferencias en tamaño entre los sexos. El dimorfismo sexual generalmente está relacionado con ventajas fisiológicas, adaptativas y reproductivas (Fairbairn 2007, Serrano-Meneses 2006). Los machos y hembras son idénticos genéticamente, sin embargo, algunos exhiben diferencias extremas en tamaño y coloración (Fairbairn 2007).

Aunado a esto, el dimorfismo sexual afecta y es afectado por las historias de vida, comportamiento y desarrollo, y comprender los procesos que causan tales diferencias en animales es una oportunidad para entender los mecanismos por los cuales opera la evolución (Serrano-Meneses 2006). Además, el estudio del dimorfismo sexual provee evidencia del efecto de la selección natural y sexual, y de su capacidad para causar una diferenciación entre los sexos (Blankenhorn 2005).

Las aves, a diferencia de las arañas y peces, exhiben un modesto rango de DST pero un exagerado DS (Fairbairn 2007, Foellmer y Moya-Laraño 2007), y son un excelente modelo para poner a prueba patrones macroecológicos por varias razones: i) son aproximadamente 9,700 especies que habitan todos los continentes y ocupan una gran variedad de hábitats, ii) son ampliamente estudiadas, por tanto, se tiene accesibilidad a datos de tamaños corporales, variación en plumaje, ecología y conducta, iii) se conocen las relaciones filogenéticas y iv) a menudo se puede diferenciar fácilmente hembras de machos. Adicionalmente, las aves muestran una variación en sus sistemas de reproducción, y tal variación provee oportunidad de poner a prueba las hipótesis del dimorfismo sexual (Székely et al. 2007).

Los colibríes, constituyen un excelente modelo para poner a prueba dichas hipótesis y entender tales mecanismos y procesos, ya que exhiben un amplio rango en el tamaño corporal (2-20 g), además muestran variación en los plumajes, esto los hace un excelente sistema en el cual trabajar. Además, este grupo incluye especies donde los machos son más grandes que las

hembras (DST sesgado a machos), así como especies donde las hembras son el sexo de mayor tamaño (DST sesgado a hembras). Adicionalmente, los colibríes muestran variación en la agilidad de vuelo, sistema de apareamiento tipo leks y conducta de territorialidad, y como se mencionó antes, una marcada variación en los patrones de dicromatismo sexual.

Debido a esto, varios autores han utilizado a los colibríes como modelo para poner a prueba las hipótesis que tratan de explicar la evolución del DST (p. e. Abouheif y Fairbairn 1997, Colwell 2000, Dale et al. 2007, Székely et al. 2007, Jimenez-Valdés 2008, Rico-Guevara y Araya-Salas 2014), sin embargo, aún queda mucho por conocer dentro de la familia. Por ejemplo, Székely et al. (2007) analizaron los patrones y distribución del DST y la relación alométrica entre el tamaño corporal y el DST (regla de Rensch) en aves (125 familias, incluyendo los colibríes). Encontraron que la familia Trochilidae (junto con otras familias) muestran una amplia variación intra-familiar del DST y sugieren realizar análisis comparativos intra-familiar para obtener mayor detalle observacional y experimental son necesarios. Aunado a esto, los colibríes presentan una amplia variación en la coloración del plumaje, desde plumajes poco llamativos (ermitaños) hasta plumajes muy llamativos y coloridos (*Florisuga*, *Amazilia* entre otros; Dorst 1951).

Adicionalmente, Colwell (2000), Dale et al. (2007) han demostrado la regla de Rensch en colibríes, encontrando que en especies pequeñas las hembras son más grandes que los machos y en especies grandes los machos son de mayor tamaño.

Por lo tanto, usando esa variación en morfología y comportamiento de los colibríes, primero, analizamos si los colibríes muestran la regla de Rensch; segundo, investigamos si el sistema de apareamiento (sistema de apareamiento tipo lek), territorialidad (establecimiento de territorios alimenticios por los machos) y agilidad de vuelo en machos predice el grado y dirección del DST; y a diferencia de los estudios anteriores, si la regla de Rensch es determinada por la intensidad de la competencia por pareja, territorialidad y agilidad de vuelo del macho (ver Capítulo II). Adicionalmente, en el Capítulo III analizamos si la territorialidad tanto de machos

y hembras, la capacidad de dispersión (medida en rango de distribución), estatus migratorio y el sistema de apareamiento (lek vs no-lek) explican el dimorfismo sexual en plumaje.

1.4 Literatura Citada

- Badyaev AV (2002). Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *TREE* 17: 369–378.
- Björklund, M. 1990. A phylogenetic interpretation of sexual dimorphism in body size and ornament in relation to mating system in birds. *J. Evol. Biol.* 3:171-183
- Burgoyne P.S. 1982. Genetic homology and crossing over in the X and Y chromosomes of mammals. *Human genetic* 61: 85-90.
- Charlesworth B, Charlesworth D (2000). The degeneration of the Y chromosome. *Philos Trans Roy Soc B* 355: 1563–1572.
- Chippindale AK, Rice WR (2001). Y chromosome is a strong determinant of male fitness in *Drosophila melanogaster*. *Proc Natl. Acad Sci* 98: 5677–5682.
- Cox, R.M. 2010. Body size and sexual dimorphism. *Encyclopedia of Animal Behavior*. 220-225 pp
- Darwin C (1871). *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* (reprinted in *the Portable Darwin*. DM Porter, PW Graham (eds). Penguin: London, 1993).
- Fairbairn DJ, Roff DA. 2006. The quantitative genetics of sexual dimorphism: assessing the importance of sex-linkage. *Heredity* 97: 319-328
- Fisher RA (1931). The evolution of dominance. *Biol Rev* 6: 345–368.
- Gibson JR, Chippindale AK, Rice WR (2002). The X chromosome is a hot spot for sexually antagonistic fitness variation. *Proc Roy Soc (Lond) B* 269: 499–505
- Keck WN. 1934. The control of de secondary sex characters in the English sparrow *Passer domesticus* (Linnaeus). *J. Exp. Zool.* 67: 316-341
- Kimball RT, Ligon D. 1999. Evolution of avian plumaje dichromatism from a proximate perspective. *Am. Nat.* 154: 182-193
- Kirkpatrick, M. and Hall, D.W. 2004. Sexual selction and sex linkage. *Evolution.* 50(49.683-691
- Lande R (1980). Sexual dimorphism, sexual selection and adaptation in polygenic characters. *Evolution* 34: 292–305.

- Lande R (1987). Genetic correlations between the sexes in the evolution of sexual dimorphism and mating preferences. In:
- Lyon MF (1994). Evolution of mammalian sex chromosomes. In: Short AV, Balaban E (eds) *The Differences Between the Sexes*. Cambridge University Press: Cambridge, UK. pp 381–396.
- Marshall Graves JA (1994). Mammalian sex-determining genes. In: Short RV, Balaban E (eds) *The Differences Between the Sexes*. Cambridge University Press: Cambridge, UK. pp 397–418.
- Martin, T.E. and A. V. Badyaev. 1996. Sexual dichromatism in birds: importance of nest predation and nest location for females versus males. *Evolution*. 50 (6):2454-2460
- Moller, A.P. and Birkhead, T.R. 1994. The evolution of plumage brightness in birds is related to extrapair paternity. *Evolution*. 48(4):1089-1100
- Nauritn, S., Hansson, B., Hasselquist, D., Kim, Y.H., Bensch, S. 2011. The sex-biased brain: sexual dimorphism in gene expression in two species of songbirds. *BMC Genomics*, 12:37
- Owens PF and Short RV. 1995. Hormonal basis of sexual dimorphism in birds: implications for new theories of sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* 10: 44-47
- Owens, I.P. and Hartley, I.R. 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proc. R. Soc. London B*. 265:397-407
- Parisi M, Nuttall R, Naiman D, Bouffard G, Malley J, Andrews J. (2003). Paucity of genes on the *Drosophila* X chromosome showing male-biased expression. *Science* 299: 697–700.
- Reinhold K (1998). Sex linkage among genes controlling sexually selected traits. *Behav Ecol Sociobiol* 44: 1–7
- Reinhold K (1999). Evolutionary genetics of sex-limited traits under fluctuating selection. *J Evol Biol* 12: 897–902.
- Rhen T (2000). Sex-limited mutations and the evolution of sexual dimorphism. *Evolution* 54: 37–43.
- Rhen, T. (2007). Sex differences: genetic, physiological, and ecological mechanisms. – In: Fairbairn, D. J., Blanckenhorn, W. U. & Székely, T. (eds.), *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press, Oxford, p. 1-10.

- Rice WR (1984). Sex chromosomes and the evolution of sexual dimorphism. *Evolution* **38**: 735–742.
- Sætre GP, Borge T, Lindroos K, Haavie J, Sheldon BC, Primmer C, Syvänen AC. 2003. Sex chromosome evolution and speciation in *Ficedula* flycatchers. *Proc. R. Soc. London B*. 270: 53-59
- Saifi GM, Chandra HS (1999). An apparent excess of sex- and reproduction-related genes on the human X chromosome. *Proc. R. Soc. London B* 266: 203–209.

Capítulo II

Dimorfismo sexual en tamaño y Regla de Rensch en Colibríes

2.1 Introducción

Una de las diferencias más notables entre hembras y machos es el tamaño corporal. Darwin (1871) notó que los sexos generalmente difieren en tamaño en varias especies de animales y propuso que esas diferencias se deben a la selección por fecundidad, que actúa en el tamaño de las hembras, y a la selección sexual que actúa sobre el tamaño del macho. Tales diferencias son denominadas dimorfismo sexual en tamaño (DST). En ciertos taxa, los machos son más grandes que las hembras (DST sesgado a machos), mientras que en otros las hembras son más grandes que éstos (DST sesgado a hembras). En la mayoría de los linajes de las aves y mamíferos son los machos quienes tienen un mayor tamaño corporal; sin embargo, en muchas especies, incluidos los peces, anfibios, reptiles y algunas especies de aves y mamíferos, la hembra tiende a ser más grande (Ghiselin 1974, Reiss 1989, Fairbairn et al. 2007). Ejemplos dramáticos del grado de DST son los elefantes marinos (*Mirounga angustirostris*), donde los machos pueden llegar a ser hasta cinco veces más grandes que las hembras (Andersson 1994, Fairbairn 2007), y el pulpo pelágico (*Tremoctopus violaceus*), donde las hembras pueden ser hasta 40,000 veces más grande que los machos (Norman et al. 2002).

El DST puede evolucionar sólo como una respuesta a factores selectivos (fecundidad, combates macho-macho, territorialidad, cortejo), o a través de una combinación de fuerzas selectivas (selección sexual y/o natural), las cuales pueden actuar juntas o secuencialmente (Shine 1989), es decir, cada uno de esos factores puede ampliar o contraer el grado de diferenciación entre los sexos. Por ejemplo, la selección sexual puede favorecer el tamaño corporal grande en el macho, ya que éstos tienden a pelear, y a mayor masa en el músculo mayor será el golpe durante la pelea.

La selección por fecundidad, por su parte, podría favorecer un tamaño corporal grande en las hembras, esto debido que al incrementar el tamaño corporal aumenta el tamaño de los huevos y/o puesta; por su parte, las competencias ecológicas entre los sexos podrían ampliar tales diferencias (Darwin 1871, Shine 1989, Andersson 1994, Serrano-Meneses 2006). Los machos de mayor tamaño que las hembras (DST sesgado a machos) se han encontrado en varios grupos taxonómicos, y se menciona que dichas diferencias en tamaño se deben a una ventaja en dominancia y encuentros agonísticos de los machos sobre ellas (Ghiselin 1974, Andersson 1994), además de tener mayor acceso a las hembras y el forzamiento de cópulas puede favorecer el dimorfismo en tamaño sesgado hacia machos (Ghiselin 1974).

Adicionalmente, se ha cuestionado ¿Qué tamaño confiere más ventajas? y ¿Entre más grande es mejor? Se sabe que las ventajas del tamaño del cuerpo (grande o pequeño) dependen de una variedad de factores como fecundidad, elección de pareja y combates macho-macho, territorialidad y cortejo. Las variaciones en el DST han inspirado varias hipótesis funcionales que tienen como objetivo explicar la evolución y mantenimiento del dimorfismo sexual en tamaño, ambos en el campo de la selección natural y sexual (Jehl y Murray 1986, Hedrick y Temeles 1989, Shine 1989, Andersson 1994, Székely et al. 2007).

2.1.1 Hipótesis funcionales del DST

2.1.1.1 Selección sexual

Darwin (1871) propone la selección sexual después de observar los rasgos extravagantes que generalmente ocurren en un solo sexo, usualmente el macho. Por ejemplo, observó que sólo el

macho del kudú (*Tragelaphus strepsiceros*) tiene sus enormes astas, y sólo el macho de las aves del paraíso (*Paradisaea raggiana*) tiene ornamentado el plumaje (Darwin 1871, Davies et al. 2012). Él propone que ciertos individuos tienen ventajas reproductivas sobre otros individuos del mismo sexo, siendo esta competencia muy intensa por lo que la selección sexual impulsará el desarrollo de rasgos que faciliten el éxito en la competencia como un mayor tamaño o el desarrollo de estructuras de atracción (Fairbairn et al. 2007). Es de esperar que la selección sexual favorezca machos grandes en relación a la hembra (DST sesgado a machos), pues con el volumen del corporal (mayor tamaño) aumenta las posibilidades de ganar, dado que hay una relación positiva entre el tamaño y la fuerza del golpe (Lindenfors et al. 2007, Serrano-Meneses et al. 2008). Adicionalmente, la selección sexual también puede favorecer tamaños grandes en los machos en especies donde éstos compiten intensamente por las hembras (Lindenfors et al. 2007, Székely et al. 2007), por ejemplo, en especies con sistemas de apareamiento poligínico (Owens y Hartley 1998).

2.1.1.1.1 Competencia macho-macho

La hipótesis de competencia de apareamiento predice un incremento en el dimorfismo sesgado a machos cuando incrementan los niveles de competencia macho-macho, por ejemplo, en especies con sistemas de apareamiento polígamos (Owens y Hartley 1998, Lindenfors et al. 2007, Székely et al. 2007). En este contexto se seleccionarán machos con tamaños corporales más grandes si sólo el aumento del tamaño incrementa la obtención de cópulas. Por ejemplo, se ha demostrado en mamíferos que el incremento en el DSST es resultado de las competencias macho-macho (Clutton-Brock y Harvey 1977, Clutton-Brock 1985, Mitani et al. 1996, Lindenfors y Tullberg 1998, Loison et al. 1999, Pérez-Barbería et al. 2002, Lindenfors et al. 2002), aves (Webster 1992, Székely et al. 2000, Raihani et al. 2006, Székely et al. 2007), reptiles (Cox et al. 2003) e insectos (Serrano-Meneses et al. 2008 a, b).

Bajo tal escenario, en colibríes, Rico-Guevara y Araya-Salas (2014) reportan un DST de pico sesgado a machos. Ellos mencionan que el tamaño y la forma del pico han evolucionado bajo selección sexual en *Phaethornis longirostris* debido a que el pico es utilizado como daga en los encuentros macho-macho por la defensa del territorio, entonces los machos territoriales tienen

picos más puntiagudos que los machos rutereros (de acuerdo a la clasificación que hicieron los autores de machos territoriales vs machos rutereros) y en general las hembras tienen los picos más cortos y curvos que los machos.

Adicionalmente, el sistema de leks se ha usado por varios autores como un estimado de competencia entre machos y un proxy de selección sexual Lack 1968, Payne 1984, Höglund 1989, Oakes 1992, Dale et al. 2007).

2.1.1.1.2 Elección de pareja por parte de la hembra

La hipótesis de elección por parte de la hembra menciona que si la elección de pareja por la hembra es consistente en un tamaño corporal en particular, la selección favorecerá dicho tamaño corporal. Fisher (1930) sugiere que “una preferencia sexual de un tipo en particular puede conferir una ventaja selectiva, y por lo tanto, se heredará a la siguiente generación. Sin embargo, dicha hipótesis no predice la dirección del DST debido a que en algunas especies las hembras prefieren los machos más pequeños y en otras prefieren los machos más grandes (Berry y Shine 1980). El criterio de elección de pareja es muy conocido en algunas especies, por ejemplo, en los peces mosquito *Gambusia affinis* y *Xiphophorus nigrensis*, los machos más grandes son preferidos por las hembras (Hughes 1985a, Ryan y Wagner 1987). Lo mismo ocurre con el gamo europeo (*Dama dama*) donde los machos de mayor tamaño son preferidos (McElligott et al. 2001). Así mismo, Cox y Le Boeuf (1977) sugieren que las hembras de elefantes marinos (*Mirounga angustirostris*) suelen aparearse con machos más grandes y dominantes, y que esto les confiere beneficios indirectos porque sus descendientes pueden heredar esos mismos rasgos.

2.1.1.2 Segregación sexual (causas ecológicas del DST)

La hipótesis de segregación sexual o hipótesis ecológica del DST sugiere que las diferencias corporales entre los sexos pueden evolucionar a través de la competencia intraespecífica entre machos y hembras (Darwin 1871, Shine 1989, Stephens y Wiens 2008). En algunos casos, los dos sexos se adaptan a través de la selección natural, en relación a los diferentes hábitos de vida, o que uno solo uno de los sexos puede cambiar en relación al otro, como ocurre comúnmente

(Darwin 1871). Darwin (1871) sugiere que el dimorfismo sexual puede ser atribuido a causas ecológicas; un ejemplo es la divergencia en el uso de alimentos, y tales diferencias entre los sexos se pueden ver reflejadas en diferencias sexuales en los aparatos alimenticios. El uso diferencial de los recursos (división intersexual del nicho) reduce la competencia intersexual cuando los recursos son escasos (Shine 1989). Evidencia de esto proviene de estudios realizados por Shine (1991), Butler et al. (2007), Stephens y Wiens (2008). Un ejemplo muy común es el colibrí *Eulampis jugularis*. Esta especie es la única polinizadora de dos especies de heliconias: *Heliconia caribaea* y *H. bihai*, especies con flores de diferente largo y curvatura. Los machos se alimentan de *H. caribaea* y las hembras de *H. bihai*, y sus picos difieren en forma y tamaño (Temeles et al. 2000). Varios autores suponen que, en algunos casos, el dimorfismo ecológico surge en primera instancia a partir de la selección sexual o selección por fecundidad y, posteriormente, mediante la selección natural estas diferencias se amplían para reducir la competencia intraespecífica (Shine 1989, 1991, Andersson 1994, Fairbairn 1997).

La segregación sexual ha sido definida tradicionalmente como el uso diferencial del espacio (y a menudo el hábitat para forrajeo) por los sexos fuera de la estación reproductiva (Barboza y Bowyer 2000, Bleich et al. 1997, Bowyer 1984, Kie y Bowyer 1999, McCullough et al. 1989). Recientemente se han utilizado definiciones mecanicistas para definir y explicar la segregación sexual, or ejemplo, se ha sugerido que la segregación social (vivir en grupos sociales separados fuera de la estación reproductiva) puede dar lugar a diferencias en sincronía y patrones de actividad entre los sexos (Conradt 1998a, b, Conradt y Roper 2000, Ruchstuhl 1998, Ruchstuhl y Kokko 2002, Bowyer 2004).

2.1.1.3 Hipótesis de fecundidad de la hembra

Por otra parte, la hipótesis por fecundidad favorece el DST sesgado a hembras, es decir hembras más grandes que machos en una población. Darwin (1871) propuso que los machos prefieren hembras que producen huevos más grandes, en tales situaciones es de esperarse hembras de mayor tamaño (en relación al tamaño del macho) pues eso incrementa la producción de huevos, tamaño de huevos y/o tamaño de puesta (Darwin 1871, Ridley and Thompson 1979, Honěk 1993, Andersson 1994). Dicha hipótesis requiere que se cumpla que la fecundidad incremente

con el tamaño corporal de las hembras (Shine 1988). Esta condición se ha evidenciado en muchos invertebrados y vertebrados ectotermos (Salthe y Mecham 1974, Ridley y Thompson 1979). Un claro ejemplo son algunas especies de la familia Empididae, como la especie *Rhamphomyia tarsata*, donde las moscas hembras forman leks para obtener regalos nupciales y los machos seleccionan hembras con un tamaño abdominal mayor (aquí ocurre DST sesgado a hembras), dado que este rasgo es un reflejo honesto de la fecundidad (LeBas et al. 2003).

En aves marinas, Serrano-Meneses y Székely (2006) probaron la hipótesis de selección por fecundidad y encontraron que el DST está relacionado con las medidas de fecundidad. Sin embargo, sus resultados sugieren lo opuesto por esta hipótesis, es decir, evolutivamente se incrementa el tamaño corporal del macho (en relación al tamaño corporal de la hembra) cuando se incrementa tanto el tamaño de puesta y el tamaño de los huevos. Una posible explicación es que, los machos de todas las especies de aves marinas participan en la incubación y crianza de los pollos, por lo tanto, incrementos en el tamaño corporal de los machos les confiere mayor eficiencia en la incubación.

2.1.1.4 Hipótesis de agilidad aérea del macho

La hipótesis de agilidad de despliegues predice un incremento en el DST sesgado a hembras, esto es debido a que, varios aspectos de la agilidad de vuelo están asociados a tamaños pequeños, y aumenta la agilidad y maneobrabilidad en machos (Andersson y Norberg 1981, Payne 1984, Jehl y Murray 1986, Figuerola et al. 1999, Székely et al. 2007). Es decir, cuando la selección de pareja está basada en despliegues aéreos y agilidad en vuelo, los machos de tallas corporales pequeñas obtienen mayor éxito de apareamiento dado que la agilidad es inversamente proporcional al tamaño (Sandercock 2001). En animales que vuelan, el tamaño corporal pequeño mejora las aceleraciones en ángulo y lineales, así como velocidades horizontales y acendentes, al mismo tiempo que reduce el radio del giro; en contraste, el tamaño corporal grande aumenta la velocidad en vuelos de buceo (Anderson y Norberg 1991, Hendenström 1992). Por lo tanto, un tamaño pequeño podría ser útil para machos que compiten por territorios y/o competencia por parejas si las hembras prefieren machos más acrobáticos (Székely et al. 2000, Székely et al. 2007).

Estudios con murciélagos (Hughes y Rayner 1991) y con aves (*Sturnus vulgaris*, Witther et al. 1994; *Taeniopygia guttata*, Metcalfe y Ure 1995) han demostrado que cuando se incrementa la masa disminuye la velocidad de vuelo y se reduce la maniobrabilidad. En colibríes se ha utilizado la carga del disco alar (WDL) para medir agilidad y maniobrabilidad. Moore (1997) encontró en *Selasphorus rufus* que los individuos con alas cortas y elevado WDL tenían mayor aceleración a través de barreras que aquellos individuos con alas largas y bajo WDL, sin embargo, no encontró relación entre la masa y el WDL. La relación entre la agilidad del macho y el DST sesgado a hembras se ha documentado en numerosos estudios (por ejemplo, Figuerola 1999, Székely et al. 2004, Raihani et al. 2006, Serrano-Meneses y Székely 2006).

2.1.2 Regla de Rensch

Adicionalmente, en las especies de una misma familia, machos y hembras a menudo muestran una relación entre el tamaño corporal y el DST: el grado de DST incrementa con el tamaño en taxa donde los machos son más grandes que las hembras, pero disminuye con el tamaño corporal cuando las hembras son el sexo de mayor tamaño (Rensch 1950, Abouheif y Fairbairn 1997, Fairbairn 1997, Fig. 1). Dicho patrón macroecológico (ver Webb y Freckleton 2007) es conocido como regla de Rensch, y esta condición se presenta cuando la pendiente del DST en función de la media del tamaño corporal es >1 , es decir, la pendiente es hiperalométrica (Fairbairn 1997). Dicha observación de alometría se ha reportado en varios grupos taxonómicos: *Drosophila* (Blanchenhorn et al. 2007) tortugas (Stephens y Wiens 2008), Odonata (Serrano-Meneses et al. 2008 a, b) primates (Clutton-Brock et al. 1977) y en un gran número de grupos de aves (Payne 1984, Sæther and Andersen 1988, Fairbairn 1997, Colwell 2000, Székely et al. 2004, Rainahi et al. 2006, Lislevand et al. 2007, Székely et al. 2007, Hernández-Vega 2014).

Estudios cuantitativos del DST revelan que las diferencias proporcionales del tamaño incrementan o disminuyen alométricamente con el tamaño del cuerpo (Colwell 2000), en otras palabras, en especies grandes en estos grupos (aves y mamíferos) tienden a ser más dimórficas (hiperalometría) o menos dimórficas (hipoalometría) que especies pequeñas.

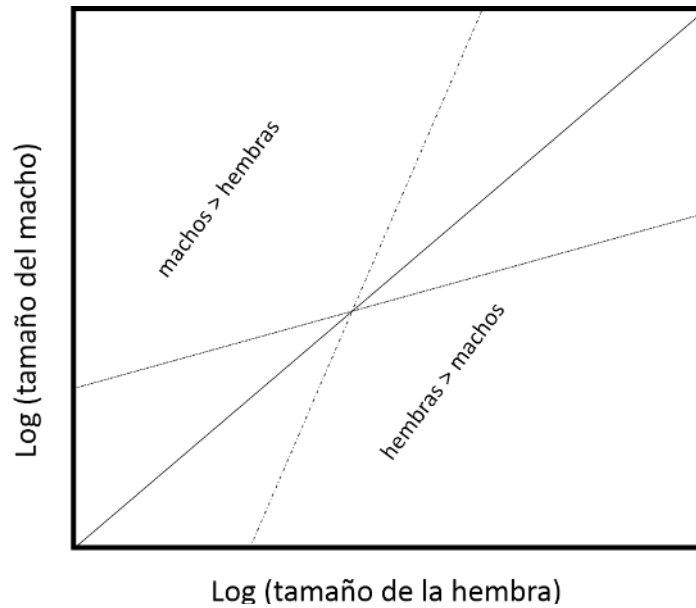


Figura 1. Regla de Rensch en dimorfismo sexual en tamaño. La línea continua representa monomorfismo en tamaño ($\beta=1$). Cuando $\beta < 1$ las hembras son más de mayor tamaño, y cuando $\beta > 1$, los machos son de mayor tamaño (Figura tomada y adaptada de Serrano-Meneses et al. 2008a).

2.2 Hipótesis

El grado y dirección del DST estará determinado por el sistema de apareamiento, agilidad de vuelo y territorialidad en los colibríes, además de corroborar que la regla de Rensch se exhibe en dicho grupo.

2.2.1 Predicciones

- El DST estará direccionado por la agilidad de vuelo hacia un mayor tamaño de hembras.
- El DST está sesgado a machos en especies donde los machos muestran territorialidad.
- El sistema de apareamiento en especies no-lek conducirá a un DST sesgado a machos.
- La regla de Rensch será consistente en los colibríes de acuerdo a lo reportado por Colwell (2000) y Dale et al. (2007).

2.3 Objetivos

2.3.1 General:

Determinar si el sistema de apareamiento, territorialidad y la agilidad de vuelo de los machos en colibríes (Aves: Trochilidae) determinan el grado y dirección del dimorfismo sexual en tamaño (DST), además de probar la Regla de Rensch y su posible explicación por selección sexual.

2.3.2 Específicos:

- Conocer si existe una relación entre el DST y las medidas próximas de selección sexual (sistema de apareamiento, agilidad del macho y territorialidad).
- Probar si la regla de Rensch se cumple en colibríes y si está determinada por la selección sexual, específicamente por la competencia entre machos.

2.4 Métodos

2.4.1 Datos y estimación del DST

Los datos fueron colectados a partir de trabajos previos publicados siendo: 1) peso (g) de machos y hembras para 200 especies de colibríes 2) longitud alar (cm) para 147 especies, 3) sistema de apareamiento (123 especies), 4) agilidad del macho y 5) territorialidad. El sistema de apareamiento es usado como un indicador de la intensidad de competencia de los machos sobre las hembras (ver Székely et al. 2000, Dunn et al. 2001), nosotros asumimos que la competencia macho-macho es más intensa en las especies leks y se obtuvo como: 0) especies que no forman leks y 1) especies que forman leks. Para la territorialidad del macho también se utilizó la literatura y se obtuvo: 0) machos no territoriales y 1) machos territoriales. La territorialidad se usó como intensidad de competencia macho-macho sobre los recursos alimenticios. Finalmente, la agilidad de vuelo del macho fue estimada utilizando la carga del disco alar o wing disc loading (WDL), la cual es definida como la relación entre el peso corporal de un ave y un disco cuyo diámetro es la envergadura (Feisinger y Chapling 1975, Feisinger et al. 1979). Valores altos en WDL muestran una alta agilidad, velocidad de giro, aceleración y otros componentes de maniobrabilidad (Feisinger y Colwell 1978, Feisinger et al. 1979, Ewald y Rohwer 1980, Moore 1997, Dearbon 1998). El WDL (en g/cm^2) es estimado con la siguiente ecuación:

$$WDL = \frac{W}{\pi(l + 0.404l^{0.6})^2}$$

donde W es el peso en gramos y l es la longitud alar en cm (Feisinger et al. 1979). El WDL fue calculado tanto para machos como hembras como una medida de agilidad de vuelo.

Para incluir una especie en nuestros datos se utilizó el siguiente criterio: (i) que el peso corporal estuviese disponible para ambos sexos, (ii) disponibilidad de datos de longitud alar tanto para machos como para hembras, (iii) disponibilidad de datos para sistema de apareamiento y/o

territorialidad y (iv) que las especies estuvieran incluidas en la filogenia de McGuire y colaboradores (2014).

Posteriormente, el tamaño corporal (peso en gramos) y la longitud alar (cm) de cada sexo fue transformado a \log_{10} para el posterior análisis. El DST fue calculado con la siguiente formula (Smith 1999, Fairbairn 2007):

$$\log_{10}(\text{tamaño del macho, en g o cm}) - \log_{10}(\text{tamaño de la hembra, en g o cm}).$$

Es importante señalar que se usaron residuales debido a que se ha comprobado que usar proporciones para estimar el DST es incorrecto, principalmente porque las distribuciones violentan los supuestos de las pruebas estadísticas paramétricas o porque conducen a relaciones espúreas que invalidan la interpretación y la significancia estadística de las regresiones y correlaciones (Smith 1999).

2.4.2 Filogenia

Utilizamos la filogenia molecular de McGuire y colaboradores (2014; ver anexo 2). Dicha filogenia incluye 284 especies (436 ejemplares), seis genes y cinco loci. Para los colibríes –y la mayoría de las especies fuera del grupo, McGuire et al. (2014) colectaron 6461 datos de posiciones de alineación de secuencias de ADN que representan seis genes (cuatro nucleares y dos mitocondriales del RNAt). Los genes nucleares incluyen al intrón 7 de fibrinógeno beta /FGB), el intrón 5 del gen de adenilato kinasa (AK1), un segmento del gen de ornitina descarboxilasa extendido desde el exón 6 al inicio del exón 8 (ODC), y un segmento del gen de la tirosina z-ligado al músculo esquelético receptor incluyendo partes del exón 4 y 5 y del intrón que interviene (MUSK). Las secuencias de genes mitocondriales incluyen la subunidad 2 de deshidrogenasa NADH completa (ND2), aproximadamente la mitad de la subunidad 4 deshidrogenasa NADH (ND4) y el ARNt de los costados de cada uno de los genes codificadores de proteínas.

La filogenia incluye las longitudes de rama, las cuales fueron calculadas por McGuire et al. (2014). Usamos el programa Mesquite versión 2.75 (Maddison y Maddison 2011) para editar la

filogenia y así poder usarla en los análisis, para los cuales empleamos el programa R (ver. 3.1.1., R Core Team 2014),

2.4.3 *Análisis filogenéticos comparativos*

Para analizar la regla de Rensch usamos dos procedimientos. Primero, realizamos los análisis a nivel de especie, y segundo, usamos el método filogenético de contrastes independientes (Felsenstein 1985), el programa R (ver. 2.14.0, R Development Core Team 2014 <<http://www.r-project.org/>>) y el paquete “caper” (Orme et al. 2011) para el control filogenético no independiente de las especies (Harvey y Pagel 1991). Dado que los valores atípicos pueden afectar severamente la estimación de parámetros de cualquier modelo de regresión y las regresiones de contrastes independientes no son la excepción, nosotros removimos automáticamente dichos valores de “studentized residuals” $> \pm 3$ (Jones y Purvis 1997). La clave de los supuestos del método de contrastes es que los contrastes estandarizados son independientes de los valores estimados de los nodales (Felsenstein 1985). Dicho supuesto fue verificado con el gráfico de contrastes estandarizados usando la función “plot” que provee el paquete “caper”.

Para los análisis de relación alométrica entre el tamaño corporal y longitud alar de machos y hembras, empleamos regresiones de eje mayor (MA; Sokal y Rohlf 1981) forzándolas por el origen, utilizando tanto los datos del logaritmo de peso como los contrastes independientes (Harvey y Pagel 1991, Garland et al. 1992). Para estimar la regla de Rensch estimamos la pendiente entre el tamaño de las hembras y el tamaño de los machos. Para que las diferencias sean significativas es necesario que $\beta > 1$. Incluimos las pendientes de regresión de eje mayor (β) con intervalos de confianza del 95% (IC inferior-IC superior) los cuales fueron calculados usando el Programa R y paquete “smatr”.

Para los análisis de selección sexual (sistema de apareamiento, agilidad y territorialidad) en el DST de colibríes utilizamos GLS (Pagel 1997, 1999, Garland y Ives 2000, Freckleton et al. 2002). GLS es un método comparativo que incorpora la autocorrelación filogenética de los datos

en la estructura de error (matriz de varianza-covarianza), donde es especificada por la filogenia (Martins y Hansen 1997, Freckleton et al. 2002). Usamos los GLS para analizar la máxima-verosimilitud del coeficiente de regresión evolutivo entre los rasgos (Pagel 1997, 1999). También estimamos el parámetro de ponderación λ con el fin de mejorar el ajuste de los datos al modelo y de corregir por efectos filogenéticos en todos los modelos GLS (Pagel 1997, 1999). La estimación de λ permite conocer si la filogenia predice correctamente los patrones de covarianza en las especies dado los valores de los caracteres, es decir, estima si la filogenia predice los patrones de los datos (Pagel 1999), entonces valores de $\lambda=0$ indican que la característica dada evoluciona independientemente de la filogenia y $\lambda=1$ indica que la característica evoluciona de acuerdo a la topología de la filogenia.

Adicionalmente, analizamos la relación entre DST (variable dependiente) y el sistema de apareamiento, territorialidad y agilidad de despliegue (variables independientes) en una serie de modelos de GLS. Además, analizamos la regla de Rensch (la relación alométrica entre el tamaño corporal y el DST) como posible explicación para nuestros estimados de competencia entre machos. Finalmente, construimos una serie de modelos de GLS usando el DST como variable dependiente y el sistema de apareamiento, agilidad de despliegue y territorialidad (y sus interacciones de primer orden) y el tamaño del macho como variables independientes. Construimos un modelo saturado que incluyó todas las variables independientes y sus interacciones de primer orden. El modelo se redujo usando el método de backward elimination hasta que las interacciones resultaron significativas. Posteriormente llevamos a cabo otros dos análisis para investigar la relación entre la longitud alar y el tamaño corporal en machos territoriales y no-territoriales. Las pendientes fueron comparadas usando el procedimiento descrito por Warton et al. (2006) usando el paquete de R “smatr” (“slope.test”).

Finalmente, analizamos si la regla de Rensch puede ser explicada por nuestros estimados de competencia y agilidad de los machos. Construimos una serie de modelos PGLS. El primer modelo incluyó todas las variables independientes y el DST como variable dependiente, incluimos el tamaño corporal del macho como variable independiente. Nosotros incluimos el tamaño del macho en todos los modelos para tratar de reducir la capacidad de predicción del

tamaño del macho en DST y de este modo probar si nuestros estimados de competencia y agilidad explican la Regla de Rensch (ver similares procedimientos en Székely et al. 2004, Dale et al. 2007, Serrano-Meneses et al. 2008).

Todas las figuras se realizaron usando el programa R (ver. 3.2.4).

2.5 Resultados

2.5.1 Distribución del DST

Los colibríes muestran tanto DST sesgado hacia machos (machos de mayor tamaño), como DST sesgado a hembras (hembras de mayor tamaño respecto al macho), sin embargo, el DST sesgado a machos es predominante ($V=13632$, $p=0.001$, Figura 2).

2.5.2 Regla de Rensch

Nuestros resultados confirman la relación entre el tamaño corporal de los machos y de las hembras en colobries es consistente con la Regla de Rensch (MA; $\beta=1.104$, IC inferior y superior: 1.037-1.177, $p=0.001$, $N=199$ contrastes independientes filogenéticamente; comparación de la pendiente $p=0.002$, Figura 3): el grado de diferencia en DST disminuye cuando el tamaño de las hembras es mayor y este incrementa cuando el tamaño de los machos es mayor al de las hembras.

2.5.3 DST y competencia entre machos

Los parámetros de los modelos saturados y reducidos se muestran en la Tabla 2. El modelo reducido (modelo 3) muestra que DST sesgado al macho incrementa evolutivamente cuando incrementa el sistema de leks. También, en el modelo 3 una interacción significativa entre la territorialidad y la agilidad del macho. Esta interacción sugiere que el DST está relacionado diferencialmente entre la agilidad del macho cuando la territorialidad es considerada (Figura 4). Analizando esta interacción encontramos que, en las especies territoriales, el DST incrementa con la agilidad del macho (2.982 ± 1.360 , $F_{1,53} = 4.805$, $P = 0.033$, $\lambda = 0.888$), mientras que la agilidad del macho no está relacionada en especies no-territoriales (-1.447 ± 1.263 , $F_{1,56} = 1.311$, $P = 0.257$, $\lambda = 0.000$). Un análisis posterior muestra que los machos de especies territoriales son de mayor tamaño que los machos de especies no-territoriales ($(0.049 \pm 0.018$, $F_{1,137} = 7.058$, $P = 0.009$, $\lambda = 1.000$).

2.5.4 Competencia entre machos y regla de Rensch

Los parámetros del modelo donde analizamos los efectos de la competencia de machos en la regla de Rensch se muestran en la Tabla 3. Los resultados sugieren que ni el sistema de apareamiento, la territorialidad o la agilidad del macho (o sus interacciones de primer

orden) contribuyen para explicar el patrón alométrico del DST y el tamaño corporal en colibríes, dado que el tamaño del macho siguió siendo la única variable significativa.

Figura 2 Distribución del dimorfismo sexual en tamaño (DST) en 204 especies de colibríes. Valores positivos de DST indica las especies donde el macho es más grande que las hembras, mientras que valores negativos de DST indica las especies donde las hembras es el sexo de mayor tamaño. La línea punteada indica monomorfismo.

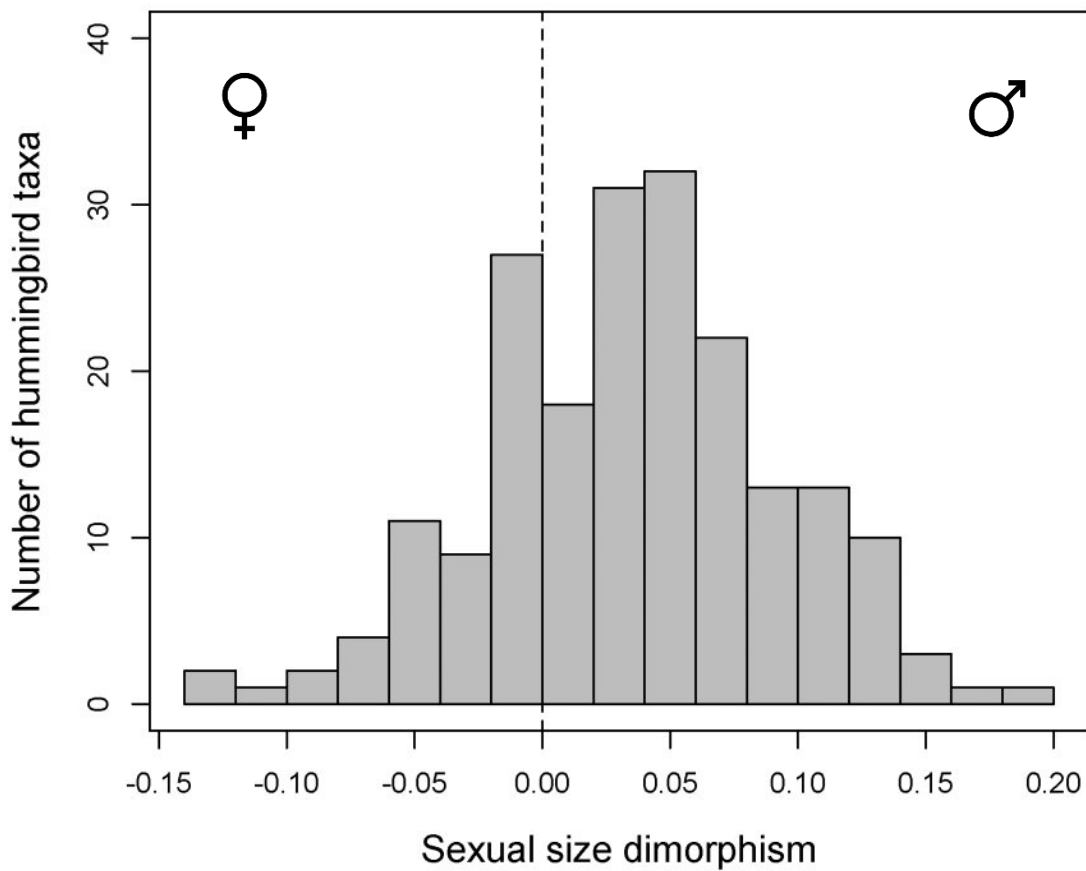


Figura 3. Regla de Rensch en colibríes. La línea continua indica la relación isométrica y la línea punteada representa la relación ajustada entre el tamaño del macho y el tamaño de la hembra por regresión de eje mayor. $\beta = 1.104$, $1.037 - 1.177$, $P = 0.001$, $N = 199$ contrastes independientes).

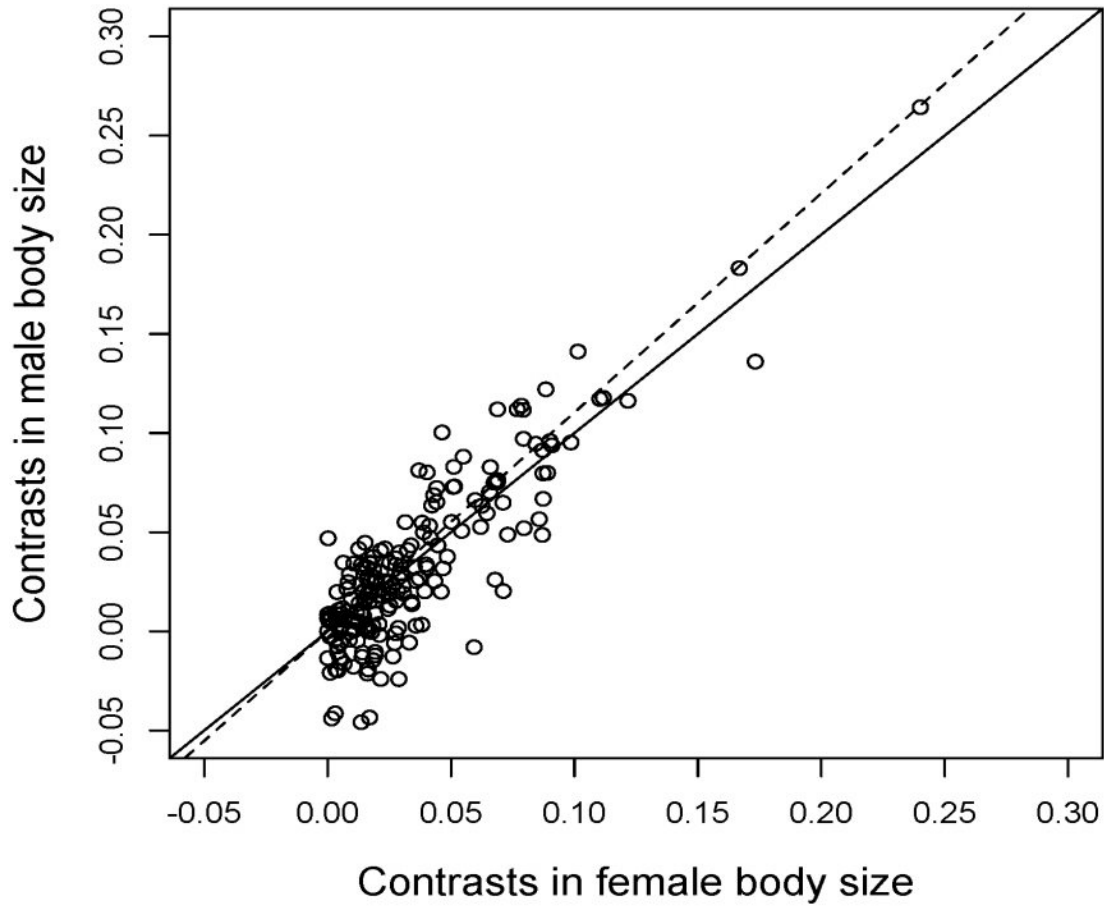


Figura 4. Relación entre DST y agilidad del macho. Carga del disco alar (WDL) es usado como un *proxy* de agilidad de vuelo del macho (ver Métodos). Valores bajos de WDL indican baja agilidad mientras que valores altos de WDL denotan mayor agilidad de vuelo. Los datos mostrados son a nivel de especie y los valores no están corregidos filogenéticamente. La línea punteada corresponde a los machos territoriales y la línea continua a los machos rutereros.

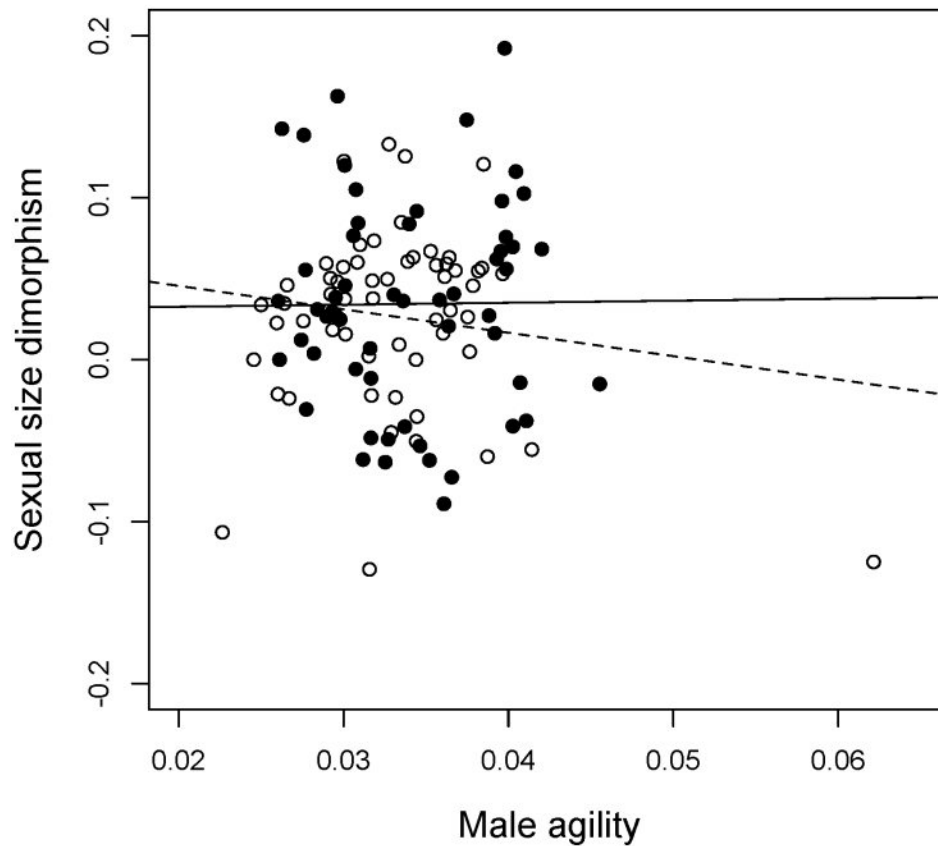


Tabla 2. Relación entre DST en masa corporal (variable dependiente) y variables independientes (sistema de apareamiento, agilidad del macho y territorialidad) usando PGLS en colibríes. λ es el parámetro de ponderación en GLS (ver Freckleton et al. 2002). Se muestran los parámetros del modelo completo y reducidos.

Modelo: variables independientes		Coefficiente de regresión \pm S.E.	<i>t</i>	<i>P</i>
Modelo 1:	Sistema de apareamiento	0.033 \pm 0.075	0.431	0.663
	Territorialidad	-0.134 \pm 0.070	1.920	0.058
	Agilidad del macho	-1.970 \pm 2.256	0.874	0.386
	Sistema de apareamiento*Territorialidad	0.038 \pm 0.022	1.695	0.094
	Sistema de apareamiento*Agilidad del macho	-0.807 \pm 2.261	0.357	0.722
	Territorialidad*Agilidad del macho	4.007 \pm 2.115	1.894	0.062
	Modelo 2:	Sistema de apareamiento	0.007 \pm 0.017	0.408
Territorialidad		-0.145 \pm 0.062	2.329	0.023
Agilidad del macho		-2.641 \pm 1.224	2.156	0.034
Sistema de apareamiento*Territorialidad		0.036 \pm 0.022	1.671	0.098
Territorialidad* Agilidad del macho		4.350 \pm 1.874	2.32	0.023
Modelo 3:	Sistema de apareamiento	0.026 \pm 0.012	2.158	0.034
	Territorialidad	-0.144 \pm 0.063	2.291	0.025
	Agilidad del macho	-2.716 \pm 1.238	2.194	0.031
	Territorialidad* Agilidad del macho	4.680 \pm 1.885	2.482	0.015

Modelo 1: $\lambda = 0.703$. $r^2 = 0.168$, $F_{6,74} = 2.487$, $P = 0.030$

Modelo 2: $\lambda = 0.709$. $r^2 = 0.167$, $F_{5,75} = 3.000$, $P = 0.016$

Modelo 3: $\lambda = 0.711$. $r^2 = 0.136$, $F_{4,76} = 2.984$, $P = 0.024$

Tabla 3. Relación entre el tamaño corporal y DST (variable dependiente), *proxy* de competencia entre machos, usando PGLS en colibríes. λ es el parámetro de ponderación en GLS (ver Freckleton et al. 2002). Se construyeron 7 modelos (ver Métodos), aquí se muestran los parámetros de todos los modelos.

Modelo: variables independientes		Coefficiente de regresión ± S. E.	<i>t</i>	<i>P</i>
Modelo 1:	Sistema de apareamiento	0.010 ± 0.062	0.17	0.865
	Territorialidad	-0.041 ± 0.062	0.665	0.508
	Agilidad del macho	-2.713 ± 1.796	1.510	0.135
	Sistema de apareamiento*Agilidad del macho	-0.157 ± 1.868	0.084	0.933
	Sistema de apareamiento*Territorialidad	0.030 ± 0.019	1.601	0.114
	Agilidad del macho*Territorialidad	1.106 ± 1.855	0.596	0.553
	Tamaño del macho	0.201 ± 0.026	7.602	0.001
Modelo 2:	Sistema de apareamiento	0.005 ± 0.012	0.436	0.664
	Territorialidad	-0.043 ± 0.058	0.741	0.461
	Agilidad del macho	-2.835 ± 1.061	2.671	0.009
	Sistema de apareamiento*Territorialidad	0.030 ± 0.019	1.611	0.111
	Agilidad del macho*Territorialidad	1.162 ± 1.722	0.675	0.502
	Tamaño del macho	0.201 ± 0.026	7.671	0.001
Modelo 3:	Sistema de apareamiento	0.004 ± 0.013	0.358	0.721
	Territorialidad	-0.005 ± 0.012	0.392	0.695
	Agilidad del macho	-2.388 ± 0.826	2.890	0.005

	Sistema de apareamiento*Territorialidad	0.032 ± 0.018	1.715	0.09
	Tamaño del macho	0.204 ± 0.026	7.867	0.001
Modelo 4:	Sistema de apareamiento	0.021 ± 0.009	2.111	0.038
	Territorialidad	0.006 ± 0.009	0.613	0.542
	Agilidad del macho	-2.029 ± 0.839	2.416	0.018
	Tamaño del macho	0.209 ± 0.027	7.616	0.001
Modelo 5:	Sistema de apareamiento	0.018 ± 0.009	2.002	0.047
	Agilidad del macho	-1.294 ± 0.704	1.839	0.068
	Tamaño del macho	0.187 ± 0.027	6.867	0.001
Modelo 6:	Sistema de apareamiento	0.015 ± 0.009	1.697	0.092
	Tamaño del macho	0.165 ± 0.025	6.687	0.001
Modelo 7:	Tamaño del macho	0.174 ± 0.022	7.779	0.001

Modelo 1: $\lambda = 0.000$. $r^2 = 0.547$, $F_{7,73} = 12.570$, $P = 0.001$

Modelo 2: $\lambda = 0.000$. $r^2 = 0.546$, $F_{6,74} = 14.870$, $P = 0.001$

Modelo 3: $\lambda = 0.000$. $r^2 = 0.544$, $F_{5,75} = 17.880$, $P = 0.001$

Modelo 4: $\lambda = 0.153$. $r^2 = 0.477$, $F_{4,76} = 17.350$, $P = 0.001$

Modelo 5: $\lambda = 0.320$. $r^2 = 0.347$, $F_{3,103} = 18.200$, $P = 0.001$

Modelo 6: $\lambda = 0.253$. $r^2 = 0.295$, $F_{2,120} = 25.090$, $P = 0.001$

Modelo 7: $\lambda = 0.508$. $r^2 = 0.234$, $F_{1,198} = 60.520$, $P = 0.001$

2.6 Discusión

En un estudio anterior, Colwell (2000) muestra que los colibríes exhiben la regla de Rensch y propone que tanto la selección sexual como los costos asociados con la reproducción forman el patrón de DST en colibríes. De acuerdo con Colwell (2000), machos de tamaño corporal grande podrían tener ventaja en la competencia directa por pareja, dado que los machos son altamente poligínicos. Por lo tanto, el extremo distal de la pendiente hiperalométrica podría explicarse por las ventajas de conseguir pareja en machos de tamaños corporales grandes. Sin embargo, ¿cómo podría la selección sexual actuar en el DST sesgado a hembras? Para explicar la evolución del DST sesgado a hembras, Colwell (2000) sugiere que la selección podría seleccionarse tamaños corporales grandes en los machos, dado que los machos deben pagar altos costos reproductivos, que generalmente son mayores que los costos de las hembras durante el periodo de apareamiento (debido a los costos energéticos de los displays y los encuentros agresivos entre machos). En una situación donde los machos de mayor tamaño pueden monopolizar los recursos más ricos, estos podrían llegar a ser de mayor tamaño que las hembras, mientras que los machos de especies más pequeñas, en territorios con recursos más pobres no podrían alcanzar los recursos para ser más grandes que las hembras (Colwell 2000). No obstante, varios estudios realizados después de la contribución original de Colwell (2000; por ejemplo, Székely et al. 2004, Raihni et al. 2006, Serrano-Meneses y Székely 2006, Dale et al. 2007, Székely et al. 2007) sugieren que la selección sexual también puede estar relacionada con la evolución del DST sesgado a hembras, por lo tanto, el DST sesgado a hembras podía resultar de la selección del tamaño pequeño de los machos (con relación al tamaño corporal de la hembra, Székely et al. 2007), pero también de la elección direccional del macho, por ejemplo el gorrión chillón (*Petronia petronia*), se sabe que los machos se aparean preferentemente con las hembras más adornadas (parche amarillo en el pecho; Griggio et al. 2005, 2009), un rasgo que se correlaciona positivamente con el tamaño de las hembras. Al seleccionar estas hembras, los machos pueden mejorar su éxito reproductivo, ya que es probable que el número total de huevos producidos en una temporada reproductiva aumente con el tamaño del parche de las hembras (Pilastro et al. 2003), sin embargo, si esto ocurre en colibríes, hasta donde sabemos, queda sin investigar.

En este estudio corroboramos lo encontrado por Colwell (2000) que los colibríes exhiben la Regla de Rensch, y pusimos a prueba si el patrón de DST y la regla de Rensch son explicados por la competencia (en el contexto de competencia en machos y sobre los recursos alimenticios) y la agilidad de vuelo en esta familia. Primero, encontramos que el DST sesgado a machos incrementa con la evolución del sistema de apareamiento tipo lek. Oakes (1992) analizó la idea que las aves sexualmente más dimórficas podrían encontrarse entre las especies que forman leks (comparada con especies no-lek monógamas o poligínicas), dado que los machos en especies leks probablemente experimenten una selección sexual más intensa (Oakes 1992, Höglund 1989), y se beneficiaría de lograr tamaños corporales grandes. Al categorizar el sistema de apareamiento similar a nosotros, Oakes (1992) concluyó que la evolución del comportamiento de lek puede estar relacionado con un aumento en el DST. Entonces, dado que los machos en los colibríes son altamente poligínicos, solo pudimos probar el efecto del comportamiento lek y no-lek en el DST, suponiendo niveles más altos de competencia macho-macho en las especies que forman leks. En los colibríes, la mayoría de las especies lek se caracterizan por un sistema de lek explotado, en la que la mayoría de los machos parecen establecer y defender territorios a través de vocalizaciones y persecuciones de alta velocidad a través del dosel del bosque, las interacciones directas son limitadas o nulas, debido a un efecto combinado entre la distancia, el terreno y la vegetación, por ejemplo, *Amazilia candida* (Atwood et al. 1991), *Campylopterus hemileucurus*, *Amazilia amabilis* and *Hylocharis eliciae* (Skutch, 1972), *Phaeochroa cuvierii* (Skutch, 1964), *Klais guimeti* (Skutch, 1958). Estudios sugieren que los leks varían en dos formas, primero, los machos tienen un área común y compiten individualmente por estatus de dominancia (Gibson y Bradbury 1987) y segundo, los machos tienen territorios exclusivos dentro del área del lek, y la interacción se limita a interacciones entre vecinos (Wiley 1973, Lill 1974). Ahora, la territorialidad, la búsqueda de alimento y selección de parejas en colibríes son comportamientos que se sabe están fuertemente influenciados por los recursos energéticos locales (Carpenter 1987, Kodric-Brown y Brown 1978, Temeles y Kress 2010, Gowda et al. 2012), de ahí el gran número de machos de especies que forman leks, con territorios ricos en néctar pueden tener ventajas selectivas sobre los machos pequeños e intrusos.

Segundo, el incremento evolutivo en la agilidad del macho se relacionan con un aumento en el DST sesgado a machos, pero solo en especies territoriales. La relación es más evidente en el tamaño corporal del macho, ya que los machos territoriales evolucionaron a tamaños más grandes que los machos de especies no territoriales. Para comprender este patrón es necesario comprender cómo los machos compiten por recursos alimenticios. En varias especies de colibríes, los machos establecen y defienden territorios caracterizados por un número variable de plantas con flores, que producen, principalmente, néctar (Wolf y Hainsworth 1971). Los dueños de los territorios generalmente ahuyentan a otros posibles nectarívoros (Brown 1964), porque al menos dos componentes de la aptitud física dependen de la capacidad del macho de defender un territorio: supervivencia y éxito reproductivo (Wolf 1975, Temeles y Kress 2010). La relación entre la defensa del territorio y el comportamiento de búsqueda de alimento está bien establecida (ver Wolf et al 1972, Powers y McKee 1994, Bateson et al. 2003, Temeles et al. 2009, Temeles y Kress 2010), pero existe también una relación entre la defensa del territorio, el comportamiento de alimentación y el éxito reproductivo que no se ha estudiado en detalle (Temeles y Kress 2010). Sin embargo, hay algunos casos documentados. Se sabe que los machos de *Eulampis jugularis* defienden suministros de néctar que son hasta cinco veces mayores que sus necesidades energéticas diarias; estos recursos se utilizan para atraer a hembras como parejas potenciales (Temeles y Kress 2010; y comportamientos similares por machos de *Panterpe insignis* y *Selasphorus rufus*; ver Wolf y Stiles 1970, Paton y Carpenter 1984). La variación en el éxito de apareamiento de los machos en esta especie depende de la calidad del territorio, que a su vez está determinada por la capacidad de lucha de los machos y el tamaño de sus cuerpos. Es importante señalar que los machos en esta especie son un 25% más pesados que las hembras (Wolf 1975, Temeles et al. 2000), y existen razones para creer que la selección sexual juega un papel en la evolución del DST en las especies de colibríes (Temeles et al. 2000, Temeles y Kress 2003): el éxito en los encuentros agresivos interespecíficos se correlacionan positivamente con el tamaño corporal (Wolf 1970). Los machos grandes son competidores aéreos porque pueden generar más potencia muscular que los más pequeños (Cahi y Millard 1997), y es probable que sus alas relativamente cortas aumenten la estabilidad aerodinámica y la maniobrabilidad (Feisinger et al. 1979). Sin embargo, la ventaja selectiva del tamaño grande del cuerpo del macho debe equilibrarse con los mayores costos de búsqueda de alimento y vuelo para defender

un territorio (Wolf et al. 1975). Para compensar esto, los machos territoriales grandes pueden adoptar una estrategia de defensa sit-and-wait que es energéticamente más económico que el movimiento activo y prolongado (Wolf y Hainsworth 1971; ver Pearson 1954 en observaciones para *Calypte anna*). Dichos machos también pueden ajustar el tamaño del territorio y el tiempo de búsqueda de alimento para cubrir los costos de la defensa del territorio (Wolf et al. 1975). Esto es posible porque, aunque el gran tamaño y el comportamiento agresivo de los machos territoriales exigen una mayor ingesta de energía, dichos machos pueden reponer y mantener su tamaño corporal explotando las flores de sus territorios (Tiebout 1993). Por el contrario, para los machos no territoriales, el tamaño corporal pequeño puede ser más ventajoso que el tamaño corporal grande, ya que su estrategia de búsqueda de alimento suele exigir vuelos prolongados. De hecho, los machos más pequeños generalmente pueden volar por más tiempo que los machos más grandes (por ejemplo, *Archilochus alexandri* and *Selasphorus rufus* vs. *Eugenes fulgens* and *Lampornis clemenciae*; Chai y Millard 1997), y pueden hacerlo mientras invierten menos energía (Powers y McKee 1994).

Finalmente, nuestros resultados sugieren que la Regla de Rensch en colibríes no se explica por el sistema de apareamiento, la territorialidad o la gilidad de los machos. Entonces, ¿qué puede explicar este patrón alométrico en el DST? Para que se muestre la regla de Rensch es necesario que el tamaño del cuerpo de las hembras tenga menos variación que el tamaño corporal de los machos, entre las especies estrechamente relacionadas (Fairbairn 1997). Esto implica que el tamaño corporal de los machos y hembras pueda estar bajo diferentes presiones selectivas, por ejemplo, si el tamaño del cuerpo de un colibrí varía en respuesta a la disponibilidad de recursos, un patrón consistente con la Regla de Rensch podría surgir en ausencia de la selección sexual (Colwell 2000), esto podría ocurrir si el tamaño de la hembra está sujeto a una fuente de selección estabilizadora (que es probable que ocurra si la producción de huevos establece los límites más bajos del tamaño corporal de las hembras; Colwell 2000), y si el tamaño del cuerpo de los machos está sujeto a una selección diferente, por ejemplo, una selección direccional, en este contexto, los machos podrían seleccionarse para volverse más pequeños que las hembras, si estos están sujetos a menores restricciones metabólicas reproductivas que las hembras (Colwell 2000). Sin embargo, otras variables ecológicas o de desarrollo, no investigadas aquí,

deberían ser investigadas para proporcionar un panorama más amplio sobre las fuerzas evolutivas que podrían explicar este patrón macroecológico.

2.7 Conclusiones

- El dimorfismo sexual en tamaño solo está explicado por la agilidad de vuelo del macho (DST estimado con longitud alar), sin embargo, nuestros resultados difieren a lo propuesto por la hipótesis de agilidad del macho. Nosotros encontramos que los machos que son más ágiles son de mayor tamaño.
- Ninguno de nuestros predictores explica el grado y dirección en que ha evolucionado el DST (masa corporal) en los colibríes.
- Al igual que en estudios previos, la regla de Rensch es consistente en los colibríes.
- Dicho patrón macroecológico (Regla de Rensch) no es explicado por la competencia entre machos.

2.8 Literatura Citada

- Abouheif E, Fairbairn DJ. 1997. A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *The American Naturalist* 149: 540–562.
- Aldrich 1945. Nesting of the Allen hummingbird. *Condor*. 47: 137-148.
- Altshuler D, Stiles FG, Dudley R. 2004. Of Hummingbirds and Helicopters: Hovering costs, competitive ability and foraging strategies. *The American Naturalist* 163: 16-25.
- Andersson M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey, USA.
- Andersson M, Norberg RA. 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.
- Araújo FP, Almeida-Barbosa AA, Oliveira PE. 2011. Floral resources and hummingbirds on an island of flooded forest in Central Brazil. *Flora* 206: 827-835.
- Arizmendi MC. 1986. Interacción entre los colibríes y su recurso vegetal en Chamela, Jal. Unpublished BSc. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Barash DP. 1971. Lek behavior in the Broad-tailed hummingbird. *The Wilson Bulletin* 84: 202–203.
- Barboza PS, Bowyer RT. 2000. Sexual segregation in dimorphic deer: a new gastrocentric hypothesis. *Journal of mammalogy* 81:473-489
- Berry JF, Shine R. 1980. Sexual size dimorphism and sexual selection in turtles (Order Testudines). *Oecologia* 44: 185-191
- Blanckenhorn WU, Meier R, Teder T. 2007. Rensch's rule in insects: patterns among and within species. In: Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU, Székely T, eds. *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press, Oxford, UK. 60–70.
- Bleich, VC, Bowyer RT, Wehausen DJ. 1997. Sexual segregation in mountain sheep: resources or predation? *Wildlife Monographs* 134:1-50
- Bleiweiss R. 1998. Phylogeny, body mass, and genetic consequences of lek-mating behavior in hummingbirds. *Molecular Biology and Evolution* 15: 492–498.

- Blomberg, S.P. & Garland, T. Jr. (2002). Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. –*J. Evol. Biol.* 6:899-910.
- Blomqvist D, Johansson OC, Unger U, Larsson M, Flodin LA. 1997. Male aerial display and reversed sexual size dimorphism in the dunlin. *Animal Behaviour* 54: 1291-1299.
- Bowyer RT. 2004. Sexual segregation in ruminants: definitions, hypothesis, and implications for conservation and management. *Journal of mammalogy* 85:1039-1052
- Bowyer RT. 1984. Sexual segregation in souther mule deer. *California Fish and Game* 51:515-526
- Butler MA, Sawyer SA, Losos JB. 2007. Sexual dimorphism and adaptive radiation in *Anolis* lizards. *Nature* 447: 202-205
- Carpenter, F.L (1987). Food, abundance and territoriality: to defend or not to defend? – *Am. Zool.* 27:387-399.
- Chai P, Millard D. 1997. Flight and size constraints: hovering performance of large hummingbirds under maximal loading. *The Journal of Experimental Biology* 200: 2757–2763.
- Chai P, Harrykisson R, Dudley R. 1996. Hummingbird hovering performance in hyperoxic heliox: effects of body mass and sex. *Journal of Experimental Biology* 199: 2745-2755.
- Clutton-Brock TH. 1985. Size, sexual dimorphism, and polygyny in Primates. In: Jungers WL eds. *Size and scaling in primate biology*. Plenum Press, New York. 51–60.
- Clutton-Brock TH, Harvey PH. 1977. Primate ecology and social organisation. *Journal of Zoology* 183: 1–39.
- Clutton-Brock TH, Harvey PH, Rudder B. 1977. Sexual dimorphism, socionomic sex ratio and body weight in primates. *Nature* 269: 797–800.
- Colwell RK. 1989. Hummingbirds of the Juan Fernández Islands: natural history, evolution and population status. *Ibis* 131: 548-566.
- Colwell RK. 2000. Rensch's rule crosses the line: convergent allometry of sexual size dimorphism in hummingbirds and flower mites. *The American Naturalist* 156: 495–510.
- Corbet PS. 1999. *Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata*. Harley Books, Martins, UK.
- Cotton PA. 1998a. The hummingbird community of a lowland Amazonian rainforest. *Ibis* 140: 512-521.

- Cotton PA. 1998b. Coevolution in an Amazonian hummingbird-plant community. *Ibis* 140: 639-646.
- Conradt, L. 1998b. Measuring the degree of sexual segregation in group-living animals. *Journal of Animal Ecology* 67:217-226
- Conradt, L. 1998a. Could asynchrony in activity between the sexes cause intersexual social segregation in ruminants? *Proceedings of the Royal Society of London, B* 265:1359-1363
- Conradt, L. And T. J. Roper. 2000. Activity synchrony and social cohesion: a fission-fusion model. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 267:2213-2218
- Cox CR, Le Boeuf BJ. 1977. Female incitation of male competition: a mechanism in sexual selection. *American naturalist* 111 (978): 317-335
- Cox RM, Skelly SL, John-Alder HB. 2003. A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution* 57: 1653–1669.
- Dale J, Dunn PO, Figuerola J, Lislevand T, Székely T, Whittingham L. 2007. Sexual selection explains Rensch's rule of allometry for sexual size dimorphism. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 274: 2971–2979.
- Darwin C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray. London, UK.
- Davies NB, Krebs JR, West SA. 2012. An introduction to behavioral ecology. Fourth Edition. *Wiley-Blackwell. A John Wiley & Sons, Ltd. Publication, Oxford, UK.*
- Dearbon DC. 1998. Interspecific territoriality by a rufous-tailed hummingbird (*Amazilia tzacatl*): effects of intruder size and resource value. *Biotropica* 30: 306-313
- del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, Christie DA, de Juana E. 2015. *Handbook of the birds of the world alive*. Lynx Edicions, Available at: <http://www.hbw.com/family/hummingbirds-trochilidae>.
- Díaz-Valenzuela R, Lara-Rodríguez NZ, Ortiz-Pulido R, González-García F, Ramírez-Bautista A. 2011. Some aspects of the reproductive biology of the Mexican sheartail (*Doricha eliza*) in Central Veracruz. *The Condor* 113: 177-182.
- Dunn PO, Whittingham LA, Pitcher TE. 2001. Mating systems, sperm competition and the evolution of sexual dimorphism in birds. *Evolution* 55: 161–175.
- Ewald PW, Rohwer S. 1980. Age, coloration and dominance in nonbreeding hummingbirds: a

- test of the asymmetry hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 7: 273-279
- Fairbairn DJ. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 28: 659–687.
- Fairbairn DJ. 2007. Introduction: The enigma of sexual size dimorphism. In: Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU, Székely T, eds. *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press, Oxford, UK. 1–10.
- Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU, Székely T, eds. 2007. *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Feisinger P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographic* 46: 257-291.
- Feisinger P, Chaplin SB. 1975. On the relationship between wing disc loading and foraging strategy in hummingbirds. *American Naturalist* 109: 217-224.
- Feisinger P, Colwell RK. 1978. Community organization among Neotropical Nectar-Fedding birds. *American Naturalist* 18: 779-795.
- Feisinger P, Colwell RK, Terborgh J, Chaplin SB. 1979. Elevational and the morphology, flight energetics and foraging ecology of tropical hummingbirds. *American Naturalist* 113: 481-497.
- Felsenstein J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125: 1–15.
- Feo TJ, Musser JM, Berv J, Clark CJ. 2015. Divergence in morphology, calls, song, mechanical sounds, and genetics supports species status for the Inaguan hummingbirds (Trochilidae: *Calliphlox “evelynae” lyrura*). *Auk* 132: 248-264.
- 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.
- Fisher RA. 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford.
- Foellmer MW, Moya-Laraño J. 2007. Sexual size dimorphism in spider. In: Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU, Székely T, eds. *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press, Oxford, UK. 71-84

- Fox RP. 1954. Plumages and territorial behavior of the Lucifer Hummingbirds in the Chisos Mountains, Texas. *Auk* 71: 465-466.
- Freckleton RP, Harvey PH, Pagel M. 2002. Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of the evidence. *The American Naturalist* 160: 712–726.
- Garland T Jr, Ives AR. 2000. Using the past to predict the present: confidence intervals for regression equations in phylogenetic comparative methods. *The American Naturalist* 155: 346–364.
- Garland T Jr, Harvey PH, Ives AR. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology* 41: 18–32.
- Ghiselin MT. 1974. *The economy of Nature and the Evolution of sex*. University of California Press, Berkeley, CA.
- Griggio M, Valera F, Casas A, Pilastro A. 2005. Male prefer ornamented females: a field experiment of male choice in the rock sparrow. *Animal behavior*. 69: 1243-1250.
- Griggio M, Devigili A, Hoi H, Pilastro A. 2009. Female ornamentation and directional male mate preference in the rock sparrow. *Behavior ecology*. 20: 1072-1078.
- Gowda V, Temeles EJ, Kress WJ. 2012. Territorial fidelity to nectar sources by purple-throated caribs, *Eulampis jugularis*. *The Wilson Journal Ornithology Soc.* 124: 81-86.
- Hamilton III WJ. 1965. Sun-oriented display of the Anna’s hummingbird. *The Wilson Bulletin* 77: 38-44
- Harvey PH, Pagel MD. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Head G. 1995. Selection on fecundity and variation in the degree of sexual size dimorphism among spider species (Class Aranae). *Evolution* 49: 776–781.
- Hedenström A. 1992. Flight performance in relation to fuel load in birds. *Journal of Theoretical Biology* 158: 535–537.
- Hedrick AV, Temeles EJ. 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution* 4: 136–138.
- Hernández-Vega NJ. 2014. Evolución del dimorfismo sexual en colibríes (Aves: Trochilidae). Unpublished BSc. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Höglund J. 1989. Size and plumage dimorphism in lek-breeding birds: A comparative

- analysis. *The American Naturalist* 134: 72–87.
- Honěk A. 1993. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos* 66: 483–492.
- Howell S. 2003. *Hummingbirds of North America, the photographic guide*. Princeton University Press, New Jersey.
- Hughes AL. 1985. Male size, mating success, and mating strategy in the mosquitofish *Gambusia affinis* (Poeciliidae). *Behavior, Ecology and Sociobiology* 17:271-278
- Hughes PM, Rayner MV. 1991. Addition of artificial loads to long-eared bats *Plecotus auritus*: handicapping flight performance. *Journal of Experimental Biology* 161: 285-298
- Hurly TA, Scott RD, Healy SD. 2001. The function of displays of male rufous hummingbirds. *The Condor* 103:647-651.
- Jehl JR Jr, Murray BG Jr. 1986. The evolution of normal and reverse sexual size dimorphism in shorebirds and other birds. *Current Ornithology* 3: 1–86.
- Jiménez-Valdés ML. 2008. Escenario evolutivo del dicrotismo sexual en colibríes (Aves: Trochilidae). Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Ver.
- Johnsgard P. 1997. *The hummingbirds of North America*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C., USA.
- Jones KE, Purvis A. 1997. An optimum body size for mammals? Comparative evidence from bats. *Functional Ecology* 11:751-756.
- Kie JG, Bowyer RT. 1999. Sexual segregation in white-tailed deer: density-dependent changes in use of space, habitat selection and dietary niche. *Journal of mammology* 80:1004-1020
- Kodric-Brown A, Brown JH, Byers GS, Gori DF. 1984. Organization of a tropical Island community of hummingbirds and flowers. *Ecology* 65: 1358-1368.
- LeBas NR, Hockham L, Ritchie MG. 2003. Nonlinear and correlational sexual selection on ‘honest’ female ornamentation. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 270: 2159-2165.
- Legaspi JC, Legaspi BC. 2005. Body weights and egg loads in field-collected *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae). *The Florida Entomologist* 88: 38–42.

- Lindenfors P, Tullberg BS. 1998. Phylogenetic analyses of primate size evolution: the consequences of sexual selection. *Biological Journal of the Linnean Society* 64: 413–447.
- Lindenfors P, Gittleman JL, Jones KE. 2007. Sexual size dimorphism in mammals. In: Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU, Székely T, eds. *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press, Oxford, UK. 16–26.
- Lindenfors P, Tullberg B, Biuw M. 2002. Phylogenetic analysis of sexual selection and sexual size dimorphism in pinnipeds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52: 188–193.
- Lislevand T, Figuerola J, Székely, T. 2007. Avian body sizes in relation to fecundity, mating system, display behaviour and resource sharing. *Ecology* 88: 1605–1605.
- Loison A, Gaillard JA, Pelabon C, Yoccoz NG. 1999. What factors shape sexual size dimorphism in ungulates? *Evolutionary Ecology Research* 1: 611–633.
- López-Segoviano G. 2012. Comportamiento territorial y preferencias de forrajeo del colibrí migratorio *Selasphorus rufus* dentro de un sitio invernal. Unpublished BSc. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- MacDougall-Shackleton E, Harbison H. 1998. Singing behavior of lekking Green hermits. *The Condor* 100:149-152.
- Maddison WP, Maddison DR. 2011. *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75*. Available at: <http://mesquiteproject.org>.
- Martínez-García V, Lara C, Ornelas JF. 2013. Lek characteristics and the static male song of the Green violet-ear (Colibri thalassinus) during a 3-year study in a temperate forest of Central Mexico. *Ornitología Neotropical* 24:183-200.
- Martins EP, Hansen TF. 1997. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *The American Naturalist* 149: 646–667.
- McCullough DR, Hirth DH, Newhouse SJ. 1989. Resource partitioning between sexes in white-tailed deer. *Journal of Wildlife management* 53:277-283

- McElligott AG, Gammell MP, Harty HC, Paini DR, Murphy DT, Walsh JT, Hayden TJ. 2001. Sexual size dimorphism in fallow deer (*Dama dama*): do larger, heavier males gain greater mating success? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49: 266-272
- McGuire JA, Witt CC, Remsen JV Jr, Corl A, Rabosky DL, Altshuler DL, Dudley R. 2014. Molecular Phylogenetics and the Diversification of Hummingbirds. *Current Biology* 24:910-916.
- Metcalf NB, Ure SE. 1995. Diurnal variation in flight performance and hence potential predation risk in small birds. *Proceedings of the Royal Society of London B* 261: 395-400.
- Mitani JC, Gros-Louis J, Richards AF. 1996. Sexual dimorphism, the operational sex ratio, and the intensity of male competition in polygynous primates. *The American Naturalist* 147: 966–980.
- Moore J. 1997. Ecomorphology of rufous hummingbirds: an investigation of maneuverability and agility in four age-sex classes. Master of Science Thesis. University of British Columbia.
- Norman, M. D., D. Paul, J. Finn and T. Tregenza. 2002. First encounter with a live male blanket octopus: the world's most sexually size-dimorphism large animal. New Zealand. *Journal of marine and Freshwater*. 36:733-736
- Orme CDL, Freckleton RP, Thomas GH, Petzoldt T, Fritz SA. 2011. *caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R* (<http://R-Forge.R-project.org/projects/caper/>).
- Ornelas JF. 1995. Radiation in the genus *Amazilia*: a comparative approach to understanding the diversification of hummingbirds. PhD Thesis. University of Arizona
- Ornelas JF. 2010. Nests, eggs, and young of the Azure-crowned hummingbird (*Amazilia cyanocephala*). *The Wilson Journal of Ornithology* 122: 592-597.
- Ornelas JF, González C, Uribe J. 2002. Complex vocalizations and aerial displays of the Amethyst-hummingbird (*Lampornis amethystinus*). *Auk* 119: 1141-1149.

- Ortiz-Pulido R, Peterson AT, Robbins MB, Díaz R, Navarro-Sigüenza AG, Escalona-Segura G. 2002. The mexican sheartail (*Doricha eliza*): morphology, behavior, distribution and endangered status. *Wilson Bulletin* 114: 153-160.
- Owens IPF, Hartley IR. 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 265: 397–407.
- Pagel M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401: 877–884.
- Pagel M. 1997. Inferring evolutionary processes from phylogenies. *Zoologica Scripta* 26: 331–348.
- Payne RB. 1984. Sexual selection, lek behavior, and sexual size dimorphism in birds. *Ornithological Monographs* 33: 1–52.
- Perez-Barbería FJ, Gordon I, Pagel M. 2002. The origins of sexual dimorphism in body size in ungulates. *Evolution* 56: 1276–1285.
- Pilastro A, Griggio M, Matessi G. 2003. Male rock sparrows adjust their breeding strategy according to female ornamentation: parental or mating investment? *Animal behavior*. 66: 265-271.
- Powers DR, McKee T. 1994. The effect of food availability on time and energy expenditures of territorial and non-territorial hummingbirds. *The Condor* 96: 1064–1075.
- Powers DR. 1987. Effects of variation in food quality on the breeding territoriality of the male Anna's hummingbird. *The Condor* 89: 103–111.
- Prenter J, Elwood RW, Montgomery WI. 1999. Sexual size dimorphism and reproductive investment by female spiders: a comparative analysis. *Evolution* 53: 1987–1994.
- R Core Team. 2014. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at: <http://www.R-project.org/>.
- Raihani G, Székely T, Serrano-Meneses MA, Pitra C, Goriup P. 2006. The influence of sexual selection and male agility on sexual size dimorphism in bustards (Otididae). *Animal Behaviour* 71: 833–838.

- Ramjohn CL, Lucas FB, Hayes FE, Ballah ST, Johnson NC, Garcia KM. 2003. Lek mating behavior of the Sooty-capped hermit (*Phaethornis augusti*) in the Paria Peninsula of Venezuela. *Journal of Field Ornithology* 74: 205–209.
- Rayner JMV. 1996. Biomechanical constraints on size in flying vertebrates. *Symposia of the Zoological Society of London* 69: 83–109.
- Rayner JMV. 1988. Form and function in avian flight. In: Johnston RF, ed. *Current Ornithology*, vol. 5. New York: Plenum Press. 1–66.
- Reiss MJ. 1989. *The allometry of growth and reproduction*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rensch B. 1950. Die abh angigkeit der relativen sexual differ-enz von der korpergr o e. *Bonn Zoological Bulletin* 1: 58–69.
- Rico-Guevara A, Araya-Salas M. 2014. Bills as daggers? A test for sexually dimorphic weapons in a lekking hummingbirds. *Behavioral Ecology*
- Ridley M, Thompson DJ. 1979. Size and mating in *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda). *Journal of Animal Breeding and Genetics* 51: 380–397.
- Rodr guez-Flores CI. 2009. Din mica de las estrategias de forrageo por n ctar en colibr es (Aves: Trochilidae) en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantl n (Jalisco, M xico). Unpublished BSc. Thesis. Universidad Nacional Aut noma de M xico.
- Rodr guez-Flores CI, Stiles FG. 2005. An lisis ecomorfol gico de una comunidad de colibr es ermita os (Trochilidae, Phaetorninae) y sus flores en la amazonia colombiana. *Ornitolog a Colombiana* 3: 7-27.
- Rowley, J. S. 1966. Breeding records of birds in the Sierra Madre del Sur, Oaxaca, Mexico. *Proceedings of the Western Foundation of Vertebrate Zoology* 1: 107-204.
- Schuchmann KL. 1999. Volume 5: Barn-owls to Hummingbirds. Revision in: <http://www.hbw.com/family/hummingbirds-trochilidae>
- Schuchmann K, Weller AA, Heynen I. 2000. Biogeography and taxonomy of the Andean Hummingbird genus *Haplophaedia* Simon (Aves: Trochilidae), with the description of a new subspecies from southern Ecuador. *Orn. Anz.* 39: 17-42.
- Ruckstuhl, K. E. 1998. Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Animal Behavior* 56:99-106

- Ruchstuhl, K. E. and H. Kokko. 2002. Modeling sexual segregation in ungulates: effects of group size, activity budgets and synchrony. *Animal Behavior* 64:909-914
- Ryan MJ and Wagner WE Jr. 1987. Asymmetries in mating preferences between species: demale swordtail prefer heterospecific males. *Science* 236: 595-597
- Sæther BE, Andersen R. 1988. Ecological consequences of body size in grouse Tetraonidae. *Fauna Norvegica Ser. C. Cinclus* 11: 19-26
- Salthe SN, Macham JS. 1974. Reproductive and courtship patterns. In: Lofts B, ed. *Physiology of the amphibian*, vol. II. Academic Press, New York, 309-521
- Sandercock, B. K. 2001. What is the relative importance of sexual selection and ecological processes in the evolution of sexual size dimorphism in monogamous shorebirds? *Bulletin*. 96:64-70
- Selander RK. 1972. Sexual selection and dimorphism in birds. In: Campbell B, ed. *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*. Aldine Publishing Company, Chicago, USA. 180-230.
- Serrano-Meneses MA, Székely T. 2006. Sexual size dimorphism in seabirds: sexual selection, fecundity selection and differential niche-utilization. *Oikos* 113: 385–394.
- Serrano-Meneses MA, Córdoba-Aguilar A, Székely T. 2008a. Sexual size dimorphism: patterns and process. In: Córdoba-Aguilar A, ed. *Dragonflies & Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Oxford University Press, Oxford New York, USA. 231-247.
- Serrano-Meneses MA, Córdoba-Aguilar A, Azpilicueta-Amorín M, González-Soriano E, Székely T. 2008b. Sexual selection, sexual size dimorphism and Rensch's rule in Odonata. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 1259–1273.
- Shine R. 1991. Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. *The American Naturalist* 138:103-122
- Shine R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual size dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology* 64: 419–46.
- Shine R. 1988. The evolution of large body size in female: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model. *The American Naturalist* 131:124-131
- Shine R. 1979. Sexual selection and size dimorphism in the Amphibia. *Copeia* 1979: 297–306.

- Skutch, A. F. 1964. Life histories of Hermit hummingbirds. – *Auk*. 81: 5-25.
- Smith RJ. 1999. Statistics of sexual size dimorphism. *Journal of Human Evolution* 36: 423–458.
- Sokal RR, Rohlf FJ. 1981. *Biometry*. 2nd Edition. Freeman, San Francisco, USA.
- Stephens P, Wiens J. 2008. Evolution of sexual size dimorphisms in emydid turtles: ecological dimorphism, Rensch's rule, and sympatric divergence. *Evolution* 63: 910–925.
- Stiles FG. 1982. Aggressive and courtship displays of the male Anna's hummingbirds. *The Condor* 84:208-225.
- Stiles FG. 1983. Systematics of the southern forms of *Selasphorus* (Trochilidae). *Auk* 100: 311-325.
- Stiles FG. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *Condor* 97: 853-878.
- Székely T, Lislevand T, Figuerola J. 2007. Sexual size dimorphism in birds. In: Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU, Székely T, eds. *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press, Oxford, UK. 27–37.
- Székely T, Freckleton RP, Reynolds JD. 2004. Sexual selection explains Rensch's rule of size dimorphism in shorebirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 101: 12224–12227.
- Székely T, Reynolds JD, Figuerola J. 2000. Sexual size dimorphism in shorebirds, gulls and alcids: the influence of sexual and natural selection. *Evolution* 54: 1404–1413.
- Tamm S, Armstrong DP, Tooze ZJ. 1989. Display behavior of male calliope hummingbirds during the breeding season. *The Condor* 1:272-279.
- Temeles EJ, Pan IL, Brennan JL, Horwitt JN. 2000. Evidence for ecological causation of sexual dimorphism in a hummingbird. *Science* 289: 441–443.
- Webb TJ, Freckleton RP. 2007. Only half right: species with female-biased sexual size dimorphism consistently break Rensch's rule. *PLoS ONE* 2: e897.
- Webster MS. 1992. Sexual dimorphism, mating system and body size in New World blackbirds (Icterinae). *Evolution* 46: 1621–1641.
- Weller AA. 2000. Biogeography, geographic variation and habitat preference in the Amazilia hummingbird, *Amazilia amazilia* Lesson (Aves: Trochilidae), with notes on the status of *Amazilia alticola* Gould. *Journal Ornithological* 141: 93-101.

- Weller AA, Schuchmann KL. 2004. Biogeographic and taxonomic revision of the trainbearers *Lesbia* (Trochilidae), with the description of two new subspecies. *Ornithol. Anz.* 43: 115-136.
- Wells DJ. 1993. Muscle performance in hovering hummingbirds. *The Journal of Experimental Biology* 178:39-59.
- Weske JS, Terborgh JW. 1977. *Phaethornis hoepckeae*, a new species of hummingbird from Peru. *Condor* 79: 143-147.
- Witter MS, Cuthill IC, Bonser RHC. 1994. Experimental investigations of mass-dependent predation risk in the European starling, *Sturnus vulgaris*. *Animal Behaviour* 48: 201-222
- Wolf L. 1969. Female territoriality in a tropical hummingbirds. *Auk* 86: 490-504.
- Wolf L. 1975. Female territoriality in the purple-throated carib. *Auk* 92: 511-522.
- Wolf L, Stiles G. 1970. Evolution of pair cooperation in a Tropical Hummingbirds. *Evolution* 24: 759-773.
- Young KA. 2005. Life-history variation and allometry for sexual size dimorphism in Pacific salmon and trout. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 272: 167–172.

Capítulo III

Dimorfismo Sexual en Plumaje en Colibríes

3.1 Introducción

En aves, existen varias formas o tipos de dimorfismo sexual, por ejemplo, el dimorfismo en tamaño, dimorfismo en coloración del plumaje, comportamiento sexual y social, y sesgo en el cuidado parental en aquellas especies donde está presente (Owens y Hartley 1998). La explicación tradicional para el grado de variación en el dimorfismo sexual es que se debe a una consecuencia de la variación entre las especies en su sistema de apareamiento social y los patrones de cuidado parental (Darwin 1871, Buther y Rohwer 1989, Andersson 1994, Owens y Hartley 1998). Adicionalmente, la selección sexual y la selección natural pueden interactuar en formas complejas para influir en la forma de los rasgos de los caracteres sexuales secundarios (Stuart-Fox y Ord 2004). Por ejemplo, la poligamia conduce al sexo más competitivo a ser de mayor tamaño y más ornamentado que el sexo que elige, mientras que las diferencias entre los sexos en cuidado parental conducen a que el sexo que provee el cuidado desarrolle plumaje más críptico (Owens y Hartley 1998).

Muchas aves exhiben diferencias en la coloración y patrones del plumaje entre los sexos, y se cree que estas diferencias han evolucionado en respuesta a diferentes presiones selectivas que actúan de forma particular en cada sexo (Badyaev y Hill 2003). Varios estudios han puesto a prueba la relación entre los plumajes brillantes de los machos y aspectos críticos del éxito reproductivo en paseriformes con monogamia social (Ligon 1999). Por ejemplo, la raya negra del pecho del carbonero común (*Parus major*) varía en tamaño entre los machos, y los machos con la raya más grande generalmente se aparean con hembras que producen puestas grandes (los machos son atraídos hacia las hembras de “más la calidad”). Sin embargo, la relación entre la raya del pecho de los machos y la calidad de sus territorios no es significativa (Norris 1990 a, b, 1993, Ligon 1999).

En muchas aves existe una relación entre el sistema de apareamiento y el grado de elaboración del plumaje de machos (Ligon 1999). En especies con monogamia social, tanto hembras como machos tienden a tener apariencias más similares que en especies poligínicas (Payne 1984, Höglund 1989, Owens y Hartley 1998, Ligon 1999).

Adicionalmente, el dicromatismo sexual o dimorfismo sexual en plumaje en las aves surgió a través de la selección sexual, favoreciendo coloraciones conspicuas en machos, aunque se sabe que la selección natural (e.g., presión por depredación) puede limitar en última instancia lo conspicuo de la coloración (Darwin 1871, Fisher 1930, Andersson 1994) y produce entonces coloraciones crípticas y reducción en ornamentación (Endler 1983, Andersson 1994). Se han descrito muchos patrones intraespecíficos sobre la coloración en aves, existen tres reglas sobre el dimorfismo en color en aves: i) cuando las aves son sexualmente dimórficas, los machos son más coloridos que las hembras; ii) cuando las diferentes clases de edad entre las aves difieren en color, los adultos son más coloridos que los juveniles; y iii) cuando las aves son dimórficas en color estacionalmente, son más coloridas en la temporada reproductiva que en la temporada no-reproductiva (Butcher y Rohwer 1989). Sin embargo, existen excepciones a dichas reglas, por ejemplo, en los falaropos (género *Phalaropus*) y en el aguatero bengalí (*Rostratula benghalensis*) las hembras son más coloridas que los machos (Darwin 1871). Y en clara correspondencia con el patrón inverso en la diferencia de coloración entre los sexos también se

encuentra revertido el rol de los sexos en el cortejo y en el cuidado parental (Darwin 1871, Butcher y Rohwer 1989).

Existen varias hipótesis que tratan de explicar por qué en muchas especies los machos son más brillantes y coloridos que las hembras (Butcher y Rohwer 1989, Burns 1998), y generalmente atribuyen estas diferencias a la selección sexual (competencia intra-machos y elección de pareja), otras a las diferencias en la capacidad de dispersión y en la territorialidad (Darwin 1871, Sibley 1957, Selander 1972, Baker y Parker 1979, Andersson 1994, Ornelas 1996, Burns 1998, Badyaev y Hill 2003).

3.1.1 Selección sexual

La hipótesis del dicromatismo sexual más aceptada es la que argumenta que los machos son más coloridos que las hembras debido a la selección sexual (Darwin 1871). Sin embargo, mientras que Darwin (1871) enfatizó la importancia de la selección sexual en el modelamiento de los patrones del dimorfismo sexual, Wallace (1889) por su parte se mostró escéptico a la explicación enmarcada en la selección sexual, asegurando que el plumaje llamativo de los machos se debe la anatomía y fisiología: el color, por ejemplo, es resultado de un alta composición química.

Adicionalmente, se sabe que el éxito reproductivo del macho a menudo es limitado por el acceso a las hembras, entonces la competencia sexual selecciona caracteres sexuales secundarios en machos (Darwin 1871, Andersson 1994). En este escenario, la teoría de la selección sexual dice que la expresión del fenotipo está asociado tanto a procesos fisiológicos como de desarrollo donde existe una asignación de recursos teniendo en cuenta las demandas de manutención, crecimiento y reproducción (Jiménez-Valdés 2008). Sin embargo, los rasgos con ventajas sexuales han evolucionado debido a i) que son seleccionados por la preferencia de las hembras y ii) el rasgo es sexualmente seleccionado por conferir una ventaja a los machos en la competencia por parejas (Darwin 1871, Andersson 1994, Jiménez-Valdés 2008).

Existen dos formas en las cuales la selección sexual explica la evolución de la coloración: 1) competencia intra-machos, es decir, los machos compiten entre ellos por el acceso a las hembras

y 2) elección de la hembra: la hembra selecciona el macho con el cual elige aparearse (Baker y Parker 1979).

3.1.1.1 Competencia intra-machos

La competencia macho-macho toma muchas formas distintas de agresión o no agresión, y ocurre tanto en especies monógamas como con otros sistemas de apareamiento, sin embargo, a menudo es más intensa en especies poligínicas ya que existe una fuerte variación entre las competencias de los machos para obtener parejas (Payne 1982,1984). Candolin (1999) menciona que la competencia macho-macho tiene costos, y durante las competencias directas entre machos, el desempeño de estos podría dejar en evidencia la calidad de ellos (señal honesta de calidad) y facilitar la elección de la hembra (Bisazza et al. 1989).

3.1.1.2 Elección de la hembra

La elección de pareja por la hembra es el más estudiado y a su vez el más controversial aspecto de la selección sexual. Darwin (1871) argumentó que las coloraciones brillantes de los machos de muchos animales son adaptaciones sexualmente seleccionadas y que surgen a partir de la elección de las hembras, es decir, los machos que son atractivos hacia las hembras tienden a tener ventajas y entonces dichas características que son atractivas podrían evolucionar para ser aún más atractivas (Baker y Parker 1979, Searcy 1979, Andersson 1982). En aves, muchos estudios han encontrado que la elección de la hembra se basa en una característica en particular del macho, tal como la longitud de la cola, coloración del plumaje o vocalizaciones (Norris 1990 a,b, Ryan y Keddy-Hector 1992, Lifjeld et al. 1994, Buchanan y Catchpole 1997, Andersson y Simmons 2006, Mays et al. 2008). Adicionalmente, se ha encontrado que la elección de la hembra también está basada en la calidad del territorio (Norris 1990a). Existe una gran variedad de estudios sobre las preferencias de las hembras, particularmente en los patrones de coloración que se presentan en especies polimórficas. Por ejemplo, en una población de aves tejedoras (Ploceidae) en aviario, demostraron que la carencia de un patrón de color en particular disminuye el éxito de apareamiento de los machos (Collias et al. 1979). Así

mismo, Hamilton y Zuk (1982) argumentaron que las plumas de colores brillantes deben mostrar los efectos de ectoparásitos o mala salud más fácilmente debido a que en general las enfermedades producen colores apagados, por lo tanto, las hembras seleccionaran machos de colores brillantes los cuales tienen la capacidad de resistir o tolerar los parásitos y/o enfermedades. Evidencia en apoyo de esta hipótesis ha sido recabada en numerosas especies, por ejemplo, en Passeriformes norteamericanos se encontró una relación entre la coloración brillante de los machos y la carga parasitaria, y la preferencia de las hembras por machos de mayor calidad (Hamilton y Zuk 1982, Leer 1987).

La formación de leks se ha usado como un buen estimador del dimorfismo sexual (Lack 1968, Payne 1984, Höglund 1989, Oakes 1992, Dale et al. 2007) y varias especies lek y no-leks muestran altos niveles de poliginia.

3.1.2 Capacidad de dispersión

Existe una fuerte asociación del dicromatismo sexual con la latitud de los sitios de reproducción, así como con las tendencias migratorias. Las aves migratorias de amplia distribución y que se reproducen en latitudes altas son sexualmente más dimórficas que las especies que son residentes, con restricciones geográficas en su distribución y que se reproducen en latitudes más bajas (Badyaev 1997, Badyaev y Hill 2003). Adicionalmente, se ha encontrado que especies que tienen rangos de distribución amplios son sexualmente más dimórficas que las especies de rangos restringidos (Badyaev 1997 a,b, Badyaev y Hill 2000, Bailey 1978, Fitzpatrick 1994, Omland 1997, Badyaev y Hill 2003) y se han propuesto tres explicaciones para dichos patrones de variación en la intensidad del dicromatismo: a) los patrones de variación son dirigidos por la intensidad de la selección sexual y natural en un rango geográfico, b) los patrones de variación son resultado de factores no selectivos tales como deriva génica, entonces en las poblaciones pequeñas y aisladas puede ocurrir una pérdida en la variación del dimorfismo sexual, y finalmente c) los patrones de variación son resultado de una combinación de las dos anteriores, por ejemplo, si la intensidad de la selección sexual (por ejemplo, competencia por pareja) está influenciada por la variación genética de las poblaciones, en pequeñas poblaciones con baja diversidad génica podría disminuir la intensidad de selección sexual y por ende presentarse un

menor grado de ornamentación (Hamilton 1961, Badyaev 1997, Fitzpatrick 1994, Badyaev y Hill 2003).

3.1.3 Territorialidad

La territorialidad es considerada como una conducta agresiva que permite a los individuos adquirir un recurso limitado y de difícil acceso (e.g., alimento, sitios de anidación y pareja), tiende a maximizar su supervivencia y éxito reproductivo (Brown 1964, Jiménez-Valdés 2008). Existe evidencia que la coloración es importante en la defensa del territorio en un gran número de especies donde tanto los machos como las hembras defienden territorios separados durante parte del año y donde ambos sexos son coloridos, por ejemplo, en *Parus major* (Lack 1966, Fretwell 1972), *Erithacus rubecula* (Lack 1965), *Melanerpes erythrocephalus* (Kilham 1978), y algunas especies de colibríes (*Pantherpe insignis* [Wolf 1969], *Eulampis jugularis* [Wolf 1975], *Heliangelus exortis* [Bleiweiss 1985]).

Los despliegues agresivos en la lucha por acceder y monopolizar los recursos alimenticios han sido una estrategia alimenticia entre los colibríes (Wolf 1969, Stiles y Wolf 1979). Sin embargo, aunque la territorialidad generalmente está ausente en las hembras, en la mayoría de las especies sexualmente dicromáticas, la fuerte relación entre las hembras de coloración brillante y alta territorialidad sugiere que el dicromatismo en hembras pudo también evolucionar en un contexto de dominancia y competencia por recursos (Bleiweiss 1985, 1992).

3.2 Hipótesis

El dicromatismo sexual (DS) estará determinado por el sistema de apareamiento (leks vs no-leks), territorialidad y capacidad de dispersión en los colibríes.

3.3 Predicciones

- Las especies que forman leks mostrarán tendencia al dimorfismo sexual mientras que...
- Aquellas especies donde solo los machos defienden territorios de alimentación, esto serán más brillantes que las hembras, pero en las especies donde ambos sexos defienden territorios, machos y hembras serán monomórficas en color.
- Las especies con mayor capacidad de dispersión (especies migrantes y especies con amplias áreas de distribución) mostrarán tendencia al dicromatismo sexual, mientras que las especies con menos capacidad de dispersión (especies residentes y especies con rangos de distribución restringidos) serán especies monomórficas en color.

3.4 Objetivos

General

Conocer si la territorialidad, estatus de residencia y capacidad de dispersión determinan la dirección del dimorfismo sexual en plumaje en colibríes.

3.5 Métodos

3.5.1 Datos y estimación del DS

Los datos fueron colectados a partir de trabajos publicados: 1) dicromatismo sexual (276 especies), 2) territorialidad del macho (presencia/ausencia de 186 especies), 3) territorialidad de la hembra (presencia/ausencia de 104 especies), 4) rango de distribución (259 especies), 5) sistema de apareamiento (especies leks vs especies no-leks: 127 especies), 6) estatus migratorio (230 especies). El DS se determinó usando guías de campo (Howell y Webb 1995, del Hoyo et al. 2016) y fotografías, las categorías fueron: 0 = especies monomórficas pálidas, 1 = especies monomórficas brillantes, 2 = machos entre 10 y 30% más coloridos que las hembras, 3 = machos de 40-60% más coloridos que las hembras y 4 = machos +60% más coloridos que las hembras (ver Anexo 2). El plumaje fue subjetivamente determinado por ocho observadores independientes, posteriormente se estimó la media para cada especie (ver Dale et al. 2007, Cooney et al. 2017). Las diferencias en color entre los sexos fueron calculadas en proporción a la superficie corporal y está basado en la visión humana (ver Anexo 3). La territorialidad de machos se hembras fue 1= especies no-territoriales (ruterías) y 2 = especies territoriales, considerando aquellas especies en las que se conoce que ambos sexos establecen y defienden territorios separados. El rango de distribución fue calculado usando los mapas de Ridgely et al. (2003) en QGIS v.2.18 (Quantum GIS 2017). Los mapas están en formato shapefile (.shp), y es una compilación de NatureServe. El área reportada es expresada en Ha. Adicionalmente, el sistema de apareamiento fue categorizado como 1) especies que no forman leks y 2) especies que forman leks. Finalmente, al estatus migratorio se le asignó 1 = residente, 2 = migrante altitudinal, y 3 = migrante latitudinal (usamos del Hoyo et al. 2016).

3.5.2 Filogenia

Utilizamos la filogenia molecular de McGuire y colaboradores (2014, filogenia MCC). Dicha filogenia incluye 284 especies (436 especímenes), seis genes y cinco loci. Para los colibríes –y la mayoría de las especies fuera del grupo, McGuire et al. (2014) colectaron 6461 datos de posiciones de alineación de secuencias de ADN que representan seis genes (cuatro nucleares y dos mitocondriales del RNAt). Los genes nucleares incluyen al intrón 7 de fibrinógeno beta

/FGB), el intrón 5 del gen de adenilato kinasa (AK1), un segmento del gen de ornitina descarboxilasa extendido desde el exón 6 al inicio del exón 8 (ODC), y un segmento del gen de la tirosina z-ligado al músculo esquelético receptor incluyendo partes del exón 4 y 5 y del intrón que interviene (MUSK). Las secuencias de genes mitocondriales incluyen la subunidad 2 de deshidrogenada NADH completa (ND2), aproximadamente la mitad de la subunidad 4 deshidrogenasa NADH (ND4) y el ARNt de los costados de cada uno de los genes codificadores de proteínas.

La filogenia incluye las longitudes de rama, las cuales fueron calculadas por McGuire et al. (2014). Usamos el programa Mesquite versión 2.75 (Maddison y Maddison 2011) para editar los nombres de la filogenia, esto es necesario para que los nombres y la filogenia pueda ser usada en los análisis comparativos y reconstrucción ancestral (Revell 2012, 2017).

3.5.3 Reconstrucción de estados ancestrales de dicromatismo sexual

Estimamos el estado de los caracteres ancestrales, y la incertidumbre asociada para los caracteres discretos por el método early-burst (ER). EB se ajusta a un modelo donde la tasa de la evolución aumenta o disminuye exponencialmente en el tiempo, bajo el modelo de $r[t]=r[0]*exp(a*t)$, donde $r[0]$ es la tasa inicial, a es el cambio de tasa en el parámetro, y t es el tiempo. El método predice que los subclados jóvenes, que se diversifican al dinal de una supuesta radiación, exhibirán menos variación que los caldos más antiguos (Harmon et al. 2003, 2010). Utilizamos los paquetes *ape* y *phytools* (Revell 2012, 2017, Paradis et al. 2004).

Adicionalmente, estimamos la señal filogenética, y su significancia fue determinada comparando la varianza del contraste independiente estandarizado para los valores de las ramas terminales contra los datos aleatorizados (1000 aleatorizaciones), y el estadístico K proporciona una métrica de esta señal. (Blomberg y Garland 2002, Blomberg et al. 2003). El análisis se realizó usando los puntajes del DS y utilizamos los paquetes de “*picante*” y “*phytools*” (Revell 2012, 2017, Kembel et al. 2016).

3.5.4 Análisis filogenéticos comparativos

Para analizar el efecto del sistema de apareamiento, territorialidad, estatus migratorio y rango de distribución en el DS en colibríes, nosotros usamos PGLS (Pagel 1997, 1999, Garland y Ives 2000, Freckleton et al. 2002, Jetz y Freckleton 2015). PGLS es un método comparativo que incorpora la autocorrelación filogenética de los datos en la estructura de error (matriz de varianza-covarianza), donde es especificada por la filogenia (Martins y Hansen 1997, Freckleton et al. 2002). Usamos los PGLS para analizar la máxima-verosimilitud del coeficiente de regresión evolutivo entre los rasgos (Pagel 1997, 1999). También estimamos el parámetro de ponderación λ con el fin de mejorar el ajuste de los datos al modelo y de corregir por efectos filogenéticos en todos los modelos GLS (Pagel 1997, 1999). La estimación de λ permite conocer si la filogenia predice correctamente los patrones de covarianza en las especies dado los valores de los caracteres, es decir, estima si la filogenia predice los patrones de los datos (Pagel 1999). Valores de $\lambda=0$ indican que la característica dada evoluciona independientemente de la filogenia y $\lambda=1$ indica que la característica evoluciona de acuerdo a la topología de la filogenia. Adicionalmente, analizamos la relación entre DS (variable dependiente) y la territorialidad de machos y hembras, sistema de apareamiento, rango de distribución y estatus migratorio (variables independientes) en una serie de modelos de PGLS. Iniciamos con un modelo saturado que incluyó todas las variables independientes y sus interacciones de primer orden. El mejor modelo fue seleccionado mediante AIC, peso de AIC y Δ AIC.

Todas las figuras y análisis fueron elaborados usando el programa R ver. 3.3.3 (<www.r-project.org>), usando los paquetes caper (Orme et al. 2011), MuMIn (Barton 2016).

3.6 Resultados

La reconstrucción de estados ancestrales sugiere que los colibríes actuales evolucionaron de especies sexualmente dimórficas (probabilidad de 0.301; $\beta \pm S. E.$; 0.0173 ± 0.0013) sugiriendo que los machos en algunas especies evolucionaron a colores pálidos, mientras que, en otras especies, las hembras adquirieron plumajes coloridos, similares al macho (Figura 5 y Figura 6). Adicionalmente, la señal filogenética del DS es estadísticamente significativa ($K = 0.347$, $p < 0.001$).

Adicionalmente, la selección de modelos se hizo por AIC, siendo el mejor modelo el número 4 (ver Tabla 4) y los parámetros de todos los modelos son mostrados en la Tabla 5.

Ahora bien, en todos los clados propuestos por McGuire et al. (2014) hay especies dimórficas y monomórficas con gran variabilidad (Figura 7). Sin embargo, las especies monomórficas pálidas fueron más comunes en estados ancestrales, como Pheathorninae, pero las tendencias no fueron estadísticamente significativas (-0.0003 ± 0.248 , $F_{1,274} < 0.0001$, $P = 0.999$, $\lambda = 1.000$).

Encontramos una interacción significativa entre la territorialidad del macho y el sistema de apareamiento ($\beta \pm S. E.$; 2.604 ± 1.182 , $t = 2.202$, $P = 0.034$), esto sugiere que las especies donde los machos muestran conducta de territorialidad y forman leks son más dimórficos (ver Figura 8). La territorialidad no predice el DS en colibríes (machos: 1.981 ± 1.498 , $t = 1.322$, $P = 0.194$; hembras: -2.122 ± 1.484 , $t = -1.429$, $P = 0.161$), ni el rango de distribución (0.588 ± 0.603 , $t = 0.975$, $p = 0.336$), estatus migratorio (7.288 ± 4.702 , $t = 1.549$, $p = 0.130$) o sistema de apareamiento (1.635 ± 1.271 , $t = 1.286$, $P = 0.206$).

Figura 5. Fenograma de la reconstrucción ancestral. Para la clasificación del dicromatismo sexual ver Métodos. Usamos datos discretos para 277 especies.

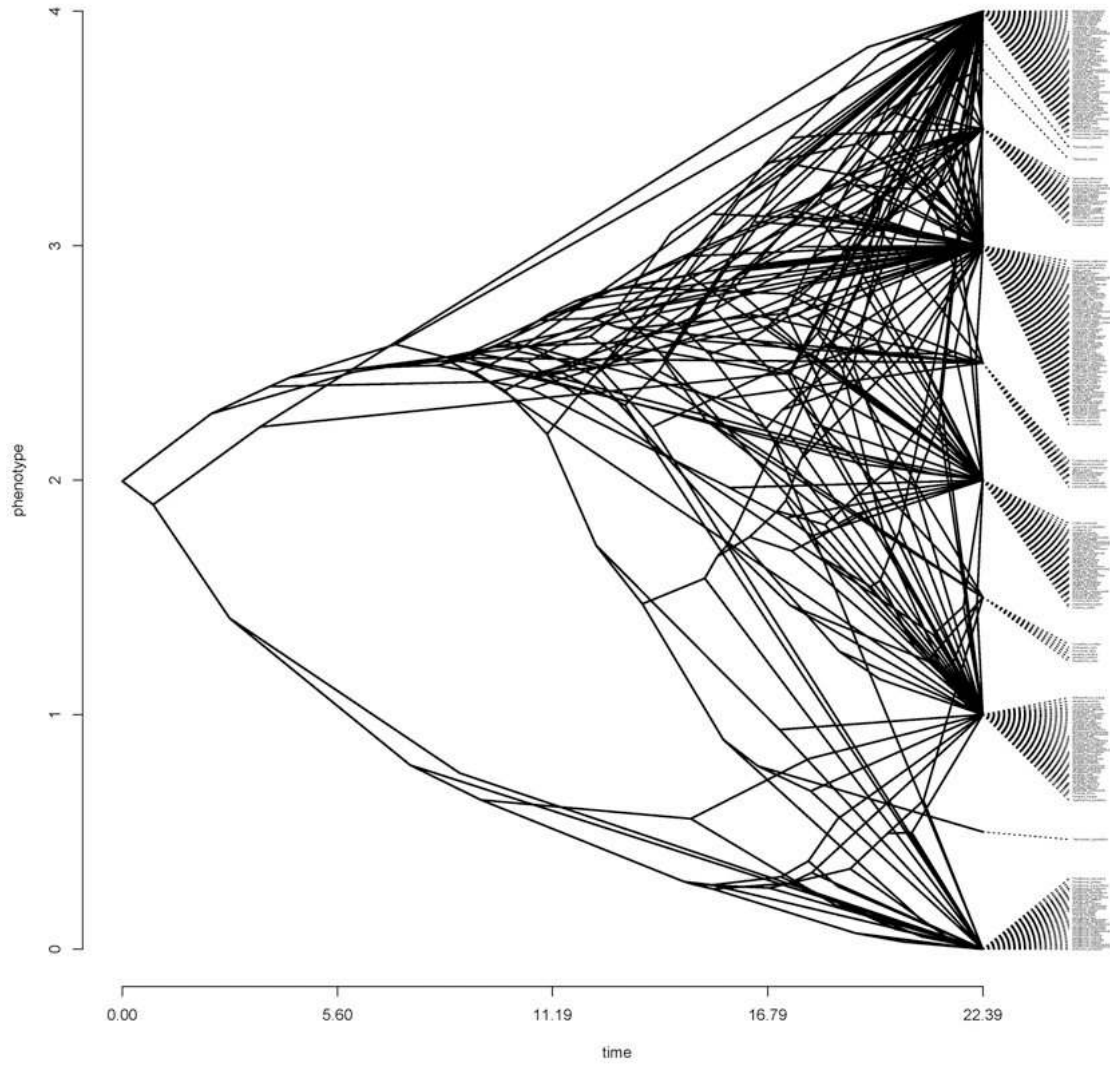


Figura 6. Reconstrucción ancestral mapeado en la topología de la filogenia (filograma). Ver los métodos para la clasificación del dicromatismo sexual.

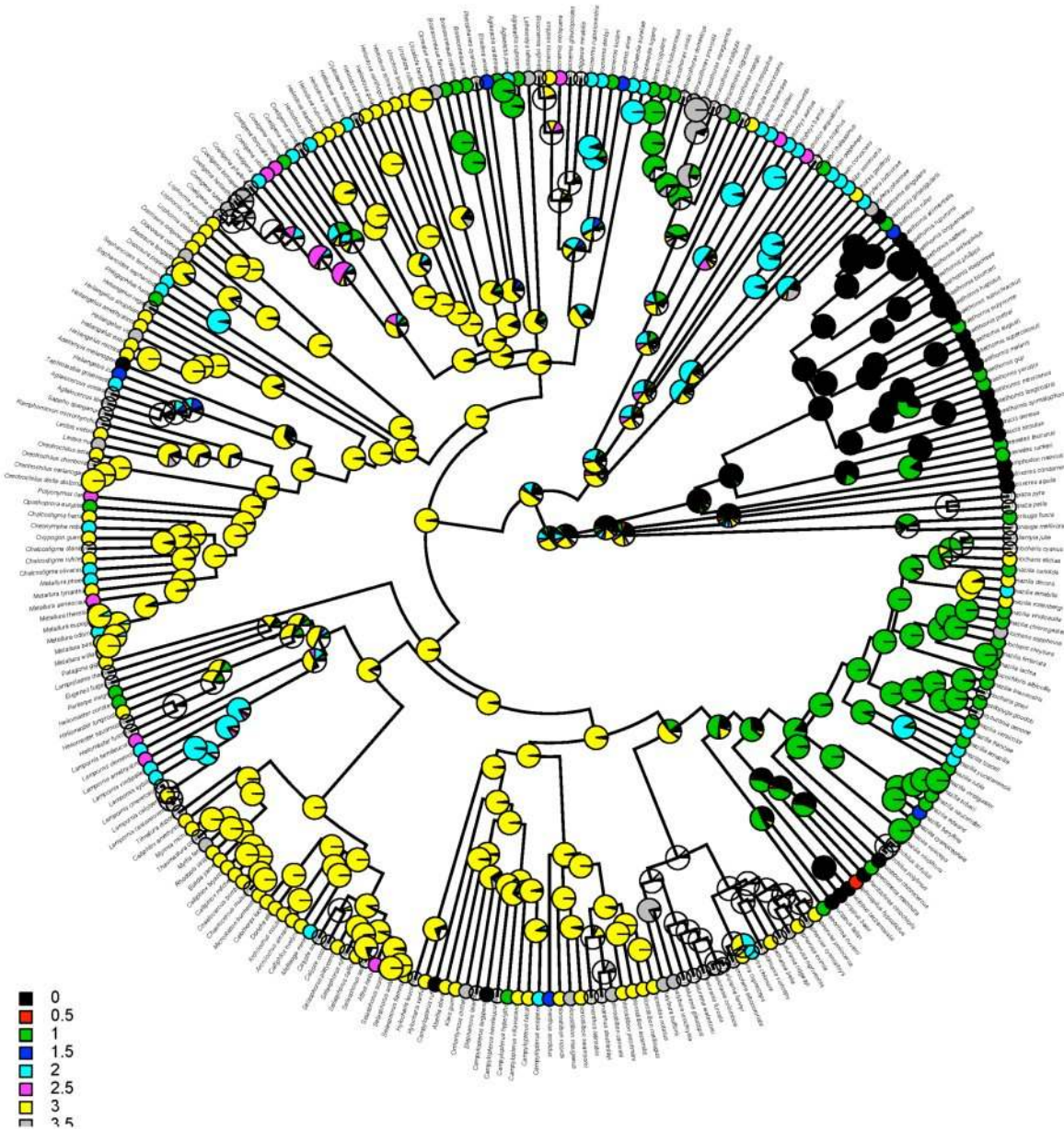


Figura 7. Variación del dicromatismo sexual por clado (usamos los clados propuestos por McGuire et al. 2014).

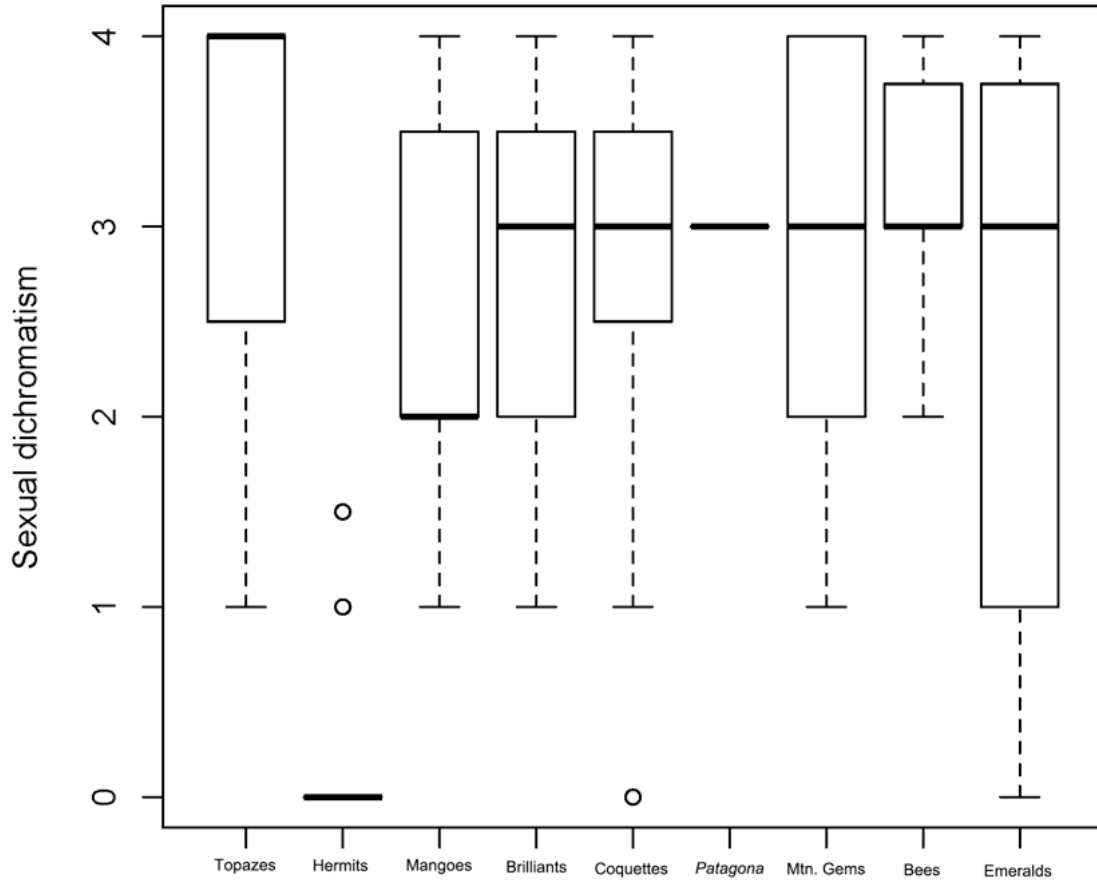


Figura 8. Dicromatismo sexual en colibríes, interacción entre territorialidad del macho y sistema de apareamiento, $R^2= 0.128$, $N = 93$ especies. La clasificación de la territorialidad y sistema de apareamiento son descritas en los métodos. La figura no muestra corrección filogenética de los datos.

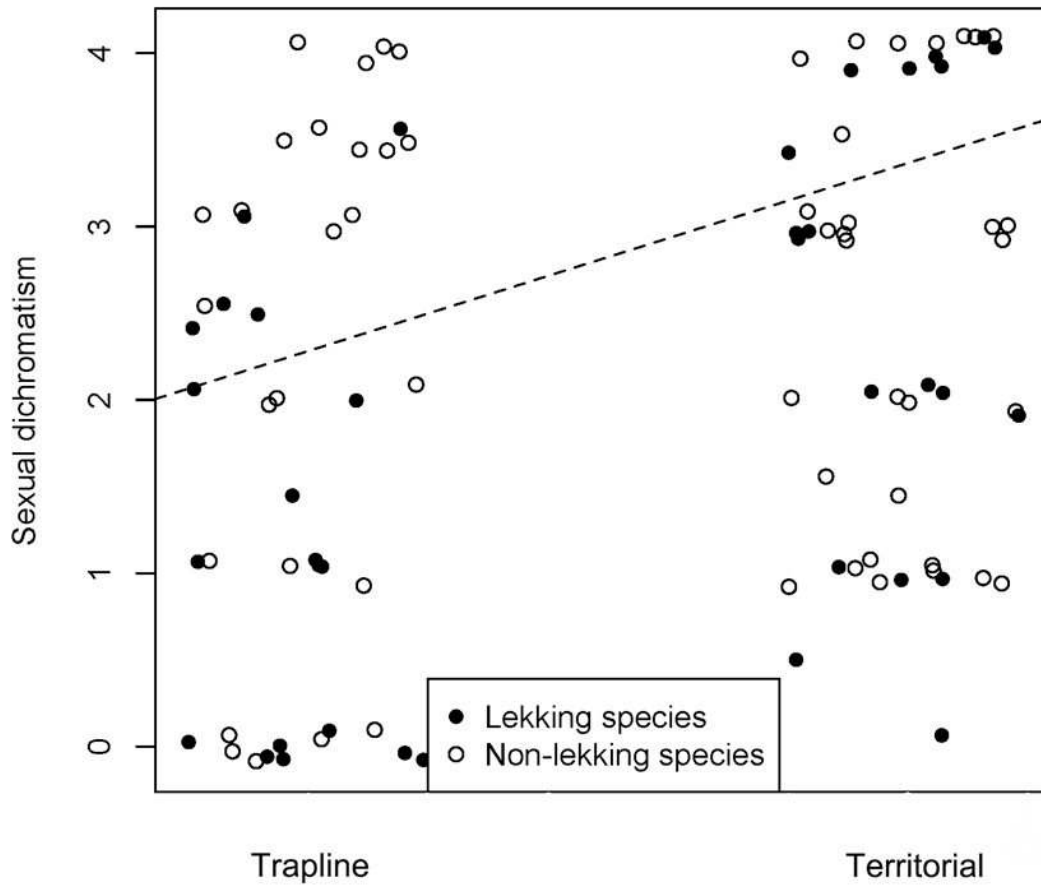


Table 4: Selección de modelos del dicromatismo sexual (variable dependiente) y sistema de apareamiento, territorialidad de machos y hembras, rango de distribución y estatus migratorio (variables independientes). Se muestran los AIC y parámetros de todos los modelos.

Model	DF	AIC	ΔAIC	Weight
Model 4	12	155.74	0	0.251
Model 5	11	155.875	0.135	0.235
Model 6	10	156.56	0.82	0.167
Model 3	13	157.283	1.543	0.116
Model 10	6	158.206	2.466	0.073
Model 2	14	159.246	3.506	0.044
Model 9	7	159.35	3.61	0.041
Model 8	8	159.952	4.212	0.031
Model 7	9	160.491	4.751	0.023
Model 1	15	161.043	5.303	0.017

Tabla 5. Relación entre dicromatismo sexual (variable dependiente) y territorialidad de machos y hembras, sistema de apareamiento, estatus migratorio y rango de distribución usando PGLS en colibríes. λ es el parámetro de ponderación de los PGLS (ver Freckleton et al. 2002). M=macho, H=hembra, SA= Sistema de apareamiento. Se muestran los parámetros de todos los modelos.

Modelo: variables independientes		Coefficiente de Regresión \pm SE	<i>t</i>	<i>P</i>
Modelo 1	Estatus migratorio	7.724 \pm 5.641	1.369	0.18
	Territorialidad M	6.105 \pm 6.310	0.967	0.34
	Territorialidad H	-3.887 \pm 8.614	-0.451	0.654
	SA	4.861 \pm 8.841	0.549	0.586
	Rango de distribución	0.971 \pm 0.854	1.136	0.264
	Estatus migratorio*Male territoriality	-2.174 \pm 1.481	-1.467	0.151
	Estatus migratorio*Territorialidad H	2.433 \pm 1.443	1.685	0.101
	Estatus migratorio*SA	-0.849 \pm 1.058	-0.802	0.428
	Estatus migratorio*Rango de distribución	-0.630 \pm 0.509	-1.237	0.224
	Territorialidad M*SA	2.688 \pm 1.243	2.162	0.038

	Territorialidad M*Rango de distribución	-0.428 ± 0.628	-0.682	0.5
	Territorialidad H*SA	-2.313 ± 1.388	-1.727	0.093
	Territorialidad H*Rango de distribución	0.173 ± 0.829	0.209	0.835
	SA*Rango de distribución	-0.327 ± 0.865	-0.378	0.707
Modelo 2	Estatus migratorio	7.742 ± 5.608	1.38	0.176
	Territorialidad M	5.662 ± 6.169	0.917	0.365
	Territorialidad H	-3.401 ± 8.367	-0.406	0.687
	SA	1.566 ± 1.339	1.169	0.25
	Rango de distribución	0.892 ± 0.821	1.086	0.285
	Estatus migratorio*Territorialidad M	-2.237 ± 1.454	-1.538	0.133
	Estatus migratorio*Territorialidad H	2.405 ± 1.426	1.686	0.101
	Estatus migratorio*SA	-1.067 ± 0.882	-1.209	0.234
	Estatus migratorio*Rango de distribución	-0.625 ± 0.505	-1.235	0.225
	Territorialidad M*SA	2.725 ± 1.221	2.232	0.032

	Territorialidad M*Rango de distribución	-0.378 ± 0.612	-0.617	0.54
	Territorialidad H*SA	-2.268 ± 1.319	-1.718	0.094
	Territorialidad H*Rango de distribución	0.132 ± 0.808	0.163	0.87
Modelo 3	Estatus migratorio	7.201 ± 4.542	1.585	0.1222
	Territorialidad M	5.322 ± 5.590	0.952	0.347
	Territorialidad H	-2.056 ± 1.494	-1.376	0.177
	SA	1.528 ± 1.302	1.173	0.248
	Rango de distribución	0.836 ± 0.731	1.143	0.26
	Estatus migratorio*Male territoriality	-2.292 ± 1.386	-1.653	0.107
	Estatus migratorio*Territorialidad H	2.496 ± 1.296	1.925	0.062
	Estatus migratorio*SA	-1.022 ± 0.827	-1.234	0.225
	Estatus migratorio*Rango de distribución	-0.577 ± 0.411	-1.401	0.17

	Territorialidad M*SA	2-735 ± 1.202	2.273	0.029
	Territorialidad M*Rango de distribución	-0.341 ± 0.545	-0.626	0.535
	Territorialidad H*SA	-0.346 ± 1.218	-1.925	0.062
Modelo 4	Estatus migratorio	7.288 ± 4.702	1.549	0.13
	Territorialidad M	1.981 ± 1.498	1.322	0.194
	Territorialidad H	-2.122 ± 1.484	-1.429	0.161
	SA	1.635 ± 1.271	1.286	0.206
	Rango de distribución	0.588 ± 0.603	0.975	0.336
	Estatus migratorio*Male territoriality	-2.488 ± 1.343	-1.851	0.072
	Estatus migratorio*Territorialidad H	2.503 ± 1.291	1.937	0.06
	Estatus migratorio*SA	-1.042 ± 0.816	-1.276	0.21
	Estatus migratorio*Rango de distribución	-0.571 ± 0.426	-1.341	0.188

	Territorialidad M*SA	2.604 ± 1.182	2.202	0.034
	Territorialidad H*SA	-2.226 ± 1.205	-1.846	0.073
Modelo 5	Estatus migratorio	7.432 ± 4.669	1.591	0.12
	Territorialidad M	2.388 ± 1.473	1.621	0.113
	Territorialidad H	-2.718 ± 1.418	-1.916	0.063
	SA	0.132 ± 0.480	0.276	0.783
	Rango de distribución	0.663 ± 0.599	1.107	0.275
	Estatus migratorio*Male territoriality	-3.045 ± 1.279	-2.379	0.022
	Estatus migratorio*Territorialidad H	3.244 ± 1.279	2.792	0.008
	Estatus migratorio*Rango de distribución	-0.622 ± 0.421	-1.477	0.148
	Territorialidad M*SA	3.019 ± 1.145	2.635	0.012
	Territorialidad H*SA	-2.648 ± 1.162	-2.277	0.028

Modelo 6	Estatus migratorio	0.567 ± 0.507	1.117	0.271
	Territorialidad M	2.496 ± 1.501	1.662	0.104
	Territorialidad H	-2.638 ± 1.462	-1.804	0.079
	SA	0.117 ± 0.489	0.24	0.811
	Rango de distribución	-0.115 ± 0.270	-0.425	0.672
	Estatus migratorio*Male territoriality	-3.115 ± 1.301	-2.394	0.021
	Estatus migratorio*Territorialidad H	3.183 ± 1.187	2.68	0.01
	Territorialidad M*SA	2.988 ± 1.171	2.551	0.014
	Territorialidad H*SA	-2.708 ± 1.197	-2.262	0.029
Modelo 7	Estatus migratorio	0.583 ± 0.542	1.075	0.289
	Territorialidad M	1.584 ± 1.525	1.045	0.302
	Territorialidad H	-2.129 ± 1.595	-1.335	0.189
	SA	0.092 ± 0.522	0.176	0.86
	Rango de distribución	-0.177 ± 0.297	-0.594	0.555

	Estatus migratorio*Male territoriality	-1.644 ± 1.152	-1.426	0.161
	Estatus migratorio*Territorialidad H	1.883 ± 1.103	1.706	0.096
	Territorialidad M*SA	0.859 ± 0.771	1.142	0.272
Modelo 8	Estatus migratorio	0.580 ± 0.548	1.057	0.296
	Territorialidad M	1.476 ± 1.528	0.966	0.339
	Territorialidad H	-1.561 ± 1.510	-1.033	0.307
	SA	0.393 ± 0.408	0.963	0.341
	Rango de distribución	-0.264 ± 0.299	-0.884	0.381
	Estatus migratorio*Male territoriality	-1.257 ± 1.079	-1.164	0.251
	Estatus migratorio*Territorialidad H	1.438 ± 1.017	1.414	0.165
Modelo 9	Estatus migratorio	0.219 ± 0.447	0.49	0.626
	Territorialidad M	-0.240 ± 0.455	-0.528	0.6
	Territorialidad H	-0.328 ± 0.942	-0.348	0.729

	SA	0.394 ± 0.387	1.018	0.314
	Rango de distribución	-0.254 ± 0.283	-0.898	0.374
	Estatus migratorio*Territorialidad H	0.530 ± 0.582	0.909	0.368
Modelo 10	Estatus migratorio	0.502 ± 0.301	1.665	0.103
	Territorialidad M	-0.193 ± 0.461	-0.419	0.677
	Territorialidad H	0.419 ± 0.538	0.779	0.44
	SA	0.237 ± 0.373	0.635	0.528
	Rango de distribución	-0.221 ± 0.288	-0.768	0.446

Model 1: $\lambda = 0.976$. Adjusted $r^2 = 0.124$, $F_{14,32} = 1.466$, $P = 0.180$

Model 2: $\lambda = 0.970$. Adjusted $r^2 = 0.153$, $F_{13,33} = 1.59$, $P = 0.138$

Model 3: $\lambda = 0.973$. Adjusted $r^2 = 0.169$, $F_{12,34} = 1.782$, $P = 0.092$

Model 4: $\lambda = 0.952$. Adjusted $r^2 = 0.172$, $F_{11,35} = 1.869$, $P = 0.079$

Model 5: $\lambda = 0.960$. Adjusted $r^2 = 0.162$, $F_{10,36} = 1.89$, $P = 0.079$

Model 6: $\lambda = 0.930$. Adjusted $r^2 = 0.122$, $F_{9,37} = 1.715$, $P = 0.120$

Model 7: $\lambda = 0.766$. Adjusted $r^2 = 0.001$, $F_{8,38} = 1.01$, $P = 0.444$

Model 8: $\lambda = 0.649$. Adjusted $r^2 = -0.004$, $F_{7,39} = 0.973$, $P = 0.464$

Model 9: $\lambda = 0.878$. Adjusted $r^2 = 0.005$, $F_{6,40} = 1.044$, $P = 0.412$

Model 10: $\lambda = 0.779$. Adjusted $r^2 = -0.0005$, $F_{5,41} = 0.995$, $P = 0.432$

3.7 Discusión

En muchas especies de aves, los machos tienen ornamentos y colores brillantes, mientras que las hembras usualmente son menos coloridas y más crípticas, y este patrón generalmente es explicado por selección sexual en machos y selección natural en hembras (Andersson 1994, Amundsen et al. 1997). La coloración brillante en los machos ha evolucionado a través de la elección de la hembra y/o la competencia macho-macho por parejas (Burns 1998). En este trabajo evaluamos si el dicromatismo sexual (DS) podría explicarse por la territorialidad, sistema de apareamiento y la capacidad de dispersión en colibríes (estatus migratorio y rango de distribución).

La selección sexual es la teoría más aceptada para la evolución de los ornamentos exagerados en machos, y Amundsen (2000) sugiere que los ornamentos en las hembras evolucionaron independientemente de los ornamentos de los machos. Ahora, los colibríes representan una familia de aves (Trochilidae) donde el dimorfismo sexual está ampliamente presente (Bleiweiss 1992). Nuestros resultados de la reconstrucción de estados ancestrales muestran que el ancestro común de los colibríes fue una especie dimórfica, sugiriendo dos líneas evolutivas, una donde los machos evolucionaron a plumajes pálidos, y otra donde las hembras adquirieron plumajes coloridos y brillantes (ver Figura 5 y Figura 6). Owens y Hartley (1998) mencionan que en los sistemas polígamos, el sexo más competitivo tiende a ser más ornamentado, colorido y grande, mientras que las diferencias en el cuidado parental entre los sexos conducen a que el sexo que provee el cuidado sea de plumaje más pálido (críptico). En colibríes, varios autores muestran que el cuidado es uniparental, siendo proveído por las hembras (Collias y Collias 1984, Clutton-Brock 1991, Brown 1992, Baltosser 1996), y esto coincide con lo que Owens y Hartley sugieren.

La presencia de la conducta de lek se ha reportado en varias especies de colibríes (Snow 1977, Stiles y Wolf 1979, Höglund 1989, Atwood et al. 1991, Höglund y Sillén-Tullberg 1994, Pizo y Silva 2001, Ramjohn et al. 2003, Pizo 2012) y ha evolucionado independientemente entre los clados de colibríes. Las aves que forman leks tienden a ser sexualmente más dimórficas en tamaño y color que las aves polígamas no-lek o aquellas que presentan monogamia social,

debido a que probablemente los machos en las especies leks experimentan selección sexual más intensa (comparada con hembras y machos de especies no-leks; Oakes 1992). Esto es consistente con nuestros resultados, donde la especie que forman leks son más dimórficas. Sin embargo, Höglund (1961) estudió la relación entre la presencia de dimorfismo sexual en plumaje y la presencia de leks, sin encontrar relación estadística. Esta discrepancia con nuestros resultados puede ser debido al sistema de puntuación dicotómica empleada por Höglund. Adicionalmente, Oakes (1992) sugirió que las especies leks pueden tener vocalizaciones menos complejas y un comportamiento de apareamiento porque la elección de pareja está basada en el plumaje. Pero ¿por qué la selección sexual puede producir dimorfismo en algunas especies que forman leks pero no en otras? Darwin (1871) reconoció que la competencia intrasexual puede favorecer la evolución exagerada de caracteres en ambos sexos mientras que Trail (1990) sugiere que el monocromatismo en especies de aves que forman leks, donde algunas veces evolucionó a plumajes exagerados en ambos sexos es resultado de la intensa competencia intrasexual. Ahora, la selección social (selección de hipótesis social) puede favorecer que las hembras muestren apariencia parecida a la de los machos por una variedad de formas.

Adicionalmente, la territorialidad es definida como la defensa agresiva de los recursos alimenticios (Carpenter y MacMillen 1976, Powers y Conley 1994, Camfield 2006), y puede ser adaptativo si los beneficios de defender un territorio son mayores que los costos de defensa (Powers y McKee 1994). En varias especies de colibríes, tanto machos como hembras defienden territorios separados, y la presencia de iridiscencia y colores brillantes se ha relacionado con el éxito en la defensa de territorios (Wolf 1969, 1975, Bleiweiss 1985, 1992, Endler 1993, Marchetti 1993). Nosotros no encontramos relación entre la territorialidad (machos y hembras) y el DS, y esto es consistente con Jiménez-Valdés (2008). La territorialidad es una conducta con plasticidad y sus cambios dependen de las condiciones ecológicas locales, tales como la disponibilidad de alimento y las competencias intraespecíficas (Wolf y Stiles 1970). Un claro ejemplo de esta plasticidad en la conducta es *Hylocharis leucotis* que puede tener conducta de territorial o rutero dependiendo de la disponibilidad de néctar y de la variación en abundancia de otras especies de colibríes durante el año (Rodríguez-Flores 2009, Rodríguez-Flores y Arizmendi 2016).

Varios estudios han documentado que los taxa sexualmente dimórficos tienen rangos geográficos extendidos (Badyaev and Ghalambor 1998, Price 1998), sin embargo, nuestros resultados no soportan estas hipótesis, dado que no encontramos relación entre el rango de distribución y el DS. Las especies con rango geográfico más amplio son generalmente especies migrantes, y encontramos que las especies migrantes son más dicromáticas que las especies residentes. Esto puede explicarse por los períodos cortos de reproducción de las especies migrantes durante los cuales, la presencia de atributos sexuales conspicuos puede ser clave para una rápida elección de pareja (Hamilton 1961, Badyaev y Hill 2003); las especies residentes, por el contrario, tienen más tiempo para la elección de pareja (Slagsvold y Lofjeld 1997). Hamilton (1961) sugiere que la coloración pálida de las hembras puede reducir la agresión intrasexual durante el periodo de formación de parejas y que el DS incrementa en especies migratorias para un fácil reconocimiento de parejas, sin embargo, nosotros no encontramos relación entre estas dos variables. Ahora bien, la variación latitudinal en el DS podría ser explicada por la variación geográfica en los patrones de selección natural, tales como las diferencias latitudinales en el riesgo de depredación (Skutch 1962, Martin 1996, Boyle 2008), pero son necesarios futuros estudios para soportar estas hipótesis.

En colibríes, está claro que el dimorfismo sexual ha evolucionado en varias direcciones a lo largo de la filogenia, derivado de un ancestro sexualmente dimórfico en la diversidad de combinaciones hoy en día. Esto puede deberse a la selección sexual actuando sola o en combinación con otras fuerzas selectivas, por ejemplo, la influencia de condiciones ecológicas altamente variables (la luz) y estacionales a los cuales se enfrentan los colibríes (Endler 1993, McGraw et al. 2002, Badyaev y Hill 2003). La combinación de tales fuerzas puede conducir a una diversidad de estrategias tanto reproductivas como de comportamiento alimentario presentadas por los colibríes.

3.8 Conclusiones

- Los machos territoriales muestran tendencia a ser más coloridos que los machos no-territoriales.
- La territorialidad de las hembras no predice la dirección del DS.
- Las especies formadoras de leks y que son territoriales muestran tendencia a ser más dimórficas.
- Las especies migrantes latitudinales tienden a ser dicromáticas sexualmente a diferencia de las especies residentes.
- El rango de distribución no es buen predictor para el DS en colibríes.

3.9 Literatura Citada

- Amudsen T. 2000. Why are female birds ornamented? *Tree*. 15:149-155
- Amundsen T, Forsgren E, Hansen LTT. 1997. On the fraction of female ornaments: male bluethroats prefer colourful females. *Proceedings of Royal Society of London, Series B*. 264: 1579-1586
- Andersson M. 1982. Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature* 299: 818-820
- Andersson M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press.
- Badyaev AV, Hill GE. 2000. Evolution of sexual dichromatism: contribution of carotenoid- versus melanin-based coloration. *Biological Journal of the Linnean Society*. 69:153-172
- Badyaev AV, Hill GE. 2003. Avian sexual dichromatism in relation to phylogeny and ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 27-49
- Badyaev AV. 1997a. Altitudinal variation in sexual dimorphism: a new pattern and alternative hypothesis. *Behavioral Ecology* 8: 675-690
- Badyaev AV. 1997b. Avian life history variation along altitudinal gradients: an example with cardueline finches. *Oecologia*. 111:365-74
- Badyaev AV, Young RL. 2004. Complexity and integration in sexual ornamentation: an example with carotenoid and melanin plumage pigmentation. *Journal of Evolutionary Biology*, 17: 1317–1327
- Badyaev AV, Ghalambor CK. 1998. Does a trade-off exist between sexual ornamentation and ecological plasticity? Sexual dichromatism and occupied elevational range in finches. *Oikos*. 82:319-324
- Bailey SF. 1978. Latitudinal gradients in colors and patterns of passerine birds. *Condor*. 80:372-381
- Baker RE, Parker GA. 1979. The evolution of birds coloration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 287: 63-130
- Bartón, K. 2016. MuMIn: multi-model inference. R package ver. 1.15.6. – < www.cran.r-project.org/package=MuMIn>
- Bell RC, Zamudio KR. 2012. Sexual dichromatism in frogs: natural selection, sexual selection and unexpected diversity. *Biological Science* 279:4687-4693

- Bisazza A, Marconato A, Marin G. 1989. Male competition and female choice in *Padogobius martensi* (Pisces: Gobiidae). *Animal behavior* 38: 406—413
- Bleiweis R. 1985. Iridescent polychromatism in a female hummingbird: is it related to feeding strategies? *Auk*. 102:701-713
- Bleiweiss R. 1992. Reversed plumage ontogeny on a female hummingbirds: implications for evolution of iridescent colours and sexual dichromatism. *Biological Journal of the Linnean Society*. 47:183-195
- Bleiweiss R. 1997. Covariation of sexual dichromatism and plumage colours in lekking and non-lekking birds: A comparative analysis. *Evolutionary ecology* 11: 217-235
- Boyle A. 2008. Can variation in risk of nest predation explain altitudinal migration in tropical birds? *Oecologia* 155: 397-403 pp
- Brown JL. 1964. The Ecolution of diversity in avian territorial systems. *The Wilson Bulletin* 6: 160-169.
- Buchanan KL, Catchpole CK. 1997. Female choice in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: multiple cues from song and territory quality. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 264: 521-526.
- Burns KJ. 1998. A phylogenetic perspective on the evolution of sexual dichromatism in tangers (Thraupidae): the role of female versus male plumage. *Evolution* 52: 1219-1224
- Butcher GS, Rohwer S. 1988. Bill colour preferences of zebra finches. *Ethology* 76: 133-151.
- Butcher GS, Rohwer S. 1989. The evolution of conspicuous and distinctive coloration for communication in birds. *Current Ornithology* 6: 51-107.
- Candolin U. 1998. Male-male competition facilitates female choice in sticklebacks. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 266: 785-789
- Carpenter FL, MacMillen R.E. 1976. Threshold model of feeding territoriality and test a Hawaiian Noheycreeper. *Science*. 194:639-642
- Collias EC, Collias NE, Jacobs CH, McAlary F, Fujimoto JT. 1979. Experimental evidence for facilitation of pair formation by bright color in weaverbirds. *The Condor* 81: 91-93
- Darwin C. 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. London: Murray

- Ehrlich PR, Talbot FH, Russell BC, Anfersson GRV. 1977. The behavior of chaetodontif fishes with special reference to Lorenz's "poster colouration" hypothesis. *J. Zool. Lond.* 183: 213-228
- Endler JA. 1989. Natural and sexual selection on color patterns in poeciliid fishes. *Environmental Biology of Fishes* 9: 173-190.
- Endler, J. A. 1993. The color of light in forest and its implications. – *Ecol. Monogra.* 63: 2-27.
- Fitzpatrick S. 1994. Colourful migratory birds: evidence for a mechanism other than parasite resistance for the maintenance of "good genes" sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London B.* 257:155-160
- Friedman NR, Hofmann CM, Kondo, B, Omland KE. 2009. Correlated evolution of migration and sexual dichromatism in the New Orioles (*Icterus*). *Evolution* 63: 3269-3274
- Garland T Jr, Harvey PH, Ives AR. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology* 41: 18–32.
- Geist V. 1974. On the relationship pf social evolution and ecology in ingulates. *Am. Zool.* 14:205-220
- Hamilton III WJ. 1965. Sun-oriented display of the Anna's hummingbird. *The Wilson Bulletin* 77: 38-44
- Hamilton, W. and Zuk, M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? – *Science.* 218: 384-387.
- Hamilton TH. 1961. On the functions and causes of sexual dimorphism in breeding plumage characters of North American species of warblers and orioles. *American Naturalist* 95: 121-123
- Harvey PH, Pagel MD. 1991. *The comparative method in evolutionary biology.* Oxford University Press, Oxford, UK.
- Höglund J, Alatano RV. 1995. *Leks. Monographs in behavior and ecology.* Princeton University Press. New Jersey.
- Höglund J, Sillén-Tullberg B. 1994. Does lekking promote the evolution of male-biased size dimorphism in birds? On the use of comparative approaches. *American Naturalist* 144 (6): 881-889 pp

- Höglund J. 1989. Size and plumage dimorphism in lek-breeding birds: a comparative analysis. *The American Naturalist* 134: 72-87
- Höglund J, Lindberg A. 1987. Sexual selection in a monomorphic lek-breeding birds: correlates of male mating success in the great snipe *Callinago media*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 21:211-216
- Jiménez-Valdés ML. 2008. Escenario evolutivo del dicrotismo sexual en colibríes (Aves: Trochilidae). Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Ver.
- Kokko, H., Gunnarsson, T. G., Morrells, L. J. and Gill, J. A. 2006. Why do female migratory birds arrive later than males? – *J. Animal Ecol.* 75: 1293 - 1303.
- Kimball T, Ligon JD. 1999. Evolution of avian plumage dichromatism from a proximate perspective. *American Naturalist* 154:182-193
- Kodric-Brown A. 1998. Sexual dichromatism and temporary color changes in the reproduction of fishes. *American Zoologist* 38: 70-81
- Ligon JD. 1999. *The evolution of avian breeding systems*. Oxford Ornithology Series, Oxford University Press, New York.
- Marchetti, K. 1993. Dark habitats and bright birds illustrate the role of the environment in species divergence. – *Nature.* 362: 149-152.
- Martin TE. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: What do we really know? *Journal of Avian Biology* 27: 263-272 pp
- McGuire JA, Witt CC, Remsen JV Jr, Corl A, Rabosky DL, Altshuler DL, Dudley R. 2014. Molecular Phylogenetics and the Diversification of Hummingbirds. *Current Biology* 24:910-916.
- Norris KJ. 1990a. Female choice and the evolution of the conspicuous plumage coloration of monogamous male great tits. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26: 129-138
- Norris KJ. 1990b. Female choice and the quality of parental care in the great tit *Parus major*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27: 275-281
- Norris KJ. 1993. Heritable variation in a plumage indicator of viability in male great tits. *Nature* 362: 537-539
- Oakes EJ. 1992. Lekking and the evolution of sexual dimorphism in birds: comparative approaches. *American Naturalist* 140:665-684 pp

- Omland KE. 1997. Examining two standard assumptions of ancestral reconstructions: repeat loss of dichromatism in dabbling ducks (Anatini). *Evolution*. 51:1636-1646
- Orme CDL, Freckleton RP, Thomas GH, Petzoldt T, Fritz SA. 2011. *caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R* (<http://R-Forge.R-project.org/projects/caper/>).
- Ornelas JF. 1996. El origen y evolución de los colibríes. *Ciencias* 42: 38-47.
- Owens IPF, Hartley IR. 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 265:397-407.
- Pagel M. 1997. Inferring evolutionary processes from phylogenies. *Zoologica Scripta* 26: 331–348.
- Pagel M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401: 877–884.
- Payne RB. 1982. Ecological consequences of song matching: breeding success and intraspecific song mimicry in indigo buntings. *Ecology* 63: 401-411
- Payne RB. 1984. Sexual selection, lek behavior, and sexual size dimorphism in birds. *Ornithological Monographs*. 33: 1–52.
- Powers DR, McKee T. 1994. The effect of food availability on time and energy expenditures of territorial and non-territorial hummingbirds. *Condor*. 96:1064-1075.
- Powers, D. R. and McKee, T. 1994. The effect of food availability on time and energy expenditures of territorial and non-territorial hummingbirds. – *Condor*. 96: 1064-1075.
- Price T, Birch GL. 1996. Repeated evolution of sexual color dimorphism in passerine birds. *Auk*. 113:842-848
- Price, T. 1998. Sexual selection and natural selection in bird speciation. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B*. 353:251-260
- R Core Team. 2014. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at: <http://www.R-project.org/>.
- Ridgely RS, Allnutt TF, Brooks T, McNicol DK, Mehlman DW, Young BE, Zook JR. 2003. Digital distribution maps of the birds of the Western Hemisphere, version 1.0. NatureServe, Arlington, Virginia, USA.

- Robertson HM. 1985. Female dimorphism and mating behavior in a damselfly, *Ischnura ramburi*: females mimicking males. *Anim. Behav.* 33:805-809
- Rodríguez-Flores, C. I. 2009. Dinámica de las estrategias de forrajeo por néctar en colibríes (Aves: Trochilidae) en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (Jalisco, México). – MSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rodríguez-Flores, C. I. and Arizmendi, M. C. 2016. The dynamics of hummingbird dominance and foraging strategies during the winter season in a highland community in Western Mexico. – *J. Zool.* 299: 262-274.
- Rubolini D, Spina F, Saino N. 2004. Protandry and sexual dimorphism in trans-Saharan migratory birds. *Behavioral Ecology.* 15:592-601
- Savalli UM. 1995. The evolution of bird coloration and plumage elaboration: a review of hypotheses. En: Power DM. (ed.) *Current Ornithology*. Vol. 12. Plenum, New York. Pp 141-190
- Searcy WA. 1979. Female choice of mates: a general model for birds and its application to red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *The American Naturalist* 114: 77-100.
- Selander RK. 1972. Sexual selection and dimorphism in birds. In: Cambell B, ed. *Sexual selection and the descent of man* Aldine, Chicago. 180-230
- Sibley CG. 1957. The evolution and taxonomic significance of sexual dimorphism and hybridization in birds. *Condor* 59: 166-191
- Skutch AF. 1962. The constancy of incubation. *Wilson Bulletin* 74: 115-152 pp
- Slagsvold T, Lifjeld J. 1997. Incomplete knowledge of male quality may explain variation in extra-pair paternity in birds. *Behavior.* 134:353-371
- Smith RJ. 1999. Statistics of sexual size dimorphism. *Journal of Human Evolution* 36: 423–458.
- Snow BK. 1972. A field study of the calfbird, *Perissocephalus tricolor*. *Ibis.* 114:139-162
- Spottiswoode, C. N., TØttrup, A. P. and Coppack, T. 2006. Sexual selection predicts advancements of avian spring migration in response to climate change. – *Proc. R. Soc. B.* 273: 3023–3029.
- Stiles FG. 1982. Aggressive and courtship display of the male Anna's hummingbird. *Condor.* 84:208-225

- Stiles FG, Wolf LL. 1979 Ecology and evolution of lek mating behavior in the long-tailed Hermit hummingbird. *Ornithol. Monogr.* No. 27.
- Stuart-Fox DM, Ord TJ. 2004. Sexual selection, natural selection and the evolution of dimorphic coloration and ornamentation in agamid lizards. *Proceeding of the Royal Society of London, Series B* 271: 2249-2255
- Trail PW. 1990. Why should lek-breeders be monomorphic? *Evolution.* 44:1837-1852
- Wallace AR. 1889. *Darwinism: an exposition of the theory of natural selection with some of its applications.* Macmillan, London.
- Wolf LL. 1969. Female territoriality in a tropical hummingbird. *The Auk* 86: 490-504
- Wolf LL. 1975. Female territoriality in the purple-throated carib. *Auk.* 92: 511-522

4. Conclusiones generales

Las diferencias entre los machos y hembras son comunes, y generalmente son en tamaño, coloración y/o conducta. El dimorfismo sexual ha evolucionado de manera independiente entre machos y hembras. Varios autores han sugerido que es la selección sexual la que principalmente actúa en los machos, mientras que en las hembras es la selección natural. Ahora bien, en este estudio nos enfocamos en el dimorfismo sexual en tamaño (DST) y dicromatismo sexual (DS), y se han propuesto hipótesis funcionales para explicar la evolución de estas dos formas de dimorfismo.

Respecto al DST encontramos que, tal y como lo sugiere Colwell (2000), los colibríes exhiben la regla de Rensch la cual dice que el DST incrementa con el tamaño cuando los machos son más grandes que las hembras, y disminuye con el tamaño cuando las hembras son el sexo más grande. Adicionalmente, encontramos que la agilidad de vuelo y la territorialidad de los machos predicen la dirección y evolución del DST, siendo que aquellos machos que muestran conducta de territorialidad y que son más ágiles al vuelo muestran un DST sesgado a machos, es decir, los machos son de mayor tamaño respecto a las hembras.

Por otra parte, las especies no-lekking son más dicromáticas respecto a las especies leks, así mismo, aquellas especies que hacen migraciones latitudinales, las diferencias sexuales en coloración suelen ser más pronunciada.

5. ANEXOS

5.1 Anexo I: Tabla de especies incluidas en el Capítulo II.

Los datos usados en este estudio se obtuvieron de trabajos ya publicados. La referencia del peso tanto para hembras y machos es un promedio de los pesos de las fuentes originales. El sistema de apareamiento se obtuvo como: 0, especies que no forman leks; 1, especies que forman leks. Para la territorialidad se marcó como: 0, machos no territoriales; 1, machos que defienden territorios. La agilidad de vuelo fue estimada como la carga del disco alar (wing disc loading, WDL; ver Métodos). Fuentes: (1) Aldrich 1945, (2) Fox 1954, (3) Skutch 1964, (4) Hamilton III 1965, (5) Rowley 1966, (6) Wolf 1969, (7) Wolf y Stiles 1970, (8) Barash 1971, (9) Colwell 1973, (10) Wolf 1975, (11) Feisinger 1976, (12) Weske y Terborgh 1977, (13) Feisinger y Colwell 1978, (14) Stiles 1982, (15) Stiles 1983, (16) Korich-Brown et al. 1984, (17) Payne 1984, (18) Arizmendi 1986, (19) Colwell 1989, (20) Høglund 1989, (21) Tam et al. 1989, (22) Ornelas 1995, (23) Stiles 1995, (24) Chai y Millard 1997, (25) Johnsgard 1997, (26) Bleiweiss 1998, (27) Cotton 1998a, (28) Cotton 1998b, (29) MacDougall-Shackleton y Harbison 1998, (30) Colwell 2000, (31) Weller 2000, (32) Schuchman et al. 2000, (33) Hurly et al. 2001, (34) Ornelas et al. 2002, (35) Ortiz-Pulido et al. 2002, (36) Howell 2003, (37) Ramjohn et al. 2003, (38) Weller y Schuchmann 2004, (39) Rodríguez-Flores y Stiles 2005, (40) Rodríguez-Flores 2009, (41) Ornelas 2010, (42) Araújo et al. 2011, (43) Díaz-Valenzuela et al. 2011, (44) Gowda et al. 2012, (45) López-Segoviano 2012, (46) Martínez-García et al. 2013, (47) Hernández-Vega 2014, (48) del Hoyo et al. 2015, (49) Feo et al. 2015, (50) Lara (pers. comm).

Especies	Peso del macho (g)	n	Peso de la hembra (g)	n	Longitud alar macho (mm)	n	Longitud alar hembra (mm)	n	Sistema de apareamiento	Territorialidad	Agilidad del macho	Referencias
<i>Abeillia abeillei</i>	2.70	-	2.70	-	47.12	-	43.09	-	-	1	0.02612	14,33
<i>Adelomyia melanogenys</i>	3.89	13	3.41	8	53.25	20	49.10	20	0	0	0.02998	14,22
<i>Aglaeactis castelnaudii</i>	7.75	-	7.75	-	-	-	-	-	-	0	-	14
<i>Aglaeactis cupripennis</i>	7.80	-	7.20	-	-	-	-	-	-	1	-	14
<i>Aglaeactis pamela</i>	7.75	-	7.75	-	-	-	-	-	-	-	-	14
<i>Agelaiocercus coelestis</i>	6.10	9	4.60	5	67.72	9	56.00	6	0	0	0.03002	14,22
<i>Agelaiocercus kingii</i>	5.50	-	4.70	-	53.50	-	53.50	-	-	1	0.04202	14
<i>Amazilia amabilis</i>	4.13	5	3.80	4	59.34	5	56.60	4	1	1	0.02604	14,23,49,50
<i>Amazilia amazilia</i>	5.00	-	4.50	-	60.81	26	57.56	18	0	1	0.03009	14,33,52
<i>Amazilia beryllina</i>	4.54	20	4.14	19	54.90	20	51.72	20	0	1	0.03305	14,22,24,33
<i>Amazilia brevirostris</i>	4.60	-	4.40	-	-	-	-	-	-	-	-	14

<i>Amazilia candida</i>	3.96	20	3.63	17	52.18	20	50.35	20	1	0	0.03178	4,14,22,35
<i>Amazilia chionogaster</i>	5.50	-	4.50	-	57.60	-	55.45	-	-	-	0.03661	14,33
<i>Amazilia cyanocephala</i>	5.49	19	4.80	17	58.45	20	56.59	20	0	0	0.03562	14,22,33,34
<i>Amazilia edward</i>	5.00	-	4.40	-	-	-	-	-	-	1	-	14
<i>Amazilia franciae</i>	4.93	14	4.64	5	53.67	20	51.17	20	0	0	0.03753	14,22,33,35
<i>Amazilia lactea</i>	5.40	1	4.60	1	54.20	-	54.20	-	0	1	0.04026	10,14,33
<i>Amazilia leucogaster</i>	4.50	-	4.30	-	51.80	-	49.75	-	0	-	0.03651	14,33
<i>Amazilia rosenbergi</i>	3.40	1	4.10	2	-	-	-	-	0	-	-	10,14
<i>Amazilia rutila</i>	4.40	19	4.46	19	56.13	20	54.79	20	1	1	0.03074	3,14,22
<i>Amazilia saucerrottei</i>	4.88	6	4.70	3	52.10	15	49.54	11	0	1	0.03917	14,16,22
<i>Amazilia tobaci</i>	4.60	-	4.20	-	52.44	-	53.66	-	0	-	0.03647	33
<i>Amazilia tzacatl</i>	5.22	10	4.91	9	63.48	10	60.47	9	1	1	0.02898	14,22,47,49
<i>Amazilia versicolor</i>	3.50	-	3.35	-	49.14	-	48.06	-	0	-	0.03132	14,22,33
<i>Amazilia violiceps</i>	5.29	17	4.66	16	56.27	20	55.14	20	-	0	0.03678	14,22,27,43
<i>Amazilia</i>	6.00	-	5.50	-	-	-	-	-	-	-	-	14

<i>viridicauda</i>												
<i>Amazilia</i>	5.44	17	5.14	7	58.11	20	55.55	13	1	0	0.03562	14,22,33
<i>viridifrons</i>												
<i>Amazilia</i>	3.87	6	3.37	3	52.30	20	51.22	20	0	0	0.03084	14,22,33
<i>viridigaster</i>												
<i>Amazilia</i>	4.11	18	3.84	16	55.50	20	51.68	18	0	1	0.02932	14,22,33
<i>yucatanensis</i>												
<i>Androdon</i>	7.37	3	6.47	5	65.67	6	65.50	6	1	0	0.03839	6,14,22
<i>aequatorialis</i>												
<i>Anthracothorax</i>	7.10	-	5.50	-	-	-	-	-	-	1	-	14
<i>dominicus</i>												
<i>Anthracothorax</i>	6.43	6	7.13	8	66.32	20	64.27	20	0	0	0.03289	11,14,22
<i>nigricollis</i>												
<i>Anthracothorax</i>	6.83	4	6.07	7	65.14	8	61.62	11	0	0	0.03613	14,22,33
<i>prevostii</i>												
<i>Anthracothorax</i>	8.00	-	6.00	-	-	-	-	-	-	1	-	14
<i>viridigula</i>												
<i>Archilochus</i>	2.55	4	2.95	8	40.59	5	44.99	12	0	1	0.03253	14,22,25,33
<i>alexandri</i>												
<i>Archilochus</i>	2.77	19	3.40	20	40.13	20	43.72	20	0	1	0.03609	14,16,17,22,25,33
<i>colubris</i>												

<i>Atthis heloisa</i>	2.03	3	2.33	4	32.66	3	32.50	2	1	0	0.03873	14,22,27,30,41
<i>Boissonneaua flavescens</i>	8.60	2	7.90	2	74.00	20	70.73	15	-	1	0.03582	14,22
<i>Boissonneaua jardini</i>	9.40	4	8.56	4	76.60	5	71.00	6	-	1	0.03669	14,22
<i>Calliphlox bryantae</i>	3.31	5	3.42	5	41.40	5	42.00	5	1	1	0.04071	14,16
<i>Calliphlox evelynae</i>	2.60	13	3.00	3	39.30	39	40.80	43	-	1	0.03521	18
<i>Calothorax lucifer</i>	3.20	13	3.50	19	35.00	-	37.70	-	-	-	0.05366	14,19,29,33
<i>Calypte anna</i>	4.55	431	4.00	541	49.70	-	49.60	-	1	1	0.03987	1,14,21,25,33, 35,37,47
<i>Calypte costae</i>	3.00	25	3.30	19	43.47	20	44.34	15	0	1	0.03371	14,22,25
<i>Campylopterus ensipennis</i>	10.00	-	9.50	-	-	-	-	-	1	1	-	14,27
<i>Campylopterus falcatus</i>	7.50	8	5.68	5	66.20	20	61.29	16	-	0	0.03849	14,22
<i>Campylopterus hemileucurus</i>	11.22	14	8.86	17	79.40	13	73.10	17	1	1	0.04094	14,16,17,22,23, ,35,50
<i>Campylopterus largipennis</i>	9.80	1	7.50	1	74.35	-	71.40	-	1	1	0.04045	10,14,33

<i>Campylopterus rufus</i>	9.00	1	6.40	1	74.01	-	72.93	-	1	1	0.03747	10,14,33
<i>Campylopterus villaviscensio</i>	8.50	1	6.60	1	-	-	-	-	-	-	-	14
<i>Chalcostigma herrani</i>	6.40	-	5.50	-	-	-	-	-	-	1	-	14
<i>Chalcostigma stanleyi</i>	6.20	-	4.50	-	-	-	-	-	-	1	-	14
<i>Chalybura buffonii</i>	6.18	5	5.67	5	68.10	20	61.92	20	0	0	0.03008	14,22
<i>Chalybura urochrysia</i>	7.06	15	5.13	6	76.55	15	69.33	6	0	1	0.02759	14,49
<i>Chlorostilbon canivetii</i>	2.62	7	2.48	12	45.04	20	43.30	20	0	0	0.02756	3,14,17,22,27
<i>Chlorostilbon maugaeus</i>	3.00	25	2.90	19	48.50	25	46.90	19	0	-	0.02751	14,28,33
<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	2.70	18	2.55	17	43.90	-	42.90	-	0	1	0.02979	10,12,14
<i>Chlorostilbon notatus</i>	8.85	-	7.50	-	-	-	-	-	-	1	-	11,14
<i>Chlorostilbon poortmani</i>	8.00	-	7.00	-	-	-	-	-	-	0	-	14

<i>Chlorostilbon ricordii</i>	3.35	-	3.54	-	52.30	-	50.70	-	0	0	0.0267	14,22,27,33
<i>Chrysolampis mosQUITUS</i>	3.62	3	3.52	4	53.73	15	51.55	9	0	1	0.02743	14,22,33
<i>Chrysuronia oenone</i>	5.50	1	4.80	1	-	-	-	-	1	1	-	10,12,14
<i>Clytolaema rubricauda</i>	8.10	-	6.50	-	-	-	-	-	-	1	-	14
<i>Coeligena coeligena</i>	7.30	-	6.20	-	73.23	-	68.45	-	0	0	0.031	14,33
<i>Coeligena helianthea</i>	7.06	-	6.31	-	71.04	-	67.61	-	-	0	0.03174	14,22
<i>Coeligena lutetiae</i>	7.10	7	6.60	5	74.75	20	70.08	7	0	-	0.02901	14,33
<i>Coeligena torquata</i>	7.53	-	6.74	-	76.27	-	70.30	-	-	0	0.02963	14,22
<i>Coeligena violifer</i>	8.95	6	7.10	4	79.07	9	74.50	7	0	-	0.03291	14,33
<i>Coeligena wilsoni</i>	6.91	6	9.31	8	70.44	12	65.57	12	-	0	0.03157	14,22
<i>Colibri coruscans</i>	7.86	10	6.59	9	76.70	20	69.07	20	1	1	0.0306	14,22
<i>Colibri delphinae</i>	7.20	1	5.30	1	70.60	-	66.80	-	1	0	0.03275	10,14,33
<i>Colibri serrirostris</i>	6.20	-	6.20	-	70.82	-	63.91	-	1	-	0.02804	14,33
<i>Colibri thalassinus</i>	5.68	20	4.46	20	64.33	20	61.56	20	1	1	0.03075	8,14,22,25,32,

<i>Cynanthus doubledayi</i>	2.30	19	2.94	9	46.67	19	47.01	10	-	0	0.02265	22
<i>Cynanthus latirostris</i>	3.55	20	3.81	17	52.85	20	52.19	20	0	1	0.02774	14,22,24,35
<i>Cynanthus sordidus</i>	3.86	18	3.70	15	53.64	20	52.58	20	0	0	0.02934	33
<i>Discosura langsdorffi</i>	2.80	1	2.20	1	-	-	-	-	-	-	-	10,14
<i>Doricha eliza</i>	2.30	1	2.60	3	37.10	2	38.70	-	-	1	0.03464	14,15,22,27,36
<i>Doryfera johannae</i>	6.17	6	6.10	7	60.35	20	64.55	20	0	0	0.03765	14,22
<i>Doryfera ludovicae</i>	6.00	2	5.20	1	58.11	-	56.12	-	0	1	0.03929	10,14,33
<i>Elvira chionura</i>	3.30	-	3.10	-	-	-	-	-	1	-	-	14
<i>Elvira cupreiceps</i>	3.40	3	3.10	-	-	-	-	-	1	-	-	14,17
<i>Ensifera ensifera</i>	13.00	-	13.00	-	-	-	-	-	0	-	-	33
<i>Eriocnemis cupreovertris</i>	5.37	6	4.94	9	59.53	13	57.27	13	-	1	0.03361	14,22
<i>Eriocnemis luciani</i>	6.30	1	6.20	1	67.00	-	67.00	-	0	1	0.03161	14
<i>Eriocnemis vestita</i>	4.46	5	4.58	9	55.65	10	57.36	10	-	1	0.03166	14,22
<i>Eugenes fulgens</i>	7.83	19	6.34	19	71.88	20	67.17	20	0	1	0.03444	7,14,22,25,41

<i>Eulampis holosericeus</i>	6.70	-	5.25	-	-	-	-	-	0	0	-	14,33
<i>Eulampis jugularis</i>	9.90	13	7.90	20	75.60	15	69.60	33	0	1	0.03961	14,20,22,33,57
<i>Eupetomena macroura</i>	8.85	-	6.50	-	-	-	-	-	1	1	-	14,39
<i>Eupherusa cyanophrys</i>	4.69	16	4.09	16	59.98	16	54.96	16	-	0	0.02895	14,22
<i>Eupherusa eximia</i>	4.54	10	4.50	5	59.77	11	54.38	7	0	1	0.0282	14,22,23,33
<i>Eupherusa nigriventris</i>	3.70	-	3.30	-	49.50	-	46.50	-	1	0	0.03266	14,33
<i>Eupherusa poliocerca</i>	4.14	19	3.83	20	60.69	20	54.74	20	0	0	0.025	14,22,33
<i>Eutoxeres aquila</i>	11.92	9	10.40	6	87.48	9	81.55	6	1	0	0.03624	14,22,49,50
<i>Eutoxeres condamini</i>	11.00	1	10.00	1	68.10	-	68.10	-	1	-	0.05354	10,14,33
<i>Florisuga fusca</i>	9.00	-	7.00	-	-	-	-	-	-	1	-	14
<i>Florisuga mellivora</i>	7.02	5	6.48	5	78.12	5	72.76	5	0	0	0.02641	14,22,23,27,49
<i>Glaucis aeneus</i>	5.46	11	5.16	8	63.89	11	60.05	8	0	-	0.02995	14,49
<i>Glaucis hirsutus</i>	6.35	12	5.62	6	59.61	51	54.47	17	1	0	0.03965	12,14,35,42,46
<i>Goethalsia bella</i>	4.00	-	3.00	-	-	-	-	-	-	-	-	14

<i>Goldmania violiceps</i>	4.40	-	3.50	-	-	-	-	-	-	-	-	14
<i>Haplophaedia aureliae</i>	4.60	2	4.21	5	58.75	8	55.22	9	1	1	0.02951	14,22
<i>Haplophaedia lugens</i>	5.50	-	5.50	-	65.10	6	61.90	8	-	-	0.02912	14,44
<i>Heliactin bilophus</i>	2.15	-	2.15	-	-	-	-	-	-	-	-	14
<i>Heliangelus amethysticollis</i>	5.70	-	5.30	-	65.90	-	59.10	-	0	-	0.0295	33
<i>Heliangelus exortis</i>	4.86	9	3.50	2	64.40	10	56.00	7	-	1	0.02626	14,22
<i>Heliodoxa aurescens</i>	6.11	5	5.50	3	59.86	7	56.80	5	-	0	0.03785	14,22
<i>Heliodoxa imperatrix</i>	7.71	7	8.36	5	71.28	7	62.90	10	-	0	0.03445	6,14,22
<i>Heliodoxa jacula</i>	7.60	6	6.61	4	71.35	10	62.90	10	1	0	0.03389	6,14,22
<i>Heliodoxa leadbeateri</i>	8.00	-	7.05	-	70.12	-	62.71	-	0	-	0.03686	6,14,33
<i>Heliodoxa rubinoides</i>	8.20	-	8.70	-	69.86	-	68.06	-	0	-	0.03804	6,14,33
<i>Heliodoxa</i>	9.90	-	7.80	-	66.07	-	64.07	-	-	-	0.05099	14,33

<i>schreibersii</i>												
<i>Heliomaster</i>	7.07	16	6.64	2	63.85	20	63.63	6	-	1	0.03882	14,28,22
<i>constantii</i>												
<i>Heliomaster</i>	5.75	-	5.75	-	-	-	-	-	-	1	-	14
<i>furcifer</i>												
<i>Heliomaster</i>	6.25	-	5.25	-	58.94	-	60.21	-	-	1	0.03985	14,22,33
<i>longirostris</i>												
<i>Heliomaster</i>	5.75	-	5.75	-	-	-	-	-	-	1	-	14
<i>squamosus</i>												
<i>Heliothyx auritus</i>	5.15	-	5.15	-	68.60	-	68.60	-	-	-	0.02472	14
<i>Heliothyx barroti</i>	5.60	2	5.55	3	74.80	2	73.97	3	0	-	0.02286	14,49
<i>Hylocharis</i>	4.30	1	4.20	1	52.90	-	52.10	-	0	-	0.03355	10,14,33
<i>chrysur</i>												
<i>Hylocharis cyanus</i>	3.40	1	3.80	1	48.10	-	44.79	-	0	1	0.03166	10,14,33
<i>Hylocharis eliciae</i>	4.20	1	3.60	1	47.82	-	46.63	-	1	1	0.03954	10,14,16,33
<i>Hylocharis grayi</i>	5.90	1	5.50	1	59.92	-	55.89	-	0	0	0.03648	10,14,33
<i>Hylocharis</i>	3.78	159	3.40	27	55.93	165	52.91	28	1	0	0.02658	14,22,30
<i>leucotis</i>												
<i>Hylocharis</i>	4.30	-	4.10	-	50.65	-	49.87	-	-	1	0.03637	14,33
<i>sapphirina</i>												
<i>Hylocharis</i>	2.99	16	3.14	7	49.88	18	49.68	8	-	0	0.02602	14,22

<i>xantusii</i>												
<i>Juliamyia julie</i>	3.30	1	3.90	1	43.80	-	42.90	-	0	1	0.03656	10,14,33
<i>Klais guimeti</i>	2.95	15	2.80	18	49.60	-	44.90	-	1	0	0.02595	10,14,33
<i>Lafresnaya</i>	5.40	-	5.40	-	-	-	-	-	-	1	-	14
<i>lafresnayi</i>												
<i>Lampornis</i>	5.92	19	5.71	18	66.51	20	60.35	20	1	0	0.03012	14,22,35
<i>amethystinus</i>												
<i>Lampornis</i>	5.95	-	4.90	-	65.80	-	58.50	-	-	1	0.03088	14,33
<i>castaneoventris</i>												
<i>Lampornis</i>	5.90	-	4.90	-	-	-	-	-	-	1	-	14
<i>cinereicauda</i>												
<i>Lampornis</i>	7.91	16	6.00	18	77.68	20	69.89	20	0	1	0.03007	14,22
<i>clemenciae</i>												
<i>Lampornis</i>	6.20	-	5.10	-	64.40	-	58.30	-	0	0	0.0335	14,33
<i>hemileucus</i>												
<i>Lampornis</i>	6.37	11	4.77	18	65.09	14	58.70	20	-	0	0.03374	14,22
<i>viridipallens</i>												
<i>Lepidopyga</i>	3.97	4	3.50	3	47.28	9	46.57	7	0	0	0.03817	14,22,33
<i>goudoti</i>												
<i>Lesbia victoriae</i>	5.10	1	4.50	1	59.90	94	55.30	46	0	-	0.03155	14,53
<i>Leucippus baeri</i>	4.40	1	4.20	1	-	-	-	-	-	-	-	10

<i>Leucippus chlorocercus</i>	5.30	1	4.80	1	-	-	-	-	-	-	-	10
<i>Leucippus taczanowskii</i>	7.20	1	6.00	1	-	-	-	-	-	-	-	10
<i>Leucochloris albicollis</i>	6.50	-	4.50	-	-	-	-	-	-	-	-	14
<i>Lophornis chalybeus</i>	3.00	-	2.40	-	43.83	-	40.96	-	-	-	0.0332	14,33
<i>Lophornis delattrei</i>	3.00	1	2.60	1	38.10	-	36.90	-	0	-	0.04302	14,22,27
<i>Mellisuga minima</i>	2.70	-	3.00	-	-	-	-	-	-	-	-	14
<i>Metallura williami</i>	4.55	-	4.55	-	-	-	-	-	-	1	-	14
<i>Microchera albocoronata</i>	2.52	14	2.55	12	-	-	-	-	1	1	-	14
<i>Myrtis fanny</i>	2.35	-	2.35	-	-	-	-	-	0	-	-	14
<i>Ocreatus underwoodii</i>	2.83	3	2.77	2	42.35	10	40.30	10	-	0	0.03337	14,22
<i>Oreotrochilus estella</i>	8.80	-	8.00	-	-	-	-	-	0	0	-	14
<i>Orthorhyncus cristatus</i>	2.90	6	2.70	7	46.80	6	46.50	7	0	1	0.02841	14,28,57

<i>Oxypogon guerinii</i>	5.55	-	4.80	-	-	-	-	-	0	-	-	14
<i>Panterpe insignis</i>	6.15	7	5.00	1	-	-	-	-	0	1	-	14,47,56,58
<i>Phaethornis anthophilus</i>	5.32	8	4.60	2	56.75	10	54.10	10	1	0	0.03641	14,22,33
<i>Phaethornis atrimentalis</i>	2.48	2	2.75	2	39.67	5	38.00	5	-	-	0.03301	42
<i>Phaethornis augusti</i>	5.25	-	5.00	-	-	-	-	-	1	-	-	14,22,33,40
<i>Phaethornis bourcierii</i>	4.37	6	3.69	5	54.87	8	50.83	6	1	0	0.03185	14,22
<i>Phaethornis eurynome</i>	5.30	-	4.50	-	59.94	-	51.28	-	1	-	0.03275	14,33
<i>Phaethornis griseogularis</i>	2.20	7	2.50	4	32.87	8	34.28	7	1	0	0.04142	14,22,33
<i>Phaethornis guy</i>	4.90	6	4.90	6	61.02	-	60.31	-	1	-	0.02929	10,14,24,31,33
<i>Phaethornis hispidus</i>	4.90	6	5.17	5	57.10	10	52.85	10	1	0	0.03315	14,22,44
<i>Phaethornis koepckeae</i>	5.50	1	4.60	1	64.60	1	58.30	6	1	-	0.02955	10,14,33,54
<i>Phaethornis longirostris</i>	5.98	14	5.17	3	62.46	15	59.88	5	1	0	0.03422	14,50

<i>Phaethornis longuemareus</i>	2.49	9	2.62	7	40.64	9	42.79	7	1	0	0.03169	14,22,23,49,55
<i>Phaethornis malaris</i>	5.99	9	5.80	5	52.92	26	57.50	20	1	-	0.0467	14,33,42
<i>Phaethornis mexicanus</i>	5.95	19	5.92	19	65.07	20	64.55	20	-	0	0.03153	14,22
<i>Phaethornis philippii</i>	4.80	1	4.00	1	61.20	18	56.40	17	1	-	0.02853	10,14,33,54
<i>Phaethornis pretrei</i>	4.50	-	4.10	-	58.37	-	56.44	-	1	0	0.02922	2,14,33
<i>Phaethornis ruber</i>	2.25	3	3.00	3	26.67	3	28.20	5	1	0	0.06215	12,14,23,24,37,42
<i>Phaethornis rupurumii</i>	2.75	-	2.75	-	-	-	-	-	-	-	-	14,46
<i>Phaethornis striigularis</i>	2.50	-	2.60	-	-	-	-	-	-	-	-	14
<i>Phaethornis subochraceus</i>	4.00	1	3.60	1	-	-	-	-	-	-	-	10
<i>Phaethornis superciliosus</i>	6.19	17	5.82	12	68.78	17	65.28	12	1	0	0.02957	11,12,14,27,46,49
<i>Phaethornis</i>	5.40	2	5.60	2	59.27	-	57.91	-	1	-	0.03408	10,14,33

syrmatophorus

<i>Phaethornis</i>	6.10	2	5.10	1	59.49	-	55.18	-	1	-	0.03823	10,14,33
<i>yaruqui</i>												
<i>Phlogophilus</i>	2.45	-	2.45	-	-	-	-	-	-	-	-	14
<i>harterti</i>												
<i>Polytmus</i>	5.43	3	5.23	2	57.70	5	54.80	5	-	0	0.03603	14,22
<i>guainumbi</i>												
<i>Polytmus milleri</i>	5.60	-	4.40	-	-	-	-	-	-	-	-	14
<i>Polytmus theresiae</i>	3.45	-	3.45	-	55.57	-	55.24	-	-	0	0.02455	14,33
<i>Pterophanes</i>	10.70	-	10.05	-	-	-	-	-	-	0	-	14
<i>cyanopterus</i>												
<i>Ramphodon</i>	7.30	-	7.30	-	69.29	-	63.59	-	0	0	0.03439	14,33
<i>naevius</i>												
<i>Selasphorus</i>	2.52	46	2.83	26	39.12	8	40.71	7	0	0	0.03441	14,25,30,33,51
<i>calliope</i>												
<i>Selasphorus</i>	2.50	-	2.80	-	40.04	34	41.95	22	0	1	0.03271	14,33,48
<i>flammula</i>												
<i>Selasphorus</i>	3.21	68	3.70	65	47.02	6	48.62	3	0	1	0.03118	5,14,22,25,30
<i>platycercus</i>												
<i>Selasphorus rufus</i>	3.30	46	3.60	83	41.13	-	45.08	-	0	1	0.04108	14,22,25,26,28

<i>Selasphorus sasin</i>	3.13	38	3.24	18	37.80	-	41.60	-	-	1	0.04554	14,33
<i>Selasphorus scintilla</i>	2.12	8	2.33	7	32.71	46	35.82	39	0	1	0.04027	14,33,48
<i>Sephanoides fernandensis</i>	10.90	15	7.00	2	79.40	35	68.80	15	-	1	0.03977	9,14
<i>Sephanoides sephaniodes</i>	5.70	15	4.70	12	61.10	18	56.00	12	-	1	0.03398	9,14
<i>Stephanoxis lalandi</i>	3.20	-	2.20	-	48.25	-	46.71	-	1	1	0.02963	14,33,38
<i>Thalurania colombica</i>	4.59	13	4.04	9	60.72	13	56.59	9	0	1	0.02769	14,49
<i>Thalurania furcata</i>	4.90	1	4.20	1	55.23	-	50.73	-	0	0	0.03528	10,12,14,33,47
<i>Thalurania glaucopis</i>	5.00	-	4.00	-	56.48	-	43.61	-	0	-	0.03452	14,33
<i>Thalurania ridgwayi</i>	3.84	5	3.42	6	53.63	5	54.24	6	-	0	0.0292	14,22
<i>Thalurania watertonii</i>	4.80	-	4.80	-	-	-	-	-	1	1	-	14
<i>Threnetes leucurus</i>	5.56	5	5.00	2	60.60	10	54.43	7	1	-	0.03366	14,42,50
<i>Threnetes ruckeri</i>	6.01	9	5.92	9	65.78	9	64.13	9	1	-	0.03121	14,23,49
<i>Topaza pella</i>	14.00	-	10.76	-	-	-	-	-	1	1	-	13,14,23

<i>Topaza pyra</i>	10.75	-	10.75	-	-	-	-	-	-	-	-	13,14,23
<i>Trochilus polytmus</i>	5.20	1	4.10	1	63.82	-	55.97	-	-	-	0.02858	10,14,33
<i>Trochilus scitulus</i>	5.30	-	4.30	-	-	-	-	-	-	-	-	14

Literatura Anexo I

- Aldrich, E.C. (1945). Nesting of the Allen hummingbird. – *Condor* 47: 137-148.
- Araújo, F.P., Almeida-Barbosa, A.A. & Oliveira, P.E. (2011). Floral resources and hummingbirds on an island of flooded forest in central Brazil. – *Flora* 206: 827-835.
- Arizmendi, M.C. (1986). Interacción entre los colibríes y su recurso vegetal en Chamela, Jal. BSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Atwood, J.L., Fitz, V.L. & Bamesberger, J.E. (1991). Temporal patterns of singing activity at leks of the White-bellied Emerald. – *Wilson Bull.* 103: 373-386.
- Barash, D.P. (1972). Lek behavior in the Broad-tailed hummingbird. – *Wilson Bull.* 84: 202–203.
- Bleiweiss, R. (1998). Phylogeny, body mass, and genetic consequences of lek-mating behavior in hummingbirds. – *Mol. Biol. Evol.* 15: 492–498.
- Chai, P. & Millard, D. (1997). Flight and size constraints: hovering performance of large hummingbirds under maximal loading. – *J. Exp. Biol.* 200: 2757–2763.
- Colwell, R.K. (1973). Competition and coexistence in a simple tropical community. – *Am. Nat.* 107: 737-760.
- Colwell, R.K. (1989). Hummingbirds of the Juan Fernández islands: natural history, evolution and population status. – *Ibis* 131: 548-566.
- Colwell, R.K. (2000). Rensch's rule crosses the line: convergent allometry of sexual size dimorphism in hummingbirds and flower mites. – *Am. Nat.* 156: 495–510.
- Cotton, P.A. (1998 a). The hummingbird community of a lowland Amazonian rainforest. – *Ibis* 140: 512-521.
- Cotton, P.A. (1998 b). Coevolution in an Amazonian hummingbird-plant community. – *Ibis* 140: 639-646.
- Davis, T.A.W. (1958). The displays and nests of three forest hummingbirds of British Guiana. – *Ibis* 100: 31-39.
- del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (2015). *Handbook of the birds of the world alive*. Lynx Editions, Available at: <http://www.hbw.com/family/hummingbirds-trochilidae>.

- Díaz-Valenzuela, R., Lara-Rodríguez, N.Z, Ortiz-Pulido, R., González-García, F. & Ramírez-Bautista, A. (2011). Some aspects of the reproductive biology of the Mexican Sheartail (*Doricha eliza*) in Central Veracruz. – Condor 113: 177-182.
- Feinsinger, P. (1976). Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. – Ecol. Monogr. 46: 257-291.
- Feinsinger, P. & Colwell, R.K. (1978). Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. – Integr. Comp. Biol. 18: 779-795.
- Feo, T.J., Musser, J.M., Berv, J. & Clark, C.J. (2015). Divergence in morphology, calls, song, mechanical sounds, and genetics supports species status for the Inaguan hummingbird (Trochilidae: *Calliphlox “evelynae” lyrura*). – Auk 132: 248-264.
- Fox, R.P. (1954). Plumages and territorial behavior of the Lucifer hummingbird in the Chisos Mountains, Texas. – Auk 71: 465-466.
- Gowda, V., Temeles, E.J. & Kress, W.J. (2012). Territorial fidelity to nectar sources by Purple-throated caribs, *Eulampis jugularis*. –Wilson J. Ornithol. Soc. 124: 81-86.
- Hamilton III, W.J. (1965). Sun-oriented display of the Anna’s hummingbird. – Wilson Bull. 77: 38-44.
- Hernández-Vega, N.J. (2014). Evolución del dimorfismo sexual en colibríes (Aves: Trochilidae). MSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Höglund, J. (1989). Size and plumage dimorphism in lek-breeding birds: a comparative analysis. – Am. Nat. 134: 72-87.
- Höglund, J. & Alatalo, R. (1995). Leks. –Monographs in Behavior and Ecology. Princeton Univ. Press.
- Howell, S.N.G. (2003). Hummingbirds of North America, the photographic guide. – Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hurly, T.A., Scott, R.D. & Healy, S.D. (2001). The function of displays of male Rufous hummingbirds. – Condor 103:647-651
- Johnsgard, P.A. (1997). The Hummingbirds of North America. – Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Kodric-Brown, A., Brown, J.H., Byers, G.S. & Gori, D.F. (1984). Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. – Ecology 65: 1358-1368.

- López-Segoviano, G. (2012). Comportamiento territorial y preferencias de forrajeo del colibrí migratorio *Selasphorus rufus* dentro de un sitio invernal. MSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- MacDougall-Shackleton, E. & Harbison, H. (1998). Singing behavior of lekking green hermits. – *Condor* 100: 149 – 152.
- Martínez-García, V., Lara, C. & Ornelas, J.F. (2013). Lek characteristics and the static male song of the green violet-ear (*Colibri thalassinus*) during a 3-year study in a temperate forest of Central Mexico. – *Ornitol. Neotrop.* 24: 183-200.
- Ornelas, J.F. (1995). Radiation in the genus *Amazilia*: a comparative approach to understanding the diversification of hummingbirds. PhD Thesis. University of Arizona.
- Ornelas, J.F. (2010). Nests, eggs, and young of the Azure-crowned hummingbird (*Amazilia cyanocephala*). – *Wilson J. Ornithol.* 122: 592-597.
- Ornelas, J.F., González, C. & Uribe, J. (2002). Complex vocalizations and aerial displays of the Amethyst-throated hummingbird (*Lampornis amethystinus*). – *Auk* 119: 1141-1149.
- Ortiz-Pulido, R., Peterson, A.T., Robbins, M.B., Díaz, R., Navarro-Sigüenza, A.G. & Escalona-Segura, G. (2002). The Mexican Sheartail (*Doricha eliza*): morphology, behavior, distribution, and endangered status. – *Wilson Bull.* 114: 153-160.
- Payne, R.B. (1984). Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds. – *Ornithol. Monogr.* 33: 1-52.
- Pizo, M.A. (2012). Lek behavior of the Plovercrest (*Stephanoxis lalandi*, Trochilidae). – *Wilson J. Ornithol.* 124: 106 – 112.
- Pizo, M.A. & Silva, W.R. (2001). The dawn lek of the Swallow-tailed hummingbird. – *Wilson Bull.* 113: 388 – 397.
- Ramjohn, C.L., Lucas, F.B., Hayes, F.E., Ballah, S.T., Johnson, N.C. & Garcia, K.M. (2003). Lek mating behavior of the Sooty-capped hermit (*Phaethornis augusti*) in the Paria Peninsula of Venezuela. – *J. Field Ornithol.* 74: 205–209.
- Rodríguez-Flores, C.I. (2009). Dinámica de las estrategias de forrajeo por néctar en colibríes (Aves: Trochilidae) en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (Jalisco, México). MSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Rodríguez-Flores, C.I. & Stiles, F.G. (2005). Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la Amazonia Colombiana. – *Ornitol. Colomb.* 3: 7-27.
- Rowley, J.S. (1966). Breeding records of birds in the Sierra Madre del Sur, Oaxaca, Mexico. – *Proc. West. Found. Vertebr. Zool.* 1: 107-204.
- Schuchmann, K.L., Weller, A.A. & Heynen, I. (2000). Biogeography and taxonomy of the Andean hummingbird genus *Haplophaedia* Simon (Aves: Trochilidae), with the description of a new subspecies from southern Ecuador. – *Orn. Anz.* 39: 17-42.
- Skutch, A.F. (1964). Life histories of Hermit hummingbirds. – *Auk* 81: 5-25.
- Snow, B.K. (1973). The behavior and ecology of hermit hummingbirds in the Kanaku Mountains, Guyana. – *Wilson Bull.* 85: 163 – 177.
- Stiles, F.G. (1982). Aggressive and courtship displays of the male Anna's hummingbird. – *Condor* 84: 208-225.
- Stiles, F.G. (1983). Systematics of the southern forms of *Selasphorus* (Trochilidae). – *Auk* 100: 311-325.
- Stiles, F.G. (1995). Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. – *Condor* 97: 853-878.
- Stiles, F.G. & Wolf, L.L. (1979). Ecology and evolution of lek mating behavior in the long-tailed hermit hummingbird. – *Ornithol. Monograph.* 27: 1-78.
- Tamm, S., Armstrong, D.P. & Tooze, Z.J. (1989). Display behavior of male Calliope hummingbirds during the breeding season. – *Condor* 91:272-279
- Weller, A.A. (2000). Biogeography, geographic variation and habitat preference in the Amazilia hummingbird, *Amazilia amazilia* Lesson (Aves: Trochilidae), with notes on the status of *Amazilia alticola* Gould. – *J. Ornithol.* 141: 93-101.
- Weller, A.A. & Schuchmann, K.-L. (2004). Biogeographic and taxonomic revision of the trainbearers *Lesbia* (Trochilidae), with the description of two new subspecies. – *Ornithol. Anz.* 43: 115-136.
- Weske, J.S. & Terborgh, J.W. (1977). *Phaethornis hoepckeae*, a new species of hummingbird from Perú. – *Condor* 79: 143-147.
- Wiley, R.H. (1971). Song groups in a singing assembly of little hermits. – *Condor* 73: 28-35.

- Wolf, L.L (1969). Female territoriality in a tropical hummingbird. – *Auk* 86: 490-504.
- Wolf, L.L (1975). Female territoriality in the Purple-throated Carib. – *Auk* 92: 511-522.
- Wolf, L.L. & Stiles, F.G. (1970). Evolution of pair cooperation in a tropical hummingbird.
– *Evolution* 24: 759-773.

5.2 Anexo II: Tabla de especies incluidas en el capítulo III.

Los datos y fuentes usados en el capítulo II. El dicromatismo sexual fue clasificado como: 0 = especies monomórficas pálidas, 1 = especies monomórficas brillantes, 2 = machos entre 10 y 30% más coloridos que las hembras, 3 = machos de 40-60% más coloridos que las hembras y 4 = machos +60% más coloridos que las hembras (el dicromatismo su asignado sibjetivamente por ocho observadores independientes, la mediana del valor asignado fue el que se usó en los análisis; ver Dale et al. 2007, Cooney et al. 2017 para sistemas similares). Las diferencias en color entre los sexos son en proporción a la superficie corporal. Es importante señalar que las evaluaciones del color están basadas en la visión humana. El sistema de apareamiento (lek vs no-lek) fue: 0) especies no lek y 1) especies que forman leks. Territorialidad se clasificó como: 0) ruterio; 1) territorial. Migratory status was scored as: 1 = residente, 2 = migrante altitudinal y 3 = migrante latitudinal. El Clado se clasificó de acuerdo a la topología propuesta por McGuire et al. (2014): 1 = topacios, 2 = ermitaños, 3 = mangos, 4 = brillantes, 5 = coquetas, 6 = *Patagona*, 7 = gemas de montaña, 8 = abejas and 9 = esmeraldas. Finalmente, el rango de distribución se calculó usando los mapas de Ridgely et al. (2003) en ArcView 3.2. Fuentes: 1) Aldrich, 1945; 2) Araújo et al., 2011; 3) Arizmendi, 1986, 4) Atwood et al., 1991; 5) Bleiweiss, 1998; 6) Colwell, 1973; 7) Colwell, 1989; 8) Colwell, 2000; 9) Cotton, 1998a; 10) Cotton 1998b; 11) Davis, 1958; 12) del Hoyo et al., 2015; 13) Díaz-Valenzuela et al., 2011; 14) Feinsinger, 1976; 15) Feinsinger and Colwell, 1978; 16) Feo et al., 2015; 17) Fox, 1954; 18) Gowda et al., 2012; 19) Hamilton, 1965; 20) Hernández-Vega, 2014; 21) Höglund and Alatalo, 1995; 22) Höglund, 1989; 23) Howell, 2003; 24) Hurly et al., 2001; 25) Johnsgard, 1997; 26) Kodric-Brown et al., 1984; 27) Lara (pers. comm.); 28) MacDougall-Shakchleton and Harbison, 1998; 30) Martínez-García et al., 2013; 31) Ornelas, 1995; 32) Ornelas, 2010; 33) Ornelas et al., 2002; 34) Ortiz-Pulido et al. 2002; 35) Payne, 1984; 36) Pizo, 2012; 37) Pizo and Silva, 2001; 38) Ramjohn et al., 2003; 39) Rodríguez-Flores, 2009; 40) Rodríguez-Flores and Stiles, 2005; 41) Rowley, 1966; 42) Schuchmann et al., 2000; 43) Skutch, 1964; 44) Snow, 1973; 45) Stiles, 1982; 46) Stiles, 1983; 47) Stiles, 1995; 48) Stiles and Wolf, 1979; 49) Tamm

et al., 1989; 50) Weller, 2000; 51) Weske and Terborgh, 1977; 52) Wiley, 1971; 53) Wolf, 1969; 54) Wolf, 1975; 55) Wolf and Stiles, 1970.

Species	Sexual dichromati sm	Clade	Migratory status	Mating system	Male territoriali ty	Female territoriali ty	Distributio nal range (Ha ²)	References
<i>Abeillia abeillei</i>	3	9	1	-	1	-	15081852.1	12,31
							3	
<i>Adelomyia melanogenys</i>	0	5	1	0	0	0	6605277.19	12,31
							8	
<i>Aglaeactis castelnaudii</i>	1	4	1	-	0	-	7487085.80	12,31
							9	
<i>Aglaeactis cupripennis</i>	1	4	2	-	1	-	28106686.0	12,31
							6	
<i>Aglaeactis pamela</i>	2	4	2	-	-	-	1739298.19	12,31
							4	
<i>Agelaiocercus coelestis</i>	4	5	1	0	0	0	2977844.05	12,20
							6	
<i>Agelaiocercus kingii</i>	4	5	2	-	1	0	6833433.75	12
							9	
<i>Amazilia amabilis</i>	2	9	2	1	1	0	30334571.6	12,22,31,48

							9	
<i>Amazilia amazilia</i>	1	9	2	0	1	-	17201313.7	12,31
							3	
<i>Amazilia beryllina</i>	1.5	9	1	0	1	1	6503079.09	12,20,21
							6	
<i>Amazilia brevirostris</i>	1	9	1	-	-	-	59216778.1	12
							2	
<i>Amazilia candida</i>	1	9	2	1	0	0	46452966.2	4,12,20,31
							6	
<i>Amazilia chionogaster</i>	1	9	1	-	-	-	-	12,21
<i>Amazilia cyanocephala</i>	1	9	1	0	0	0	6141519.46	12,20,31,32
							3	
<i>Amazilia decora</i>	3	9	-	1	1	-	1338919.04	12,20,31,33
							8	
<i>Amazilia edward</i>	1	9	1	-	1	1	4334952.12	12
<i>Amazilia fimbriata</i>	1	9	1	0	1	0	969677822.	12,20,31
							4	
<i>Amazilia franciae</i>	2	9	2	0	0	0	14571869.3	12,20,31
							7	
<i>Amazilia lactea</i>	1	9	2	0	1	-	150863859.	8,12,33
							7	

<i>Amazilia rosenbergi</i>	3	9	1	0	-	-	6789902.55	8,12,31
<i>Amazilia rutila</i>	1	9	2	1	1	1	36937517.7	12,20,31
							8	
<i>Amazilia saucerottei</i>	1	9	1	0	1	1	12968435.2	12,14,20
							6	
<i>Amazilia tobaci</i>	1	9	-	0	-	-	5328702.03	12,31
							2	
<i>Amazilia tzacatl</i>	2	9	1	1	1	1	1194529.72	12,20,31
							7	
<i>Amazilia versicolor</i>	1	9	1	0	-	0	531299955.	12,20,31
							3	
<i>Amazilia violiceps</i>	1	9	2	-	0	0	61190518.4	12,20,25,41
							1	
<i>Amazilia viridicauda</i>	1	9	-	-	-	-	-	12
<i>Amazilia viridifrons</i>	1	9	1	1	0	0	7568016.53	12,20,31
							7	
<i>Amazilia viridigaster</i>	2	9	1	0	0	0	4348841.92	12,20,31
							9	
<i>Amazilia yucatanensis</i>	2	9	2	0	1	1	63885420.6	12,20,31
							4	
<i>Androdon aequatorialis</i>	2.5	3	1	1	0	0	11440274.7	5,12,20

							9	
<i>Anthracothorax dominicus</i>	4	3	1	-	1	-	9008839.32	12
							9	
<i>Anthracothorax mango</i>	1	3	2	-	1	-	1166209.66	12
<i>Anthracothorax nigricollis</i>	3.5	3	2	0	0	0	12613794.9	12,20,31
							1	
<i>Anthracothorax prevostii</i>	3.5	3	1	0	0	0	17463088.6	12,20,31
<i>Anthracothorax veraguensis</i>	3.5	3	1	-	1	-	3096383.28	12
							1	
<i>Anthracothorax viridigula</i>	4	3	1	-	1	-	9995178.29	12
							2	
<i>Anthracothorax viridis</i>	1	3	2	-	1	-	928791.274	12
							4	
<i>Aphantochroa cirrochloris</i>	0	9	1	-	-	1	119786950.	12
							4	
<i>Archilochus alexandri</i>	3	8	3	0	1	1	12822594.7	12,20,23,31
							7	
<i>Archilochus colubris</i>	3	8	3	0	1	1	26693432.8	12,14,15,20
							9	
<i>Atthis heloisa</i>	2.5	8	1	1	0	0	5163567.02	12,20,25,28
							3	,33

<i>Avocettula recurvirostris</i>	3	3	1	-	0	0	10292048.4	12
							7	
<i>Boissonneaua flavescens</i>	1	4	1	-	1	1	2382114.49	12,20
							8	
<i>Boissonneaua jardini</i>	1	4	1	-	1	1	3124456.61	12,20
							2	
<i>Boissonneaua mathewsii</i>	1	4	1	-	1	1	12966971.9	12
							7	
<i>Calliphlox amethystina</i>	3	8	1	-	-	-	827275865.	2
							7	
<i>Calliphlox bryantae</i>	3	8	1	1	1	1	937148.941	12,14
							8	
<i>Calliphlox evelynae</i>	3	8	-	-	1	-	1525879.18	12,16
							4	
<i>Calliphlox mitchellii</i>	3	8	2	-	1	-	3628566.24	12
							5	
<i>Calothorax lucifer</i>	3	8	3	-	-	-	17552115.6	12,17,27,31
							2	
<i>Calypte anna</i>	4	8	3	1	1	-	32606884.5	1,12,19,23,33,46
							9	
<i>Calypte costae</i>	4	8	3	0	1	1	10901403.3	12,20,23

							1		
<i>Campylopterus ensipennis</i>	2	9	-	1	1	-	719677.292	12,25	
							9		
<i>Campylopterus falcatus</i>	3	9	-	-	1	1	8817586.09	12,20	
							9		
<i>Campylopterus hemileucurus</i>	4	9	1	-	0	0	7675048.08	12,14,15,20,31,48	
							8		
<i>Campylopterus hyperythrus</i>	1	9	2	1	1	0	4132334.85	12	
							5		
<i>Campylopterus largipennis</i>	0	9	1	-	1	1	19329893.0	8,12,31	
							5		
<i>Campylopterus rufus</i>	0	9	1	1	1	-	1743855.25	8,12,31	
							2		
<i>Campylopterus villaviscensio</i>	3	9	1	1	1	-	2303390.99	12	
							1		
<i>Chaetocercus bombus</i>	3	8	1	-	-	-	14709132.7	12	
							5		
<i>Chaetocercus mulsant</i>	4	8	1	-	0	0	3324621.47	12	
							4		
<i>Chalcostigma herrani</i>	3	5	1	-	1	-	7652587.86	12	
							6		

<i>Chalcostigma olivaceum</i>	2	5	1	-	1	-	9533270.58	12
<i>Chalcostigma ruficeps</i>	3	5	2	-	1	-	1970334.53	12
							8	
<i>Chalcostigma stanleyi</i>	4	5	2	-	1	-	2958507.68	12
<i>Chalybura buffonii</i>	3.5	9	-	-	-	-	6501595.48	12,20
							8	
<i>Chalybura urochrysia</i>	3.5	9	-	0	0	1	20361705.7	12,47
							3	
<i>Chlorestes notatus</i>	3	9	1	0	1	-	9184424.10	12
							5	
<i>Chlorostilbon assimilis</i>	3	9	1	-	1	-	5021030.31	12,31
							6	
<i>Chlorostilbon canivetii</i>	3.5	9	-	-	0	0	6114608.79	3,12,15,20,25,31
							1	
<i>Chlorostilbon maugaeus</i>	3.5	9	2	0	0	0	928791.274	12,26,31
							4	
<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	3	9	1	0	-	-	11111201.2	8,10,12
							3	
<i>Chlorostilbon poortmani</i>	3	9	1	0	1	-	6417809.81	12
							5	
<i>Chlorostilbon ricordii</i>	3	9	1	-	0	-	2513940.78	12,20,25,31

							4	
<i>Chlorostilbon swainsonii</i>	3	9	1	0	0	-	7876689.99	12
							7	
<i>Chrysolampis mosquitus</i>	4	3	3	0	1	1	21315757.8	12,20,31
							7	
<i>Chrysuronia oenone</i>	4	9	1	-	0	0	2227297.02	8,10,12
							1	
<i>Clytolaema rubricauda</i>	4	4	1	-	1	-	3835980.29	12
							8	
<i>Coeligena bonapartei</i>	3.5	4	2	-	1	0	2084917.43	12
							8	
<i>Coeligena coeligena</i>	1	4	1	0	0	-	7555048.02	12,31
<i>Coeligena helianthea</i>	4	4	2	-	0	0	4268960.44	12,20
							6	
<i>Coeligena iris</i>	2	4	1	-	1	1	7605439.74	12
							8	
<i>Coeligena lutetiae</i>	3.5	4	1	0	-	-	6383233.22	12,20
							1	
<i>Coeligena orina</i>	4	4	-	-	-	-	-	12
<i>Coeligena phalerata</i>	4	4	-	-	1	-	484429.768	12
							1	

<i>Coeligena prunellei</i>	4	4	-	-	0	0	1246800.63	12
							1	
<i>Coeligena torquata inca</i>	2.5	4	1	-	0	0	27045049.7	12,20
							8	
<i>Coeligena violifer</i>	2.5	4	2	0	-	-	14067989.4	12,31
							5	
<i>Coeligena wilsoni</i>	2	4	-	-	0	0	3442451.50	12,20
							7	
<i>Colibri coruscans</i>	2	3	-	0	1	1	22097439.8	12,20,31
							8	
<i>Colibri delphinae</i>	2	3	1	1	0	-	21832738.5	8,12,31
							1	
<i>Colibri serrirostris</i>	2	3	3	1	-	-	2551403.28	12,31
							9	
<i>Colibri thalassinus</i>	1	3	2	1	1	0	21402729.7	6,12,20,23,30,31,33
							1	
<i>Cynanthus doubledayi</i>	4	9	1	1	1	1	3767086.62	12,29
							3	
<i>Cynanthus latirostris</i>	4	9	-	-	0	0	8578177.63	12,20,21,33
							2	
<i>Cynanthus sordidus</i>	1.5	9	1	0	1	0	1014910.54	12,31

							8	
<i>Discosura conversii</i>	3.5	5	1	-	-	-	13427754.3	12
							4	
<i>Discosura langsdorfii</i>	3	5	1	-	-	-	3536937.96	12
							8	
<i>Discosura longicaudus</i>	3	5	1	-	-	-	12061385.5	12
							5	
<i>Discosura popelairii</i>	4	5	-	-	-	-	1991039.25	12
							5	
<i>Doricha eliza</i>	3	8	1	-	1	-	-	12,13,20,25 ,34
<i>Doryfera johannae</i>	3.5	3	-	0	0	0	46449251.8	12,20
							2	
<i>Doryfera ludovicae</i>	2	3	-	0	1	-	5663573.57	8,12
							4	
<i>Elvira chionura</i>	2	9	-	0	0	0	977763.134	12,31
							3	
<i>Elvira cupreiceps</i>	3	9	-	1	-	-	534464.812	12,15
							3	
<i>Ensifera ensifera</i>	1.5	4	-	0	-	-	35310208.5	12,31
							6	

<i>Eriocnemis aline</i>	1.5	4	1	-	-	-	6908644.97	12
							9	
<i>Eriocnemis cupreioventris</i>	2	4	1	-	1	1	4341339.31	12,20
							2	
<i>Eriocnemis derbyi</i>	2	4	1	-	1	-	2472991.37	12
							4	
<i>Eriocnemis glaucopoides</i>	4	4	1	-	-	-	6165185.69	12
							2	
<i>Eriocnemis luciani</i>	1	4	1	0	1	-	3983042.88	12
							6	
<i>Eriocnemis mosquera</i>	2.5	4	2	-	1	-	3639258.71	12
<i>Eriocnemis nigrivestis</i>	4	4	2	-	1	-	-	12
<i>Eriocnemis vestitus</i>	3	4	1	-	1	1	6200193.17	12,20
							4	
<i>Eugenes fulgens</i>	4	7	2	0	1	1	25833530.0	12,20,23,39
							7	
<i>Eulampis holosericeus</i>	1	3	2	0	0	-	871710.201	12,31
<i>Eulampis jugularis</i>	1	3	1	0	1	0	578149.646	12,18,20,31
							6	,54
<i>Eulidia yarrellii</i>	3	8	1	-	-	-	2032407.45	12
							4	

<i>Eupetomena macroura</i>	1	9	2	1	-	-	11128804.7	12,37
							7	
<i>Eupherusa cyanophrys</i>	4	9	2	1	1	-	1223940.79	12,20
							5	
<i>Eupherusa eximia</i>	3	9	1	-	0	0	3539177.95	12,20,22,31
							6	
<i>Eupherusa nigriventris</i>	4	9	1	0	1	0	1462319.28	12,31
							7	
<i>Eupherusa poliocerca</i>	3	9	2	1	0	-	2574190.63	12,31
							3	
<i>Eutoxeres aquila</i>	0	2	1	1	0	0	3220295.86	12,20,31,48
							9	
<i>Eutoxeres condamini</i>	0	2	1	1	-	-	3946862.28	8,12,31
							3	
<i>Florisuga fusca</i>	1	1	3	-	1	-	8125864.27	12
							8	
<i>Florisuga mellivora</i>	4	1	-	0	0	-	12763655.5	12,20,22,25
							6	,47
<i>Glaucis aeneus</i>	0	2	1	0	-	-	13028307.6	12,25,31,47
							2	
<i>Glaucis hirsutus</i>	0	2	1	0	0	-	16159308.7	9,12,33,40,

							2	44
<i>Goethalsia bella</i>	3	9	1	0	0	0	192335.317	12
							8	
<i>Goldmania violiceps</i>	4	9	1	-	-	-	131273.170	12
							8	
<i>Haplophaedia aureliae</i>	2	4	2	1	1	1	9083505.29	12,20
							2	
<i>Haplophaedia lugens</i>	2	4	1	-	-	-	494899.543	12,42
							5	
<i>Heliactin bilophus</i>	4	3	3	-	-	-	3906125.88	12
<i>Heliangelus amethysticollis</i>	3	5	1	0	-	-	3166858.56	12,31
							3	
<i>Heliangelus exortis</i>	3	5	1	-	1	1	6465592.40	12,20
							2	
<i>Heliangelus micraster</i>	3	5	1	-	1	-	1803545.45	12
							6	
<i>Heliangelus regalis</i>	4	5	-	-	1	0	388407.739	12
							4	
<i>Heliangelus strophianus</i>	3	5	-	-	-	-	1010365.76	12
<i>Heliangelus viola</i>	3.5	5	1	-	-	-	5597604.87	12
							8	

<i>Heliangelus zusii</i>	1.5	5	-	-	-	-	428.146791	12
<i>Heliodoxa aurescens</i>	2	4	1	-	0	0	364932420.	12,20
							3	
<i>Heliodoxa branickii</i>	3	4	-	-	-	-	5444154.61	12
							6	
<i>Heliodoxa gularis</i>	3	4	1	-	-	-	1581225.56	12
							7	
<i>Heliodoxa imperatrix</i>	3	4	-	-	0	0	2223947.74	5,12,20
<i>Heliodoxa jacula</i>	2	4	2	1	0	0	6389952.56	2,12,20
							4	
<i>Heliodoxa leadbeateri</i>	3	4	1	0	-	-	3674193.84	2,12,20
							6	
<i>Heliodoxa rubinoides</i>	3	4	1	0	-	-	10788088.1	5,12,20
							3	
<i>Heliodoxa schreibersii</i>	3	4	1	-	-	-	75426121.1	12,31
							6	
<i>Heliodoxa xanthogonys</i>	3	4	1	-	0	-	11952929.8	12
							8	
<i>Heliomaster constantii</i>	1	7	3	-	1	1	10447160.4	12,20,26
							4	
<i>Heliomaster furcifer</i>	4	7	-	-	1	-	2520628.93	12

							1	
<i>Heliomaster longirostris</i>	3	7	-	-	1	1	18973047.7	12,20,31
							7	
<i>Heliomaster squamosus</i>	4	7	1	-	1	-	159081704.	12
							1	
<i>Heliiothryx auritus</i>	2	3	1	-	-	-	14917619.7	12
							8	
<i>Heliiothryx barroti</i>	2	3	1	0	-	-	5176735.74	12,47
							9	
<i>Hylocharis chrysur</i>	1	9	1	-	-	-	343510579.	8,12,31
							3	
<i>Hylocharis cyanus</i>	4	9	1	0	-	-	18290845.5	8,12,31
							4	
<i>Hylocharis eliciae</i>	3	9	-	0	1	-	3205961.91	8,12,14,31
							2	
<i>Hylocharis grayi</i>	4	9	1	1	1	0	3987056.03	8,12,31
							7	
<i>Hylocharis leucotis</i>	4	9	2	0	0	-	16696516.2	12,20,28
							9	
<i>Hylocharis sapphirina</i>	3.5	9	2	1	0	0	9130243.35	12,31
							3	

<i>Hylocharis xantusii</i>	3	9	1	-	1	-	4661285.15	12,20
							3	
<i>Juliomyia julie</i>	4	9	1	-	0	0	8415469.43	8,12,20
							6	
<i>Klais guimeti</i>	3	9	1	0	1	-	7651743.70	8,12,31,35
							2	
<i>Lafresnaya lafresnayi</i>	3.5	4	2	-	1	-	7566882.55	12
<i>Lampornis amethystinus</i>	2.5	7	1	1	0	0	20035717.9	12,20,31
<i>Lampornis calolaemus</i>	3	7	2	-	1	-	1122232.18	12
							5	
<i>Lampornis castaneiventris</i>	4	7	-	-	1	-	756941.693	12,31
							7	
<i>Lampornis cinereicauda</i>	4	7	2	-	1	-	476103.676	12
							7	
<i>Lampornis clemenciae</i>	2	7	2	0	1	1	9406473.96	12,20
							2	
<i>Lampornis hemileucurus</i>	2.5	7	-	0	0	-	954588.714	12,31
							3	
<i>Lampornis sybillae</i>	2	7	-	-	-	-	4696447.59	12
							8	
<i>Lampornis viridipallens</i>	2	7	1	-	0	0	9410091.03	12,20

							1	
<i>Lamprolaima rhami</i>	4	7	1	-	1	-	14431452.0	12
							1	
<i>Lepidopyga goudoti</i>	1	9	1	1	0	-	30540588.0	12,20,31
							6	
<i>Lesbia nuna</i>	3.5	5	2	-	-	1	23591642.4	12
							4	
<i>Lesbia victoriae</i>	3	5	2	0	-	-	6410454.61	12
							9	
<i>Leucippus baeri</i>	0	9	1	0	0	0	3890894.97	8,12
							3	
<i>Leucippus chlorocercus</i>	0	9	1	-	-	-	17539014.1	8,12
							8	
<i>Leucippus fallax</i>	0	9	2	-	-	-	9626307.40	12
							8	
<i>Leucippus taczanowskii</i>	0	9	1	1	-	-	8797673.36	12
							2	
<i>Leucochloris albicollis</i>	1	9	-	-	-	-	1610648.77	12
							6	
<i>Lodiggesia mirabilis</i>	4	4	1	-	-	-	357598.616	12
							7	

<i>Lophornis chalybeus</i>	3	5	1	-	-	-	6504629.14	12,31
							2	
<i>Lophornis delattrei</i>	3	5	1	0	-	-	19092777.1	12,20,25,31
							4	
<i>Lophornis pavoninus</i>	3	5	1	-	-	-	20869414.2	12
							7	
<i>Mellisuga minima</i>	2	8	1	-	-	-	9152298.68	12
							6	
<i>Metallura aeneocauda</i>	2.5	5	1	-	1	-	5920681.21	12
							5	
<i>Metallura baroni</i>	3	5	2	-	1	-	42730.1728	12
							5	
<i>Metallura eupogon</i>	3	5	1	-	-	-	2618315.51	12
							3	
<i>Metallura odomae</i>	2	5	-	-	1	-	275596.791	12
							8	
<i>Metallura phoebe</i>	2	5	1	-	1	-	14660973.8	12
							1	
<i>Metallura theresiae</i>	2	5	2	-	1	-	1852238.74	12
							4	
<i>Metallura tyrianthina</i>	3	5	2	-	1	-	10358992.4	12

							4	
<i>Metallura williami</i>	3	5	1	-	1	-	5203300.03	12
							4	
<i>Microchera albocoronata</i>	4	9	2	-	-	-	7917382.72	12
							9	
<i>Microstilbon burmeisteri</i>	3	8	2	-	0	0	11904683.9	12
							1	
<i>Myrmia micrura</i>	3	8	1	-	-	-	7293544.88	12
							1	
<i>Myrtis fanny</i>	3.5	8	-	0	-	-	26307334.5	12,31
							3	
<i>Ocreatus underwoodii</i>	3.5	4	2	-	0	0	6013616.75	12,20
							8	
<i>Opisthoprora euryptera</i>	1	5	2	-	-	-	1943016.62	12
<i>Oreomypha nobilis</i>	2	5	-	-	0	0	3980971.85	12
							7	
<i>Oreotrochilus chimborazo</i>	4	5	2	-	1	1	1859683.82	12
<i>Oreotrochilus estella</i>	3	5	2	0	0	-	69947697.2	12
							2	
<i>Oreotrochilus melanogaster</i>	3	5	-	-	-	-	5690183.03	12
							3	

<i>Oreotrochilus stella</i>	3	5	1	-	1	1	-	12
<i>stolzmanni</i>								
<i>Orthorhyncus cristatus</i>	3.5	9	1	1	1	-	808648.159	12,26,50
							9	
<i>Oxypogon guerinii</i>	3	5	2	0	-	-	2365148.30	12
							9	
<i>Panterpe insignis</i>	1	7	1	0	1	1	844181.872	12,46,53,55
							9	
<i>Patagona gigas</i>	3	6	2	-	1	-	133746108.	12
							8	
<i>Phaeochroa cuvierii</i>	1	9	1	0	1	0	-	12,31,55
<i>Phaethornis anthophilus</i>	0	2	-	1	0	0	4346033.00	12,20,31
							9	
<i>Phaethornis atrimentalis</i>	0	2	1	-	-	-	83708237.7	12,40
							6	
<i>Phaethornis augusti</i>	0	2	1	1	-	-	5994030.43	12,20,31,38
							3	
<i>Phaethornis bourcierii</i>	0	2	1	1	0	0	2714863.83	12,20,31
							5	
<i>Phaethornis eurynome</i>	1	2	1	1	-	-	1112286.07	12,20,31
<i>Phaethornis griseogularis</i>	1	2	1	1	0	0	16079319.9	12,20,31

							2	
<i>Phaethornis guy</i>	1	2	-	1	-	-	13262922.2	8,12,21,29,31,44
							9	
<i>Phaethornis hispidus</i>	0	2	-	1	0	0	408423463.	12,20,31,42
							9	
<i>Phaethornis koepckeae</i>	0	2	1	1	-	0	437535.945	8,12,31,51
							5	
<i>Phaethornis longirostris</i>	0	2	2	0	0	0	55166033.0	12,48
							4	
<i>Phaethornis longuemareus</i>	0	2	1	1	0	-	3280522.83	12,20,22,31,47,52
<i>Phaethornis malaris</i>	0	2	-	1	-	-	12872156.5	12,31,40
							6	
<i>Phaethornis mexicanus</i>	0	2	-	-	0	0	5733505.30	12,20
							6	
<i>Phaethornis natterei</i>	0	2	1	-	0	0	144667650.	12,31
							7	
<i>Phaethornis philippii</i>	0	2	-	1	-	-	162198725.	8,12,31,51
							2	
<i>Phaethornis pretrei</i>	0	2	2	1	0	-	322743448.	2,12,31
							9	
<i>Phaethornis ruber</i>	1.5	2	1	1	0	-	15256232.5	10,12,21,22,31,35,40,44

							6	
<i>Phaethornis rufurumii</i>	0	2	2	-	-	-	56498594.1	12
							7	
<i>Phaethornis striigularis</i>	0	2	3	-	-	-	8167642.34	12,13
							6	
<i>Phaethornis subochraceus</i>	0	2	1	-	-	-	32088492.4	8,9,12,31
<i>Phaethornis superciliosus</i>	0	2	-	1	0	-	7030916.74	9,10,12,25,44,47,48
							2	
<i>Phaethornis syrmatophorus</i>	0	2	1	1	-	-	16106209.0	8,12,31
							7	
<i>Phaethornis yaruqui</i>	1	2	2	1	-	-	12104974.7	8,12,31
							8	
<i>Phlogophilus harterti</i>	1	5	1	-	-	-	3904499.45	12
							2	
<i>Polyonymus caroli</i>	2.5	5	2	-	0	0	16428307.6	12
							2	
<i>Polytmus guainumbi</i>	2.5	3	1	-	0	0	8387044.72	12,20
							7	
<i>Polytmus milleri</i>	2	3	1	-	-	-	6773003.24	12,13
							7	
<i>Polytmus theresiae</i>	2	3	1	-	0	-	830961403.	12,20,31

							7	
<i>Pterophanes cyanopterus</i>	4	4	1	-	0	-	23708928.0	12
							2	
<i>Ramphodon naevius</i>	0	2	1	0	0	-	24246455.4	12,31
							1	
<i>Ramphomicron microrhynchum</i>	4	5	2	-	0	0	10778863.0	12
							1	
<i>Rhodopis vesper</i>	3	8	1	-	1	-	20810990.2	12
							1	
<i>Sappho sparganurus</i>	4	5	1	-	-	1	46059898.5	12
							1	
<i>Schistes geoffroyi</i>	3	3	1	-	-	-	18888781.8	12
							7	
<i>Selasphorus ardens</i>	3	8	-	-	-	-	83460425.7	12,43
							2	
<i>Selasphorus calliope</i>	3	8	3	0	0	-	16303678.1	12,23,28,31
							2	,49
<i>Selasphorus flammula</i>	3	8	2	0	1	-	469103.677	12,31,46
							8	
<i>Selasphorus platycercus</i>	3	8	3	0	1	1	49659932.4	12,23,28,31
							4	

<i>Selasphorus rufus</i>	4	8	3	0	1	1	10204301.4	12,24,31
							5	
<i>Selasphorus sasin</i>	4	8	3	-	1	-	9787897.46	12,31
							7	
<i>Selasphorus scintilla</i>	3.5	8	2	0	1	-	961393.678	12,31,46
							2	
<i>Sephanoides fernandensis</i>	4	5	1	-	1	1	17344.0369	12,31,46
							2	
<i>Sephanoides sephaniodes</i>	2	5	3	-	1	0	202957076.	7,12
							8	
<i>Stephanoxis lalandi</i>	4	9	1	1	1	-	101382340.	12,31,36
							2	
<i>Taphrolesbia griseiventris</i>	2	5	-	-	-	-	3141282.66	12
							9	
<i>Taphrospilus hypostictus</i>	0.5	9	1	1	1	-	11607828.4	12
							9	
<i>Thalurania colombica</i>	4	9	1	-	-	-	5901706.28	12,31,47
							4	
<i>Thalurania fannyi</i>	4	9	2	0	1	1	13349079.2	12
							6	
<i>Thalurania furcata</i>	4	9	-	-	1	-	108275628	8,10,12,31,

							0	45
<i>Thalurania glaucopis</i>	4	9	1	0	0	-	155618862.	12,31
							3	
<i>Thalurania ridgwayi</i>	4	9	2	0	-	-	2349202.53	12,31
							8	
<i>Thalurania watertonii</i>	4	9	1	-	0	0	3317858.63	12
							7	
<i>Thaumastura cora</i>	4	8	1	-	1	-	17750369.9	12
							2	
<i>Threnetes leucurus</i>	1	2	1	1	-	-	-	12,40,48
<i>Threnetes ruckeri</i>	1	2	1	1	-	-	49222634.7	12,22,31,47
<i>Tilmatura dupontii</i>	4	8	2	-	0	0	6608610.48	12
							1	
<i>Topaza pella</i>	4	1	1	0	1	-	164295526.	11,12,22,31
							9	
<i>Topaza pyra</i>	4	1	1	-	-	-	79304557.2	11,12,22
							5	
<i>Trochilus polytmus</i>	4	9	1	1	1	-	1166209.66	8,12,31
<i>Trochilus scitulus</i>	4	9	2	-	-	-	-	12
<i>Urochroa bougueri</i>	3	4	1	-	1	-	5015656.07	12
							7	

<i>Urosticte benjamini</i>	3	4	1	-	-	-	1752001.40	12
							3	
<i>Urosticte ruficrissa</i>	3	4	1	-	-	-	3151380.78	12
							8	

Literatura citada en Anexo II

- Aldrich, E.C. 1945. Nesting of the Allen hummingbird. – *Condor*. 47: 137-148.
- Araújo, F. P., Almeida-Barbosa, A. A. and Oliveira, P. E. 2011. Floral resources and hummingbirds on an island of flooded forest in central Brazil. – *Flora*. 206: 827-835.
- Arizmendi, M. C. 1986. Interacción entre los colibríes y su recurso vegetal en Chamela, Jal. BSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Atwood, J. L., Fitz, V. L. and Bamesberger, J. E. (1991). Temporal patterns of singing activity at leks of the White-bellied Emerald. – *Wilson Bull.* 103: 373-386.
- Bleiweiss, R. 1998. Phylogeny, body mass, and genetic consequences of lek-mating behavior in hummingbirds. – *Mol. Biol. Evol.* 15: 492–498.
- Colwell, R. K. 1973. Competition and coexistence in a simple tropical community. – *Am. Nat.* 107: 737-760.
- Colwell, R. K. 1989. Hummingbirds of the Juan Fernández islands: natural history, evolution and population status. – *Ibis*. 131: 548-566.
- Colwell, R. K. 2000. Rensch's rule crosses the line: convergent allometry of sexual size dimorphism in hummingbirds and flower mites. – *Am. Nat.* 156: 495–510.
- Cotton, P. A. 1998 a. The hummingbird community of a lowland Amazonian rainforest. – *Ibis*. 140: 512-521.
- Cotton, P. A. 1998 b. Coevolution in an Amazonian hummingbird-plant community. – *Ibis*. 140: 639-646.
- Davis, T. A. W. 1958. The displays and nests of three forest hummingbirds of British Guiana. – *Ibis*. 100: 31-39
- del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D. A. and de Juana, E. 2016. *Handbook of the birds of the world alive*. Lynx Edicions, Available at: <http://www.hbw.com/family/hummingbirds-trochilidae>.
- Díaz-Valenzuela, R., Lara-Rodríguez, N. Z., Ortiz-Pulido, R., González-García, F. and Ramírez-Bautista, A. 2011. Some aspects of the reproductive biology of the Mexican Sheartail (*Doricha eliza*) in Central Veracruz. – *Condor* 113: 177-182.

- Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. – Ecol. Monogr. 46: 257-291.
- Feinsinger, P. and Colwell, R. K. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. – Integr. Comp. Biol. 18: 779-795.
- Feo, T. J., Musser, J. M., Berv, J. and Clark, C. J. 2015. Divergence in morphology, calls, song, mechanical sounds, and genetics supports species status for the Inaguan hummingbird (Trochilidae: *Calliphlox “evelynae” lyrura*). – Auk. 132: 248-264.
- Fox, R. P. 1954. Plumages and territorial behavior of the Lucifer hummingbird in the Chisos Mountains, Texas. – Auk. 71: 465-466.
- Gowda, V., Temeles, E. J. and Kress, W. J. 2012. Territorial fidelity to nectar sources by Purple-throated caribs, *Eulampis jugularis*. – Wilson J. Ornithol. 124: 81-86.
- Hamilton, W. J. 1965. Sun-oriented display of the Anna’s hummingbird. – Wilson Bull. 77: 38-44.
- Hernández-Vega, N.J. 2014. Evolución del dimorfismo sexual en colibríes (Aves: Trochilidae). MSc thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Höglund, J. 1989. Size and plumage dimorphism in lek-breeding birds: a comparative analysis. – Am. Nat. 134: 72-87.
- Höglund, J. and Alatalo, R. 1995. Leks. – Monographs in Behavior and Ecology. Princeton Univ. Press.
- Howell, S. N. G. (2003). Hummingbirds of North America, the photographic guide. – Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Hurly, T. A., Scott, R. D. and Healy, S. D. 2001. The function of displays of male Rufous hummingbirds. – Condor. 103:647-651
- Johnsgard, P. A. 1997. The Hummingbirds of North America. – Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Kodric-Brown, A., Brown, J. H., Byers, G. S. and Gori, D. F. 1984. Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. – Ecology. 65: 1358-1368.
- López-Segoviano, G. 2012. Comportamiento territorial y preferencias de forrajeo del colibrí migratorio *Selasphorus rufus* dentro de un sitio invernal. MSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.

- MacDougall-Shackleton, E. and Harbison, H. 1998. Singing behavior of lekking green hermits. – *Condor*. 100: 149 – 152.
- Martínez-García, V., Lara, C. and Ornelas, J. F. 2013. Lek characteristics and the static male song of the green violet-ear (*Colibri thalassinus*) during a 3-year study in a temperate forest of Central Mexico. – *Ornitol. Neotrop.* 24: 183-200.
- Ornelas, J. F. 1995. Radiation in the genus *Amazilia*: a comparative approach to understanding the diversification of hummingbirds. – PhD Thesis. The University of Arizona.
- Ornelas, J. F. 2010. Nests, eggs, and young of the Azure-crowned hummingbird (*Amazilia cyanocephala*). – *Wilson J. Ornithol.* 122: 592-597.
- Ornelas, J. F., González, C. and Uribe, J. 2002. Complex vocalizations and aerial displays of the Amethyst-throated hummingbird (*Lampornis amethystinus*). – *Auk*. 119: 1141-1149.
- Ortiz-Pulido, R., Peterson, A. T., Robbins, M. B., Díaz, R., Navarro-Sigüenza, A. G. and Escalona-Segura, G. 2002. The Mexican Sheartail (*Doricha eliza*): morphology, behavior, distribution, and endangered status. – *Wilson Bull.* 114: 153-160.
- Payne, R. B. 1984. Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds. – *Ornithol. Monogr.* 33: 1-52.
- Pizo, M. A. 2012. Lek behavior of the Plovercrest (*Stephanoxis lalandi*, Trochilidae). – *Wilson J. Ornithol.* 124: 106 – 112.
- Pizo, M. A. and Silva, W. 2001. The dawn lek of the Swallow-tailed hummingbird. – *Wilson Bull.* 113: 388 – 397
- Ramjohn, C. L., Lucas, F. B., Hayes, F. E., Ballah, S. T., Johnson, N. C. and Garcia, K. M. 2003. Lek mating behavior of the Sooty-capped hermit (*Phaethornis augusti*) in the Paria Peninsula of Venezuela. – *J. Field Ornithol.* 74: 205-209.
- Rodríguez-Flores, C. I. 2009. Dinámica de las estrategias de forrajeo por néctar en colibríes (Aves: Trochilidae) en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (Jalisco, México). – MSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rodríguez-Flores, C. I. and Stiles, F. G. (2005). Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaetorninae) y sus flores en la Amazonia Colombiana. – *Ornitol. Colomb.* 3: 7-27.

- Rowley, J. S. 1966. Breeding records of birds in the Sierra Madre del Sur, Oaxaca, Mexico. – Proc. West. Found. Vertebr. Zool. 1: 107-204.
- Schuchmann, K. L., Weller, A. A. and Heynen, I. (2000). Biogeography and taxonomy of the Andean hummingbird genus *Haplophaedia* Simon (Aves: Trochilidae), with the description of a new subspecies from southern Ecuador. – Orn. Anz. 39: 17-42.
- Skutch, A. F. 1964. Life histories of Hermit hummingbirds. – Auk. 81: 5-25.
- Snow, B. K. 1973. The behavior and ecology of Hermit hummingbirds in the Kanaku Mountains, Guyana. – Wilson Bull. 85: 163 – 177.
- Stiles, F. G. 1982. Aggressive and courtship displays of the male Anna's hummingbird. – Condor. 84: 208-225.
- Stiles, F. G. 1983. Systematics of the southern forms of *Selasphorus* (Trochilidae). – Auk. 100: 311-325.
- Stiles, F. G. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. – Condor. 97: 853-878.
- Stiles, F. G. and Wolf, L. L. 1979. Ecology and evolution of lek mating behaviour in the long-tailed hermit hummingbird. – Ornithol. Monograph. 27: iii-78.
- Tamm, S., Armstrong, D. P. and Tooze, Z. J. 1989. Display behavior of male Calliope hummingbirds during the breeding season. – Condor. 91:272-279
- Weller, A. A. 2000. Biogeography, geographic variation and habitat preference in the *Amazilia* hummingbird, *Amazilia amazilia* Lesson (Aves: Trochilidae), with notes on the status of *Amazilia alticola* Gould. – J. Ornithol. 141: 93-101.
- Weske, J. S. and Terborgh, J. W. 1977. *Phaethornis hoepckeae*, a new species of hummingbird from Perú. – Condor. 79: 143-147.
- Wiley, R. H. 1971. Song groups in a singing assembly of little hermits. – Condor. 73: 28-35
- Wolf, L. L. 1969. Female territoriality in a tropical hummingbird. – Auk. 86: 490-504.
- Wolf, L. L. 1975. Female territoriality in the Purple-throated Carib. – Auk. 92: 511-522.
- Wolf, L. L. and Stiles, F. G. 1970. Evolution of pair cooperation in a tropical hummingbird. – Evolution. 24: 759-773.

5.3 Anexo III. Observadores independientes son: AV: Ana Karina Vazquez Lopez, ACN: Alba Cuevas Nuñez, ACG: Ana María Contreras González, RM: Rocío Meneses, PB: Francisco Rivera, CRF: Claudia Rodríguez Flores, SI: Sergio Díaz Infante, GLS: Gabriel López Segoviano

Especies	AV	AC N	AC G	R M	PB	CR F	GLS	SI	Mediana
<i>Florisuga fusca</i>	1	1	1	1	0	1	0	1	1
<i>Florisuga mellivora</i>	3	4	4	3	4	4	4	4	4
<i>Topaza pella</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Topaza pyra</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Eutoxeres aquila</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Eutoxeres condamini</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Glaucis aeneus</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Glaucis hirsutus</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Phaethornis anthophilus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Phaethornis atrimentalis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Phaethornis augusti</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Phaethornis bourcierii</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Phaethornis eurynome</i>	1	1	2	2	1	2	1	0	1
<i>Phaethornis griseogularis</i>	1	1	1	1	1	2	1	0	1
<i>Phaethornis guy</i>	1	1	2	1	1	2	1	2	1
<i>Phaethornis hispidus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phaethornis koepckeae</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Phaethornis longirostris</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Phaethornis longuemareus</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Phaethornis malaris</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phaethornis mexicanus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0

<i>Phaethornis natterei</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Phaethornis philippii</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Phaethornis pretrei</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Phaethornis ruber</i>	1	1	2	2	1	2	1	2	1.5
<i>Phaethornis rupurumii</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Phaethornis striigularis</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Phaethornis subochraceus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Phaethornis superciliosus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Phaethornis syrmatophorus</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Phaethornis yaruqui</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Ramphodon naevius</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Threnetes leucurus</i>	1	1	1	1	1	2	1	0	1
<i>Threnetes ruckeri</i>	1	1	1	1	1	2	1	0	1
<i>Androdon aequatorialis</i>	3	3	2	2	3	2	2	3	2.5
<i>Anthracothorax dominicus</i>	4	4	4	4	4	4	3	4	4
<i>Anthracothorax mango</i>	1	1	2	1	1	1	2	1	1
<i>Anthracothorax nigricollis</i>	4	4	4	4	2	2	3	3	3.5
<i>Anthracothorax prevostii</i>	4	4	4	4	3	3	3	3	3.5
<i>Anthracothorax veraguensis</i>	4	4	4	4	3	3	3	3	3.5
<i>Anthracothorax viridigula</i>	4	4	4	4	4	4	3	3	4
<i>Anthracothorax viridis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Avocettula recurvirostris</i>	3	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>Chrysolampis mosquitus</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Colibri coruscans</i>	2	2	2	1	2	1	2	2	2

<i>Colibri delphinae</i>	2	3	2	2	2	2	2	2	2
<i>Colibri serrirostris</i>	2	2	2	1	1	2	2	1	2
<i>Colibri thalassinus</i>	2	2	2	1	1	1	1	1	1
<i>Doryfera johanna</i>	3	3	4	4	4	4	3	3	3.5
<i>Doryfera ludovicae</i>	3	3	2	2	2	2	2	2	2
<i>Eulampis holosericeus</i>	2	2	1	1	1	1	1	1	1
<i>Eulampis jugularis</i>	2	2	1	1	1	1	1	1	1
<i>Heliactin bilophus</i>	4	4	4	4	4	3	3	3	4
<i>Heliothryx auritus</i>	3	3	2	2	1	2	2	2	2
<i>Heliothryx barroti</i>	3	3	2	3	2	2	2	2	2
<i>Polytmus guainumbi</i>	3	2	3	2	2	3	2	3	2.5
<i>Polytmus milleri</i>	2	3	2	2	2	3	2	3	2
<i>Polytmus theresiae</i>	2	2	2	2	2	3	2	1	2
<i>Schistes geoffroyi</i>	3	3	2	3	3	3	2	2	3
<i>Aglaeactis castelnaudii</i>	2	2	1	1	1	1	1	2	1
<i>Aglaeactis cupripennis</i>	2	2	1	1	1	1	1	1	1
<i>Aglaeactis pamela</i>	3	3	2	2	2	3	2	2	2
<i>Boissonneaua flavescens</i>	1	1	1	2	1	2	1	1	1
<i>Boissonneaua jardini</i>	1	1	2	1	1	2	2	1	1
<i>Boissonneaua mathewsii</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Clytolaema rubricauda</i>	4	4	3	4	4	4	3	3	4
<i>Coeligena bonapartei</i>	4	4	3	4	3	4	3	3	3.5
<i>Coeligena coeligena</i>	1	1	2	1	1	1	1	2	1
<i>Coeligena helianthea</i>	4	4	4	4	4	4	3	4	4
<i>Coeligena iris</i>	1	1	2	2	1	2	2	2	2
<i>Coeligena lutetiae</i>	3	3	4	4	4	4	3	3	3.5
<i>Coeligena orina</i>	3	3	4	4	4	4	4	3	4
<i>Coeligena phalerata</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Coeligena prunellei</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Coeligena torquata inca</i>	3	2	2	3	2	3	2	3	2.5
<i>Coeligena violifer</i>	3	2	2	3	3	2	2	4	2.5

<i>Coeligena wilsoni</i>	1	2	2	2	2	2	1	2	2
<i>Ensifera ensifera</i>	1	2	2	1	1	2	1	3	1.5
<i>Eriocnemis aline</i>	1	2	2	1	1	2	1	2	1.5
<i>Eriocnemis cupreioventris</i>	2	2	2	3	2	3	2	2	2
<i>Eriocnemis derbyi</i>	2	2	3	3	2	3	2	2	2
<i>Eriocnemis glaucopoides</i>	4	4	4	3	3	4	3	4	4
<i>Eriocnemis luciani</i>	1	1	2	1	2	1	1	2	1
<i>Eriocnemis mosquera</i>	2	2	3	3	2	3	2	3	2.5
<i>Eriocnemis nigrivestis</i>	4	4	4	3	4	4	2	3	4
<i>Eriocnemis vestitus</i>	4	4	4	3	3	3	2	3	3
<i>Haplophaedia aureliae</i>	1	2	3	2	2	3	3	2	2
<i>Haplophaedia lugens</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>Heliodoxa aurescens</i>	1	2	2	2	2	2	1	2	2
<i>Heliodoxa branickii</i>	2	2	3	3	3	3	2	3	3
<i>Heliodoxa gularis</i>	2	3	3	3	3	3	2	2	3
<i>Heliodoxa imperatrix</i>	2	2	3	3	3	3	2	3	3
<i>Heliodoxa jacula</i>	2	2	3	3	2	3	2	2	2
<i>Heliodoxa leadbeateri</i>	3	3	4	3	3	4	3	3	3
<i>Heliodoxa rubinoides</i>	3	3	3	3	2	3	2	3	3
<i>Heliodoxa schreibersii</i>	3	4	3	3	3	3	3	3	3
<i>Heliodoxa xanthogonys</i>	3	3	4	3	3	3	3	3	3
<i>Lafresnaya lafresnayi</i>	4	4	4	3	4	3	3	3	3.5
<i>Lodiggesia mirabilis</i>	4	4	4	3	4	4	3	4	4
<i>Ocreatus underwoodii</i>	4	4	4	3	4	3	3	3	3.5
<i>Pterophanes cyanopterus</i>	4	3	3	4	4	4	4	4	4
<i>Urochroa bougueri</i>	4	4	3	3	4	2	3	3	3
<i>Urosticte benjamini</i>	3	3	4	3	3	3	3	4	3
<i>Urosticte ruficrissa</i>	3	3	2	2	2	3	3	3	3
<i>Adelomyia melanogenys</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aglaiocercus coelestis</i>	4	4	4	4	4	4	3	4	4

<i>Agelaiocercus kingii</i>	4	4	4	4	4	4	3	4	4
<i>Chalcostigma herrani</i>	3	4	4	3	3	3	3	3	3
<i>Chalcostigma olivaceum</i>	3	3	2	2	2	2	2	2	2
<i>Chalcostigma ruficeps</i>	4	4	3	3	3	3	3	3	3
<i>Chalcostigma stanleyi</i>	4	4	4	4	3	4	3	3	4
<i>Discosura conversii</i>	4	4	4	3	3	2	3	4	3.5
<i>Discosura langsdorfii</i>	4	4	3	3	3	3	3	3	3
<i>Discosura longicaudus</i>	4	4	4	3	3	3	3	3	3
<i>Discosura popelairii</i>	4	4	4	3	4	4	3	3	4
<i>Heliangelus</i> <i>amethysticollis</i>	3	4	3	3	3	3	3	3	3
<i>Heliangelus exortis</i>	3	4	3	3	3	4	3	3	3
<i>Heliangelus micraster</i>	3	4	4	3	3	3	3	3	3
<i>Heliangelus regalis</i>	4	4	4	4	4	4	2	4	4
<i>Heliangelus strophianus</i>	3	4	3	4	3	4	3	3	3
<i>Heliangelus viola</i>	4	4	4	4	2	3	3	3	3.5
<i>Heliangelus zusii</i>	2	2	2	1	1	1	2	1	1.5
<i>Lesbia nuna</i>	4	4	4	3	3	4	3	3	3.5
<i>Lesbia victoriae</i>	4	4	4	3	3	3	3	3	3
<i>Lophornis chalybeus</i>	3	4	4	3	3	3	3	3	3
<i>Lophornis delattrei</i>	4	4	3	3	3	3	3	3	3
<i>Lophornis pavoninus</i>	3	3	4	4	2	3	3	2	3
<i>Metallura aeneocauda</i>	3	3	3	3	2	2	2	2	2.5
<i>Metallura baroni</i>	4	4	3	3	3	3	3	3	3
<i>Metallura eupogon</i>	4	4	4	3	3	3	3	3	3
<i>Metallura odomae</i>	3	3	3	2	2	2	2	2	2
<i>Metallura phoebe</i>	2	2	2	1	2	2	2	2	2
<i>Metallura theresiae</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>Metallura tyrianthina</i>	3	3	3	2	2	3	2	3	3
<i>Metallura williami</i>	3	3	3	3	2	3	2	2	3
<i>Opisthoprora euryptera</i>	1	1	2	1	1	1	1	1	1

<i>Oreonympha nobilis</i>	2	2	4	2	2	3	1	2	2
<i>Oreotrochilus</i>	4	4	4	3	4	4	3	4	4
<i>chimborazo</i>									
<i>Oreotrochilus estella</i>	4	4	3	3	3	3	3	3	3
<i>Oreotrochilus</i>	3	3	3	3	4	4	3	3	3
<i>melanogaster</i>									
<i>Oreotrochilus stella</i>	3	3	4	3	3	3	3	3	3
<i>stolzmanni</i>									
<i>Oxypogon guerinii</i>	4	4	3	3	3	3	3	3	3
<i>Phlogophilus harterti</i>	1	1	1	0	1	0	1	1	1
<i>Phlogophilus</i>	1	1	1	0	1	0	0	1	1
<i>hemileucurus</i>									
<i>Polyonymus caroli</i>	3	3	3	2	2	2	3	2	2.5
<i>Ramphomicron</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>microrhynchum</i>									
<i>Sappho sparganurus</i>	4	4	4	4	3	4	3	3	4
<i>Sephanoides</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>fernandensis</i>									
<i>Sephanoides sephaniodes</i>	4	4	2	2	2	2	3	2	2
<i>Taphrolesbia</i>	3	3	2	2	2	3	2	2	2
<i>griseiventris</i>									
<i>Patagona gigas</i>	2	2	3	3	3	3	1	3	3
<i>Eugenes fulgens</i>	4	4	4	4	4	4	3	4	4
<i>Heliomaster constantii</i>	2	2	1	1	2	1	1	1	1
<i>Heliomaster furcifer</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Heliomaster longirostris</i>	3	3	4	3	3	3	2	3	3
<i>Heliomaster squamosus</i>	4	4	4	4	4	4	3	4	4
<i>Lampornis amethystinus</i>	3	3	3	2	2	2	3	2	2.5
<i>Lampornis calolaemus</i>	4	4	3	3	4	3	3	3	3
<i>Lampornis</i>	4	4	4	3	4	4	3	3	4
<i>castaneoventris</i>									

<i>Lampornis cinereicauda</i>	4	4	4	3	4	4	3	4	4
<i>Lampornis clemenciae</i>	3	3	2	2	2	2	3	2	2
<i>Lampornis hemileucurus</i>	3	3	2	3	2	2	3	2	2.5
<i>Lampornis sybillae</i>	3	3	2	3	2	2	2	2	2
<i>Lampornis viridipallens</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>Lamprolaima rhami</i>	4	4	4	4	4	4	4	3	4
<i>Panterpe insignis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Archilochus alexandri</i>	3	3	3	3	3	2	3	2	3
<i>Archilochus colubris</i>	3	3	3	3	3	2	3	3	3
<i>Atthis heloisa</i>	3	3	3	2	2	2	3	2	2.5
<i>Calliphlox amethystina</i>	3	3	3	2	3	2	3	3	3
<i>Calliphlox bryantae</i>	3	4	4	2	3	2	3	2	3
<i>Calliphlox evelynae</i>	3	4	4	3	3	3	3	3	3
<i>Calliphlox mitchellii</i>	3	4	4	3	3	3	3	3	3
<i>Calothorax lucifer</i>	3	4	4	3	3	3	3	3	3
<i>Calypte anna</i>	4	4	4	3	4	3	4	3	4
<i>Calypte costae</i>	4	4	4	3	4	3	4	3	4
<i>Chaetocercus bombus</i>	3	4	4	3	3	3	3	3	3
<i>Chaetocercus mulsant</i>	4	4	4	4	3	4	3	3	4
<i>Doricha eliza</i>	4	4	4	3	3	3	3	3	3
<i>Eulidia yarrellii</i>	3	3	3	2	2	2	3	3	3
<i>Mellisuga minima</i>	2	2	3	2	2	2	3	2	2
<i>Microstilbon burmeisteri</i>	4	4	4	3	3	3	3	3	3
<i>Myrmia micrura</i>	3	3	3	2	2	2	3	3	3
<i>Myrtis fanny</i>	4	4	4	3	3	3	3	4	3.5
<i>Rhodopsis vesper</i>	4	4	4	2	3	3	3	3	3
<i>Selasphorus ardens</i>	4	4	3	4	3	3	3	3	3
<i>Selasphorus calliope</i>	3	3	2	2	2	3	3	3	3
<i>Selasphorus flammula</i>	3	3	3	2	2	2	3	3	3
<i>Selasphorus platycercus</i>	3	3	3	2	2	3	3	3	3
<i>Selasphorus rufus</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4

<i>Selasphorus sasin</i>	4	4	4	3	4	4	3	4	4
<i>Selasphorus scintilla</i>	4	4	4	4	2	3	3	3	3.5
<i>Thaumastura cora</i>	4	4	4	3	4	3	3	4	4
<i>Tilmatura dupontii</i>	4	4	4	3	4	4	3	4	4
<i>Abeillia abeillei</i>	3	3	3	3	3	3	2	3	3
<i>Amazilia amabilis</i>	2	3	2	3	2	2	2	2	2
<i>Amazilia amazilia</i>	1	2	2	1	1	1	2	1	1
<i>Amazilia beryllina</i>	1	1	2	2	2	2	1	1	1.5
<i>Amazilia brevirostris</i>	1	1	2	1	1	1	1	1	1
<i>Amazilia candida</i>	1	1	2	1	1	1	1	1	1
<i>Amazilia chionogaster</i>	1	1	2	1	0	1	1	1	1
<i>Amazilia cyanocephala</i>	1	1	2	1	0	1	1	1	1
<i>Amazilia decora</i>	3	4	3	3	3	3	3	3	3
<i>Amazilia edward</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Amazilia fimbriata</i>	1	1	2	2	1	1	1	1	1
<i>Amazilia franciae</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>Amazilia lactea</i>	1	1	2	2	1	1	1	1	1
<i>Amazilia rosenbergi</i>	3	3	3	3	2	2	2	3	3
<i>Amazilia rutila</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Amazilia saucerottei</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	1
<i>Amazilia tobaci</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Amazilia tzacatl</i>	2	2	2	2	1	2	2	1	2
<i>Amazilia versicolor</i>	1	1	1	1	1	1	1	2	1
<i>Amazilia violiceps</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Amazilia viridicauda</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Amazilia viridifrons</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	1
<i>Amazilia viridigaster</i>	1	2	2	2	2	1	2	1	2
<i>Amazilia yucatanensis</i>	2	2	2	1	2	1	1	2	2
<i>Aphantochroa</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>cirrochloris</i>									
<i>Campylopterus</i>	2	2	2	2	3	2	2	2	2

<i>ensipennis</i>									
<i>Campylopterus falcatus</i>	3	3	4	4	3	4	3	3	3
<i>Campylopterus</i>	4	4	4	4	4	4	3	4	4
<i>hemileucurus</i>									
<i>Campylopterus</i>	1	1	1	0	1	1	0	1	1
<i>hyperythrus</i>									
<i>Campylopterus</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>largipennis</i>									
<i>Campylopterus rufus</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	0
<i>Campylopterus</i>	3	4	3	2	3	3	2	2	3
<i>villaviscensio</i>									
<i>Chalybura buffonii</i>	4	4	4	3	4	3	3	3	3.5
<i>Chalybura urochrysia</i>	4	4	4	3	4	3	3	3	3.5
<i>Chlorestes notatus</i>	4	4	3	3	3	3	3	3	3
<i>Chlorostilbon assimilis</i>	4	3	4	3	3	3	3	3	3
<i>Chlorostilbon canivetii</i>	4	4	4	3	4	3	3	3	3.5
<i>Chlorostilbon maugaeus</i>	4	3	4	3	4	3	3	4	3.5
<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	4	3	4	3	4	3	3	3	3
<i>Chlorostilbon poortmani</i>	4	3	4	3	4	3	3	3	3
<i>Chlorostilbon ricordii</i>	4	4	3	3	4	3	3	3	3
<i>Chlorostilbon swainsonii</i>	4	3	4	3	4	3	3	3	3
<i>Chrysuronia oenone</i>	4	4	4	4	4	4	3	3	4
<i>Cynanthus doubledayi</i>	4	4	4	4	4	4	3	4	4
<i>Cynanthus latirostris</i>	4	4	4	4	4	4	3	4	4
<i>Cynanthus sordidus</i>	2	2	2	0	0	2	1	0	1.5
<i>Elvira chionura</i>	2	2	3	2	3	2	2	2	2
<i>Elvira cupreiceps</i>	2	2	4	3	4	4	3	3	3
<i>Eupetomena macroura</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Eupherusa cyanophrys</i>	4	3	4	3	4	4	3	4	4
<i>Eupherusa eximia</i>	3	2	4	3	4	3	3	3	3
<i>Eupherusa nigriventris</i>	4	4	4	3	4	4	3	3	4

<i>Eupherusa poliocerca</i>	3	3	4	3	4	4	3	3	3
<i>Goethalsia bella</i>	3	3	4	3	3	2	3	4	3
<i>Goldmania violiceps</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Hylocharis chrysur</i>	1	1	1	1	0	1	3	0	1
<i>Hylocharis cyanus</i>	4	4	4	3	4	4	3	4	4
<i>Hylocharis eliciae</i>	4	4	4	3	3	3	3	3	3
<i>Hylocharis grayi</i>	4	4	4	3	4	4	3	4	4
<i>Hylocharis leucotis</i>	4	4	4	3	4	4	3	4	4
<i>Hylocharis sapphirina</i>	4	4	4	3	3	4	3	3	3.5
<i>Hylocharis xantusii</i>	3	3	4	3	3	4	3	3	3
<i>Juliamyia julie</i>	4	4	4	3	4	3	4	3	4
<i>Klais guimeti</i>	3	4	3	3	3	3	3	2	3
<i>Lepidopyga goudoti</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1
<i>Leucippus baeri</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Leucippus chlorocercus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Leucippus fallax</i>	0	0	2	0	2	2	0	0	0
<i>Leucippus taczanowskii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leucochloris albicollis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Microchera albocoronata</i>	4	4	4	4	4	4	4	3	4
<i>Orthorhyncus cristatus</i>	4	4	4	3	3	4	3	3	3.5
<i>Phaeochroa cuvierii</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Stephanoxis lalandi</i>	4	4	4	3	4	4	3	3	4
<i>Taphrospilus hypostictus</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0.5
<i>Thalurania colombica</i>	4	4	4	4	4	4	4	3	4
<i>Thalurania fannyi</i>	4	4	4	3	4	4	4	3	4
<i>Thalurania furcata</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Thalurania glaucopis</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Thalurania ridgwayi</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Thalurania watertonii</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Trochilus polytmus</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4

<i>Trochilus scitulus</i>	4	4	4	4	4	4	3	4	4
---------------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---

6 Publicaciones

Artículo aceptado el 23/dic/2017 en Behaviour: Mating system, male territoriality and agility as predictors of the evolution of sexual size dimorphism in hummingbirds (Aves: Trochilidae)

From: em.beh.3a7.5814f7.c0685055@editorialmanager.com <em.beh.3a7.5814f7.c0685055@editorialmanager.com> on behalf of Claudio Carere <em@editorialmanager.com>
Sent: Saturday, December 23, 2017 1:24:47 AM
To: Martin Alejandro Serrano Meneses
Subject: Your Submission

CC: claudiocarere@unitus.it

Ref.: Ms. No. BEH-D-17-00023R3
Mating system, male territoriality and agility as predictors of the evolution of sexual size dimorphism in hummingbirds (Aves: Trochilidae)
Behaviour

Dear Dr. Serrano-Meneses,

I am pleased to tell you that your work has now been accepted for publication in Behaviour.

It was accepted on Dec 23, 2017

Comments from the Editor and Reviewers can be found below.

Thank you for submitting your work to this journal.

With kind regards

Claudio Carere, Ph.D
Associate Editor
Behaviour

Comments from the editor and reviewers (if any):

The authors have made several steps of thorough revision and eventually provided a satisfactory version of this very original manuscript, which I am glad to accept for publication



BRILL

Behaviour 0 (2018) 1–45**Behaviour**
brill.com/beh

1
2
3
4
5
6
7
8

**Mating system, male territoriality and agility as
predictors of the evolution of sexual size dimorphism in
hummingbirds (Aves: Trochilidae)**

9

10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20

**L. Nuñez-Rosas^{a,c}, M. del C. Arizmendi^b, R. Cueva del Castillo^b and
M.A. Serrano-Meneses^{d,*}**

21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33

^a Laboratorio de Biología Evolutiva, Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta,
Universidad Autónoma de Tlaxcala, Carretera Tlaxcala-Puebla km 1.5, C. P. 90070
Tlaxcala, México

^b Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.
Laboratorio de Ecología, UBIPRO, Av. de los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, C. P. 54090
Tlanepantla, México

^c Doctorado en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala, Carretera
Tlaxcala-Puebla km 1.5, C. P. 90070 Tlaxcala, México

^d Departamento de Ciencias Químico-Biológicas, Universidad de las Américas Puebla, San
Andrés Cholula, C. P. 72810 Puebla, México

*Corresponding author's e-mail address: martin.serrano@udlap.mx

Received 26 February 2017; initial decision 5 April 2017; revised 22 December 2017;
accepted 23 December 2017

Abstract

Male and female animals often exhibit differences in body size; this difference is known as sexual size dimorphism (SSD). Hummingbirds are an excellent model system to test functional hypotheses of SSD because they exhibit a wide range of body sizes and reproductive behaviour between the sexes. Here, using phylogenetic comparative methods, we tested whether mating system, male territoriality and agility predicted the evolution of SSD in this avian family. Our results first suggest that evolutionary increases in male-biased SSD are related to increases in lekking behaviour. Second, we found that male agility is positively related to increases in male biased-SSD albeit this is only likely to occur in males of territorial species. Finally, we found an allometric pattern for SSD consistent with Rensch's rule that was not explained by our estimates of male competition and agility.

Keywords

sexual size dimorphism, mating competition, male agility, Rensch's rule, hummingbirds.

1. Introduction

In certain animal taxa, for instance, males are typically larger than females (e.g., birds and mammals; male-biased sexual size dimorphism (SSD)), whereas females are larger than males in others (e.g., fish, snakes and turtles; female-biased SSD) (Ghiselin, 1974; Reiss, 1989; Fairbairn, 2007). The magnitude of SSD varies widely across animal taxa, from species exhibiting moderate (5–10%), to those showing extreme differences (49,999,900%; see Fairbairn (2013) for extreme examples of SSD in fish). Not surprisingly, this extraordinary variation in the morphology of males and females has inspired a number of functional hypothesis that aim to explain the evolution and maintenance of SSD (Jehl & Murray, 1986; Hedrick & Temeles, 1989; Shine, 1989; Andersson, 1994; Fairbairn, 2007; Székely et al., 2007). To date, four major functional hypotheses have received the greatest attention (e.g., Székely et al., 2007).

First, the sexual segregation hypothesis suggests that differences in body size amongst males and females are likely to evolve when competition over resources between the sexes is high (Darwin, 1871; Shine, 1989; Stephens & Wiens, 2009). The rationale is that if food is scarce, the members of a pair may exploit different feeding sources (Shine, 1989), thus reducing intersexual competition (Shine, 1989, 1991; Butler et al., 2007; Stephens & Wiens, 2009). The exploitation of different resources, in turn, is expected to enhance SSD (Selander, 1972; Székely et al., 2007).

Second, the fecundity selection hypothesis is usually put forward to explain the evolution of female-biased SSD, via the increase of female body size relative to male body size. This may occur if females gain more in fecundity per unit body size than males (reviewed by Andersson, 1994). Thus, larger-than-average females could be expected to produce larger eggs, larger clutch sizes, or to have a higher ability of raising the offspring to independence (Darwin, 1871; Trivers, 1972; Ridley & Thompson, 1979; Honěk, 1993). Relationships between egg and clutch sizes have been documented in several taxa, including frogs, insects and spiders (Shine, 1979; Head, 1995; Prenter et al., 1999; Legaspi & Legaspi, 2005). In the dance fly *Rhaphomyia tarsata*, for instance, where males and females lek in mixed sex swarms, females obtain nuptial gifts from males, who usually select large females as mates. The males benefit from selecting such females because these invest more in fecundity (i.e., large females produce more eggs; LeBas et al., 2003).

1 Third, the mating-competition hypothesis predicts an increase in the body 1
 2 size of the most competitive sex (usually the males) (Székely et al., 2000). 2
 3 This may be particularly true in taxa with polygynous mating systems 3
 4 (Owens & Hartley, 1998; Lindenfors et al., 2007; Székely et al., 2007) where 4
 5 increases in male body mass typically enhance the chances of obtaining 5
 6 copulations. This has been documented in birds (bustards: Raihani et al., 6
 7 2006; New world blackbirds: Webster, 1992; shorebirds, gulls and alcids: 7
 8 Székely et al., 2000; see also Székely et al., 2007), insects (e.g., damselflies: 8
 9 Serrano-Meneses et al., 2008), mammals (primates: Clutton-Brock & Har- 9
 10 vey, 1977, Clutton-Brock, 1985; Mitani et al., 1996; Lindenfors & Tullberg, 10
 11 1998; ungulates: Pérez-Barbería et al., 2002; Loison et al., 1999; pinnipeds: 11
 12 Lindenfors et al., 2002) and reptiles (lizards: Cox et al., 2003, Jiménez-Arcos 12
 13 et al. 2016). 13

14 Finally, the display-agility hypothesis predicts increases in female-biased 14
 15 SSD, given that several aspects of male displays are enhanced by small body 15
 16 size, which increases the agility and manoeuvrability of males (Andersson & 16
 17 Norberg, 1981; Payne, 1984; Jehl & Murray, 1986; Figuerola, 1999; Székely 17
 18 et al., 2007). In flying animals small body size enhances angular and linear 18
 19 accelerations, as well as horizontal and ascending speeds, whilst it also re- 19
 20 duces the turn radius. In contrast, large body size increases the maximum 20
 21 speed in diving flights (Andersson & Norberg, 1981; Hedenström, 1992). 21
 22 Thus, in males that compete over females or territories in the air, small body 22
 23 size may be particularly advantageous (Székely et al., 2000, 2007). In the 23
 24 dunlin (*Calidris alpina*) the display rates of males, as well as their duration 24
 25 are known to be higher in small males, which confers them an advantage 25
 26 over large males (Blomqvist et al., 1997). Studies in other birds (*Sturnus* 26
 27 *vulgaris*, Witter et al., 1994; *Taeniopygia guttata*, Metcalfe & Ure, 1995) 27
 28 and bats (Hughes & Rayner, 1991) have further shown that increasing body 28
 29 mass reduces flight speed and manoeuvrability. The expected relationship 29
 30 between male agility and female-biased SSD has been documented by nu- 30
 31 merous studies (e.g., Figuerola, 1999; Székely et al., 2004; Raihani et al., 31
 32 2006; Serrano-Meneses & Székely, 2006). 32

33 A number of taxonomic groups exhibit a puzzling relationship between 33
 34 overall body size and SSD. In such groups, the magnitude of SSD increases 34
 35 with body size when males are larger than females, but it decreases with 35
 36 body size when females are larger than males (Rensch, 1950; Abouheif & 36
 37 Fairbairn, 1997; Fairbairn, 1997). This macro-evolutionary pattern is known 37

1 as Rensch's rule (Rensch, 1950) and has been observed in several taxonomic 1
 2 groups, including insects (e.g., Blanckenhorn et al., 2007; Serrano-Meneses 2
 3 et al., 2008), reptiles (turtles: Stephens & Wiens, 2009), birds (bustards: Rai- 3
 4 hani et al., 2006; hummingbirds: Colwell, 2000; Székely et al., 2007; shore- 4
 5 birds: Székely et al., 2004) and primates (Clutton-Brock et al., 1977). In- 5
 6 terestingly, Rensch's rule appears to be relatively common in birds. Székely 6
 7 et al. (2007) tested for allometry consistent with Rensch's rule in 146 avian 7
 8 families and detected it in 125 families, whilst Dale et al. (2007) found evi- 8
 9 dence for the pattern in 110 (60.4%) out of 182 avian subfamilies. Although 9
 10 there are several explanations for Rensch's rule, the evolution of social mat- 10
 11 ing systems with high levels of mate competition, as well as the evolution 11
 12 of male displays with high levels of agility predicted allometry consistent 12
 13 with Rensch's rule. Dale et al. (2007) found that social mating system and 13
 14 the evolution of polygynous mating systems correlate with the evolution of 14
 15 male-biased SSD, whilst the evolution of agile aerial male displays correlate 15
 16 with the evolution of female-biased SSD. 16

17 Hummingbirds are excellent model organisms to study the evolution of 17
 18 SSD, given that (i) the pattern of SSD in this family ranges from female- 18
 19 biased to male-biased SSD, (ii) the males exhibit non-lekking and lekking 19
 20 mating systems, (iii) the males of certain species establish and defend feed- 20
 21 ing territories that in some taxa are also used to attract females (e.g., Temeles 21
 22 et al., 2000) and (iv) male agility can be estimated from morphological pa- 22
 23 rameters available in literature (see Materials and methods). Furthermore, 23
 24 potential explanations to the patterns of SSD and Rensch's rule in hum- 24
 25 mingbirds have not been thoroughly tested. Here, using a recent molecular 25
 26 phylogeny (McGuire et al., 2014) and phylogenetic comparative methods 26
 27 (Harvey & Pagel, 1991) we tested whether SSD and Rensch's rule could be 27
 28 explained by the intensity of male competition and male agility in humming- 28
 29 birds. 29

30 **2. Materials and methods** 30

31 *2.1. Data* 31

32 From published sources and theses we collected the following: (i) body 32
 33 mass for males and females of 200 hummingbird taxa, (ii) wing chord for 33
 34 the males and females of 147 taxa, (iii) information on the mating systems 34
 35 (lekking or non-lekking) of 123 taxa and (iv) data on whether the males 35
 36 37 36 37

1 established feeding territories (territoriality) or not (non-territoriality) (see 1
2 Appendix A) for 139 taxa. Note that sample sizes in the Results section vary 2
3 according to availability of data for a given variable. Body mass was used 3
4 as a measure for body size since it was highly correlated to wing length 4
5 in both males (Pearson's product-moment correlation, $r = 0.915$, $df = 145$, 5
6 $p = 0.001$) and females ($r = 0.880$, $df = 145$, $p = 0.001$). Nonetheless, 6
7 given that the body mass of birds is highly variable (i.e. it depends on the 7
8 condition of individuals), we repeated our analyses using wing length as a 8
9 measure of body size. The results are consistent with the findings presented 9
10 here, with the exception of the results in which we investigate SSD in wing 10
11 length as a function of male competition and male agility (see Supplemen- 11
12 tary material B). We argue that the differences between the results obtained 12
13 with these different datasets are driven by the autocorrelation between SSD 13
14 in wing length and male agility. Note that this statistical violation of the as- 14
15 sumptions of linear models is not exhibited by the relationship between body 15
16 mass SSD and male agility (see Appendix B). Also, since data on the body 16
17 mass of 29 taxa is represented by few individuals ($N = 1$; see Appendix ma- 17
18 terial A), we carried out a set of analyses excluding these species. We then 18
19 compared these results with another set of analyses excluding 29 taxa rep- 19
20 resented by the largest sample sizes. The results of both sets of analyses are 20
21 consistent with each other (see Appendix C), which suggests that the results 21
22 presented here may be more dependent on overall sample size than on the 22
23 number of individuals representing each sex across taxa. 23

24 Mating system was used as a *proxy* for the intensity of male competi- 24
25 tion over females (see similar approaches by Székely et al., 2000 and Dunn 25
26 et al., 2001) (we assumed male-male competition to be more intense in 26
27 lekking species), whilst territoriality was used a *proxy* for the intensity of 27
28 male competition over nectar feeding resources. For statistical analyses, mat- 28
29 ing system was scored as (0) non-lekking species or (1) lek-forming species; 29
30 territoriality was scored as (0) non-territorial ("traplining", a foraging strat- 30
31 egy in which individuals exploit but do not defend dispersed flowers), or (1) 31
32 territorial, based on whether the males predominantly established feeding 32
33 territories or not (as described in literature: e.g., Janzen, 1971 & Feinsinger 33
34 & Chaplin, 1975). 34

35 The distinctive, sustained hovering flight of hummingbirds requires a dif- 35
36 ferent approach when investigating how male agility relates to body size (and 36
37 SSD), given that the display agility hypothesis was originally proposed to 37

1 account for female-biased SSD in birds which are characterised by flapping 1
 2 flight (Andersson & Norberg, 1981). Thus, the wing disc loading of males 2
 3 (WDL) was used as a *proxy* for male agility. WDL is defined as the ratio 3
 4 of a bird's body weight to a disc whose diameter is wing span (Feinsinger 4
 5 & Chaplin, 1975) and it is therefore expressed as the ratio between g/cm^2 . 5
 6 WDL was estimated from data on the wing chord length of males of 147 6
 7 hummingbird taxa. WDL is calculated as $W/\pi(l + 0.404l^{0.6})^2$ (Feinsinger 7
 8 et al. 1979), where W is body weight in g and l in wing chord in centime- 8
 9 tres. High values of WDL denote high turning speed, acceleration and other 9
 10 components of manoeuvrability (Feinsinger et al., 1979; Moore, 1997). The 10
 11 estimated values of WDL for males are shown in the Supplementary mate- 11
 12 rial. 12

13 The following criteria was used to include a particular species in our 13
 14 study: (i) data on the body size and wing chord was available, (ii) data on 14
 15 the mating system and/or territoriality was available, and (iii) the species 15
 16 was included in the phylogeny used to carry out comparative analyses (see 16
 17 below). 17

18 Prior to analyses, data on the body size of males and females were 18
 19 \log_{10} transformed. SSD was thus calculated as $\log_{10}(\text{male body size}) -$ 19
 20 $\log_{10}(\text{female body size})$ (Smith, 1999; Székely et al., 2004). 20

21 2.2. *Phylogeny* 21

22 We used the multilocus phylogeny estimate for hummingbirds of McGuire 22
 23 et al. (2014). This phylogeny is based on a rich sample of hummingbird taxa 23
 24 (284 taxa and 436 exemplars) and loci. For hummingbirds (and most of the 24
 25 outgroup taxa), McGuire et al. (2014) collected 6461 alignment positions 25
 26 of DNA sequence data representing six genes (four nuclear and two mito- 26
 27 chondrial, plus flanking tRNAs). The nuclear genes include intron 7 of beta 27
 28 fibrinogen (FGB), intron 5 of the adenylate kinasa gene (AK1), a segment of 28
 29 the ornithine decarboxylase gene extending from the end of exon 6 to the be- 29
 30 ginning of exon 8 (ODC), and a segment of the Z-linked muscle skeletal 30
 31 receptor tyrosine gene including parts of exon 4 and 5 and the interven- 31
 32 ing intron (MUSK). The mitochondrial gene sequences include the complete 32
 33 NADH dehydrogenase subunit 2 (ND2), approximately half of NADH dehy- 33
 34 drogenase subunit 4 (ND4), and tRNAs flanking each of these protein-coding 34
 35 genes. 35

36 The phylogeny included branch lengths as calculated by McGuire et al. 36
 37 (2014). We used Mesquite version 3.04 (Maddison & Maddison, 2015) to 37

1 prune taxa with no data from the phylogeny (84 taxa). The phylogenetic 1
 2 comparative analyses (see below) were carried out in R (ver. 3.4.0; R Core 2
 3 Team, 2017) using the package *caper* (Orme et al., 2013). 3

4 2.3. Statistical analyses 4

5 We tested whether the overall pattern of SSD in hummingbirds was different 5
 6 from monomorphism using a Wilcoxon one-sample test. Thus, the distribu- 6
 7 tion of SSD was tested against a hypothesised median = 0. 7
 8

9 2.4. Phylogenetic comparative analyses 9

10 In order to test Rensch's rule in hummingbirds, we first obtained the phy- 10
 11 logenetic independent contrasts (Felsenstein, 1985) resulting from the 11
 12 regression of male body size as a function of female body size. The phyloge- 12
 13 netic independent contrasts method was used to control for the phylogenetic 13
 14 non-independence of species (Harvey & Pagel, 1991). Since outliers can 14
 15 seriously affect the parameter estimates for any regression model, we re- 15
 16 moved two outliers with studentised residuals $> \pm 3$ (Jones & Purvis, 1997). 16
 17 A key assumption of the contrasts method is that the standardised contrasts 17
 18 are independent from their estimated nodal values (Felsenstein, 1985). The 18
 19 assumption was verified by plotting the standardised contrasts against their 19
 20 estimated nodal values using the *plot* function provided by *caper* (Orme et 20
 21 al., 2013). We then fitted one major axis regression (model II regression, MA; 21
 22 Sokal & Rohlf, 2012) to the phylogenetic independent contrasts of male body 22
 23 size as a function of female body size (Garland et al., 1992). Rensch's rule 23
 24 predicts the slope of male on female size to be significantly larger than unity 24
 25 (Fairbairn, 1997). Since we used phylogenetically independent contrasts, the 25
 26 MA regression was forced through the origin (Harvey & Pagel, 1991; Gar- 26
 27 land et al., 1992). We provided the slope of the major axis regression (β) 27
 28 as well as its 95% confidence intervals (lower CI–upper CI), which were 28
 29 calculated using the R package *smatr* (Warton et al., 2012). We compared 29
 30 the fitted slope against $\beta = 1$ using the procedure described in Warton et al. 30
 31 (2006), as implemented in the *smatr* package (“slope.test”). 31
 32

33 To test the effect mating system, territoriality and display agility on the 33
 34 SSD of hummingbirds, we used the Phylogenetic Generalised Least Squares 34
 35 method (PGLS; Pagel, 1997, 1999; Garland & Ives, 2000; Freckleton et al., 35
 36 2002). PGLS is a comparative method that incorporates the phylogenetic 36
 37 autocorrelation of the data in the structure of errors (variance-covariance 37

matrix), which is specified by the phylogeny (Martins & Hansen, 1997; Freckleton et al., 2002). PGLS was used to test the maximum-likelihood of the evolutionary regression coefficient between traits (Pagel, 1997, 1999). We also estimated the weighting parameter λ in order to improve the fit of the data to the model and to correct for phylogenetic effects in all PGLS models (Pagel, 1997, 1999). λ measures phylogenetic dependence of observed trait data (Pagel, 1999; Freckleton et al., 2002): it approaches unity when related species resemble each other more than they resemble species drawn at random from a phylogenetic tree (Blomberg & Garland, 2002). Thus the relationship between SSD (dependent variable) and mating system, territoriality and male agility (independent variables) was investigated in a series of PGLS models. We started from a saturated model that included all independent variables and their first order interaction terms. The model was then reduced using backward elimination, and we stopped when only significant interactions terms were included in the model. Here, since our final model retained two significant interaction terms (see Results and Table 1), we carried out two further analyses in order to inspect these.

Finally, we tested whether Rensch's rule could be explained by our estimates of male competition and agility. To this end, we built a series of PGLS models. We started with a saturated model that included SSD as the dependent variable and mating system, territoriality, male agility and male body size as independent variables. We then reduced the model using backward elimination and stopped when only significant terms were included in the final model. We acknowledge that SSD and male body size are correlated, thus, by including in the models estimates of male competition and male agility, we sought to reduce the predictive power of male body size on SSD. In this way, we tested whether male competition and agility could account for Rensch's rule and not body size *per se* (see similar procedures in Székely et al., 2004; Dale et al., 2007; Serrano-Meneses et al., 2008).

3. Results

3.1. Distribution of SSD

Hummingbirds exhibit both male- and female-biased SSDs, although male-biased SSD is predominant (body mass: Wilcoxon one-sample test, $V = 13632$, $p = 0.001$; Figure 1).

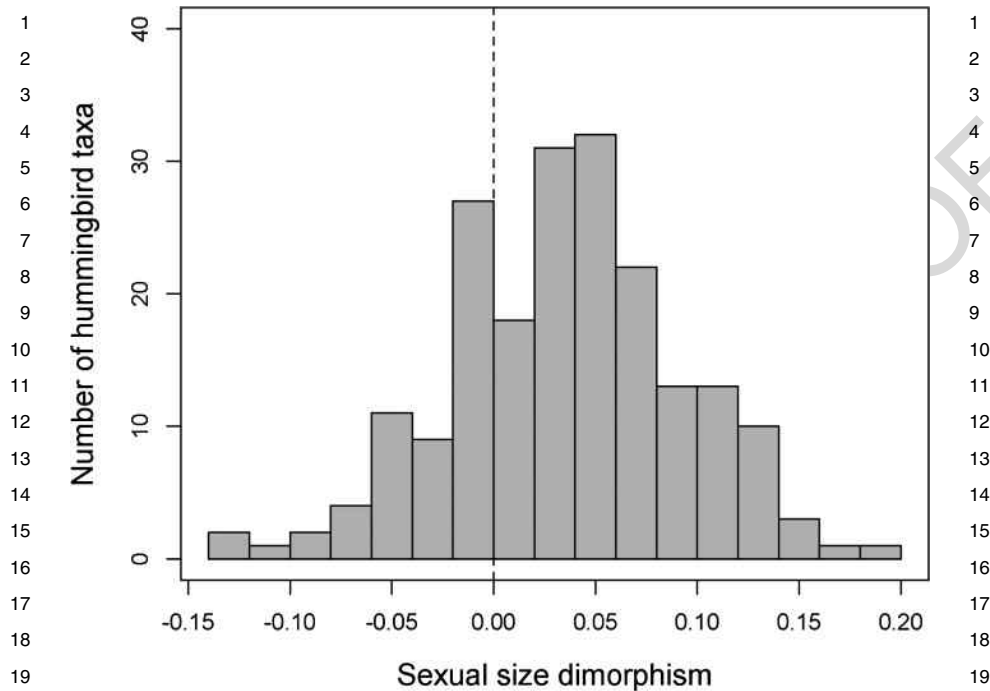


Figure 1. Distribution of sexual size dimorphism in hummingbirds. Positive SSD values denote species in which males are larger than females, whereas negative SSD values indicate species in which females are the larger sex. The dashed line denotes the division between female-biased and male-biased SSD.

3.2. Rensch's rule

Our results confirm that the relationship between male and female body size in hummingbirds is consistent with Rensch's rule (MA regression; $\beta = 1.104$, lower–upper confidence intervals: 1.037–1.177, $p = 0.001$, $N = 199$ phylogenetically independent contrasts; slope comparison test $p = 0.002$; Figure 2): the degree of SSD decreased with overall body size when females were the larger sex, whereas it increased when males were larger than females.

3.3. SSD, male competition and male agility

The parameters of the saturated and the reduced models are shown in Table 1. The reduced model (Model 3) shows that evolutionary increases in

10

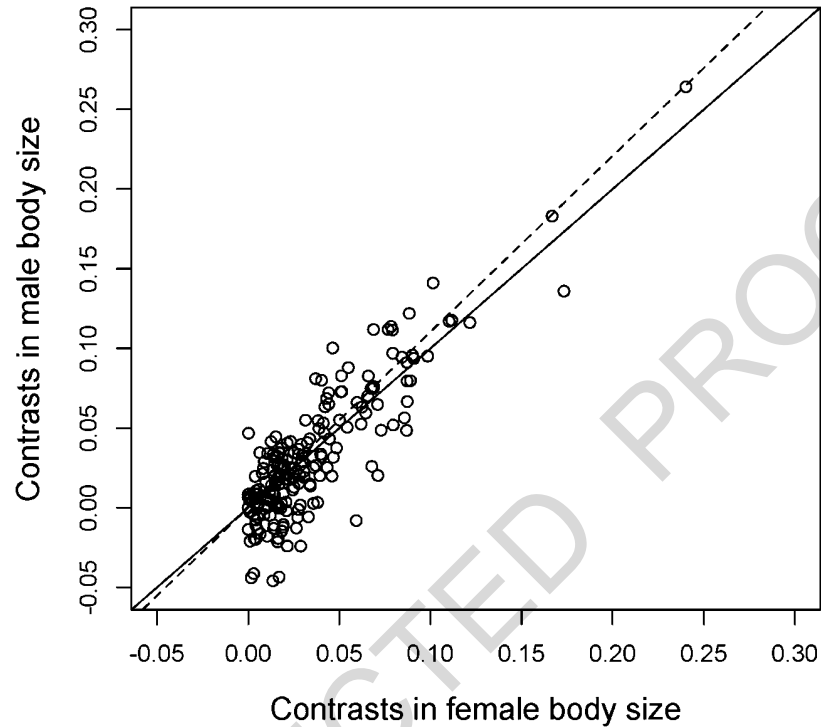
Evolution of sexual size dimorphism in hummingbirds

Figure 2. Rensch's rule in hummingbirds. The continuous line indicates the reference isometric relationship ($\beta = 1$) and the dashed line represents the fitted relationship between male body size and female body size by major axis regression for phylogenetically independent contrasts ($\beta = 1.104, 1.037\text{--}1.177, P = 0.001, N = 199$ phylogenetically independent contrasts).

male-biased SSD correlate with evolutionary increases in lek mating systems. Also, Model 3 retained one significant interaction term: territoriality \times male agility. This interaction term suggests that SSD relates differently to male agility when territoriality is considered (Figure 3). Inspection of this interaction revealed that in territorial species, male-biased SSD increased with male agility (estimate \pm SE; $2.982 \pm 1.360, F_{1,53} = 4.805, p = 0.033, \lambda = 0.888$), whilst it was unrelated to male agility in non-territorial species ($-1.447 \pm 1.263, F_{1,56} = 1.311, p = 0.257, \lambda = 0.000$). A further analysis revealed that the males of territorial species were larger than the males of non-territorial ones ($0.049 \pm 0.018, F_{1,137} = 7.058, p = 0.009, \lambda = 1.000$).

Table 1.
Relationships between body mass SSD (dependent variable) and *proxies* of male competition and agility using Phylogenetic Generalised Least Squares (PGLS) in hummingbirds. λ is the weighting parameter in PGLS (see Freckleton et al., 2002).

Model (Independent variables)	Regression coefficient \pm SE	<i>t</i>	<i>p</i>
Model 1			
Mating system	0.033 \pm 0.075	0.431	0.663
Territoriality	-0.134 \pm 0.070	1.920	0.058
Male agility	-1.970 \pm 2.256	0.874	0.386
Mating system \times Territoriality	0.038 \pm 0.022	1.695	0.094
Mating system \times Male agility	-0.807 \pm 2.261	0.357	0.722
Territoriality \times Male agility	4.007 \pm 2.115	1.894	0.062
Model 2			
Mating system	0.007 \pm 0.017	0.408	0.684
Territoriality	-0.145 \pm 0.062	2.329	0.023
Male agility	-2.641 \pm 1.224	2.156	0.034
Mating system \times Territoriality	0.036 \pm 0.022	1.671	0.098
Territoriality \times Male agility	4.350 \pm 1.874	2.320	0.023
Model 3			
Mating system	0.026 \pm 0.012	2.158	0.034
Territoriality	-0.144 \pm 0.063	2.291	0.025
Male agility	-2.716 \pm 1.238	2.194	0.031
Territoriality \times Male agility	4.680 \pm 1.885	2.482	0.015

The parameters of the full and the reduced models are shown:

Model 1: $\lambda = 0.703$, $r^2 = 0.168$, $F_{6,74} = 2.487$, $p = 0.030$

Model 2: $\lambda = 0.709$, $r^2 = 0.167$, $F_{5,75} = 3.000$, $p = 0.016$

Model 3: $\lambda = 0.711$, $r^2 = 0.136$, $F_{4,76} = 2.984$, $p = 0.024$

3.4. Male competition, male agility and Rensch's rule

The parameters of the models in which we tested for the effect of male competition on Rensch's rule are shown in Table 2. The results suggest that neither mating system, territoriality or male agility (or their first order interactions) contributed to the observed allometric pattern of SSD and overall body size in hummingbirds, given that male size remained the only significant variable in the reduced model.

4. Discussion

In his seminal study, Colwell (2000) showed that hummingbirds exhibit the full scope of Rensch's rule and proposed that both sexual selection and the

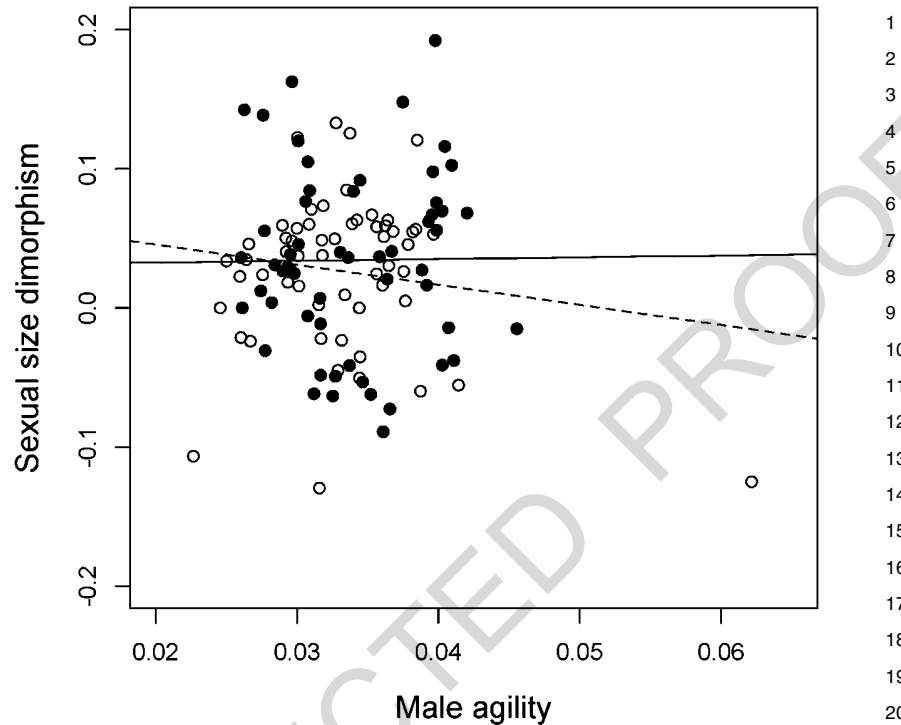


Figure 3. Relationship between SSD and male agility. Wing disc loading (WDL) is used as a proxy of male agility (see Methods). Territorial hummingbird species are denoted by closed circles and a continuous line, whilst non-territorial species are denoted by open circles and a dashed line. High WDL values indicate high agility, whereas lower WDL values indicate low agility. The figure is provided for guidance only, given that the data shown are species level, non-phylogenetically corrected values.

costs associated with reproduction shaped the pattern of SSD in hummingbirds. According to Colwell (2000), large male body size could be advantageous in competition for mates, given that the males are highly polygynous. Thus, the distal end of the hyperallometric slope could be explained by the mating advantages of large male body size. However, how could sexual selection account for female-biased SSD? To explain the evolution of female-biased SSD, Colwell (2000) suggested that large male body size could be selected against, given that males must pay high reproductive costs, which are generally greater than those imposed on the females during the mating period (due to the energetically costly aerial displays and the high number of aggressive interactions with other males). In a situation where the males

Table 2.
Relationships between SSD (dependent variable), *proxies* of male competition, and male size using using PGLS in hummingbirds. λ is the weighting parameter in PGLS (see Freckleton et al., 2002).

Model (Independent variables)	Regression coefficient \pm SE	<i>t</i>	<i>p</i>
Model 1			
Mating system	0.010 \pm 0.062	0.170	0.865
Territoriality	-0.041 \pm 0.062	0.665	0.508
Male agility	-2.713 \pm 1.796	1.510	0.135
Mating system \times Male agility	-0.157 \pm 1.868	0.084	0.933
Mating system \times Territoriality	0.030 \pm 0.019	1.601	0.114
Male agility \times Territoriality	1.106 \pm 1.855	0.596	0.553
Male size	0.201 \pm 0.026	7.602	0.001
Model 2			
Mating system	0.005 \pm 0.012	0.436	0.664
Territoriality	-0.043 \pm 0.058	0.741	0.461
Male agility	-2.835 \pm 1.061	2.671	0.009
Mating system \times Territoriality	0.030 \pm 0.019	1.611	0.111
Male agility \times Territoriality	1.162 \pm 1.722	0.675	0.502
Male size	0.201 \pm 0.026	7.671	0.001
Model 3			
Mating system	0.004 \pm 0.013	0.358	0.721
Territoriality	-0.005 \pm 0.012	0.392	0.695
Male agility	-2.388 \pm 0.826	2.890	0.005
Mating system \times Territoriality	0.032 \pm 0.018	1.715	0.090
Male size	0.204 \pm 0.026	7.867	0.001
Model 4			
Mating system	0.021 \pm 0.009	2.111	0.038
Territoriality	0.006 \pm 0.009	0.613	0.542
Male agility	-2.029 \pm 0.839	2.416	0.018
Male size	0.209 \pm 0.027	7.616	0.001
Model 5			
Mating system	0.018 \pm 0.009	2.002	0.047
Male agility	-1.294 \pm 0.704	1.839	0.068
Male size	0.187 \pm 0.027	6.867	0.001

of larger species could monopolise richer resources, these could eventually become larger than females, whilst the males of smaller species, confined to territories with poorer resources, would not be able to attain the resources to become larger than females (Colwell, 2000). Nonetheless, a number of stud-

14 *Evolution of sexual size dimorphism in hummingbirds*1 **Table 2.**

2 (Continued.)

3	Model (Independent variables)	Regression coefficient \pm SE	<i>t</i>	<i>p</i>	3
4	Model 6				4
5	Mating system	0.015 \pm 0.009	1.697	0.092	5
6	Male size	0.165 \pm 0.025	6.687	0.001	6
7	Model 7				7
8	Male size	0.174 \pm 0.022	7.779	0.001	8

9 The parameters of all created models are shown:

10 Model 1: $\lambda = 0.000$. $r^2 = 0.547$, $F_{7,73} = 12.570$, $p = 0.001$ 11 Model 2: $\lambda = 0.000$. $r^2 = 0.546$, $F_{6,74} = 14.870$, $p = 0.001$ 12 Model 3: $\lambda = 0.000$. $r^2 = 0.544$, $F_{5,75} = 17.880$, $p = 0.001$ 13 Model 4: $\lambda = 0.153$. $r^2 = 0.477$, $F_{4,76} = 17.350$, $p = 0.001$ 14 Model 5: $\lambda = 0.320$. $r^2 = 0.347$, $F_{3,103} = 18.200$, $p = 0.001$ 15 Model 6: $\lambda = 0.253$. $r^2 = 0.295$, $F_{2,120} = 25.090$, $p = 0.001$ 16 Model 7: $\lambda = 0.508$. $r^2 = 0.234$, $F_{1,198} = 60.520$, $p = 0.001$

17 ies carried out after Colwell's (2000) original contribution (e.g., Székely et
 18 al., 2004, 2007; Raihani et al., 2006; Serrano-Meneses & Székely, 2006; Dale
 19 et al., 2007) suggest that sexual selection may also be related to the evolution
 20 of female-biased SSD. Thus, female-biased SSD could result from selection
 21 for small male size (relative to female size; e.g., Székely et al., 2007), but
 22 also from directional male mate choice. For instance, in the rock sparrow
 23 (*Petronia petronia*), males are known to preferentially mate with highly orna-
 24 mented females (a patch of yellow feathers on the breast) (Griggio et al.,
 25 2005, 2009), a trait that is positively correlated with body size in females.
 26 By choosing such females, the males may enhance their reproductive output,
 27 since the total number of eggs produced in a breeding season is likely to in-
 28 crease with female ornament size (Pilastro et al., 2003). However, whether
 29 this occurs in hummingbirds, to our knowledge, remains to be investigated.

30 In the present study we corroborated Colwell's (2000) findings by show-
 31 ing that hummingbirds exhibit Rensch's rule, and further tested whether the
 32 pattern of SSD and Rensch's rule were explained by mating competition (in
 33 the context of competition over mates and over resources) and male agility
 34 in this avian family. First, we found that increases in male-biased SSD cor-
 35 relate with the evolution of lek mating systems. Oakes (1992) tested the
 36 idea that more sexually dimorphic birds could be found amongst lekking
 37 species (compared to monogamous or polygynous non-lekking birds), given

1 that the males of lekking species would probably experience more intense 1
 2 sexual selection (Oakes, 1992; also see Höglund, 1989), and would benefit 2
 3 from achieving larger-than-average body sizes. By categorising mating sys- 3
 4 tem similarly to us, Oakes (1992) concluded that the evolution of lekking 4
 5 behaviour may be related to enhanced SSD. Here, since the males of hum- 5
 6 mingbird species are highly polygynous, we were only able to test the effect 6
 7 of lekking and non-lekking behaviour on SSD, assuming higher levels of 7
 8 male-male competition amongst lekking species. In hummingbirds, the ma- 8
 9 jority of lekking species are characterised by exploded lek systems, in which 9
 10 most displaying males appear to establish and defend territories *via* vocal- 10
 11 isations and high speed chases through the forest mid-canopy (Atwood et 11
 12 al., 1991) (e.g., *Amazilia candida* and *Klais guimeti*; Atwood et al., 1991 12
 13 and Skutch, 1958, respectively). Territoriality, foraging and mate-selection 13
 14 in hummingbirds are behaviours known to be strongly influenced by local 14
 15 energy resources (Carpenter, 1987; Kodric-Brown & Brown, 1978; Temeles 15
 16 & Kress, 2010, Gowda et al., 2012), hence the large males of lek-forming 16
 17 species, with territories rich in nectar may have selective advantages over 17
 18 small, intruding males. 18

19 Second, evolutionary increases in male agility are related to increases in 19
 20 male-biased SSD, but only in territorial species. The relationship is more ev- 20
 21 ident on male body size, since territorial males evolved to larger sizes than 21
 22 the males of non-territorial species. To understand this pattern, it is neces- 22
 23 sary to understand how the males compete over feeding resources. In several 23
 24 hummingbird species, males establish and defend territories characterised by 24
 25 a variable number of flowering plants, which produce the main food resource 25
 26 of hummingbirds, nectar (Wolf & Hainsworth, 1971). Territory owners typi- 26
 27 cally chase away other potential nectarivores (Brown, 1964), because at least 27
 28 two components of fitness may depend on the ability of a male to defend a 28
 29 territory: survival and mating success (Wolf, 1975; Temeles & Kress, 2010). 29
 30 The relationship between territorial defence and foraging behaviour is well 30
 31 established (e.g., Wolf et al., 1972; Powers & McKee, 1994; Bateson et al., 31
 32 2003; Temeles et al., 2009; Temeles & Kress, 2010), but there is also a re- 32
 33 lationship between territory defence, foraging behaviour and mating success 33
 34 that has not been studied in detail (Temeles & Kress, 2010). There are, how- 34
 35 ever, are some documented cases. The males of the Purple-throated carib 35
 36 *Eulampis jugularis* are known to defend nectar supplies that are up to five 36
 37 times greater than their daily energy needs; these resources are used to attract 37

1 intruding females as potential mates (Temeles & Kress, 2010; for similar be- 1
 2 haviour in males of *Panterpe insignis* and *Selasphorus rufus* see Wolf & 2
 3 Stiles, 1970 and Paton & Carpenter, 1984, respectively). Variation in male 3
 4 mating success in this species thus depends on territory quality, which in 4
 5 turn is determined by the fighting ability of males and their body sizes. Note 5
 6 that in this species males are approximately 25% heavier than females (Wolf, 6
 7 1975; Temeles et al., 2000), and there are reasons to believe that sexual se- 7
 8 lection plays a role in the evolution of male-biased SSD in this and other 8
 9 hummingbird species (Temeles et al., 2000; Temeles & Kress, 2003): suc- 9
 10 cess in interspecific aggressive encounters is positively correlated with body 10
 11 size (Wolf, 1970). Large males are potent aerial competitors because they 11
 12 can generate more muscle power than smaller ones (Chai & Millard, 1997), 12
 13 and their relative short wings are likely to increase aerodynamic stability and 13
 14 manoeuvrability (Feinsinger et al., 1979). However, the selective advantage 14
 15 of large male body size must be balanced out by the increased costs for for- 15
 16 aging and flying to defend a territory (Wolf et al., 1975). To compensate for 16
 17 this, large territorial males may adopt a sit-and-wait defence strategy that 17
 18 is energetically more economical than active, prolonged hovering (Wolf & 18
 19 Hainsworth, 1971; see also Pearson, 1954 for observations on *Calypte anna*). 19
 20 Such males may also adjust their territory size and foraging time in order to 20
 21 meet the costs of territorial defence (Wolf et al., 1975). This can be achieved 21
 22 because, although the large size and aggressive behaviour of territorial males 22
 23 demands a boosted intake of energy, such males may replenish and main- 23
 24 tain their body sizes by exploiting the flowers in their territories (Tiebout, 24
 25 1993). Conversely, for non-territorial males, small body size may be more 25
 26 advantageous than large size, since their foraging strategy typically demands 26
 27 prolonged hovering flights. Indeed smaller males can generally hover for 27
 28 longer than larger males (e.g., *Archilochus alexandri* and *Selasphorus rufus* 28
 29 vs. *Eugenes fulgens* and *Lampornis clemenciae*; Chai & Millard, 1997), and 29
 30 they are able to do so whilst investing less energy (Powers & McKee, 1994). 30
 31 Finally, our results suggest that Rensch's rule in hummingbirds is not 31
 32 explained by mating system, territoriality or male agility. What, then, may 32
 33 explain this allometric pattern for SSD? For Rensch's rule to occur it is 33
 34 necessary that female body size varies less than male size, amongst closely 34
 35 related taxa (Fairbairn, 1997). This implies that the body size of males and 35
 36 females may be under different selective pressures. For instance, if hum- 36
 37 mingbird body size radiated in response to availability of resources, a pattern 37

1 consistent with Rensch's rule could arise in the absence of sexual selection 1
 2 (Colwell, 2000). This could occur if female body size is subject to strong 2
 3 stabilising selection (which is likely to occur if egg production sets the lower 3
 4 limits of female body size; Colwell, 2000) and if male body size is subject to 4
 5 a different type of selection, for instance, directional selection. In this con- 5
 6 text, males could be selected to become smaller than females, if they are 6
 7 subject to lesser reproductive metabolic constraints than females (Colwell, 7
 8 2000). Nonetheless, other ecological or developmental variables, not inves- 8
 9 tigated here by us, should be investigated. 9
 10

11 Acknowledgements 11

12
 13 We thank Professor Jimmy A. McGuire for kindly allowing us to use the 13
 14 time-calibrated phylogeny estimated for his 2014 study (see Materials and 14
 15 methods). We also thank Professor Robert K. Colwell for the valuable com- 15
 16 ments on a previously submitted version of this MS. Laura Nuñez-Rosas 16
 17 is a doctoral student from the Programa de Doctorado en Ciencias Biológ- 17
 18 icas, Universidad Autónoma de Tlaxcala and received a scholarship from 18
 19 CONACYT, Mexico (number 261593). We also thank the projects PAPIIT- 19
 20 UNAM-IN216514 and PAPIIT-UNAM-IN216617 for additional support. 20
 21

22 References 22

- 23
 24 Abouheif, E. & Fairbairn, D.J. (1997). A comparative analysis of allometry for sexual size 24
 25 dimorphism: assessing Rensch's rule. — *Am. Nat.* 149: 540-562. 25
 26 Andersson, M. (1994). *Sexual selection*. — Princeton University Press, Princeton, NJ. 26
 27 Andersson, M. & Norberg, R.Å. (1981). Evolution of reversed sexual size dimorphism and 27
 28 role partitioning among predatory birds, with a size scaling of flight performance. — *Biol.*
 29 *J. Linn. Soc.* 15: 105-130. 28
 30 Atwood, J.L., Fitz, V.L. & Bamesberger, J. (1991). Temporal patterns of singing activity at 29
 31 leks of the White-bellied Emerald. — *Wilson Bull.* 103: 373-386. 30
 32 Bateson, M., Healy, S.D. & Hurly, T.A. (2003). Context-dependent foraging decisions in 31
 33 rufous hummingbirds. — *Proc. Roy. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* 270: 1271-1276. 32
 34 Blanckenhorn, W.U., Meier, R. & Teder, T. (2007). Rensch's rule in insects: patterns among 33
 35 and within species. — In: *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size*
 36 *dimorphism* (Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U. & Székely, T., eds). Oxford University
 37 Press, Oxford, p. 60-70. 34
 36 Blomberg, S.P. & Garland, T. Jr. (2002). Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, 36
 37 adaptation and comparative methods. — *J. Evol. Biol.* 15: 899-910. 37

18 *Evolution of sexual size dimorphism in hummingbirds*

- 1 Blomqvist, D., Johansson, O.C., Unger, U., Larsson, M. & Flodin, L.Å. (1997). Male aerial 1
2 display and reversed sexual size dimorphism in the dunlin. — *Anim. Behav.* 54: 1291- 2
3 1299. 3
- 4 Brown, J.L. (1964). The evolution of diversity in avian territorial systems. — *Wilson Bull.* 4
5 76: 160-169. 5
- 6 Butler, M.A., Sawyer, S.A. & Losos, J.B. (2007). Sexual dimorphism and adaptive radiation 6
7 in *Anolis* lizards. — *Nature* 447: 202-205. 6
- 8 Carpenter, F.L. (1987). Food, abundance and territoriality: to defend or not to defend? — *Am.* 7
9 *Zool.* 27: 387-399. 8
- 10 Chai, P. & Millard, D. (1997). Flight and size constraints: hovering performance of large 9
11 hummingbirds under maximal loading. — *J. Exp. Biol.* 200: 2757-2763. 10
- 12 Clutton-Brock, T.H. (1985). Size, sexual dimorphism, and polygyny in primates. — In: *Size* 11
13 *and scaling in primate biology* (Jungers, W.L., ed.). Plenum, New York, NY, p. 51-60. 11
- 14 Clutton-Brock, T.H. & Harvey, P.H. (1977). Primate ecology and social organization. — 12
15 *J. Zool.* 183: 1-39. 13
- 16 Clutton-Brock, T.H., Harvey, P.H. & Rudder, B. (1977). Sexual dimorphism, socioeconomic sex 14
17 ratio and body weight in primates. — *Nature* 269: 797-800. 15
- 18 Colwell, R.K. (2000). Rensch's rule crosses the line: convergent allometry of sexual size 16
19 dimorphism in hummingbirds and flower mites. — *Am. Nat.* 156: 495-510. 16
- 20 Cox, R.M., Skelly, S.L. & John-Alder, H.B. (2003). A comparative test of adaptive hypothe- 17
21 ses for sexual size dimorphism in lizards. — *Evolution* 57: 1653-1669. 18
- 22 Dale, J., Dunn, P.O., Figuerola, J., Lislevand, T., Székely, T. & Whittingham, L.A. (2007). 19
23 Sexual selection explains Rensch's rule of allometry for sexual size dimorphism. — *Proc.* 20
24 *Roy. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* 274: 2971-2979. 21
- 25 Darwin, C. (1871). *The descent of man, and selection in relation to sex.* — John Murray, 22
26 London. 22
- 27 Dunn, P.O., Whittingham, L.A. & Pitcher, T.E. (2001). Mating systems, sperm competition, 23
28 and the evolution of sexual dimorphism in birds. — *Evolution* 55: 161-175. 24
- 29 Fairbairn, D.J. (1997). Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the 25
30 coevolution of body size in males and females. — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 659-687. 26
- 31 Fairbairn, D.J. (2007). Introduction: the enigma of sexual size dimorphism. — In: *Sex, size* 27
32 *and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism* (Fairbairn, D.J., Blanck- 28
33 enhorn, W.U. & Székely, T., eds). Oxford University Press, Oxford, p. 1-10. 29
- 34 Fairbairn, D.J. (2013). *Odd couples: extraordinary differences between the sexes in the animal* 30
35 *kingdom.* — Princeton University Press, Princeton, NJ. 30
- 36 Feinsinger, P. & Chaplin, S.B. (1975). On the relationship between wing disc loading and 31
37 foraging strategy in hummingbirds. — *Am. Nat.* 109: 217-224. 32
- 38 Feinsinger, P., Colwell, R.K., Terborgh, J. & Chaplin, S.B. (1979). Elevation and the mor- 33
39 phology, flight energetics, and foraging ecology of tropical hummingbirds. — *Am. Nat.* 34
40 113: 481-497. 34
- 41 Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. — *Am. Nat.* 125: 1-15. 35
- 42 Figuerola, J. (1999). A comparative study on the evolution of reversed size dimorphism in 36
43 monogamous waders. — *Biol. J. Linn. Soc.* 67: 1-18. 37

- 1 Freckleton, R.P., Harvey, P.H. & Pagel, M. (2002). Phylogenetic analysis and comparative 1
2 data: a test and review of evidence. — *Am. Nat.* 160: 712-726. 2
- 3 Garland, T. Jr. & Ives, A.R. (2000). Using the past to predict the present: confidence intervals 3
4 for regression equations in phylogenetic comparative methods. — *Am. Nat.* 155: 346-364. 4
- 5 Garland, T. Jr., Harvey, P.H. & Ives, A.R. (1992). Procedures for the analysis of comparative 5
6 data using phylogenetically independent contrasts. — *Syst. Biol.* 41: 18-32. 6
- 7 Ghiselin, M.T. (1974). *The economy of nature and the evolution of sex.* — University of 7
8 California Press, Los Angeles, CA. 8
- 9 Gowda, V., Temeles, E.J. & Kress, W.J. (2012). Territorial fidelity to nectar sources by Purple- 9
10 throated caribs, *Eulampis jugularis*. — *Wilson J. Ornithol.* 124: 81-86. 10
- 11 Griggio, M., Devigili, A., Hoi, H. & Pilastro, A. (2009). Female ornamentation and direc- 11
12 tional male mate preference in the rock sparrow. — *Behav. Ecol.* 20: 1072-1078. 12
- 13 Griggio, M., Valera, F., Casas, A. & Pilastro, A. (2005). Male prefer ornamented females: a 13
14 field experiment of male choice in the rock sparrow. — *Anim. Behav.* 69: 1243-1250. 14
- 15 Harvey, P.H. & Pagel, M.D. (1991). *The comparative method in evolutionary biology.* — 15
16 Oxford University Press, Oxford. 16
- 17 Head, G. (1995). Selection on fecundity and variation in the degree of sexual size dimorphism 17
18 among spider species (class Araneae). — *Evolution* 49: 776-781. 18
- 19 Hedenström, A. (1992). Flight performance in relation to fuel load in birds. — *J. Theor. Biol.* 19
20 158: 535-537. 20
- 21 Hedrick, A.V. & Temeles, E.J. (1989). The evolution of sexual dimorphism in animals: hy- 21
22 potheses and tests. — *Trends Ecol. Evol.* 4: 136-138. 22
- 23 Höglund, J. (1989). Size and plumage dimorphism in lek-breeding birds: a comparative 23
24 analysis. — *Am. Nat.* 134: 72-87. 24
- 25 Honěk, A. (1993). Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general 25
26 relationship. — *Oikos* 66: 483-492. 26
- 27 Hughes, P.M. & Rayner, J.M.V. (1991). Addition of artificial loads to long-eared bats *Plecotus* 27
28 *auritus*: handicapping flight performance. — *J. Exp. Biol.* 161: 285-298. 28
- 29 Janzen, D. (1971). Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. — *Science* 29
30 171: 203-205. 30
- 31 Jehl Jr., J.R. & Murray Jr., B.G. (1986). The evolution of normal and reverse sexual size 31
32 dimorphism in shorebirds and other birds. — In: *Current ornithology* (Johnston, R.F., 32
33 ed.). Plenum, New York, NY, p. 1-86. 33
- 34 Jiménez-Arcos, V.H., Sanabria-Urbán, S. & Cueva del Castillo, R. (2017). The interplay 34
35 between natural and sexual selection in the evolution of sexual size dimorphism in *Scelo-* 35
36 *porus* lizards (Squamata: Phrynosomatidae). — *Ecol. Evol.* 7: 905-917. 36
- 37 Jones, K.E. & Purvis, A. (1997). An optimum body size for mammals? Comparative evidence 37
38 from bats. — *Funct. Ecol.* 11: 751-756. 38
- 39 Kodric-Brown, A. & Brown, J.H. (1978). Influence of economics, interspecific competition, 39
40 and sexual dimorphism on territoriality of migrant Rufous hummingbirds. — *Ecology* 59: 40
41 285-296. 41
- 42 Lack, D. (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds.* — Methuen, London. 42

20 *Evolution of sexual size dimorphism in hummingbirds*

- 1 LeBas, N.R., Hockham, L.R. & Ritchie, M.G. (2003). Nonlinear and correlational sexual 1
2 selection on 'honest' female ornamentation. — *Proc. Roy. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* 270: 2
3 2159-2165. 3
- 4 Legaspi, J.C. & Legaspi Jr., B.C. (2005). Body weights and egg loads in field-collected 4
5 *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae). — *Fla. Entomol.* 88: 38-42. 5
- 6 Lindenfors, P. & Tullberg, B.S. (1998). Phylogenetic analyses of primate size evolution: the 6
7 consequences of sexual selection. — *Biol. J. Linn. Soc.* 64: 413-447. 6
- 8 Lindenfors, P., Gittleman, J.L. & Jones, K.E. (2007). Sexual size dimorphism in mammals. — 7
9 In: *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism* (Fairbairn, 8
10 D.J., Blanckenhorn, W.U. & Székely, T., eds). Oxford University Press, Oxford, p. 16-26. 9
- 11 Lindenfors, P., Tullberg, B. & Biuw, M. (2002). Phylogenetic analyses of sexual selection 10
12 and sexual size dimorphism in pinnipeds. — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 52: 188-193. 10
- 13 Loison, A., Gaillard, J.M., Pélabon, C. & Yoccoz, N.G. (1999). What factors shape sexual 11
14 size dimorphism in ungulates? — *Evol. Ecol. Res.* 1: 611-633. 11
- 15 Maddison, W.P. & Maddison, D.R. (2015). Mesquite: a modular system for evolutionary 13
16 analysis. — Version 3.04. Available online at <http://mesquiteproject.org>. 14
- 17 Martins, E.P. & Hansen, T.F. (1997). Phylogenies and the comparative method: a general 15
18 approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. 16
19 — *Am. Nat.* 149: 646-667. 16
- 20 McGuire, J.A., Witt, C.C., Remsen Jr., J.V., Corl, A., Rabosky, D.L., Altshuler, D.L. & 17
21 Dudley, R. (2014). Molecular phylogenetics and the diversification of hummingbirds. — 18
22 *Curr. Biol.* 24: 910-916. 19
- 23 Metcalfe, N.B. & Ure, S.E. (1995). Diurnal variation in flight performance and hence poten- 20
24 tial predation risk in small birds. — *Proc. Roy. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* 261: 395-400. 21
- 25 Mitani, J.C., Gros-Louis, J. & Richards, A.F. (1996). Sexual dimorphism, the operational sex 22
26 ratio, and the intensity of male competition in polygynous primates. — *Am. Nat.* 147: 23
27 966-980. 23
- 28 Moore, J.L. (1997). Ecomorphology of rufous hummingbirds: an investigation of maneuver- 24
29 ability and agility on four age-sex classes. — MSc Thesis, University of British Columbia, 25
30 Vancouver, BC. 26
- 31 Oakes, E.J. (1992). Lekking and the evolution of sexual dimorphism in birds: comparative 27
32 approaches. — *Am. Nat.* 140: 665-684. 28
- 33 Orme, D., Freckleton, R., Thomas, G., Petzoldt, T., Fritz, S., Isaac, N. & Pearse, W. (2013). 29
34 caper: comparative analyses of phylogenetics and evolution in R. — R package version 30
35 0.5.2. Available online at <https://CRAN.R-project.org/package=caper>. 30
- 36 Owens, I.P.F. & Hartley, I.R. (1998). Sexual dimorphism in birds: why are there so many 31
37 different forms of dimorphism? — *Proc. Roy. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* 265: 397-407. 32
- 38 Pagel, M. (1997). Inferring evolutionary processes from phylogenies. — *Zool. Script.* 26: 33
39 331-348. 34
- 40 Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. — *Nature* 401: 35
41 877-884. 35
- 42 Paton, D.C. & Carpenter, F.L. (1984). Peripheral foraging by territorial rufous hummingbirds: 36
43 defense by exploitation. — *Ecology* 65: 1808-1819. 37

- 1 Payne, R.B. (1984). Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in 1
2 birds. — Ornithol. Monogr. 33: 1-52. 2
- 3 Pearson, O.P. (1954). The daily energy requirements of a wild Anna hummingbird. — Condor 3
4 56: 317-322. 4
- 5 Perez-Barbería, F.J., Gordon, I.J. & Pagel, M. (2002). The origins of sexual dimorphism in 5
6 body size in ungulates. — Evolution 56: 1276-1285. 6
- 7 Pilastro, A., Griggio, M. & Matessi, G. (2003). Male rock sparrows adjust their breeding 7
8 strategy according to female ornamentation: parental of mating investment? — Anim. 8
Behav. 66: 265-271. 8
- 9 Powers, D.R. & McKee, T. (1994). The effect of food availability on time and energy expen- 9
10 ditures of territorial and non-territorial hummingbirds. — Condor 96: 1064-1075. 10
- 11 Prenter, J., Elwood, R.W. & Montgomery, W.I. (1999). Sexual size dimorphism and reproduc- 11
12 tive investment by female spiders: a comparative analysis. — Evolution 53: 1987-1994. 12
- 13 R Core Team (2017). R: a language and environment for statistical computing. — R Founda- 13
14 tion for Statistical Computing, Vienna, available online at <http://www.R-project.org/>. 13
- 14 Raihani, G., Székely, T., Serrano-Meneses, M.A., Pitra, C. & Goriup, P. (2006). The influence 14
15 of sexual selection and male agility on sexual size dimorphism in bustards (Otididae). — 15
16 Anim. Behav. 71: 833-838. 16
- 17 Reiss, M.J. (1989). The allometry of growth and reproduction. — Cambridge University 17
18 Press, Cambridge. 18
- 19 Rensch, B. (1950). Die abh angigkeit der relativen sexualdifferenz von der k orpergr o e. — 19
20 Bonn Zool. Bull. 1: 58-69. 20
- 21 Ridley, M. & Thompson, D.J. (1979). Size and mating in *Asellus aquaticus* (Crustacea: 21
22 Isopoda). — Z. Tierpsychol. 51: 380-397. 21
- 22 Selander, R.K. (1972). Sexual selection and dimorphism in birds. — In: Sexual selection and 22
23 the descent of man, 1871–1971 (Campbell, B., ed.). Aldine, Chicago, IL, p. 180-230. 23
- 24 Serrano-Meneses, M.A., C ordoba-Aguilar, A., Azpilicueta-Amor n, M., Gonz alez-Soriano, 24
25 E. & Sz ekely, T. (2008). Sexual selection, sexual size dimorphism and Rensch’s rule in 25
26 Odonata. — J. Evol. Biol. 21: 1259-1273. 26
- 27 Serrano-Meneses, M.A. & Sz ekely, T. (2006). Sexual size dimorphism in seabirds: sexual 27
28 selection, fecundity selection and differential niche-utilisation. — Oikos 113: 385-394. 28
- 29 Shine, R. (1979). Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. — Copeia: 297- 29
30 306. 29
- 30 Shine, R. (1989). Ecological causes for the evolution of sexual size dimorphism: a review of 30
31 the evidence. — Q. Rev. Biol. 64: 419-461. 31
- 32 Shine, R. (1991). Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in 32
33 snakes. — Am. Nat. 138: 103-122. 33
- 34 Skutch, A.F. (1958). Life history of the Violet-headed hummingbird. — Wilson Bull. 70: 34
35 5-19. 34
- 35 Smith, R.J. (1999). Statistics of sexual size dimorphism. — J. Hum. Evol. 36: 423-458. 35
- 36 Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (2012). Biometry: the principles and practice of statistics in biolog- 36
37 ical research. — W.H. Freeman, New York, NY. 37

22 *Evolution of sexual size dimorphism in hummingbirds*

- 1 Stephens, P.R. & Wiens, J.J. (2009). Evolution of sexual size dimorphisms in emydid turtles: 1
2 ecological dimorphism, Rensch's rule, and sympatric divergence. — *Evolution* 63: 910- 2
3 925. 3
- 4 Székely, T., Reynolds, J.D. & Figuerola, J. (2000). Sexual size dimorphism in shorebirds, 4
5 gulls and alcids: the influence of sexual and natural selection. — *Evolution* 54: 1404- 5
6 1413. 6
- 7 Székely, T., Freckleton, R.P. & Reynolds, J.D. (2004). Sexual selection explains Rensch's 7
8 rule of size dimorphism in shorebirds. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 12224-12227. 7
- 9 Székely, T., Lislevand, T. & Figuerola, J. (2007). Sexual size dimorphism in birds. — In: *Sex, 8
9 size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism* (Fairbairn, D.J.,
10 Blanckenhorn, W.U. & Székely, T., eds). Oxford University Press, Oxford, p. 27-37. 9
- 11 Temeles, E.J. & Kress, W.J. (2003). Adaptation in a plant-hummingbird association. — 10
11 *Science* 300: 630-633. 11
- 12 Temeles, E.J. & Kress, W.J. (2010). Mate choice and mate competition by a tropical hum- 12
13 mingbird at a floral resource. — *Proc. Roy. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* 277: 1607-1613. 13
- 14 Temeles, E.J., Pan, I.L., Brennan, J.L. & Horwitt, J.N. (2000). Evidence for ecological cau- 14
15 sation of sexual dimorphism in a hummingbird. — *Science* 289: 441-443. 15
- 16 Temeles, E.J., Koulouris, C.R., Sander, S.E. & Kress, W.J. (2009). Effect of flower shape and 16
17 size on foraging performance and trade-offs in a tropical hummingbird. — *Ecology* 90:
18 1147-1161. 17
- 19 Tiebout, H.M. (1993). Mechanisms of competition in tropical hummingbirds: metabolic costs 18
20 for losers and winners. — *Ecology* 74: 405-418. 19
- 21 Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. — In: *Sexual selection and the 20
21 descent of man, 1871–1971* (Campbell, B., ed.). Heinemann, London, p. 136-179. 21
- 22 Warton, D.I., Duursma, R.A., Falster, D.S. & Taskinen, S. (2012). smatr 3 — an R package 22
23 for estimation and inference about allometric lines. — *Methods Ecol. Evol.* 3: 257-259. 23
- 24 Warton, D.I., Wright, I.J., Falster, D.S. & Westoby, M. (2006). Bivariate line-fitting methods 24
25 for allometry. — *Biol. Rev.* 81: 259-291. 24
- 26 Webster, M.S. (1992). Sexual dimorphism, mating system and body size in New World 25
27 blackbirds (Icterinae). — *Evolution* 46: 1621-1641. 26
- 28 Witter, M.S., Cuthill, I.C. & Bonser, R.H.C. (1994). Experimental investigations of mass- 27
29 dependent predation risk in the European starling, *Sturnus vulgaris*. — *Anim. Behav.* 48:
30 201-222. 28
- 31 Wolf, L.L. (1975). "Prostitution" behavior in a tropical hummingbird. — *Condor* 77: 140- 29
32 144. 30
- 33 Wolf, L.L. & Stiles, F.G. (1970). Evolution of pair cooperation in a tropical hummingbird. — 31
32 *Evolution* 24: 759-773. 32
- 34 Wolf, L.L. & Hainsworth, F.R. (1971). Time and energy budgets of territorial hummingbirds. 33
35 — *Ecology* 52: 980-988. 33
- 36 Wolf, L.L., Hainsworth, F.R. & Gill, F.B. (1975). Foraging efficiencies and time budgets in 34
35 nectar-feeding birds. — *Ecology* 56: 117-128. 35
- 36 Wolf, L.L., Hainsworth, F.R. & Stiles, F.G. (1972). Energetics of foraging: rate and efficiency 36
37 of nectar extraction by hummingbirds. — *Science* 176: 1351-1352. 37

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37

Appendix A.

Data used in the study and sources.

Species	Male weight (g)	n	Female weight (g)	n	Male wing length (mm)	n	Female wing length (mm)	n	Mating system	Territoriality	Male agility	References
<i>Abeillia abeillei</i>	2.70	-	2.70	-	47.12	-	43.09	-	-	1	0.02612	14, 33
<i>Adelomyia melanogenys</i>	3.89	13	3.41	8	53.25	20	49.10	20	0	0	0.02998	14, 22
<i>Aglaeactis castelnaudii</i>	7.75	-	7.75	-	-	-	-	-	-	0	-	14
<i>Aglaeactis cupripennis</i>	7.80	-	7.20	-	-	-	-	-	-	1	-	14
<i>Aglaeactis pamela</i>	7.75	-	7.75	-	-	-	-	-	-	-	-	14
<i>Aglatocercus coelestis</i>	6.10	9	4.60	5	67.72	9	56.00	6	0	0	0.03002	14, 22
<i>Aglatocercus kingii</i>	5.50	-	4.70	-	53.50	-	53.50	-	-	1	0.04202	14
<i>Amazilia amabilis</i>	4.13	5	3.80	4	59.34	5	56.60	4	1	1	0.02604	14, 23, 49, 50
<i>Amazilia amazilia</i>	5.00	-	4.50	-	60.81	26	57.56	18	0	1	0.03009	14, 33, 52
<i>Amazilia beryllina</i>	4.54	20	4.14	19	54.90	20	51.72	20	0	1	0.03305	14, 22, 24, 33
<i>Amazilia brevirostris</i>	4.60	-	4.40	-	-	-	-	-	-	-	-	14
<i>Amazilia candida</i>	3.96	20	3.63	17	52.18	20	50.35	20	1	0	0.03178	4, 14, 22, 35
<i>Amazilia chthonogaster</i>	5.50	-	4.50	-	57.60	-	55.45	-	-	-	0.03661	14, 33
<i>Amazilia cyanocephala</i>	5.49	19	4.80	17	58.45	20	56.59	20	0	0	0.03562	14, 22, 33, 34
<i>Amazilia edward</i>	5.00	-	4.40	-	-	-	-	-	-	1	-	14
<i>Amazilia franciae</i>	4.93	14	4.64	5	53.67	20	51.17	20	0	0	0.03753	14, 22, 33, 35

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37

Species	Male weight (g)	n	Female weight (g)	n	Male wing length (mm)	n	Female wing length (mm)	n	Mating system	Territoriality	Male agility	References
<i>Amazilia lactea</i>	5.40	1	4.60	1	54.20	-	54.20	-	0	1	0.04026	10, 14, 33
<i>Amazilia leucogaster</i>	4.50	-	4.30	-	51.80	-	49.75	-	0	-	0.03651	14, 33
<i>Amazilia rosenbergi</i>	3.40	1	4.10	2	-	-	-	-	0	-	-	10, 14
<i>Amazilia rutila</i>	4.40	19	4.46	19	56.13	20	54.79	20	1	1	0.03074	3, 14, 22
<i>Amazilia saucerottii</i>	4.88	6	4.70	3	52.10	15	49.54	11	0	1	0.03917	14, 16, 22
<i>Amazilia tobaci</i>	4.60	-	4.20	-	52.44	-	53.66	-	0	-	0.03647	33
<i>Amazilia tzacatl</i>	5.22	10	4.91	9	63.48	10	60.47	9	1	1	0.02898	14, 22, 47, 49
<i>Amazilia versicolor</i>	3.50	-	3.35	-	49.14	-	48.06	-	0	-	0.03132	14, 22, 33
<i>Amazilia violiceps</i>	5.29	17	4.66	16	56.27	20	55.14	20	-	0	0.03678	14, 22, 27, 43
<i>Amazilia viridicauda</i>	6.00	-	5.50	-	-	-	-	-	-	-	-	14
<i>Amazilia viridifrons</i>	5.44	17	5.14	7	58.11	20	55.55	13	1	0	0.03562	14, 22, 33
<i>Amazilia viridigaster</i>	3.87	6	3.37	3	52.30	20	51.22	20	0	0	0.03084	14, 22, 33
<i>Amazilia yucatanensis</i>	4.11	18	3.84	16	55.50	20	51.68	18	0	1	0.02932	14, 22, 33
<i>Androdon aequatorialis</i>	7.37	3	6.47	5	65.67	6	65.50	6	1	0	0.03839	6, 14, 22

Species	n	Male weight (g)	n	Female weight (g)	n	Male wing length (mm)	n	Female wing length (mm)	n	Mating system	Territoriality	Male agility	References
<i>Anthracothonax dominicus</i>	–	7.10	–	5.50	–	–	–	–	–	–	1	–	14
<i>Anthracothonax nigricollis</i>	6	6.43	8	7.13	20	66.32	20	64.27	0	0	0	0.03289	11, 14, 22
<i>Anthracothonax prevostii</i>	4	6.83	7	6.07	8	65.14	8	61.62	11	0	0	0.03613	14, 22, 33
<i>Anthracothonax viridigula</i>	–	8.00	–	6.00	–	–	–	–	–	–	1	–	14
<i>Archilochus alexandri</i>	4	2.55	8	2.95	5	40.59	5	44.99	12	0	1	0.03253	14, 22, 25, 33
<i>Archilochus colubris</i>	19	2.77	20	3.40	20	40.13	20	43.72	20	0	1	0.03609	14, 16, 17, 22, 25, 33
<i>Atthis heloisa</i>	3	2.03	4	2.33	3	32.66	3	32.50	2	1	0	0.03873	14, 22, 27, 30, 41
<i>Boissonneaua flavescens</i>	2	8.60	2	7.90	20	74.00	20	70.73	15	–	1	0.03582	14, 22
<i>Boissonneaua jardini</i>	4	9.40	4	8.56	5	76.60	5	71.00	6	–	1	0.03669	14, 22
<i>Calliphlox bryantae</i>	5	3.31	5	3.42	5	41.40	5	42.00	5	1	1	0.04071	14, 16
<i>Calliphlox evelynae</i>	13	2.60	3	3.00	39	39.30	39	40.80	43	–	1	0.03521	18
<i>Calothorax lucifer</i>	13	3.20	19	3.50	–	35.00	–	37.70	–	–	–	0.05366	14, 19, 29, 33

Appendix A.
(Continued.)

Species	Male weight (g)	n	Female weight (g)	n	Male wing length (mm)	n	Female wing length (mm)	n	Mating system	Territoriality	Male agility	References
<i>Calypte anna</i>	4.55	431	4.00	541	49.70	-	49.60	-	1	1	0.03987	1, 14, 21, 25, 33, 35, 37, 47
<i>Calypte costae</i>	3.00	25	3.30	19	43.47	20	44.34	15	0	1	0.03371	14, 22, 25
<i>Campylopterus ensipennis</i>	10.00	-	9.50	-	-	-	-	-	1	1	-	14, 27
<i>Campylopterus falcatus</i>	7.50	8	5.68	5	66.20	20	61.29	16	-	0	0.03849	14, 22
<i>Campylopterus hemiteucurus</i>	11.22	14	8.86	17	79.40	13	73.10	17	1	1	0.04094	14, 16, 17, 22, 23, 35, 50
<i>Campylopterus largipennis</i>	9.80	1	7.50	1	74.35	-	71.40	-	1	1	0.04045	10, 14, 33
<i>Campylopterus rufus</i>	9.00	1	6.40	1	74.01	-	72.93	-	1	1	0.03747	10, 14, 33
<i>Campylopterus villaviscensio</i>	8.50	1	6.60	1	-	-	-	-	-	-	-	14
<i>Chalcostigma herrani</i>	6.40	-	5.50	-	-	-	-	-	-	1	-	14
<i>Chalcostigma stanleyi</i>	6.20	-	4.50	-	-	-	-	-	-	1	-	14
<i>Chalybura buffonii</i>	6.18	5	5.67	5	68.10	20	61.92	20	0	0	0.03008	14, 22
<i>Chalybura urochrysis</i>	7.06	15	5.13	6	76.55	15	69.33	6	0	1	0.02759	14, 49

Appendix A.
(Continued.)

Species	Male weight (g)	n	Female weight (g)	n	Male wing length (mm)	n	Female wing length (mm)	n	Mating system	Territoriality	Male agility	References
<i>Chlorostilbon canivetii</i>	2.62	7	2.48	20	45.04	20	43.30	20	0	0	0.02756	3, 14, 17, 22, 27
<i>Chlorostilbon maugaeus</i>	3.00	25	2.90	25	48.50	19	46.90	19	0	–	0.02751	14, 28, 33
<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	2.70	18	2.55	–	43.90	–	42.90	–	0	1	0.02979	10, 12, 14
<i>Chlorostilbon notatus</i>	8.85	–	7.50	–	–	–	–	–	–	1	–	11, 14
<i>Chlorostilbon poortmani</i>	8.00	–	7.00	–	–	–	–	–	–	0	–	14
<i>Chlorostilbon ricordii</i>	3.35	–	3.54	–	52.30	–	50.70	–	0	0	0.0267	14, 22, 27, 33
<i>Chrysolanpis mosquitus</i>	3.62	3	3.52	4	53.73	15	51.55	9	0	1	0.02743	14, 22, 33
<i>Chrysaronia oenone</i>	5.50	1	4.80	–	–	–	–	–	1	1	–	10, 12, 14
<i>Clytolaema rubricauda</i>	8.10	–	6.50	–	–	–	–	–	–	1	–	14
<i>Coeligena coeligena</i>	7.30	–	6.20	–	73.23	–	68.45	–	0	0	0.031	14, 33
<i>Coeligena helianthea</i>	7.06	–	6.31	–	71.04	–	67.61	–	–	0	0.03174	14, 22
<i>Coeligena lutetiae</i>	7.10	7	6.60	5	74.75	20	70.08	7	0	–	0.02901	14, 33

Appendix A.
(Continued.)

Species	Male weight (g)	n	Female weight (g)	n	Male wing length (mm)	n	Female wing length (mm)	n	Mating system	Territoriality	Male agility	References
<i>Coeligena torquata</i>	7.53	-	6.74	-	76.27	-	70.30	-	-	0	0.02963	14, 22
<i>Coeligena violifer</i>	8.95	6	7.10	4	79.07	9	74.50	7	0	-	0.03291	14, 33
<i>Coeligena wilsoni</i>	6.91	6	9.31	8	70.44	12	65.57	12	-	0	0.03157	14, 22
<i>Colibri coruscans</i>	7.86	10	6.59	9	76.70	20	69.07	20	1	1	0.0306	14, 22
<i>Colibri delphinae</i>	7.20	1	5.30	1	70.60	-	66.80	-	1	0	0.03275	10, 14, 33
<i>Colibri serrirostris</i>	6.20	-	6.20	-	70.82	-	63.91	-	1	-	0.02804	14, 33
<i>Colibri thalassinus</i>	5.68	20	4.46	20	64.33	20	61.56	20	1	1	0.03075	8, 14, 22, 25, 32, 35
<i>Cyananthus doubledayi</i>	2.30	19	2.94	9	46.67	19	47.01	10	-	0	0.02265	22
<i>Cyananthus latirostris</i>	3.55	20	3.81	17	52.85	20	52.19	20	0	1	0.02774	14, 22, 24, 35
<i>Cyananthus sordidus</i>	3.86	18	3.70	15	53.64	20	52.58	20	0	0	0.02934	33
<i>Discosura langsdorffi</i>	2.80	1	2.20	1	-	-	-	-	-	-	-	10, 14
<i>Doricha eliza</i>	2.30	1	2.60	3	37.10	2	38.70	-	-	1	0.03464	14, 15, 22, 27, 36
<i>Doryfera johannae</i>	6.17	6	6.10	7	60.35	20	64.55	20	0	0	0.03765	14, 22
<i>Doryfera ludovicae</i>	6.00	2	5.20	1	58.11	-	56.12	-	0	1	0.03929	10, 14, 33
<i>Elvira chionura</i>	3.30	-	3.10	-	-	-	-	-	1	-	-	14
<i>Elvira cupreiceps</i>	3.40	3	3.10	-	-	-	-	-	1	-	-	14, 17

Appendix A.
(Continued.)

Species	Male weight (g)	n	Female weight (g)	n	Male wing length (mm)	n	Female wing length (mm)	n	Mating system	Territoriality	Male agility	References
<i>Ensifera ensifera</i>	13.00	–	13.00	–	–	–	–	–	0	–	–	33
<i>Eriocnemis cupreiventris</i>	5.37	6	4.94	9	59.53	13	57.27	13	–	1	0.03361	14, 22
<i>Eriocnemis luciani</i>	6.30	1	6.20	1	67.00	–	67.00	–	0	1	0.03161	14
<i>Eriocnemis vestita</i>	4.46	5	4.58	9	55.65	10	57.36	10	–	1	0.03166	14, 22
<i>Eugenes fulgens</i>	7.83	19	6.34	19	71.88	20	67.17	20	0	1	0.03444	7, 14, 22, 25, 41
<i>Eulampis holosericeus</i>	6.70	–	5.25	–	–	–	–	–	0	0	–	14, 33
<i>Eulampis jugularis</i>	9.90	13	7.90	20	75.60	15	69.60	33	0	1	0.03961	14, 20, 22, 33, 57
<i>Eupetomena macroura</i>	8.85	–	6.50	–	–	–	–	–	1	1	–	14, 39
<i>Eupherusa cyanophrys</i>	4.69	16	4.09	16	59.98	16	54.96	16	–	0	0.02895	14, 22
<i>Eupherusa eximia</i>	4.54	10	4.50	5	59.77	11	54.38	7	0	1	0.0282	14, 22, 23, 33
<i>Eupherusa nigriventris</i>	3.70	–	3.30	–	49.50	–	46.50	–	1	0	0.03266	14, 33
<i>Eupherusa politocerca</i>	4.14	19	3.83	20	60.69	20	54.74	20	0	0	0.025	14, 22, 33
<i>Eutoxeres aquila</i>	11.92	9	10.40	6	87.48	9	81.55	6	1	0	0.03624	14, 22, 49, 50

Species	Male weight (g)	n	Female weight (g)	n	Male wing length (mm)	n	Female wing length (mm)	n	Mating system	Territoriality	Male agility	References
<i>Eutoxeres condamini</i>	11.00	1	10.00	1	68.10	1	68.10	1	1	-	0.05354	10, 14, 33
<i>Florisuga fusca</i>	9.00	-	7.00	-	-	-	-	-	-	1	-	14
<i>Florisuga mellivora</i>	7.02	5	6.48	5	78.12	5	72.76	5	0	0	0.02641	14, 22, 23, 27, 49
<i>Glaucis aeneus</i>	5.46	11	5.16	8	63.89	11	60.05	11	0	-	0.02995	14, 49
<i>Glaucis hirsutus</i>	6.35	12	5.62	6	59.61	51	54.47	17	1	0	0.03965	12, 14, 35, 42, 46
<i>Goethalsia bella</i>	4.00	-	3.00	-	-	-	-	-	-	-	-	14
<i>Goldmania violiceps</i>	4.40	-	3.50	-	-	-	-	-	-	-	-	14
<i>Haplophaedia aureliae</i>	4.60	2	4.21	5	58.75	8	55.22	9	1	1	0.02951	14, 22
<i>Haplophaedia lugens</i>	5.50	-	5.50	-	65.10	6	61.90	8	-	-	0.02912	14, 44
<i>Helicactin bilophus</i>	2.15	-	2.15	-	-	-	-	-	-	-	-	14
<i>Helianthus amethysticollis</i>	5.70	-	5.30	-	65.90	-	59.10	-	0	-	0.0295	33
<i>Helianthus exortis</i>	4.86	9	3.50	2	64.40	10	56.00	7	-	1	0.02626	14, 22
<i>Heliodoxa aurescens</i>	6.11	5	5.50	3	59.86	7	56.80	5	-	0	0.03785	14, 22
<i>Heliodoxa imperatrix</i>	7.71	7	8.36	5	71.28	7	62.90	10	-	0	0.03445	6, 14, 22

Species	Male weight (g)	n	Female weight (g)	n	Male wing length (mm)	n	Female wing length (mm)	n	Mating system	Territoriality	Male agility	References
<i>Heliodoxa jacula</i>	7.60	6	6.61	10	71.35	10	62.90	10	1	0	0.03389	6, 14, 22
<i>Heliodoxa leadbeateri</i>	8.00	–	7.05	–	70.12	–	62.71	–	0	–	0.03686	6, 14, 33
<i>Heliodoxa rubinoides</i>	8.20	–	8.70	–	69.86	–	68.06	–	0	–	0.03804	6, 14, 33
<i>Heliodoxa schreibersii</i>	9.90	–	7.80	–	66.07	–	64.07	–	–	–	0.05099	14, 33
<i>Helionaster constantii</i>	7.07	16	6.64	20	63.85	20	63.63	6	–	1	0.03882	14, 28, 22
<i>Helionaster furcifer</i>	5.75	–	5.75	–	–	–	–	–	–	1	–	14
<i>Helionaster longirostris</i>	6.25	–	5.25	–	58.94	–	60.21	–	–	1	0.03985	14, 22, 33
<i>Helionaster squamosus</i>	5.75	–	5.75	–	–	–	–	–	–	1	–	14
<i>Heliothryx auritus</i>	5.15	–	5.15	–	68.60	–	68.60	–	–	–	0.02472	14
<i>Heliothryx barroii</i>	5.60	2	5.55	2	74.80	2	73.97	3	0	–	0.02286	14, 49
<i>Hylocharis chrysur</i>	4.30	1	4.20	1	52.90	–	52.10	–	0	–	0.03355	10, 14, 33
<i>Hylocharis cyanus</i>	3.40	1	3.80	1	48.10	–	44.79	–	0	1	0.03166	10, 14, 33
<i>Hylocharis eliciae</i>	4.20	1	3.60	1	47.82	–	46.63	–	1	1	0.03954	10, 14, 16, 33
<i>Hylocharis grayi</i>	5.90	1	5.50	1	59.92	–	55.89	–	0	0	0.03648	10, 14, 33

Species	Male weight (g)	n	Female weight (g)	n	Male wing length (mm)	n	Female wing length (mm)	n	Mating system	Territoriality	Male agility	References
<i>Hylocharis leucotis</i>	3.78	159	3.40	27	55.93	165	52.91	28	1	0	0.02658	14, 22, 30
<i>Hylocharis sapphirina</i>	4.30	-	4.10	-	50.65	-	49.87	-	-	1	0.03637	14, 33
<i>Hylocharis xantusii</i>	2.99	16	3.14	7	49.88	18	49.68	8	-	0	0.02602	14, 22
<i>Juliamyia julie</i>	3.30	1	3.90	1	43.80	-	42.90	-	0	1	0.03656	10, 14, 33
<i>Klais guineei</i>	2.95	15	2.80	18	49.60	-	44.90	-	1	0	0.02595	10, 14, 33
<i>Lafresnaya lafresnayi</i>	5.40	-	5.40	-	-	-	-	-	-	1	-	14
<i>Lampornis amethystinus</i>	5.92	19	5.71	18	66.51	20	60.35	20	1	0	0.03012	14, 22, 35
<i>Lampornis castaneiventris</i>	5.95	-	4.90	-	65.80	-	58.50	-	-	1	0.03088	14, 33
<i>Lampornis cinereicauda</i>	5.90	-	4.90	-	-	-	-	-	-	1	-	14
<i>Lampornis clemenciae</i>	7.91	16	6.00	18	77.68	20	69.89	20	0	1	0.03007	14, 22
<i>Lampornis hemileucus</i>	6.20	-	5.10	-	64.40	-	58.30	-	0	0	0.0335	14, 33
<i>Lampornis viridipallens</i>	6.37	11	4.77	18	65.09	14	58.70	20	-	0	0.03374	14, 22

Appendix A.
(Continued.)

Species	Male weight (g)	n	Female weight (g)	n	Male wing length (mm)	n	Female wing length (mm)	n	Mating system	Territoriality	Male agility	References
<i>Lepidopyga goudoti</i>	3.97	4	3.50	3	47.28	9	46.57	7	0	0	0.03817	14, 22, 33
<i>Lesbia victoriae</i>	5.10	1	4.50	1	59.90	94	55.30	46	0	–	0.03155	14, 53
<i>Leucippus baeri</i>	4.40	1	4.20	1	–	–	–	–	–	–	–	10
<i>Leucippus chlorocercus</i>	5.30	1	4.80	1	–	–	–	–	–	–	–	10
<i>Leucippus taczanowskii</i>	7.20	1	6.00	1	–	–	–	–	–	–	–	10
<i>Leucochloris albicollis</i>	6.50	–	4.50	–	–	–	–	–	–	–	–	14
<i>Lophornis chalybeus</i>	3.00	–	2.40	–	43.83	–	40.96	–	–	–	0.0332	14, 33
<i>Lophornis delattrei</i>	3.00	1	2.60	1	38.10	–	36.90	–	0	–	0.04302	14, 22, 27
<i>Melospiza minima</i>	2.70	–	3.00	–	–	–	–	–	–	–	–	14
<i>Metallura williami</i>	4.55	–	4.55	–	–	–	–	–	1	1	–	14
<i>Microchera albocoronata</i>	2.52	14	2.55	12	–	–	–	–	1	1	–	14
<i>Myrtis fanny</i>	2.35	–	2.35	–	–	–	–	–	0	–	–	14
<i>Oreotatus underwoodii</i>	2.83	3	2.77	2	42.35	10	40.30	10	–	0	0.03337	14, 22
<i>Oreotrochilus estella</i>	8.80	–	8.00	–	–	–	–	–	0	0	–	14

Species	Male weight (g)	n	Female weight (g)	n	Male wing length (mm)	n	Female wing length (mm)	n	Mating system	Territoriality	Male agility	References
<i>Orthorhynchus cristatus</i>	2.90	6	2.70	7	46.80	6	46.50	7	0	1	0.02841	14, 28, 57
<i>Oxyopogon guerinii</i>	5.55	-	4.80	-	-	-	-	-	0	-	-	14
<i>Panterpe insignis</i>	6.15	7	5.00	1	-	-	-	-	0	1	-	14, 47, 56, 58
<i>Phaethornis anthophilus</i>	5.32	8	4.60	2	56.75	10	54.10	10	1	0	0.03641	14, 22, 33
<i>Phaethornis atrimentalis</i>	2.48	2	2.75	2	39.67	5	38.00	5	-	-	0.03301	42
<i>Phaethornis augusti</i>	5.25	-	5.00	-	-	-	-	-	1	-	-	14, 22, 33, 40
<i>Phaethornis bourcierii</i>	4.37	6	3.69	5	54.87	8	50.83	6	1	0	0.03185	14, 22
<i>Phaethornis eurynome</i>	5.30	-	4.50	-	59.94	-	51.28	-	1	-	0.03275	14, 33
<i>Phaethornis griseogularis</i>	2.20	7	2.50	4	32.87	8	34.28	7	1	0	0.04142	14, 22, 33
<i>Phaethornis guy</i>	4.90	6	4.90	6	61.02	-	60.31	-	1	-	0.02929	10, 14, 24, 31, 33
<i>Phaethornis hispidus</i>	4.90	6	5.17	5	57.10	10	52.85	10	1	0	0.03315	14, 22, 44
<i>Phaethornis koepeckeae</i>	5.50	1	4.60	1	64.60	1	58.30	6	1	-	0.02955	10, 14, 33, 54

Appendix A.
(Continued.)

Species	Male weight (g)	n	Female weight (g)	n	Male wing length (mm)	n	Female wing length (mm)	n	Mating system	Territoriality	Male agility	References
<i>Phaethornis longirostris</i>	5.98	14	5.17	3	62.46	15	59.88	5	1	0	0.03422	14, 50
<i>Phaethornis longuemareus</i>	2.49	9	2.62	7	40.64	9	42.79	7	1	0	0.03169	14, 22, 23, 49, 55
<i>Phaethornis malaris</i>	5.99	9	5.80	5	52.92	26	57.50	20	1	–	0.0467	14, 33, 42
<i>Phaethornis mexicanus</i>	5.95	19	5.92	19	65.07	20	64.55	20	–	0	0.03153	14, 22
<i>Phaethornis philippii</i>	4.80	1	4.00	1	61.20	18	56.40	17	1	–	0.02853	10, 14, 33, 54
<i>Phaethornis pretrei</i>	4.50	–	4.10	–	58.37	–	56.44	–	1	0	0.02922	2, 14, 33
<i>Phaethornis ruber</i>	2.25	3	3.00	3	26.67	3	28.20	5	1	0	0.06215	12, 14, 23, 24, 37, 42
<i>Phaethornis rupurumii</i>	2.75	–	2.75	–	–	–	–	–	–	–	–	14, 46
<i>Phaethornis striigularis</i>	2.50	–	2.60	–	–	–	–	–	–	–	–	14
<i>Phaethornis subochraceus</i>	4.00	1	3.60	1	–	–	–	–	–	–	–	10
<i>Phaethornis superciliosus</i>	6.19	17	5.82	12	68.78	17	65.28	12	1	0	0.02957	11, 12, 14, 27, 46, 49

Species	Male weight (g)	n	Female weight (g)	n	Male wing length (mm)	n	Female wing length (mm)	n	Mating system	Territoriality	Male agility	References
<i>Phaethornis symnathophorus</i>	5.40	2	5.60	2	59.27	-	57.91	-	1	-	0.03408	10, 14, 33
<i>Phaethornis yaruqui</i>	6.10	2	5.10	1	59.49	-	55.18	-	1	-	0.03823	10, 14, 33
<i>Phlogophilus harteri</i>	2.45	-	2.45	-	-	-	-	-	-	-	-	14
<i>Polymus guainumbi</i>	5.43	3	5.23	2	57.70	5	54.80	5	-	0	0.03603	14, 22
<i>Polymus milleri</i>	5.60	-	4.40	-	-	-	-	-	-	-	-	14
<i>Polymus theresiae</i>	3.45	-	3.45	-	55.57	-	55.24	-	-	0	0.02455	14, 33
<i>Pterophanes cyanopterus</i>	10.70	-	10.05	-	-	-	-	-	-	0	-	14
<i>Ramphodon naevius</i>	7.30	-	7.30	-	69.29	-	63.59	-	0	0	0.03439	14, 33
<i>Selasphorus calliope</i>	2.52	46	2.83	26	39.12	8	40.71	7	0	0	0.03441	14, 25, 30, 33, 51
<i>Selasphorus flammula</i>	2.50	-	2.80	-	40.04	34	41.95	22	0	1	0.03271	14, 33, 48
<i>Selasphorus platycercus</i>	3.21	68	3.70	65	47.02	6	48.62	3	0	1	0.03118	5, 14, 22, 25, 30
<i>Selasphorus rufus</i>	3.30	46	3.60	83	41.13	-	45.08	-	0	1	0.04108	14, 22, 25, 26, 28

Appendix A.
(Continued.)

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37

Appendix A.
(Continued.)

Species	Male weight (g)	n	Female weight (g)	n	Male wing length (mm)	n	Female wing length (mm)	n	Mating system	Territoriality	Male agility	References
<i>Selasphorus sasin</i>	3.13	38	3.24	18	37.80	–	41.60	–	–	1	0.04554	14, 33
<i>Selasphorus scintilla</i>	2.12	8	2.33	7	32.71	46	35.82	39	0	1	0.04027	14, 33, 48
<i>Sephanoides fernandensis</i>	10.90	15	7.00	2	79.40	35	68.80	15	–	1	0.03977	9, 14
<i>Sephanoides sephanioides</i>	5.70	15	4.70	12	61.10	18	56.00	12	–	1	0.03398	9, 14
<i>Stephanoxis lalandi</i>	3.20	–	2.20	–	48.25	–	46.71	–	1	1	0.02963	14, 33, 38
<i>Thalurania colombica</i>	4.59	13	4.04	9	60.72	13	56.59	9	0	1	0.02769	14, 49
<i>Thalurania furcata</i>	4.90	1	4.20	1	55.23	–	50.73	–	0	0	0.03528	10, 12, 14, 33, 47
<i>Thalurania glaucopsis</i>	5.00	–	4.00	–	56.48	–	43.61	–	0	–	0.03452	14, 33
<i>Thalurania ridgwayi</i>	3.84	5	3.42	6	53.63	5	54.24	6	–	0	0.0292	14, 22
<i>Thalurania watertoni</i>	4.80	–	4.80	–	–	–	–	–	1	1	–	14
<i>Threnetes leucurus</i>	5.56	5	5.00	2	60.60	10	54.43	7	1	–	0.03366	14, 42, 50
<i>Threnetes ruckeri</i>	6.01	9	5.92	9	65.78	9	64.13	9	1	–	0.03121	14, 23, 49
<i>Topaza pella</i>	14.00	–	10.76	–	–	–	–	–	1	1	–	13, 14, 23

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37

Appendix A.
(Continued.)

Species	Male weight (g)	n	Female weight (g)	n	Male wing length (mm)	n	Female wing length (mm)	n	Mating system	Territoriality	Male agility	References
<i>Topaza pyra</i>	10.75	-	10.75	-	-	-	-	-	-	-	-	13, 14, 23
<i>Trochilus polytmus</i>	5.20	1	4.10	1	63.82	-	55.97	-	-	-	0.02858	10, 14, 33
<i>Trochilus scitulus</i>	5.30	-	4.30	-	-	-	-	-	-	-	-	14

Mating system was scored as: 0, non-lekking; 1, lekking species. Territoriality was scored as: 0, nonterritorial; 1, territorial. Agility refers to wing disc loading (see Materials and methods). Sources: (1) Aldrich (1945); (2) Araujo et al. (2011); (3) Arizmendi (1986); (4) Atwood et al. (1991); (5) Barash (1972); (6) Bleiweiss (1998); (7) Chai & Millard (1997); (8) Colwell (1973); (9) Colwell (1989); (10) Colwell (2000); (11) Cotton (1998a); (12) Cotton (1998b); (13) Davis (1958); (14) del Hoyo et al. (2015); (15) Diaz-Valenzuela et al. (2011); (16) Feinsinger (1976); (17) Feinsinger & Colwell (1978); (18) Feo et al. (2015); (19) Fox (1954); (20) Gowda et al. (2012); (21) Hamilton (1965); (22) Hernandez-Vega (2014); (23) Höglund (1989); (24) Höglund & Alatalo (1995); (25) Howell (2003); (26) Hurly et al. (2001); (27) Johnsgard (1997); (28) Kodric-Brown et al. (1984); (29) Lara (pers. comm); (30) López-Segoviano (2012); (31) MacDougall-Shackleton & Harbison (1998); (32) Martínez-García et al. (2013); (33) Ornelas (1995); (34) Ornelas (2010); (35) Ornelas et al. (2002); (36) Ortiz-Pulido et al. (2002); (37) Payne (1984); (38) Pizo (2012); (39) Pizo and Silva (2001); (40) Ramjohn et al. (2000); (41) Rodríguez-Flores (2009); (42) Rodríguez-Flores & Stiles (2005); (43) Rowley (1966); (44) Schuchman et al. (2000); (45) Skutch (1964); (46) Snow (1973); (47) Stiles (1982); (48) Stiles (1983); (49) Stiles (1995); (50) Stiles and Wolf (1979); (51) Tamm et al. (1989); (52) Weller (2000); (53) Weller & Schuchmann (2004); (54) Weske & Terborgh (1977); (55) Wiley (1971); (56) Wolf (1969); (57) Wolf (1975); (58) Wolf & Stiles (1970).

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37

- 1 **References** 1
- 2 Aldrich, E.C. (1945). Nesting of the Allen hummingbird. — Condor 47: 137-148. 2
- 3 Araújo, F.P., Almeida-Barbosa, A.A. & Oliveira, P.E. (2011). Floral resources and humming- 3
- 4 birds on an island of flooded forest in central Brazil. — Flora 206: 827-835. 4
- 5 Arizmendi, M.C. (1986). Interacción entre los colibríes y su recurso vegetal en Chamela, Jal. 5
- 6 — BSc Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 6
- 7 Atwood, J.L., Fitz, V.L. & Bamesberger, J.E. (1991). Temporal patterns of singing activity at 7
- 8 leks of the White-bellied Emerald. — Wilson Bull. 103: 373-386. 8
- 9 Barash, D.P. (1972). Lek behavior in the Broad-tailed hummingbird. — Wilson Bull. 84: 9
- 10 202-203. 10
- 11 Bleiweiss, R. (1998). Phylogeny, body mass, and genetic consequences of lek-mating behav- 11
- 12 ior in hummingbirds. — Mol. Biol. Evol. 15: 492-498. 12
- 13 Chai, P. & Millard, D. (1997). Flight and size constraints: hovering performance of large 13
- 14 hummingbirds under maximal loading. — J. Exp. Biol. 200: 2757-2763. 14
- 15 Colwell, R.K. (1973). Competition and coexistence in a simple tropical community. — Am. 15
- 16 Nat. 107: 737-760. 16
- 17 Colwell, R.K. (1989). Hummingbirds of the Juan Fernández islands: natural history, evolution 17
- 18 and population status. — Ibis 131: 548-566. 18
- 19 Colwell, R.K. (2000). Rensch's rule crosses the line: convergent allometry of sexual size 19
- 20 dimorphism in hummingbirds and flower mites. — Am. Nat. 156: 495-510. 20
- 21 Cotton, P.A. (1998a). The hummingbird community of a lowland Amazonian rainforest. — 21
- 22 Ibis 140: 512-521. 22
- 23 Cotton, P.A. (1998b). Coevolution in an Amazonian hummingbird-plant community. — Ibis 23
- 24 140: 639-646. 24
- 25 Davis, T.A.W. (1958). The displays and nests of three forest hummingbirds of British Guiana. 25
- 26 — Ibis 100: 31-39. 26
- 27 del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (2015). Handbook of the 27
- 28 birds of the world alive. — Lynx Editions, available online at <http://www.hbw.com/family/hummingbirds-trochilidae>. 28
- 29 Díaz-Valenzuela, R., Lara-Rodríguez, N.Z., Ortiz-Pulido, R., González-García, F. & 29
- 30 Ramírez-Bautista, A. (2011). Some aspects of the reproductive biology of the Mexican 30
- 31 Sheartail (*Doricha eliza*) in Central Veracruz. — Condor 113: 177-182. 31
- 32 Feinsinger, P. (1976). Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. — Ecol. 32
- 33 Monogr. 46: 257-291. 33
- 34 Feinsinger, P. & Colwell, R.K. (1978). Community organization among Neotropical nectar- 34
- 35 feeding birds. — Integr. Comp. Biol. 18: 779-795. 35
- 36 Feo, T.J., Musser, J.M., Berv, J. & Clark, C.J. (2015). Divergence in morphology, calls, song, 36
- 37 mechanical sounds, and genetics supports species status for the Inaguan hummingbird 37
- (Trochilidae: *Calliphlox "evelynae" lyrura*). — Auk 132: 248-264.
- Fox, R.P. (1954). Plumages and territorial behavior of the Lucifer hummingbird in the Chisos Mountains, Texas. — Auk 71: 465-466.

40 *Evolution of sexual size dimorphism in hummingbirds*

- 1 Gowda, V., Temeles, E.J. & Kress, W.J. (2012). Territorial fidelity to nectar sources by Purple- 1
2 throated caribs, *Eulampis jugularis*. — *Wilson J. Ornithol. Soc.* 124: 81-86. 2
- 3 Hamilton III, W.J. (1965). Sun-oriented display of the Anna's hummingbird. — *Wilson Bull.* 3
4 77: 38-44. 4
- 5 Hernández-Vega, N.J. (2014). Evolución del dimorfismo sexual en colibríes (Aves: Trochili- 5
6 dae). — MSc Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 6
- 7 Höglund, J. (1989). Size and plumage dimorphism in lek-breeding birds: a comparative 7
8 analysis. — *Am. Nat.* 134: 72-87. 8
- 9 Höglund, J. & Alatalo, R. (1995). *Leks*. Monographs in behavior and ecology. — Princeton 9
10 University Press, Princeton, NJ. 10
- 11 Howell, S.N.G. (2003). *Hummingbirds of North America, the photographic guide*. — Prince- 11
12 ton University Press, Princeton, NJ. 12
- 13 Hurly, T.A., Scott, R.D. & Healy, S.D. (2001). The function of displays of male Rufous 13
14 hummingbirds. — *Condor* 103: 647-651. 14
- 15 Johnsgard, P.A. (1997). *The hummingbirds of North America*. — Smithsonian Institution 15
16 Press, Washington, DC. 16
- 17 Kodric-Brown, A., Brown, J.H., Byers, G.S. & Gori, D.F. (1984). Organization of a tropical 17
18 island community of hummingbirds and flowers. — *Ecology* 65: 1358-1368. 18
- 19 López-Segoviano, G. (2012). Comportamiento territorial y preferencias de forrajeo del colibrí 19
20 migratorio *Selasphorus rufus* dentro de un sitio invernal. — MSc Thesis, Universidad 20
21 Nacional Autónoma de México, México. 21
- 22 MacDougall-Shackleton, E. & Harbison, H. (1998). Singing behavior of lekking green her- 22
23 mits. — *Condor* 100: 149-152. 23
- 24 Martínez-García, V., Lara, C. & Ornelas, J.F. (2013). Lek characteristics and the static male 24
25 song of the green violet-ear (*Colibri thalassinus*) during a 3-year study in a temperate 25
26 forest of Central Mexico. — *Ornitol. Neotrop.* 24: 183-200. 26
- 27 Ornelas, J.F. (1995). Radiation in the genus *Amazilia*: a comparative approach to understand- 27
28 ing the diversification of hummingbirds. — PhD Thesis, University of Arizona, Tucson, 28
29 AZ. 29
- 30 Ornelas, J.F. (2010). Nests, eggs, and young of the Azure-crowned hummingbird (*Amazilia* 30
31 *cycnocephala*). — *Wilson J. Ornithol.* 122: 592-597. 31
- 32 Ornelas, J.F., González, C. & Uribe, J. (2002). Complex vocalizations and aerial displays of 32
33 the Amethyst-throated hummingbird (*Lampornis amethystinus*). — *Auk* 119: 1141-1149. 33
- 34 Ortiz-Pulido, R., Peterson, A.T., Robbins, M.B., Díaz, R., Navarro-Sigüenza, A.G. & 34
35 Escalona-Segura, G. (2002). The Mexican Sheartail (*Doricha eliza*): morphology, behav- 35
36 ior, distribution, and endangered status. — *Wilson Bull.* 114: 153-160. 36
- 37 Payne, R.B. (1984). Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in 37
birds. — *Ornithol. Monogr.* 33: 1-52. 37
- 38 Pizo, M.A. (2012). Lek behavior of the Plovercrest (*Stephanoxis lalandi*, Trochilidae). — 38
39 *Wilson J. Ornithol.* 124: 106-112. 39
- 40 Pizo, M.A. & Silva, W.R. (2001). The dawn lek of the Swallow-tailed hummingbird. — 40
Wilson Bull. 113: 388-397. 40

- 1 Ramjohn, C.L., Lucas, F.B., Hayes, F.E., Ballah, S.T., Johnson, N.C. & Garcia, K.M. (2003). 1
 2 Lek mating behavior of the Sooty-capped hermit (*Phaethornis augusti*) in the Paria Penin- 2
 3 sula of Venezuela. — J. Field Ornithol. 74: 205-209. 3
 4 Rodríguez-Flores, C.I. (2009). Dinámica de las estrategias de forrajeo por néctar en colibríes 4
 5 (Aves: Trochilidae) en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (Jalisco, México). 5
 6 — MSc Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 6
 7 Rodríguez-Flores, C.I. & Stiles, F.G. (2005). Análisis ecomorfológico de una comunidad de 7
 8 colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la Amazonia Colombiana. 8
 9 — Ornitol. Colomb. 3: 7-27. 9
 10 Rowley, J.S. (1966). Breeding records of birds in the Sierra Madre del Sur, Oaxaca, Mexico. 10
 11 — Proc. West. Found. Vertebr. Zool. 1: 107-204. 10
 12 Schuchmann, K.L., Weller, A.A. & Heynen, I. (2000). Biogeography and taxonomy of the 11
 13 Andean hummingbird genus *Haplophaedia* Simon (Aves: Trochilidae), with the descrip- 12
 14 tion of a new subspecies from southern Ecuador. — Orn. Anz. 39: 17-42. 13
 15 Skutch, A.F. (1964). Life histories of Hermit hummingbirds. — Auk 81: 5-25. 14
 16 Snow, B.K. (1973). The behavior and ecology of hermit hummingbirds in the Kanaku Moun- 15
 17 tains, Guyana. — Wilson Bull. 85: 163-177. 16
 18 Stiles, F.G. (1982). Aggressive and courtship displays of the male Anna's hummingbird. — 17
 19 Condor 84: 208-225. 17
 20 Stiles, F.G. (1983). Systematics of the southern forms of *Selasphorus* (Trochilidae). — Auk 18
 21 100: 311-325. 19
 22 Stiles, F.G. (1995). Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for 20
 23 arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. — Condor 97: 853-878. 21
 24 Stiles, F.G. & Wolf, L.L. (1979). Ecology and evolution of lek mating behavior in the long- 22
 25 tailed hermit hummingbird. — Ornithol. Monograph. 27: 1-78. 23
 26 Tamm, S., Armstrong, D.P. & Tooze, Z.J. (1989). Display behavior of male Calliope hum- 24
 27 mingbirds during the breeding season. — Condor 91: 272-279. 25
 28 Weller, A.A. (2000). Biogeography, geographic variation and habitat preference in the 26
 29 Amazilia hummingbird, *Amazilia amazilia* Lesson (Aves: Trochilidae), with notes on the 27
 30 status of *Amazilia alticola* Gould. — J. Ornithol. 141: 93-101. 28
 31 Weller, A.A. & Schuchmann, K.-L. (2004). Biogeographic and taxonomic revision of the 28
 32 trainbearers *Lesbia* (Trochilidae), with the description of two new subspecies. — Ornithol. 29
 33 Anz. 43: 115-136. 30
 34 Weske, J.S. & Terborgh, J.W. (1977). *Phaethornis hoepckeae*, a new species of hummingbird 31
 35 from Perú. — Condor 79: 143-147. 32
 36 Wiley, R.H. (1971). Song groups in a singing assembly of little hermits. — Condor 73: 28-35. 33
 37 Wolf, L.L. (1969). Female territoriality in a tropical hummingbird. — Auk 86: 490-504. 34
 38 Wolf, L.L. (1975). Female territoriality in the Purple-throated Carib. — Auk 92: 511-522. 35
 39 Wolf, L.L. & Stiles, F.G. (1970). Evolution of pair cooperation in a tropical hummingbird. — 36
 40 Evolution 24: 759-773. 37

42 *Evolution of sexual size dimorphism in hummingbirds***Table B1.**

Reduced PGLS model of SSD in wing length (dependent variable) as a function of estimates of male competition.

Model: independent variables	Regression coefficient \pm SE	t	P	
Variable	Mating system	0.006 \pm 0.004	1.517	0.133
	Male territoriality	-0.002 \pm 0.004	0.594	0.553
	Male agility	-0.770 \pm 0.332	2.314	0.023

Model: $\lambda = 0.894$. $r^2 = 0.090$, $F_{3,77} = 2.547$, $P = 0.062$.

Appendix B. Analyses using wing length as an estimator of body size

- (i) Rensch's rule is exhibited by hummingbirds (MA regression; $\beta = 1.095$, lower-upper confidence intervals: 1.026–1.169, $P = 0.001$; slope comparison test $P = 0.007$; 145 taxa).
- (ii) The reduced PGLS model of sexual size dimorphism (SSD) in wing length as a function of proxies of male competition (Table 1) suggests that in species in which males are smaller than females, the latter tend to exhibit low agility.
- (iii) The reduced model of SSD in wing length as a function of proxies of male competition, as well as wing length, suggests that SSD in hummingbirds is not explained by our estimates of male competition, given that only male size (wing length) remains in the model (see main text).

Results one and three are consistent with the results using SSD in body mass; however, result number two differs from those results presented in the main text. We argue that the difference between the results presented in Table 1 and the ones presented in the main text may be driven by the autocorrelation between SSD in wing length and male agility (linear regression; $\beta = -1.424$, $r^2 = 0.118$, $F_{1,144} = 19.220$, $P = 0.001$). Note that

Table B2.

Reduced PGLS model of SSD in wing length (dependent variable) as a function of estimates of male competition and male wing length.

Model: independent variables	Regression coefficient \pm SE	t	P	
Variable:	Male size	0.133 \pm 0.022	6.037	0.001

Model: $\lambda = 0.537$. $r^2 = 0.202$, $F_{1,144} = 36.440$, $P = 0.001$.

1 SSD in body mass is not related to male agility ($\beta = -0.322$, $r^2 = 0.001$, 1
2 $F_{1,145} = 0.167$, $P = 0.684$). 2

4 Appendix C 4

5 C.1. Set 1: excluding taxa represented by one individual per sex (data on 5
6 body mass) 6

7
8 The following 29 taxa were excluded from analyses: *Amazilia lactea*, *A.* 8
9 *rosenbergi*, *Campylopterus largipennis*, *C. rufus*, *C. villaviscensio*, *Chry-* 9
10 *suronia oenone*, *Colibri delphinae*, *Discosura langsdorffi*, *Doricha eliza*, 10
11 *Dorifera ludovicae*, *Eriocnemis luciani*, *Eutoxeres condensini*, *Hylocharis* 11
12 *chrysura*, *H. cyanus*, *H. eliciae*, *H. grayi*, *Juliamyia julie*, *Lesbia victo-* 12
13 *riae*, *Leucippus baeri*, *L. chlorocercus*, *L. taczanowskii*, *Lophornis delattrei*, 13
14 *Panterpe insignis*, *Phaethornis koepckeae*, *P. philippii*, *P. subochraceus*, *P.* 14
15 *yaruqui*, *Thalurania furcata* and *Trochilus polytmus*. Thus, 171 taxa were 15
16 used in the analyses of Rensch's rule, and 70 for the analyses of male com- 16
17 petition. 17

18 The new results suggest that Rensch's rule is not exhibited by humming- 18
19 birds (MA regression; $\beta = 1.019$, lower–upper confidence intervals: 0.943– 19
20 1.102, $P = 0.001$, $N = 170$ phylogenetically independent contrasts; slope 20
21 comparison test $P = 0.631$). This result contradicts the results of Payne 21
22 (1984), Colwell (2000) and Dale et al. (2007), which all have documented 22
23 Rensch's rule in hummingbirds. 23

24 Finally, the reduced model of male competition (Table C1) was marginally 24
25 consistent with the results presented in the main text (Table 1). The interac- 25
26 tion term Male territoriality \times Male agility was retained in our analyses, 26
27 although it marginally exceeds $P = 0.050$. The rationale is that phyloge- 27
28 netic comparative analyses deal with data varying in scales of millions of 28

29 **Table C1.** 29
30 Reduced PGLS model of sexual size dimorphism in body mass (dependent variable) as a 30
31 function of estimates of male competition. The dataset excluded 29 taxa that were $N = 1$. 31

32 Model: independent variable	32 Regression coefficient \pm SE	32 t	32 P
33 Variable: Mating system	33 0.016 \pm 0.013	33 1.241	33 0.219
34 Territoriality	34 -0.121 ± 0.068	34 1.775	34 0.081
35 Male agility	35 -2.937 ± 1.227	35 2.394	35 0.019
36 Territoriality \times Male agility	36 4.127 \pm 2.084	36 1.980	36 0.051

37 Model: $\lambda = 0.642$. $r^2 = 0.118$, $F_{4,65} = 2.183$, $P = 0.080$. 37

1 years, so we believe it would not be appropriate to dismiss this result as non- 1
 2 significant. Note that sample size was reduced by 29 taxa, which may cause 2
 3 a bias in our results (see below). 3

4 *C.2. Set 2: excluding taxa represented by the largest sample sizes (e.g. 4*
 5 *N > 10) per sex (data on body mass) 5*

6 The following 29 taxa were excluded from analyses: *Amazilia beryllina*, 6
 7 *A. candida*, *A. cyanocephala*, *A. rutila*, *A. violiceps*, *A. yucatanensis*, 7
 8 *Archilochus colubris*, *Calothorax lucifer*, *Calypte anna*, *Campylopterus* 8
 9 *hemileucurus*, *Chlorostilbon maugaeus*, *C. mellisugus*, *Colibri thalassinus*, 9
 10 *Cyananthus doubledayi*, *Cyn. latirostris*, *Cyn. sordidus*, *Eupherusa polio-* 10
 11 *cerca*, *Hylocharis leucotis*, *Lampornis amethystinus*, *L. clemenciae*, *Mi-* 11
 12 *crochera albocoronata*, *Phaethornis mexicanus*, *P. superciliosus*, *Selaspho-* 12
 13 *rus calliope*, *S. platycercus*, *S. rufus*, *S. sasin*, *Sephanoides sephaniodes* and 13
 14 *Thalurania colombica*. 171 taxa were used in the analyses of Rensch's rule, 14
 15 and 60 for the analyses of male competition. 15

16 These results also suggest that Rensch's rule is not exhibited by hum- 16
 17 mingbirds (MA regression; $\beta = 0.996$, lower–upper confidence intervals: 17
 18 0.915–1.082, $P = 0.001$, $N = 170$ phylogenetically independent contrasts; 18
 19 slope comparison test $P = 0.920$). This result is similar to the set of analyses 19
 20 above, and also contradicts the results of Payne (1984), Colwell (2000) and 20
 21 Dale et al. (2007), which all have documented Rensch's rule in huming- 21
 22 birds. 22

23 Finally, the reduced model of male competition (Table C2) was consis- 23
 24 tent with the results presented in the main text (Table 1 in the main text). 24
 25 The interaction term Male territoriality \times Male agility was retained in our 25
 26 analyses. 26

27 **Table C2.** 27

28 Reduced model of sexual size dimorphism in body mass (dependent variable) as a function 28
 29 of estimates of male competition. The dataset excluded 29 taxa represented by the largest 29
 30 sample sizes. 30

31	32	33	34	35	36	37
	Model: independent variable	Regression coefficient \pm SE	t	P		
32	Variables: Mating system	0.142 \pm 0.052	2.732	0.008	32	
33	Territoriality	−0.165 \pm 0.081	2.037	0.046	33	
34	Male agility	−3.484 \pm 1.439	2.420	0.019	34	
35	Territoriality \times Male agility	5.186 \pm 2.380	2.179	0.034	35	

36 Model: $\lambda = 0.582$. $r^2 = 0.154$, $F_{4,55} = 2.496$, $P = 0.053$. 36
 37 37

1 **References**

- 2 Colwell, R.K. (2000). Rensch's rule crosses the line: convergent allometry of sexual size
3 dimorphism in hummingbirds and flower mites. — *Am. Nat.* 156: 495-510. 4
- 4 Dale, J., Dunn, P.O., Figuerola, J., Lislevand, T., Székely, T. & Whittingham, L.A. (2007). 5
5 Sexual selection explains Rensch's rule of allometry for sexual size dimorphism. — *Proc.* 6
6 *Roy. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* 274: 2971-2979. 7
- 7 Payne, R.B. (1984). Sexual selection, lek and arena behaviour, and sexual size dimorphism 8
8 in birds. — *Ornithol. Monogr.* 33: 1-52. 9
- 9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37