



El Colegio de la Frontera Sur

Abundancia de colibríes y el uso de flores en la Reserva Ecológica Huitepec

TESIS

Presentada como requisito parcial para optar por el grado de
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

por

Ruth Partida Lara

2011

DEDICATORIA

Este trabajo está dedicado a mi familia por su apoyo incondicional, por haber estado a mi lado desde lejos haciéndome sentir su amor a cada momento. Este triunfo también es de ustedes. Los amo.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Dra. Paula Enríquez Rocha por haber creído en mí y aceptarme como su estudiante. Por su apoyo académico y personal durante el proceso de elaboración de la tesis. Al Dr. José Luis Rangel Salazar por su ayuda en el trabajo de campo y sus aportaciones para mejorar el documento. Al Dr. Carlos Lara por su apoyo en la revisión de la tesis e información brinda. A Claudia Isabel Rodríguez-Flores por su ayuda y revisión de los análisis de caracterización de néctar. A don Miguel Martínez Icó por identificar las plantas de las que alimentaron los colibríes.

A la Unidad de Campeche que me apoyaron en los comienzos de la maestría. A mi gran amiga Gabriela Koyoc, Malenita, Yamile y Anita. Me quedo con buenos recuerdos de ustedes.

A la Unidad de San Cristóbal de las Casas, al personal de la biblioteca (por su gran amabilidad), al personal de informática, a Henry y Don Alfonso por su ayuda para realizar la parte de vegetación y profesores que compartieron conmigo su conocimiento y su amistad.

A los colibríes por mostrarme su belleza, su interesante mundo y por traer hasta mí a un gran amigo y compañero incondicional. Gracias José Raúl por estar a mi lado.

A mis amigos que estuvieron conmigo en campo e hicieron que este trabajo fuera posible: José Raúl Vázquez Pérez, Laura Fernández Pérez, Abraham Agustín Vargas Hernández, Juan Manuel Delgado Solano y Ana Soto.

A mis amigos de la maestría por su amistad, apoyo, compartir las desveladas tanto para fiestas como para tareas y por su paciencia: Gabriela Koyoc, Laura Fernández, Juan Manuel Delgado, Daniel Ortiz, Raúl Vázquez, Saúl Amador y Ethel Martínez. También aquellos que no fueron de la maestría pero que estuvieron alentándome durante el proceso: Brenda Castillo, Abraham Vargas, Humberto Bustos, Adelina Vargas, Verónica Elías y Juan Loera.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT No. 245788) por la beca otorgada para realizar estudios de maestría.

A Pronatura A. C. Chiapas por permitirme trabajar en al área de estudio y a los guardaparques de la Reserva Ecológica Huitepec por la información brindada.

Gracias a SEMARNAT por el permiso otorgado para realizar la captura y posteriormente la liberación de colibríes que permitió la toma de datos (OFICIO NÚM. SGPA/DGVS/03296/10).

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	3
OBJETIVOS ESPECIFICOS.....	10
MATERIALES Y MÉTODOS.....	11
Área de estudio	11
Trabajo de campo	14
Análisis estadísticos.....	18
RESULTADOS	20
1. Riqueza y abundancia relativa de colibríes en tres ambientes.....	20
Abundancia relativa con uso de redes de niebla.....	22
Especies.....	22
Ambientes (bosque de neblina, bosque de encino y matorral).	23
Temporadas (secas y lluvias).....	25
Abundancia relativa con la técnica de trayectos lineales.	28
Especies.....	28
Ambientes (bosque de neblina, bosque de encino y matorral).	28
Temporadas (secas y lluvias).....	31
2. Especies de flores visitadas por los colibríes y su fenología.....	34
Abundancia relativa de colibríes y fenología de floración.	37
3. Relación morfológica entre los colibríes y las flores que visitaron.....	44
4. Características del néctar (cantidad y calidad de azúcar).	48
DISCUSIÓN.....	51
1. Abundancia de colibríes.....	51
2. Especies de flores visitadas por los colibríes.....	53
2.1. Fenología de floración.....	56
2.2. Abundancia relativa y fenología de floración de las plantas.	59
3. Relación morfológica entre los colibríes y las flores que visitaron.....	60
4. Características del néctar (cantidad y calidad de azúcar).	61
RECOMENDACIONES	66
LITERATURA CITADA.....	67

RESUMEN

La abundancia de los colibríes puede variar debido a la fenología de floración de las plantas de las que se alimentan. Asimismo, la selección de las flores está dada por las características del néctar (contenido de azúcar y volumen), y por las características morfológicas pico-flor. Sin embargo, la información sobre la interacción colibrí-flor está limitada en ambientes tropicales de montaña. Se evaluó la abundancia de colibríes con el método de redes de niebla y trayectos lineales, y se registró la fenología de floración mensual de las flores visitadas por los colibríes en tres ambientes (bosque de encino, de neblina y matorral) en la Reserva Ecológica Huitepec de enero a agosto de 2010. Asimismo, se evaluó la producción del néctar y las características morfológicas de las flores. Se registraron cinco especies de colibríes (*Colibri thalassinus*, *Hylocharis leucotis*, *Lampornis amethystinus*, *Lamprolaima rhami*, y *Eugenes fulgens*), y sus abundancias variaron entre ambientes y métodos. Al parecer, estas variaciones están determinadas por los requerimientos ecológicos de las especies y por las limitantes que presenta cada método de muestreo. Siete especies de flores fueron usadas por los colibríes, las cuales presentaron diferentes periodos de floración. En el matorral se presentó el mayor número de especies de flores y durante la temporada de secas se concentró la mayor floración. Se encontró una asociación de la abundancia de *Eugenes fulgens* con la floración de *Passiflora membranacea* a través de método de redes de niebla. Con el uso de trayectos lineales se obtuvo un mayor número de asociaciones entre la abundancia y la floración. Las

características morfológicas del pico de los colibríes no parecen determinar la visita a las flores. Sin embargo, el pico de *L. amethystinus* y el tubo floral de *Salvia cinnabarina* mostraron un ajuste entre sus medidas. La mayor producción de néctar así como la mayor concentración de azúcar se obtuvo por la mañana, lo cual influyó en el mayor número de visitas por los colibríes. Por tanto, el ensamble de colibríes en la Reserva Ecológica Huitepec así como el recurso néctar fueron heterogéneos espacial y temporalmente.

Palabras claves: colibríes, bosques de montaña, néctar, forrajeo, Chiapas.

INTRODUCCIÓN

La variación en la abundancia de las especies es una respuesta a condiciones ambientales tales como la estructura del hábitat, las condiciones climáticas, y la abundancia y la disponibilidad de recursos (Smith y Rotenberry 1990, Nokedal 1994, Brown 1995, Codesido y Bilenca 2004), así como a las relaciones intra- e inter-específicas en la repartición de los recursos (Brown 1995).

La abundancia de un recurso, se refiere al total de los recursos en el ambiente, mientras que la disponibilidad del mismo, se refiere a la cantidad que un individuo puede acceder por la interacción con otras especies (Hainsworth y Wolf 1976, Recher 1990). La variación espacio-temporal que un recurso presenta puede afectar las interacciones entre las especies consumidoras, influyendo en la estructura de los roles ecológicos entre especies generalistas y especialistas (Dupont et al. 2003).

Especies que se alimentan de una amplia variedad de recursos durante su vida son denominados generalistas. Estos organismos pueden cambiar de un alimento a otro, en respuesta a los cambios en la disponibilidad del recurso (respuesta funcional; Jaksié et al. 1992). Así, estos organismos logran explotar de manera temporal y espacial diferentes recursos alimenticios (Alcock 1942, Helj y Verner 1990, White et al. 1996,).

Sin embargo, cuando la comunidad está formada principalmente por individuos generalistas, la coexistencia entre los organismos y la diversidad de la

comunidad se reducen (Stephens 1990). Por otra parte, los individuos que son especialistas están adaptados para consumir pocos tipos de recursos (Alcock 1942). Cuando el alimento al que están especializados escasea, no cambian su dieta por otra sino que dejan de invertir energía en la reproducción para sobrevivir a la escasez de alimento (respuesta numérica) (Jaksié et al. 1992). Cuando las comunidades están formadas principalmente por organismos especialistas, un mayor número de especies pueden coexistir y la diversidad de la comunidad se incrementa (Dupont et al. 2003).

Por consiguiente, tanto en comunidades conformadas por especies generalistas como en aquellas conformadas por especialistas, el comportamiento de forrajeo es importante, ya que la supervivencia y la reproducción dependen del éxito de la obtención de alimento (Hutto 1990). Esto implica minimizar el costo de inversión y maximizar los beneficios (Krebs 2009). Este comportamiento dependerá de las especies en relación al recurso que consuman y de la interacción con individuos de su misma especie u otras especies (Brown 1995).

En el caso particular de los nectarívoros, el comportamiento de forrajeo está en función de la variabilidad del néctar; i.e., la cantidad y calidad del néctar que las flores produzcan (Heinrich 1975, Pleasants 1983). La variabilidad del néctar repercute en la frecuencia de visita a las flores, el tiempo que invertirán alimentándose, el número de flores que visitarán y la distancia que se moverán entre las flores que visitarán (Zimmerman 1988, Nicolson 2007). Asimismo, esto

puede conllevar a la territorialidad de algunos individuos (Ewald y Bransfield 1987).

Los colibríes (familia Trochilidae), son aves nectarívoras e insectívoras, dependientes casi completamente de los carbohidratos de los azúcares de las flores. Para cubrir los requerimientos diarios de energía, un colibrí con un peso de 4 a 5 gramos dentro de un rango de 30 a 35 kJ debe consumir al día el néctar de entre 1000 y 2000 flores (Schuchmann 1999). Esta dependencia por el néctar, promueve que los colibríes se encuentren principalmente restringidos a áreas de floración y a la variación temporal de la fenología de las plantas a lo largo del año (Wolf et al. 1976, Dalsgaard et al. 2009). La fenología de las plantas puede variar entre las poblaciones de una misma especie (Stiles 1978, Medel et al. 2007), entre grupos de especies (Krömer et al. 2006), entre comunidades y entre áreas geográficas (Medel et al. 2007, Ollerton et al. 2009). Por consiguiente, la variación espacio-temporal de la abundancia de las especies de colibríes puede estar influenciada por la floración de las plantas (Arizmendi y Ornelas 1990, Malizia 2001).

En un estudio realizado en la Estación Biológica Chamela en el Estado de Jalisco, donde la vegetación dominante es la selva baja caducifolia y existe una marcada estacionalidad de lluvia y sequía, Arizmendi y Ornelas (1990) reportaron que las especies de colibríes (*Amazilia rutila*, *Heliomaster constantii*, *Chlorostilbon canivetii*, y *Cynanthus latirostris*), fluctuaron en abundancia de forma espacio-temporal en relación a la abundancia de las flores. Asimismo, sus resultados

sugieren una repartición de los recursos alimenticios por temporadas y por el tamaño de las especies de colibríes; donde los colibríes de tamaños grandes fueron observados durante la época de lluvias, contrario a los colibríes de tallas pequeñas y medianas, quienes se vieron favorecidos por las flores presentes durante la época de secas y principio de la época de lluvias (Arizmendi y Ornelas 1990).

La repartición de recursos alimenticios por la diferenciación de nichos ecológicos hace posible la coexistencia entre las especies (Feinsinger y Colwell 1978, Lara et al. 2009). Las características morfológicas de la longitud y la forma del pico de los colibríes muestran un ajuste cercano con las flores de las que se alimentan, así como la cantidad de néctar que los colibríes pueden obtener (Snow y Snow 1972, Colwell 1973, Wolf et al. 1976, Feinsinger 1976, Buzato et al. 2000, Gutiérrez et al. 2004) e influyendo en la selección de las flores (Hainsworth 1973, Stiles 1981).

Colibríes con picos largos pueden obtener mayores cantidades de néctar producidos por flores grandes, mientras que aquellos colibríes que presentan picos pequeños son relegados a utilizar flores pequeñas con menor cantidad de néctar (Wolf et al. 1976, Schuchmann 1999, Gutiérrez et al. 2004, Lara 2006). Por lo anterior, la longitud del pico de los colibríes es un indicador de la separación de la selección de flores y la disponibilidad de especies de plantas con flor.

La energía que los nectarívoros obtengan del néctar debe ser superior al costo de inversión en su obtención. No obstante, las plantas producen el néctar

necesario para atraer a sus consumidores y que estos se muevan a otras flores para asegurar la polinización (Klinkhamer y De Jong 1993). El índice de producción de néctar varía dentro y entre las especies, lo cual influye en la selección de flores por los colibríes, debido a sus diferentes requerimientos energéticos (Buzato et al. 2000, Lara 2006). Cuando una especie de planta produce mayor cantidad de néctar, la frecuencia de visita será mayor que aquella que produzca menos néctar (Zimmerman 1988). Asimismo, si la cantidad de néctar producido es variable, la preferencia de visita será menor en comparación con aquellas especies de plantas en donde la producción de néctar es constante (Brink 1982).

Para entender los procesos de interacción que ocurren entre la producción de néctar y el comportamiento de forrajeo de los nectarívoros, es importante hacer un análisis espacio-temporal de la producción del néctar (Zimmerman 1988). A la cantidad de néctar que los polinizadores obtienen en las flores se le conoce como cosecha en pie, la cuál estará en función de la cantidad de néctar ofrecida por la planta y del comportamiento de forrajeo de los individuos para obtenerla (Zimmerman 1988).

En la Reserva Ecológica Huitepec en el Estado de Chiapas, se presenta vegetación de zonas templadas con periodos marcados de sequía y humedad (Toledo-Aceves y Wolf 2008), por lo que la disponibilidad de recursos florísticos puede variar a lo largo del año, influyendo en la comunidad de colibríes presentes. La comunidad de colibríes está formada por siete especies: *Colibrí thalassinus*

(colibrí oreja violeta), *Hylocharis leucotis* (zafiro oreja blanca), *Amazilia beryllina* (colibrí berilo), *Lampornis amethystinus* (colibrí garganta amatista), *Lamprolaima rhami* (colibrí ala castaña), *Eugenes fulgens* (colibrí magnífico) y *Selaphorus platycercus* (colibrí zumbador cola ancha; Rangel- Salazar y Enríquez 2004, obs. pers).

Uno de los ecosistemas presentes en la Reserva Ecológica Huitpec, es el bosque de neblina, considerado como uno de los últimos remanentes de este tipo de ecosistema en la parte Central de los Altos de Chiapas (Ramírez-Marcial et al. 1998). Los efectos de la pérdida y fragmentación en la fauna silvestre en esta zona son poco conocidos (González-Espinosa et al. 1995). Este tipo de ecosistema está considerado entre los más amenazados del mundo por la fragmentación, degradación y pérdida del hábitat causada por las actividades humanas (Myers et al. 2000, Kappelle and Brown 2002). Además, estos bosques son considerados islas que limitan la distribución de las especies, lo que puede promover el origen de nuevas especies (Newton 2003). Por otra parte, estudios sobre la interacción planta-colibrí son muy escasos en bosques templados (Arizmendi 2001, Lara 2006).

Las hipótesis planteadas para este estudio fueron: 1) La abundancia relativa de las especies de colibríes será diferente entre los tipos de ambientes y temporadas, 2) Las especies de colibríes visitarán diferencialmente las especies de plantas con flores, 3) Existirá una relación morfológica entre los picos de los colibríes y las flores que visitan: especies con picos más largos visitarán flores con

tubos florales más grandes y viceversa, y 4) La fenología de las flores variará entre temporadas (lluvias y secas), así como la cantidad de néctar y la calidad de azúcar será diferente entre las especies de flores visitadas por los colibríes.

OBJETIVO GENERAL

En este estudio se evaluó y relacionó la dinámica espacio-temporal de la comunidad de colibríes y las flores que utilizan en tres tipos de ambientes forestales de la Reserva Ecológica Huitepec, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.

OBJETIVOS ESPECIFICOS

- 1) Determinar la abundancia relativa de la comunidad de colibríes en bosque de neblina, bosque de encino húmedo y matorral, y durante las épocas de secas y lluvias en la Reserva Ecológica Huitepec.
- 2) Identificar las especies de plantas visitadas por los colibríes.
- 3) Identificar la relación morfológica entre los colibríes y las flores que visitaron.
- 4) Evaluar la fenología de la floración de las plantas durante ambas temporadas, así como las características del néctar (cantidad y calidad de azúcar) de las flores visitadas por los colibríes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El presente estudio se realizó de enero a agosto de 2010, en la Reserva Ecológica Huitepec (REHU) que se ubica 4.5 km de la ciudad de San Cristóbal de Las Casas en el estado de Chiapas, México (Figura 1). En el año de 1987 se estableció la Reserva por la Asociación Civil Pronatura, con una extensión aproximadamente de 135 hectáreas de bosque (Anónimo 1987). Geográficamente se puede considerar una reserva parcialmente aislada en la parte Centro-Altos de Chiapas ubicada en los paralelos 16°44'38" N y a los 92°40'15" W. Presenta una altitud que va de los 2,230 a los 2,750 msnm con pendientes de 40° a 60° de inclinación.

El clima es templado subhúmedo con lluvias durante el verano y una precipitación media anual de 1057 mm. La lluvia es muy variable a través del año, se presenta una época de seca que ocurre de noviembre a abril con una precipitación de 125 mm y una temporada húmeda de mayo a octubre con 993 mm de precipitación (Toledo-Aceves y Wolf 2008). La temperatura anual oscila de los 12° a 14.5°C en las partes bajas, y entre 1° y 12°C en las altas (García 1988, Rangel-Salazar et al. 2008).

El tipo de vegetación que domina es bosque de encino que presenta marcas de aprovechamiento de leña y bosque de neblina cuyas poblaciones se encuentran aisladas y rodeadas de la mancha urbana (Enríquez y Rangel-Salazar 2009). Las coníferas no existen en el área, sin embargo, en las partes intermedias y bajas de la ladera oeste se encuentran algunas comunidades de pino-encino que

están afuera de los límites de la reserva (D.E. Breedlove com. pers.). La vegetación del área está clasificada por ambientes que presenta algún grado de disturbio como es: vegetación de crecimiento secundario “zacatonal y matorral” (Ramírez-Marcial et al. 1998) con una superficie de ~30 ha, a una altitud de 2,100–2,250 metros y el bosque de encino húmedo que cubre ~40 ha, a una de 2,200 a 2,350 metros. Además, por ambientes sin disturbio como es el bosque de encino húmedo con una superficie de ~32 ha con una altitud de 2,450 a 2,620 metros, y bosque de neblina (~35 ha, 2,400–2,700 m altitud) y bosque ribereño (~10 ha, 2,100–2,300 m) (Rangel-Salazar et al. 2008).

En los alrededores de la Reserva Ecológica Huitepec se encuentran asentamientos humanos principalmente por indígenas y población rural, que viven en condiciones de pobreza y marginación. Por lo que los recursos naturales disponibles son una fuente importante para el sostenimiento de sus familias, como es el agua y la leña fuente principal de energía. (Santos y Estrada-Lugo 2009). Aunado a esta problemática, existen conflictos por la tenencia de la tierra y por el uso de los recursos naturales, así como el incremento de los asentamientos humanos, la extracción ilegal de madera y epífitas; la expansión de terrenos para uso agrícola y el saqueo de agua (Enríquez y Rangel 2009).

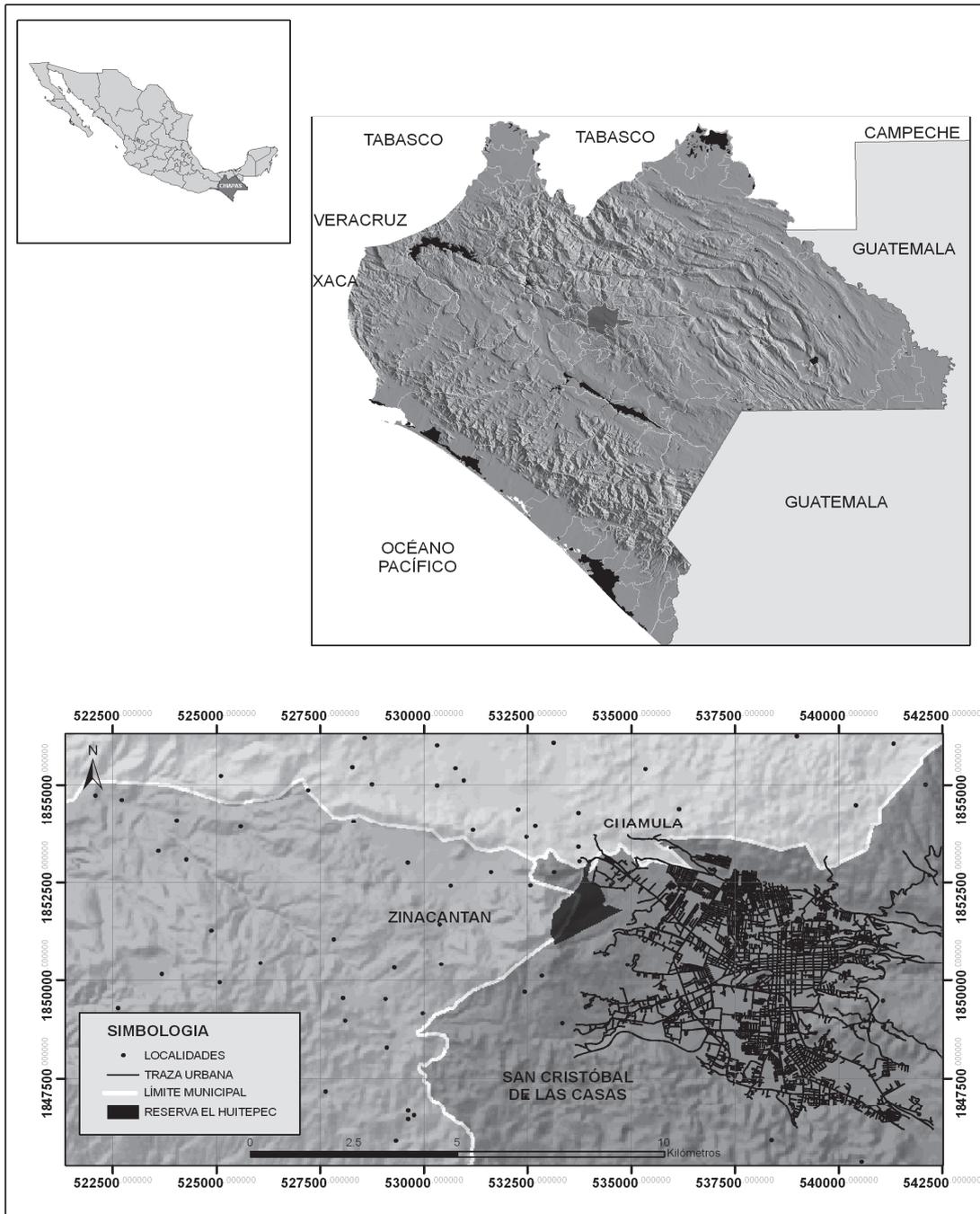


Figura 1. Localización geográfica de la Reserva Ecológica Huitepec, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas (Elaboró E. Valencia, LAIGE Ecosur-Unidad San Cristóbal).

Trabajo de campo

Para estimar la riqueza y abundancia relativa de los colibríes se emplearon dos técnicas: muestreos con redes de niebla y trayectos lineales. Para el uso de redes de niebla (número de individuos capturados por horas red), se realizaron muestreos mensuales de enero a agosto de 2010 en bosques de neblina, de encino húmedo y en el matorral durante la temporada de secas y de lluvias. La escala a la que se trabajó fue de hábitat (Niemi et al 2004).

En cada ambiente, se utilizaron 10 redes de niebla (2.5×12m, 36-mm luz de malla) en donde se muestrearon 790 horas-red en el bosque de neblina, y 800 horas-red en el bosque de encino húmedo. En el matorral se usaron siete redes en enero y febrero, y de marzo a agosto ocho redes debido al tamaño del sitio, en donde se muestrearon 590 horas-red. Las redes estuvieron abiertas por cinco horas (06hr-0630hr a 11hr-1130hr) por dos días en cada sitio, esto debido a que las aves ubican las redes y las evitan (Loiselle y Blake 1991). Para evitar que los colibríes sufrieran hipotermia o insolación, las redes se revisaron cada hora en los sitios de bosque de neblina y bosque de encino húmedo y cada media hora en el matorral.

La abundancia relativa total se calculó con la suma de capturas de los ocho meses de muestreo sobre la suma total de horas*red. La abundancia relativa en cada ambiente se calculó mediante la suma del total de capturas de cada especie por temporada y se dividió entre el total de horas red por temporada. Las abundancias relativas por captura se expresan en individuos por hora-red.

Además, se calculó el error estándar como la desviación estándar de la media de las capturas mensuales sobre la raíz cuadrada de la media de las capturas mensuales.

Los individuos capturados fueron marcados con un corte en una de las rectrices y posteriormente fueron anillados con bandas metálicas numeradas. Los datos que se obtuvieron de los individuos capturados fueron: nombre de la especie, culmen expuesto, ancho de la base del pico, ancho de la parte media del pico y el ancho de la punta del pico. Estas medidas se tomaron con vernier (0.1mm – 150 mm, marca TAJIMA) con la finalidad de obtener una estimación más exacta de la longitud de los picos y relacionarlo con las flores que visitó cada especie de colibrí (Feinsinger 1976). También se consideró el ambiente y hora de captura.

La segunda técnica para estimar la riqueza y abundancia relativa fue a través de observaciones en trayectos lineales (número de individuos por kilómetro recorrido). En el bosque de neblina se recorrió un trayecto de 0.21 km, en el bosque de encino húmedo 0.35 km y en el matorral 0.1 km. Se hicieron dos recorridos mensuales por un observador en cada trayecto, registrándose el número de individuos por especies de colibríes con una distancia variable de 0 a 25 m de ancho dependiendo de la vegetación. Los trayectos lineales se establecieron en los sitios donde se colocaron las redes y que además se distribuyeron las plantas de las que se alimentaron los colibríes.

Una vez identificadas las especies de plantas cuyas flores fueron visitadas (selección de una determinada especie de planta con flor) por los colibríes, se registró mensualmente la fenología de floración de cada especie de planta. Para lo cual se determinó el área total que cubrieron las especies de plantas en cada uno de los ambientes de estudio. Esto, se realizó a través de un Sistema de Geoposicionamiento Global con el cual se tomaron las coordenadas geográficas y se calculó el área en hectáreas en el programa de Arc View.3.2.

Posteriormente, el porcentaje mensual que se obtuvo del incremento y/o decremento de flores de cada especie se multiplicó por el área total que cubrió la especie de planta y se dividió entre 100. En el bosque de neblina el área total fue de 0.6 hectáreas, en el bosque de encino húmedo de 0.9 hectáreas y el matorral de 0.3 hectáreas. La identificación de las especies de plantas fue realizada en el Herbario de El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal con la colaboración de Miguel Martínez Icó.

Para determinar una relación morfológica de los colibríes y las flores que visitaron, se registraron las siguientes medidas de las flores: largo de la corola y el ancho de la apertura del tubo floral con el uso de un vernier. Se estimó la recompensa que las flores ofrecen a los colibríes en base a dos características del néctar: volumen y contenido de azúcar. Se usaron las técnicas de néctar acumulado y cosecha en pie. La técnica de néctar acumulado permite conocer la capacidad que tienen las flores de reponer el néctar extraído en tomas repetidas en un día (Búrquez y Corbet 1991). Por lo tanto, en las tardes se cubrieron las

flores con bolsas de mosquitero, y al día siguiente en intervalos de dos horas (08:00am, 10:00am y 12:00pm) se realizaron tres mediciones de néctar en la misma flor. Esta técnica se usó para las especies *Salvia cinnabarina* con un tamaño de muestra de 68 flores provenientes de diez plantas diferentes, para *Chiranthodendron pentadactylum* y *Cirsium subcoriaceum* fue de 22 flores en cinco plantas diferentes para cada especie.

La técnica de cosecha en pie (Kodric-Brown et al. 1984, Búrquez y Corbet 1991), permite conocer la disponibilidad de néctar en una sola toma para los visitantes (McDade y Weeks 2004). Esta técnica fue empleada en *Passiflora membranacea* ya que esta especie es un bejuco que se distribuyó en las copas de los árboles y no fue posible hacer las tres mediciones de néctar en la misma flor. Por tal razón, con la ayuda de una garrocha se cortaron 20 flores en cada horario (08:00am, 10:00am y 12:00pm). Para extraer el néctar se usaron micro capilares de 100 μ l. El contenido de azúcar en porcentaje fue medido con un refractómetro portátil con rangos de concentración de 0° a 32° es cala BRIX (RHB-32/ATC, Huake Instrument Co., Ltd). El volumen del néctar se estimó con la medida de la altura del néctar en el capilar con la ayuda de un vernier y se usó la siguiente formula (Kearns y Inouye 1993):

$$\mu l = \Pi r^2 h^{-1}$$

en donde μl es el volumen en mm³, r es el radio en mm del capilar (0.625), y h es la altura en mm del néctar en el capilar.

El contenido de azúcar (CAzúcar) se obtuvo de la transformación del porcentaje (%) de azúcar (TAzúcar) del néctar a miligramos de azúcar por mililitros de solución (Feinsinger 1976, Wolf et al. 1976, Arizmendi y Ornelas 1990, Gutiérrez et al. 2004, Dalsgaard et al. 2009) por el volumen de néctar (Kearns y Inouye 1993):

$$CAzúcar = \mu l * TAzúcar$$

en donde C Azúcar es el contenido de azúcar en MG, μl es el volumen en mm^3 , y T Azúcar es la transformación del porcentaje de azúcar del néctar en $mm*ml^{-1}$.

No fue posible determinar la concentración de azúcar en *Fuchsia paniculata* y *Tillandsia guatemalensis*, ya que la cantidad de néctar que produce la flor es mínimo y el refractómetro no leyó la muestra. Asimismo, para *T. vicentina* no fue posible obtener muestras de néctar debido a la inaccesibilidad para llegar a las flores

Análisis estadísticos

Se descartaron interacciones de primer nivel entre los factores ambiente - temporada para cada especie con el uso de Modelos Lineales Generalizados (MLGs). Descartada la interacción de primer nivel se realizaron pruebas independientes de los factores (ambiente-temporada) para determinar cuál de estas variables explica la variación de la abundancia. Una vez identificado que el factor ambiente explica la variación de la abundancia se realizaron análisis de varianza no paramétricos de Wilcoxon/Kruskal-Wallis (H) entre los tipos de

vegetación (bosque de neblina, bosque de encino húmedo, y matorral) y se hicieron pruebas de Tukey para determinar el ambiente que es diferente. Se emplearon pruebas de correlación no paramétricas (Spearman r_s) y paramétricas (Pearson r) para evaluar la correlación entre la abundancia relativa mensual de colibríes por ambiente y la fenología de floración de las especies que visitaron, así como para evaluar la correlación entre la relación morfológica pico-flor. Para determinar la normalidad de los datos y la homogeneidad de las varianzas, se usaron pruebas de Shapiro-Wilks (W) y de Bartlett, respectivamente, con un valor de significancia del $\alpha \leq 0.05$ (Gotelli y Ellison 2004).

Finalmente, para determinar diferencias en las características del néctar (volumen y cantidad de azúcar) en *Passiflora membranacea*, tanto entre horarios como entre individuos, se realizaron pruebas de ANDEVA de Wilcoxon/Kruskal-Wallis (H). Asimismo, se utilizó la prueba de Tukey para comparar las medias entre los horarios en que se colectó el néctar. Además, se hizo una prueba de análisis univariado de varianza (Univar) de medidas repetidas para determinar la variación en las características del néctar entre *Salvia cinnabarina*, *Chiranthodendron. pentadactylum* y *Cirsium subcoriaceum*, y entre los horarios que se tomaron las muestras (Zar 1999). Los análisis estadísticos se hicieron con el programa JMP-SAS versión 7.01. Todas las pruebas se consideraron significativas con un valor de $P \leq 0.05$.

RESULTADOS

1. Riqueza y abundancia relativa de colibríes en tres ambientes.

Se obtuvieron datos de cinco especies de colibríes con 232 capturas de las cuales 77 fueron recapturas (33.2%). La especie con mayor número de individuos capturados en los tres tipos de ambientes y a través de las dos temporadas fue *Lampornis amethystinus* con un total de 81, seguida de *Eugenes fulgens* con 41 individuos, *Hylocharis leucotis* y *Lamprolaima rhami* con 16 individuos y únicamente se obtuvo una captura de *Colibri thalassinus* (Tabla 1). En el bosque de neblina se obtuvieron el menor número de capturas y recapturas (n= 63), mientras que en el bosque de encino húmedo estas fueron intermedias (n= 72), y en el matorral se obtuvo el mayor número de capturas y recapturas (n= 97; Tabla 1).

Por otra, se registraron cuatro especies de colibríes con un total de 93 observaciones. La especie con mayor número de observaciones en los tres tipos de ambientes fue *L. amethystinus* con un total de 28, seguida de *E. fulgens* e *H. leucotis* con 27 observaciones y *L. rhami* con 11 observaciones. En el bosque de neblina se obtuvieron el menor número de observaciones (n= 11), en el bosque de encino húmedo se obtuvo el mayor número de observaciones (n= 44) y en el matorral estas fueron intermedias (n= 38; Tabla 2).

Tabla 1. Riqueza de especies y número de individuos por tipo de ambiente de enero a agosto en la Reserva Ecológica Huitepec (Estatus= C= captura, RC= recaptura).

ESPECIE	Estatus	AMBIENTE			Total
		B. de neblina	B. de encino húmedo	Matorral	
<i>Colibri thalassinus</i>	C	1			1
<i>Hylocharis leucotis</i>	C	2		14	16
	RC	2	1	13	16
<i>Lampornis amethystinus</i>	C	26	33	22	81
	RC	4	10	22	36
<i>Lamprolaima rhami</i>	C	11	4	1	16
	RC	5	1	1	7
<i>Eugenes fulgens</i>	C	10	17	14	41
	RC	2	6	10	18
Total		63	72	97	232

Tabla 2. Riqueza de especies y número de individuos observados por tipo de ambiente de enero a agosto en la Reserva Ecológica Huitepec.

ESPECIE	AMBIENTE			Total
	Bosque de neblina	Bosque de encino húmedo	Matorral	
<i>Hylocharis leucotis</i>	1	2	24	27
<i>Lampornis amethystinus</i>	7	7	14	28
<i>Lamprolaima rhami</i>	0	11	0	11
<i>Eugenes fulgens</i>	3	24	0	27
Total	11	44	38	93

Abundancia relativa con uso de redes de niebla.

Especies

L. amethystinus fue la especie más abundante (0.054 capturas por horas/red \pm 0.008), seguida de *E. fulgens* (0.027 capturas por horas/red \pm 0.008) e *Hylocharis leucotis* fue la tercer especie más abundante (0.015 capturas por horas/red \pm 0.003) de la comunidad de colibríes. Existieron diferencias significativas en las abundancias relativas de las especies en la Reserva Ecológica Huitepec siendo *L. amethystinus* la especie más abundante ($H_{3,8} = 14.8$, $P = 0.001$; Tabla 3).

Tabla 3. Abundancia relativa total y error estándar de cuatro especies de colibríes en la Reserva Ecológica Huitepec de enero a agosto del 2010.

ESPECIE	ABUNDANCIA TOTAL	
	No. capturas/horas red	No. ind. observados/km recorrido
<i>Hylocharis leucotis</i>	0.015 \pm 0.003	2.84 \pm 0.57
<i>Lampornis amethystinus</i>	0.054 \pm 0.008	2.65 \pm 1.03
<i>Lamprolaima rhami</i>	0.011 \pm 0.003	1.04 \pm 0.28
<i>Eugenes fulgens</i>	0.027 \pm 0.008	2.56 \pm 1.28

Ambientes (bosque de neblina, bosque de encino y matorral).

H. leucotis fue capturado en los tres ambientes presentando su mayor abundancia relativa en el matorral y menor en el bosque de encino. Para *H. leucotis* se encontraron diferencias en sus abundancias entre ambientes (MLG, $\chi^2_{2,20} = 14.1$, $P < 0.001$). Por otra parte *L. amethystinus* fue la especie más abundante en todos los ambientes siendo el matorral en donde fue mayor su abundancia. Sin embargo, el ambiente no explicó su variación (MLG, $\chi^2_{2,20} = 1.69$, $P = 0.42$). *L. rhami* fue la cuarta especie más abundante: se capturó en los tres ambientes siendo el bosque de neblina en donde su abundancia fue mayor. Para esta especie también se encontró que el ambiente explicó la variación de su abundancia (MLG, $\chi^2_{2,20} = 6.6$, $P = 0.03$). Y para *E. fulgens* su mayor abundancia fue en el matorral y menor en el bosque de encino. Sin embargo, la abundancia entre ambientes no fue diferente estadísticamente (MLG, $\chi^2_{2,20} = 2.5$, $P = 0.28$; Figura 2).

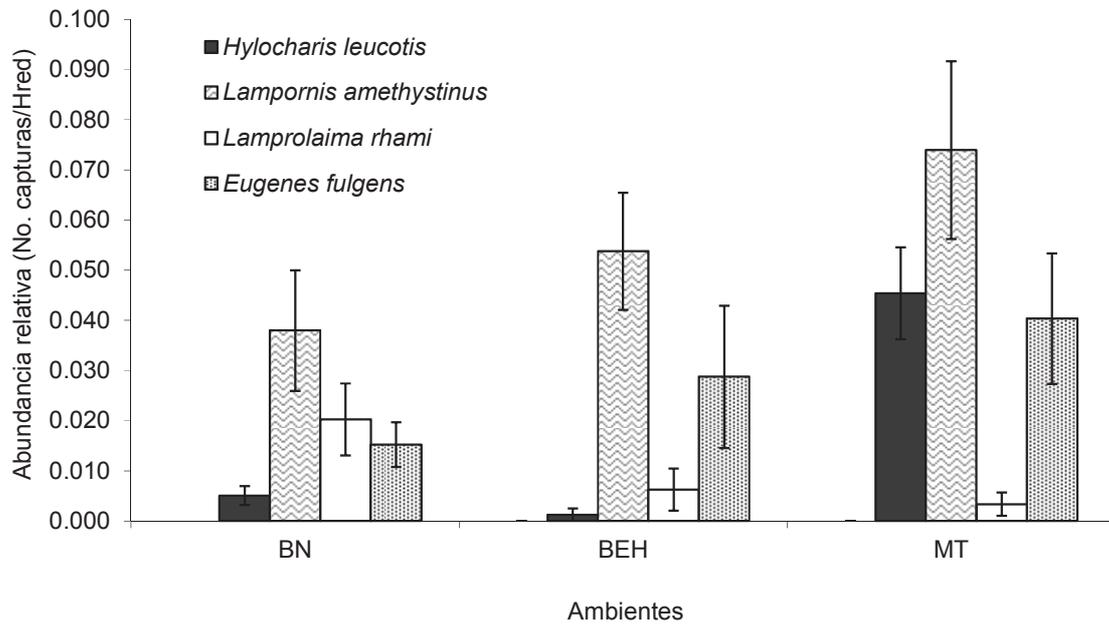


Figura 2. Distribución de la media y error estándar (\pm EE) de la abundancia relativa (No. de capturas/horas-red) de cuatro especies de colibríes (*Hylocharis leucotis*, *Lampornis amethystinus*, *Lamprolaima rhami* y *Eugenes fulgens*) en tres ambientes (BN = bosque de neblina, BEH = bosque de encino húmedo y MT = matorral) en la Reserva Ecológica Huitepec, Chiapas, durante el 2010.

Temporadas (secas y lluvias).

L. amethystinus fue la especie más abundante en el bosque de neblina durante la temporada de lluvias (0.041 capturas/horas red) e *H. leucotis* la menos abundante durante la temporada de lluvias (0.003 capturas/horas red). Sin embargo, la abundancia relativa de *L. amethystinus* no fue diferente entre temporadas ($H_{1,7}= 0.19$, $P= 0.65$) ni para *H. leucotis* ($H_{1,7}= 1.7$, $P= 0.18$). Aunque para *L. rhami* (0.023 capturas/horas red) y *E. fulgens* (0.018 capturas/horas red) sus mayores abundancias fueron en secas. No hubo diferencia de estas entre temporadas ($H_{1,7}= 1.04$, $P= 0.30$, y $H_{1,7}= 0.34$, $P=0.55$; respectivamente; Figuras 3 y 4).

La especie más abundante en el bosque de encino húmedo durante la temporada de secas fue *L. amethystinus* (0.035 capturas/horas red) y la menos abundante fue *E. fulgens* (0.008 capturas/horas red). En la temporada de lluvias, nuevamente *L. amethystinus* (0.073 capturas/horas red) fue la especie más abundante seguida de *E. fulgens*, y las especies menos abundantes fueron *L. rhami* e *H. leucotis* (0.050 capturas/horas red). Sin embargo, aunque el índice de abundancia relativa en la temporada de lluvias fue mayor, no se encontraron diferencias entre las temporadas para *L. amethystinus* ($H_{1,7}= 1.7$, $P= 0.18$), ni para *E. fulgens* ($H_{1,7}= 1.4$, $P= 0.23$; Figuras 3 y 4).

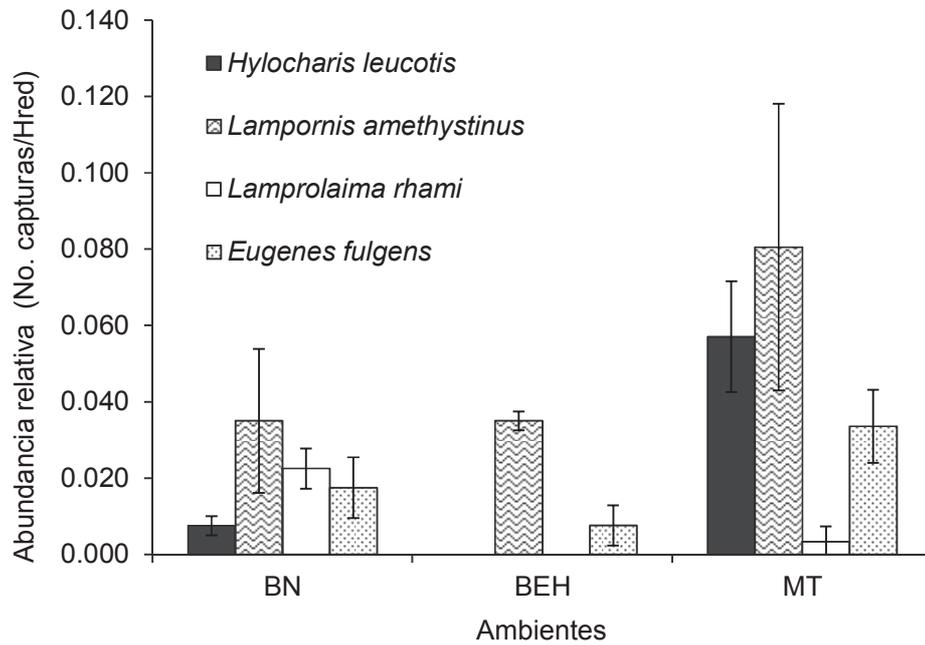


Figura 3. Distribución de la media y error estándar (\pm EE) de la abundancia relativa (No. de capturas/horas-red) de cuatro especies de colibríes (*Hylocharis leucotis*, *Lampornis amethystinus*, *Lamprolaima rhami* y *Eugenes fulgens*) en tres ambientes (BN = bosque de neblina, BEH = bosque de encino húmedo, MT = Matorral) durante la temporada de secas en la Reserva Ecológica Huitepec, Chiapas, durante el 2010.

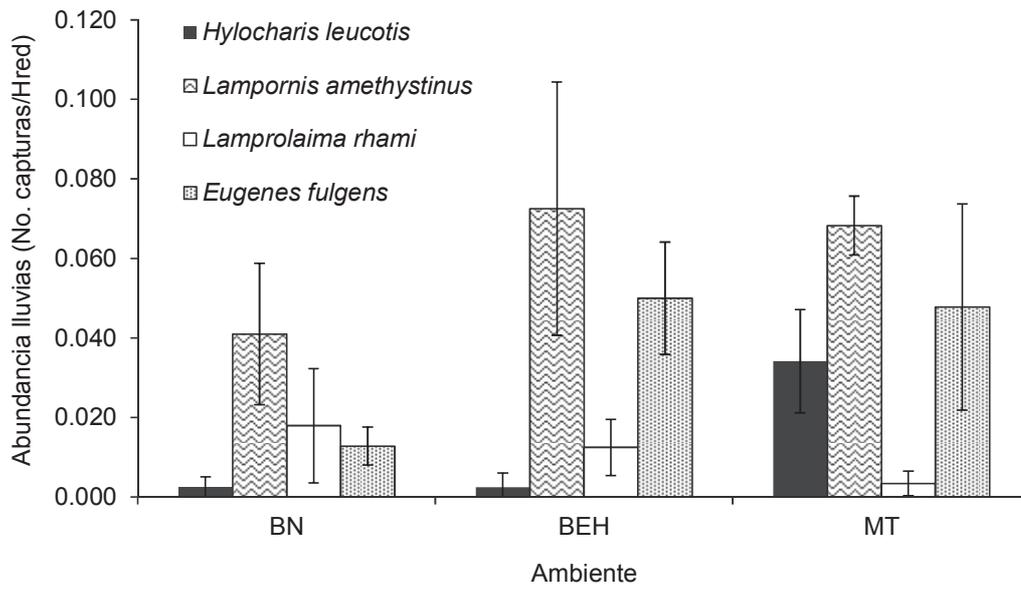


Figura 4. Distribución de la media y error estándar (\pm EE) de la abundancia relativa (No. de capturas/horas-red) de cuatro especies de colibríes (*Hylocharis leucotis*, *Lampornis amethystinus*, *Lamprolaima rhami* y *Eugenes fulgens*) en tres ambientes (BN = bosque de neblina, BEH = bosque de encino húmedo, MT = Matorral) durante la temporada de lluvias en la Reserva Ecológica Huitepec, Chiapas, durante el 2010.

La mayor abundancia relativa por especie en el matorral fue para *L. amethystinus* y la menor para *L. rhami*. En este ambiente, *L. amethystinus* presentó su mayor abundancia (0.081 capturas/horas red) durante la temporada de secas. Sin embargo, la abundancia relativa de esta especie fue similar entre temporadas ($F_{1,7}= 0.005$, $P= 0.94$). Asimismo, *H. leucotis* presentó su mayor abundancia durante la temporada de secas (0.057 capturas/horas red), pero esta abundancia fue similar entre temporadas ($F_{1,7}= 0.22$, $P= 0.65$). *E. fulgens* tuvo su mayor abundancia relativa en lluvias (0.048 capturas /horas red) pero también esta abundancia fue similar entre temporadas ($F_{1,7}= 0.22$, $P= 0.66$; Figuras 3 y 4).

Abundancia relativa con la técnica de trayectos lineales.

Especies.

Se registraron cuatro especies con el método de trayectos lineales. *H. leucotis* fue la especie más abundantes (2.84 individuos por km \pm 0.57), seguida de *L. amethystinus* (2.65 individuos por km \pm 1.03). *L. rhami* fue la especie que presentó la menor abundancia (1.04 \pm 0.28; Tabla 3). Sin embargo, la abundancia relativa entre especies no varió significativamente ($H_{3,5}=3.6$, $P=0.30$; Tabla 3).

Ambientes (bosque de neblina, bosque de encino y matorral).

H. leucotis fue observado en los tres ambientes presentando su mayor abundancia relativa en el matorral (15 individuos por km) y menor el bosque de neblina (0.2 individuos por km). Para *H. leucotis* la variación de su abundancia fue diferente entre ambientes (MLG, $\chi^2_{2,20}=24.4$, $P < 0.001$). *L. amethystinus* también presentó

su mayor abundancia en el matorral y menor en el bosque de encino. La abundancia entre ambientes para *L. amethystinus* fue diferente (MLG, $\chi^2_{2,20} = 91.1$, $P < 0.001$). *L. rhami* únicamente fue observada en el bosque de encino, su abundancia fue de 1.9 individuos por kilómetro recorrido. *E. fulgens* fue observado en ambientes de bosque, su mayor abundancia fue en el bosque de encino (4.2 individuos por km), por lo que su abundancia entre ambientes fue diferente (MLG, $\chi^2_{1,14} = 19.3$, $P = 0.0001$; Figura 5).

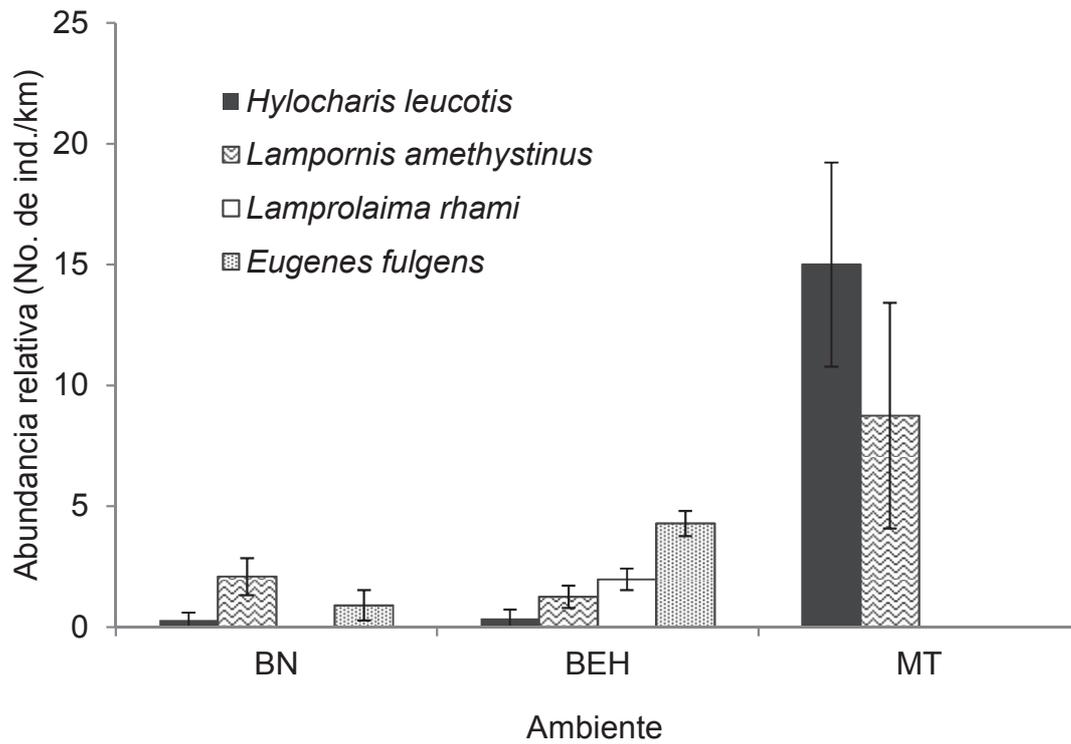


Figura 5. Distribución de la media y error estándar (\pm EE) de la abundancia relativa (No. de individuos/km) de cuatro especies de colibríes (*Hylocharis leucotis*, *Lampornis amethystinus*, *Lamprolaima rhami* y *Eugenes fulgens*) en tres ambientes (BN = bosque de neblina, BEH = bosque de encino y MT = matorral) en la Reserva Ecológica Huitepec, Chiapas, durante el 2010.

Temporadas (secas y lluvias).

La especie *H. leucotis* (0.6 individuos/km) fue menos abundante en el bosque de neblina registrándose únicamente en la temporada de secas. En cambio, *L. amethystinus* presentó la mayor abundancia (4.2 individuos/km) también durante la temporada de secas (Figura 6). Para la temporada de lluvias en el bosque de encino húmedo se obtuvieron índices de abundancia para cuatro especies de colibríes. *L. rhami* fue la única especie que se observó durante ambas temporadas. En la temporada de lluvias presentó la mayor abundancia (2.5 individuos/km), pero no varió significativamente entre temporadas ($H_1=1.09$, $P=0.29$). La especie más abundante fue *E. fulgens* (8.5 individuos/km) y la especie menos abundante fue *H. leucotis* (0.7 individuos/km) (Figura 7).

H. leucotis estuvo presente en ambas temporadas en el matorral. Su mayor abundancia fue en la temporada de secas (20 individuos/km). Sin embargo, aunque su abundancia varió entre temporadas, ésta no fue significativa ($t_{5,9}= 1.2$, $P=0.26$). En la temporada de secas, *L. amethystinus* presentó una abundancia relativa de 17.5 individuos por km, pero ningún registro en el trayecto se obtuvo durante la temporada lluvias para el matorral (Figuras 6 y 7).

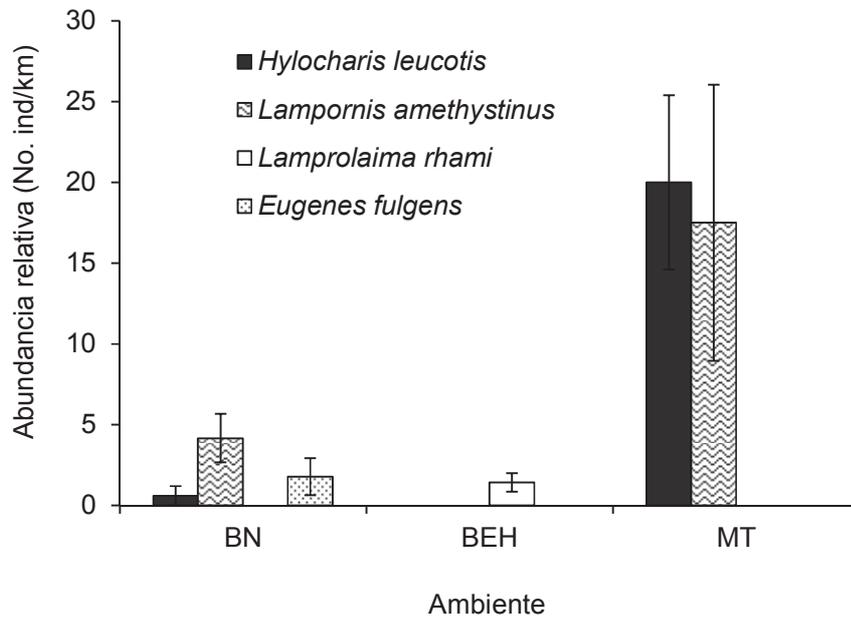


Figura 6. Distribución de la media y error estándar (\pm EE) de la abundancia relativa (No. de individuos/km) de cuatro especies de colibríes (*Hylocharis leucotis*, *Lampornis amethystinus*, *Lamprolaima rhami* y *Eugenes fulgens*) en tres ambientes (BN = bosque de neblina, BEH = bosque de encino húmedo, MT = Matorral) durante la temporada de secas en la Reserva Ecológica Huitepec, Chiapas, durante el 2010.

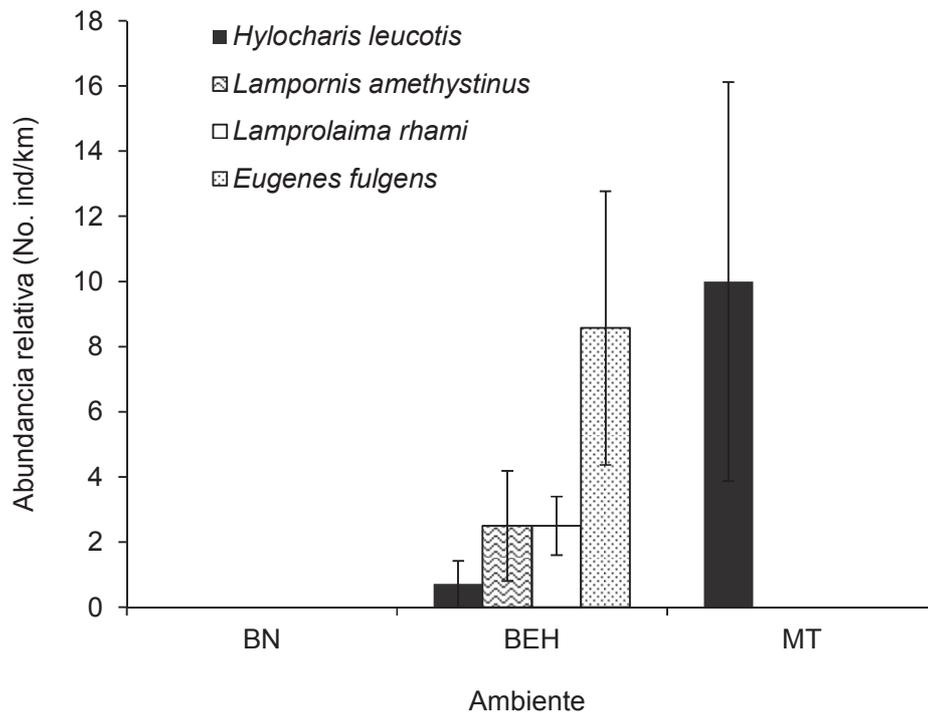


Figura 7. Distribución de la media y error estándar (\pm EE) de la abundancia relativa (No. de individuos/km) de cuatro especies de colibríes (*Hylocharis leucotis*, *Lampornis amethystinus*, *Lamprolaima rhami* y *Eugenes fulgens*) en tres ambientes (BN = bosque de neblina, BEH = bosque de encino húmedo, MT = Matorral) durante la temporada de lluvias en la Reserva Ecológica Huitepec, Chiapas, durante el 2010.

2. Especies de flores visitadas por los colibríes y su fenología.

Los colibríes visitaron siete especies de flores (i.e., *Salvia cinnabarina*, *Fuchsia paniculata*, *Cirsium subcoriaceum*, *Passiflora membranacea*, *Tillandsia guatemalensis*, *T. vicentina* y *Chiranthodendron pentadactylon*; Tabla 4). La fenología de floración de *S. cinnabarina* fue de enero a marzo presentándose en el bosque de neblina y el matorral. El mayor pico de floración de esta especie en estos dos ambientes fue en enero presentando 0.20 y 0.12 hectáreas de flores, respectivamente (Figuras 8 y 10). Las especies de bromelias, *T. vicentina* distribuida en el bosque de neblina, y *T. guatemalensis* con distribución en el matorral presentaron la mayor floración en enero y fue disminuyendo ligeramente hasta abril (Figuras 8 y 10). La única especie de planta que se mantuvo con algunas flores de enero hasta agosto fue *F. paniculada*, la cual presentó dos picos de floración en marzo y agosto en el matorral (Figura 10).

La planta *P. membranacea* presentó flores de febrero a agosto teniendo su pico (mayor porcentaje) de floración en junio. Esta especie distribuida en el bosque de encino fue una especie importante para la alimentación de los colibríes ya que en junio fue el único recurso néctar disponible en el área de estudio. *F. paniculada* fue la única planta que presentó flores durante secas y lluvias. Dos especies de plantas (*C. subcoriaceum* y *C. pentadactylon*) presentaron el mismo patrón de fenología de floración. Estas especies presentaron picos de floración en febrero y para abril el porcentaje de flores disminuyó sustancialmente (Figura 9).

Tabla 4. Especies de colibríes observadas y las flores de las que se alimentan en la Reserva Ecológica Huitepec de enero a agosto de 2010 (AMBIENTE: BN= bosque de neblina, BEH=bosque de encino húmedo, MT= matorral).

Especies de colibríes	Familia	Especies de plantas	Ambiente
<i>Hylocharis leucotis</i>	Asteraceae	<i>Cirsium subcoriaceum</i> (Less) Sch.-Bip.	MT
	Lamiaceae	<i>Salvia cinnabarina</i> Mart. & Gal.	MT, BN
	Onagraceae	<i>Fuchsia paniculata</i> Lindl	MA
	Passifloraceae	<i>Passiflora membranacea</i> Benth.	MT, BEH, BN
	Bromeliaceae	<i>Tillandsia guatemalensis</i> L.B. Smith	MA, BN
<i>Lampornis amethystinus</i>	Asteraceae	<i>Cirsium subcoriaceum</i> (Less) Sch.-Bip.	MT
	Lamiaceae	<i>Salvia cinnabarina</i> Mart. & Gal.	MT, BN
	Passifloraceae	<i>Passiflora membranacea</i> Benth.	MT, BEH, BN
<i>Lamprolaima rhami</i>	Passifloraceae	<i>Passiflora membranacea</i> Benth.	MT, BEH, BN
	Sterculiaceae	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i> Larrát.	BEH
<i>Eugenes fulgens</i>	Passifloraceae	<i>Passiflora membranacea</i> Benth.	MT, BEH, BN
	Bromeliaceae	<i>Tillandsia vicentina</i> Standl.	BN

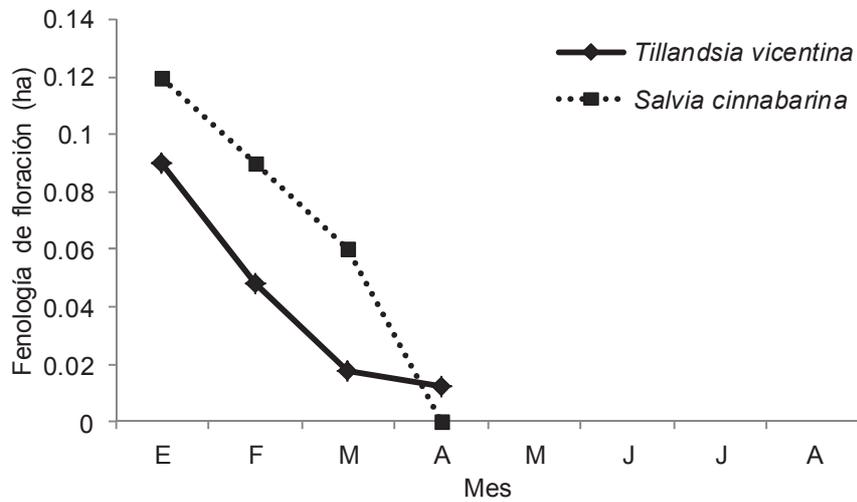


Figura 8. Densidad de la fenología de floración de dos especies de plantas (*Tillandsia vicentina* y *Salvia cinnabarina*) en el bosque de neblina en la Reserva Ecológica Huitepec, Chiapas, durante el 2010.

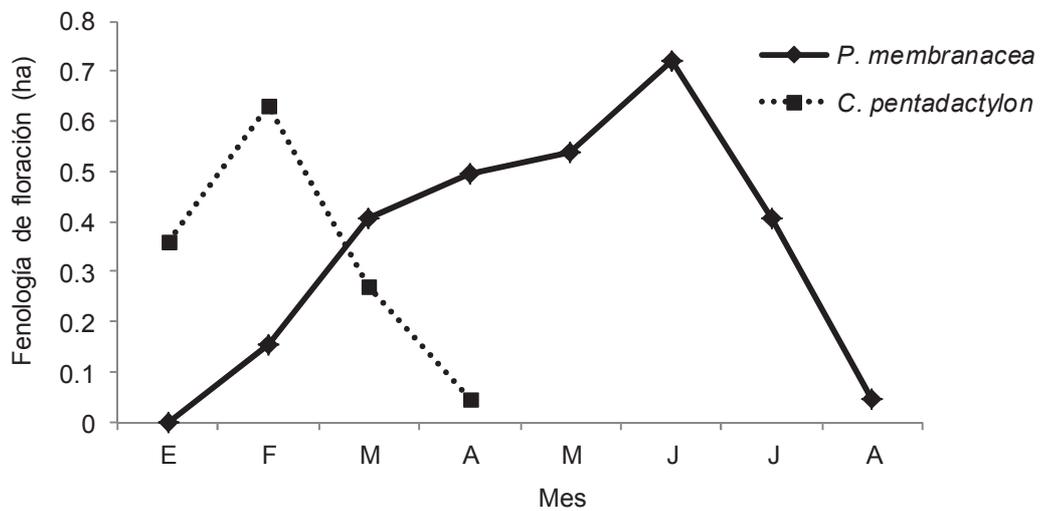


Figura 9. Densidad de la fenología de floración de dos especies de plantas (*Passiflora membranacea* y *Chiranthodendron pentadactylon*) en el bosque de encino húmedo en la Reserva Ecológica Huitepec, Chiapas, durante el 2010.

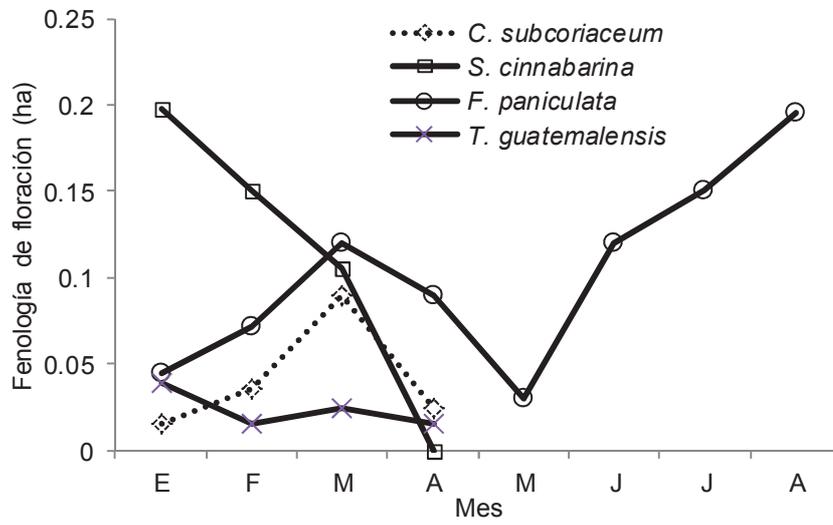


Figura 10. Densidad de la fenología de floración de cuatro especies de plantas (*C. subcoriaceum*, *S. cinnabarina*, *F. paniculata* y *T. guatemalensis*) visitadas por los colibríes en el matorral en la Reserva Ecológica Huitepec, Chiapas, durante el 2010.

H. leucotis fue la especie que visitó más especies de flores (n=5), y las flores de *F. paniculata* y *T. guatemalensis* fueron únicamente visitadas por esta especie.

Mientras que *T. vicentina* que se encontró en el dosel de los árboles fue visitada únicamente por *E. fulgens*. *C. pentadactylon* fue visitada solo por *L. rhami*. Por otra parte, las flores de *C. subcoriaceum* y *Salvia cinnabarina* fueron visitadas por *H. leucotis* y *L. amethystinus*. La única especie de flor que fue visitada por las cuatro especies de colibríes fue *P. membranacea* (Tabla 4).

Abundancia relativa de colibríes y fenología de floración.

Se encontró una correlación positiva entre la abundancia relativa de *E. fulgens* y la fenología de floración de *P. membranacea* ($r_s = 0.93$, $P = 0.02$; Figura 11) con el uso de redes de niebla (Tabla 5). Por otra parte, la abundancia relativa mensual de los colibríes con trayectos lineales en su mayoría se correlacionó con la fenología de floración de las especies que visitaron (Tabla 6; Figuras 12, 13 y 14). Sin embargo, la abundancia relativa de *H. leucotis* no se correlacionó con la fenología de floración de *C. subcoriaceum* ($r_s = 0.39$, $p = 0.33$), *F. paniculata* ($r = 0.22$, $p = 0.58$), y *T. guatemalensis* ($r_s = 0.34$, $p = 0.39$) a través de observaciones con trayectos lineales. Asimismo, la abundancia relativa de *L. amethystinus* no estuvo correlacionada con la fenología de floración de *C. subcoriaceum* (Tabla 6).

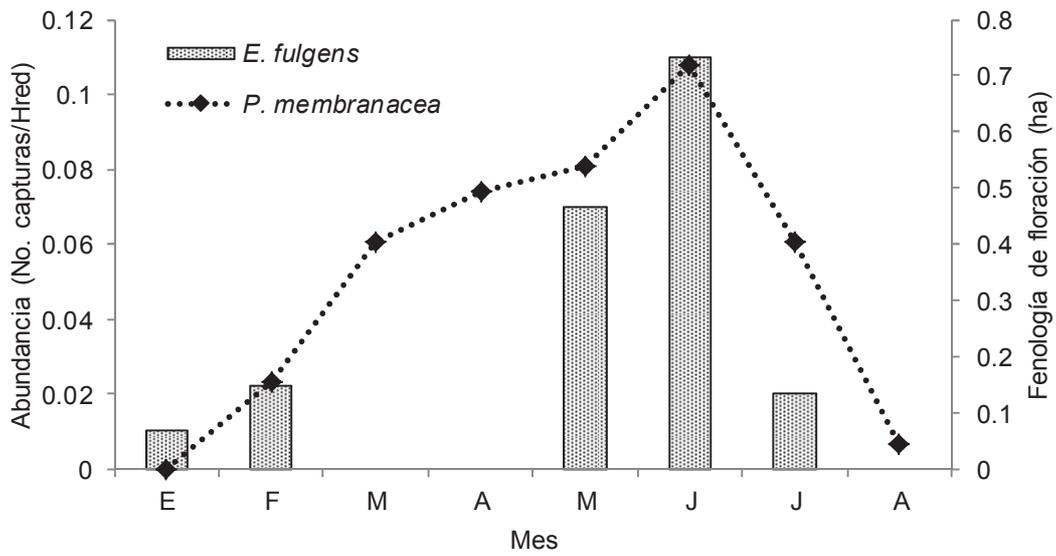


Figura 11. Correlación ($r_s = 0.93$, $P = 0.02$) de la media de la abundancia relativa (No. de capturas/ hora-red) de *E. fulgens* y la densidad de la fenología de floración (porcentaje de flores * área total de muestreo en ha / 100%) de *P. membranacea* en el bosque de encino húmedo en la Reserva Ecológica Huitepec, Chiapas, durante el 2010.

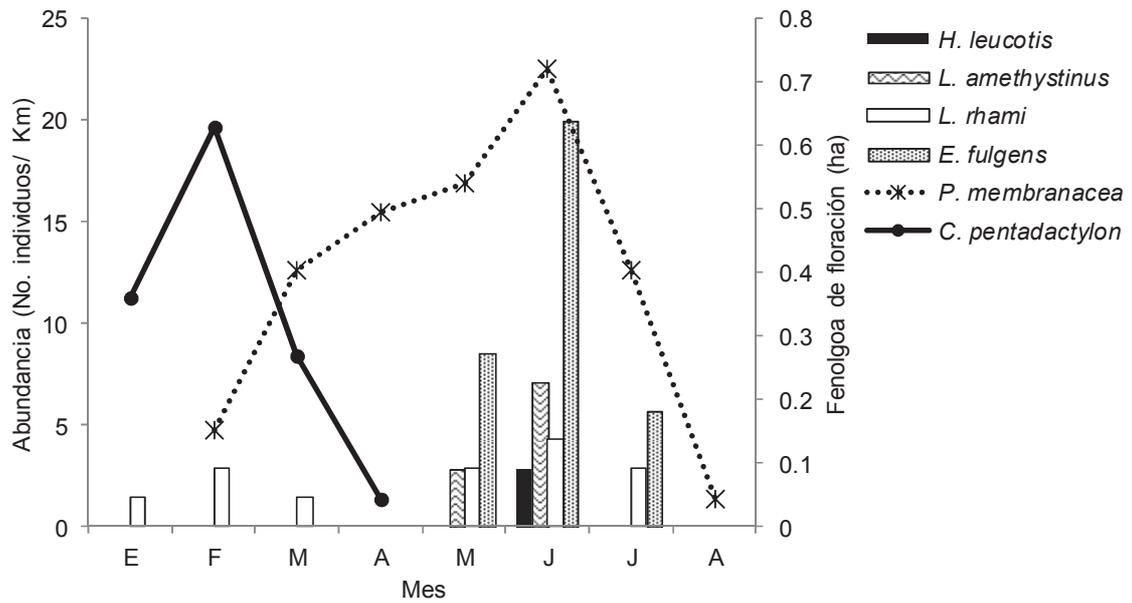


Figura 12. Correlación de la media de la abundancia relativa de cuatro especies de colibríes en trayectos lineales (No. de individuos observados por km) y la densidad de la fenología de floración (porcentaje de flores * área total de muestreo en ha / 100%) en el bosque de encino húmedo, Reserva Ecológica Huitepec.

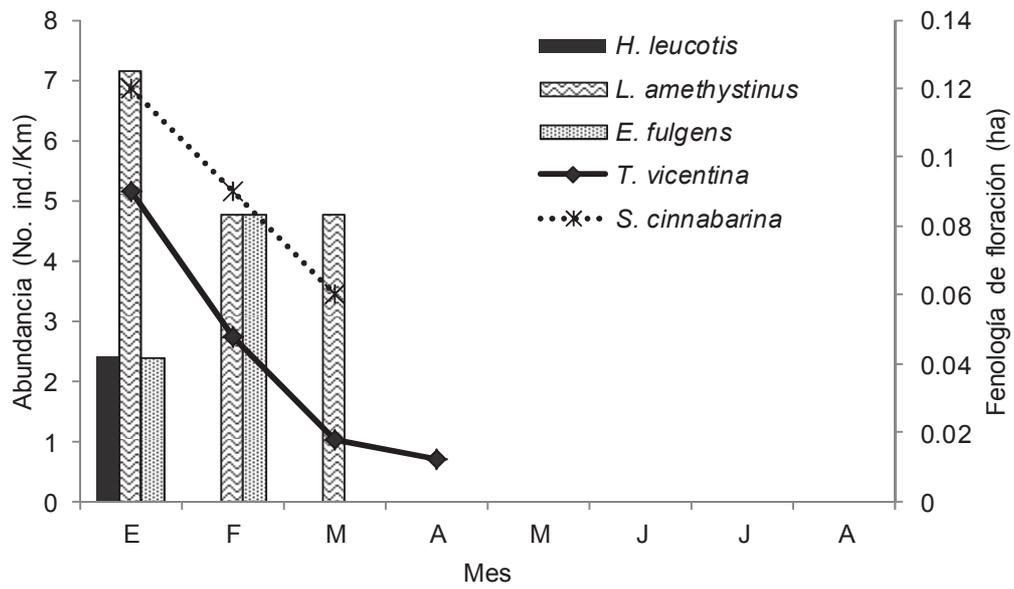


Figura 13. Correlación de la media de la abundancia relativa (No. de individuos observados por km) con trayectos lineales y la densidad de la fenología de floración (porcentaje de flores * área total de muestreo en ha / 100%) en el bosque de neblina, Reserva Ecológica Huitepec.

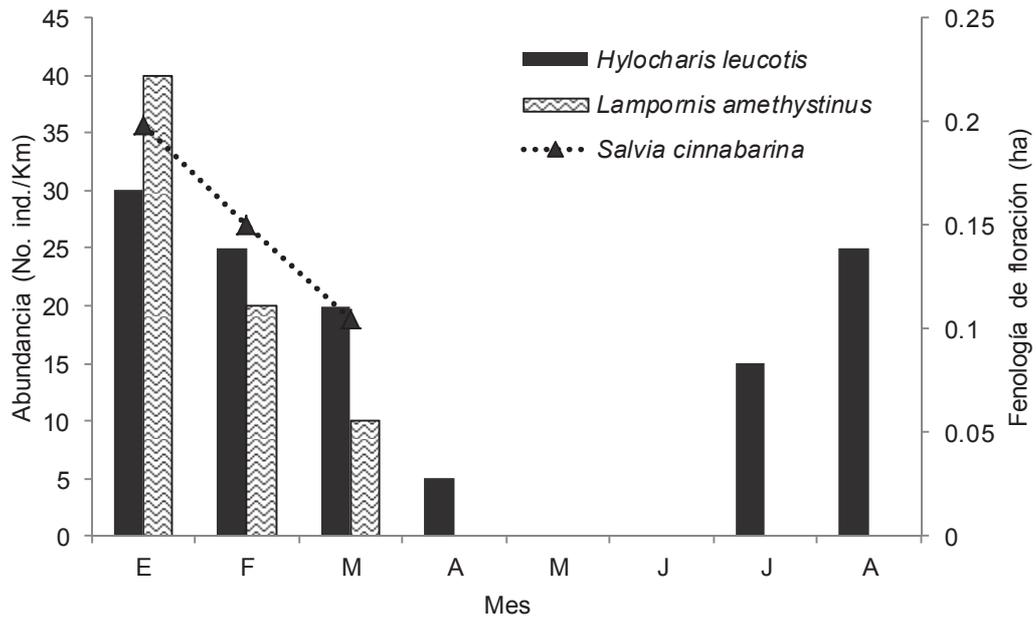


Figura 14. Correlación de la media de la abundancia relativa (No. de individuos observados por km) de dos especies de colibríes en trayectos lineales y la densidad de la fenología de floración (porcentaje de flores * área total de muestreo en ha / 100%) de *S. cinnabarina* en el matorral, Reserva Ecológica Huitepec.

Tabla 5. Análisis de correlación entre la abundancia relativa mensual (No. de capturas /horas red) de colibríes y la fenología de floración en la Reserva Ecológica Huitepec (AMBIENTE: MT= matorral, BN= bosque de neblina, BEH=bosque de encino húmedo). Los valores en negritas fueron estadísticamente diferentes entre sí con valor de $P < 0.05$.

Interactuantes	Correlación	P	Ambiente
<i>H. leucotis</i> - <i>C. subcoriaceum</i>	$r = 0.51$	0.48	MT
<i>H. leucotis</i> - <i>S. cinnabarina</i>	$r = -0.26$	0.82	MT
<i>H. leucotis</i> - <i>F. paniculada</i>	$r = -0.17$	0.68	MT
<i>H. leucotis</i> - <i>P. membranacea</i>	$r_s = 0.58$	0.13	BEH
<i>H. leucotis</i> - <i>T. guatemalensis</i>	$r = 0.39$	0.60	MT
<i>L. amethystinus</i> - <i>C. subcoriaceum</i>	$r = 0.01$	0.98	MT
<i>L. amethystinus</i> - <i>S. cinnabarina</i>	$r = 0.24$	0.84	MT
<i>L. amethystinus</i> - <i>P. membranacea</i>	$r = 0.12$	0.76	BEH
<i>L. amethystinus</i> - <i>S. cinnabarina</i>	$r_s = 0.35$	0.39	BN
<i>L. rhami</i> - <i>P. membranacea</i>	$r_s = 0.38$	0.34	BEH
<i>L. rhami</i> - <i>C. pentadactylon</i>	$r_s = -0.53$	0.17	BEH
<i>E. fulgens</i> - <i>P. membranacea</i>	$r_s = 0.93$	0.02	BEH
<i>E. fulgens</i> - <i>T. vicentina</i>	$r = -0.44$	0.55	BN

Tabla 6. Análisis de correlación entre la abundancia relativa mensual (Número de individuos por km) de colibríes y la fenología de floración en la Reserva Ecológica Huitepec (AMBIENTE: MT= matorral, BN= bosque de neblina, BEH=bosque de encino húmedo). Los valores en negritas difirieron estadísticamente entre sí con valor de $P < 0.05$.

Interactuantes	Correlación	P	Ambiente
<i>H. leucotis</i> - <i>C. subcoriaceum</i>	$r_s = 0.39$	0.33	MT
<i>H. leucotis</i> - <i>S. cinnabarina</i>	$r_s = 0.74$	0.03	MT
<i>H. leucotis</i> - <i>S. cinnabarina</i>	$r_s = 0.66$	0.07	BN
<i>H. leucotis</i> - <i>F. paniculada</i>	$r = 0.22$	0.58	MT
<i>H. leucotis</i> - <i>P. membranacea</i>	$r_s = 0.58$	0.13	BEH
<i>H. leucotis</i> - <i>T. guatemalensis</i>	$r_s = 0.34$	0.39	MT
<i>L. amethystinus</i> - <i>C. subcoriaceum</i>	$r_s = 0.67$	0.07	MT
<i>L. amethystinus</i> - <i>S. cinnabarina</i>	$r_s = 0.99$	0.001	BN
<i>L. amethystinus</i> - <i>S. cinnabarina</i>	$r_s = 1$	0	MT
<i>L. amethystinus</i> - <i>P. membranacea</i>	$r = 0.76$	0.02	BEH
<i>L. rhami</i> - <i>P. membranacea</i>	$r_s = 0.50$	0.19	BEH
<i>L. rhami</i> - <i>C. pentadactylon</i>	$r_s = 0.94$	0.05	BEH
<i>E. fulgens</i> - <i>P. membranacea</i>	$r_s = 0.75$	0.03	BEH
<i>E. fulgens</i> - <i>T. vicentina</i>	$r_s = 0.78$	0.02	BN

3. Relación morfológica entre los colibríes y las flores que visitaron.

Las medidas morfométricas del pico variaron entre las especie. El colibrí que presentó el pico más corto fue *H. leucotis* (culmen expuesto \bar{X} = 16.62 mm; D. E.= 1.46; N= 27) y la especie de colibrí con el pico más largo fue *E. fulgens* (culmen expuesto \bar{X} =29.45 mm; D. E.= 2.11; N=46; Tabla 7).

Las medidas morfométricas de las flores que visitaron los colibríes variaron en longitud del tubo floral y el ancho de la corola. La flor de *F. paniculada* (largo del tubo \bar{X} = 4.4 mm; D. E.= 0.84; ancho corola \bar{X} = 1.4mm; D. E.= 0.24; N= 65) fue la más pequeña. Mientras que la longitud del tubo floral más grande fue de *P. membranacea* (largo tubo \bar{X} = 50.6 mm; D. E.= 5.8; ancho corola \bar{X} = 17.6 mm; D. E.= 0.83; N= 20). Y la especie de flor con el ancho de la corola más grande fue *C. pentadactylon* (largo del tubo \bar{X} = 45.5 mm; D. E.= 4.5; ancho corola \bar{X} = 50.2 mm; D. E.= 7.2, N= 11).

H. leucotis presentó el pico más corto, visitando flores grandes y pequeñas de diferentes formas (tubular y cepillo). Por otra parte, *L. amethystinus*, *L. rhami* y *E. fulgens* visitaron flores que presentan un tubo y una corola más grandes que su pico, pero no aquellas con el tubo floral más pequeño, a excepción de *E. fulgens* que visitó *T. vicentina*. No fue posible determinar las medidas morfométricas de la flor de *T. vicentina* debido a que se encuentran en el dosel del bosque de neblina cuya altura va de 30 a 35 metros (Tabla 7 y 8). Sin embargo, en la Flora Mesoamericana se menciona que miden de 3.4 a 4 cm (Davidse et al. 1994).

Para *L. amethystinus* y la especie de planta *S. cinnabarina* se encontró una correlación positiva pero marginal entre las medidas del culmen expuesto y el largo del tubo floral ($r_s=0.23$, $P=0.06$). Por otra parte, se encontró una correlación negativa entre *E. fulgens* y *P. membranacea* en el ancho de la base del pico del colibrí y el ancho de la corola de flor ($r_s=-0.53$, $P<0.01$; Tabla 9).

Tabla 7. Medias morfométricas del pico (mm) y su desviación estándar (entre paréntesis) de cuatro especies de colibríes capturadas en la Reserva Ecológica Huitepec de enero a agosto de 2010.

Especie	N° ind.	Culmen expuesto	Ancho (base)	Ancho (medio)	Ancho (punta)
<i>Hylocharis leucotis</i>	27	16.62 (1.46)	4.37 (1.16)	1.77 (0.33)	0.67 (0.13)
<i>Lampornis amethystinus</i>	100	21.92 (1.36)	3.78 (0.66)	1.82 (0.23)	0.80 (0.19)
<i>Lamprolaima rhami</i>	19	17.71 (1.01)	3.42 (0.51)	1.80 (0.16)	0.7 (0.11)
<i>Eugenes fulgens</i>	46	29.45 (2.11)	4.04 (0.96)	2.11 (0.21)	0.97 (0.19)

Tabla 8. Medidas morfométricas de las flores (mm) y desviación estándar (entre paréntesis) usadas por las especies de colibríes en la Reserva Ecológica Huitepec de enero a agosto de 2010.

Especie	No. ind.	Largo (tubo)	Ancho (corola)
<i>Cirsium subcoriaceum</i> (Less) Sch.-Bip.	21	42.5 (6.08)	32.5 (6.05)
<i>Salvia cinnabarina</i> Mart. & Gal.	65	32.2 (3.2)	3.6 (0.9)
<i>Fuchsia paniculata</i> Lindl.	65	4.4 (0.84)	1.4 (0.24)
<i>Passiflora membranacea</i> Benth.	20	50.6 (5.8)	17.6 (0.83)
<i>Chiranthodendron pentadactylon</i> Larrát.	11	45.45 (4.5)	50.2 (7.2)
<i>Tillandsia guatemalensis</i> L.B. Smith	20	8.7 (0.67)	2.4 (0.8)

Tabla 9. Análisis de correlación morfológica entre el pico de los colibríes y las flores que visitaron en la Reserva Ecológica Huitepec de enero a agosto de 2010.

Interacción	Culmen expuesto / Longitud del tubo floral		Base del pico / Ancho de la corola		Parte media del pico / Ancho de la corola		Punta del pico / Ancho de la corola	
	Correlación	P	Correlación	P	Correlación	P	Correlación	P
<i>H. leucotis - Tillandsia guatemalensis</i>	$r_s=0.16$	>0.05	$r_s=0.39$	0.05	$r_s=-0.36$	>0.05	$r_s=-0.25$	>0.05
<i>H. leucotis - Passiflora membranacea</i>	$r_s=-0.06$	>0.05	$r_s=0.18$	>0.05	$r_s=0.04$	>0.05	$r_s=0.51$	>0.05
<i>H. leucotis - Salvia cinnabarina</i>	$r_s=-0.08$	>0.05	$r_s=-0.13$	>0.05	$r_s=0.22$	>0.05	$r_s=-0.20$	>0.05
<i>H. leucotis - Fuchsia paniculata</i>	$r_s=0.06$	>0.05	$r_s=-0.17$	>0.05	$r_s=-0.23$	>0.05	$r_s=-0.09$	>0.05
<i>H. leucotis - Cirsium subcoriaceum</i>	$r_s=0.03$	>0.05	$r_s=-0.09$	>0.05	$r_s=-0.58$	>0.05	$r_s=-0.66$	>0.05
<i>L. amethystinus - C. subcoriaceum</i>	$r_s=0.11$	>0.05	$r_s=0.19$	>0.05	$r_s=-0.43$	>0.05	$r_s=-0.42$	>0.05
<i>L. amethystinus - S. cinnabarina</i>	$r_s=0.23$	0.06	$r_s=-0.09$	>0.05	$r_s=0.04$	>0.05	$r_s=0.18$	>0.05
<i>L. amethystinus - P. membranacea</i>	$r_s=0.28$	>0.05	$r_s=-0.25$	>0.05	$r_s=0.12$	>0.05	$r_s=0.006$	>0.05
<i>L. rhami - P. membranacea</i>	$r_s=0.12$	>0.05	$r_s=-0.24$	>0.05	$r_s=0.23$	>0.05	$r_s=0.12$	>0.05
<i>L. rhami - C. pentadactylon</i>	$r=-0.02$	>0.05	$r=0$	>0.05	$r=-0.06$	>0.05	$r_s=-0.17$	>0.05
<i>Eugenes fulgen - P. membranacea</i>	$r_s=-0.06$	>0.05	$r_s=0.53$	<0.05	$r_s=0.15$	>0.05	$r_s=0.35$	>0.05

4. Características del néctar (cantidad y calidad de azúcar).

Las flores de *C. subcoriaceum* presentaron en promedio la mayor cantidad de azúcar (15.8 mg \pm 1.5 E.E.) mientras que las flores de *C. pentadactylon* en promedio presentaron la menor cantidad (0.7 mg \pm 1E.E.), encontrándose una variación significativa en el contenido de azúcar entre estas dos especies ($F_{1,3}= 69.4$, $P<0.001$). Las especies, *S. cinnabarina* y *C. subcoriaceum* en promedio presentaron mayores contenidos de azúcar en la primer muestra y fue disminuyendo hacia la última muestra que se registró. Caso contrario a lo que ocurrió con *C. pentadactylon* en donde el promedio del contenido de azúcar fue mayor en la segunda muestra. Se encontró que hay diferencias en la concentración de azúcar entre los horarios en que se realizaron las mediciones ($F_{1,3}= 50.17$, $P<0.0001$; Tabla 10).

En relación al volumen promedio de néctar por especie, las flores de *C. pentadactylon* tuvieron el mayor volumen (266.5 μ l \pm 57.3 E. E.) y las de *S. cinnabarina* presentaron el menor volumen (0.70 μ l \pm 0.2 E. E.), encontrándose diferencias significativas entre las especies ($F_{1,3}= 62.3$, $P<0.001$). La producción del volumen del néctar acumulado para todas las especies fue mayor en la primera hora en que se tomó la muestra. Por tanto hubo diferencias del volumen entre los horarios en que se tomaron las muestras ($F_{1,2}= 80.9$, $P<0.0001$; Tabla 11).

Por otra parte, la mayor cantidad de azúcar que presentaron las flores de *P. membranacea* fue de 5 (\pm 1.3 E.E.) mg y la menor de 1.1 (\pm 0.4 E.E.) mg. Sin

embargo, no hubo diferencias significativas entre individuos ($H_{59} = 59$, $P = 0.48$), pero si hubo diferencias en la concentración de azúcar entre los horarios en que se realizaron las mediciones de néctar ($H_2 = 13$, $P = 0.001$). Las muestras que presentaron una mayor concentración de azúcar fueron las que se realizaron a las 12:00 horas (Tabla 10). El mayor volumen que presentó esta especie fue de 27.7 (± 6.3 E.E.) μl y el menor fue de 6.62 (± 2.9 E.E.) μl . Sin embargo, no presentaron diferencias en el volumen del néctar ($H_{59} = 59$, $P = 0.47$), pero si en la hora en que se realizaron las mediciones ($H_2 = 12.52$, $P = 0.001$) las cuales fueron a las 08:00 y 12:00 (Tabla 11).

Tabla 10. Promedio de azúcar (mg \pm error estándar) de las especies de flores visitadas por los colibríes en la Reserva Ecológica Huitepec de enero a agosto de 2010.

Especie	% Azúcar			Azúcar (mg)		
	08:00	10:00	12:00	08:00	10:00	12:00
<i>Cirsium subcoriaceum</i>	15.8 \pm 1.5	16 \pm 2	11.9 \pm 2.3	29.5 \pm 4.8	15.2 \pm 3.8	6.8 \pm 2.2
<i>Salvia cinnabarina</i> (matorral)	11.5 \pm 1.3	6.2 \pm 1.2	2.7 \pm 0.8	0.7 \pm 0.11	0.36 \pm 0.09	0.10 \pm 0.03
<i>Salvia cinnabarina</i> (Bosque de neblina)	6.6 \pm 1.4	3.3 \pm 1.1	0	0.5 \pm 0.1	0.2 \pm 0.05	0
<i>Passiflora membranacea</i>	5.6 \pm 2	4.6 \pm 1.6	13.2 \pm 1.6	1.1 \pm 0.4	1.9 \pm 0.9	5 \pm 1.3
<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	0.7 \pm 0.11	1 \pm 0.3	0.8 \pm 0.2	2.75 \pm 0.57	1.10 \pm 0.5	0.7 \pm 0.4

Tabla 11. Promedio de volumen (μ l \pm Error estándar) del néctar de las especies de flores visitadas por los colibríes en la Reserva Ecológica Huitepec de enero a agosto de 2010.

ESPECIE	VOLUMEN (μ l)		
	08:00	10:00	12:00
<i>Cirsium subcoriaceum</i>	154.2 \pm 24.2	65.5 \pm 14	31.8 \pm 10
<i>Salvia cinnabarina</i> (matorral)	3.2 \pm 0.4	1.5 \pm 0.3	0.53 \pm 0.2
<i>Salvia cinnabarina</i> Mart. (bosque de neblina)	2 \pm 0.4	0.70 \pm 0.2	0
<i>Passiflora membranacea</i>	6.62 \pm 2.9	11.29 \pm 5	27.7 \pm 6.3
<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	266.5 \pm 57.3	34.8 \pm 14	23.14 \pm 10

DISCUSIÓN

El entendimiento de la abundancia de la comunidad de colibríes y la interacción con las plantas de que se alimentan a una escala espacial y temporal permite establecer las bases ecológicas para crear estrategias de conservación. En este estudio se analizó la abundancia de la comunidad de colibríes en bosque de neblina, bosque de encino y matorral durante la temporada de secas y lluvias. Asimismo, la selección de flores por los colibríes y la fenología de floración de las plantas influyen en las estimaciones de abundancia. Y como ésta selección de las flores por los colibríes está dada por las características morfológicas pico-flor, volumen del néctar y su concentración de azúcar.

1. Abundancia de colibríes.

De las siete especies de colibríes que conforman la comunidad de la Reserva Ecologica Huitepec, en este estudio únicamente se reportaron cinco: *C. thalassinus*, *H. leucotis*, *L. amethystinus*, *L. rhami* y *E. fulgens*.

H. leucotis fue la tercera especie más abundante en la REHU y su abundancia fue variable entre ambientes. En el matorral se obtuvo su mayor abundancia, lo cual responde a que es una especie asociada a áreas abiertas o semiabiertas con vegetación de bosque e incluso en jardines de áreas urbanas (Schuchmann 1999). Por lo que su presencia en los ambientes de bosque de este estudio fue baja.

L. amethystinus, fue la especie más abundante de la comunidad de colibríes en los tres ambientes muestreados. Esta es una especie asociada a bordes e interiores de bosques de neblina y pino-encino (Schuchmann 1999). Lo anterior podría explicar la

mayor abundancia de esta especie en el área de estudio compuesta principalmente por áreas de bosques de montaña. Su presencia en el matorral se debió a la mayor disponibilidad de flores la cual está relacionado con el recurso néctar. En otros ambientes tropicales se ha reportado que cuando el alimento escasea, los individuos tienden a dirigirse o moverse a otros ambientes (Arizmendi y Ornelas 1990), como en este caso el matorral. Cuando en el matorral no hubo flores, *L. amethystinus* uso este ambiente como un sitio de paso, ya que no se observó forrajeando.

La abundancia de *L. rhami* fue variable en los tres ambientes. Su mayor abundancia fue en el bosque de neblina, esto debido a que es una especie restringida principalmente a los bosques de neblina y es muy sensible a los cambios de su hábitat. Se reporta como especie rara o poco común en su área geográfica de distribución (Schuchmann 1999, Renner et al. 2006) y este mismo patrón se observó a nivel local. Además, los cambios en su hábitat por actividades humanas también pueden estar disminuyendo su tamaño poblacional (Stotz et al. 1996). En la Norma Oficial Mexicana 059 (Semarnat 2010) se encuentra en la categoría de amenazada, por tal razón la protección de bosques húmedos de montaña son muy importantes para su conservación.

E. fulgens fue la segunda especie más abundante en el área de estudio. Esta especie habita en bosques de neblina, bosques de pino y de pino-encino (Stotz et al. 1996). Las capturas de *E. fulgens* en el matorral se considera que los individuos estuvieron de paso de los individuos para internarse nuevamente en el bosque, ya que no se observaron forrajeando en este ambiente. Al ser *E. fulgens* una especie de

bosque, se sugiere que la pérdida de éste será la causa que afectará en un futuro su tamaño poblacional a lo largo de su distribución (Schuchmann 1999).

La abundancia de las cuatro especies no presentó una variación temporal en los tres ambientes de montaña. Sin embargo, en estudios previos sobre la dinámica anual de colibríes en ambientes de selvas bajas, bosque andinos y páramos se observó que la estacionalidad es el factor principal que incide sobre la disponibilidad de los recursos lo cual se reflejó en la abundancia de los individuos entre temporadas (Gutiérrez et al. 2004, Arizmendi y Ornelas 1990).

La riqueza y abundancia de la comunidad de colibríes varió entre métodos (redes de niebla y observaciones en trayectos lineales). Con el uso de redes de niebla fue posible determinar la presencia de *C. thalassinus* y a través de las observaciones fue posible determinar la presencia de especies que se movieron en el dosel. Las redes de niebla únicamente permiten capturar aves que se mueven dentro del área que comprende la red, y por tanto las aves que vuelan a mayor altura no son capturadas. Por otra parte, para el método de trayectos lineales el observador debe ser capaz de detectar a las aves (Villareal et al. 2006). Por tanto, es importante el uso de métodos complementarios para estimar abundancias, ya que ambas presentan ventajas, pero también limitaciones.

2. Especies de flores visitadas por los colibríes.

Las flores visitadas por los colibríes (flores ornitófilas) por lo general presentan una coloración brillante (principalmente rojo) con longitudes de onda largas (Stiles 1976). Las flores suelen ser grandes con formas tubulares, carentes de olor y grandes

cantidades de néctar (Campbell et al. 1997, Fenster et al 2004). Estas características ayudan a las aves a evitar la competencia por las flores visitadas por insectos, las cuales reflejan longitudes de onda cortas y cantidades pequeñas de néctar (Wagner 1946, Stiles 1976). En la Reserva Ecológica Huitepec, se identificaron siete especies de flores visitadas por los colibríes. La coloración de estas flores fueron rojo, fucsia, rosa, morado y una de ellas de color blanco con brácteas color púrpura.

Las especies *S. cinnabarina*, *F. paniculada*, *T. guatemalensis* y *T. vicentina* con forma tubular y de colores intensos cumplen con la descripción de una flor ornitófila, aunque *C. pentadactylon* no es de forma tubular pero presenta una coloración rojo intenso. *C. subcoriaceum* de color rosa claro y con forma de cepillo fue poco visitada por los colibríes. Esta especie en su mayoría fue visitada por insectos que cubrieron en su totalidad a la flor, lo cual impedía la visita de los colibríes. Las flores con colores de onda corta son evitadas por los colibríes. Estas flores reflejan colores rosa, blanco y amarillo (Stiles 1976).

Por lo anterior, *C. subcoriaceum* pudiera estar dentro de estas flores de onda corta que ocasionó que la visitas de los colibríes fueran mínimas. Sin embargo, *C. subcoriaceum* fue muy visitada y defendida por *E. fulgens* durante la temporada de secas en el Cerro de la Muerte, Costa Rica (Wolf et al. 1976). Se ha mencionado que la selección de las flores ocurre cuando una especie es muy abundante y ofrecen mucho néctar o polen (Mosquin 1971), de tal manera que los polinizadores seleccionan aquellas flores que les confieren la mayor cantidad de energía al menor costo. *Cirsium subcoriaceum* fue una especie poco abundante con individuos aislados y siempre estuvo cubierta de insectos, lo cual influyó en la escasa visita de los colibríes.

Sin embargo, observaciones realizadas en febrero del 2011, permitieron coincidir con Mosquin (1971) acerca del efecto de la abundancia de las flores y su contenido de néctar para su selección. *C. subcoriaceum* que ofrece grandes cantidades de néctar fue muy abundante durante la temporada de secas de 2011 y se lograron avistamientos de *E. fulgens* visitando esta planta, lo cual no ocurrió en el 2010. De esta manera se corrobora que la intensidad de la floración de una especie varía en el tiempo influyendo en la selección de las flores (Stiles 1978, Medel et al. 2007). Finalmente, *P. membranacea* fue una especie que no presenta una forma tubular y además es blanca, pero está cubierta por dos brácteas de color púrpura como atrayente para los colibríes (Stiles 1981).

Además de las características de las flores, la selección de éstas ocurre por interacciones de dominancia y territorialidad. Cuando el recurso alimenticio presenta una marcada estacionalidad, su disponibilidad es muy variable o presentan densidades bajas y representan un recurso importante para la comunidad de colibríes. Esto puede promover la especialización al recurso y por tanto la segregación de individuos pequeños por los más grandes (Wolf et al. 1976, Feinsinger y Colwell 1978, Carpenter 1978, Dalsgaard et al. 2009).

En la temporada de lluvias (mayo a julio), *E. fulgens* en mayor medida y *L. amethystinus* fueron territoriales y dominantes al defender *P. membranacea* de los demás colibríes de menor tamaño, o incluso individuos de su misma especie en el bosque de encino húmedo. En mayo y julio fue la única especie de flor que presentó una oferta energética para toda la comunidad de colibríes por lo que fue un recurso muy demandado.

Este mismo comportamiento de territorialidad se observó en el bosque de neblina con *S. cinnabarina*. En este ambiente las flores estuvieron en un parche pequeño por lo que *L. amethystinus* mostró agresión hacia otros individuos de su misma especie. Asimismo, en el sotobosque de este ambiente se encontraron individuos aislados de *S. cinnabarina*, el número de visitas fue menor y no se observó la defensa de estas plantas. Por el contrario, en el matorral *S. cinnabarina* fue muy abundante formando parches grandes, por lo que no se observó comportamiento de territorialidad. Además, esta planta fue visitada únicamente por dos especies de colibríes en comparación con *P. membranacea* por lo que la competencia fue reducida. Finalmente *F. paniculata* la cual fue visitada solo por la especie *H. leucotis* se observó competencia del néctar por individuos de la misma especie (competencia intraespecífica).

2.1. Fenología de floración.

El tiempo óptimo de floración se dice que está dado por el balance entre múltiples factores, entre estos aquellos relacionados con la fisiología de las plantas, la temporalidad de las condiciones climáticas (Johnson 1993) y la disponibilidad de los polinizadores (Waser 1979). Rathcke y Lacey (1985) consideran que los polinizadores ejercen tal presión sobre las plantas que son estos los que determinan principalmente el tiempo de la floración. Se ha observado que especies emparentadas y que usan al mismo polinizador, presentan diferentes periodos de floración en una misma área (Gentry 1974). Así, la diferencia en la estacionalidad de la floración de las plantas es

una estrategia para evitar la competencia por los polinizadores y así asegurar su polinización (Mosquin 1971, Gentry 1974, Bhat 1992).

En la Reserva Ecológica Huitepec, cinco de siete plantas visitadas por los colibríes tuvieron un periodo de floración en la temporada de secas, las cuales fueron: *C. subcoriaceum*, *C. pentadactylun*, *T. guatemalensis* y *T. vicentina*. Estas especies fueron poco abundantes y se presentaron individuos de forma aislada. *Salvia cinnabarina* presentó su fenología de floración de enero a marzo y fue muy abundante formando parches grandes principalmente en el matorral. En el bosque de neblina también se distribuyó; sin embargo, fue en áreas abiertas más pequeña y algunos individuos en el sotobosque.

La fenología de floración de *P. membranacea* fue de febrero a julio presentando su pico de floración en junio en el bosque de encino húmedo. *Fuchsia paniculada* estuvo en floración durante los ocho meses de muestreo, presentando dos picos de floración en marzo y agosto. Parte de su floración ocurrió al mismo tiempo que otras especies. De enero a abril fue la segunda especie en abundancia.

Esta diversidad de especies de flores que se presentaron en un periodo corto en la Reserva Ecológica Huitepec puede deberse también a que las condiciones ambientales favorecieron su presencia. Gentry (1974) menciona que además de la competencia por los polinizadores, en sitios donde se distribuyen especies de zonas templadas o de alta montaña un gran número de especies se encuentran en floración al mismo tiempo cuando las condiciones ambientales son favorables. En la Reserva Ecológica Huitepec parte de la temporada de secas se presentaron precipitaciones

debido a que tormentas tropicales originadas en otros lugares que tuvieron un efecto sobre el área de estudio. De esta manera, en realidad no hubo una temporada de secas marcada que limitara la humedad a las plantas.

Por otra parte, se menciona que las plantas que florecen durante la última parte de la temporada de secas no experimentan fuertes demandas de energía para su crecimiento, por tanto ésta puede ser invertida en la producción de flores (Bullock y Solis-Magallanes 1990). Además, la floración durante la temporada de secas le confiere ventajas a las plantas, ya que las flores son más visibles a los polinizadores por la reducción o pérdida total de las hojas de los árboles (Janzen 1967).

F. splendens, otra de las especies que se reporta como visitada por *E. fulgens*, estuvo en floración en el matorral durante la temporada de secas (Wolf et al. 1976). Sin embargo, no se observaron colibríes visitándola. Asimismo, *Fuchsia microphylla* otra especie de planta quien tuvo dos periodos de floración durante los primeros meses y a finales de este estudio en el bosque de encino húmedo y el matorral, no fue visitada por los colibríes. Se reporta que las especies *C. thalassinus* e *H. leucotis* han sido observadas alimentándose de esta especie (Arizmendi et al 1996, Lara 2006).

Una de las posibles razones por las que no se registraron a los colibríes visitando estas flores, fue quizás porque fueron poco abundantes y la inversión de la energía en visitarlas sería mayor a la que se obtendría con la cantidad de néctar producido (Wolf et al. 1976). Además, la cantidad y calidad del néctar de las flores de una misma especie que se distribuye en diferentes regiones geográficas puede variar influyendo en la selección de las flores por los nectarívoros (Wagner 1946).

2.2. Abundancia relativa y fenología de floración de las plantas.

H. leucotis fue una especie generalista y únicamente presentó una correlación positiva con su abundancia relativa y la fenología de floración de *S. cinnabarina* debido a la mayor disponibilidad de flores. Su visita a *P. memebanacea* fue mínima debido a que es un colibrí de tamaño pequeño y que fue expulsado por colibríes de tamaño mayor (Wolf et al. 1976). *Fuchsia paniculata* fue otra especie que *H. leucotis* visitó con mucha frecuencia. Sin embargo, no se encontró una correlación de su abundancia con la fenología de floración de esta especie. Esto se debió a que el número de individuos observados durante el muestreo siempre fue constante a pesar de la variación de la presencia de *F. paniculata*, ya que la presencia de otras especies de plantas (*i.e.* *S. cinnabarina*) podría sustituir el recurso néctar cuando esta planta disminuía.

La abundancia de *L. amethystinus* se correlacionó con la fenología de floración de las especies *S. cinnabarina* y *P. membranacea* realizando movimientos locales en la Reserva Ecológica Huitepec en relación a la disponibilidad de las plantas (Wolf et al. 1976, Lara 2006, Dalsgaard et al. 2009). *Lampornis amethystinus* se caracteriza por ser una especie sedentaria (Schuchmann 1999) que se alimenta ocasionalmente de artrópodos (Wagner 1946, Schuchmann 1999). Las especies de colibríes que se distribuyen en zonas de aridez muy marcada, zonas de alta montaña como podría ser la Reserva Ecológica Huitepec, los artrópodos constituyen una fuente importante de alimento (Wagner 1946). Pero cuando el néctar de las flores existe en abundancia los colibríes usan este recurso. Sin embargo, la captura de artrópodos es constante a lo largo del día (Stiles 1995). Por tanto, la abundancia de los colibríes en el área de estudio podría estar relacionada al uso de otros recursos como son artrópodos.

L. rhami, es una especie considerada como especialista y su abundancia relativa se correlacionó positivamente con la fenología de floración de *P. membranacea* y *C. pentadactylon*. Al igual que el resto de las especies que se registraron en este estudio, su abundancia siguió la fenología de floración. Sin embargo, la observación de esta especie en el área de estudio a pesar de la falta de flores podría deberse a que se alimentan en este periodo de artrópodos o bien realizar movimientos a otras zonas con flores (Schchmann 1999).

E. fulgens, quien visitó únicamente dos especies de plantas, podría considerarse como especialista en el uso del recurso néctar. Se ha reportado que *E. fulgens* puede mantenerse alimentándose exclusivamente de artrópodos en la copa de los árboles y que la energía obtenida de esta fuente de alimento fue equivalente al consumo de néctar, proporcionándole proteínas y lípidos (Powers et al. 2010).

3. Relación morfológica entre los colibríes y las flores que visitaron.

Se considera que las características morfológicas del pico y la flor influyen en gran medida en el comportamiento de forrajeo de los colibríes. Sin embargo, no es un determinante definitivo para la selección de las flores (Rodríguez-Flores y Stiles 2005). En algunas especies o situaciones no es necesaria la correspondencia morfológica entre planta-colibrí, ya que algunas aves pueden obtener néctar a través de los orificios en la base de la corola hechos por los robadores de néctar (Stiles 1981). Asimismo, en algunas ocasiones los colibríes introducen el pico a la flor solo lo necesario para que la lengua se extienda y alcance el néctar (Hainsworth 1973). Este podría ser el caso de *H. leucotis* que visitó a *F. paniculata* y *T. guatemalensis*. Así como de *E. fulgens* que visitó

T. vicentina. Estas especies de flores presentan formas tubulares muy pequeñas tanto en el largo del tubo como en el ancho de la corola en comparación con las dimensiones de los picos de estas especies de colibríes.

No obstante, *L. amethystinus* presentó correlación morfológica con *S. cinnabarina*, cuyas flores visitó mayormente. Este resultado coincide con lo encontrado por otros autores, quienes mencionan la existencia de un ajuste cercano entre la longitud y la forma del pico de los colibríes (Colwell 1973, Hainsworth 1973, Feinsinger 1976, Buzato et al. 2000). Esta correspondencia morfológica influye en la eficiencia de la extracción del néctar (Temeles y Roberts 1993).

Los colibríes que visitaron las especies *C. pentadactylon*, *P. membranacea* y *C. subcoriaceum* no tuvieron limitantes para extraer el néctar ya que las flores presentaron corolas con diámetros mayores a las tres secciones que se midieron del pico de los colibríes. Por otra parte, el culmen expuesto fue más largo que las longitudes de sus tubos florales, por lo que tampoco representó dificultad para alcanzar la base de la corola y extraer el néctar.

4. Características del néctar (cantidad y calidad de azúcar).

Otro de los factores importantes para la selección de las flores por parte de los colibríes es la cantidad y calidad del néctar (Nicolson 2007). La cantidad de néctar y su calidad están en función del momento de la floración (Petanidou y Vokou 1993) y con ello el tiempo en que la flor permanece abierta, la edad de la flor, la disponibilidad de agua, la energía solar, los nutrientes en el suelo, las condiciones climáticas y la hora del día (Baker 1978, Zimmerman 1988, Gilbert et al. 1991, Nicolson 1995).

S. cinnabarina y *C. subcoriaceum* presentaron los mayores niveles de concentración de azúcar y volumen en la primera hora de la mañana (8:00 AM). Se sugiere que el volumen del néctar por la mañana es mayor debido a que no ocurre la evaporación del mismo por el aumento de la temperatura ambiental. Además, se ha reportado que el mayor número de visitas de colibríes ocurre en las primeras horas de la mañana (Southwick 1983). Esto mismo ocurrió con las visitas de *L. amethystinus* e *H. leucotis* a *S. cinnabarina* y *F. paniculata*, donde el mayor número de individuos se registró entre las 7:30 y 8:30 AM.

S. cinnabarina contiene un volumen bajo de néctar y concentración de azúcar pero formó parches grandes con flores. Esta última característica le confiere al visitante mayor eficiencia en su forrajeo al tener un gran número de flores que visitar (Wolf et al. 1976). Por otra parte, el bajo volumen de néctar podría ser una estrategia que *S. cinnabarina* está llevando a cabo para asegurar que el polen sea transportado a otras flores al obligar a los polinizadores visiten un mayor número de flores (Mosquin 1971).

En *P. membranacea* tanto el volumen como el contenido de azúcar fue mayor en la última muestra. Debido a que no se pudieron cubrir las flores para evitar la extracción del néctar, no se puede saber si la falta de néctar o menor volumen se debió a que no hubo una producción, hubo una evaporación o ya alguien los había consumido antes. Sin embargo, se observó que los colibríes fueron muy activos en su visita a *P. membranacea* desde el amanecer hasta el mediodía, observándose comportamiento de dominancia de especies grandes sobre las pequeñas.

La producción de néctar de *F. paniculata* y *T. guatemalensis* fue mínima, por lo que no fue posible determinar las características del néctar. En parte esto se pudo deber al tamaño de los capilares utilizados para su extracción. Sin embargo, una de las especies fue visitada únicamente por la especie de colibrí más pequeña (*H. leucotis*) cuyos requerimientos de energía son bajos en comparación de las especies de mayor tamaño que se encontraron (Wolf et al. 1976). La especie *C. subcoriaceum* presentó un alto contenido de azúcar y volumen que fue disminuyendo hasta la última muestra. Por observaciones casuales realizadas en el 2011, esta especie de planta es un recurso importante en el área de estudio para la alimentación de los colibríes de talla grande (*i.e.*, *E. fulgens*).

CONCLUSIONES

Se obtuvo un índice de abundancia para cuatro especies: *Hilocharis leucotis*, *Lampornis amethystinus*, *Lamprolaima rhami* y *Eugenes fulgens* de enero a agosto de 2010. La variación de la abundancia de los colibríes fue explicada por el ambiente. Aunque algunas especies fueron más abundantes en una temporada específica no se encontró una diferencia de sus abundancias entre estas (secas y lluvias).

Los colibríes visitaron siete especies de plantas. Cuatro de estas especies de plantas fueron visitadas por una especie de colibrí en particular y tres fueron visitadas por todas las especies de colibríes. Asimismo, la visita de los colibríes a las plantas estuvo en relación a la disponibilidad de las flores en cada uno de los ambientes y al comportamiento de territorialidad intraespecífica e interespecífica.

La fenología de floración se concentró de enero a abril y únicamente dos especies de plantas presentaron flores durante siete a ocho meses de muestreo. La abundancia relativa se asoció con la fenología de floración de aquellas especies que fueron más visitadas. El mayor número de asociaciones de la abundancia de los colibríes con la fenología de floración fue a través del uso de trayectos lineales. Esto se debió a que las especies de colibríes se movieron en la copa de los árboles dado por la presencia de flores en este estrato. Con el uso de redes de niebla únicamente se pudo establecer una asociación colibrí-planta.

Las especies variaron en el largo del culmen expuesto y el ancho del pico. *Eugenes fulgens* presentó el pico más largo mientras que *H. leucotis* el pico más corto. Únicamente, se encontró una correspondencia morfológica entre el pico de *L.*

amethystinus y las flores de *S. cinnabarina*. En su mayoría el largo del tubo floral y el ancho de la corola fueron mayores al pico de los colibríes, por lo que las características morfológicas del pico de los colibríes no representaron una limitante para el uso de flores.

Las especies de plantas variaron en las características del néctar, presentando por la mañana los mayores niveles de volumen y concentración de azúcar, los cuales fueron disminuyendo a la última muestra. Las plantas que presentaron volúmenes grandes fueron individuos aislados dentro de los ambientes. Aquellas plantas que tuvieron poco volumen formaron parches grandes con abundantes flores, lo cual influyó en el mayor número de visitas.

RECOMENDACIONES

La comunidad de colibríes en la Reserva Ecológica Huitepec se caracterizó por estar compuesta de especies generalistas y especialistas tanto en el uso del recurso néctar como en su presencia en los diferentes ambientes. Por lo que para su conservación es necesario mantener un mosaico de ambientes en donde se mantengan áreas de bosque y áreas de vegetación secundaria (matorral). Debido a que antes de este estudio en la Reserva Huitepec no se conocía que especies de plantas visitaban los colibríes así como su fenología de floración. Es necesario establecer proyectos de largo plazo para incrementar la información sobre las especies de plantas que ya se conocen y agregar nuevas especies de plantas que usen los colibríes, determinar y la fenología de floración de estas plantas. Para de esta forma ver el efecto en la abundancia de los colibríes y mantener los procesos ecológicos de interacción. Finalmente, dado que se observaron a los colibríes en áreas abiertas con vegetación secundaria en la periferia del polígono de la Reserva Ecológica Huitepec se debería buscar la manera de incrementar el área de conservación a través de la compra de terrenos o en convenios con los dueños de los terrenos. Asimismo, habría que desarrollar una investigación enfocada en el uso de los artrópodos por los colibríes en el área de estudio para determinar la influencia sobre la abundancia de los mismos.

LITERATURA CITADA

- Alcock, J. 1979. The evolution of feeding behavior. Pp 209 -234. En: Animal behavior: An Evolutionary Approach. Sinauer Associates. Inc. Sunderland. Massachusetts, EUA.
- Anónimo. 1987. Huitepec. Primera estación biológica, PRONATURA. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. PRONATURA 4: 1-8.
- Arizmendi, M.C. 2001. Multiple ecological interactions: nectar robbers and hummingbirds in a highland forest in Mexico. Canadian Journal of Zoology 76:997-1006.
- Arizmendi, M.C., C.A. Domínguez, y R. Dirzo 1996. The role of an avian nectar robber and of hummingbird pollinators on the reproduction of two plant species. Functional Ecology 10:119-127.
- Arizmendi, M.C., y J.F. Ornelas. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. Biotropica 22: 172-180.
- Baker, H.C. 1978. Chemical aspects of the pollination biology of woody plants in tropics. Pp 57-81 En: Tomlinson, P.B. y M.H. Zimmermann (Eds.). Tropical trees as living systems. Cambridge University Press. Berkeley, US.
- Bhat, D.M. 1992. Phenology of tree species of tropical moist forest of Uttara Kannada district, Karnataka, India. Journal Bioscience 17:325-352.

- Brink, D. 1982. A bonanza-blank pollinator reward schedule in *Delphinium nelsonii* (Ranunculaceae). *Oecologia* 52: 292-294.
- Brown, J. 1995. *Macroecology*. Pp 47-75. The University of Chicago Press. Chicago and London. .
- Bullock, S.H., y J.A. Solis-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22:22-35.
- Búrquez, A., y S.A. Cobert. 1991. Do flowers reabsorb nectar? *Functional Ecology* 5: 369-379.
- Buzato, S., M. Sazima, y I. Sazima. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32: 824-841.
- Campbell, D.R., N.M. Waser, y E.J. Melendez-Ackerman. 1997. Analyzing pollinator mediated selection in a plant hybrid zone: hummingbird visitation patterns on three spatial scales. *American Naturalist* 149:295-315.
- Carpenter, F.L. 1978. Spectrum of nectar-eater communities. *American Zoologist* 18: 809-819.
- Castro, I., y A.W. Robertson. 1997. Honeyeaters and the New Zealand forest flora: the utilization and profitability of small flowers. *New Zealand Journal of Ecology* 21: 169-179.
- Codesido, M., y D. Bilenca. 2004. Variación estacional de un ensamble de aves en un bosque subtropical semiárido del Chaco Argentino. *Biotropica* 4:544-554.

- Colwell, R.K. 1973. Competition and coexistence in a simple tropical community. *American Naturalist* 107:737-760.
- Dalsgaard, B., G.A. Martin, M. Olesen, J.M. Ollerton, A. Timmermann, L.H. Andersen, y A.G. Tossas. 2009. Plant-hummingbird interactions in the West Indies: floral specialization gradients associated with environment and hummingbird size. *Oecologia* 159: 757-766.
- Davidse G., M. Sousa Sánchez, y A.O. Charter. 1994. Flora Mesoamericana: Alismataceae a Cyperaceae. Volumen 6. Universidad Autónoma de México, Missouri Botanical Garden, The Natural History Museum (London). México.
- Dupont, Y.L., D.M. Hansen, y J.M. Olesen. 2003. Structure of plant-flower visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands. *Ecography* 26:301-310.
- Enríquez-Rocha, P.L., y J.L. Rangel-Salazar. 2009. La Reserva Ecológica Huitepec. *Biodiversitas CONABIO* 85: 6-10.
- Ewald, P.W., y R.J. Bransfield. 1987. Territory quality and territorial behavior in two sympatric species of hummingbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20: 285-293.
- Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecology Monograph* 46:257-291.
- Feinsinger, P., y R.K. Colwell. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18: 779-795.

- Fenster, C.B., W.S. Armbruster, P. Wilson, M.R. Dudash, y J.D. Thomson. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:375-403.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 217p.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in Tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6:64-68.
- Gilbert, F.S., N. Haines, y K. Dickson. 1991. Empty flowers. *Functional Ecology*. 5:29-39.
- González-Espinosa. M., S. Ochoa-Gaona, R. Ramírez-Marcial, y P.F. Quintana-Ascencio. 1995. Current land use trends and conservation of old growth forest habitats in the highlands of Chiapas, Mexico. Pp 190-198. En Wilson MH y Sader S (Eds.). *Conservation of Neotropical Migratory Birds in Mexico*. Maine Agricultural and Forest Experiment Station. USA.
- Gotelli, N.J., y A.M. Ellison. 2004. *A Primer of Ecological Statistics*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, USA.
- Gutiérrez, Z.A., S.V. Rojas-Nossa, y F.G. Stiles. 2004. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en los sistemas altoandinos. *Ornitología Neotropical* 15:1-9.

- Hainsworth, F.R., y L.L. Wolf. 1976. Nectar characteristics and food selection by hummingbirds. *Oecologia* 25: 1001-113.
- Hainsworth, F.R. 1973. On the tongue of a hummingbird: its role in the rate and energetic of feeding. *Comparative Biochemistry and Physiology* 46:64-78.
- Heinrich, B. 1975. Energetics of pollination. *Annual Review of Ecology and Systematic*. 6:139–170.
- Hejl, S., y J. Verner. 1990. Within-season yearly variations in avian foraging locations. *Studies in Avian Biology* 13:202-209.
- Hutto, R. 1990. Studies of foraging behavior: central to understanding the ecological consequences of variation in food abundance. *Studies in Avian Biology* 13:389-390.
- Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21:620-637.
- Jaksié F.M., J.E. Jiménez, S.A. Castro, y P. Feinsinger. 1992. Numerical and functional response of predators to a long-term decline in mammalian prey at semi-arid Neotropical site. *Oecologia* 89: 90-101.
- Johnson, S.D. 1993. Climatic and phylogenetic determinants of flowering seasonality in the Cape flora. *Journal of Ecology* 81:567-572.
- Kappelle, M., y A.D. Brown. 2002. *Bosques nublados del Neotrópico*. INBIO, Heredia, Costa Rica.

- Kearns, C.A., y D.W. Inouye. 1993. Techniques for pollination biologist. University Press of Colorado. Simi Valley, CA, USA.
- Klinkhamer, G.L., y T.J. de Jong. 1993. Attractiveness to pollinators: a plant's dilemma. *Oikos* 66:180-184.
- Kodric-Brown, A., J.H. Brown, G.S. Byers, y D.F. Gori. 1984. Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. *Ecology* 5:1358-1368.
- Krebs, C. 2009. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. Sexta edición. Editorial Pearson Benjamin San Francisco, California, USA.
- Krömer, T., M. Kessler, y S.K. Herzog. 2006. Distribution and flowering ecology of bromeliads along two climatically contrasting elevational transects in the Bolivian Andes. *Biotropica* 38:183-195.
- Lara, C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* 1: 23-29.
- Lara, C., K. Lumbras, y M. González. 2009. Niche partitioning among hummingbirds foraging on *Penstemon roseus* (Plantaginaceae) in central Mexico. *Ornitología Neotropical* 20:73-83.
- Loiselle, B.A., y J.G. Blake. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* 72:180-193.
- Malizia, L. 2001. Seasonal fluctuations of birds, fruits and flowers in a subtropical forest of Argentina. *The Condor* 103:45-61.

- McDade, A., y J. Weeks. 2004. Nectar in hummingbird-pollinated neotropical plants II: interactions with flower. *Biotropica* 36:216-230.
- Medel, R., A. Valiente, C. Botto-Mahan, G. Carvallo, F. Pérez, N. Pohl, y L. Navarro. 2007. The influence of insects and hummingbirds on the geographical variation of the flower phenotype in *Mimulus luteus*. *Ecography* 30:812–818.
- Mosquin, T. 1971. Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. *Oikos* 22:398-402.
- Myers, N., R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. da Fonseca, y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Newton, I. 2003. The speciation and biogeography of birds. Elsevier Science Ltd., Academic Press. London UK.
- Niemi, G. J., Hanowski, J. M., Danz, N., Howe, R., Jones, M., Lind, J., y Mladenoff, D. 2004. "Hierarchical Scales in Landscape Responses by Forest Bird. En: Landscape ecology and wildlife habitat evaluation: critical information for ecological risk assessment, land-use management activities, and biodiversity enhancement practices. Conshohocken, PA, USA.
- Nicolson, S.W. 2007. Nectar consumers. Pp. 289-242. En: S. W. Nicolson, M. Nepi and E. Pacini (Eds). *Nectaries and Nectar*. Springer. Dordrecht, The Netherlands.
- Nicolson, S.W. 1995. Direct demonstration of nectar reabsorption in the flowers of *Grevillea robusta* (Proteaceae). *Functional Ecology* 9: 584-588.

- Nocedal, J. 1994. Local migrations of insectivorous birds in western Mexico: implications for the protection and conservation of their habitats. *Bird Conservation International* 4:129-142.
- Ollerton, J., R. Alarcón, N.M. Waser, M.V. Price, S. Watts, L. Cranmer, A. Hingston, C. Peter, y J. Rotenberry. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of Botany*.
- Petanidou, T., y D. Vokou. 1993. Pollination ecology of Labiatae in a Phryganic (East Mediterranean) ecosystem. *American Journal of Botany* 80: 892-899.
- Pleasants JM. 1983. Nectar production patterns in *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae). *American Journal of Botany* 70:10, 1468-1475.
- Powers, D.R., J.A. van Hook, E.A. Sandlin, y T. Mc Whorter. 2010. Arthropod foraging by a Southeastern Arizona hummingbird guild. *The Wilson Journal of Ornithology* 122:494–502.
- Ralph, C.J., G.R. Geupel, P. Pyle, T.E. Martin, D.F. DeSante, y B. Milá. 1996. Manual de métodos para el monitoreo de aves terrestres. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-159. Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture. 8-12pp. Albany, CA,EUA.
- Rathcke, B., y E. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Reviews Ecology and Systematics* 16: 179-214.

- Ramírez-Marcial, N., S. Ochoa-Gaona, M. González-Espinosa, y P. Quintana-Ascencio. 1998. Análisis florístico y sucesional en la Estación Biológica Cerro Huitepec, Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* 44: 59-85.
- Rangel-Salazar, J.L. y P.L. Enríquez. 2004. Ecología para la conservación de comunidades y poblaciones de aves en la Reserva Biológica Cerro Huitepec, Chiapas. El Colegio de la Frontera Sur, Chiapas, México. Reporte Técnico. 17p.
- Rangel-Salazar J.L., K. Martin, P. Marshall, y R.W. Elner. 2008. Population dynamics of the ruddy-capped nightingale thrush (*Catharus frantzii*) in Chiapas, Mexico: influences of density, productivity and survival. *Journal of Tropical Ecology* 24:583-593.
- Recher, H.F. 1990. Specialist or generalist: Avian response to spatial and temporal changes in resources. *Studies in Avian Biology* 13:333-336.
- Renner, S.C., M. Waltert, y M. Mühlenberg. 2006. Comparison of bird communities in primary vs. young secondary tropical montane cloud forest in Guatemala. *Biodiversity and Conservation* 15:1545–1575.
- Rodríguez-Flores, C.I. y F.G. Stiles. 2005. Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la Amazonia Colombiana. *Ornitología Colombiana* 3:7-27.
- Santos-González A., Estrada-Lugo E.I.J. 2009. La conservación del Huitepec desde un enfoque socio-ambiental: vulnerabilidad y potencial de cambio. En: *Memorias del 7º Congreso de la Asociación Mexicana de Estudios Rurales. El campo mexicano*

sin fronteras. Alternativas y respuestas compartidas. San Cristóbal de las Casas, Chiapas. Publicación en CD-Rom. pp. 1-31.

Schuchmann, K.L. 1999. Family Trochilidae (Hummingbirds) Pp: 468 - 680 En: Del Hoyo, J., A. Elliot, y J. Sargatal (Eds). Handbook of the Birds of the World. Vol. 5. Barn-owls to hummingbirds. Lynx Editions, Barcelona, España.

Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales (Semarnat). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT. Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestre-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación (30-12-2010).

Smith, K.G., y J.T. Rotenberry. 1990. Quantifying food resources in avian studies: present problems and future needs. *Studies in Avian Biology* 13:3-5.

Snow, B.K., y D.W. Snow. 1972. Feeding niches of hummingbirds in a Trinidad valley. *Journal Animal Ecology* 41:471-485.

Stiles, F.G. 1976. Taste preferences, color preferences, and flower choice in hummingbirds. *The Condor* 78: 10-26.

Stiles, F.G. 1978. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *American Zoologist* 18: 715-727.

- Stiles, F.G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68:323-351.
- Stiles, F.G. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *The Condor* 97: 853-878.
- Stephens, D.W. 1990. Foraging theory: up, down and sideways. *Studies in Avian Biology* 13: 444-454.
- Stotz, D.F., J.W. Fitzpatrick, T.A. Parker III, y D.K. Moskovits. 1996. Neotropical birds ecology and conservation. The University of Chicago Press. Chicago, USA.
- Southwick, E.E. 1983. Nectar biology and nectar feeders of common Milkweed, *Asclepias syriaca*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 110: 324-334.
- Temeles, E.J., y W.M. Roberts. 1993. Effect of sexual dimorphism in bill length on foraging behavior: an experimental analysis of hummingbirds. *Oecologia* 94:87-94.
- Toledo-Aceves, T., y J.H.D. Wolf. 2008. Germination and establishment of the epiphyte *Tillandsia eizii* L.B. Smith in the canopy of a pine-oak forest in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Biotropica* 40: 246-250.
- Villarreal, H., M. Álvarez, S. Córdoba, F. Escobar, G. Fagua, F. Gast, H. Mendoza, M. Ospina, y A.M. Umaña. 2006. Aves. Pp 236. En: Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de Inventarios de

Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 2da. Edición. Bogotá, Colombia.

Wagner, H.O. 1964. Food and feeding habits of Mexican hummingbirds. The Wilson Bulletin 58: 69-132.

Waser, N.M. 1979. Pollinator availability as a determinant of flowering time in ocotillo (*Fouquieria splendens*). *Oecologia* 39:107-121.

White, P.J., C.A. Vanderbilt-White, y K. Ralls. 1996. Functional and numerical response of kit fox to a short-term decline in mammalian prey. *Journal of Mammalogy* 2: 370-376.

Wolf. L.L., F.G. Stiles, y F.R. Hainsworth. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* 45: 349-379.

Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Cuarta Edición. Pp 255- 259.

Zimmerman, M. 1988. Nectar production, flower phenology, and strategies for pollination. Pp 157 A 178. En: J. L. Doust and L. L. Doust (Eds). *Plant reproductive ecology, patterns and strategies*. Oxford University Press. New York, USA.