



El Colegio de la Frontera Sur

Coexistencia de cuatro especies de colibríes en la Reserva Ecológica Huitepec,
San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.

TESIS

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

por

Jennyfer Fabiola Rodríguez Femat

2014

Dedicatoria:

**A mi Papá (Carlos) †, por su amor incondicional, por mostrarme la
belleza de la vida e impulsarme a cumplir mis sueños.**

**A Alberto †, por su gran entusiasmo, pasión en la ecología y su
alegría por la vida.**

A mi mamá (Gelo), mis hermanas Joyce, Bibita y mi hermano Chino,
porque con su gran amor y apoyo, me brindaron la fortaleza necesaria para
cerrar este ciclo. *Los amo.*

Y a mi Rockiño †

Agradecimientos:

A mi Directora de Tesis, la Dra. Paula L. Enríquez Rocha porque con su acompañamiento, confianza, cariño, solidaridad y aporte de ideas fue posible terminar mi tesis.

Al Dr. José Luis Rangel Salazar, por su confianza, apoyo, aporte de ideas y consejos.

A la Dra. Clementina González Zaragoza, por sus observaciones y comentarios que enriquecieron mi estudio.

A mi mamá (Angela Femat), por su apoyo y manutención al quedarme sin beca.

A mi tía Nena, por su amor incondicional. A mi tía Goris y tío Chuy, porque son motores para continuar con mis estudios profesionales y por sus pláticas tan enriquecedoras. A mi Madrina (Anabel), que me ha acompañado con su amor y guiado con sus consejos. A mi tía Sussy por creer en mí e impulsarme a continuar con mis sueños. A mi tía Rebe y Rosy por su amor y apoyo. A mis tíos Arnoldines, Nahúm, Duly, Paco, Mayra y Bertha gracias por su apoyo. A mis abuelas Nini y Josefina, que sin saberlo son mujeres progresistas y forman parte de lo que soy.

A mis compañeros de la maestría por tan innumerables momentos de alegría, discusión, por su solidaridad y muestras de afecto en diciembre del 2012. A Mariana, Thor y Male gracias por su enorme apoyo, cariño y acompañamiento.

A Roger por brindarme su cariño, su ayuda en mi trabajo de campo, y por estar a mi lado en una parte de mi vida.

A mis amigas y amigos, Gonzalo, Kañita, Ofe, Alo, Abraham, Raúl, Lais, Euges, Paty, Rubén, Changuito, Lang, Liz, Sarai, Ere, Alonso, Adrián, Óscar, Julián.

A Odette y Primavera por brindarme su cariño y escucharme en tantas conversaciones cuando vivíamos juntas.

Al Dr. Hugo Perales Rivera, por atender mis dudas. Al Dr. Miguel Angel Martínez Morales por ayudarme con la reorganización de los resultados y al M. en C. Mateo Ruiz por participar en la revisión de mi tesis y el tiempo que invirtió en el artículo. Gracias por participar en el comité revisor de mi tesis.

Al M. en C. Jorge Castellanos Albores, porque sin un deber de por medio, me ayudo en la estructura de mis bases de datos y me resolvió dudas.

A Ruth Partida y Raúl Vázquez por acompañarme a campo y compartirme sus conocimientos.

A Pronatura A. C. Chiapas por autorizarme a realizar mi trabajo de campo en la Reserva Ecológica Huitepec.

Al personal de la biblioteca de El Colegio de la Frontera Sur (Unidad San Cristóbal de Las Casas) Hermilo Cruz, y Mario Zuñiga quienes me han apoyado en esta última fase.

A la sociedad civil, que con sus impuestos hacen posible que personas como yo recibamos una beca de posgrado de CONACYT (No. 392235). Espero y deseo haber cumplido adecuadamente con nuestro compromiso de nación.

ÍNDICE

CAPÍTULO I.....	9
CAPÍTULO II.....	16
Coexistencia de cuatro especies de colibríes en un bosque de montaña	16
RESUMEN.....	16
INTRODUCCIÓN.....	19
MÉTODOS.....	23
RESULTADOS	28
DISCUSIÓN.....	37
LITERATURA CITADA	44
CAPÍTULO III.....	49
Conclusiones y Recomendaciones.....	49
Literatura citada en el capítulo I y III.....	53

Índice de Tablas

Tabla 1. Porcentaje de las interacciones antagonistas que tuvieron entre las cuatro especies de colibríes en la Reserva Ecológica Huitepec febrero-julio 2012. Peso corporal ($X^2_{3,86}=109.93$; $P<0.01$) y número de interacciones antagonistas ($X^2_{3,440}=8.59$; $P=0.03$).	30
Tabla 2. Uso de las plantas con flor por las cuatro especies de colibríes estudiadas en la Reserva Ecológica Huitepec, febrero-julio 2012.	31

Índice de Figuras

Figura 1. Área de estudio en la Reserva Ecológica Huitepec, Chiapas febrero-julio 2012.....	24
Figura 2. Peso corporal (media y error estándar) de las cuatro especies de colibríes en la Reserva Ecológica Huitepec, Chiapas febrero-julio 2012 ($X^2_{3, 86}=109.93$ $P<0.01$).	29
Figura 3. Tiempo (en segundos) de las cuatro actividades de forrajeo, vocalización durante el forrajeo, posa y vocalización durante la posa (media y error estándar), de cuatro especies de colibríes: <i>Eugenes fulgens</i> , <i>Lamprolaima rhami</i> <i>Lampornis amethystinus</i> e <i>Hylocharis leucotis</i> , y su uso en seis especies de plantas con flor a) <i>Cirsium subcoriaceum</i> , b) <i>Salvia cinnabarina</i> , c) <i>Fuchsia splendens</i> , d) <i>Passiflora membranacea</i> , e) <i>Fuchsia paniculata</i> y f) <i>Styrax argenteus</i> en la Reserva Ecológica Huitepec de febrero-julio 2012. En <i>Cirsium subcoriaceum</i> $X^2_{3, 91}=31.69$, $P<0.01$; En <i>Salvia cinnabarina</i> $X^2_{3, 140}=22.73$, $P<0.01$; <i>Fuchsia splendens</i> $X^2_{3, 220}=21.06$, $P<0.01$; <i>Passiflora membranacea</i> $X^2_{3, 1079}=258.47$, $P<0.01$ y <i>Styrax argenteus</i> $X^2_{3, 256}$, $P<0.01$	34
Figura 4. Tiempo (en segundos) forrajeo (a) y de posa (b) de <i>Eugenes fulgens</i> , <i>Lamprolaima rhami</i> , <i>Lampornis amethystinus</i> e <i>Hylocharis leucotis</i> en <i>Passiflora membranacea</i> con relación al volumen de néctar, en la Reserva Ecológica Huitepec febrero - julio 2012 $X^2_{4, 1078}=258.34$, $P<0.01$).....	36

Capítulo I

Introducción

En ecología, la coexistencia se refiere a la riqueza de especies que ocurre a escalas espacio-temporales similares y que persiste a través del tiempo (Tokeshi, 1999). A nivel local, la coexistencia hace referencia a las especies con cercanía taxonómica que se encuentran en el mismo nivel trófico y pertenecen al mismo gremio. Así sus requerimientos ecológicos como los recursos alimenticios, sitios de refugio, de descanso ó áreas de distribución son similares. La disponibilidad de estos recursos asegurará su supervivencia y reproducción (Chesson, 2000). No obstante, existen pequeñas diferencias en el uso de los recursos que facilitan la coexistencia entre las especies (Chesson, 2000; Kneitel y Chase, 2004; Büchi et al. 2009). Factores como las características fenotípicas y la heterogeneidad ambiental causan distinciones en el uso de los recursos, disminuyen la competencia y promueven la diversidad biológica (Rosenzweig, 1981; Tokeshi, 1999; Chesson, 2000; Kneitel y Chase, 2004).

La variación en el uso del recurso alimento puede determinar la diferenciación de nichos (Tokeshi, 2000; Kneitel y Chase, 2004; Leibold y Mcpeek, 2006; HilleRisLambers, et al., 2012). Este proceso puede ser resultado, entre otros factores, del peso corporal al influir en las interacciones antagonistas que determinarán la jerarquía en las comunidades y el uso de los recursos (Basset, 1995; Büchi, et al.,

2009). La heterogeneidad ambiental es la variación espacio temporal de los recursos. Las especies pueden responder rápidamente a estos cambios al especializarse en un ambiente y así ocurrir el reparto de los recursos (Li y Reynolds, 1995; Tokeshi, 1999; Büchi, et al., 2009).

Es posible explicar cómo especies cercanas difieren en el uso del recurso alimento al determinar cuándo los usan y qué tan activos son frente a éstos. Las diferencias en las interacciones organismo-recurso pueden ser observadas a través de estudios conductuales debido a que algunas respuestas son inmediatas a los cambios ambientales (Sutherland, 1998; Duckworth, 2009). Es recomendable realizar este tipo de estudios a niveles locales porque nos permite registrar con mayor precisión cómo ocurren estas interacciones, cuándo las especies usan los recursos, dónde los usan y qué conductas muestran (Sutherland, 1998).

Las aves son un modelo apropiado en los estudios conductuales porque responden rápidamente a la heterogeneidad ambiental; por ejemplo, a la variación en la disponibilidad de recursos alimenticios. Estos influyen en los hábitos de forrajeo y en consecuencia, en la estructura de las comunidades de aves (Sibley, 2001; Kotler, et al., 2007; Berger, et al., 2011). Las aves nectarívoras, como los colibríes, son un sistema de estudio adecuado en la ecología de la conducta porque son organismos observables, porque podemos cuantificar los recursos que usan y porque responden rápidamente a la condición efímera de las flores que usan (Hixon, et al., 1993; Tokeshi, 1999). La conducta la definimos como el conjunto de actividades que realizan los individuos en las áreas donde obtienen recursos como el alimento (Duckworth, 2009). En aves nectarívoras estas actividades pueden ser la posa, el forrajeo, el acicalamiento del plumaje, la persecución entre individuos, el contacto físico a través de peleas y la

búsqueda e identificación del alimento, entre otras (Pimm, et al., 1985). Los colibríes realizan actividades cerca de las plantas con flor como la posa, el forrajeo, la vocalización, y las interacciones antagonistas. Los patrones de actividad pueden evidenciar la relación entre la especie de colibrí y las especies de flores que usan (Dearbor, 1998; Sutherland, 1998; Temeles, et al., 2005). Los diferentes tamaños y formas del cuerpo y del pico, les permiten alimentarse de una amplia variedad de plantas con flor. Los colibríes de mayor tamaño poseen requerimientos energéticos más altos comparados con aquellos más pequeños y generalmente son considerados especialistas (Tokeshi 2000). También se caracterizan porque establecen territorios para su alimentación en sitios donde se distribuyen flores que producen altas cantidades de néctar. Los colibríes de menor tamaño pueden comportarse como generalistas y su estrategia de forrajeo es visitar plantas con distribución espaciada y alimentarse de flores pequeñas que se encuentran en racimos y que producen bajas cantidades de néctar (Feinsinger y Colwell, 1978; Justino, et al., 2012). Además de las diferencias en el uso del recurso, la variación en el peso corporal puede determinar las interacciones antagonistas. Aquellas especies de mayor peso corporal tendrán menos interacciones antagonistas comparadas con las especies más pequeñas (Cotton 1998; Justino, et al., 2011). Las interacciones colibrí –flor pueden ser tan estrechas que dan como resultado una diferenciación de nichos, la cual es posible observarla a nivel local (< 20 km²). Esta interacción mutualista puede determinar los patrones de forrajeo de los colibríes y la floración de las plantas (Leibold y McPeck, 2006). Incluso, algunas plantas con flor presentan características específicas como consecuencia de estas interacciones. Ejemplo de esto es el color, la forma de la corola (visibles para los vertebrados e invisibles para los artrópodos) y la producción de néctar para atraer a

polinizadores especialistas, representados por algunas especies de colibríes (Castellanos, et al., 2004). La dieta de los colibríes se compone en un 90% de néctar que contiene azúcares como sacarosa, glucosa y fructosa, y el 10% restante de artrópodos y polen. El néctar lo obtienen con sus picos que presentan una variedad de formas y tamaños, y que protegen sus lenguas largas, especializadas y sensibles. Se ha reportado que al menos 311 géneros de plantas con flor son polinizadas por los colibríes (Fleming y Muchhala, 2008). Géneros de flores como *Tillandsia* (Bromeliaceae), *Passiflora* (Passifloraceae) y *Centropogon* (Campanulaceae) se caracterizan por ser largas, solitarias o aglomeradas, en una posición horizontal o en pendiente lo que su facilita forrajeo por colibríes (Howell y Webb, 1995; Schuchmann, 1999; Fleming y Muchhala, 2008).

Área de estudio

En México, se encuentran aproximadamente 65 especies de colibríes y el 50% de éstas se distribuye en las regiones montañosas como en los Altos de Chiapas. Esta región está conformada por bosques de montaña con diferentes estados de conservación, son considerados de baja calidad debido a la composición y estructura de la vegetación (Howell y Webb, 1995; González-Espinosa, et al. 2012). El estudio lo realicé en la Reserva Ecológica Huitepec (16° 44' 38" N y 92° 40' 15" O) con una extensión de 135 ha ubicada en los Altos de Chiapas. Ahí se encuentran los tipos de vegetación como el zacatonal, el matorral, bosque de encino, bosque de niebla y bosques en diferentes estados sucesionales (Ramírez et al. 1998). Especies de aves como: *Cardellina versicolor* (Parulidae), *Megascops barbarus*, *Aegolius ridgwayi* (Strigidae) y *Lamprolaima rhami* (Trochilinae) habitan en esta reserva, las cuales poseen distribución

restringida y bajas abundancias (Enríquez y Rangel-Salazar, 2009). Estas características las condicionan a ser especies raras y en algunos casos poseen categorías de riesgo.

Sistema de Estudio

En esta reserva se distribuyen ocho especies de colibríes: *Colibri thalassinus*, *Amazilia beryllina*, *Lampornis viridipallens*, *Eugenes fulgens*, *Lampornis amethystinus*, *Lamprolaima rhami*, *Hylocharis leucotis* y *Selasphorus platycercus*. De las cuales me enfoqué en las cuatro especies residentes y más abundantes en mis sitios de estudio, *Eugenes fulgens*, *Lamprolaima rhami*, *Lampornis amethystinus* y *Hylocharis leucotis* (Partida-Lara, 2012).

Eugenes fulgens (colibrí magnífico) es el colibrí de mayor tamaño del ensamble en la reserva con una longitud corporal de 12-13.5 cm y un peso promedio de 7-7.5 gr, se ha documentado que puede alimentarse de *Passiflora membranacea* (Passifloraceae) y *Tillandsia vicentina* (Bromeliaceae) (Schuchmann, 1999; Partida-Lara, et al., 2012).

Lamprolaima rhami (colibrí ala castaña), tiene una longitud de 12-12.5 cm y un peso promedio de 5.6- 7.1 gr (Schuchmann, 1999). Esta especie habita en los bosques mesófilos bosques de pino-encino y matorrales; es considerada especialista y se ha registrado alimentándose de *P. membranacea* y *Chiranthodendron pentadactylon* (Sterculiaceae); la información que existe para *L. rhami* es limitada, además se encuentra en la categoría “En peligro de extinción” según la NOM-059-SEMARNAT-2010 (Howell y Webb, 1995; Schuchmann 1999; DOF 2010).

Lampornis amethystinus (colibrí garganta amatista) tiene una longitud de 11.5-12.5 cm y un peso promedio de 5-5.8 gr (Schuchmann, 1999). Esta especie habita en el bosque mesófilo y en áreas abiertas durante la etapa reproductiva; vocaliza ante la presencia de machos vecinos y se le ha observado realizar despliegues en la época reproductiva y durante las interacciones antagonistas con otros machos. Se alimenta de las plantas *Cirsium subcoriaceum* (Asteraceae), *Salvia cinnabarina* (Lamiaceae), y *P. membranacea* (Howell y Webb, 1995; Schuchmann, 1999).

Finalmente *Hylocharis leucotis* (colibrí oreja blanca) es el colibrí residente más pequeño del ensamble con una longitud de 9-10 cm y un peso promedio 3.2-3.6 gr. Esta especie muestra comportamientos agresivos para defender parches de plantas con flor contra mariposas, aves passerinas y colibríes; además, excluye a otras especies de menor talla corporal a través de las interacciones antagonistas (Schuchmann, 1999). En la Reserva Ecológica Huitepec se ha registrado visitando varias especies de flores como *S. cinnabarina*, *C. subcoriaceum*, *Fuchsia paniculata*, *P. membranacea* y *Tillandsia guatemalensis* (Bromeliaceae) (Schuchmann, 1999; Partida-Lara, et al., 2012).

Objetivo General

Determinar cómo el peso corporal y la conducta de las especies de colibríes *Eugenes fulgens*, *Lamprolaima rhami*, *Lampornis amethystinus* e *Hylocharis leucotis*, son factores que pueden explicar su coexistencia asociada a seis especies de plantas con flor de las que se alimentan en la Reserva Ecológica Huitepec.

Objetivos Específicos

1. Estimar la relación entre el peso corporal de las cuatro especies de colibríes y sus interacciones antagonistas.
2. Evaluar los patrones de actividad (forrajeo, posa y vocalización durante el forrajeo y la posa), de las cuatro especies de colibríes en relación con las plantas con flor de las que se alimentan.
3. Evaluar si el volumen de néctar contenido en *Passiflora membranacea* influye en el tiempo de forrajeo y posa de las cuatro especies de colibríes.

Capítulo II

Coexistencia de cuatro especies de colibríes en un bosque de montaña ¹

Jennyfer F. Rodríguez-Femat ^{1,3}, Paula L. Enríquez, ^{1,4}, José Luis Rangel-Salazar¹,
Alberto Anzures-Dadda †,

¹El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas,
jenfemat@gmail.com³, penrique@ecosur.mx⁴,

RESUMEN

La coexistencia entre especies cercanas puede ser explicada a través de las características fenotípicas, conductuales y la variación de los recursos alimenticios. Para probar esta hipótesis usamos como modelo de estudio un ensamble taxonómico de colibríes *Eugenes fulgens* (colibrí magnífico), *Lamprolaima rhami* (colibrí ala castaña), *Lampornis amethystinus* (colibrí garganta amatista), *Hylocharis leucotis* (zafiro oreja blanca) en un bosque de montaña de Chiapas, de febrero a julio del 2012. Obtuvimos el peso corporal de las cuatro especies de colibríes y registramos su conducta (forrajeo, posa, vocalización con forrajeo, vocalización con e interacciones antagonistas) asociada con seis especies de plantas (*Salvia cinnabarina*, *Cirsium subcoriaceum*, *Fuchsia splendens*, *Passiflora membranacea*, *Fuchsia paniculata*, y *Styrax argenteus*). El forrajeo y la posa fueron las actividades que predominaron en las cuatro especies de colibríes. Registramos una relación entre especies de menor tamaño y el número de interacciones antagonistas, particularmente para *H. leucotis*. Los colibríes usaron de forma distinta las seis especies de plantas que tuvieron disponibles. El tiempo que invirtieron *E. fulgens* y *L. amethystinus* en las actividades de forrajeo y posa no fue influido por el volumen del néctar que produce *P. membranacea*.

¹ Manuscrito enviado a HUITZIL, *Revista Mexicana de Ornitología*.

Las características fenotípicas, como el peso corporal, determinaron las relaciones antagónicas entre los colibríes y el uso de las plantas con flor. Sugerimos que la coexistencia entre las cuatro especies de colibríes se debe a las diferencias fenotípicas (tamaño), conductuales (uso de las plantas con flor) y a la variación en los patrones de floración.

Palabras clave: interacciones, jerarquía, antagonismo, conducta..

Coexistence of four hummingbird species in Ecological Reserve Huitepec, Chiapas

Abstract

Coexistence of closely related species can be explained by phenotypic and behavioural characteristics and variation of food resources. To test this hypothesis we used a taxonomic assembly of hummingbirds (*Eugenes fulgens*, *Lampornis amethystinus*, *Lamprolaima rhami* and *Hylocharis leucotis*) as a study model in a forest mountain of Chiapas, from February to July 2012. We obtained a Body Weight (BW) of four hummingbird species and recorded their behaviour (foraging, perching, vocalizing of forage, vocalizing of perch and antagonistic interactions) associated with six plant species (*Salvia cinnabarina*, *Cirsium subcoriaceum*, *Fuchsia splendens*, *Passiflora membranacea*, *Fuchsia paniculata*, and *Styrax argenteus*). Foraging and perching were the dominant activities of the four hummingbird species. We recorded a relationship between species size and the number of antagonistic interactions, particularly for the smallest species (*H. leucotis*). The hummingbirds used the six available plant species differently (time spent foraging, perching and vocalizing). Time invested by *E. fulgens* and *L. amethystinus* in the activities of foraging and perching was not influenced by the volume of nectar of *P. membranacea*. Phenotypic characteristics like body weight determined the antagonistic relationships between hummingbirds and the use of flowering plants (foraging, perching and vocalizing). We suggest that the coexistence of the four hummingbird species is due to phenotypic differences (size), behavioural differences (use of flowering plants) and the variation in flowering patterns.

Key words: interactions, hierarchy, antagonism, behaviour.

INTRODUCCIÓN

La coexistencia se refiere a las especies que habitan e interactúan en escalas espacio-temporales similares (Cody 1974, Tokeshi 1999). A nivel de comunidad, ocurre cuando organismos taxonómicamente cercanos y que habitan en un área en común, logran establecer las condiciones ecológicas para su adecuación y persistencia a través del tiempo. Esta coexistencia es resultado de cambios evolutivos que causan diferencias en el uso de los recursos (Cody 1974). El mecanismo de utilización de los recursos puede disminuir la competencia y revelar patrones de uso y reparto, particularmente en el alimento (Rosenzweig 1981, Tokeshi 1999). Existen dos factores que pueden contribuir a las diferencias en el uso de recursos: (1) las características fenotípicas y habilidades de los organismos, como el peso corporal, y su conducta en los sitios donde obtienen el alimento (Rosenzweig 1981, Pyke 1984, Wilson y Yoshimura 1994), y (2) la heterogeneidad ambiental, que es un proceso ecológico que determina la distribución y disponibilidad espacio-temporal de los recursos e influye en las interacciones de los organismos (Li y Reynolds 1995, Tokeshi 1999, Büchi *et al.* 2009). La relación organismo-recurso puede ser tan estrecha que establece una diferenciación de nichos y forma parte de la coexistencia, la cual es posible observar en ensamblajes taxonómicos a nivel local ($< 20 \text{ km}^2$) (Mittelbach *et al.* 2001, Kneitel y Chase 2004, Leibold y Macpeck 2006, HilleRisLambers *et al.* 2012).

Existen factores intrínsecos y extrínsecos que pueden determinar la conducta de una especie (Basset 1995, Justino *et al.* 2012). En aves nectarívoras, como los colibríes, los factores intrínsecos incluyen el peso corporal. Éste influye en el

establecimiento de relaciones jerárquicas, en las interacciones antagonistas entre las especies y en la conducta asociada a las especies de plantas con flor que usan (Brown 1989, Cotton 1998, Justino *et al.* 2012). Las diferencias en el peso corporal y las actividades asociadas al recurso alimento son características que pueden explicar la variación en el gradiente generalista-especialista (Basset 1995). Los colibríes de tallas medianas, pequeñas y con pico corto son considerados generalistas. Mientras que, las especies de tallas corporales mayores y con pico largo son consideradas especialistas. Las generalistas se alimentan de flores de menor tamaño que crecen en racimos, tienen una distribución espaciada y su producción de néctar es menor. Las especialistas usan las flores de mayor tamaño, solitarias, de distribución conglomerada y su producción de néctar es mayor. La polinización de estas plantas puede ser favorecida por el grado de especialización de los colibríes (Feinsinger y Colwell 1978, Fleming y Muchhala 2008).

Entre los factores extrínsecos que determinan la conducta están la heterogeneidad del recurso alimento (i. e., la floración de las plantas que usan y su distribución en el área) y la presencia de otras especies. Al haber una disminución en la disponibilidad de flores puede ocurrir un aumento en las interacciones antagónicas (Hixon *et al.* 1983, Partida-Lara *et al.* 2012). Los colibríes despliegan las siguientes conductas asociadas a los sitios de alimentación: (1) forrajeo, uso constante del recurso y vuelo alrededor de los parches florales; (2) posa, permanecer cerca del recurso alimento para descanso, acicalamiento y vigilancia; (3) vocalización durante el forrajeo; (4) vocalización durante la posa e (5) interacción antagonista, contacto físico entre al menos dos organismos o persecución en los sitios de alimentación (Ficken *et al.* 2000, Temeles *et al.* 2005, Justino *et al.* 2012).

A pesar de la naturaleza multifactorial que puede determinar la conducta de los colibríes asociada a la disponibilidad de plantas con flor (e.g., Partida-Lara *et al.* 2012), pocos estudios han abordado el conjunto de factores (intrínsecos y extrínsecos) que influyen en la variación de estas conductas. Se ha documentado cómo la disponibilidad de plantas con flor influye en el establecimiento de sitios de alimentación y en la frecuencia de las interacciones antagónicas (Powers y Mckee 1994, Calf *et al.* 2001). También se ha estudiado cómo las interacciones inter e intra-específicas influyen en el uso de los recursos (Ewald y Orians 1983, Cotton 1998).

Para los colibríes (Apodiformes: Trochilidae) el recurso néctar se encuentra en las especies de plantas con flores disponibles temporalmente, las cuales tienen una distribución en parches y facilitan el establecimiento de sitios de alimentación (Collins *et al.* 1990, Recher 1990). Los colibríes pueden variar sus interacciones interespecíficas en relación con las plantas con flor. Cuando disminuyen las flores de *Palicourea rigida*, los colibríes *Eupetionema macroura* (picaflor tijereta) y *Amazilia fimbriata* (amazilia ventriblanco) aumentaron el tiempo de la posa y vigilancia con vocalizaciones e interacciones antagonistas (Justino *et al.* 2012). Así mismo, *Hylocharis leucotis* muestra conductas de defensa en parches con una alta densidad de flores y cuando el número de flores disminuye cambia de sitio de alimentación (Lara 2006). Al haber varias especies de colibríes las interacciones antagónicas disminuyen, sin embargo, cuando existen pocos competidores estas interacciones aumentan (Eberhard y Ewald 1994). Durante la disponibilidad de los parches florales se establecen relaciones de dominancia inter-específicas. Por ejemplo, *Lampornis clemenciae* (colibrí garganta azul) desplaza a *Archilochus alexandri* (colibrí barba negra) a sitios con menor disponibilidad de alimento (Pimm *et al.* 1985). En el parque nacional Amayacú, Colombia, se puede

observar como *Campylopterus largipennis* (colibrí pechigris; especie con mayor peso corporal) domina los parches de plantas con flor de *Palicourea crocea* (Rubiaceae) que usan otras siete especies de colibríes (Cotton 1998). Los colibríes son modelos adecuados para estudiar la coexistencia porque son organismos observables y es posible estimar el recurso néctar en los parches florales usados (Hixon *et al.* 1983, Dearbor 1998, Partida-Lara *et al.* 2012).

En la Reserva Ecológica Huitepec, Chiapas, estudiamos la conducta de cuatro especies de colibríes *Eugenes fulgens* (colibrí magnífico), *Lamprolaima rhami* (colibrí ala castaña), *Lampornis amethystinus* (colibrí garganta amatista) e *Hylocharis leucotis* (zafiro oreja blanca) asociada a seis especies de plantas con flor, *Cirsium subcoriaceum*, *Salvia cinnabarina*, *Fuchsia splendens*, *Passiflora membranacea*, *Fuchsia paniculata* y *Styrax argenteus*, que componen las comunidades vegetales secundarias. Nos planteamos las siguientes preguntas: ¿El peso corporal influye en las interacciones antagonistas inter-específicas?, ¿Hay cambios conductuales con relación a las plantas con flor que usan? ¿El tiempo invertido en las actividades está determinado por el néctar?

Con base en estas preguntamos propusimos tres hipótesis: (1) especies de mayor peso corporal tienen menor número de interacciones antagonistas comparadas con las más pequeñas; (2) especies de mayor peso corporal invertirán más tiempo en la posa y la vocalización en flores con alta producción de néctar, comparadas con las flores con baja producción de néctar, mientras que especies de menor peso corporal invertirán menos tiempo en la posa y la vocalización en flores con una alta producción

de néctar, y (3) existe una relación positiva entre el tiempo invertido en sus actividades (forrajeo y posa) y el volumen de néctar disponible.

Para probar estas hipótesis sugerimos: (1) estimar la relación entre el peso corporal de las cuatro especies de colibríes y el número de interacciones antagonistas; (2) determinar cómo el tiempo de forrajeo, posa y vocalización es mayor en *E. fulgens* y *L. rhami* comparadas con las más pequeñas *L. amethystinus* y *H. leucotis* y, (3) evaluar si existe una relación entre el tiempo de forrajeo y de posa de las cuatro especies de colibríes y el volumen de néctar de *Passiflora membranacea*.

MÉTODOS

Área de Estudio

El área de estudio fue la Reserva Ecológica Huitepec (16° 44' 38" N y 92° 40' 15" O), ubicada a 4.5 km de la ciudad de San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. La reserva posee una extensión 135 ha y la altitud va de 2230 – 2719 msnm, con pendientes de 40° a 60°. El clima es templado subhúmedo y la temperatura media anual oscila entre los 14 y 15 °C (Ramírez *et al.* 1998). El área es un remanente de bosque mesófilo de montaña, con tipos de vegetación como bosque de encino, bosque con distintos estados sucesionales, matorral y zacatonal (Figura 1).

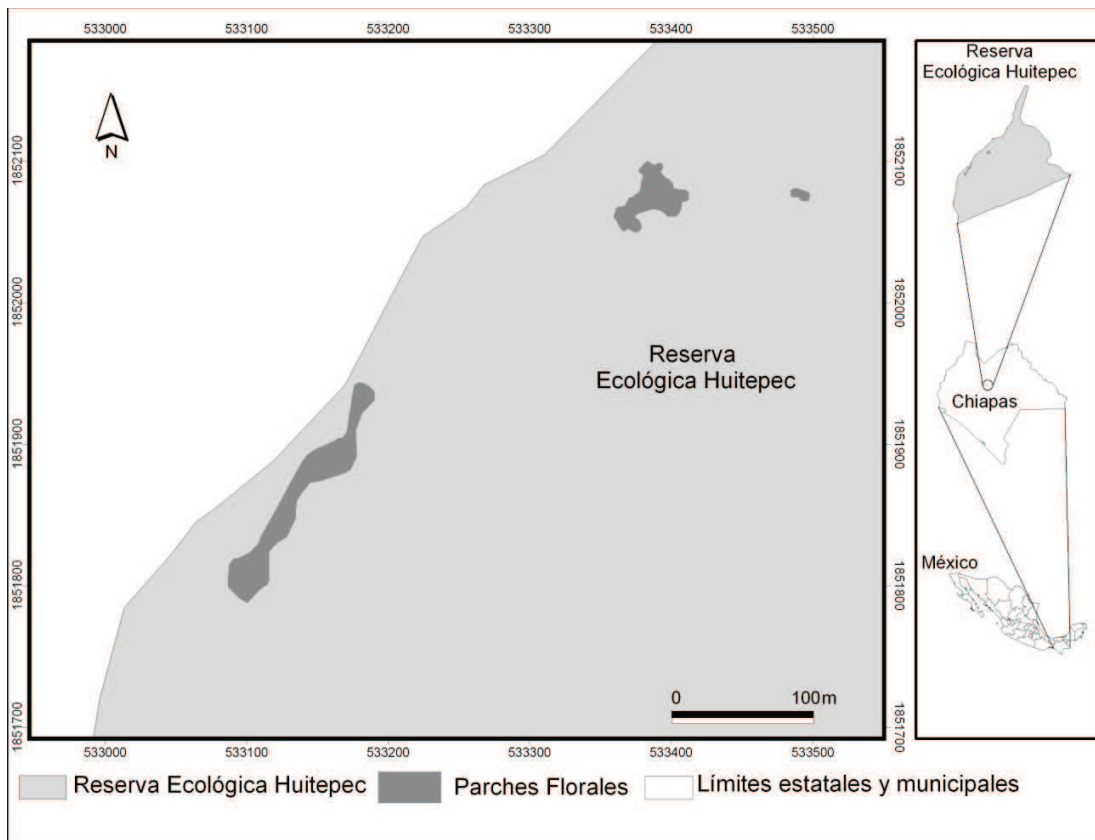


Figura 1. Área de estudio en la Reserva Ecológica Huitepec, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.

Registro conductual

Las observaciones de conducta las realizamos en el sendero denominado “bosque de encino húmedo”, donde encontramos matorral, zacatonal y vegetación con distintos estados sucesionales. De febrero a julio de 2012 realizamos 10 salidas de campo mensuales. Obtuvimos un total de 133 muestreos. Para expresar la variación del tamaño estimamos el peso corporal de cada especie. Usamos datos morfológicos obtenidos previamente en campo, de las cuatro especies de colibríes residentes en la Reserva Ecológica Huitepec. Medimos la conducta de cada especie de colibrí asociada

a las plantas con flor a través de cinco actividades: (1) forrajeo, cuando buscaba las plantas con flor, cuando se alimentaba de ellas y cuando patrullaba en el parche floral, (2) posa, cuando el colibrí se situaba en el parche floral; (3) vocalización con forrajeo, cuando buscaba las flores y forrajeaba y 4) vocalización de posa, cuando posaba y vocalizaba (5) interacciones antagónicas, cuando existía contacto físico o había una persecución (Pimm *et al.* 1985, Dearbor 1998).

Las unidades de muestreo fueron los parches florales que se distribuyeron principalmente en el zacatonal y en el matorral. Las especies de plantas con flor que los compusieron fueron las siguientes: (1) *Cirsium subcoriaceum*, planta herbácea pionera, perenne, bianual entre 1 y 3 m de altura, sus flores miden 8-12 cm y la corola 17.6 mm; su época de floración puede ser desde octubre a abril (Kees 1989). Registramos tres parches florales. (2) *Salvia cinnabarina*, planta herbácea perenne de 1-1.5 m de alto, sus flores miden hasta 3.5 cm y la corola 0.5 cm; su época de floración puede ser de febrero a marzo, (Wester y Claben-Bockhoff 2007). Registramos dos parches. (3) *Fuchsia splendens*, planta arbustiva que crece de 0.5-2.5 m de altura, las flores miden hasta 6.4 cm y la corola 1.2 cm; su época de floración fue de febrero a marzo (Breedlove *et al.* 1982). Registramos tres parches florales. (4) *Passiflora membranacea*, bejuco que puede alcanzar una altura de 5 m, la flor mide hasta 5.6 cm y la corola 1.7 cm; su época de floración puede ser desde marzo hasta agosto. Registramos siete parches florales. (5) *Fuchsia paniculata*, arbusto del interior del bosque, puede alcanzar una altura de 1-5 m, la flor mide hasta 4.4 cm y la corola 1.4 cm; su época de floración puede ser desde enero hasta agosto (Partida-Lara *et al.* 2012). Registramos dos parches florales. (6) *Styrax argenteus*, árbol del interior del bosque que puede medir de 20- 25 m de altura, la flor mide de 2 – 2.5 cm y la corola 0.8 - 0.1 cm; su época de

floración puede ser de marzo a julio (Carranza González 1993, Ramírez *et al.* 1998).

Registramos un parche floral.

Cada muestreo consistió en observaciones directas en los parches de plantas con flor durante 30 – 50 min a una distancia de 0.50 – 4 m (Cotton 1998). Estas observaciones iniciaron de 0730 - 0800 h hasta 1230 - 1300 h con apoyo de binoculares *Nikon (7297 Monarch ATB 8x42)* y con una grabadora reportera *SONY (ICD-PX820)* para narrar la conducta (Pimm *et al.* 1985). Las observaciones consistieron en la cuantificación, en segundos, de la duración de las actividades de los colibríes en los parches de plantas con flor dentro del campo de visión (Martin y Bateson 1993). La cuantificación de las interacciones antagonistas fue con base en presencia/ausencia en los parches florales. Las narraciones grabadas las extrajimos con el programa de análisis acústico *RavenPro 1.4*, y estimamos el tiempo de cada actividad (Pimm *et al.* 1985, Martin y Bateson 1993, Dytham 2011).

Estimamos el volumen de néctar en *Passiflora membranacea* para asociarlo a las actividades de las cuatro especies de colibríes. De las especies de plantas usadas por los colibríes ésta fue la más abundante en mis sitios de estudio. Las flores estuvieron disponibles la mayor parte del periodo de estudio y fueron accesibles para cuantificar la cantidad de néctar. Estimamos el volumen del néctar de 41 flores con la técnica de néctar acumulado, la cual consiste en determinar la capacidad de producción de néctar después de extraerlo repetidamente (Búrquez y Corbet 1991). Para llevarla a cabo, un día antes de extraer el néctar colocamos bolsas de tul por flor (para evitar su uso por insectos y colibríes). Para extraer el néctar utilizamos tubos capilares (75 mm de longitud y 1.47 mm de diámetro), los cuales introdujimos en la flor, y con un vernier medimos la acumulación de néctar en el tubo para estimar su producción. Las muestras

de néctar las extrajimos cada hora de las 0730 hasta las 1430 h de todas las flores a las que tuvimos acceso.

El volumen del néctar lo estimamos con la altura del tubo capilar y utilizamos la siguiente fórmula: $\mu l = \pi r^2 h$, donde μl es el volumen en mm^3 , r es el radio del micro capilar (0.735 mm) y h fue la altura (mm) del néctar en el tubo capilar.

Análisis estadísticos

Para determinar si existe una relación entre el peso corporal de las cuatro especies de colibríes y las interacciones antagonistas, utilizamos Modelos Lineales Generalizados (MLG) simples. El primer modelo que construimos fue para determinar si hay variación en el peso corporal entre las cuatro especies de colibríes. La variable respuesta fue el peso corporal y el factor fue la especie de colibrí. Construimos un segundo modelo para estimar la variación entre el peso corporal y las interacciones antagonistas, donde la variable de respuesta fue la presencia de interacciones antagonistas y el factor fue la especie de colibrí. Empleamos MLGs simples y mixtos para determinar la variación del tiempo invertido en las actividades de forrajeo, posa y vocalización de las cuatro especies de colibríes con relación a las plantas con flor usadas. Para entender esta relación, construimos dos modelos para cada especie de flor y en ambos, la variable respuesta fue el tiempo de cada actividad (el forrajeo, la vocalización con forrajeo, la posa y la vocalización con posa). En un primer modelo probamos la variación de cada actividad sobre el tiempo invertido. La condición para realizar el segundo modelo fue que al menos dos especies de colibríes usaron la misma planta con flor. Así, determinamos las interacciones entre dos factores que son, las actividades y las

especies de colibríes. También probamos la variación del tiempo de forrajeo y de posa de las cuatro especies de colibríes en función del volumen de néctar en *P.*

membranacea. Probamos la interacción de dos factores, el volumen del néctar y la especie de colibrí (Martin y Bateson 1993, Forthoother *et al.* 2007, Dytham 2001). Los MLG fueron elaborados con el programa *JMP - SAS* versión 10.0.2 (*Jump - Statistical Analysis System*). El nivel de confianza fue de $\alpha \leq 0.05$.

RESULTADOS

El peso corporal estimado varió entre las cuatro especies de colibríes (MLG, $\chi^2_{3,86} = 109.93$ $P < 0.01$; Figura 2). *E. fulgens* (7.74 g \pm 0.20; n=24) fue la especie de mayor tamaño, seguida de *L. rhami* (6.21 g \pm 0.22; n=19), *L. amethystinus* (5.29 \pm 0.20; n=24), y *H. leucotis* (3.71 g \pm 0.20; n= 23). Las cuatro especies presentaron pesos significativamente diferentes entre ellas (Figura 2).

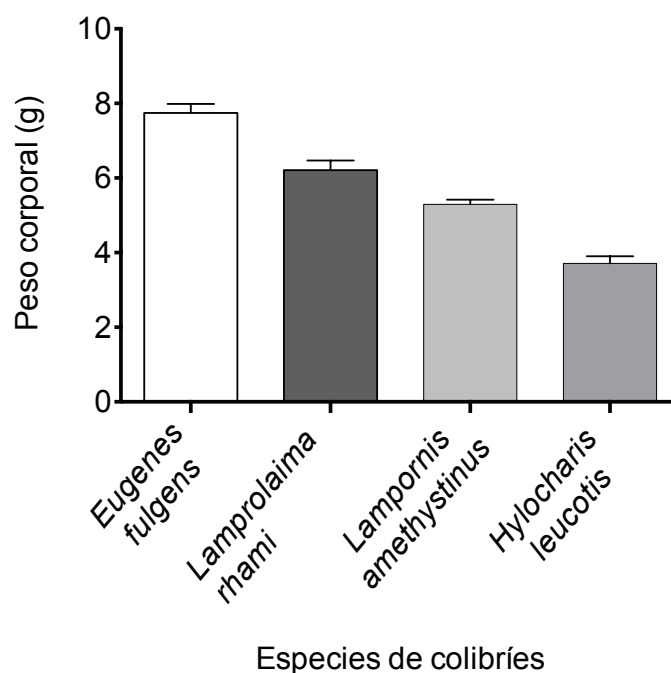


Figura 2. Peso corporal (media y error estándar) de las cuatro especies de colibríes en la Reserva Ecológica Huitepec, Chiapas febrero-julio 2012 ($\chi^2_{3,86} = 109.93$ $P < 0.01$).

El número de interacciones antagonistas fue significativamente mayor en *H. leucotis* ($\chi^2_{3,440} = 8.59$; $P = 0.03$). *Hylocharis leucotis* fue quien presentó el mayor porcentaje de interacciones antagonistas (30.38%), con base en el número total de eventos registrados, seguido de *L. rhami* (21.54%), *E. fulgens* (16.33%) y *L. amethystinus* (14.42%).

Con base en el número de eventos para cada especie de colibrí obtuvimos el porcentaje de interacciones antagonistas inter e intra-específicas y con otros colibríes no identificadas. *Eugenes fulgens* tuvo interacciones antagonistas inter-específicas con *L. rhami* y *L. amethystinus*. *Lamprolaima rhami* con *L. amethystinus* y *H. leucotis*. *Lampornis amethystinus* con *L. rhami*. *Hylocharis leucotis* las tuvo con *E. fulgens*, *L.*

amethystinus, *Colibri thalassinus* y un ave nectarívora *Diglossa baritula*. Las interacciones intra-específicas las presentaron las cuatro especies de colibríes (Tabla 1).

Tabla 1. Porcentaje de las interacciones antagonistas que tuvieron entre las cuatro especies de colibríes en la Reserva Ecológica Huitepec febrero-julio 2012. Peso corporal ($X^2_{86}=109.93$; $P<0.01$) y número de interacciones antagonistas ($X^2_3=8.59$; $P=0.03$).

Especies de colibríes (iniciaron interacción)	Especies de colibríes (receptoras)				No Identificado
	<i>E. fulgens</i>	<i>L. rhami</i>	<i>amethystinus</i>	<i>H. leucotis</i>	
<i>E. fulgens</i>	9.1	12.12	33.3	0	45.45
<i>L. rhami</i>	0	22.1	33.3	11.1	33.3
<i>L. amethystinus</i>	0	30	20	0	50
<i>H. leucotis</i>	10	5	5	10	70*

Las hileras de la Tabla 1 corresponden a las especies que iniciaron la interacción y las columnas corresponden a las especies receptoras.

* *H. leucotis* tuvo una interacción antagonista con *Colibri thalassinus* y *Diglossa baritula*.

Las cuatro especies de colibríes usaron de forma diferente las seis especies de plantas disponibles en la reserva y *H. leucotis* utilizó dos especies más *Tillandsia gutemalensis* y *Fuchsia microphylla* (Tabla 2).

Tabla 2. Uso de las plantas con flor por las cuatro especies de colibríes estudiadas en la Reserva Ecológica Huitepec, febrero-julio 2012.

Especies de colibríes	Especies de plantas					
	<i>C. subcoriaceum</i>	<i>S. cinnabarina</i>	<i>F. splendens</i>	<i>P. membranacea</i>	<i>F. paniculata</i>	<i>S. argenteus</i>
<i>E. fulgens</i>	X			X		
<i>L. rhami</i>				X		X
<i>L. amethystinus</i>			X	X		X
<i>H. leucotis</i>	X	X	X	X	X	X

El tiempo que invirtieron *E. fulgens* y *H. leucotis* en las actividades en *C. subcoriaceum* varió significativamente ($X^2_{3,91}=31.69$, $P<0.01$; Figura 3). *Eugenes fulgens* forrajó más tiempo comparado con *H. leucotis* ($X^2_{7,87}=31.63$, $P<0.01$). El tiempo que *H. leucotis* posó en *Salvia cinnabarina* fue mayor con respecto al invertido en el forrajeo y vocalización ($X^2_{3,140}=22.73$, $P<0.01$; Figura 3). El tiempo que invirtieron *L. amethystinus* y *H. leucotis* en las actividades en *Fuchsia splendens* varió significativamente ($X^2_{3,220}=21.06$, $P<0.01$; Figura 3). Las actividades que predominaron fueron el forrajeo ($X^2_{3,220}=5.71$, $P=0.01$) y la posa ($X^2_{3,220}=14.23$, $P<0.01$).

El tiempo que invirtieron las cuatro especies de colibríes en las actividades en *Passiflora membranacea* variaron significativamente ($X^2_{3,1079}=258.47$, $P<0.01$; Figura 3). Las actividades que predominaron fueron la posa ($X^2_{3,1079}=257.51$, $P<0.01$) y la vocalización con forrajeo ($X^2_{3,1079}=11.58$, $P<0.01$). *E. fulgens* y *L. amethystinus* invirtieron más tiempo en la posa comparados con *L. rhami* y *H. leucotis* ($X^2_{15,1067}=268.57$, $P<0.01$).

El tiempo que invirtió *H. leucotis* en las actividades en *Fuchsia paniculata* fue similar. El tiempo que invirtieron *L. rhami*, *L. amethystinus* y *H. leucotis* en las actividades de *S. argenteus* varió significativamente ($X^2_{3,256}=33.09$, $P<0.01$; Figura 3). El

forrajeo ($X^2_{3,256}=6.63$, $P=0.01$), la vocalización con forrajeo ($X^2_{3,256}=13.34$, $P<0.01$) y la
posa ($X^2_{3,256}=25.89$, $P<0.01$) fueron las actividades que predominaron. *Lamprolaima*
rami fue la especie que forrajeó y posó más tiempo en *S. argenteus* ($X^2_{11,248}=105.28$,
 $P<0.01$).

● *Eugenes fulgens* ■ *Lamprolaima rhami* ▲ *Lampornis amethystinus* ★ *Hylocharis leucotis*

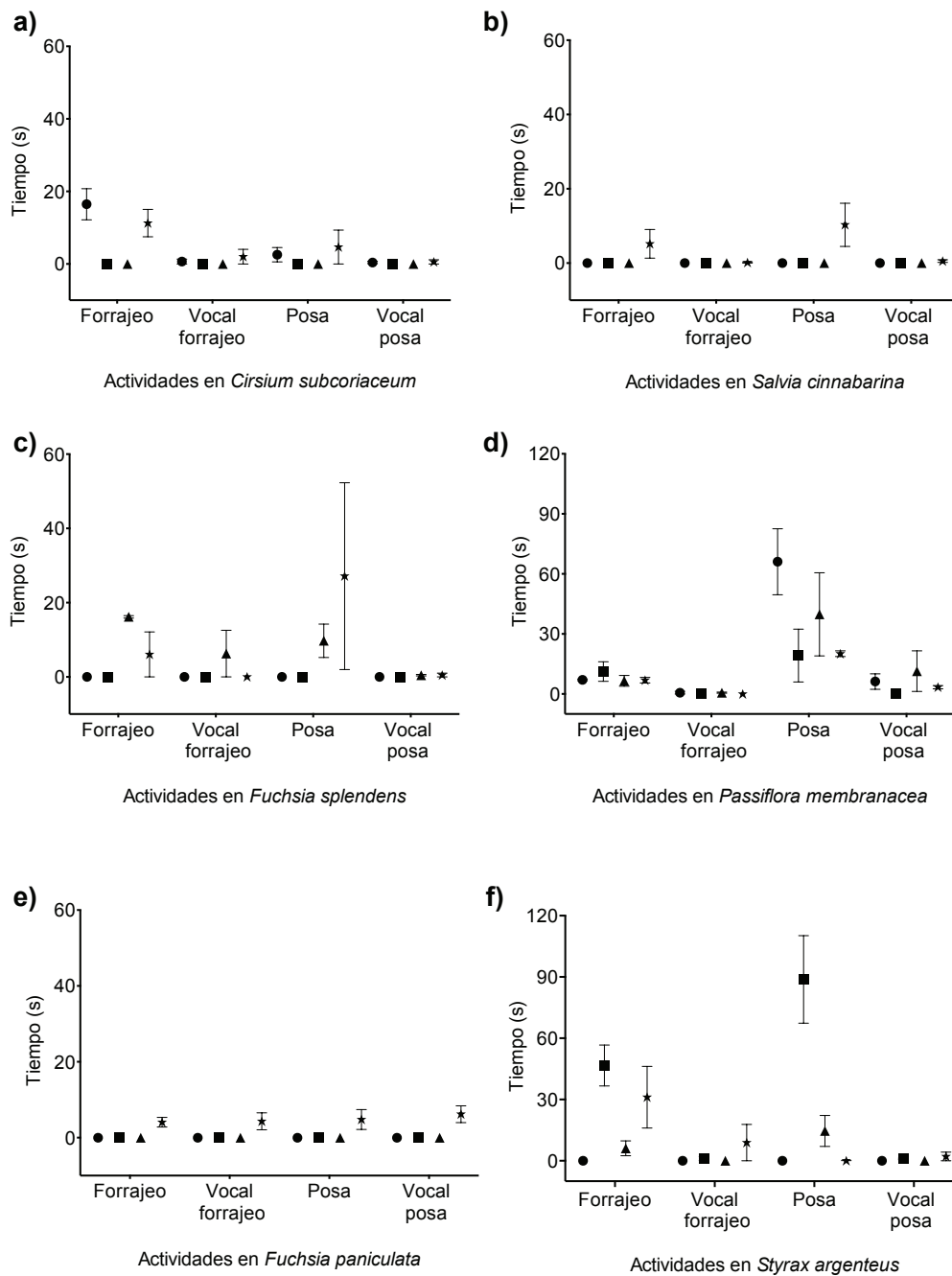


Figura 3. Tiempo (en segundos) de las cuatro actividades de forrajeo, vocalización durante el forrajeo, posa y vocalización durante la posa (media y error estándar), de cuatro especies de colibríes: *Eugenes fulgens*, *Lamprolaima rhami*, *Lampornis amethystinus* e *Hylocharis leucotis*, y su uso en seis especies de plantas con flor a) *Cirsium subcoriaceum*, b) *Salvia cinnabarina*, c)

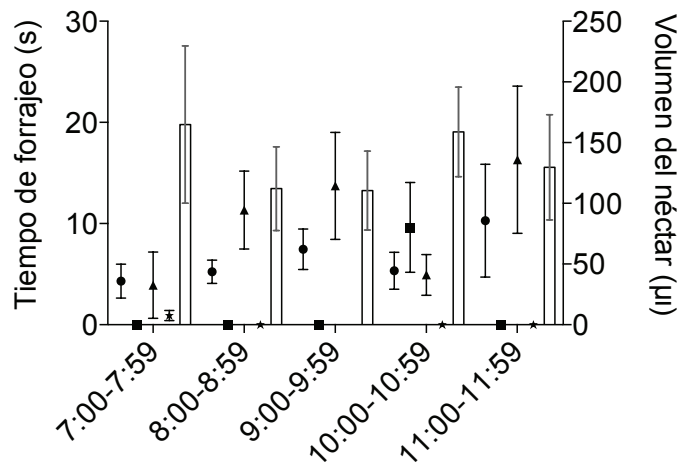
Fuchsia splendens, d) *Passiflora membranacea*, e) *Fuchsia paniculata* y f) *Styrax argenteus* en la Reserva Ecológica Huitepec de febrero-julio 2012. En *Cirsium subcoriaceum* $X^2_{3,91}=31.69$, $P<0.01$; En *Salvia cinnabarina* $X^2_{3,140}=22.73$, $P<0.01$; *Fuchsia splendens* $X^2_{3,220}=21.06$, $P<0.01$; *Passiflora membranacea* $X^2_{3,1079}=258.47$, $P<0.01$ y *Styrax argenteus* $X^2_{3,256}=33.09$, $P<0.01$.

El tiempo que invirtieron las cuatro especies de colibríes durante el forrajeo y la posa no fue influido por el volumen del néctar en *Passiflora membranacea*. El tiempo que *E. fulgens* y *L. amethystinus* invirtieron en sus actividades fue mayor comparado con *L. rhami* y *H. leucotis* ($X^2_{4,1078}=258.34$, $P<0.01$; Figura 4). La posa fue la actividad más frecuente.

- *Eugenes fulgens* ▲ *Lampornis amethystinus*
- *Lamprolaima rhami* * *Hylocharis leucotis*

□ Volumen del néctar de *Passiflora membranacea* (μl)

a)



b)

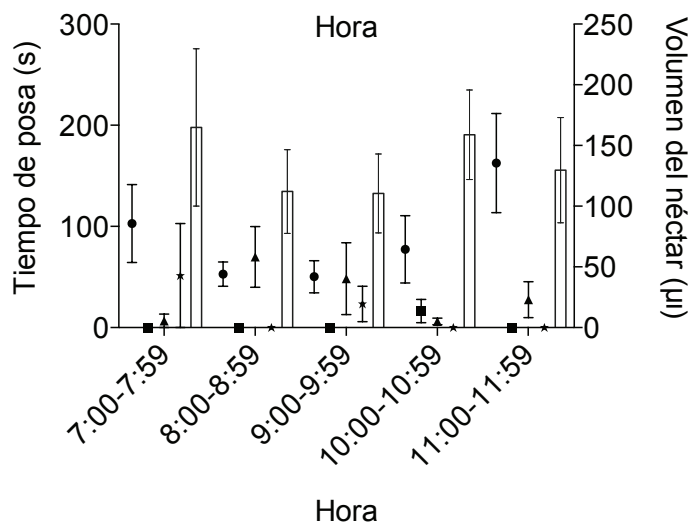


Figura 4. Tiempo (en segundos) forrajeo (a) y de posa (b) de *Eugenes fulgens*, *Lamprolaima rhami*, *Lampornis amethystinus* e *Hylocharis leucotis* en *Passiflora membranacea* en relación

con el volumen de néctar, en la Reserva Ecológica Huitepec febrero - julio 2012

($X^2_{4,1078}=258.34$, $P<0.01$).

DISCUSIÓN

Al probar dos factores de la coexistencia, (1) características fenotípicas, conducta y (2) heterogeneidad ambiental, los datos sugieren que el peso corporal influyó en las interacciones antagonistas, que el tiempo invertido en el forrajeo, vocalización durante el forrajeo, posa y vocalización durante la posa fue una respuesta a la fenología de las plantas con flor que usaron, y que la producción del volumen del néctar de *Passiflora membranacea* no influyó en el tiempo que invirtieron en el forrajeo y en la posa.

El peso corporal es un parámetro que puede determinar la jerarquía entre las especies de colibríes de una comunidad (Justino *et al.* 2012). Nuestros datos sugieren que *E. fulgens* fue la especie con mayor jerarquía, al poseer el mayor peso corporal. Esta especie desplazó a *L. amethystinus* y *H. leucotis*.

Eugenes fulgens y *H. leucotis* tuvieron la mayor diferencia de peso corporal y usaron los parches de *C. subcoriaceum*. Las dos especies de colibríes coincidieron en dos parches florales en los cuales *H. leucotis* forrajeó en *S. cinnabarina* y en *Tillandsia guatemalensis*. *Eugenes fulgens* también se alimentó de *C. subcoriaceum*, donde ocurrió una interacción antagonista y la especie desplazada fue *H. leucotis*. La jerarquía en comunidades de especies taxonómicamente cercanas puede ocurrir al haber diferencias en sus pesos y por la presencia de otras especies que influyen en las interacciones antagonistas (Brown 1989, Leibold y Mcpeek 2006, Justino *et al.* 2012). *Hylocharis leucotis* usó las seis especies de flores sin embargo la presencia de *E.*

fulgens pudo influir en la frecuencia de uso de flores con menor producción de néctar como *S. cinnabarina* (0.70 μ l: *sensu* Partida-Lara 2011) comparada con *C. subcoriaceum* (65.5 μ l: *sensu* Partida-Lara 2011).

En ese mismo parche floral *H. leucotis* tuvo interacciones antagonistas en tres ocasiones, con dos machos de su misma especie, con otra especie sin identificar y con tres machos (*H. leucotis*) que vocalizaron posados. Esto concuerda con lo reportado por Pimm *et al.* (1985) donde la presencia de con-específicos influye en el número de interacciones antagonistas.

En ambientes tropicales, los hábitos de forrajeo entre especies generalistas y especialistas pueden cambiar con la variación de los recursos (Feinsinger 1978, Wilson y Yoshimura 1994). *Hylocharis leucotis*, especie de menor tamaño y generalista, usó seis especies de plantas con flor registradas en el estudio. *Eugenes fulgens* especie de mayor tamaño dentro del ensamble de colibríes, utilizó dos especies de plantas con flor (*C. subcoriaceum* y *P. membranacea*). Los resultados muestran que *E. fulgens* es especialista y coincide con Partida-Lara (2012). En contraste con un estudio realizado por Lara (2006) en un bosque de pino-encino con vegetación secundaria *E. fulgens* se alimentó de ocho especies de plantas.

Especies de colibríes de mayor tamaño con frecuencia se alimentan de flores con alta producción de néctar, mientras que colibríes de menor tamaño se alimentan de flores más pequeñas con baja producción de néctar (Feinsinger y Colwell 1978, Basset 1995). *Eugenes fulgens* (especie de mayor tamaño) forrajeó más tiempo en *C. subcoriaceum* (flor con alta producción de volumen de néctar 65.5 μ l: *sensu* Partida-Lara 2011), mientras que *H. leucotis* (especie de menor tamaño) forrajeó más tiempo en

flores pequeñas como *S. cinnabarina* y *F. paniculata* (especies con baja producción de néctar 0.70 μ l: *sensu* Partida-Lara 2011 y 3.09 μ l respectivamente).

Lampornis amethystinus es más grande que *H. leucotis* y ambas especies usaron las flores de *F. splendens*. Las interacciones antagonistas de *L. amethystinus* fueron intra-específicas, esta especie invirtió más tiempo en el forrajeo a diferencia de *H. leucotis* que posó más tiempo. Únicamente registramos una interacción inter-específica. Probablemente por la diferencia en el peso corporal de ambas especies.

Las cuatro especies de colibríes usaron a *P. membranacea*. Esta especie fue la única con amplia floración (febrero-agosto) y la más abundante con respecto a las cinco especies de plantas usadas por los colibríes, ya que presentó mayor número de parches florales. En *P. membranacea*, los colibríes *E. fulgens* y *L. amethystinus* fueron los que invirtieron más tiempo en las actividades de forrajeo y posa. También tuvieron mayor número de interacciones antagonistas, comparadas con *L. rhami* y *H. leucotis*. *Eugenes fulgens* y *L. amethystinus* con frecuencia coincidieron en el uso de *P. membranacea*, este factor pudo haber influido en que tuviesen mayor número de interacciones antagonistas. Según Eberhard e Ewald (1994) el uso de un parche floral por al menos dos especies de colibríes puede incrementar las interacciones antagonistas.

En este estudio *E. fulgens* permaneció más tiempo posado mientras *L. amethystinus* forrajeaba en el mismo parche floral. Las especies de colibríes de mayor tamaño, pueden permanecer posadas más tiempo y permitir que especies de menor tamaño forrajeen (Cotton 1998, Temeles *et al.* 2005).

Lampornis amethystinus fue la especie que vocalizó más tiempo mientras posaba y usó de forma frecuente a *P. membranacea*. Las vocalizaciones emitidas pueden ser necesarias para establecer las interacciones intra-específicas y la comunicación en el ensamble (Ornelas *et al.* 2002). Esto ocurrió en uno de los parches florales de *P. membranacea*, donde hubo registros de dos machos de *L. amethystinus* vocalizando. En este mismo parche registramos a esta especie alimentarse de *Centropogon grandidentatus*. Schumann (1999) también reporta que *L. amethystinus* se alimenta de *Centropogon afinis*. No obstante, debido al bajo número de registros que obtuvimos no lo consideramos para el análisis en este estudio.

Las especies de colibríes de menor tamaño y con pico corto pueden usar flores pequeñas (Maruyama *et al.* 2012). Es posible que el bajo número de registros de *L. rhami* en *P. membranacea* sea porque coincidió con la floración de *Styrax argenteus* (flor de menor tamaño). Además *L. rhami* forrajeó y posó más tiempo en *S. argenteus*, este resultado difiere a lo encontrado por Partida-Lara *et al.* (2012) en la Reserva Ecológica Huitepec, ya que *L. rhami* forrajeó más tiempo en *P. membranacea*.

Las diferencias corporales entre especies que usan un mismo recurso influyen en que las interacciones antagonistas sean desiguales (Basset 1995). *Lamprolaima rhami*, *L. amethystinus* y *H. leucotis* usaron las flores de *Styrax argenteus* y las tres especies difieren en tamaño. A pesar de que *L. rhami* es la más grande de las tres, tuvo interacciones antagonistas con *L. amethystinus* y *H. leucotis* y las desplazó en más de una ocasión. Se esperaba que especies de mayor tamaño tuviesen menos interacciones antagonistas. Sin embargo los resultados mostraron que los patrones en el uso de las plantas con flor, como la fuerte asociación de *L. rhami* con *S. argenteus*, y

las diferencias corporales pudieron determinar el antagonismo (Basset 1995, Cotton 1998).

Lamprolaima rhami es una especie rara, endémica y durante la época reproductiva migra altitudinalmente (>1500 msnm; Schuchmann 1999). A *L. rhami* la registramos hasta finales de junio y fue quien más uso las flores del género *Styrax*. Estas flores son polinizadas mayormente por insectos y con menor frecuencia por colibríes (Maruyama *et al.* 2012). La polinización de estas plantas puede beneficiarse por el grado de especialización del vertebrado (Fleming y Muchhala 2008). Con base en estas premisas es posible que *L. rhami* favoreciera la polinización de *S. argenteus* ya que forrajeó más tiempo en esta planta comparada con *P. membranacea*.

Hylocharis leucotis usó nueve especies de plantas con flor (distribuidas en estratos medios y bajos), y algunas con flores de menor tamaño (*S. cinnabarina*, *F. paniculata* y *S. argenteus*). Las características fenotípicas de *H. leucotis* como el peso corporal y el pico corto influyeron en la posibilidad de alimentarse de una gran variedad de flores. Los colibríes generalistas y de menor tamaño forrajean en plantas con racimos de flores con distribución espaciada y que usualmente son polinizadas por insectos (Feinsinger y Colwell 1978, Maruyama *et al.* 2012).

Rosenzweig (1981) y Tokeshi (1999) mencionan que las diferencias en el peso corporal y la longitud del pico influyen en el uso de los recursos y como resultado ocurre la diferenciación de nichos. Esto concuerda con Justino *et al.* (2011), donde las características morfológicas de los colibríes, como el peso corporal influyó en la selección de plantas con flor en las que forrajearon. *Eugenes fulgens*, *L. amethystinus* y *L. rhami* se comportaron como especialistas y *H. leucotis* como generalista. Las cuatro especies forrajearon en *P. membranacea*, sin embargo *E. fulgens* y *L. amethystinus* son

especies más grandes y sus requerimientos energéticos son más altos, por lo tanto, las ocurrencias de forrajeo en *P. membranacea* (159 y 72 respectivamente) son mayores que las de *L. rhami* y *H. leucotis*.

En comunidades donde se encuentran especies con cercanía taxonómica pueden existir diferencias en el tamaño corporal y en el uso de los recursos. Estas distinciones entre las especies y en las interacciones organismo-recurso, facilitan la diferenciación de nichos e involucra recompensas como la reducción de la competencia (Chesson 2000). *Eugenes fulgens* y *L. amethystinus* forrajearon y posaron en los parches florales de *P. membranacea*. Durante mayo, *E. fulgens* posó más tiempo en los parches florales más altos y en junio posó menos tiempo. *Lampornis amethystinus* invirtió más tiempo en las actividades de forrajeo y de posa. Estas diferencias espacio temporales permitieron que hubiese un reparto en el uso del recurso alimento y la recompensa pudo ser la disminución de la competencia (Cody 1974, Tokeshi 1999, Kneitel y Chase 2004).

Las diferencias en el peso corporal entre las cuatro especies de colibríes y la variación de la floración en las seis especies de plantas con flor influyeron en las interacciones antagonistas y en el uso de las plantas. *Hylocharis leucotis*, la especie más pequeña tuvo el mayor número de interacciones antagonistas. *Eugenes fulgens* y *L. amethystinus* coincidieron en *P. membranacea*, la presencia de ambas especies influyó en el tiempo que invirtieron en el forrajeo y en la posa, así como en sus interacciones antagonistas. Factores como la diferencia en el peso corporal y la conducta de forrajeo pudieron influir en el uso de las plantas con flor y por lo tanto en la diferenciación de nichos. El factor que pudo definir el reparto de los recursos entre los

colibríes *E. fulgens* y *L. amethystinus* fue la variación en el uso de los parches de *Passiflora membranacea*.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el apoyo de la Dra. Clementina González por sus comentarios y aportaciones al documento, al Dr. Hugo Perales Rivera por sus sugerencias en las pruebas estadísticas y al M. en C. Jorge Castellanos Albores por su apoyo en el manejo de la base de datos.

LITERATURA CITADA

- Basset, A. 1995. Body size-related coexistence: An approach through allometric constraints on home range use. *Ecology* 76:1027-1035.
- Breedlove, D. E., P.E. Berry y P.H. Raven. 1982. The Mexican and Central American Species of *Fuchsia* (Onagraceae) except for sect. *encliandra*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 209-234.
- Brown, J.S. 1989. Desert rodent community structure: A test of four mechanisms of coexistence. *Ecological Monographs* 59:1-20.
- Büchi, L.P., A. Christian y A.H. Hirzel. 2009. The influence of environmental spatial structure on the life-history traits and diversity of species in a metacommunity. *Ecological Modelling* 220:2857-2864.
- Burquez, A. y S.A. Corbet. 1991. Do flowers reabsorb nectar? *Functional ecology* 5:369-379.
- Calf, K.M., C.T. Downs y M.I. Cherry. 2001. Territoriality and breeding success in Gurney's sugarbird, *Promerops gurneyi*. *African Zoology* 36:189-195.

- Carranza González, E. 1993. Stryracea. Flora del Bajío y Regiones adyacentes. 30:1-12.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. Annual Reviews of Ecological Systems 31:343-366.
- Cody, M.L. 1974. Competition and the structure of bird communities. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Collins, B.G., J. Grey y S. McNee. 1990. Foraging and nectar use on nectarivorous bird communities. Studies in Avian Biology 13:110-121.
- Cotton, P.A. 1998. Temporal partitioning of a floral resource by territorial hummingbirds. Ibis 140:647-653.
- Dearbor, C. 2011. Interspecific territoriality by Rufus tailed Hummingbird (*Amazilia tzacatl*): effects of intruder size and resource value. Biotropica 30:306-313
- Dytham, C. 2011. Choosing and using statistics: a biologist's guide. Third edition. Blackwell Press, Oxford, UK.
- Eberhard, J.R. y P.W. Ewald. 1994. Food availability, intrusion pressure and territory size: an experimental study Anna's hummingbirds (*Calypte anna*). Behavioral Ecology Sociobiology 34:11-18.
- Ewald, P.W. y G.H. Orians. 1983. Effects of resource depression on use of inexpensive and escalated aggressive behavior: experimental tests using Anna Hummingbirds. Behavioral Ecology Sociobiology 12:95-101.
- Feinsinger, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. Ecological Monographs 48:269-287.
- Feinsinger, P. y R. Colwell. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. American Zoologist 18:779-795.

- Ficken, M., K.M. Rusch, S.J. Taylor y D.R. Powers. 2000. Blue-throated hummingbird song: a pinnacle of nonoscine vocalizations. *Auk* 117: 120–128.
- Fleming T.H. y N. Muchhala. 2008. Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *Journal of Biogeography* 35:764-780.
- Forthoother, R.N., E. Sul Lee y M. Hernandez. 2007. *Biostatistics: A guide to design, analysis and discovery*. Academic Press, London UK.
- HilleRisLambers, J., P.B. Adler, W.S. Harpole, J.M. Levine y M.M. Mayfield. 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annual review of ecology, evolution and systematics* 43:227-248.
- Hixon, M.A., L.F. Carpenter y D.C. Paton. 1983. Territorial area, flower density, and time budgeting in hummingbirds: an experimental theoretical analysis. *The American Naturalist* 122: 366–391.
- Justino, D.G., P.K. Maruyama y P.E. Oliveira. 2012. Floral resource availability and hummingbird territorial behaviour on a Neotropical savanna shrub. *Journal of Ornithology* 153: 189–197.
- Knees, S. 1989. *Cirsium subcoriaceum* Compositae. *Curtis's Botanical Magazine* 6:163–166.
- Kneitel, J.M. y J.M. Chase. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* 7:69–80.
- Lara, C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* 13:23–29.
- Leibold, M.A. y M.A. Mcpeek. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87:1399–1410.

- Li, H. y J.F. Reynolds. 1995. On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos* 73:280–284.
- Martin, P. y P. Bateson. 1993. *Measuring behavior: an introductory guide*. Second Edition. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Maruyama, P.K., L.N. Custódio y P.E. Oliveira. 2012. When hummingbirds are the thieves: visitation effect on the reproduction of Neotropical snowbell *Styrax ferrugineus* Nees&Mart (Styracaceae). *Acta Botanica Brasilica* 26:58–64.
- Mittelbach, G.G., C.F. Steiner, S.M. Scheiner, K.L. Gross, H.L. Reynolds, R. B. Waide, M. R. Willig, S. I. Dodson y L. Gough. 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82:2381–2396.
- Ornelas, J.F., C. González y J. Uribe. 2002. Complex vocalizations and aerial displays of the Amethyst-Throated Hummingbird (*Lampornis amethystinus*). *The Auk* 119:1141-1149.
- Partida-Lara, R. 2011. Abundancia de colibríes y el uso de las flores en la Reserva Ecológica Huitepec. Tesis de maestría, El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
- Partida-Lara, R., P.L. Enríquez, J.L. Rangel-Salazar, C. Lara y M. Martínez Ico. 2012. Abundancia de colibríes y uso de flores en un bosque templado del sureste de México. *Revista de Biología Tropical* 60:1–10.
- Pimm, S.L., M.L. Rosenzweig y W. Mitchell. 1985. Competition and food selection: Field test of a theory. *Ecology* 66:798–807.
- Powers, D.R. y T. Mckee. 1994. The effect of food availability on time and energy expenditures of territorial and non-territorial hummingbirds. *Condor* 96:1064–1075.

- Pyke, G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:523–575.
- Ramírez, N., S. Ochoa, M. González y P. Quintana. 1998. Análisis florístico y sucesional en la estación biológica Cerro Huitepec, Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* 44:59 – 85.
- Recher, H.F. 1990. Specialist or generalist: Avian response to spatial and temporal changes in resources. *Studies in Avian Biology* 13:333–336.
- Rosenzweig, M.L. 1981. A theory of habitat selection. *Ecology* 62:327–335
- Schuchmann, K.L. 1999. Family Trochilidae (Hummingbirds). Pages 468-680 *in* Handbook birds of the world. Volume 5. Barn-owls to hummingbirds. Lynx Editions, Barcelona, Spain.
- Temeles, E., R. Goldman y A. Kudla. 2005. Foraging and territory economics of sexually dimorphic purple-throated caribs (*Eulampis jugularis*) on three Heliconis Morphs. *Auk* 122:187–204.
- Tokeshi, M. 1999. Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives. University Press Cambridge, Great Britain.
- Wilson, S.D. y J. Yoshimura. 1994. On the coexistence of specialists and generalists. *The American Naturalist* 144:692–707.
- Wester P. y R. Claben-Bockhoff. 2007. Floral diversity and pollen transfer mechanisms in bird-pollinated *Salvia* species. *Annals of Botany* 100:401-421.

Capítulo III

Conclusiones y Recomendaciones

La presente investigación aporta evidencia sobre cómo ocurre la coexistencia en una comunidad de colibríes a nivel local. Las diferencias en el peso corporal entre las cuatro especies de colibríes y la variación en el uso de las plantas con flor son factores que pueden revelar su coexistencia. Las diferencias corporales pueden definir la jerarquía dentro del ensamble de colibríes de la Reserva Ecológica Huitepec. El forrajeo y la posa, fueron las actividades que determinaron las diferencias en el uso de las plantas con flor. El volumen de néctar de la planta con flor más abundante en el estudio no determinó las diferencias en el uso de los recursos. El tiempo que invirtieron los colibríes en las flores es resultado de la interacción colibrí-flor que ocurrió durante el estudio y cómo el forrajeo y la posa fueron las actividades que predominaron frente a la vocalización y a las interacciones antagonistas.

A través del registro de cinco actividades de las cuatro especies de colibríes fue posible aportar información sobre cuándo, cómo y dónde usan las seis especies de flor en la Reserva Ecológica Huitepec. La coexistencia entre las especies de colibríes, *E. fulgens*, *L. rhami*, *L. amethystinus* y *H. leucotis*, la observamos a través de la variación en la floración de, *C. subcoriaceum*, *S. cinnabarina*, *F. splendens*, *P. membranacea*, *F. paniculata* y *S. argenteus*.

Las conclusiones con base en las hipótesis son las siguientes: (1) El peso corporal influyó en las interacciones antagonistas. Sin embargo otro factor que determina las interacciones e inter e intra-específicas es que al menos dos especies de colibríes usen la misma especie de planta. (2) Las actividades de forrajeo y posa fueron las que determinaron la variación en el uso de las plantas con flor. (3) El volumen de néctar de la planta con flor *Passiflora membranacea* no influyó en el tiempo que *E. fulgens* y *L. amethystinus* invirtieron en la posa y en el forrajeo.

El peso corporal y el tiempo invertido en el forrajeo influyen en las interacciones antagonistas (Brown, et al., 1978; Cotton, 1998).

La disponibilidad de flores de *P. membranacea* pudo influir en el tiempo invertido en el forrajeo y en la posa de *E. fulgens* y *L. amethystinus* (Brown et al., 1978; Justino, et al., 2012). *Eugenes fulgens* y *L. rhami* fueron las especies con mayor peso corporal e invirtieron más tiempo en el forrajeo en *P. membranacea* y *S. argenteus* (respectivamente). Las especies usaron el recurso en relación con su tamaño corporal (Basset, 1995)

El gradiente en los hábitos de forrajeo entre generalistas como *H. leucotis* y especialistas como *E. fulgens*, *L. rhami* y *L. amethystinus* influyeron en las especies de plantas con flor que usaron y en el tiempo que forrajearon (Collins et al., 1990; Recher, 1990; Temeles, et al., 2005). Las cuatro especies de colibríes usaron a *P. membranacea*, no obstante *E. fulgens* y *L. amethystinus* invirtieron más tiempo en el forrajeo y en la posa. Esto pudo deberse a los requerimientos energéticos que provee *P. membranacea*. También es posible que haya un grado de competencia inter-específica (*E. fulgens* y *L. amethystinus*) al compartir una especie planta con flor (*P. membranacea*) (Hilty, 1994; Tokeshi, 1999; Temeles, et al., 2005).

En relación con los métodos, es crucial poner atención en el diseño de muestreo, ya que eso determinó la naturaleza de los datos, los resultados obtenidos y los análisis estadísticos que realicé. La presencia de las especies de colibríes, depende de las plantas con flor que están disponibles. El tiempo que invirtieron en el forrajeo, posa, vocalización con forrajeo, vocalización con posa y el número de interacciones antagonistas, depende de las especies de plantas con flor que están disponibles. Los resultados con respecto a las conductas mostradas, estuvieron anidados a las plantas con flor disponibles. Por lo tanto los resultados que manejamos son las actividades que ocurrieron en las especies de plantas en floración que usan los colibríes.

Al realizar el estudio conductual de los colibríes asociados a los parches de plantas con flor que usan, es importante tener ubicados en un mapa cuáles son esos parches florales y asignarles un nombre común. Porque si nos basamos únicamente en las posiciones satelitales nos arriesgamos a confundir las lecturas por el error del geoposicionador y por factores ambientales como la nubosidad. Estimar el área de los parches florales, la densidad de flores y la producción de néctar son variables que pueden responder cómo cambia el recurso que usan los colibríes.

En estudios conductuales con organismos móviles como los colibríes sería útil emplear una cámara de video debido a la precisión de los registros. Finalmente, es conveniente saber en qué etapa reproductiva se encuentra el organismo, ya que eso puede cambiar la dinámica conductual.

Recomendaciones para la conservación de los colibríes

Es posible que subestimemos reservas que están a nuestro alcance como el Huitepec. Sin embargo gracias a los esfuerzos que se han realizado y a su condición de Reserva Ecológica, es el refugio de diversas poblaciones silvestres donde algunas especies como *Lamprolaima rhami* (colibrí ala castaña), tienen categorías de riesgo. En este sentido, estudios sobre la dinámica poblacional donde estimemos las tasas de natalidad a través del monitoreo de nidos y del estudio conductual de las hembras en época reproductiva, serían útiles para saber cómo se encuentran las poblaciones de colibríes. Finalmente estos estudios conductuales podrían integrarse a los programas de manejo ya que nos brindan información sobre dónde se encuentran las especies y cómo y cuándo utilizan los recursos. Con base en esta información podemos saber qué áreas son importantes para su conservación.

Literatura citada en el capítulo I y III

- Basset, A., 1995. Body size-related coexistence: An approach through allometric constraints on home range use. *Ecology*, 76(4), pp.1027-1035.
- Berger-Tal, O., Polak, T., Oron, A., Lubin, Y., Kotler B.P. y Saltz. D., 2011. Integrating animal behavior and conservation biology: a conceptual framework. *Behavioral ecology*, 22(2), pp.236-239.
- Brown, J.S., 1989. Desert rodent community structure: A test of four mechanisms of coexistence, *Ecological Monographs*, 59(1), pp.1-20.
- Büchi, L.P., A. Christian y Hirzel, A.H., 2009. The influence of environmental spatial structure on the life-history traits and diversity of species in a metacommunity. *Ecological Modelling*, 220(21), pp.2857-2864.
- Castellanos, M.C., P., Wilson y Thomson, J.D., 2004. 'Anti-bee' and 'pro-bird' changes during the evolution of hummingbird pollination in *Penstemon* flowers. *Journal of evolutionary biology*, 17(4), pp.876-885.
- Chesson, P., 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Reviews of Ecological systems*, 31, pp.343-366.
- Collins, B.G., Grey, J. y McNee, S., 1990. Foraging and nectar use on nectarivorous bird communities. *Studies in Avian Biology*, 13, pp.110-121.
- Cotton, P.A., 1998. Temporal partitioning of a floral resource by territorial hummingbirds. *Ibis*, 140(4), pp.647-653.

- Dearbor, C., 2011. Inter-specific territoriality by Rufus tailed Hummingbird (*Amazilia tzacatl*): Effects of intruder size and resource value. *Biotropica*, 30(2), pp.306-313.
- Diario Oficial de la Federación, DOF. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059. 2001. Norma oficial mexicana que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y sujetas a protección especial, y que establece especificaciones para su protección. Diario Oficial de la Federación, México.
- Duckworth, R.A., 2008. The role of behavior in evolution: a search for mechanism. *Evolutionary Ecology*, 23(4), pp.513-531.
- Enríquez, P.L. y Rangel, J.L., 2009. La reserva ecológica Huitepec. *Biodiversitas*, 85, pp.6-10.
- Feinsinger, P. y Colwell, R.K., 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist*, 18(4), pp.779-795.
- Fleming, T.H. y Muchhala, N., 2008. Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate systems. *Journal of Biogeography*, 35(4), pp.764-780.
- González-Espinosa, M., Meave, J.A., Ramírez-Marcial, N., Toledo-Aceves, T., Lorea-Hernández, F.G. y Ibarra-Martínez G., 2012. Los bosques de niebla de México: conservación y restauración de su componente arbóreo. *Ecosistemas*, 21(1-2), pp.36-52.
- Hilty, S.L., 1994. Birds of tropical America: *A watcher's introduction to behavior, breeding and diversity*. Austin: University of Texas Press.

- Hixon, M.A., Carpenter, L.F. y Paton, D.C., 1983. Territorial area, flower density, and time budgeting in hummingbirds: An experimental theoretical analysis. *The American Naturalist*, 122(3), pp.366–391.
- HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M. y Mayfield, M.M., 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annual review of ecology, evolution and systematics*, 43(1) pp.227-248.
- Howell, S. y Webb, S., 1995. *A guide to the birds of Mexico and Northern Central America*. New York USA: Oxford University Press.
- Justino, D.G., Maruyama, P.K. y Oliveira, P.E., 2012. Floral resource availability and hummingbird territorial behaviour on a Neotropical savanna shrub. *Journal of Ornithology*, 153(1), pp.189–197.
- Kneitel, J.M. y Chase, J.M., 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters*, 7(1), pp.69–80.
- Kotler, B.P., Morris, D.W. y Brown, J.S., 2007. Behavioral indicators and conservation: Wielding “The Biologist Tricordes”. *Israel Journal of Ecology & Evolution*, 53, pp.237-244.
- Leibold, M.A. y Mcpeek, M.A., 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, 87(6), pp.1399–1410.
- Li, H. y Reynolds, J.F., 1995. On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos*, 73(2), pp.280–284.

- Partida-Lara, R., Enríquez, P.L., Rangel-Salazar, J.L., Lara, C. y Martínez Ico, M., 2012. Abundancia de colibríes y uso de flores en un bosque templado del sureste de México. *Revista de Biología Tropical*, 60(4), pp.1–10.
- Pimm, S.L., Rosenzweig, M.L. y Mitchell, W., 1985. Competition and food selection: field test of a theory. *Ecology*, 66(3), pp.798–807.
- Ramírez, N., Ochoa, S., González, M. y Quintana, P., 1998. Análisis florístico y sucesional en la estación biológica Cerro Huitepec, Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana*, 44, pp.59 – 85.
- Recher, H.F., 1990. Specialist or generalist: Avian response to spatial and temporal changes in resources. *Studies in Avian Biology* 13:333-336.
- Rosenzweig, M.L., 1981. A theory of habitat selection. *Ecology*, 62(2), pp.327–335.
- Schuchmann, K.L., 1999. Family Trochilidae (Hummingbirds). In: Handbook birds of the world. Volume 5. Barn-owls to hummingbirds. Barcelona, Spain: Lynx Editions. pp. 468-680
- Sibley, A., 2001. *The Sibley Guide to Bird Life and Behavior*. New York, USA Alfred Knopf.
- Sutherland, W.L., 1998. The importance of behavioral studies in conservation biology. *Animal Behavior*, 56(4), pp.801-809.
- Temeles, E., Goldman, R. y Kudla, A., 2005. Foraging and territory economics of sexually dimorphic purple-throated caribs (*Eulampis jugularis*) on three Heliconis Morphs. *Auk*, 122(1) pp.187–204.

Tokeshi, M., 1999. *Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives*.

Cambridge: University Press.