



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

Comiendo juntos: Segregación espacial y  
temporal de colibríes forrajeando en *Penstemon  
roseus* (Scrophulariaceae).

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGA

P R E S E N T A N :

MONICA FLORES GONZÁLEZ  
KARINA LUMBRERAS FUENTES



DIRECTOR DE TESIS:  
DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ

2006



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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

1. Datos del alumno 1  
Flores  
González  
Monica  
58 39 73 66  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
098256417
2. Datos del alumno 2  
Lumbreras  
Fuentes  
Karina  
56 74 01 43  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
098044203
3. Datos del tutor  
Dr.  
Carlos Alberto  
Lara  
Rodríguez
4. Datos del sinodal 1  
Dra.  
Margarita  
Martínez  
Gómez
5. Datos del sinodal 2  
Dra.  
Katherine  
Renton
6. Datos del sinodal 3  
Dr.  
Carlos Rafael  
Cordero  
Macedo
7. Datos del sinodal 4  
Dr.  
Alejandro  
Córdoba  
Aguilar

8. Datos del trabajo escrito

Comiendo juntos: Segregación espacial y temporal de colibríes forrajeando en *Penstemon roseus* (Scrophulariaceae).

Observación de 8 especies de colibríes en La Malinche, Tlax.

59 p

2006

## **AGRADECIMIENTOS**

**MONICA**

*En especial:*

*Con toda nuestra amistad, admiración y respeto a nuestro Director de Tesis:*

*Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez*

*Por todo el apoyo que nos brinda para que esta tesis se concluyera, por compartir sus conocimientos y sus experiencia.*

*Por darnos de su tiempo y por la paciencia brindada a sus dos alumnas en este arduo camino.*

*Con todo mi agradecimiento y respeto a:*

*Dra. Margarita Martínez Gómez.*

*Dra. Katherine Renton.*

*Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo.*

*Dr. Alejandro Córdoba Aguilar.*

*A cada uno de los revisores, por su tiempo y sus enriquecedores comentarios aportados a esta tesis.*

*Con cariño:*

*A los profesores de la Facultad de Ciencias, que día a día con su dedicación y amor por la biología nos abren un sin fin de panoramas e ideas.*

*Por forjar cada una de las generaciones con su ejemplo y dedicación.*

*A los profesores de la Escuela Nacional Preparatoria No. 9, por todos los consejos y aprendizajes, por ser más que profesores, y guiarnos en el momento que tenemos que tomar las decisiones más difíciles*

**MONICA**

**Con amor, respeto y gratitud:  
A mi Alma Mater:**

**La Universidad Nacional Autónoma de México**

*Por este tiempo que en el que he crecido en tu seno, por todas y cada una de las experiencias que me has brindado.*

*Por enseñarme que existe un universo de conocimientos y de formas de ser y pensar, por que en ti aprendí a no claudicar por más difícil que parezca.*

*Por darme los mejores años de mi juventud, y por brindarme la oportunidad de conocer gente maravillosa.*

**A DIOS.**

*Por darme la dicha de ser feliz, y haber puesto en mi vida personas maravillosas, por darme una hermosa familia.*

*Gracias por darme la amistad de personas que supieron escucharme y entenderme en los momentos en que más lo necesitaba. Por ayudarme a aprender que amor, familia, amistad no son palabras, sino lo más hermoso sobre el planeta.*

*Y finalmente por que me diste la fuerza y paciencia para salir adelante.*

**Con todo mi amor y cariño**

**A Mis Padres:**

**J. Feliz Flores P. y Mónica P. González R.**

*No solo tengo que agradecer que me hayan dado la vida, sino por todo el amor y apoyo que me han dado, por enseñarme que lo más importante de la vida es que hay que afrontarla aunque duela.*

*A mi madre por llorar con migo cuando creía que las cosas para mi eran negras, por sobarme el alma cuando más lo necesitaba, por enseñarme a luchar por mis sueños, por hacer de mi infancia la época mas maravillosa de mi vida, por darme un mundo de ensueños, por que estas presente en mi mente y mi corazón por todo eso y más te dedico mis triunfos y mis logros.*

*A mi padre por que aunque llegabas cansado de trabajar siempre te preocupaste por nosotros, y aun te sigues preocupando, por darme tu juventud y tu tiempo aunque en ocasiones no lo comprendiera, por que de ti nació el amor que siento por la Universidad, por confiar en mi, por los besos que me diste en la frente cuando creíste que estaba dormida, por que sabias cuando me sentía mal y con una caricia me decías “te quiero”, por eso y mucho más te dedico cada una de mis victorias.*

MONICA

*Con un gran abrazo y amor a*

*Mis hermanos:*

*Por acompañarme en todo momento, por existir y dejarme conocerlos.*

*A ti Sani, por perdonarme cada una de las veces que te hice sentir mal, Por tus palabras de aliento cuando ya no tenía fuerzas o estaba a punto de darme por vencida, por enseñarme a perdonar, por todas y cada una de las noches en que el silencio fue nuestro cómplice de risas, de lagrimas, por ser la mejor hermana que pude haber tenido, por que siempre serás mi hermanita.*

*A ti Alvaro, por que aunque en ocasiones estuviera triste o cansada siempre supiste arrancarme una sonrisa, por tus cariños, por tus apapachos, por tu comprensión, por dejarme conocerte, por que desde niños has sido mi cómplice de travesuras, por todos los momentos que pasamos juntos, por enseñarme a darle el verdadero peso a las cosas, y por recordarme el verdadero significado de la familia.*

*A ti Diego, por que me has enseñado que nunca estamos solos, que la gente da sorpresas, por enseñarme a que hay que tener fuerza y valor para enfrentarse a la vida, por enseñarme que en un minuto podemos derrumbarnos, y es en ese instante es cuando la gente que en verdad nos ama esta a nuestro lado.*

*Con un amor, admiración y respeto a mis abuelos:*

*Mamá Marci y Papá Lupe*

*Mamá Rita y Papá Ismael*

*Por los consejos que me dan cuando platico con ellos, por preocuparse de mí, por hacerme participe de sus experiencias, por que con sus pláticas me muestran lugares y tiempos que nunca llegare a conocer, por apoyarme y saber que puedo contar con ustedes, por todos aquellos momentos maravillosos que paso a su lado y por los recuerdos en los que están presentes. Los amo.*

*Con mucho cariño a mis tíos:*

*Por darme todo su apoyo, por preocuparse por mí, por todas aquellas platicas, por sus consejos, por todos los momentos que pasamos juntos, por enseñarme a ser de lucha, y salir adelante, por formar parte de mi vida, por alentarme a realizar mis sueños, por dejarme conocer segmentos de su vida, por estar en cada paso de mi vida. Gracias: María, Guadalupe, Oscar, Luis, Rogelio, David, Antonia, Isabel, Arturo, María, Miguel, Librado, Lupe, Benito, Josefina.*

**MONICA**

*Con un fuerte abrazo y gran cariño a mis primos:*

*Por las travesuras realizadas desde niños, por todo su afecto que me han mostrado, por la confianza que me han dado, por dejarme ser su confidente y en ocasiones poder ayudarlos, por las múltiples alegrías que hemos pasado juntos, por dejarme ser y por mostrarse tal cual son, por que a pesar de la distancia día a día crece el lazo que nos une, por todos los momentos que pasamos juntos: Norma, Vero, Roge, Marquitos, Jorge, Dany, Lalo, Beto, Toño, Ana, Gris, Mago, Gera, Gabino, Gabriel, Areli, Pepe, Ricardo, Abigail, Caro, Rita, Leo, Gracias por todo.*

*A ti Irving, con toda mi admiración y mi amor:*

*Por todos y cada uno de los consejos, por recordarme a tener paciencia, por que este tiempo en que hemos estado juntos me has dejado ver que hay más allá de tu apariencia, por dejarme conocerte tal cual eres, por enseñarme que también tienes sentimientos y que el dolor es igual en todas las personas, por enseñarme que el amor es desinteresado, por estar a mi lado en estos últimos meses que no han sido nada fácil, por todo el apoyo y el amor que me has brindado, por ser mi compañero de alegrías, tristezas y aprendizajes, por ser una pareja, por no soltar nunca mi mano y ser mucho mas que dos.*

*Gracias a tu familia, que me ha abierto las puertas de tu casa, a tu mamá por darme de su tiempo, por dejarme conocerla, y por hacerme participe de sus conversaciones y recuerdos. A ti Haydée por dejarme conocerte, por las platicas y los juegos, por tu forma de ser mil gracias.*



**MONICA**

*Con cariño, admiración y gratitud a mi  
Compañera de tesis y amiga:*

*Karina*

*Por todos los buenos momentos que pasamos al realizar esta tesis, por mostrarme lo hermoso de tu mundo aunque solo fuera un momento, por tu compañía en los momentos de desilusión, coraje, tropiezos y logros, por que de ellos ha habido en la realización de la tesis, y por que de ellos aprendimos a salir a delante, gracias por permitir recorrer este camino juntas que ya llega a su final.*

*Con mucho cariño, y gratitud a mis amigas:*

*Aurea, Liliana, Nancy, Leidy, Karina, Varenka, Sara, Tatiana,  
Nelly, Mariana, Yolo, Nidia y Liz.*

*Por darme su amistad, aunque se que no soy la que mas contacto tiene con ustedes, quizás si una que las tiene muy presentes, a pesar de la distancia saben que son muy especiales para mi y que siempre podrán contar con migo.*

*Agradezco cada momento y palabra de aliento que me brindaron en la realización de la tesis y en los momentos más difíciles, gracias por dejarme conocerlas, gracias por los momentos hermosos, por los juegos, las pláticas, por escucharme, por su apoyo y su cariño.*

*Con cariño a mis amigos:*

*Irving, Oscar, César, Fernando, Salomón, Alejandro e Israel. Gracias por todos sus consejos y comentarios, por enseñarme a ver la vida desde sus ojos, por dejarme ver que hay más haya de los mitos, por todo el apoyo que me han brindado y por las múltiples lecciones que me han hecho participe, por todo su apoyo y sus frases de aliento. A ti Javier, que aunque te recuerdo poco y ya no estas fuiste mi primer amigo y me enseñaste tanto de tu vida y de tu muerte.*

**MONICA**

*Gracias a aquellas personas que aun con poco tiempo de conocerlos me brindaron su amistad, gracias por los momentos que pasamos juntos, y por las charlas y las risas que hemos compartido: Erick, Mike, Marco, Ixchel, Andrea, Martha, Ruth, Pau, Graciela, Miriam, Jorge, Adriana, Isis, Ariana, Lili, Mari, Josué, Arturo mil gracias por todo.*

*Gracias a aquellas personas que a pesar de que no tengo gratos ni buenos recuerdos de ellas, me han enseñado cual es el camino de vida, aquellas personas que me han enseñado a perdonar y no darle más valor a las cosas del que tienen, agradezco a aquellas personas que con dolor me enseñaron a perdonar y madurar. Gracias a aquellas personas que me enseñaron que la cobardía no deja más que incertidumbre y miedo en la vida. Gracias a aquellas personas que me enseñaron a perseverar.*

*A ti Monica, por que en este largo camino que te queda por recorrer sabes que no importa cuan difícil parezca podrás sacar las fuerzas necesarias, aprender que nunca estarás solas, pues siempre contarás con migo, por tus locuras y tus desvaríos por tu afán de conservar el alma niña, por perdonar y perdonarte en este largo camino que es la vida, te quiero.*

*“Gracias a todos y cada uno por estar en mi pasado, mi presente y mi futuro”  
Gracias por dejarme conocer el amor.  
Y sobre todo, Gracias a ti Vida.*

## AGRADECIMIENTOS Y DEDICATORIAS

**Karina**

***Al Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez:***

*...Por ser un modelo de valor y sabiduría, por tu generosa labor de transmitir el saber, por tu entusiasmo, tus consejos y sugerencias, por tu apoyo, tiempo y dedicación, por ayudarnos a salir adelante y sobre todo por ser parte fundamental en el desarrollo y cumplimiento de esta meta...*

**GRACIAS**

***A nuestros revisores (Dra. Margarita Martínez, Dra. Katherine Renton, Dr. Carlos Cordero y Dr. Alejandro Córdoba):***

*...Por su gran apoyo y motivación para la culminación de nuestros estudios profesionales y para la elaboración de esta tesis; gracias por su tiempo, por impulsar el desarrollo de nuestra formación profesional, por sus valiosos comentarios pero ante todo, GRACIAS por su confianza,*

**GRACIAS...**

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO:**

*Por haber sido mi casa de estudios, lugar donde crecí y aprendí a amar no solo la ciencia sino también a mi país a través de la educación y la cultura; gracias porque en esta universidad conocí a los profesores (Facultad de Ciencias) quienes por medio de sus conocimientos me han abierto los ojos a un sin fin de maravillas que solo el saber podría mostrarme.*

*... Gracias por permitirme ser parte de una generación de triunfadores y gente productiva para el país.*

## AGRADECIMIENTOS Y DEDICATORIAS

### Karina

***Con amor a mis padres (Elizabeth Fuentes e Ismael Lumbreras):***

*A quienes dedico y con quienes comparto este logro, no solo por haber estado ahí a lo largo de este duro camino sino también por haberme dado la vida y haberme educado, por soportar mis errores, por cultivar e inculcar ese sabio don de la responsabilidad, por infundir la ética y el rigor necesarios para transitar por la vida.*

*Gracias porque con su presencia han hecho de mi una persona fuerte que no se rendirá aún con la ausencia de tiernas palabras y dulces caricias.*

***A mi hermana (Kitzia):***

*...Gracias por existir y ser parte de mi mundo, y aunque no tengamos una relación fraternal sabes que al estar aquí, me haces feliz. Gracias también por querer, criar y maleducar a nuestros retoños (Kero, Mei y Kamui)*

***Para mi abue (Socorro):***

*Con amor para ti, que has sido la mejor abuela del mundo, capaz de llenar el vacío que dejan en mi corazón los ausentes... GRACIAS*

***Con amor para Poncho:***

*Por haber recorrido este camino siempre a mi lado, por ayudarme a crecer, por creer en mi, por darme confianza y amor... gracias por enseñarme de todo un poco pero sobre todas las cosas, te agradezco nunca haberme abandonado aún en los peores momentos de mi vida, por ser mi paño de lágrimas y por siempre tenderme una mano para sostenerme.*

## AGRADECIMIENTOS Y DEDICATORIAS

### Karina

***Ary, Itze y Mine:** Gracias por enseñarme a disfrutar de la vida, por abrirme los ojos al verdadero significado de la amistad. Sé que la distancia no importan cuando los corazones están unidos por lazos irrompibles de amor y amistad (eso me lo han enseñado ustedes).*

*Nunca olviden que su esencia siempre va conmigo.*

***Alí, Aideé, Eva, Iván, Manuel, Moniq', Néstor, Paco, Shenielle, Toño y Valdo:** Personas importantes en mi vida por inyectarle alegría a cada día y por haberme hecho partícipe de sus locuras y aventuras.*

*...y gracias **Jonathan** por ser una persona admirable, conocedora y con quien aprendo cosas increíbles con tus pláticas y consejos, que más que eso, son para mí, lecciones de vida.*

*Y para ti **Miguel**, las palabras no alcanzan para agradecerte todo lo que has hecho por mí, todo lo que me has dado y todo lo que hemos compartido. Sabemos que la palabra "amigos" no alcanza para describir el inmenso cariño que nos une. Gracias por tu tiempo, tu confianza, tu paciencia y tu cariño incondicional.*

*Con amor y cariño...*

*A **mi primo (Julián)** por su apoyo, ayuda, pero ante todo, por haberme adoptado como su prima, haciéndome ver que los lazos de sangre no son los únicos que pueden emparentar a las personas. Gracias por tantas horas de risas que no pueden medirse por su cantidad, pero sí por su calidad.*

## AGRADECIMIENTOS Y DEDICATORIAS

### Karina

#### **A Varenka:**

*...Por ser mi ejemplo a seguir, por enseñarme a luchar y seguir adelante aun cuando todo parece gris; por tu apoyo, tu comprensión, por darme un hombro para llorar y una mano para levantarme, por tus palabras de aliento pero sobre todo por escucharme... Muchas gracias*

#### **A Tatiana:**

*Gracias por ser mi "súper miguis", por enseñarme que la amistad supera cualquier obstáculo, aun los malos entendidos... gracias por estar cada vez más cerca de mi y por inyectarme de tu alegría, por robarme una sonrisa con las cosas más simples de la vida, pero sobre todas las cosas, por nunca soltar mi mano.*

#### **A Carolina:**

*Por haber sido mi ángel de la guarda por mucho tiempo, por la paz y la tranquilidad con que llenas mi vida con tu presencia, y por nunca negar que me que quieres (aunque sea un poquito menos de lo que te quiero a ti)... Gracias*

#### **A Juan (Juanito juanito color de café):**

*Por siempre estar en mí, dentro del corazón, apapachándome como solo tú sabes hacerlo, con tantas lindas palabras que llegan al alma.*

#### **A Erick:**

*Por ser mi amigo, mi cómplice, mi confidente y una persona que sabe curar el alma con su apoyo incondicional... Gracias por nunca dejarme sola y no dejarme vencer...*

## AGRADECIMIENTOS Y DEDICATORIAS

### Karina

#### **A Carlos Enrique:**

*Porque no solo eres un compañero sino un amigo, siempre dispuesto a ayudar y a robar una sonrisa no solo con tu cariño sino también con conocimientos. Gracias por enseñarme a luchar en compañía de los amigos, a hacer hasta lo imposible por realizar cada uno de nuestros sueños*

#### **A Sara:**

*Quien me ha mostrado que detrás de esa niña frágil se encuentra una mujer que enfrenta a la vida y se ríe de los problemas. Gracias por tus consejos, por tu confianza, amistad, por escucharme y por hacerme afrontar la vida con más madurez.*

#### **A Kike:**

*Me enseñarme que las apariencias engañan, que no siempre se es rudo por dentro y por fuera... Gracias por dejarme ver en ti ese enorme corazón que llevas dentro y que te hace ser una persona maravillosa y valiosa.*

#### **A todos los de la Universidad Autónoma de Tlaxcala:**



*En particular a todos los del CIF, por haber facilitado nuestro trabajo de campo, por compartir con nosotras las horas de comida y el necesario café por noche. Gracias Jorge Vázquez, Luisa Rodríguez, Bernardo y Humberto.*

**A los chicos de UNIVERSUM:**

*Con temor de olvidar algún nombre, quiero agradecerles a todos (Alma, Ángel, Arturo, Erika, Irving, Josué, Karla, Laura, Lisbeth, Marco\*, Martín, Miguel, Rocío, Roxana, Vanesa y Viridiana) por todo el tiempo que hemos compartido, por todo lo que me han enseñado, por todas las risas y consejos que me han dado...*

*Saben que son parte de mi presente y lo serán de mi futuro.*

*Los quiero...*

**Y en especial:**

**Con cariño y admiración a MONICA...**

*Que más que una compañera de tesis has sido y seguirás siendo una gran amiga con quien aprendí muchas cosas, viví grandes aventuras, reí, lloré, sufrí los golpes de la vida y el dolor de las palabras, y con quien a pesar de todo, eres TÚ con quien comparto este momento, el triunfo de haber llegado a la meta y la felicidad de ver nuestro sueño hecho realidad.*

*Mony: Sabes que las palabras duelen pero el corazón no miente, así que recuerda que pese a todo, **Te Quiero Mucho** y siempre estarás en mi corazón.*

*Lo importante en la vida no es el triunfo sino la lucha.  
Lo esencial no es haber vencido, sino haber luchado bien.*

*Paulo Dizon de Cebu*

*(...) Detrás de cada línea de llegada, hay una de partida.  
Detrás de cada logro, hay otro desafío (...)*

*Madre Teresa de Calcuta*

*La juventud es el tiempo de estudiar la sabiduría.*

*Jean Jacques Rousseau*

*Los libros son el mejor viático que he encontrado para este humano viaje.*

*Miguel de Montaigne*

*La ignorancia afirma o niega rotundamente; la Ciencia duda.*

*Francois Marie Arouet Voltaire*



## ÍNDICE GENERAL

	<i>Págs.</i>
1. INTRODUCCIÓN .....	7
2. ANTECEDENTES.....	10
3. HIPÓTESIS .....	14
4. OBJETIVOS .....	15
4.1 Objetivo general .....	15
4.2 Objetivos particulares .....	15
5. METODOLOGÍA .....	16
5.1 Sitio de estudio .....	16
5.2 Gremio de colibrís .....	16
5.2.1. Guía de identificación de las especies.....	17
5.3 Especie de planta .....	18
5.4 Patrones espaciales y temporales de forrajeo.....	19
5.5 Determinación de calidad del parche .....	20
5.6 Análisis estadísticos.....	20
6. RESULTADOS .....	23
6.1 Visitas a plantas y flores.....	23
6.2 Posición de forrajeo en la planta .....	31
6.3 Posición de forrajeo en el parche .....	32
6.4 Tiempos de llegada .....	41
6.5 Cantidad y calidad de néctar.....	44
6.6 Calidad del parche .....	44
7. DISCUSIÓN.....	49
8. LITERATURA CITADA .....	54

## ÍNDICE DE CUADROS

	<i>Págs.</i>
Cuadro 1. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías, para (a) el número de flores y (b) plantas visitadas por especie de colibrí en los distintos periodos de observación.....	<b>26</b>
Cuadro 2. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías, para (a) el número de flores y (b) plantas visitadas por colibríes machos y hembras en los distintos periodos de observación.....	<b>28</b>
Cuadro 3. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías, para (a) el número de flores y (b) plantas visitadas por especie de colibrí y sexo.....	<b>30</b>
Cuadro 4. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías, para (a) el número de flores y (b) plantas visitadas por especie de colibrí y posición de las flores visitadas en la planta.....	<b>34</b>
Cuadro 5. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías, para (a) el número de flores y (b) plantas visitadas por sexo y posición de las flores visitadas en la planta.....	<b>36</b>
Cuadro 6. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías, para (a) el número de flores y (b) plantas visitadas por especie de colibrí y posición de las plantas visitadas en el parche.....	<b>38</b>

Cuadro 7. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías, para (a) el número de flores y (b) plantas visitadas por sexo y posición de las plantas visitadas en la el parche..... **40**

Cuadro 8. Detalles de las observaciones realizadas por especie y sexo; parches observados y número de horas invertidas durante el trabajo de campo..... **45**

Cuadro 9. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías, para la variación en (a) volumen de néctar (microlitros) y (b) concentración de azúcar (miligramos de azúcar/mililitros de solución) por mes y horario..... **47**

Cuadro 10. Formato utilizado para el manejo de los datos durante los periodos de observación..... **48**

## ÍNDICE DE FIGURAS

	<i>Págs.</i>
Figura 1. Variación en el (a) número flores y (b) plantas visitadas por especie de colibrí en cada periodo de observación.....	25
Figura 2. Diferencias entre sexos de colibríes en el (a) número de flores y (b) plantas visitadas por periodo de observación .....	27
Figura 3. Variación en el (a) número flores y (b) plantas visitadas entre los sexos de cada especie de colibrí registrada.....	29
Figura 4. Variación en el (a) número flores y (b) plantas visitadas por cada especie de colibrí de acuerdo a la posición de las flores en la planta.....	33
Figura 5. Variación en el (a) número flores y (b) plantas visitadas por cada sexo de colibrí con respecto a la posición de las flores en la planta.....	35
Figura 6. Variación en el (a) número flores y (b) plantas visitadas por cada especie de colibrí de acuerdo a la posición de las plantas en el parche....	37
Figura 7. Variación en el (a) número flores y (b) plantas visitadas por cada sexo de colibrí de acuerdo a la posición de las plantas en el parche.....	39

Figura 8. Análisis de sobrevivencia de los tiempos de arribo de colibríes a los parches estudiados en los periodos de observación de (a) 0800-1000 h, (b) 1200-1400 h y (c) 1600-1800 h ..... **42**

Figura 9. Variación en el (a) volumen de néctar y (b) concentración de azúcar cuantificados en los tres horarios de observación de colibríes a lo largo del estudio ..... **44**

Figura 10. Análisis de sobrevivencia de los tiempos de arribo de colibríes en relación al (a) número de flores y (b) número de plantas en los parches.....**46**

## Resumen

La dominancia conductual y/o la competencia han sido propuestas como los mecanismos por los cuales se estructuran las comunidades de nectarívoros tales como abejas, palomillas nocturnas, colibríes, aves paserinas y/o murciélagos. Recientemente se ha propuesto que la interferencia entre taxa no es el único modo de tener acceso al néctar, pues la segregación temporal y espacial entre los visitantes florales puede reducir interacciones intra e inter específicas, facilitando así la coexistencia. En este trabajo se evaluó la segregación espacial y temporal de ocho especies de colibríes forrajeando en flores de *Penstemon roseus* (Scrophulariaceae) en el bosque templado del Parque Nacional “La Malinche”, Tlaxcala. De agosto a noviembre de 2004 se realizaron observaciones focales de colibríes forrajeando en diferentes parches de *P. roseus* durante tres periodos: 0800-1000, 1200-1400 y 1600-1800 h., para determinar frecuencias y patrón de visitas a las flores y plantas. Nuestros resultados demostraron que los colibríes forrajeando en esta especie de planta presentan segregación espacial y temporal en sus visitas. Asimismo, los datos obtenidos sugieren que esta segregación esta relacionada con características tales como el tamaño corporal y comportamiento territorial. Colibríes de especies de tallas pequeñas visitan primero en el tiempo los parches florales, (siendo *S. sasin* la única especie que visita los parches durante el primer periodo de observación), y realizan preferentemente visitas a flores de la periferia de los parches, mientras que las especies grandes y territoriales visitan flores del centro de los parches, como el caso de *L. clemenciae*. Además, estos resultados sugieren que independientemente de la especie de colibrí y el periodo de observación, los colibríes hembras visitan más flores que los colibríes machos, mostrando diferencias en la posición de forrajeo en las flores (arriba-abajo).

Los resultados sugieren que la segregación espacial y temporal entre colibríes puede ser interpretada como una forma de reducir el riesgo de encuentro, permitiéndole satisfacer sus demandas energéticas a corto plazo y coexistir.

## 1. INTRODUCCIÓN

En un sentido amplio, lo que un animal come define su biología (Bozinovic y Martínez del Rio 1996). Las dietas de los organismos están asociadas con específicas estructuras morfológicas, fisiológicas y rasgos conductuales (Martínez del Rio y Stevens 1989, Bozinovic 1993), así como características de historia de vida (Batzli 1985), e incluso con la sociobiología de los animales (Kenagi 1987).

La nectarivoría, el hábito de obtener alimento a través de plantas con flores, ha evolucionado varias veces en las aves (Nicolson y Fleming 2003). Cerca del 10% de todas las aves pueden usar néctar como un recurso en un tiempo dado, aunque las especies más conocidas incluyen a los colibríes, “sunbirds” y mieleros. (Wolf y Gill 1986). La mayoría de las flores polinizadas por aves (ornitofílicas), poseen características relacionadas con el color y el tamaño de las corolas, las cuales se ajustan perfectamente a las características morfológicas de los visitantes florales, tales como la longitud y forma de sus picos (Wiens 1989). Los requerimientos energéticos de las aves polinizadoras son cubiertos por un abundante néctar, el cual representa una importante inversión para la planta, no solo en términos de producción de néctar sino además de estructuras florales especializadas para producirlo y contenerlo.

Un proceso de evolución convergente hacia el hábito de la nectarivoría, es ilustrado por tres grandes radiaciones de aves nectarívoras en diferentes continentes: la de los colibríes Neotropicales (Trochilidae), y dos familias de passerinos, los Meliphagidae (“honeyeaters”) en Australasia y Nectariniidae (“sunbirds”) en África y Asia. Los colibríes y sus flores tubulares muestran las interacciones más especializadas; los “sunbirds” ocupan una posición intermedia; y los “honeyeaters” son los menos especializados, forrajeando en flores accesibles y dependiendo más de insectos (Stiles 1981). De los tres principales linajes de aves nectarívoras, los colibríes son el más

antiguo, con registros de hace más de 33 millones de años (Nicolson y Fleming 2003). Consecuentemente, a lo largo del continente americano, cerca de 8,000 especies de plantas, de al menos 60 familias, han evolucionado flores cuyos principales polinizadores son los colibríes.

La dominancia conductual o competencia, ha sido propuesta como el mecanismo por el cual las comunidades de nectarívoros están estructuradas (Martínez del Rio y Eguiarte 1987). Los colibríes son las aves nectarívoras más especializadas en el Nuevo Mundo (Wolf, *et. al.* 1976). Estas aves han desarrollado una total dependencia de los recursos provistos por plantas (néctar), cuya disponibilidad varía espacial y temporalmente. Esto significa que su alimento puede fluctuar entre la abundancia y la escasez en un tiempo dado, induciendo la competencia en los colibríes si el alimento está limitado (Primack y Howe 1975, Powers y McKee 1994, Sandlin 2000, Ornelas *et al.* 2002). Aunque las flores polinizadas por colibríes son un importante componente de las comunidades de plantas, comprendiendo entre el 10-15 % de las especies de angiospermas en una zona de vegetación determinada (Buzato, *et. al.* 2000), la competencia entre especies de colibríes por estos recursos florales los puede llevar a una forma de repartición del nicho (por ejemplo temporal y/o espacial), la cual puede reducir la intensidad de competencia interespecífica y facilitar la coexistencia (Feinsinger 1980, Stiles 1985, Hutto 1992, Ornelas *et al.* 1993, Ornelas y Arizmendi 1995, Ornelas *et al.* 2002).

Los ensamblajes de animales nectarívoros, típicamente compuestos por abejas, palomillas nocturnas, colibríes, aves paserinas, y/o murciélagos, compartiendo los recursos en el tiempo, han sido ampliamente documentados en la literatura y los estudios se han enfocado principalmente en describir su papel como polinizadores y en evaluar cómo los taxa con relaciones distantes se reparten los recursos de néctar (Alcorn



*et al.* 1961, Toledo 1997, Des Granges 1978, Carpenter 1978, Kodric-Brown y Brown 1979, Eguiarte y Búrquez 1987, Martínez del Rio y Eguiarte 1987, Sazima y Buzato 1994, Fleming *et al.* 1996). Sin embargo, los estudios que han evaluado la repartición espacial y temporal de recursos por una comunidad de colibríes son escasos en la literatura (ver Ornelas *et al.* 2002).

En este trabajo, se presenta información sobre el comportamiento de forrajeo de especies de colibríes en flores de la planta *Penstemon roseus* (Scrophulariaceae), enfocándose en la importancia de la segregación espacial y temporal durante la época de mayor limitación de néctar en el Parque Nacional “La Malinche”, Tlaxcala. Asimismo, discutimos los resultados obtenidos en cuanto a la plasticidad conductual de los colibríes ante distintas situaciones de disponibilidad del recurso.

## 2. ANTECEDENTES

Se ha sugerido que localmente la estructura de una comunidad de colibríes se debe principalmente a las variaciones en tiempo y espacio del recurso floral, así como a las características morfológicas y requerimientos energéticos de las especies que la integran (Wiens 1989). En los colibríes, el establecimiento de territorios de alimentación está estrechamente relacionado a la disponibilidad en tiempo y espacio de los recursos de néctar, por lo que se ha considerado que las especies de colibríes que se comportan como territoriales pueden jugar un papel importante en la determinación de la composición y estructura de los ensamblajes de colibríes a nivel local (Wolf *et al.* 1976, Feinsinger 1976, Carpenter 1978, Des Granges 1978, Cotton 1998). Por ejemplo, algunos estudios han determinado que los colibríes alejados y atacados por las especies territoriales, usualmente usan recursos dispersos y de bajas recompensas de néctar, y/o adoptan conductas oportunistas (por ejemplo establecen rutas de forrajeo o “traplining”) para obtener néctar de parches defendidos agresivamente por los colibríes territoriales (Feinsinger 1976, Carpenter 1978).

La disponibilidad de néctar puede variar drásticamente durante el día y a lo largo de la fenología de floración de una especie de planta dada, así como debido a la explotación por otras especies de visitantes florales y/o eventos climáticos (Wiens 1989). Aunque los factores antes mencionados pueden alterar substancialmente aspectos de la conducta del forrajeo de los colibríes (Wiens 1989), estudios a este respecto son escasos en la literatura, y han sido típicamente realizados en hábitats tropicales y semiáridos (Wiens 1989). En un estudio realizado en el valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla, Ornelas y colaboradores (2002) observaron patrones de segregación temporal entre colibríes, abejas y paserinos nectarívoros visitando flores de *Agave marmorata*, y los eventos agresivos que registraron fueron principalmente entre coespecíficos. Sus resultados,

sugieren que la interferencia entre taxa no es la única vía para acceder al recurso néctar en esta especie de planta, pues al reducir las interacciones inter-específicas en relación a las interacciones intra-específicas, se facilita la coexistencia entre distintas especies (Chesson 2000). La coexistencia inter-específica, como los colibríes, que utilizan un mismo recurso, refleja una división del recurso utilizado en varias escalas espaciales y temporales, lo cual permite que se estructure esa comunidad en particular (Albrecht y Gottelli 2001). Por consecuencia, la segregación de individuos en tiempo y espacio al utilizar este recurso está estrechamente relacionada pudiendo surgir a partir de sus respuestas conductuales ante la variación en tiempo y espacio de ese recurso.

Localmente, un sitio puede contar con un arreglo de especies de colibríes a lo largo del tiempo, coincidiendo por lo general con la fenología de los recursos florales. Sin embargo, también es común que en un momento dado coincidan distintas especies de colibríes y que el recurso explotado sea limitado, lo cual puede llevar a los colibríes a establecer distintas estrategias conductuales que los lleven a una segregación espacial y temporal, para minimizar la competencia a nivel intra a interespecífico (Morse 1980).

Las especies de plantas del género *Penstemon* (Scrophulariaceae) comprenden cerca de 270 especies que se distribuyen principalmente en el oeste de Norte América (Bennett *et al.* 1987). Sus flores son vistosas y variables entre las especies, sugiriendo que la adaptación a una variedad de polinizadores ha sido importante en la radiación de este género (Wolfe *et al.* 2002, Wilson *et al.* 2004). Las abejas y avispa polinizan principalmente (pero no exclusivamente) la vasta mayoría de las especies. Treinta y nueve especies muestran notables adaptaciones (por ejemplo, flores de color rojo, tubos estrechos e inclinados, carecen de plataformas de aterrizaje y tienen grandes cantidades de néctar diluido) para la polinización por colibríes (Wilson *et al.* 2004), y la mayoría de ellas crece en parches enormes formando un rico recurso que tiende a atraer un

importante número de polinizadores (Clinebell y Bernhardt 1998, Williams y Thompson 1998, Lange *et al.* 2000). Asimismo, se ha comprobado que los nectarios de *Penstemon* tienen la capacidad de producir néctar a la tasa en que éste es consumido por los nectarívoros, promoviendo que los polinizadores continúen visitando muchas veces durante el tiempo de vida de una flor (Castellanos *et al.* 2002). Las especies polinizadas por colibríes producen néctar copiosamente y tienen las más altas tasas de rellenado de néctar entre las especies estudiadas hasta ahora (Castellanos *et al.* 2002, Ordano y Ornelas 2004). Así, las especies de *Penstemon* son un buen modelo para examinar conductualmente a las especies de colibríes que las explotan, particularmente en condiciones en las cuales hay limitación de otros recursos a nivel local.

Ocho especies de plantas visitadas por colibríes han sido registradas en Parque Nacional “La Malinche”, Tlaxcala (Lara 2006), las cuales mantienen las poblaciones de colibríes a lo largo del año. La máxima abundancia de flores ha sido registrada para el periodo comprendido en los meses de Mayo a Diciembre, coincidiendo con el pico de floración de tres especies: *Salvia elegans* (Lamiaceae) (mayo), *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae) (agosto) y *Penstemon roseus* (Scrophulariaceae) (noviembre) (Lara 2006). Sin embargo, resulta interesante que es durante el periodo de floración de *P. roseus*, y cuando ninguna otra especie de planta representa una importante fuente alimenticia en el sitio, cuando coinciden espacial y temporalmente las ocho especies de colibríes (*Hylocharis leucotis*, *Eugenes fulgens*, *Lampornis clemenciae*, *Colibri thalassinus*, *Archilochus colubris*, *Selasphorus platycercus*, *S. sasin* y *S. rufus*) hasta el momento registradas. Estas circunstancias hacen especialmente interesante el sistema *P. roseus*-colibríes, pues ofrece un modelo natural para evaluar las respuestas conductuales de los colibríes en el uso y repartición del recurso néctar cuando la planta es la única disponible.

En este trabajo, se presenta información sobre el comportamiento de forrajeo de ocho especies de colibríes visitando parches de *P. roseus*, evaluando el papel de la segregación espacial y temporal durante la época de mayor limitación de néctar en el Parque Nacional “La Malinche”, Tlaxcala.

*(...) Hay enemistad entre esos animales al morar en los mismos sitios o subsistir con el mismo alimento. Si los medios de subsistencia escasean, las criaturas del mismo tipo lucharán entre sí.*

*Aristóteles, Historia Animalium*

### 3. HIPOTESIS

- 1) Las diferencias intra e inter-específicas en los patrones de forrajeo, facilitarán la coexistencia entre las ocho especies diferentes de colibríes en el Parque Nacional “La Malinche”.
- 2) Se espera que cuando los parches visitados sean de mayor calidad, las conductas de territorialidad se vean disminuidas; por el contrario, cuando la calidad del parche disminuya serán más frecuente las conductas territoriales y por ende el desplazamiento de las especies pequeñas, obligándolas a tomar conductas de rutereros o a ser desplazados.
- 3) Al haber desplazamiento de las especies de tallas pequeñas por parte de las especies territoriales se verá favorecida la segregación espacial; si además hay horarios preferentes de forrajeo por parte de los colibríes, entonces se dará una segregación temporal, lo cual evitara encuentros agresivos, llevando así a la coexistencia de las ocho especies de colibríes presentes en el Parque Nacional “La Malinche”.

## **4. OBJETIVOS**

### **4.1 Objetivo general**

Evaluar los patrones conductuales de segregación espacial y temporal de colibríes forrajeando en flores de *Penstemon roseus* (Scrophulariaceae) en el Parque Nacional “La Malinche”.

### **4.2 Objetivos particulares**

- 1) Evaluar posibles diferencias intra e interespecíficas de la conducta de forrajeo de los colibríes visitantes.
- 2) Relacionar los patrones conductuales de forrajeo registrados con parámetros de la calidad de las plantas y los parches visitados (volumen y calidad del néctar).
- 3) Determinar si la segregación espacial y temporal favorece la coexistencia de colibríes en la explotación de un mismo recurso.

## 6. RESULTADOS

### 6.1 Visitas a plantas y flores

Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el número de flores y plantas visitadas a lo largo del día por las especies de colibríes observadas, dándose dos casos particulares: *S. sasin*, que presenta un patrón de forrajeo distinto, al tener actividad únicamente durante el primer periodo (0800-1000 h), tanto en sus visitas a plantas como a flores; y *L. clemenciae*, que en general visita mayor número de plantas, principalmente en los periodos 2 (1200-1400 h) y 3 (1600-1800 h), caso contrario al de *S. sasin* (Fig. 1). No se encontraron diferencias significativas al considerar únicamente el periodo (hora en que las observaciones se realizaron). Sin embargo, las interacciones entre el periodo de observación-especie de colibrí fueron estadísticamente significativas (Fig. 1, Cuadro 1).

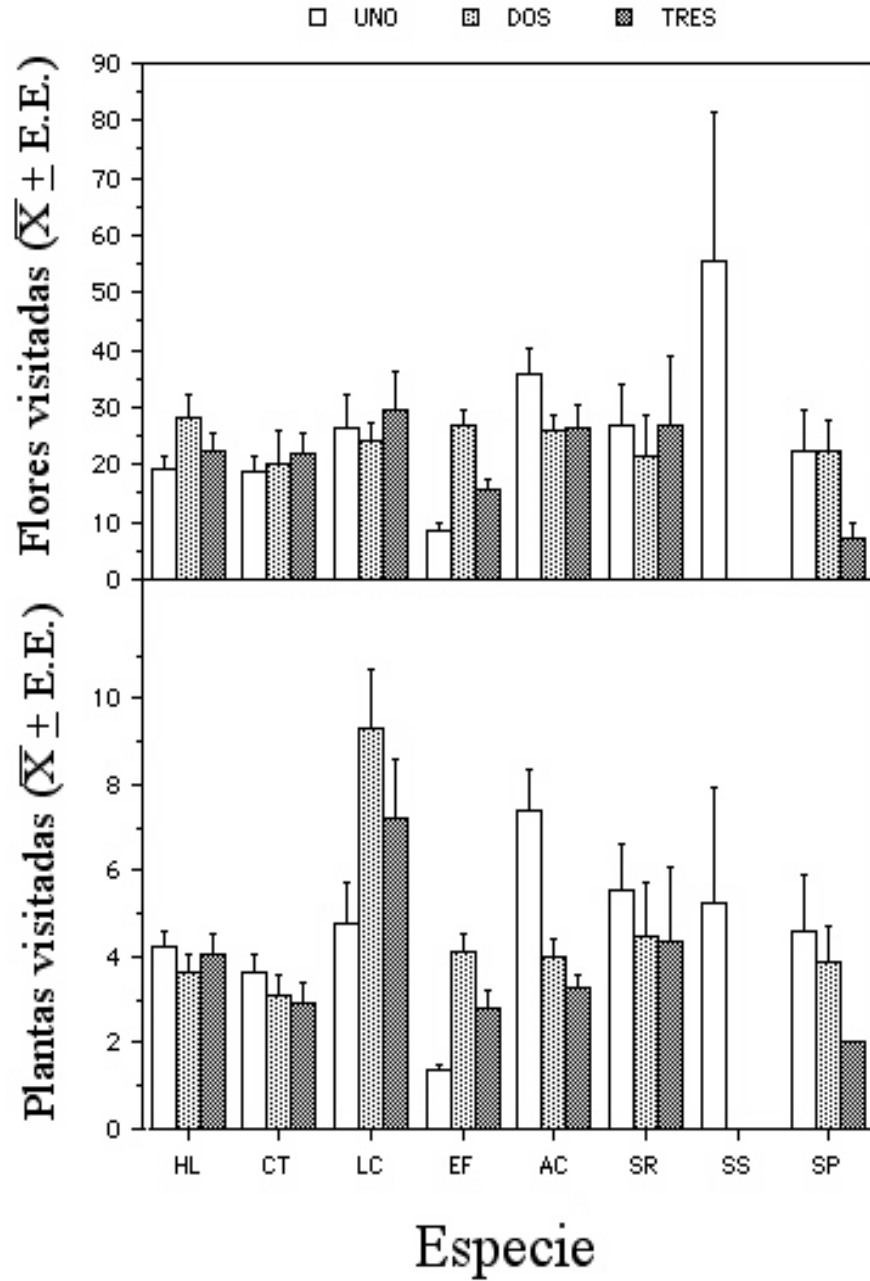
Diferencias estadísticamente significativas en el número de plantas visitadas fueron encontradas entre colibríes machos y hembras (Fig. 2), al ser las hembras las que presentan mayor número de visitas; sin embargo, las diferencias no fueron significativas en el periodo de observación y su interacción con el sexo; ninguno de los sexos muestra preferencia por un horario de forrajeo. (Fig. 2, Cuadro 2).

Los análisis para evaluar diferencias entre especies de colibríes y sexos, sin considerar los periodos de tiempo en que se realizaron las observaciones, en el número de flores visitadas, demostraron que existen diferencias significativas entre especies, sexos, y la interacción de estos factores (Fig. 3, Cuadro 3). Estos resultados indican que independientemente de la especie de colibrí y el periodo de observación, los colibríes hembras (media  $\pm$  E.E.= 27.07  $\pm$  1.64 flores; 5.06  $\pm$  0.33 plantas) visitan significativamente más flores que los colibríes machos (media  $\pm$  E.E.= 22.09  $\pm$  1.07



flores;  $4.12 \pm 0.19$  plantas), con excepción de *E. fulgens*. Diferencias entre especies en el número de plantas visitadas fueron estadísticamente significativas; según las necesidades energéticas de cada especie es el número de plantas que visita. Sin embargo, al considerar sólo el factor sexo las diferencias son no significativas; no existe preferencia por parte de ninguno de los dos sexos por forrajear mayor número de plantas a excepción de *S. sasin*, *S. rufus*, y *L. clemenciae*, especies en las que forrajean más plantas las hembras. La interacción entre especie y sexo fue significativa; según la especie alguno de los dos sexos forrajea mayor cantidad de plantas que el otro (Fig. 3, Cuadro 3).

UNO 0800-1000 h DOS 1200-1400 h TRES 1600-1800 h



HL	<i>Hylocharis leucotis</i>	AC	<i>Archilochus colubris</i>
CT	<i>Colibri thalassinus</i>	SR	<i>Selasphorus rufus</i>
LC	<i>Lampornis clemenciae</i>	SS	<i>Selasphorus sasin</i>
EF	<i>Eugenes fulgens</i>	SP	<i>Selasphorus platycercus</i>

**Figura 1. Variación en el (a) número flores y (b) plantas visitadas por especie de colibrí en cada periodo de observación**

**Cuadro 1. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías, para el número de flores y plantas visitadas por especie de colibrí en los distintos periodos de observación.**

Fuente de variación	g.l.	<i>F</i>	<i>P</i>
<b>Número de flores</b>			
Especie	7	3.37	<b>0.001</b>
Periodo de observación	2	0.71	0.490
Especie × Periodo de observación	12	1.97	<b>0.023</b>
Error	702		
<b>Número de plantas visitadas</b>			
Especie	7	6.95	<b>0.001</b>
Periodo de observación	2	1.31	0.270
Especie × Periodo de observación	12	13.86	<b>0.001</b>
Error	702		

UNO 0800-1000 h DOS 1200-1400 h TRES 1600-1800 h

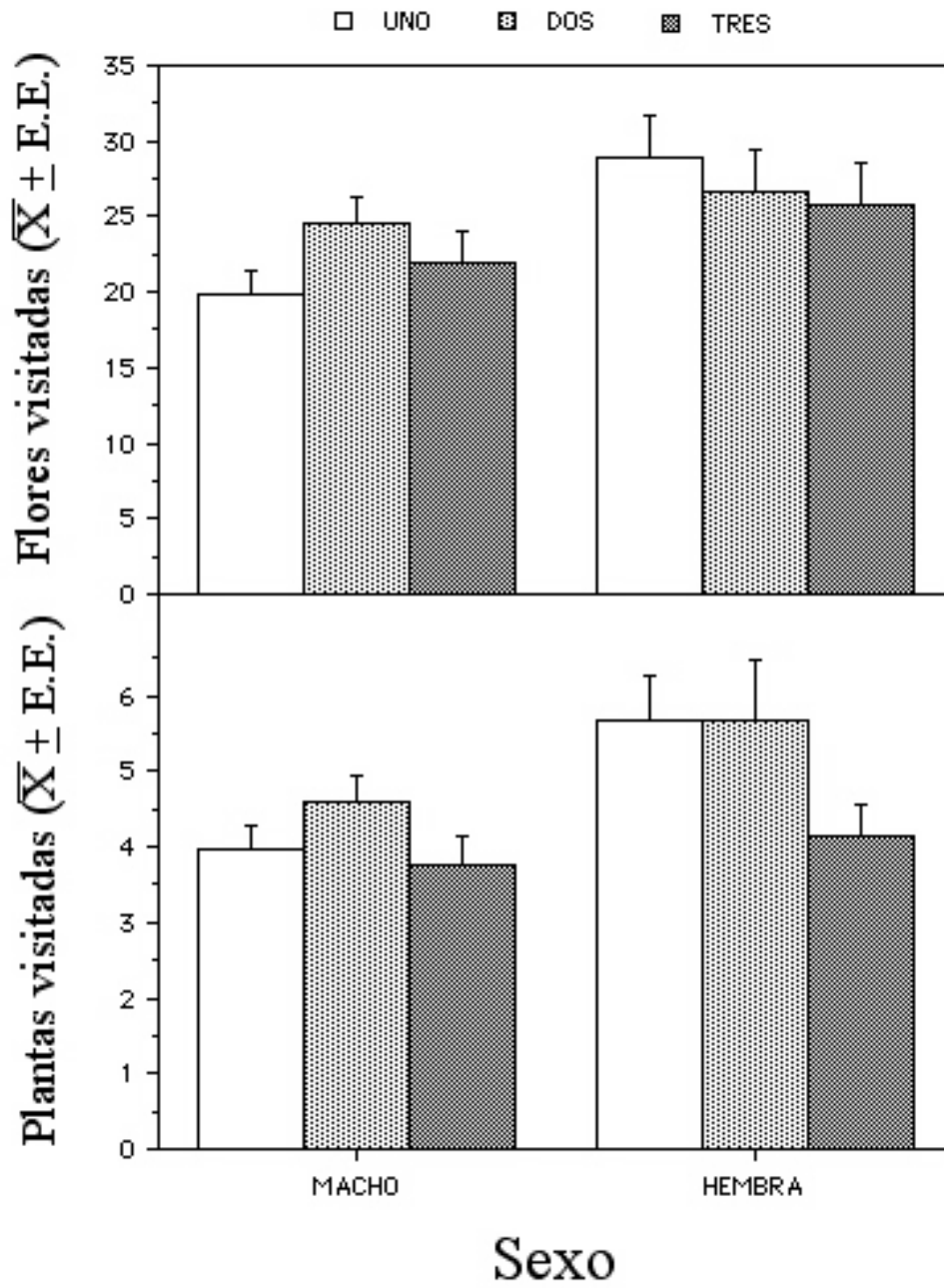
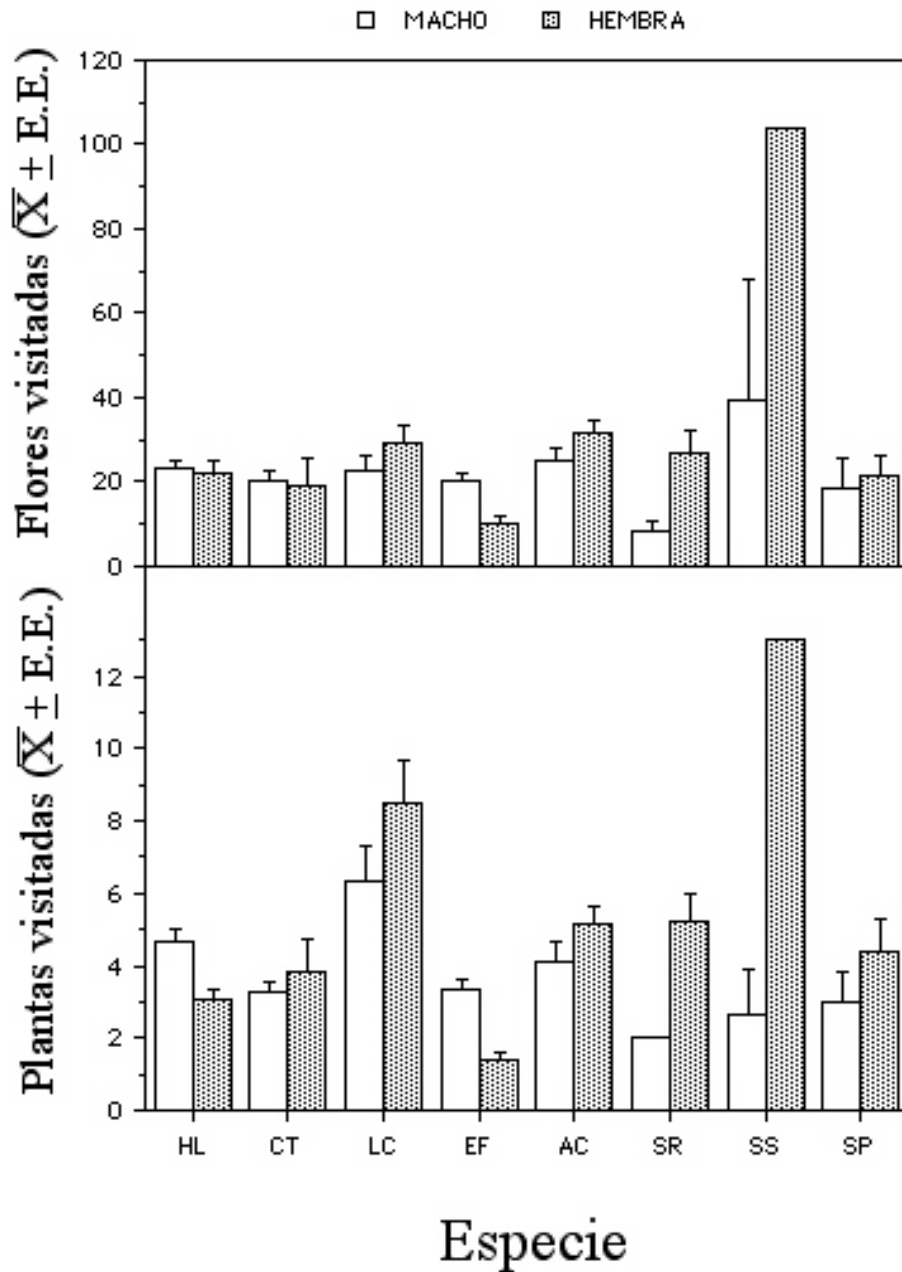


Figura 2. Diferencias entre sexos de colibríes en el (a) número de flores y (b) plantas visitadas por periodo de observación

**Cuadro 2. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías, para el número de flores y plantas visitadas por colibríes machos y hembras en los distintos periodos de observación.**

Fuente de variación	g.l.	<i>F</i>	<i>P</i>
<b>Número de flores</b>			
Sexo	1	5.14	<b>0.023</b>
Periodo de observación	2	0.90	0.420
Especie × Periodo de observación	2	1.71	0.181
Error	717		
<b>Número de plantas</b>			
Sexo	1	5.04	0.251
Periodo de observación	2	4.68	<b>0.009</b>
Especie × Periodo de observación	2	0.99	0.368
Error	717		



HL	<i>Hylocharis leucotis</i>	AC	<i>Archilochus colubris</i>
CT	<i>Colibri thalassinus</i>	SR	<i>Selasphorus rufus</i>
LC	<i>Lampornis clemenciae</i>	SS	<i>Selasphorus sasin</i>
EF	<i>Eugenes fulgens</i>	SP	<i>Selasphorus platycercus</i>

**Figura 3. Variación en el (a) número flores y (b) plantas visitadas entre los sexos de cada especie de colibrí registrada**

**Cuadro 3. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías, para el número de flores y plantas visitadas por especie de colibrí y sexo.**

Fuente de variación	g.l.	<i>F</i>	<i>P</i>
<b>Número de flores</b>			
Especie	7	8.17	<b>0.001</b>
Sexo	1	4.20	<b>0.040</b>
Especie × Sexo	7	2.76	<b>0.007</b>
Error	707		
<b>Número de plantas</b>			
Especie	7	7.44	<b>0.001</b>
Sexo	1	4.32	0.378
Especie × Sexo	7	3.18	<b>0.002</b>
Error	707		

## **6.2 Posición de forrajeo en la planta**

El análisis del número de flores visitadas al considerar la especie de colibrí y la posición de las flores visitadas en la planta (arriba o abajo), no mostró resultados significativos, al no existir diferencias en la posición de forrajeo, a excepción de *S. sasin*, *S. platycercus*, *S. rufus*, y *A. colubris*, las cuales visitan flores de la parte baja de la planta, teniendo como característica común, que se trata de especies de tallas pequeñas. Sin embargo, la interacción entre el factor especie de colibrí y posición de las flores visitadas, fue estadísticamente significativa; según la especie de colibríes es la posición de las flores en las que prefieren forrajear a excepción de *H. leucotis*, *C. thalassinus*, *E. fulgens*. Asimismo, el número de plantas visitadas varió significativamente por especie de colibrí, posición de las flores visitadas y su interacción; la posición en la planta que se visita varia según la especie, pero hay una tendencia por visitar plantas bajas con excepción de *E. fulgens*. Hay diferencias significativas entre las especies de colibríes en la cantidad de plantas visitadas (Fig. 4, Cuadro 4).

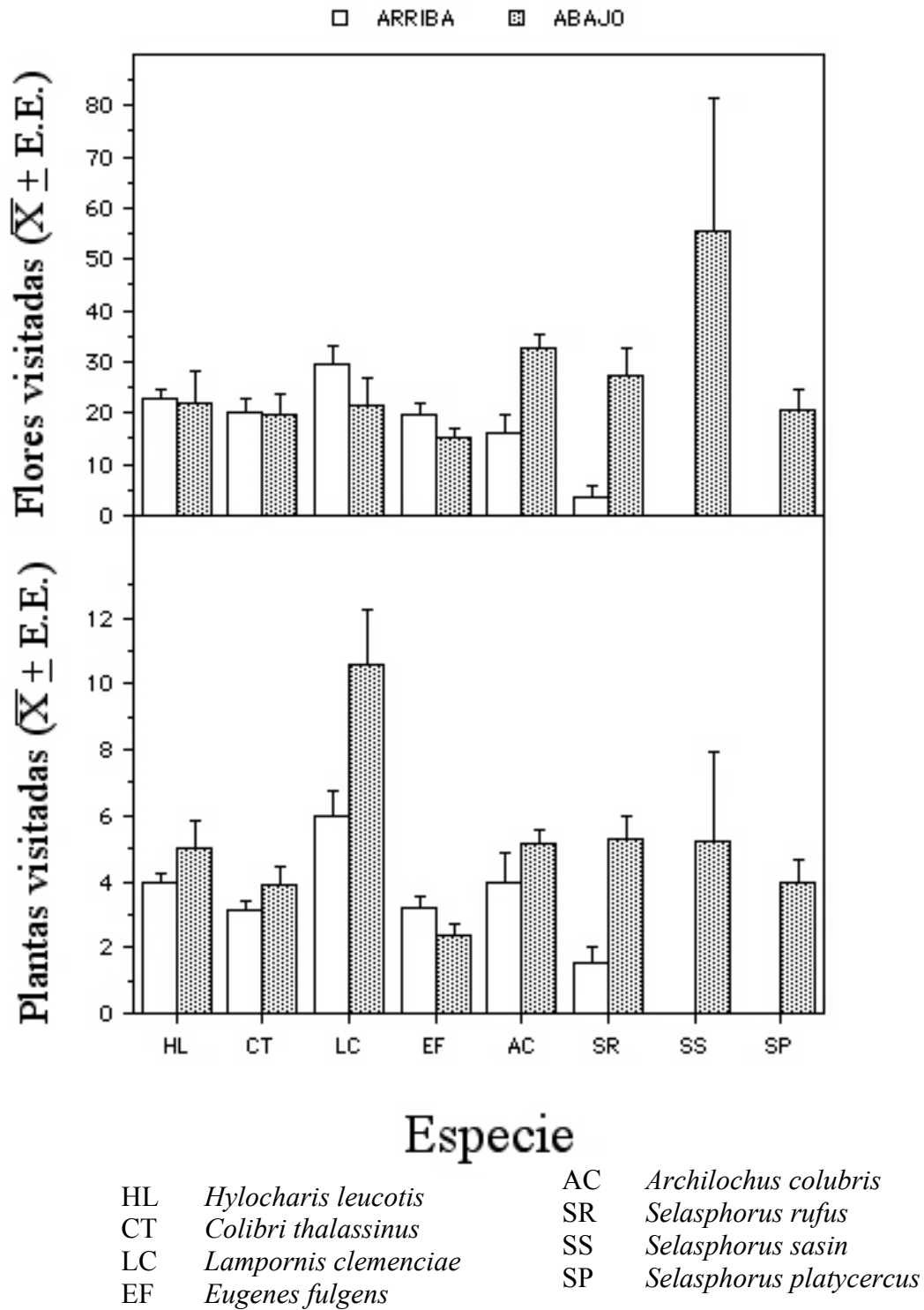
Independientemente de la especie de colibrí, el número de flores y plantas visitadas no mostró diferencias significativa entre sexos; las diferencias entre el número de flores y plantas visitadas es indistinto entre los dos sexos. Pero diferencias significativas fueron determinadas con respecto a la posición de las flores y plantas visitadas y a la interacción entre este factor y el sexo de los colibríes; es decir, que las hembras muestran un patrón de forrajeo en el que la parte baja de la planta es explotada con mayor frecuencia, en términos tanto de flores como de plantas, mientras que en el caso de los machos, la posición de forrajeo es indistinta al igual que el número de plantas y flores visitadas (Fig. 5, Cuadro 5).



### **6.3 Posición de forrajeo en el parche**

El número de flores visitadas en plantas ubicadas en el centro o periferia de los parches varió entre especies de colibríes, aunque se observó que *S. sasin* visita flores únicamente en la periferia de los parches. No hubo diferencias entre los números totales de flores visitadas en plantas en ambas posiciones, es decir, que no hay ninguna relación entre la cantidad de visitas a flores y si éstas están en el centro o en la periferia del parche. Así mismo, la interacción entre el factor especie de colibrí y posición de las plantas visitadas, no fue significativa. El número de plantas visitadas varió aunque la variación no significativa fue determinada para el factor posición de las plantas visitadas por especie de colibrí aunque la variación no significativa fue determinada para el factor posición de las plantas visitadas. La interacción entre especies de colibríes y posición de las plantas, fue significativa para el número de plantas visitadas dado que especies de tallas pequeñas, como *A. colubris*, *S. platycercus*, *S. rufus* y *S. sasin*, son las que visitan preferentemente plantas que se encuentran en la periferia del parche, ésta última, de forma exclusiva. Especies grandes y/o territoriales lo hacen en la parte del centro del parche. (Fig. 6, Cuadro 6).

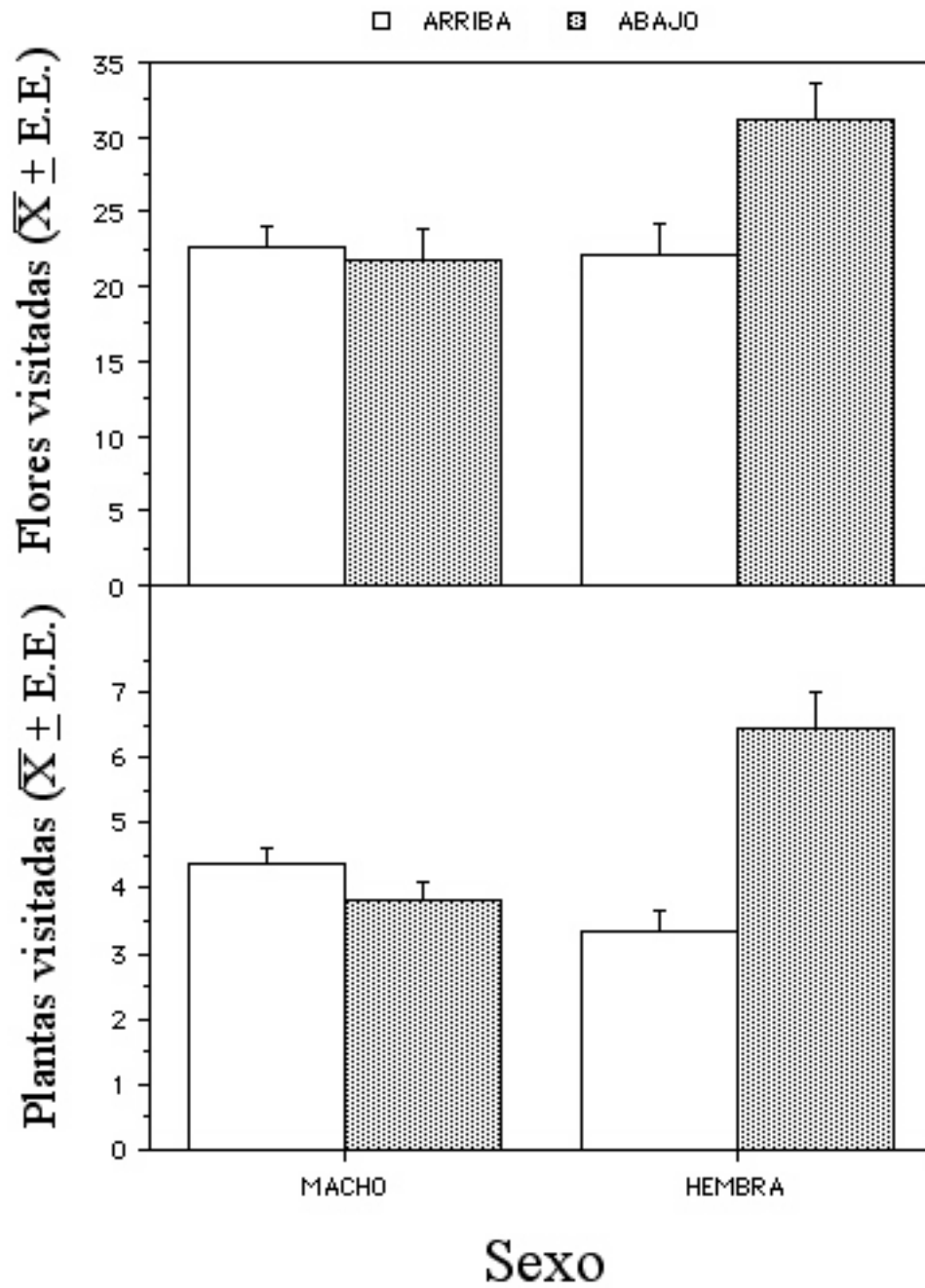
No se pudieron determinar diferencias significativas para el número de flores visitadas por sexo, posición de la planta en el parche y su interacción, debido a que no hay preferencia por ninguno de los sexos a visitar flores del centro o de la periferia de los parches. En cuanto al número de plantas visitadas, hay variación entre sexos al ser las hembras las que visitan mayor cantidad de plantas, pero no en cuanto a la posición de la planta y su interacción con el sexo de los colibríes visitantes (Fig. 7, Cuadro 7).



**Figura 4. Variación en el (a) número flores y (b) plantas visitadas por cada especie de colibrí de acuerdo a la posición de las flores en la planta.**

**Cuadro 4. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías, para el número de flores y plantas visitadas por especie de colibrí y posición de las flores visitadas en la planta.**

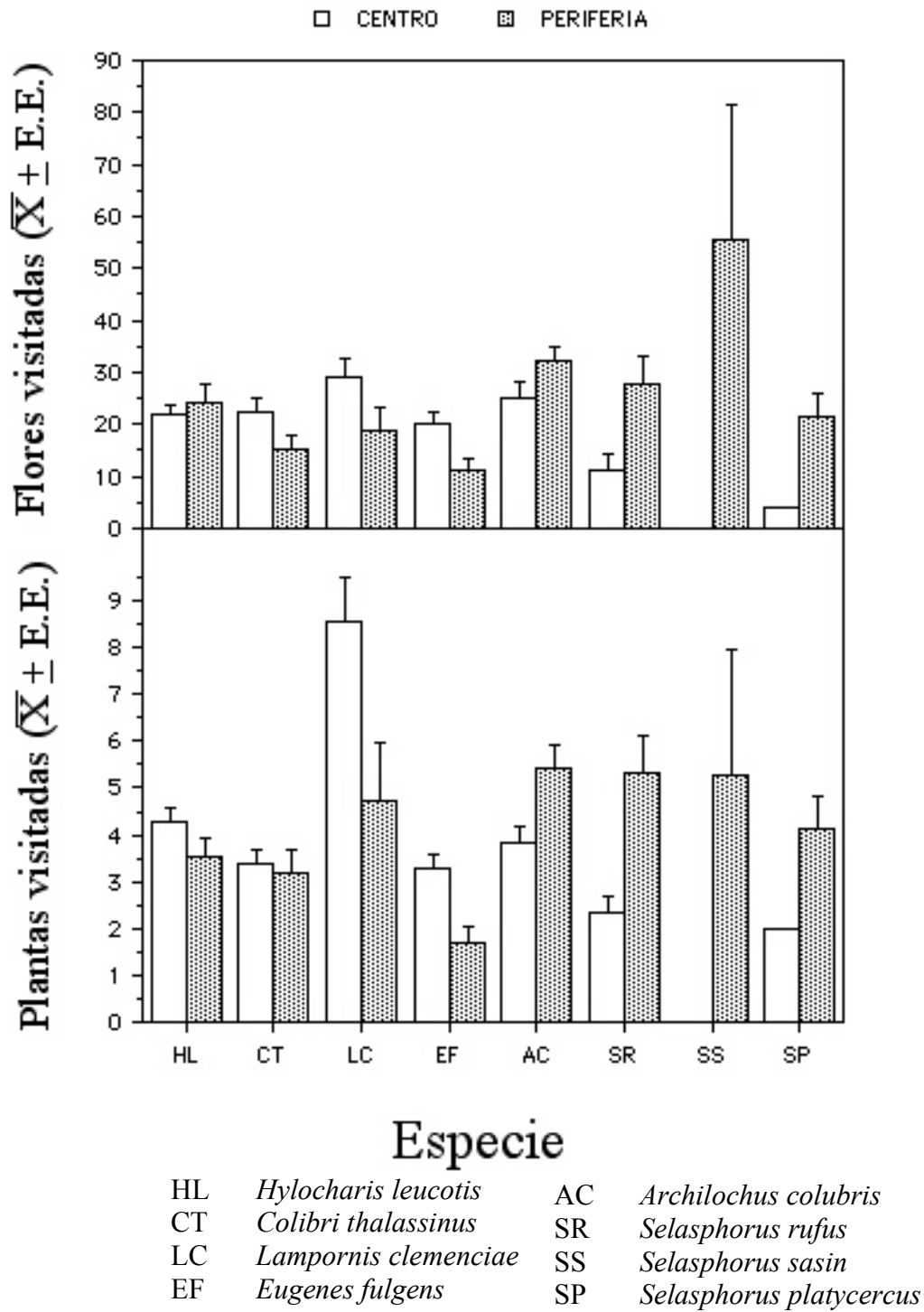
Fuente de variación	g.l.	<i>F</i>	<i>P</i>
<b>Número de flores</b>			
Especie	7	1.86	<b>0.073</b>
Posición flores	1	1.26	0.258
Especie × Posición flores	5	2.99	<b>0.011</b>
Error	699		
<b>Número de plantas</b>			
Especie	7	10.76	<b>0.001</b>
Posición flores	1	5.87	<b>0.015</b>
Especie × Posición flores	5	3.19	<b>0.007</b>
Error	699		



**Figura 5. Variación en el (a) número flores y (b) plantas visitadas por cada sexo de colibrí con respecto a la posición de las flores en la planta**

**Cuadro. 5 Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías, para el número de flores y plantas visitadas por sexo y posición de las flores visitadas en la planta.**

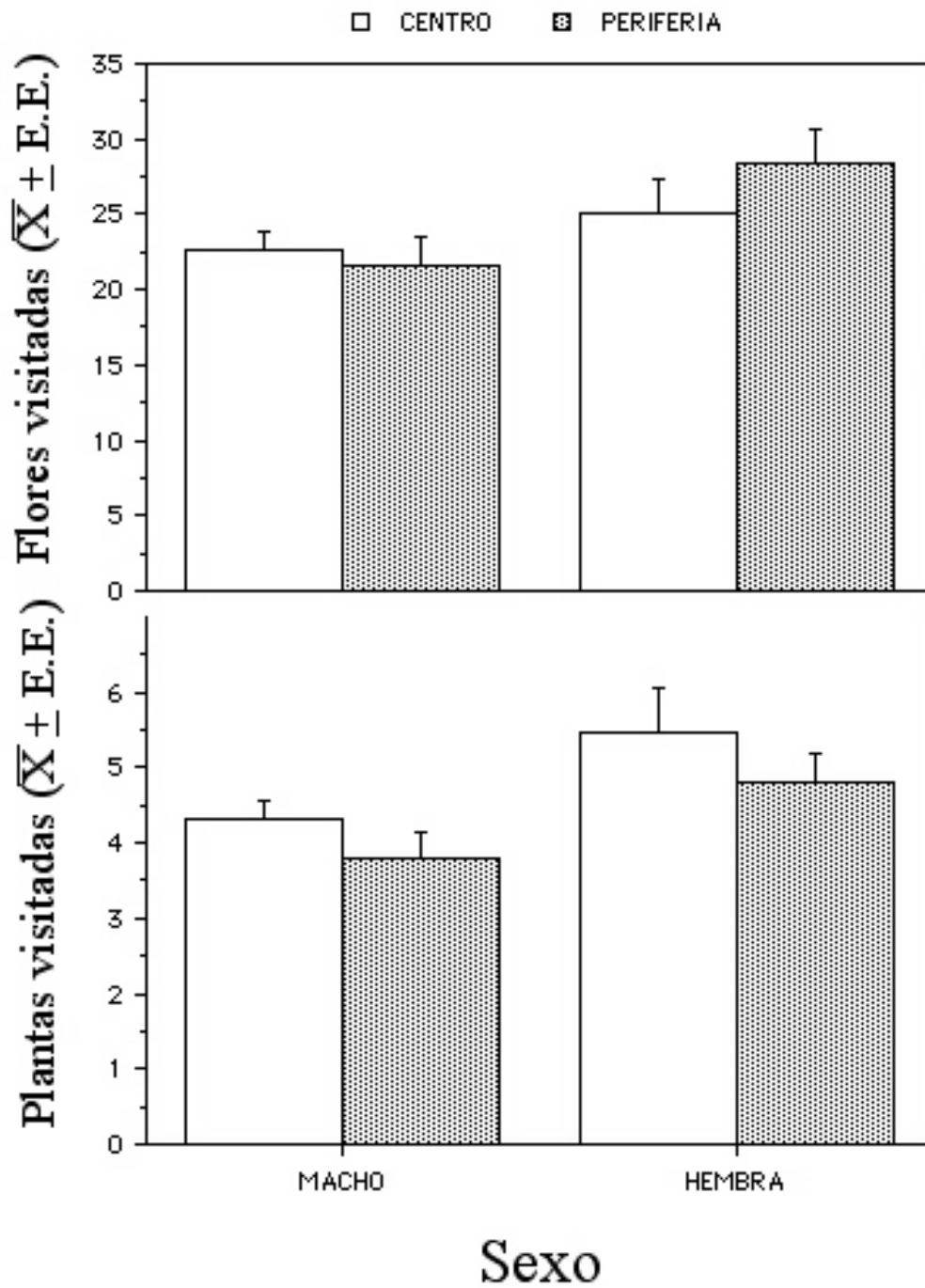
Fuente de variación	g.l.	<i>F</i>	<i>P</i>
<b>Número de flores</b>			
Sexo	7	3.20	0.073
Posición flores	1	4.25	<b>0.039</b>
Sexo × Posición flores	7	7.44	<b>0.006</b>
Error	708		
<b>Número de plantas</b>			
Sexo	7	2.19	13.92
Posición plantas	1	13.16	<b>0.003</b>
Sexo × Posición flores	7	3.1824.54	<b>0.001</b>
Error	707		



**Figura 6. Variación en el (a) número flores y (b) plantas visitadas por cada especie de colibrí de acuerdo a la posición de las plantas en el parche.**

**Cuadro 6. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías, para el número de flores y plantas visitadas por especie de colibrí y posición de las plantas visitadas en el parche.**

Fuente de variación	g.l.	<i>F</i>	<i>P</i>
<b>Número de flores</b>			
Especie	7	3.27	<b>0.002</b>
Posición plantas	1	0.28	0.591
Especie × Posición planta	6	1.98	0.065
Error	705		
<b>Número de plantas</b>			
Especie	7	4.55	<b>0.001</b>
Posición plantas	1	0.004	0.991
Especie × Posición plantas	6	3.71	<b>0.001</b>
Error	705		



**Figura 7. Variación en el (a) número flores y (b) plantas visitadas por cada sexo de colibrí de acuerdo a la posición de las plantas en el parche.**



**Cuadro 7. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías, para el número de flores y plantas visitadas por sexo y posición de las plantas visitadas en el parche.**

Fuente de variación	g.l.	<i>F</i>	<i>P</i>
<b>Número de flores</b>			
Sexo	1	3.58	0.060
Posición plantas	1	0.25	0.617
Sexo× Posición plantas	1	1.53	0.215
Error	715		
<b>Número de plantas</b>			
Sexo	1	4.82	<b>0.028</b>
Posición plantas	1	2.35	0.125
Sexo × Posición plantas	1	0.021	0.885
Error	715		

#### **6.4 Tiempos de llegada**

Un total de 755 eventos de forrajeo de colibríes fueron considerados en este análisis. Encontrándose que existen diferencias significativas en los tiempos de llegada de colibríes de las distintas especies forrajeando en parches florales de *Penstemon roseus* en el periodo de 0800-1000 h ( $\chi^2=29.06$ , g.l.=7,  $P < 0.001$ ) y en el periodo de 1200-1400 h ( $\chi^2=14.52$ , g.l.=6,  $P=0.024$ ). No se encontraron diferencias significativas en los tiempos de llegada en el periodo 1600-1800 h ( $\chi^2=2.07$ , g.l.=6,  $P=0.912$ ). Esto significa que temprano por la mañana y al mediodía, los tiempos de llegada de determinadas especies de colibríes son más cortos, lo cual puede minimizar el encuentro de interespecíficos mientras forrajean en estos horarios, fenómeno ausente en el periodo de la tarde (Fig. 8).

Los resultados indican que durante el periodo de 0800-1000 h, los colibríes de la especie *Archilocus colubris*, son los primeros visitantes a los parches de *Penstemon*. A partir de la llegada de los colibríes de la especie *Hylocharis leucotis*, las visitas de colibríes de otras especies son indistintas, debido a la conducta territorial de esta última. En el periodo de 1200-1400 h, las especies de talla pequeña como *Selasphorus rufus* y *S. platycercus* son las primeras en llegar a los parches de forrajeo, siendo posteriormente desplazadas por los individuos territoriales de *Hylocharis leucotis*. Por el contrario, en el periodo de 1600-1800 h, se observó que colibríes de distintas especies llegaron a forrajear de forma indistinta, resaltando la ausencia de defensa de territorios en este horario (Fig. 8).

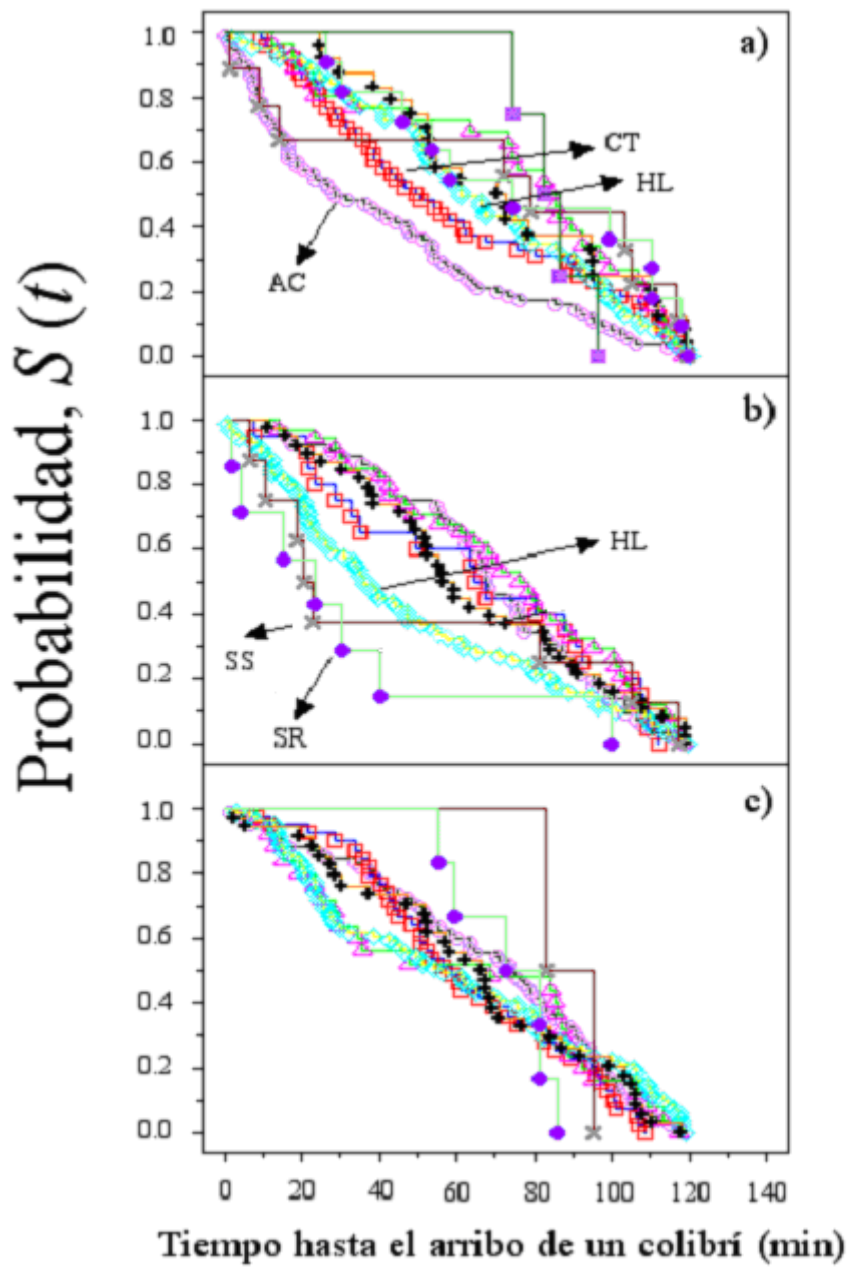


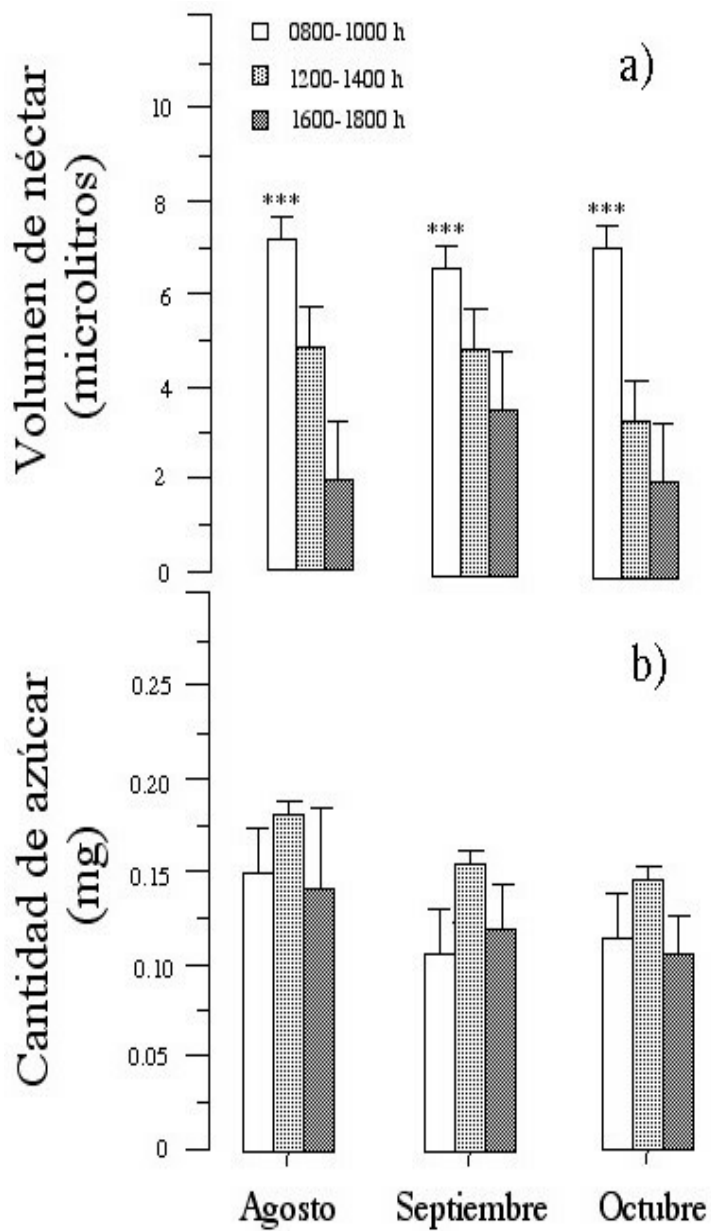
Figura 8. Análisis de supervivencia de los tiempos de arribo de colibríes a los parches estudiados en los periodos de observación de (a) 0800-1000 h, (b) 1200-1400 h y (c) 1600-1800 h

## **6.5 Calidad y cantidad de néctar**

Los volúmenes de néctar cuantificados no mostraron variación significativa en los tres meses de registro; el volumen de néctar no tuvo variaciones importantes entre un mes y otro. Sin embargo, se encontraron diferencias significativas con respecto a los horarios en los cuales se realizaron las mediciones de néctar; durante el primer periodo de observación (0800-1000 h), se encontró un mayor volumen de néctar, el cual va disminuyendo en los dos periodos siguientes de muestreo. La interacción entre el factor mes y el horario de cuantificación no resultó significativa para los volúmenes de néctar registrados; los volúmenes de néctar varían pero no de manera trascendental al pasar de un mes a otro, teniendo un comportamiento similar la producción de néctar en los tres horarios (Fig. 9, Cuadro 8). La variación en la concentración de azúcar cuantificada en cada mes y horario no mostró diferencias significativas. Asimismo, la interacción de estos factores no fue significativa para las concentraciones de azúcar estimadas (Fig. 9, Cuadro 8).

## **6.6 Calidad del parche**

No se encontraron diferencias significativas en los tiempos de llegada de colibríes dependiendo del número de plantas en los parches visitados ( $\chi^2=3.01$ , g.l.=2,  $P= 0.222$ ). Sin embargo, variación significativa fue determinada en los tiempos de llegada con respecto al número de flores presentes en los parches visitados ( $\chi^2=10.28$ , g.l.=2,  $P=0.005$ ); es decir, tardará menos tiempo en llegar un colibrí a los parches que tienen una abundancia alta de flores, a diferencia de los que tienen una abundancia baja de flores, en los cuales el tiempo de arribo de los colibríes es mayor. Estos resultados muestran que el número de plantas que conforman un parche no afecta de forma directa la probabilidad de arribo de un colibrí a ese parche. Sin embargo, el número de flores, independientemente de las plantas presentes, es un factor importante para determinar la frecuencia y rapidez con que un colibrí visita ese parche. (Fig. 10).



**Figura 9.** Variación en el (a) volumen de néctar y (b) concentración de azúcar cuantificados en los tres horarios de observación de colibríes a lo largo del estudio.

**Cuadro 8. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías, para la variación en volumen de néctar (microlitros) y concentración de azúcar (miligramos de azúcar/mililitros de solución) por mes y horario.**

Fuente de variación	g.l.	<i>F</i>	<i>P</i>
<b>Volumen de néctar</b>			
Mes	2	0.88	0.234
Horario	2	4.78	<b>0.001</b>
Mes × Horario	4	1.18	0.267
Error	712		
<b>Concentración de azúcar</b>			
Mes	2	0.71	0.198
Horario	2	2.69	0.118
Mes × Horario	4	0.004	0.745
Error	712		

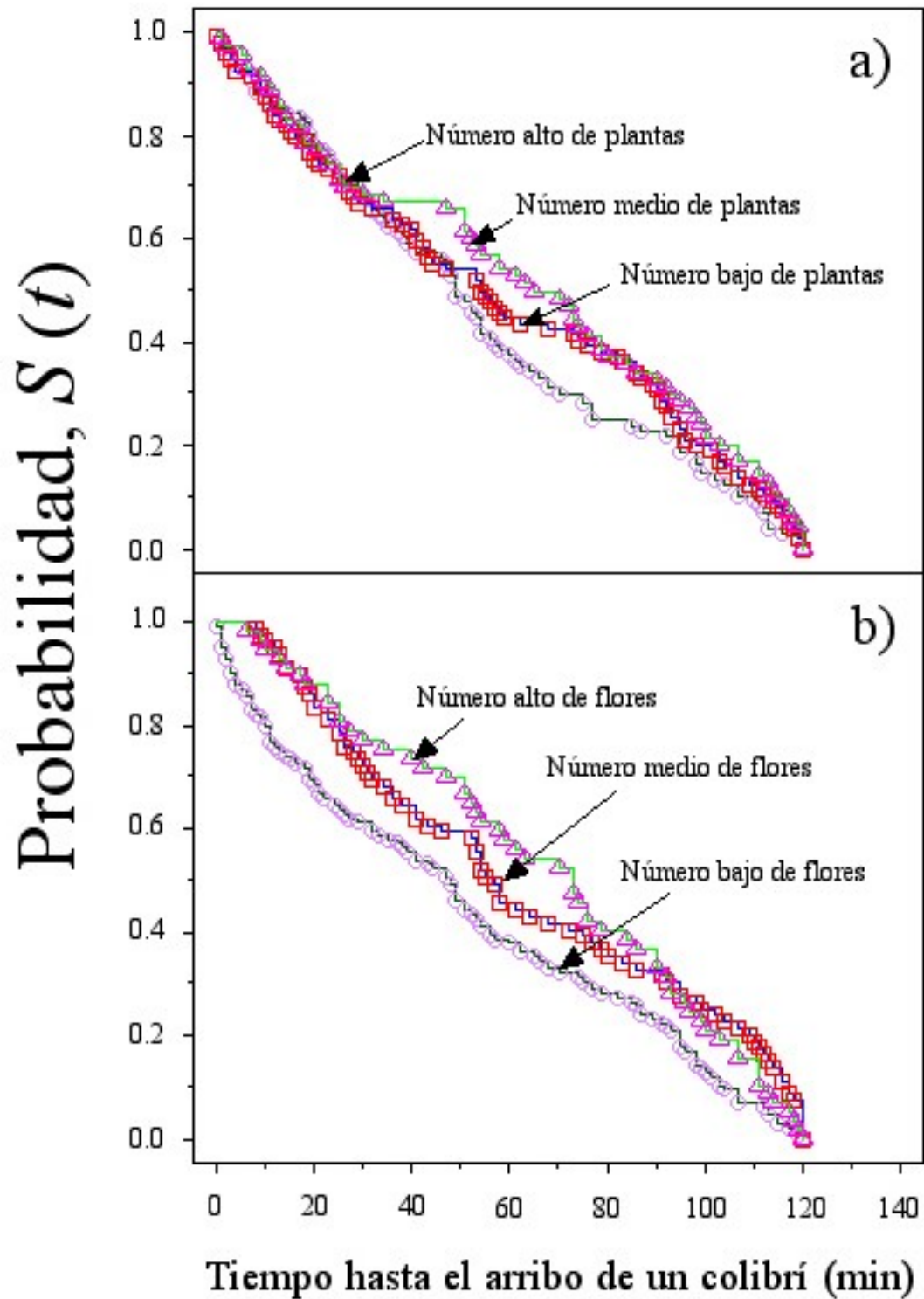


Figura 10. Análisis de supervivencia de los tiempos de arribo de colibríes en relación al (a) número de flores y (b) número de plantas en los parches.

**Cuadro 9. Detalles de las observaciones realizadas tanto por especie y sexo; parches observados y número de horas invertidas durante el trabajo de campo.**

<b>Especie</b>	<b>Número de observaciones</b>			<b>Parches observados</b>	<b>Horas de observación</b>
	Hembras	Machos	Total		
<i>Archilocus colubris</i>	137	63	200		
<i>Colibri thalassinus</i>	7	108	115		
<i>Eugenes fulgens</i>	17	72	89		
<i>Hylocharis leucotis</i>	75	122	197		
<i>Lampornis clemenciae</i>	61	47	108		
<i>Selasphorus rufus</i>	21	3	24		
<i>S. platycercus</i>	13	5	18		
<i>S. sasin</i>	1	3	4		
<b>TOTAL</b>			<b>755</b>	<b>16</b>	<b>96</b>



**Cuadro 10. Formato utilizado para el manejo de los datos durante los periodos de observación**

<i><b>PERIODO (#)</b></i>							
					FECHA:		
					PARCHE (#): OBSERVADOR		
<b>Tiempo de arribo</b>	<b>Especie de colibrí</b>	<b>Sexo</b>	<b># flores visitadas</b>	<b># plantas visitadas</b>	<b>Posición de forrajeo en la planta</b>	<b>Posición de forrajeo en el parche</b>	<b>Observaciones</b>

## 7. DISCUSIÓN

En este estudio observamos la existencia de segregación espacial y temporal entre los colibríes que visitan *Penstemon roseus* (Scrophulariaceae) en “La Malinche”, Tlaxcala. Encontramos diferencias significativas en el número de flores y plantas visitadas en distintas ubicaciones en la planta y los parches, así como en las curvas de probabilidad de ocurrencia de visita a lo largo del tiempo entre las especies de colibríes visitantes. Dentro de las especies visitantes, los colibríes pequeños fueron temporal y espacialmente segregados. Por ejemplo, nuestros resultados mostraron que colibríes de especies pequeñas del género *Selasphorus*, tienden a realizar sus visitas en las flores de la parte baja de las plantas y en aquellas plantas ubicadas típicamente en la periferia de los parches. Nosotros interpretamos este patrón conductual como una forma de evitar encuentros agresivos con especies de colibríes más grandes y territoriales, como ha sido sugerido por Ornelas *et. al.* (2002) para el caso de insectos, colibríes y orioles visitando *Agave marmorata* en el Valle de Tehuacán, Puebla. Asimismo, nuestros datos muestran que las hembras de todas las especies de colibríes evaluadas realizan la mayor parte de sus visitas en flores que se localizan en la parte baja de las plantas. La segregación entre sexos al momento del forrajeo es conocida para colibríes, argumentándose que los machos territoriales pueden permitir el acceso a las hembras a sus parches florales defendidos, a través del uso espacial diferencial del recurso (Jonhsgard 1997).

Aunque las diferencias registradas en la frecuencia de visitas a lo largo de los periodos de observación, pueden provocar inicialmente las diferencias en las curvas de visita en el tiempo obtenidas a través de los análisis de supervivencia, nosotros proponemos que estas diferencias están determinadas por las diferencias en el tamaño de los colibríes, en donde colibríes pequeños usan las flores de *Penstemon* más tarde que las especies de colibríes más grandes. Esta estrategia de segregación temporal con respecto al tamaño

de los visitantes, también fue documentada por Ornelas *et. al.* (2002), quienes indican que los colibríes visitan más temprano las flores de *Agave* que los orioles, aves de mayor talla, e interpretando sus resultados como un mecanismo para reducir las interacciones agresivas interespecíficas. En nuestro estudio, esta segregación temporal puede permitir a colibríes pequeños como *A. colubris* o las especies de *Selasphorus*, reducir el riesgo de daño durante los encuentros con colibríes más agresivos y territoriales como *C. thalassinus*.

En una revisión de la repartición de recursos en comunidades de animales, Schoener (1986) observó que el reparto de recursos ocurre comúnmente a través de la división del uso de hábitat (segregación espacial), de la comida, y solo raramente del tiempo (segregación temporal). Schoener (1986) sugiere que teóricamente no hay ventaja de segregarse temporalmente, debido a que no se genera una ganancia energética al no alimentarse durante la mayoría de los periodos de tiempo. Por consecuencia, la segregación en el tiempo solo debe ocurrir si el riesgo de predación o daño es más grande en relación a la necesidad de energía (Schoener 1986). La dominancia conductual ha sido propuesta como el mecanismo por el cual las comunidades de nectarívoros son estructuradas. Nuestros patrones observados de segregación espacial y temporal sugieren que la interferencia directa entre taxa, no es la única forma para acceder al néctar en *P. roseus*. Como consecuencia, la mayoría de los encuentros agresivos observados fueron entre coespecíficos. Martínez del Rio y Eguiarte (1987) estudiando la comunidad de nectarívoros visitantes de *Agave marmorata* (Agavaceae) en el Valle de Tehuacán, Puebla, documentaron inicialmente que la competencia entre los taxa visitantes (insectos, aves paserinas y colibríes) conforma la estructura de esta comunidad. Sin embargo en un estudio posterior, Ornelas *et. al.* (2002) estudiaron el mismo sistema bajo un enfoque que consideró diferencias en los tiempos de llegada de

los visitantes y ubicación espacial de las inflorescencias visitadas. Sus resultados indican que los nectarívoros visitantes varían en el uso espacial y temporal del recurso néctar en *Agave*, sugiriendo que estos patrones pueden minimizar interacciones competitivas entre las especies. Por lo tanto, la segregación temporal puede permitir a los visitantes florales reducir las interacciones interespecíficas y por consecuencia facilitar la coexistencia.

El acceso a recursos de néctar por ensamblajes mixtos de especies está a menudo determinado por agresiones interespecíficas en donde las especies grandes dominan a las pequeñas (Ford y Paton 1982). Durante nuestras observaciones, los eventos entre individuos de distintas especies fueron raramente observados, pero cuando ocurrieron, usualmente los visitantes utilizaron zonas distintas dentro de los parches, lo cual permitió el forrajeo floral en ambos visitantes de forma sincrónica. Más común fue la observación de encuentros agresivos entre individuos de especies territoriales como *H. leucotis* o *C. thalassinus*. Debido a que los territorios están estrechamente relacionados a los recursos de néctar, las especies territoriales pueden jugar un mayor papel en determinar la composición total y estructura en los ensamblajes de colibríes (Wolf et al. 1976, Feinsinger 1976, Carpenter 1978, Des Granges 1978). En este sentido, *H. leucotis* excluye agresivamente a otras especies de *Penstemon* (*A. colubris*, *S. platycercus*, *S. sasin* and *S. rufus*). Se ha sugerido que los perdedores en estas interacciones pueden usar la dispersión, flores de bajas recompensas y/o adoptar conductas oportunistas (i.e. rutas de forrajeo) para obtener el néctar de parches de flores defendidos agresivamente (e.g. Feinsinger 1976, Carpenter 1979).

El supuesto de la competencia interespecífica ocurriendo en nuestro sistema no está totalmente apoyado por nuestros datos, por lo que la coexistencia puede no ser incluso un problema de intereses dentro del ensamblaje de nectarívoros. Esto es, no tenemos

evidencia de que el crecimiento poblacional de cualquiera de las especies de colibríes en este estudio este limitado por el néctar de *P. roseus*, aunque ciertamente utilizan este recurso para satisfacer sus requerimientos energéticos a corto plazo. Sin embargo, es durante el periodo de floración de *P. roseus* (Julio-Noviembre), y cuando ninguna otra especie de planta representa una importante fuente alimenticia en el sitio, cuando coinciden espacial y temporalmente las ocho especies de colibríes hasta el momento registradas en “La Malinche” (Lara 2006). Esto resalta la importancia de los patrones conductuales registrados, pues sugieren que una forma alternativa y eficiente de evitar la agresión entre las especies visitantes, tanto territoriales como generalistas, al tener acceso al único recurso existente de néctar a nivel local, es segregarse temporal y espacialmente.

La evidencia sobre una jerarquía de dominancia dependiente del tamaño de las especies interactuantes, han sido particularmente enfocados en interacciones de competencia entre aves nectarívoras e insectos polinizadores (Kodric-Brown y Brown 1978, Gill y Wolf 1979, Schaffer et al. 1979, McFarland 1986, Martínez del Rio y Eguiarte 1987). Los resultados de algunos de estos trabajos reportan que son las aves quienes afectan negativamente la disponibilidad de néctar para los insectos (Lyon & Chadek 1971, Primack y Howe 1975, Boyden 1978, Carpenter 1979), pero otros sugieren que debido a su tamaño y número son los insectos quienes pueden invadir los recursos de las aves, afectándolos de forma negativa en la disponibilidad de néctar (Kodric-Brown y Brown 1979, Schaffer et al. 1979, Gill et al. 1982). En el caso de competencia entre aves nectarívoras ocupando un mismo hábitat, el acceso al néctar puede a menudo ser determinado por la agresión interespecífica, en donde las especies grandes dominan a las pequeñas (Brown et al. 1978, Collins 1985). En nuestro estudio, el tamaño de los colibríes territoriales como *C. thalassinus* varia de 5-5.9 g, y de los 3-

3.2 g en los generalistas *Selasphorus* spp. (Jonhsgard 1997). Sin embargo, la ausencia de interacciones agresivas interespecíficas sugiere que la jerarquía de dominancia dependiente del tamaño, no puede ser utilizada como una generalización para el reparto de néctar en ensamblajes de nectarívoros, como ha sido sugerido previamente (Brown et al. 1978, Martínez del Rio y Eguiarte 1987).

En resumen, en este estudio encontramos evidencia de que los colibríes forrajeando en *P. roseus* presentan segregación espacial y temporal en sus visitas. Los resultados obtenidos sugieren que la segregación espacial y temporal entre colibríes puede ser interpretada como una forma de reducir el riesgo de encuentro, permitiéndoles obtener sus demandas energéticas a corto plazo y coexistir.

## 8. LITERATURA CITADA

- Abacus Concepts, Inc., (1989). SuperANOVA. Abacus Concepts Inc., Berkeley, California, USA.
- Abacus Concepts, Inc., (1996). Statview Reference. Abacus Concepts, Inc., Berkeley, California, USA.
- Albrecht N, Gotelli NJ (2001). Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia*. **126**: 134-141.
- Alcorn SM, McGregor SE, Olin G (1961). Pollination of saguaro cactus by doves, nectar-feeding bats and honey bees. *Science* **132**: 1549–1595.
- Batzli GO (1985). Nutrition. En: Tamarin, R.H. (ed) *Biology of new world Microtus*. Pags. 779-811. Special Publication 8. American Society of Mammalogist, Lawrence, Kansas.
- Bennett, R. W., *et al.* (1987). *Penstemon* nomenclature. Eugene, OR: American Penstemon Society.
- Bozinovic F (1993). Fisiología ecológica de la alimentación y digestión en vertebrados: modelos y teorías. *Revista Chilena de Historia Natural*. **66**: 375-382.
- Bozinovic F, Martínez del Rio C (1996). Animals eat what they should not: why do they reject our foraging models? *Revista Chilena de Historia Natural*. **69**:15-20.
- Buzato S, Sazima M, Sazima I (2000). Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica*. **32**: 824-841.
- Carpenter FL (1978). A spectrum of nectar-eater communities. *The American Zoologist*. **18**: 809-819.
- Carpenter FL (1979). Competition between hummingbirds and insects for nectar. *The American Zoologist*. **19**: 1105–1114.

- Castellanos MC, *et al.* (2002). Dynamic nectar replenishment in flowers of *Penstemon* (Scrophulariaceae). – *Am. J. Bot.* **89**: 111–118.
- Chesson P (2000). General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical Population Biology.* **58**: 211-237
- Clinebell RR, Bernhardt P (1998) The pollination ecology of five species of *Penstemon* (Scrophulariaceae) in the tallgrass prairie. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **85**: 126-136
- Collins BG (1985). Energetics of foraging and resource selection by honeyeaters in forest and woodland habitats of Western Australia. *New Zealand Journal of Zoology.* **12**: 577–587.
- Cotton PA (1998). Temporal partitioning of a floral resource by territorial hummingbirds. *Ibis* **140**: 647-653.
- Des Granges JL (1979). Organization of a tropical nectar feeding bird guild in a variable environment. *The Living Bird.* **17**:199-236
- Eguiarte LE, Búrquez A (1987). Reproductive ecology of *Manfreda brachystachia*, an iteroparous species of Agavaceae. *The Southwestern Naturalist.* **32**: 169–178.
- Feinsinger P (1976). Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs.* **46**: 257-291.
- Feinsinger P (1980). Asynchronous migration patterns and the coexistence of tropical hummingbirds. Pags. 411-419. En: A.Keast & E.S. Morton (eds.). *Migrant birds in the neotropics: Ecology, behavior, distribution, and conservation.* Smithsonian Institution Press, Washington, DC.



- Flemig TH, *et al.* (1996). Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of sonoran desert columnar cacti. *Southwestern Naturalist*. **41**: 257-269.
- Ford HA, Paton DC (1982). Partitioning of nectar sources in an Australian honeyeater community. *Australian Journal of Ecology*. **7**: 149–159.
- Gill FB, Wolf LL (1979). Nectar loss by golden-winged sunbirds to competitors. *The Auk*. **96**: 448–461.
- Gill FB, Mack AL, Ray RT (1982). Competition between hermit hummingbirds *Phaethorninae* and insects for nectar in a Costa Rican rain forest. *Ibis*. **124**: 44–49.
- Hutto RL (1992). Habitat distributions of migratory landbird species in the western Mexico. Pags. 221-239. En: J.M. Hagan & D.W. Johnston (eds). *Ecology and conservation of neotropical migrant landbirds*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Johnsgard P (1997). *The hummingbirds of North America*. Smithsonian Institution, Washington.
- Kearns CA, Inouye DW (1994). Fly pollination of *Linum lewisii* (Linaceae). *American Journal of Botany* **8**:1091-1095.
- Kenagy GJ (1987). Energy allocation for reproduction in the golden-mantled ground squirrel. *Symposia of the Zoological Society of London*. **57**: 259-273.
- Kodric-Brown A, Brown JH (1978). Influence of economics, interspecific competition and sexual dimorphism on territoriality of migrant Rufous Hummingbirds. *Ecology*. **59**:285-296.
- Kodric-Brown A, Brown JH (1979). Competition between distantly related taxa in the coevolution of plants and pollinators. *The American Zoologist*. **19**: 1115–1127.

- Lange SR, Scobell AS, Scott, EP (2000). Hummingbird-syndrome traits, breeding system, and pollinator effectiveness in two syntopic *Penstemon* species. International Journal of Plant Sciences. **161(2)**: 253-263.
- Lara C (2006). Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in México. Ecoscience **13**: 23-29.
- Lyon DL, Chadek C (1971). Exploitation of nectar resources by hummingbirds, bees (*Bombus*) and *Diglossa baritula* and its role in the evolution of *Penstemon kunthii*. The Condor, **73**: 246–248
- McFarland DC (1986). The organization of honeyeater community in an unpredictable environments. Australian Journal of Ecology, **11**: 107–120.
- Martínez del Rio C, Eguiarte LE (1987). Bird visitation to *Agave salmiana*: comparisons among hummingbird and perching birds. The Condor, **89**: 357–363.
- Martínez del Rio C, Stevens BR (1989) Physiological constraint of feeding behaviour: intestinal membrane disaccharidases of the starling. Science **243**: 794-796.
- Muenchow G (1986). Ecological use of failure time analysis. Ecology **67**: 246-250.
- Nicolson SW, Fleming PA (2003). Nectar as food for birds: the physiological consequences of drinking dilute sugar solutions. Plant Systematics and Evolution, **238**: 139-153.
- Ordano M, Ornelas JF (2004). Generous-like flowers: nectar production in two epiphytic bromeliads and a meta-analysis of removal effects. Oecologia **140**: 495–505.
- Ornelas, JF, *et al.* (1993). Variability profiles for line transect bird censuses in a tropical dry forests in Mexico. Condor **95**: 422-441.
- Ornelas JF, Arizmendi MC (1995). Altitudinal migration: Implications for the conservation of the neotropical migrant avifauna of western Mexico. Pags. 98-109. En: M. H. Wilson y S.A. Sader (eds.).Conservation of neotropical migratory birds in Mexico.

Maine Agricultural and Forest Experiment Station.

- Ornelas JF, Ordano M, Hernández A, López JC, Mendoza L, Perroni Y (2002). Nectar oasis produced by *Agave marmorata* Roehl. (Agavaceae) lead to spatial and temporal segregation among nectarivores in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments*, **52**: 37-51.
- Powers DR and McKee T (1994). The effect of food availability on time and energy expenditures of territorial and nonterritorial hummingbirds. *Condor* **96**:1064–1075.
- Primack RB, Howe HF (1975). Interference competition between a hummingbird (*Amazilia tzacatl*) and skipper butterflies (Hesperii). *Biotropica* **7**:55-58.
- Rzendowski J, Rzendowski G (2001). Flora fanerogámica del Valle de México. Continental. México.
- Sandlin EA (2000). Cue use affects resource subdivision among three coexisting hummingbird species. *Behavioral Ecology* **11**: 550-559.
- Sazina M, Buzato S, & Sazima I (1994). Nectar by day and night: *Siphocampylus sulfureus* (Lobeliaceae) pollinated by hummingbirds and bats. *Plant Syst. Evol.* **191**: 237–246.
- Schaffer WM, Jensen DB, Hobbs DE, Gurevitch J, Todd JR, Schaffer MV (1979). Competition, foraging energetics, and the cost of sociality in three species of bees. *Ecology*, **60**: 976–987.
- Schoener TW (1986). Resource partitioning. In *Community ecology: pattern and process*. J. Kikkawa y J. D. Anderson (eds.). Blackwell Scientific Publications, Mlebourne.
- Stiles FG (1981). Geographical aspects of bird–flower coevolution, with particular reference to Central America. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **68**: 323–351.
- Stiles FG (1985). Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird–flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornithol. Monogr.* **36**: 757–787.

- Wiens JA (1989). The ecology of bird communities. Vol. II. Cambridge. EU.
- Williams N. and Thomson JD (1998). Trapline foraging by bumble bees: III. Temporal patterning of visits. *Behavioral Ecology* **9**:612-621.
- Wilson P., *et al.* (2004). A multivariate search for pollination syndromes among penstemons. *Oikos* **104 (2)**: 345 - 361
- Wolf LL, Stiles FG, Hainsworth FR (1976). Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* **45**: 349-379.
- Wolf LL, Gill FB (1986). Physiological and ecological adaptations for high montane sunbirds and hummingbirds. En: Vuilleumier, F. y M. Monasterio (eds.) High altitude tropical biogeography. Oxford University Press y American Museum of Natural History, Oxford.
- Zar JH (1999). *Biostatistical Analysis*. Fourth Edition. Prentice Hall, Inc.