



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS
SUPERIORES IZTACALA

Dinámica de las estrategias de forrajeo
por néctar en colibríes (Aves: Trochilidae)
en la Reserva de la Biosfera Sierra de
Manantlán (Jalisco, México)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

CLAUDIA ISABEL RODRÍGUEZ-FLORES

**DIRECTORA DE TESIS:
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**

MÉXICO, D.F.

AGOSTO, 2009



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS
SUPERIORES IZTACALA

Dinámica de las estrategias de forrajeo
por néctar en colibríes (Aves: Trochilidae)
en la Reserva de la Biosfera Sierra de
Manantlán (Jalisco, México)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

CLAUDIA ISABEL RODRÍGUEZ-FLORES

**DIRECTORA DE TESIS:
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**

MÉXICO, D.F.

AGOSTO, 2009

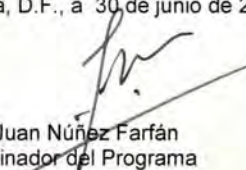
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 19 de enero de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del (la) alumno (a) **RODRÍGUEZ FLORES CLAUDIA ISABEL** con número de cuenta **507452395** con la tesis titulada **"DINÁMICA DE LAS ESTRATEGIAS DE FORRAJEO POR NÉCTAR EN COLIBRÍES (AVES: TROCHILIDAE) EN LA RESERVA DE LA BIÓSFERA SIERRA DE MANANTLAN (JALISCO, MÉXICO)."**, realizada bajo la dirección del (la) **DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**:

Presidente: DR. JUAN FRANCISCO ORNELAS RODRIGUEZ
Vocal: DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD
Secretario: DRA. MARIA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
Suplente: DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRIGUEZ
Suplente: DR. ALFONSO VALIENTE VANUET

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 30 de junio de 2009.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

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

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM.

A mi tutora principal, la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, y a los miembros del Comité Tutoral Dr. Alfonso Valiente-Banuet, Dr. Jorge E. Schondube y Dr. Frank. G. Stiles por sus invaluable enseñanzas y por su apoyo constante a lo largo de este proceso.

Al Dr. Juan Francisco Ornelas y al Dr. Carlos Lara, miembros del jurado, por sus valiosos comentarios y aportes al documento.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca 216906 para estudios de Posgrado en el periodo de enero de 2007 a enero de 2009.

A la Coordinación de Estudios de Posgrado de la UNAM por la beca de Fomento a la Graduación en el periodo de enero a marzo de 2009.

Al proyecto PAPIIT IN210908 “Factores determinantes de la diversidad y abundancia de los colibríes en México: implicaciones para la conservación del mutualismo” de la Universidad Nacional Autónoma de México, por el apoyo financiero para la realización del trabajo de campo y de laboratorio.

Al personal de la Estación Científica Las Joyas, por su apoyo permanente durante el trabajo de campo. También al personal del Laboratorio de Botánica del CUCSur UdG, por la identificación del Material Vegetal.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Llegar hasta este punto hubiese sido imposible sin el apoyo y el amor de muchas personas.

Primero que nada quiero agradecer a Coro, quién me ha brindado su apoyo, su cariño y su confianza desde el primer día. Además de ser mi tutora y amiga, ha sido mi mamá académica, y de su mano he aprendido muchas cosas para ser investigadora pero sobretodo para ser una mejor persona. Mil gracias. A Vali, Valentina y Corish, gracias por su amistad.

También quiero agradecer a Carlos, mi compañero, mi amor y mi mejor amigo. Él ha sido pilar fundamental desde que apareció en mi vida, y sin él todo hubiese sido muy difícil. Gracias por estar ahí siempre, te amo.

A mi familia, que desde la distancia me brinda su amor y la fuerza necesaria para seguir adelante. A mis papás, quienes han respaldado todos mis sueños, gracias por sus enseñanzas, los amo. A Paula, Pili, Jolo y Santiago, saben que ustedes son mi apoyo, mi alegría, mi fuerza, los adoro.

A la familia Soberanes González y a Irma González, mi familia Mexicana, quién me abrió las puertas de su hogar y de su corazón. Gracias a ustedes nunca me he sentido lejos de casa. Los quiero mucho.

A Brenda, mi mano derecha y mi compañera. Gracias por tus desvelos, tu paciencia y tu apoyo. Te quiero mucho.

A Laura, quién siempre estuvo ahí para apoyarme. Gracias por tu cariño y tu confianza.

A mis amigos Colombianos y Mexicanos, a las chicas y chicos de Quetzal-Atzin. Todos ustedes saben que los quiero muchísimo y este logro es también de ustedes.

ÍNDICE

RESUMEN	VI
INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVOS	6
OBJETIVO GENERAL	6
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	6
MÉTODOS	7
SITIO DE ESTUDIO.....	7
METODOLOGÍA GENERAL	8
1. CARACTERIZACIÓN DE LAS ESTRATEGIA DE FORRAJE Y DOMINANCIA DE LOS COLIBRÍES.	9
2. EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE NÉCTAR SOBRE LAS ESTRATEGIAS DE FORRAJE.....	12
RESULTADOS.....	15
CARACTERIZACIÓN DE LAS ESTRATEGIA DE FORRAJE	15
1. CAMBIOS EN LA COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE COLIBRÍES.....	15
2. INTERACCIONES AGRESIVAS DE LOS COLIBRÍES.	20
3. CATEGORÍAS DE DOMINANCIA Y TERRITORIALIDAD DE LOS COLIBRÍES.	23
EFFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE NÉCTAR SOBRE LAS ESTRATEGIAS DE FORRAJE	30
1. VISITAS E INTERACCIONES AGRESIVAS EN LAS DIFERENTES AGRUPACIONES FLORALES.....	30
2. PRODUCCIÓN DE NÉCTAR Y TERRITORIALIDAD.	37
DISCUSIÓN	41
CARACTERIZACIÓN DE LAS ESTRATEGIA DE FORRAJE	41
EFFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE NÉCTAR SOBRE LAS ESTRATEGIAS DE FORRAJE	49
PERSPECTIVAS DEL ESTUDIO	56
CONCLUSIONES	61
LITERATURA CITADA.....	63
ANEXOS.....	69

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1: Número de colibríes capturados en las sesiones de redes de niebla durante el muestreo.	15
TABLA 2: Comparaciones pareadas de los promedios marginales estimados para los tres factores (muestreo, estatus migratorio y especie de colibrí) del MLG del número de capturas durante los muestreos quincenales. Los promedios fueron calculados a partir de los predictores lineares de la variable de respuesta, y solo se muestran las comparaciones estadísticamente significativas.	21
TABLA 3: Comparaciones pareadas de los promedios marginales estimados para los dos factores (quincena y tipo de vegetación) del MLG del número de encuentros agresivos totales de la comunidad. Los promedios fueron calculados a partir de los predictores lineares de la variable de respuesta, y solo se muestran las comparaciones estadísticamente significativas.	22
TABLA 4: Categorías de dominancia para 11 especies de colibríes en la ECLJ. Adu: adulto, Juv: juvenil, ♀: hembra, ♂: macho. GANA: Porcentaje de encuentros ganados; INICIA: Porcentaje de encuentros donde inicia el ataque; FLORES: Porcentaje de encuentros donde se registró la visita de flores. CAT: categoría de dominancia, Dom: dominante, SubD: subdominante, Ord: subordinadas. TER: categoría de territorialidad, Ter: territorial, TSec: Territorial secundario, Rut: rutero. No.: Número de categoría.	24
TABLA 5: Comparaciones pareadas de los promedios marginales estimados para los dos factores (muestreo y especie de colibrí) del MLG del número de encuentros ganados por los colibríes de la comunidad. Los promedios fueron calculados a partir de los predictores lineares de la variable de respuesta. Para cada especie se muestra la diferencia entre los promedios marginales y debajo la probabilidad Sequential Sidak; las comparaciones estadísticamente significativas están en negrilla. ♂: macho, ♀: hembra. O: Subordinado, SD: Subdominante. juv: juvenil, adu: adulto.	27
TABLA 6: Comparaciones pareadas de los promedios marginales estimados para los dos factores (estatus migratorio y estatus migratorio*quincena) del MLG del número de encuentros ganados por los colibríes. Los promedios fueron calculados a partir de los predictores lineares de la variable de respuesta, solo se muestran las comparaciones estadísticamente significativas. MIG LAT: Migratorios: latitudinales, MIG ALT: Migratorios altitudinales, RES: residentes.	29
TABLA 7: Especies de aves y plantas registradas durante los periodos de observación en grupos de flores en la Estación Científica Las Joyas.	33
TABLA 8: Frecuencia (f) de encuentros agresivos en las agrupaciones florales de las diferentes especies de plantas visitadas por los colibríes de la comunidad de la ECLJ durante el invierno. n: Número de parches observados.	38
TABLA 9: Producción de néctar de algunas de las especies de plantas visitadas por colibríes en la Estación Científica Las Joyas. Se muestra el promedio aritmético más la desviación estándar de la concentración y el volumen producido. Las calorías corresponden a las producidas en promedio por una flor por día. n = Número de flores muestreadas. Se indican los resultados del tratamiento con resina (R) y sin resina (SR) para controlar el	

consumo de néctar por ácaros (ver texto). a: Stiles & Freeman 1993; b: Arizmendi <i>et al.</i> 1996, c: Lara & Ornelas 2002; d: Lara & Ornelas 2001.....	39
TABLA 10: Área (m ²) y contenido energético (Kcal) promedio de los territorios de alimentación de 7 categorías de colibríes. prom.: promedio aritmético, des.: desviación estándar, n: tamaño de muestra.....	40

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1. Ubicación de la RBSM (línea verde clara mapa inferior) y Estación Científica las Joyas. Se muestran las tres zonas núcleo dentro de la Reserva. Mapa elaborado con ArcView 3.2 y Google Earth (2007) a partir de metadatos del Sistema de Información Geográfica de la CONANP.	8
FIGURA 2. Tipos de vegetación presentes alrededor de la ECLJ. A: bosque mesófilo de montaña, B: bosque de pino y pino-encino, C: vegetación secundaria. Fotografías C. A. Soberanes-González.	8
FIGURA 3. Especies de colibríes registradas durante el muestreo en la ECLJ. A: <i>Amazilia violiceps</i> , B: <i>A. beryllina</i> , C: <i>Selasphorus rufus</i> hembra, D: <i>S. rufus</i> macho, E: <i>Hylocharis leucotis</i> hembra, F: <i>H. leucotis</i> macho. Fotos A, D, E: C. Rodríguez. Fotos B, C, F: C. Soberanes.	16
FIGURA 4. Especies de colibríes registrados durante el muestreo en la ECLJ. A: <i>Stellula calliope</i> hembra, B: <i>S. calliope</i> macho, C: <i>Selasphorus platycercus</i> hembra, D: <i>S. platycercus</i> macho, E: <i>Atthis beloisia</i> hembra, F: <i>A. beloisia</i> macho. Fotos B, C, E, F: C. Rodríguez. Fotos A, D: C. Soberanes.	17
FIGURA 5. Especies de colibríes registrados durante el muestreo en la ECLJ. A: <i>Tilmatura dupontii</i> , B: <i>Colibri thalassinus</i> , C: <i>Lampornis amethystinus</i> macho, D: <i>L. amethystinus</i> hembra, E: <i>Eugenes fulgens</i> macho, F: <i>E. fulgens</i> hembra. Fotos B, C, E, F: C. Rodríguez. Foto D: C. Soberanes. Imagen A tomada de Howell & Webb (1995).....	18
FIGURA 6. Especies de aves registradas durante el muestreo en la ECLJ en encuentros agresivos con los colibríes, o visitando los mismos recursos florales. A: <i>Diglossa baritula</i> hembra, B: <i>D. baritula</i> macho, C: <i>Icterus graduacauda</i> , D: <i>Piranga flava</i> , E: <i>Vermivora celata</i> , F: <i>I. pustulatus</i> , G: <i>I. bullockii</i> , H: <i>I. cucullatus</i> . Fotos A, C: C. Rodríguez. Foto B: C. Soberanes. Imagen D, F, G, H tomada de Howell & Webb (1995). Imagen E tomada de Dunn & Alderfer (2006).....	19
FIGURA 7. Proporción de colibríes (residentes y migratorios) capturados a lo largo del muestreo.....	20
FIGURA 8. Proporción de encuentros agresivos (A) y número de encuentros registrados por periodo de observación (B) durante el periodo de estudio, discriminando las observaciones en quincenas y por el tipo de vegetación. El número de encuentros por periodo de observación se obtuvo al dividir el número de encuentros totales por quincena entre el número de muestreos en esa quincena (Para más detalles ver texto).	23
FIGURA 9. Proporción de encuentros agresivos ganados por los colibríes (discriminados en categorías de dominancia) durante el tiempo de muestreo. A) Colibríes residentes, B) Colibríes migratorios latitudinales, C) Colibríes migratorios altitudinales. A: adulto, J: juvenil, H: hembra, M: macho.	29
FIGURA 10. Especies de plantas visitadas por colibríes durante el invierno en la ECLJ. A: <i>Cirsium jaliscoense</i> , B: <i>Vernonia</i> sp., C: <i>Buddleja sessiliflora</i> , D: <i>Lobelia laxiflora</i> , E: <i>I. orizabensis</i> , F: <i>Ipomoea hederifolia</i> . Fotos: C. Rodríguez.....	31
FIGURA 11. Especies de plantas visitadas por colibríes durante el invierno en la ECLJ. <i>Moussonia deppeana</i> (A), <i>Salvia albo-caerulea</i> (B), <i>S. iodantha</i> (C), <i>S. mexicana</i> (D), <i>Fuchsia enclianдра</i> (E), <i>Rubus adenotrichos</i> (F), <i>Castilleja arvensis</i> (G), <i>Lamourouxia multifida</i> (H). Fotos: C. Rodríguez.	32

FIGURA 12. Número de visitas a las flores (A) y de encuentros agresivos (B) de cada categoría de dominancia de los colibríes, en tres tipos de agrupaciones florales. +: Residuales estandarizados mayores a 2; ~ residuales estandarizados menores a 2. 34

FIGURA 13. Número de visitas a las flores (A) y de encuentros agresivos (B) de cada categoría de dominancia de los colibríes, en tres tipos de agrupaciones florales. COTH: *Colibri thalassinus*, HYLE: *Hylocharis leucotis*, AMBE: *Amazilia beryllina*, AMVI: *Amazilia violiceps*, LAAM: *Lampornis amethystinus*, TIDU: *Tilmatura dupontii*, EUFU: *Eugenes fulgens*, STCA: *Stellula calliope*, ATHE: *Atthis beloisa*, SEPL: *Selasphorus platycercus*, SERU: *Selasphorus rufus*. SD: subdominante, O: subordinado. +: Residuales estandarizados mayores a 2; ~ residuales estandarizados menores a 2. 36

RESUMEN

Se estableció el comportamiento de forrajeo de la comunidad de colibríes que habita en la Estación Científica las Joyas (Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco, México). Se puso a prueba la hipótesis de que tanto la composición de la comunidad de colibríes como la abundancia del recurso floral, modifican las estrategias de forrajeo de los colibríes. La comunidad estudiada estuvo compuesta por 11 especies (4 residentes, 3 migratorios latitudinales, 3 migratorios altitudinales y 1 ocasional) que mostraron grandes diferencias en su estatus de dominancia y estrategias de forrajeo. Se encontraron todas las posibles combinaciones de estas características, desde especies altamente dominantes y territoriales, hasta especies subordinadas y ruteras. Estas diferencias en el estatus de dominancia y en el uso de los recursos, estuvieron relacionadas principalmente con la especie, la edad y sexo de los individuos, el número de flores en el área y la abundancia de las especies residentes. Las especies más agresivas prefirieron los sitios con más flores e iniciaron la mayoría de las peleas, atacando incluso a colibríes que no visitaban las flores. Los colibríes subordinados no iniciaron las peleas, y estas ocurrieron durante sus visitas a las flores controladas por los colibríes territoriales. Las variaciones en las estrategias de forrajeo de los colibríes en esta comunidad y el uso diferencial de los recursos de néctar, actuaron como mecanismos que permitieron la coexistencia y organización de las especies.

Palabras clave: colibríes; estatus de dominancia; estrategias de forrajeo; estructura de comunidades; México; néctar; Trochilidae.

ABSTRACT

I described the foraging behavior of the hummingbird community inhabiting Las Joyas Scientific Station (Biosphere Reserve Sierra de Manantlán, Jalisco, Mexico). I tested the hypothesis that both the composition of the hummingbird community and the abundance of floral resources modify the foraging strategies of the hummingbirds. The community I studied was composed of 11 species (4 residents, 3 latitudinal migrants, 3 altitudinal migrants and 1 occasional), that exhibited large differences in their dominance status and foraging strategies. I found all the possible combinations of these characteristics, from highly dominant territorial species, to subordinates trapliners. These differences in the dominance status and resource use were principally related with the species, sex and age of the individuals, the number of flowers in the area, and the abundance of the resident species. The aggressive species preferred areas with more flowers, and started the majority of the fights, attacking even birds that did not visited the flowers. The subordinate hummingbirds did not initiated fights, and these happened during their visits to the territorial hummingbird's flowers. The variations in the foraging strategies of the hummingbirds in this community, and the different use of the nectar resources, acted as mechanisms that permitted the coexistence and organization of the hummingbird community.

Key words: community organization; dominance status; foraging strategies; hummingbirds; Mexico; nectar; Trochilidae.

INTRODUCCIÓN

La interacción entre colibríes (Aves: Trochilidae) y plantas constituye (en la mayoría de los casos) un mutualismo, ya que ambas partes reciben un beneficio de la interacción: los colibríes obtienen néctar (mutualismo de nutrición), mientras que las plantas reciben un polinizador (mutualismo de transporte). Sin embargo, Herre *et al* (1999) sugieren que los mutualismos se describen más adecuadamente como interacciones de explotación recíproca, en la que plantas y colibríes experimentan un conflicto de intereses sobre la cantidad de néctar óptimo producido, con los polinizadores prefiriendo forrajear en plantas que producen altas cantidades y las plantas produciendo preferentemente bajas cantidades de recompensa (Rathcke 1992, Bronstein 2001).

Además del mutualismo entre colibríes y plantas, existe una alta competencia entre plantas por los mejores vectores de polen, y entre los colibríes por los mejores recursos de néctar (Mitchell *et al.* 2009). Los colibríes son aves nectarívoras altamente especializadas desde el punto de vista fisiológico (Schuchmann, K-L. 1999, Lotz & Martínez del Río 2004), pero generalistas desde el punto de vista ecológico, ya que visitan diferentes especies de plantas para satisfacer sus requerimientos energéticos (Calder 2004). En las comunidades de colibríes, el traslape en el uso de los recursos de néctar entre las especies es un fenómeno frecuente (Stiles 1985, Arizmendi & Ornelas 1990, Collins *et al.* 1990, Amaya-Márquez 1991, Arizmendi 1994, Buzato 1995, Cotton 1998, Gutiérrez & Rojas 2001, Rosero 2003, Rodríguez-Flores 2004, Lara 2006), y la similitud del nicho alimenticio entre las especies de una misma comunidad, crea condiciones favorables para que la competencia (por explotación o por interferencia, según Morin 1999) actúe como fuerza modeladora sobre estas comunidades (Des Granges 1979).

Algunos de los mecanismos propuestos que permiten la coexistencia de diferentes especies de colibríes en un escenario de competencia como el descrito anteriormente son: 1) variaciones en su comportamiento de forrajeo (Wolf *et al.* 1976, Feinsinger & Cowell 1978, Des Granges 1979, Stiles 1985, Lara *et al* 2009), 2) movimientos poblacionales entre diferentes comunidades vegetales a nivel de paisaje siguiendo la floración de las plantas que visitan para obtener néctar (Des Granges 1979, Cotton 1998, Gutiérrez & Rojas 2001, Rosero 2003), 3) diferencias en la preferencia de microhábitats dentro de un ecosistema (Buzato 1995, Gutiérrez & Rojas 2001, Ritchie 2002), 4) variaciones morfológicas interespecíficas en caracteres como peso, largo y curvatura del pico (Rodríguez-Flores 2004, Rodríguez-Flores & Stiles 2005), y 5)

segregación espacial y temporal en el uso de las especies vegetales (Des Granges 1979, Ornelas *et al.* 2002b, Lara 2006, Lara *et al.* 2009). Varios de estos mecanismos se sustentan en la capacidad y en los patrones de desplazamiento de los colibríes, que le permiten establecer la heterogeneidad en la distribución de los recursos presente en un momento dado, y así tomar las decisiones adecuadas a partir de sus características morfológicas y fisiológicas que favorezcan el forrajeo óptimo (Ritchie 2002).

Específicamente para las estrategias de forrajeo por néctar, los colibríes visitan las flores usando dos tipos principales de comportamientos: la territorialidad y la no territorialidad (Feinsinger & Chaplin 1975, Gutiérrez-Z *et al.* 2004). Los **colibríes territoriales** seleccionan grupos de flores de una o de varias especies de plantas, y establecen en ellos territorios de alimentación (Wolf 1969); generalmente combinan despliegues, persecuciones, maniobras acrobáticas y vocalizaciones para expulsar otros individuos que se aproximan o ingresan al territorio (Feinsinger & Chaplin 1975, Feinsinger 1976, Des Granges 1979, Feinsinger *et al.* 1979, Goldberg & Ewald 1991, Ornelas *et al.* 2002a, Gutiérrez-Z *et al.* 2004). Los colibríes no territoriales o **ruteros** seleccionan diferentes agrupaciones de plantas que pueden estar aisladas y/o no defendidas, para luego visitar las flores siguiendo circuitos o rutas de forrajeo incluso en secuencias específicas (Feinsinger 1976, Feinsinger & Colwell 1978, Gill 1988, Collins *et al.* 1990, Temeles *et al.* 2006, Ohashi & Thomson 2009).

Tradicionalmente, los colibríes territoriales son principalmente los machos de las especies pertenecientes a la subfamilia Trochilinae, también llamados troquilinos (Gutiérrez-Z *et al.* 2004). Esta subfamilia incluye casi el 90% de las especies dentro de la familia, que se caracteriza por el marcado dimorfismo sexual en algunas especies, y por los diferentes niveles de especialización empleados para visitar y defender los recursos de néctar (Stiles 1981, 2004). Por otro lado, los colibríes ruteros incluyen algunas especies de troquilinos de picos largos en ambientes de montaña (Gutiérrez & Rojas 2001), las hembras de las especies de troquilinos claramente dimórficas y todas las especies de la Subfamilia Phaethornitinae mejor conocidos como ermitaños (Gill 1998). Sin embargo, aunque la clasificación de colibrí territorial y de colibrí rutero describe adecuadamente los tipos de comportamientos observados en los colibríes, es demasiado simplista ya que los patrones de forrajeo de los individuos dentro de una especie no son estáticos y constituyen un

gradiente, donde las diferentes categorías de edad y/o de sexo pueden emplear ambas estrategias a lo largo de su vida (Des Granges 1979, Collins *et al.* 1990).

Debido a sus altos requerimientos energéticos, los colibríes requieren utilizar una estrategia de forrajeo adecuada que maximice la tasa neta de consumo de energía, minimizando los costos (Pyke 1984, Collins *et al.* 1990). Brown (1964) propuso que animales que viven bajo restricciones energéticas, como los colibríes, deben defender territorios cuando los beneficios excedan los costos, y la obtención neta de energía sea mayor a la obtenida durante un comportamiento no territorial. El principal beneficio de emplear una estrategia territorial es el acceso prácticamente exclusivo al néctar, pero a su vez tiene costos relacionados con los comportamientos de defensa, incrementando el riesgo de sufrir accidentes o daños por los competidores, y de ser depredado (Carpenter 1987a, Ornelas *et al.* 2002a).

Los factores que influyen la territorialidad son numerosos, y generalmente interactúan entre ellos creando patrones complejos en el comportamiento de forrajeo y en la distribución de los organismos (Ver Carpenter 1987b para una revisión detallada). En el caso particular de los colibríes, existen factores intrínsecos y extrínsecos que determinan qué estrategia de forrajeo emplea un individuo y su grado de territorialidad. Entre los factores intrínsecos están la edad y el sexo de los individuos (Gutiérrez-Z *et al.* 2004), la morfología de los colibríes (Feinsinger & Chaplin 1975, Feinsinger *et al.* 1979, Powers 1996, Altshuler *et al.* 2004, Stiles *et al.* 2005), y las reservas energéticas internas de los individuos, traducidas en el nivel de hambre (Carpenter 1987b). Algunos de los factores extrínsecos son la presencia de otros individuos o especies en el hábitat (Calder & Calder 1992, Baltosser & Russell 2000, Lara 2006), la disponibilidad y distribución de los recursos (Carpenter 1987a, Calder & Calder 1992, Arizmendi 2001, Lara 2006), la existencia de un territorio preestablecido, y las características físicas del hábitat (Carpenter 1987b).

En México se han reportado alrededor de 63 especies de colibríes (Arizmendi Com. Pers.) que habitan en una gran diversidad de ecosistemas y altitudes que incluyen desde tierras áridas hasta bosques de pino-encino (Schuchmann 1999). Sin embargo, las interacciones mutualistas entre colibríes y flores en el país han sido poco estudiadas, principalmente aquellas que ocurren en hábitats templados (Lara 2006). Entre los trabajos realizados en este tipo de hábitat resaltan los de

Des Granges (1979) en el Nevado de Colima, Lara (2006) y Lara *et al* (2009) en el Parque Nacional la Malinche, Arizmendi *et al* (2008) en el Parque Ecológico de la Ciudad de México, y Arizmendi (1994, 2001) y Schondube *et al* (2004) en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (a partir de ahora RBSM).

Dentro de la RBSM se encuentra la Estación Científica Las Joyas (de ahora en adelante ECLJ), un área de 1245 ha cuya vegetación es un mosaico de diferentes tipos de vegetación (ver sección sitio de estudio abajo para mayor detalle). En este sitio, Arizmendi (1994, 2001) identificó 17 especies de colibríes (Anexo 1): cuatro especies residentes, dos migratorias altitudinales, cuatro visitantes de verano, y siete migratorias de invierno. A lo largo del año, el número de especies por mes cambió de cuatro a 12, y se observaron dos picos de abundancia de colibríes, uno en febrero que corresponde con la llegada masiva de los migratorios de larga distancia, y otro en junio ocasionado por la llegada de los migratorios altitudinales que visitan el área por un periodo corto de tiempo. Los colibríes prefirieron las áreas de vegetación secundaria producto de incendios forestales respecto a las áreas de bosque cerrado, incluso algunas especies como *Archilochus alexandrii*, *Amazilia rutila*, *A. violiceps*, *Calothorax lucifer*, *Cynanthus latirostris*, *Stellula calliope*, *Selasphorus rufus*, *S. sasin* y *Tilmatura dupontii* fueron registradas exclusivamente en áreas perturbadas. En el caso de las plantas, se identificaron 21 especies visitadas por los colibríes. La producción de flores no fue homogénea a lo largo del año y presentó dos picos de floración: uno en la estación seca de diciembre a marzo con 10 especies en flor, y otro al final de la estación lluviosa en septiembre con 12 especies. El número de flores entre los bosques secundarios y los bosques cerrados son marcadamente diferentes, con una mayor abundancia de recurso en las áreas intervenidas, especialmente durante el invierno, ya que en esta época del año florecen tres especies del Género *Salvia* (*S. mexicana*, *S. iodantha* y *S. lavanduloides*) que forman grandes agrupaciones de flores (Arizmendi 1994).

La comunidad de colibríes de la ECLJ es una de las más diversas en México (Arizmendi Com. Pers.), y los cambios anuales en la composición y abundancia de la comunidad, las diferencias en el comportamiento de forrajeo por néctar entre las especies (Schuchmann, K-L. 1999), el solapamiento en el uso de los recursos (Arizmendi 2001, Arizmendi & Ornelas 1990), y los patrones fenológicos de las plantas visitadas por éstos, hacen de esta comunidad un objeto de estudio ideal para intentar responder preguntas que indaguen sobre las variaciones de la

ecología de forrajeo en colibríes, con el objetivo de identificar cuales son los factores que determinan el uso de los recursos y la dominancia en las interacción intra e interespecífica entre los individuos a lo largo del año. Debido a que es durante la estación invernal (de diciembre a marzo) donde se presenta la mayor diversidad de colibríes y abundancia de flores (ver arriba, Arizmendi 1994, 2001), el presente proyecto se enfocará exclusivamente en este periodo de tiempo.

Este trabajo puso a prueba dos hipótesis:

1) Si la estrategia de forrajeo por néctar y la dominancia (medida como número de encuentros ganados) entre las especies de colibríes se modifica en función de la **composición** (Feinsinger & Chaplin 1975, Baltosser & Russell 2000, Lara 2006), **estatus migratorio** (Des Granges 1979, Arizmendi & Ornelas 1990), **tamaño corporal** (Des Granges 1979, Arizmendi & Ornelas 1990), **sexo** y **edad** de los individuos (Feinsinger & Chaplin 1975, Des Granges 1979, Calder & Calder 1994, Russell 1996, Baltosser & Russell 2000, Stiles *et al.* 2005). Para la comunidad de colibríes de la ECLJ se esperaba que al cambiar la composición de especies de la comunidad con el paso del invierno (Arizmendi 2001 y Anexo 1), la dominancia entre las especies también cambiaría; así mismo se esperaba que las especies residentes y de tamaño corporal grande e intermedio fueran territoriales y dominantes sobre las demás especies de colibríes tanto residentes como migratorias (altitudinales y latitudinales) presentes en la comunidad. En el caso de la edad y sexo de los individuos, se esperaba que los machos fueran dominantes sobre las hembras en las especies con dimorfismo sexual en el plumaje (Wolf 1969), y que los adultos fueran dominantes sobre los juveniles en el caso de las especies monomórficas (Feinsinger & Chaplin 1975).

Y 2) Si la disponibilidad de recursos modifica el grado de territorialidad (Baltosser & Russell 2000, Lara 2006, Lara *et al* 2009) y la estrategia de forrajeo empleada por los colibríes (Carpenter 1987a, Van Devender *et al* 2004, Ohashi & Thomson 2009). Se predijo que en las áreas con mayor oferta de néctar se observaría una mayor densidad de colibríes, incrementándose también el número de encuentros agresivos registrados. En el caso de los colibríes territoriales, estos preferirían las zonas con más flores para establecer sus territorios de alimentación y defenderlos activamente de otros individuos; mientras que los colibríes rutereros no establecerían

territorios de alimentación en ningún caso, y visitarían las agrupaciones florales pequeñas y dispersas (Feinsinger & Chaplin 1975, Arizmendi y Ornelas 1990).

Profundizar en el entendimiento de las estrategias que emplean las especies para obtener los recursos claves que necesitan, permite ligar directamente aspectos de su comportamiento con su supervivencia y éxito reproductivo (Smith & Rotenberry 1990, Mitchell et al 2009). En el caso de los colibríes, las estrategias de forrajeo por néctar y las relaciones de dominancia entre los individuos, afectarán directamente la eficiencia en el consumo de néctar y el flujo de polen entre las plantas (Ohashi & Thomson 2009), aspectos importantes para entender su papel en la estructuración de las comunidades vegetales. El presente trabajo describe la dinámica temporal de las estrategias de forrajeo y el estatus de dominancia de una de las comunidad de colibríes más diversas al Oeste de México, estableciendo los factores que modifican dichos parámetros, y brindando algunas perspectivas sobre el efecto que tienen dicha dinámica sobre la coexistencia de las especies de la comunidad.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Describir las estrategias de forrajeo por néctar de la comunidad de colibríes de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán durante la estación invernal.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Caracterizar el comportamiento de forrajeo y la dominancia de las especies de colibríes de la comunidad en relación a la diversidad, estatus migratorio, morfología, sexo y edad de los individuos.
2. Establecer si existe relación entre las estrategias de forrajeo empleadas por las especies de colibríes de la RBSM y la oferta de recursos de néctar disponibles para estos.

territorios de alimentación en ningún caso, y visitarían las agrupaciones florales pequeñas y dispersas (Feinsinger & Chaplin 1975, Arizmendi y Ornelas 1990).

Profundizar en el entendimiento de las estrategias que emplean las especies para obtener los recursos claves que necesitan, permite ligar directamente aspectos de su comportamiento con su supervivencia y éxito reproductivo (Smith & Rotenberry 1990, Mitchell et al 2009). En el caso de los colibríes, las estrategias de forrajeo por néctar y las relaciones de dominancia entre los individuos, afectarán directamente la eficiencia en el consumo de néctar y el flujo de polen entre las plantas (Ohashi & Thomson 2009), aspectos importantes para entender su papel en la estructuración de las comunidades vegetales. El presente trabajo describe la dinámica temporal de las estrategias de forrajeo y el estatus de dominancia de una de las comunidad de colibríes más diversas al Oeste de México, estableciendo los factores que modifican dichos parámetros, y brindando algunas perspectivas sobre el efecto que tienen dicha dinámica sobre la coexistencia de las especies de la comunidad.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Describir las estrategias de forrajeo por néctar de la comunidad de colibríes de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán durante la estación invernal.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Caracterizar el comportamiento de forrajeo y la dominancia de las especies de colibríes de la comunidad en relación a la diversidad, estatus migratorio, morfología, sexo y edad de los individuos.
2. Establecer si existe relación entre las estrategias de forrajeo empleadas por las especies de colibríes de la RBSM y la oferta de recursos de néctar disponibles para estos.

MÉTODOS

SITIO DE ESTUDIO

La RBSM se ubica sobre la Sierra Madre Occidental en los Estados de Jalisco y Colima en el Occidente de México, entre los 19° 26'47" y 19°42'05"N y 103°51'12" y 104°27'05"O. El presente estudio se llevó a cabo en el área que comprende la ECLJ y sus alrededores, ubicada en la zona Centro-Oeste de la Sierra de Manantlán en la zona núcleo Manantlán-Las Joyas (19°35'-19°37'N y 103°15'-104°37'O, Lara & Ornelas 2001, Fig. 1). En la ECLJ el gradiente altitudinal varía entre 1500 y 2242 msnm, con una temperatura media anual de 15.5°C y una precipitación anual de 1826mm (Jardel *et al* 2004a). La vegetación de esta zona está constituida por un mosaico que incluye diferentes tipos de bosques y grados de intervención. Los bosques más representativos en la zona son siguiendo a Jardel *et al* (2004b) (Fig. 2):

- Bosque mesófilo de montaña (Bosque mesófilo de montaña según Rzedowski (1978)) (Fig. 2A). Es un bosque de altura media (dosel de 15 a 40 m), con estratificación compleja, abundante epifitismo, y presenta una mezcla de elementos caducifolios y perennifolios.
- Bosque pino y pino-encino (Bosque de *Pinus* según Rzedowski (1978)) (Fig. 2B). Contiene el mayor número de especies de los géneros *Pinus* y *Quercus*. El dosel alcanza entre 20 y 25 m, con algunos árboles emergentes de 30 y 40 m de altura.
- Vegetación secundaria (Fig. 2C). Este tipo de vegetación se formó a partir de áreas de cultivo abandonadas y quemadas. Está dominada por plantas arbustivas menores a 3m de altura y presenta una alta diversidad florística.

Adicionalmente, la floración en estas zonas no es homogénea a lo largo del año, y el número de flores es en promedio mayor en las áreas intervenidas que en los bosques conservados (Arizmendi 2001).

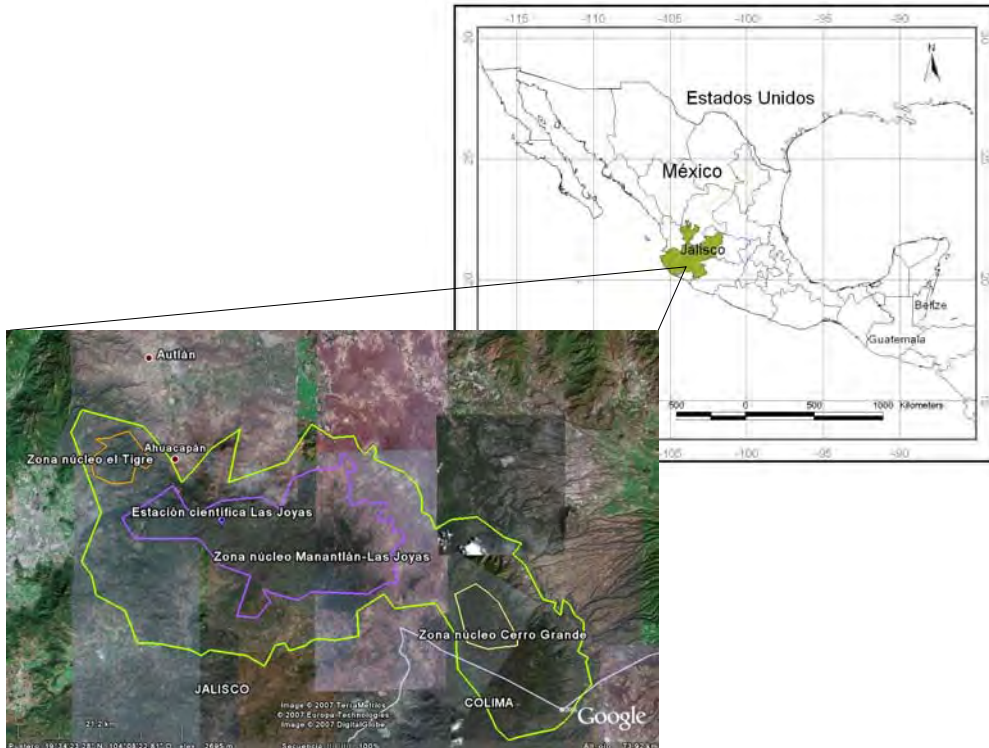


FIGURA 1. Ubicación de la RBSM (línea verde clara mapa inferior) y Estación Científica las Joyas. Se muestran las tres zonas núcleo dentro de la Reserva. Mapa elaborado con ArcView 3.2 y Google Earth (2007) a partir de metadatos del Sistema de Información Geográfica de la CONANP.

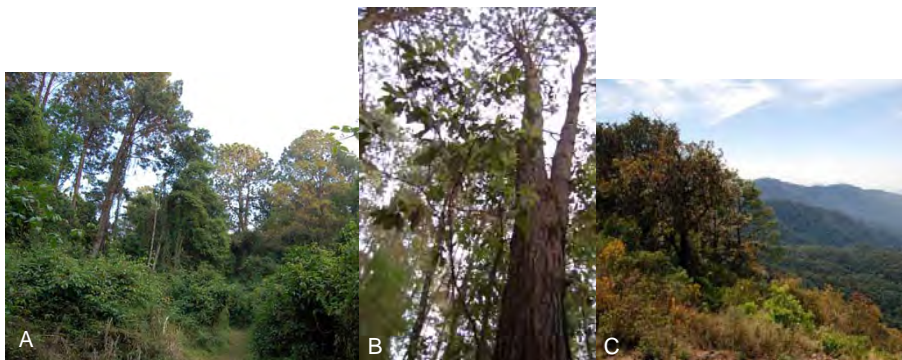


FIGURA 2. Tipos de vegetación presentes alrededor de la ECLJ. A: bosque mesófilo de montaña, B: bosque de pino y pino-encino, C: vegetación secundaria. Fotografías C. A. Soberanes-González.

METODOLOGÍA GENERAL

El muestreo se llevó a cabo en la ECLJ entre enero y marzo de 2008. Las actividades realizadas incluyeron 2 aspectos principales:

1. Caracterización de las estrategia de forrajeo y dominancia de los colibríes.

Para estimar las variaciones en la abundancia y riqueza de las especies de colibríes de la comunidad a lo largo del muestreo, se seleccionaron 5 sitios en la zona del Almeal (19° 33'48.276" N y 104°14'56.939" O), un área con vegetación secundaria producto de manejo agroforestal y fuego (Schondube *et al* 2004, Fig. 2C). En este sitio se colocaron 5 redes de niebla (6 x 3 m, ojo de malla 25 mm) durante seis horas iniciando al amanecer, una vez cada quince días entre enero y marzo. Se eligió este tipo de bosque porque es donde se produce la mayor cantidad de flores para colibríes durante el invierno, y es también el sitio en donde se observa el mayor número de individuos a lo largo del año (Arizmendi 1994). Se efectuaron un total de 6 sesiones de redes de niebla correspondientes a 90 h/red. Cada individuo capturado fue identificado, sexado y categorizado en edad siguiendo la estrategia propuesta por Sargent (Com. Pers.) donde combina información morfológica con características del plumaje y patrones de muda; también se usaron tablas de identificación para colibríes norteamericanos (Peterson, datos no publicados) y guías especializadas para el grupo (Williamson 2002). Adicionalmente, cada individuo fue anillado para controlar las recapturas. Dentro de la categoría de edad **juvenil** se incluyeron a todos los individuos que presentaron características relacionadas con inmadurez a nivel de plumaje, estructura del pico y/o coloración del iris; dentro de la categoría **adulto** están todos los individuos que ya pasaron por su primera muda completa, y han alcanzado su madurez reproductiva. Cada especie fue asignada a una categoría de residencia (residente, migratorio latitudinal y migratorio altitudinal), siguiendo la clasificación propuesta por Arizmendi (2001) y Contreras (Com. Pers.).

Diferencias en la abundancia de colibríes entre muestreos se analizaron mediante un GEE (Generalized Estimating Equations) a partir de un modelo lineal Generalizado (MLG). El MLG es una generalización del modelo de regresión lineal, que permite medir el efecto de diferentes variables independientes, sobre una variable dependiente que se distribuye como algunos miembros de la familia de distribuciones exponenciales (Horton & Lipsit 1999). Se construyó un modelo donde la variable de respuesta fueron los conteos de colibríes por cada sesión de redes, y las variables explicativas fueron el **número de muestreo** (6 muestreos), la **especie de colibrí** (10 especies), y el **estatus migratorio** (residente vs. migratorio). La función de varianza que describió la relación entre la media y la varianza fue Poisson, y la función de enlace apropiada (Link function) logaritmo en base 10 (Johnston 1993, Arizmendi 1994). Cabe anotar en este punto, que

debido a que los datos obtenidos en el presente trabajo corresponden a conteos, la distribución Poisson y la función de enlace logaritmo en base 10 serán usadas en todos los MLG. Adicionalmente, se hicieron comparaciones pareadas de los promedios marginales estimados para los diferentes niveles de cada factor incluido en el MLG, esto con el fin de detectar diferencias significativas en la variable respuesta. Por ejemplo, si la especie A tiene un valor en el promedio marginal **positivo** y **estadísticamente significativo** respecto a la especie B para la variable respuesta encuentros ganados, quiere decir que A ganó la mayoría de los encuentros que tuvo con B. En caso contrario, un valor de promedio marginal **negativo** y **estadísticamente significativo** para el mismo ejemplo, indicaría que A perdió la mayoría de encuentros que tuvo con B. Así mismo se realizó un Análisis de Correlación de Spearman para establecer si hubo una correlación entre la proporción de individuos de especies de colibríes migratorias vs. residentes capturados a lo largo de los meses.

Se estableció la dominancia entre las especies (jerarquía) de colibríes de la ECLJ a partir de observaciones de comportamiento. Dichas observaciones se realizaron en agrupaciones de flores de las diferentes especies de plantas que florecieron durante el tiempo de muestreo, y en los diferentes tipos de bosque. Durante el tiempo de registro (mínimo 1 hora en la mañana y 1 hora en la tarde, dos días a la semana, por 2 o 3 observadores), se anotó el número de encuentros agonísticos, la identidad (especie, sexo y edad) y estatus migratorio de los colibríes interactuantes, quién inició el ataque y el resultado de dicha interacción (ganador vs. perdedor).

Se estableció si el número de encuentros agresivos totales varió a lo largo del muestreo mediante un MLG con dos factores: **quincena** (con 5 niveles) y **tipo de vegetación** (con dos niveles). Para el factor tiempo de muestreo, se agruparon los registros en cinco quincenas (correspondientes a los cinco niveles mencionados anteriormente): del 15 al 31 de enero, del 1 al 15 de febrero, del 16 al 29 de febrero, del 1 al 15 de marzo, y del 16 al 30 de marzo. Por otro lado, los dos tipos de vegetación incluidos en el modelo fueron bosque (que incluyó los muestreos en bosque mesófilo y en bosque de pino) y vegetación secundaria. Adicionalmente, en cada una de las quincenas se calculó **el número de interacciones por periodo de observación**, dividiendo el número de interacciones totales de la quincena entre el número de sesiones de muestreo en la quincena correspondiente. Cada una de las especies de colibríes (discriminada por sexo y por edad) fue ubicada dentro de una categoría de dominancia, dependiendo del número de encuentros

agonísticos donde resultó vencedor. Si una especie de colibrí ganó más del 60% de los encuentros agonísticos a lo largo del tiempo de muestreo fue catalogada como **dominante**, si ganó entre el 30-60% se clasificó como **subdominante**, y en el caso de tener menos del 30% de los encuentros ganados se incluyó como **subordinada** (Des Granges 1979).

A partir del comportamiento de alimentación registrado durante los periodos de observación y de la clasificación de dominancia descrita anteriormente, se caracterizaron las especies de colibríes como territoriales, territoriales secundarios ó ruteros. Todos los colibríes que se observaron visitando permanentemente el mismo grupo de flores sin alejarse demasiado de la zona, y que además mostraron una alta dominancia fueron considerados como **territoriales**. Los colibríes que no permanecieron en el sitio durante todo el muestreo, que tuvieron un comportamiento evasivo e inconspicuo al visitar las flores y que perdieron la mayoría de los encuentros agresivos, se consideraron como **ruteros**. En el grupo de **territoriales secundarios**, se incluyeron a aquellas especies que permanecieron en los parches florales y que tuvieron un grado de dominancia intermedia.

Para determinar si el número de encuentros agresivos ganados por las especies de colibríes cambió a lo largo del muestreo, se realizó un MLG donde los factores fueron las **especies de colibríes discriminadas en categorías de dominancia** (12 niveles) y el **tiempo de muestreo** (los mismos cinco niveles creados anteriormente para el factor quincena). Se incluyó el número de encuentros totales (transformado con logaritmo en base 10) como una variable de compensación (offset), debido a que el número de encuentros ganados depende directamente del número de encuentros registrados. Se eliminó del análisis a *Amazilia violiceps*, a *Stellula calliope*, y a los juveniles de *Colibri thalassinus* debido a que tenían muy pocos registros de interacciones agresivas. Las hembras adultas y machos juveniles de *Selasphorus rufus* fueron agrupadas en una sola categoría (SERU SD), y los machos adultos y hembras juveniles en otra (SERU O). En el caso de *Lampornis amethystinus* machos y hembras fueron separados en categorías de dominancia diferentes (LAAM M y LAAM H respectivamente). Se realizó un modelo adicional con las mismas características del anterior, donde se incluyó un solo factor, la **interacción entre la quincena y la categoría de colibrí**. La interacción de factores se analizó separadamente ya que al incluirlo en el modelo con los dos factores, bajó significativamente el ajuste y el poder explicativo del modelo.

Se creó un modelo donde la variable de respuesta fue nuevamente el número de encuentros ganados, pero en este caso, los factores fueron el **estatus de residencia** de los colibríes (con 3 niveles), y la **interacción entre el estatus de residencia y el tiempo de muestreo** (el mismo factor quincena empleado anteriormente). Para el estatus de residencia, las especies fueron discriminadas en residentes, migratorias latitudinales y migratorias altitudinales (que incluyó a las especies ocasionales como *Tilmatura dupontii*, Tabla 1). Los registros de *Amazilia violiceps* y de *Stellula calliope* fueron excluidos del modelo. Para correlacionar la abundancia de las especies de colibríes y el grado de territorialidad (medido como el número de encuentros agresivos), se realizó un análisis de correlación de Spearman (r_s) para cada categoría de dominancia de los colibríes, entre el número de encuentros agresivos totales por muestreo y el número de categorías de dominancia registradas en este.

2. Efecto de la disponibilidad de néctar sobre las estrategias de forrajeo.

Con el fin de establecer como la densidad floral puede influir sobre la estrategia de forrajeo de los colibríes, se realizaron observaciones de comportamiento en diferentes agrupaciones de flores. Para cada una de las especies vegetales, se eligieron parches en floración con tres características contrastantes: **Tipo 1)** Presencia exclusiva de la especie A en alta densidad ($n = 40$); **Tipo 2)** presencia exclusiva de la especie A en baja densidad ($n = 20$); **Tipo 3)** presencia de la especie A y otras especies en floración ($n = 58$). En cada parche se hicieron observaciones focales durante seis horas (tres en la mañana y tres en la tarde), dos días a la semana por dos o tres observadores. Se realizaron un total de 118 periodos de observación, 68 en vegetación secundaria, 27 en bosque mesófilo y 23 en bosque de pino. Dichas observaciones acumularon un tiempo total de 312:27 h. Cada vez que un colibrí visitó el parche y probó al menos una de las flores dentro de este, se registró la especie (y en la medida de lo posible el sexo y edad), el número de flores visitadas, la legalidad y la hora de la visita. Se consideró una visita legal cuando el colibrí obtuvo el néctar introduciendo el pico dentro de la corola de la flor. Durante el tiempo de observación se registró además el número de encuentros agonísticos, la identidad (especie, sexo y edad) y estatus migratorio de los colibríes interactuantes, quién inicio la agresión y el resultado de dicha interacción (ganador vs. perdedor). También se contabilizó el número de flores abiertas de cada especie vegetal en el parche al momento del muestreo. La identificación de las especies vegetales visitadas por los colibríes, se realizó a partir comparación de los registros fotográficos de los

individuos con listados de vegetación (Jardel *et al* 2004b), y reportes de la flora ornitófila para la zona (Arizmendi 2001).

Para identificar el efecto que tiene la disponibilidad de flores sobre la frecuencia de visitas de las diferentes especies de colibríes, se modeló un MLG donde la variable de respuesta fue el **número de visitas**, y las variables explicativas fueron el **tipo de parche** (monoespecífico grande, monoespecífico pequeño y mixto), la **categoría de colibrí visitante** (14 niveles), y la **interacción** entre estos dos factores. Posteriormente se realizó un segundo MLG con las mismas características del análisis anterior, para probar si diferencias en la oferta de recursos en el parche tuvo efecto sobre el grado de territorialidad. En este análisis la variable de respuesta fue el **número de encuentros agresivos**, y las variables explicativas fueron el **tipo de parche** (3 niveles) y la **interacción** entre la categoría de colibrí y el tipo de agrupación floral (14 niveles).

Para establecer si las flores de algunas especies fueron defendidas más intensamente por los colibríes que otras, se calculó para cada una la razón entre el número de encuentros agresivos ocurridos mientras los colibríes visitaban sus flores, y el número de parches florales donde esta especie estuvo presente. Se caracterizó el néctar producido diariamente por seis especies de plantas que fueron visitadas por los colibríes. Dichas especies fueron: *Lobelia laxiflora*, *Ipomoea orizabensis*, *Moussonia deppeana*, *Salvia iodantha*, *S. mexicana*, y *Fuchsia encliandra*. Dependiendo de la disponibilidad de flores en el área, se seleccionaron entre 9 y 40 botones florales de cada una de las especies vegetales mencionadas anteriormente. Estos fueron embolsados al anochecer el día previo a su apertura, y 24 h después se midió (sólo una vez por flor) la producción (volumen) y concentración de néctar acumulado. Para calcular el volumen de néctar se usaron microcapilares no heparinizados de 1.4 mm de diámetro interno, y para cuantificar la concentración de azúcar se empleó un refractómetro manual (ERMA, 0-32 % Brix). Adicionalmente, se aplicó resina (Tanglefoot ver Lara & Ornelas 2001) en la base de los pedicelos y pedúnculos de las flores y/o inflorescencias de 10 de las flores embolsadas, para evitar el consumo de néctar por ácaros que podrían encontrarse dentro de las flores.

Para corregir el porcentaje de concentración de azúcar obtenido con el refractómetro manual (medido en mg azúcar/mg de solución), se convirtieron las unidades a mg azúcar/L de

néctar (Kearns & Inouye 1993). El número de calorías producidas por flor se calculó de la siguiente manera (Stiles 1975):

$$\text{Calorías (cal)} = \text{volumen } (\mu\text{l}) \times \text{concentración de azúcar (mol)} \times 1.34 \text{ (cal/mol}\cdot\mu\text{l)}$$

Se empleó la prueba no paramétrica de Mann-Whitney para comparar la producción de néctar entre flores con resina y sin resina.

A partir del número de flores abiertas por especie y del número de calorías producidas por flor por día, se estimó el número de calorías ofrecidas a los visitantes florales en cada uno de los parches de observación. Debido a que en el presente estudio solamente se caracterizó el néctar de seis de las especies registradas en las jornadas de observación (ver arriba), la información sobre el volumen y concentración de néctar producido en las flores de las especies restantes se tomó de otras publicaciones (Stiles & Freeman 1993, Arizmendi *et al.* 1996, Lara & Ornelas 2001, Lara & Ornelas 2002). Se realizaron correlaciones de Spearman para establecer la relación entre el número de visitas e interacciones agresivas y el número de calorías producidas por agrupación floral. De este análisis se excluyeron los parches que contenían plantas de *Cirsium jaliscoense*, *Vernonia* sp., *Rubus adenotrichos* y *Castilleja arvensis* (27 parches), debido a la falta de información sobre la producción de néctar en estas especies.

Al final del periodo de observación, y dependiendo del comportamiento de los colibríes registrado durante el muestreo, se estimó el área (m^2) del territorio de alimentación de los colibríes y el número de flores dentro de este. Las diferencias en el tamaño y en el número de calorías entre los diferentes territorios, se establecieron mediante un Análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis. Todos los análisis estadísticos se efectuaron con el programa SPSS 15.0 (SPSS 2006).

RESULTADOS

CARACTERIZACIÓN DE LAS ESTRATEGIA DE FORRAJE

1. Cambios en la composición de la comunidad de colibríes.

Se capturaron un total de 117 individuos, pertenecientes a 10 especies de colibríes. El 32.5% de los individuos capturados pertenecieron a especies residentes, 26.5% a especies migratorias altitudinales, y 41.0% a especies migratorias latitudinales (Tabla 1, Fig. 3 - 6).

TABLA 1: Número de colibríes capturados en las sesiones de redes de niebla durante el muestreo.

Especie/Fecha	22/1/08	27/1/08	14/2/08	27/2/08	11/3/08	19/3/08	Total
Residentes							
<i>Atthis beloisa</i>	3	4	3	2	1	2	15
<i>Eugenes fulgens</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>Hylocharis leucotis</i>	5	2	4	2	7	1	21
<i>Lampornis amethystinus</i>	0	1	0	0	0	0	1
Migratorio altitudinal							
<i>Amazilia beryllina</i>	5	8	10	2	1	2	28
<i>Amazilia violiceps</i>	0	1	0	0	0	0	1
<i>Colibri thalassinus</i>	1	0	0	1	0	0	2
Migratorio latitudinal							
<i>Selasphorus platycercus</i>	1	3	1	0	1	0	6
<i>Selasphorus rufus</i>	13	6	7	6	5	1	38
<i>Stellula calliope</i>	0	0	0	4	0	0	4
Total de individuos	28	25	25	17	16	6	117
Total de especies	6	7	4	6	6	5	

El número de colibríes capturados (discriminados por tiempo, por categoría migratoria y por especie) cambió significativamente a lo largo de los meses (Likelihood Ratio Chi-Square = 151.96, g.l. = 14, $p < 0.001$) y en las tres primeras sesiones (22 y 27 de enero, y 14 de febrero) se capturaron 28, 18 y 18 individuos respectivamente, mientras que en el muestreo del 19 de marzo solo se capturaron 3 colibríes (Tabla 2A; factor muestreo Wald Chi-Square = 15.18, g.l. = 5, $p = 0.01$). Adicionalmente, se atrapó un número mayor de colibríes residentes pertenecientes a cuatro especies (*Hylocharis leucotis*, *Lampornis amethystinus*, *Eugenes fulgens* y *Atthis beloisa*; Wald Chi-Square = 5.52, g.l. = 1, $p = 0.02$), y a medida que disminuyó la proporción de individuos migratorios atrapados, se incrementó la proporción de individuos residentes que cayeron en las redes (Correlación de Spearman $r_s = 1.00$, $n = 6$, $p < 0.001$) (Tabla 2B, Fig. 4).

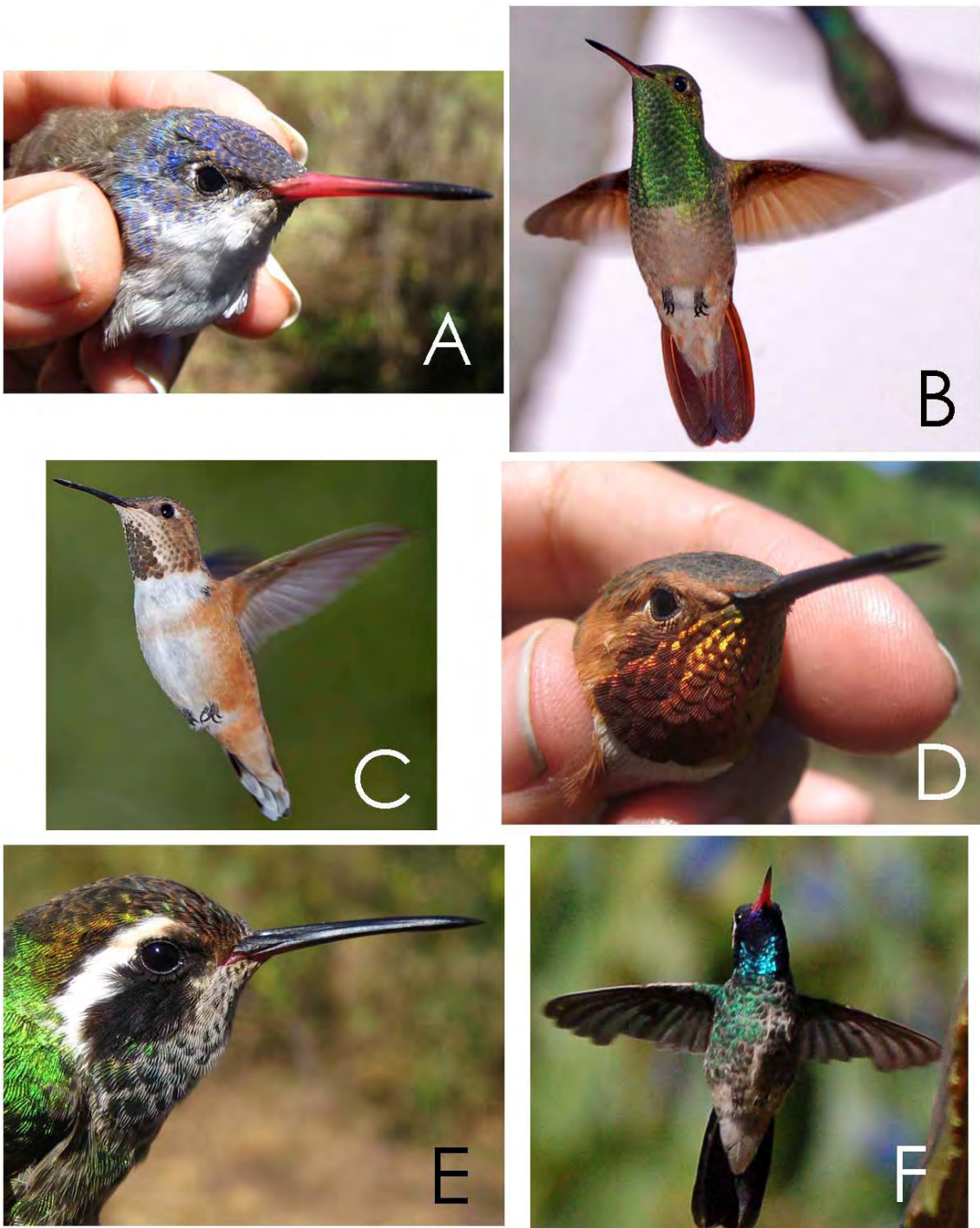


FIGURA 1. Especies de colibríes registradas durante el muestreo en la ECLJ. A: *Amazilia violiceps*, B: *A. beryllina*, C: *Selasphorus rufus* hembra, D: *S. rufus* macho, E: *Hylocharis leucotis* hembra, F: *H. leucotis* macho. Fotos A, D, E: C. Rodríguez. Fotos B, C, F: C. Soberanes.



FIGURA 2. Especies de colibríes registrados durante el muestreo en la ECLJ. A: *Stellula calliope* hembra, B: *S. calliope* macho, C: *Selasphorus platycercus* hembra, D: *S. platycercus* macho, E: *Atthis beloisa* hembra, F: *A. beloisa* macho. Fotos B, C, E, F: C. Rodríguez. Fotos A, D: C. Soberanes.

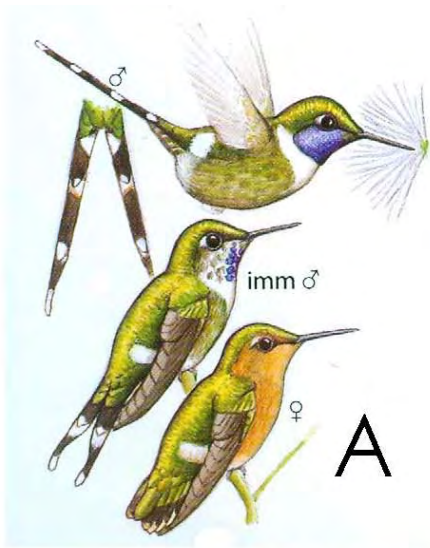


FIGURA 3. Especies de colibríes registrados durante el muestreo en la ECLJ. A: *Tilmatura dupontii*, B: *Colibri thalassinus*, C: *Lampornis amethystinus* macho, D: *L. amethystinus* hembra, E: *Eugenes fulgens* macho, F: *E. fulgens* hembra. Fotos B, C, E, F: C. Rodríguez. Foto D: C. Soberanes. Imagen A tomada de Howell & Webb (1995).

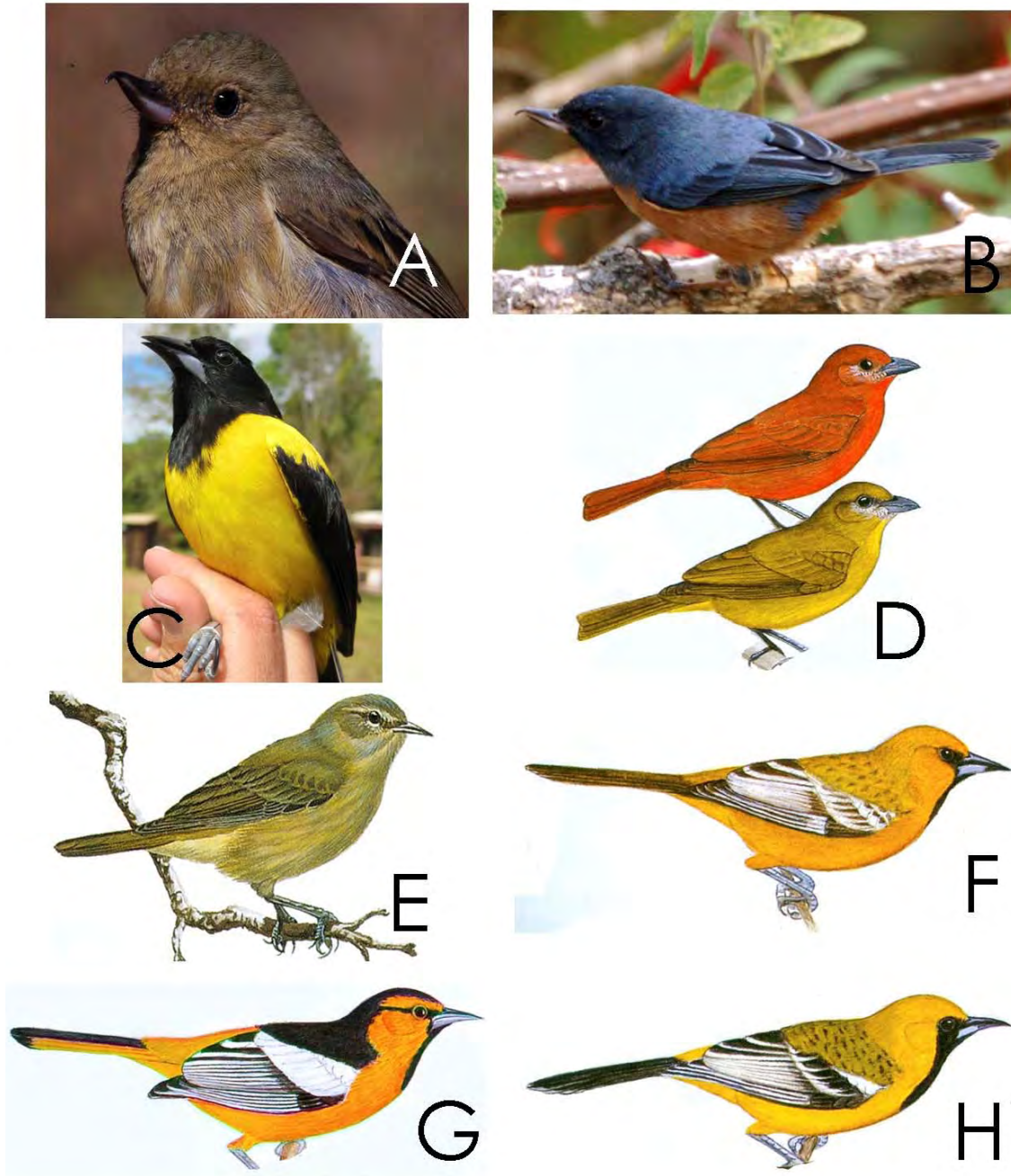


FIGURA 4. Especies de aves registradas durante el muestreo en la ECLJ en encuentros agresivos con los colibríes, o visitando los mismos recursos florales. A: *Diglossa baritula* hembra, B: *D. baritula* macho, C: *Icterus graduacauda*, D: *Piranga flava*, E: *Vermivora celata*, F: *I. pustulatus*, G: *I. bullockii*, H: *I. cucullatus*. Fotos A, C: C. Rodríguez. Foto B: C. Soberanes. Imagen D, F, G, H tomada de Howell & Webb (1995). Imagen E tomada de Dunn & Alderfer (2006).

Finalmente, las especies de colibríes no fueron capturadas en la misma proporción (Wald Chi-Square = 72.44, g.l. = 8, $p < 0.001$), y hubo especies como *Amazilia beryllina* y *Selasphorus rufus*

que fueron atrapados en mayor número respecto a las otras especies, reflejando la variación en la abundancia de las diferentes especies de colibríes en el área. El MLG tuvo valores de devianza y del estadístico de Chi-cuadrado de Pearson cercanos a uno (1.18 y 1.45 respectivamente), lo que indica que el ajuste del modelo es razonable (Venables & Dichmont 2004).

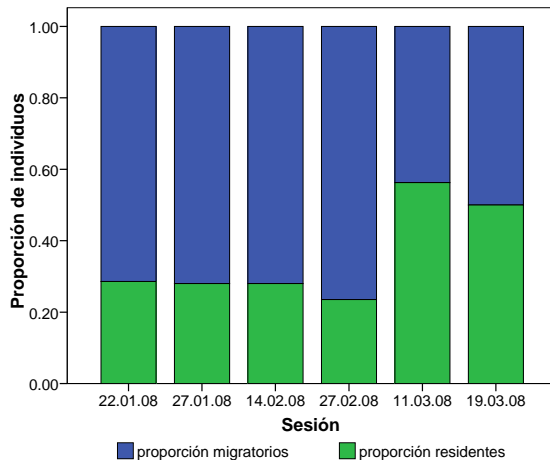


FIGURA 5. Proporción de colibríes (residentes y migratorios) capturados a lo largo del muestreo.

2. Interacciones agresivas de los colibríes.

Se realizaron un total de 118 periodos de observación, 68 en vegetación secundaria, 27 en bosque mesófilo y 23 en bosque de pino, que acumularon un tiempo total de 312 horas y 27 minutos. Se registraron un total de 1196 interacciones entre 11 especies de colibríes (*Colibri thalassinus*, *Hylocharis leucotis*, *Amazilia beryllina*, *A. violiceps*, *Lampornis amethystinus*, *Eugenes fulgens*, *Tilmatura dupontii*, *Stellula calliope*, *Atthis beloisia*, *Selasphorus platycercus*, *S. rufus*), una especie de vireo (*Vireo* sp.), una especie de mulato (*Melanotis caerulescens*), dos especies de chipes (*Vermivora celata*, *Basileuterus belli*), una especie de roba-flor (*Diglossa baritula*), y una especie de bolsoero (*Icterus bullockii*). Sólo el 1.8% (n = 21) de los encuentros agresivos registrados durante el muestreo correspondieron a interacciones entre colibríes y aves no colibríes, por lo que estas interacciones no fueron consideradas en los análisis posteriores.

TABLA 2: Comparaciones pareadas de los promedios marginales estimados para los tres factores (muestreo, estatus migratorio y especie de colibrí) del MLG del número de capturas durante los muestreos quincenales. Los promedios fueron calculados a partir de los predictores lineales de la variable de respuesta, y solo se muestran las comparaciones estadísticamente significativas.

		Diferencia Promedio Marginal Estimado	Probabilidad Sequential Sidak	
A) Factor Muestreo				
19-Mar	22-Ene	-1.54	0.01	
	27-Ene	-1.43	0.02	
	14-Feb	-1.43	0.02	
B) Factor Estatus Migratorio				
Migratorio	Residente	-1.32	0.02	
C) Factor Especie de Colibrí				
<i>Amazilia beryllina</i>	<i>Lampornis amethystinus</i>	4.65	0.00	
	<i>Eugenes fulgens</i>	4.65	0.00	
	<i>Selasphorus platycercus</i>	1.54	0.02	
	<i>Colibri thalassinus</i>	2.64	0.01	
	<i>Atthis beloisa</i>	1.95	0.01	
	<i>Amazilia violiceps</i>	3.33	0.03	
	<i>Stellula calliope</i>	1.95	0.01	
	<i>Selasphorus rufus</i>	<i>Lampornis amethystinus</i>	4.96	1.16
		<i>Eugenes fulgens</i>	4.96	1.16
		<i>Selasphorus platycercus</i>	1.84	0.44
		<i>Colibri thalassinus</i>	2.94	0.73
		<i>Atthis beloisa</i>	2.25	0.53
<i>Amazilia violiceps</i>		3.64	1.01	
	<i>Stellula calliope</i>	2.25	0.53	

Debido a la alta similitud en la coloración del plumaje y en tamaño entre los individuos de *Selasphorus rufus* y de *S. sasin*, la única manera de identificarlos correctamente es teniéndolos en la mano (Williamson 2002, Healy & Calder 2006). Durante las jornadas de observación todos los individuos fueron identificados como *Selasphorus rufus* ya que en la ECLJ los individuos de *S. sasin* son muy escasos y han sido capturados muy ocasionalmente a lo largo de más de 20 años de monitoreo en la zona (Contreras Com. Pers).

El número de interacciones agresivas entre los colibríes cambió a lo largo de los meses y entre los tipos de vegetación (Likelihood Ratio Chi-Square = 360.94, g.l. = 5, $p < 0.001$; devianza = 17.30, Chi-cuadrado de Pearson = 20.07). Entre el 15-31 de enero se registraron pocos encuentros agresivos; mientras que el periodo de mayor actividad fue entre el 16-29 de febrero (Wald Chi-Square = 232.29, g.l. = 4, $p < 0.001$) (Tabla 3, Fig. 8). Como se mencionó en los métodos, dentro del nivel bosque en el factor tipo de vegetación, se incluyeron los registros tanto del bosque mesófilo como los del bosque de pino; sin embargo en este último tipo de bosque

ocurrieron solamente el 8.5 % de las visitas y el 0.9% de las interacciones, por lo que el patrón descrito para el bosque corresponde casi completamente al registrado en el bosque mesófilo. El número de encuentros totales cambió significativamente entre el bosque y la vegetación secundaria (Wald Chi-Square = 56.84, g.l. = 1, $p < 0.001$), siendo este último el hábitat donde menos encuentros agresivos se registraron (Tabla 3, Fig. 8).

El patrón observado en el bosque (línea roja en la Fig. 8) fue similar al encontrado cuando se graficaron todos los datos sin discriminar por tipo de vegetación (línea azul en la Fig. 8). Sin embargo, en los sitios con vegetación secundaria (línea verde en la Fig. 8) el patrón fue totalmente opuesto al patrón general, y las quincenas con mayor número de interacciones agresivas fueron la primera y la última (Fig. 8 A).

TABLA 3: Comparaciones pareadas de los promedios marginales estimados para los dos factores (quincena y tipo de vegetación) del MLG del número de encuentros agresivos totales de la comunidad. Los promedios fueron calculados a partir de los predictores lineales de la variable de respuesta, y solo se muestran las comparaciones estadísticamente significativas.

		Diferencia Promedio Marginal Estimado	Sequential Sidak probabilidad
A) Factor Quincena			
15-31 enero	1-15 febrero	-0.97	0.000
	16-29 febrero	-1.37	0.000
	1-15 marzo	-0.72	0.000
	16-30 marzo	-0.94	0.000
16-29 febrero	15-31 enero	1.37	0.001
	1-15 febrero	0.40	0.001
	1-15 marzo	0.64	0.000
	16-30 marzo	0.43	0.000
B) Factor Tipo de Vegetación			
Vegetación Secundaria	Bosque	-0.49	0.000

Independientemente del tipo de vegetación, las quincenas con la mayor proporción de encuentros agresivos (Fig. 8 A) coincidieron con las quincenas donde se registraron más peleas por periodo de observación (Fig. 8 B). En el caso del bosque mesófilo y del bosque de pino, la excepción ocurrió durante la quincena del 1-15 de febrero, donde hubo una baja proporción de encuentros agresivos respecto a todo el periodo de estudio (0.07) y sin embargo el número de interacciones por muestreo fue alto (11.50, Fig. 8). En el caso de la vegetación secundaria, durante la primera quincena de febrero se repitió el patrón descrito para el bosque en este mismo periodo, donde solo se registraron el 17.5 % de los encuentros agresivos y el número de interacciones por

muestreo fue 12.17 (el segundo más alto para este tipo de vegetación). Por otro lado, entre el 16 y el 31 de enero ocurrieron el 25.2 % de todos los encuentros y solo se observaron 4.38 interacciones por muestreo (Fig. 8).

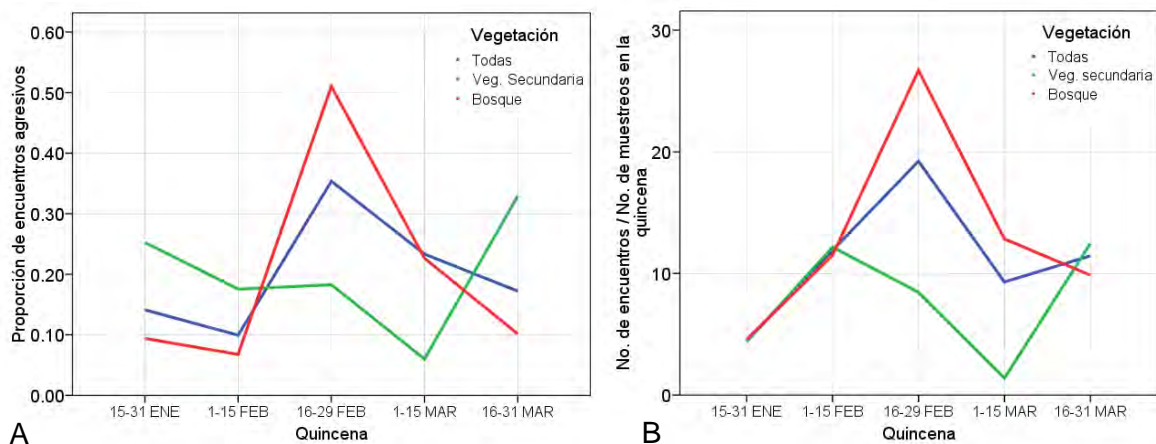


FIGURA 6. Proporción de encuentros agresivos (A) y número de encuentros registrados por periodo de observación (B) durante el periodo de estudio, discriminando las observaciones en quincenas y por el tipo de vegetación. El número de encuentros por periodo de observación se obtuvo al dividir el número de encuentros totales por quincena entre el número de muestreos en esa quincena (Para más detalles ver texto).

3. Categorías de dominancia y territorialidad de los colibríes.

Las especies de colibríes fueron discriminadas en 15 en categorías de dominancia que se muestran en la Tabla 4. Dentro de estas categorías hubo especies como *Hylocharis leucotis* y *Eugenes fulgens* donde la dominancia de las especie no cambió cuando se discriminaron los encuentros entre sexo y edad. Sin embargo en el caso de las tres especies más dominantes, los adultos de las especies sin dimorfismo sexual aparente (*Colibri thalassinus* y *Amazilia beryllina*) fueron dominantes sobre los juveniles; y en las especies dimórficas como *Lampornis amethystinus*, los machos fueron dominantes sobre las hembras. A diferencia de las otras especies de colibríes, en *Selasphorus rufus* (una especie subdominante) los machos adultos son subordinados a las hembras adultas y a los machos juveniles.

TABLA 4: Categorías de dominancia para 11 especies de colibríes en la ECLJ. Adu: adulto, Juv: juvenil, ♀: hembra, ♂: macho. GANA: Porcentaje de encuentros ganados; INICIA: Porcentaje de encuentros donde inicia el ataque; FLORES: Porcentaje de encuentros donde se registró la visita de flores. CAT: categoría de dominancia, Dom: dominante, SubD: subdominante, Ord: subordinadas. TER: categoría de territorialidad, Ter: territorial, TSec: Territorial secundario, Rut: rutero. No.: Número de categoría.

Especie	Edad	Sexo	Totales	GANA %	INICIA %	FLORES %	CAT	TER	No.
<i>Colibri thalassinus</i>			56	83.93	89.29	51.786	Dom	Ter	
	Juv		1	0.00	0.00	0.000	Ord	TSec	1
	Adu		43	90.70	93.02	48.837	Dom	Ter	2
<i>Hylocharis leucotis</i>			400	17.00	15.25	67.250	Ord	Rut	3
	Juv	♀	7	0.00	0.00	71.429	Ord	Rut	
	Juv	♂	32	18.75	9.38	71.875	Ord	Rut	
	Adu	♀	86	6.98	5.81	67.442	Ord	Rut	
	Adu	♂	216	22.22	17.59	67.593	Ord	Rut-TSec	
<i>Amazilia beryllina</i>			546	61.36	60.81	54.579	Dom	Ter	
	Juv		77	55.84	55.84	64.935	SubD	TSec	4
	Adu		369	61.79	60.98	52.117	Dom	Ter	5
<i>Amazilia violiceps</i>			2	0.00	0.00	100.000	Ord	Rut	6
<i>Lampornis amethystinus</i>			399	75.44	76.44	62.16	Dom	Ter	
		♀	27	44.44	44.44	62.96	SubD	TSec	7
		♂	341	82.70	83.87	63.93	Dom	Ter	8
<i>Eugenes fulgens</i>			29	34.48	17.24	62.07	SubD-Ord	Rut	9
		♀	11	45.46	18.18	63.64	SubD-Ord	Rut	
		♂	9	44.44	33.33	66.67	SubD-Ord	Rut	
<i>Tilmatura dupontii</i>			33	9.09	0.00	78.79	Ord	Rut	10
		♀	33	9.09	0.00	78.79	Ord	Rut	
<i>Stellula calliope</i>			16	0.00	0.00	75.00	Ord	Rut	11
		♀	4	0.00	0.00	100.00	Ord	Rut	
		♂	5	0.00	0.00	100.00	Ord	Rut	
<i>Atthis heloisa</i>			35	28.57	31.43	65.71	Ord	Rut	12
	Adu	♀	17	17.68	17.65	82.35	Ord	Rut	
	Adu	♂	13	38.46	46.15	61.54	Ord	Rut	
<i>Selasphorus platycercus</i>			47	4.25	6.38	74.47	Ord	Rut	13
	Juv	♂	11	0.00	0.00	72.73	Ord	Rut	
	Adu	♀	14	7.14	7.14	64.29	Ord	Rut	
	Adu	♂	1	0.00	0.00	100.00	Ord	Rut	
<i>Selasphorus rufus</i>			187	43.85	42.78	57.75	SubD	TSec	
	Juv	♀	12	25.00	25.00	83.33	Ord	Rut	14
	Juv	♂	45	51.11	46.67	82.22	SubD	TSec	15
	Adu	♀	94	45.75	45.75	52.13	SubD	TSec	15
	Adu	♂	1	0.00	0.00	0.00	Ord	Rut	14

Las especies de colibríes que iniciaron la mayor parte de las interacciones agresivas, tendieron a ganarlas (Correlación de Spearman $r_s = 0.97$, $n = 11$, $p < 0.001$ entre la proporción de interacciones ganadas y la proporción encuentros en los que iniciaron el ataque). Así mismo, la mayoría de las interacciones donde estuvieron involucrados los colibríes subordinados, ocurrieron mientras estos forrajeaban por néctar (Correlación de Spearman $r_s = -0.91$, $n = 11$, $p < 0.001$ entre la proporción de confrontaciones ganadas y la proporción de agresiones donde hubo visitas a flores).

Durante los periodos de observación, se identificaron individuos de *Lampornis amethystinus* ($n = 36$), *Amazilia beryllina* ($n = 33$), *Hylocharis leucotis* ($n = 3$) y *Selasphorus rufus* ($n = 13$) que seleccionaron agrupaciones de flores para establecer territorios de alimentación. Al combinar esta información con la obtenida de los encuentros agresivos (Tabla 4), fue factible hacer una equivalencia entre **la dominancia** y la **estrategia de forrajeo**, donde los colibríes dominantes son territoriales, los subdominantes son territoriales secundarios, y los colibríes subordinados son ruteros. De las 15 categorías de dominancia establecidas, 3 correspondieron a colibríes dominantes y territoriales, 4 a colibríes subdominantes y territoriales secundarios, y 8 a colibríes subordinados y ruteros (Tabla 4).

El número de encuentros agresivos ganados por los colibríes, cambió significativamente en función del tiempo de muestreo y de la categoría de dominancia del colibrí interactuante (Likelihood Ratio Chi-Square = 424.42, g.l. = 15, $p < 0.001$). En cuanto al tiempo de muestreo (Wald Chi-Square = 12.50, g.l. = 4, $p = 0.01$), durante la segunda quincena de febrero y primera quincena de marzo hubo un mayor número de encuentros agresivos respecto al inicio del muestreo (encuentros entre la segunda quincena de enero y segunda quincena de febrero: diferencia promedio = -0.35, probabilidad Sequential Sidak = 0.03; encuentros entre la segunda quincena de enero y la primera quincena de marzo: diferencia promedio = -0.38, probabilidad Sequential Sidak = 0.02). El número de encuentros ganados cambió significativamente entre las categorías de dominancia de los colibríes, y las relaciones de territorialidad propuestas en la clasificación preliminar (Tabla 4) se corroboraron en el MLG (Wald Chi-Square = 295.04, g.l. = 11, $p < 0.001$). Según las comparaciones pareadas (Tabla 5), los colibríes más dominantes fueron *Amazilia beryllina* y los machos de *Lampornis amethystinus*, ya que el promedio de encuentros ganados por estos (expresado como el promedio marginal estimado) fue mayor a los obtenidos

para las otras especies de la comunidad. Los colibríes más subordinados, es decir, aquellos con el promedio marginal estimado significativamente menor, fueron *Selasphorus platycercus*, *Hylocharis leucotis* y *Eugenes fulgens*. En el caso de *A. beryllina* y de *L. amethystinus* se observaron diferencias significativas entre las categorías de dominancia dentro de la especie. Los juveniles de *Amazilia beryllina* pierden más encuentros agresivos que los adultos de la misma especie; y en el caso de *Lampornis amethystinus* los machos ganan en promedio un número mayor de interacciones respecto a las hembras. En el caso de las categorías de dominancia de *Selasphorus rufus*, el modelo no mostró diferencias significativas entre estas (Tabla 5), contrario a lo definido con la clasificación preliminar. Los valores de devianza y del estadístico de Chi-cuadrado de Pearson para este MLG fueron cercanos a uno (2.09 y 1.96 respectivamente), indicando un ajuste razonable del modelo.

El número de encuentros ganados por los colibríes se modificó a lo largo del invierno y entre categorías de dominancia (Likelihood Ratio Chi-Square = 551.80, g.l. = 50, $p < 0.001$). En el caso de los individuos subdominantes de *Selasphorus rufus* (migratorio latitudinal) y de los adultos de *Amazilia beryllina* (migratorio altitudinal) estos ganaron más interacciones agresivas con *Hylocharis leucotis* durante las primeras quincenas de enero, respecto a finales de marzo; mientras que los machos de *Lampornis amethystinus* ganaron de manera constante las interacciones con individuos de *H. leucotis* durante el invierno. En general, los colibríes no cambiaron su posición en la jerarquía (expresada como el número de encuentros ganados) a lo largo del muestreo. La única excepción fueron los individuos de *H. leucotis*, donde el número de encuentros ganados en la segunda quincena de marzo (quincena 5) fue significativamente mayor a los ganados en la primera quincena de febrero (quincena 3, línea azul oscura en la Fig. 9A) (Diferencia de los promedios marginales estimados = 1.54, g.l. = 1, probabilidad Sequential Sidak = 0.05). A pesar de que los valores de devianza y de Pearson no fueron cercanos a uno, el modelo aún tuvo un ajuste razonable (Valor de devianza/g.l. = 8.34, Valor de Pearson Chi-square/g.l. = 2×10^{11} ; SPSS 2006)

El número de encuentros ganados cambió significativamente entre las categorías de residencia de los colibríes (Wald Chi-Square = 41.76, g.l. = 2, $p < 0.001$). Los individuos de las especies migratorias altitudinales, ganaron un número mayor de interacciones agresivas que las especies migratorias latitudinales y las especies residentes (Tabla 6). En el caso de las especies residentes, a pesar de ganar más encuentros que las especies migratorias latitudinales, la

TABLA 5: Comparaciones pareadas de los promedios marginales estimados para los dos factores (muestreo y especie de colibrí) del MLG del número de encuentros ganados por los colibríes de la comunidad. Los promedios fueron calculados a partir de los predictores lineares de la variable de respuesta. Para cada especie se muestra la diferencia entre los promedios marginales y debajo la probabilidad Sequential Sidak; las comparaciones estadísticamente significativas están en negrilla. ♂: macho, ♀: hembra. O: Subordinado, SD: Subdominante. juv: juvenil, adu: adulto.

Vs.	Spp.2											
Spp. 1	<i>Selasphorus rufus</i> O	<i>Selasphorus rufus</i> SD	<i>Selasphorus platycercus</i>	<i>Atthis beloisa</i>	<i>Tilmatura dupontii</i>	<i>Eugenes fulgens</i>	<i>Lampornis amethystinus</i> ♀	<i>Lampornis amethystinus</i> ♂	<i>Amazilia beryllina</i> juv	<i>Amazilia beryllina</i> adu	<i>Hylocharis leucotis</i>	<i>Colibri thalassinus</i>
<i>Selasphorus rufus</i> O		-1.33	1.48	-0.27	0.36	-0.12	-0.56	-2.20	-1.47	-1.76	-0.39	-1.37
<i>Selasphorus rufus</i> SD	0.45		0.89	1.00	1.00	1.00	0.910	0.01	0.34	0.09	1.00	0.42
<i>Selasphorus platycercus</i>	1.33	2.82		1.06	1.69	1.21	0.77	-0.87	-0.13	-0.42	0.94	-0.04
<i>Atthis beloisa</i>	-0.45	0.00	0.10		0.14	0.01	0.34	0.00	1.00	0.10	0.00	1.00
<i>Tilmatura dupontii</i>	-1.48	-2.82	-1.75	-1.13		-1.61	-2.04	-3.69	-2.95	-3.24	-1.87	-2.87
<i>Eugenes fulgens</i>	0.89	0.00	0.45	0.99	0.58		0.21	0.00	0.00	0.00	0.24	0.00
<i>Lampornis amethystinus</i> ♀	0.27	-1.06	1.75	0.63	0.15	-0.29		-1.93	-1.19	-1.48	-0.12	-1.10
<i>Lampornis amethystinus</i> ♂	1.00	0.01	0.45	0.10	1.00	1.00	0.00	0.00	0.05	0.00	1.00	0.09
<i>Amazilia beryllina</i> juv	-0.36	-1.69	1.13	-0.63		-0.48	-0.92	-2.56	-1.82	-2.11	-0.75	-1.73
<i>Amazilia beryllina</i> adu	1.00	0.14	0.99	0.10		0.10	0.96	0.00	0.09	0.01	0.99	0.12
<i>Hylocharis leucotis</i>	0.12	-1.21	1.61	-0.15	0.48		-0.44	-2.08	-1.34	-1.63	-0.27	-1.25
<i>Colibri thalassinus</i>	1.00	0.02	0.58	1.00	0.10		0.10	0.00	0.01	0.00	0.10	0.02
<i>Selasphorus rufus</i> O	0.56	-0.77	2.04	0.29	0.92	0.44		-1.64	-0.90	-1.19	0.17	-0.81
<i>Selasphorus rufus</i> SD	0.10	0.34	0.21	1.00	0.96	0.10		0.00	0.18	0.00	1.00	0.30
<i>Atthis beloisa</i>	2.20	0.87	3.69	1.93	2.56	2.08	1.64		0.74	0.45	1.81	0.83
<i>Tilmatura dupontii</i>	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Eugenes fulgens</i>	1.47	0.13	2.95	1.19	1.82	1.34	0.90	-0.74		-0.29	1.07	0.09
<i>Lampornis amethystinus</i> ♀	0.34	1.00	0.00	0.05	0.09	0.01	0.18	0.00		0.83	0.00	1.00
<i>Lampornis amethystinus</i> ♂	1.76	0.42	3.24	1.48	2.11	1.63	1.19	-0.45	0.29		1.36	0.38
<i>Amazilia beryllina</i> juv	0.09	0.10	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.83		0.00	0.40
<i>Amazilia beryllina</i> adu	0.39	-0.94	1.87	0.12	0.75	0.27	-0.17	-1.81	-1.07	-1.36		-0.98
<i>Hylocharis leucotis</i>	1.00	0.00	0.24	1.00	0.99	0.10	1.00	0.00	0.00	0.00		0.00
<i>Colibri thalassinus</i>	1.37	0.04	2.86	1.10	1.73	1.25	0.81	-0.83	-0.09	-0.38	0.98	
	0.42	1.00	0.00	0.09	0.12	0.02	0.30	0.00	1.00	0.40	0.00	

diferencia no es estadísticamente significativa. Adicionalmente, el grado de dominancia de las 3 categorías de residencia se modificó a lo largo del muestreo (Wald Chi-Square = 86.84, g.l. = 12, $p < 0.001$). Las comparaciones pareadas de los promedios marginales para las especies residentes, mostraron que los encuentros ganados se incrementaron significativamente a lo largo del muestreo, principalmente por el efecto de *Atthis beloisa*, *Hylocharis leucotis* y *Eugenes fulgens*, que ganaron más encuentros agresivos contra especies como *Selasphorus rufus*, *Amazilia beryllina* y *Lampornis amethystinus* (Tabla 6, Fig. 9 A). Las especies migratorias latitudinales (Fig. 9 B) no cambiaron drásticamente el número de encuentros ganados a lo largo del tiempo, sin embargo la diferencia entre el primer y el último muestreo fue estadísticamente significativa (Tabla 6). A diferencia del MLG, la proporción de interacciones ganadas por quincena indican que hacia el final del invierno, los machos adultos y hembras juveniles de *Selasphorus rufus* (individuos subordinados) y los individuos de *S. platycercus* y de *Stellula calliope* perdieron prácticamente todos los encuentros agresivos (Fig. 9 B). Durante el primer mes de muestreo (entre el 15 de enero y el 15 de febrero), las especies migratorias altitudinales fueron dominantes sobre las especies residentes y los migratorios latitudinales. Al final del invierno el patrón cambió completamente, disminuyendo drásticamente el número de encuentros ganados (Fig. 9C).

Mientras más categorías de dominancia diferentes fueron observadas durante un muestreo, mayor fue el número de encuentros agonísticos registrados (Correlación de Spearman $r_s = 0.77$, $n = 238$, $p < 0.001$). En el caso de los periodos de observación de *Colibri thalassinus*, *Hylocharis leucotis*, *Amazilia beryllina*, *Lampornis amethystinus*, *Eugenes fulgens*, *Tilmatura dupontii*, *Stellula calliope* y *Selasphorus rufus*, el número de interacciones agresivas registradas se correlacionó positiva y significativamente con el número de categorías de dominancias con las que cada una de estas especies interactuó durante el muestreo (correlaciones estadísticamente significativas al nivel 0.05). Solo en *Atthis beloisa* y en *Selasphorus platycercus* esta relación no fue significativa (Correlación de Spearman $r_s = 0.06$, $n = 11$, $p = 0.43$, y Correlación de Spearman $r_s = 0.41$, $n = 13$, $p = 0.08$ respectivamente).

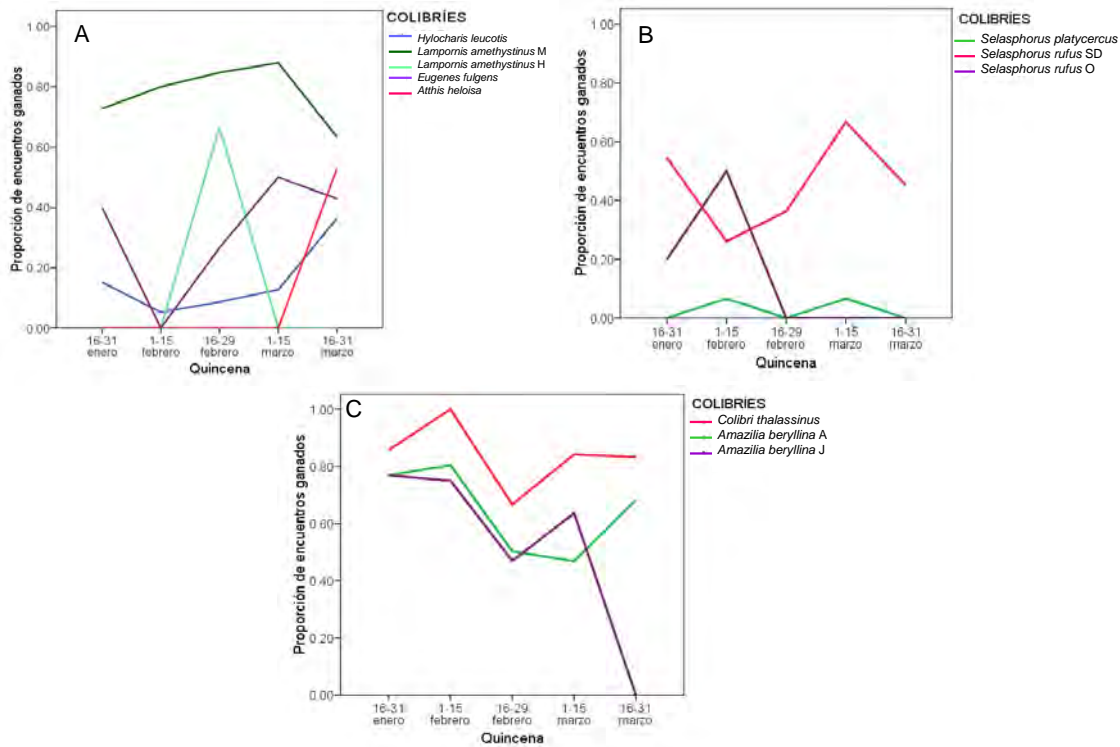


FIGURA 7. Proporción de encuentros agresivos ganados por los colibríes (discriminados en categorías de dominancia) durante el tiempo de muestreo. A) Colibríes residentes, B) Colibríes migratorios latitudinales, C) Colibríes migratorios altitudinales. A: adulto, J: juvenil, H: hembra, M: macho.

TABLA 6: Comparaciones pareadas de los promedios marginales estimados para los dos factores (estatus migratorio y estatus migratorio*quincena) del MLG del número de encuentros ganados por los colibríes. Los promedios fueron calculados a partir de los predictores lineares de la variable de respuesta, solo se muestran las comparaciones estadísticamente significativas. MIG LAT: Migratorios: latitudinales, MIG ALT: Migratorios altitudinales, RES: residentes.

		Diferencia Promedio Marginal Estimado	Sequential Sidak probabilidad
A) Factor Estatus Residencia			
MIG ALT	MIG LAT	0.83	0.00
	RES	0.55	0.00
B) Factor Estatus Residencia x Quincena			
RES x 16-31 enero	RES x 16-29 febrero	-0.82	0.00
	RES x 1-15 marzo	-0.20	0.00
RES x 1-15 febrero	RES x 16-29 febrero	-1.59	0.01
	RES x 1-15 marzo	-1.63	0.01
MIG LAT x 16-31 enero	MIG LAT x 16-31 marzo	-1.36	0.01
MIG ALT x 1-15 febrero	MIG ALT x 16-29 febrero	0.51	0.05
	MIG ALT x 1-15 marzo	0.71	0.00
	MIG ALT x 16-31 marzo	0.76	0.03
MIG ALT x 16-31 enero	MIG LAT x 16-31 enero	1.22	0.01
MIG ALT x 1-15 febrero	MIG LAT x 1-15 febrero	1.81	0.00
	RES x 1-15 febrero	2.11	0.00

EFFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE NÉCTAR SOBRE LAS ESTRATEGIAS DE FORRAJEIO

1. Visitas e interacciones agresivas en las diferentes agrupaciones florales.

Se registraron 3639 visitas a las flores de 14 especies de plantas (Tabla 7, Fig. 10 - 11). El 92.4% de las visitas por aves fueron llevadas a cabo por colibríes (11 especies), y el 7.6% restante fueron realizadas por aves de la familia Icteridae (4 especies), Parulidae (1 especie) y Emberizidae (1 especie) (Tabla 7, Fig. 3 - 6). Estas especies de aves fueron robadoras de néctar, y en la mayoría de los casos estos visitantes destruyeron la flor en el proceso de extracción de néctar. La única excepción fueron las visitas a las flores de *Cirsium jaliscoense*, que por la forma de copa de las inflorescencias no presentaron daño evidente debido a esta actividad (Anexo 2). Los colibríes visitaron las flores de manera legítima en la mayoría de los casos, con excepción de los individuos de *Selasphorus platycercus* y *Amazilia beryllina* que tomaron el néctar de las flores de *Ipomoea orizabensis* introduciendo su pico en la perforaciones del cáliz hechas por abejorros y por *Diglossa baritula*. También los individuos de *Colibri thalassinus* y *S. rufus* que aunque la mayoría de las veces visitaron las flores de *Lobelia laxiflora* de manera legal, ocasionalmente introdujeron su pico en la base de los pétalos para extraer el néctar (Anexo 3).

Moussonia deppeana, *Ipomoea hederifolia* y *Salvia albo-caerulea* fueron las únicas especies de plantas visitadas por los colibríes que crecieron exclusivamente dentro del bosque (mesófilo y/o de pino) (Anexo 2). En el caso de *S. mexicana*, se encontraron parches grandes tanto en el bosque mesófilo como en las áreas de crecimiento secundario; mientras que en *S. iodantha* solo se hallaron grupos grandes en las zonas intervenidas y agrupaciones pequeñas dentro del bosque de pino.

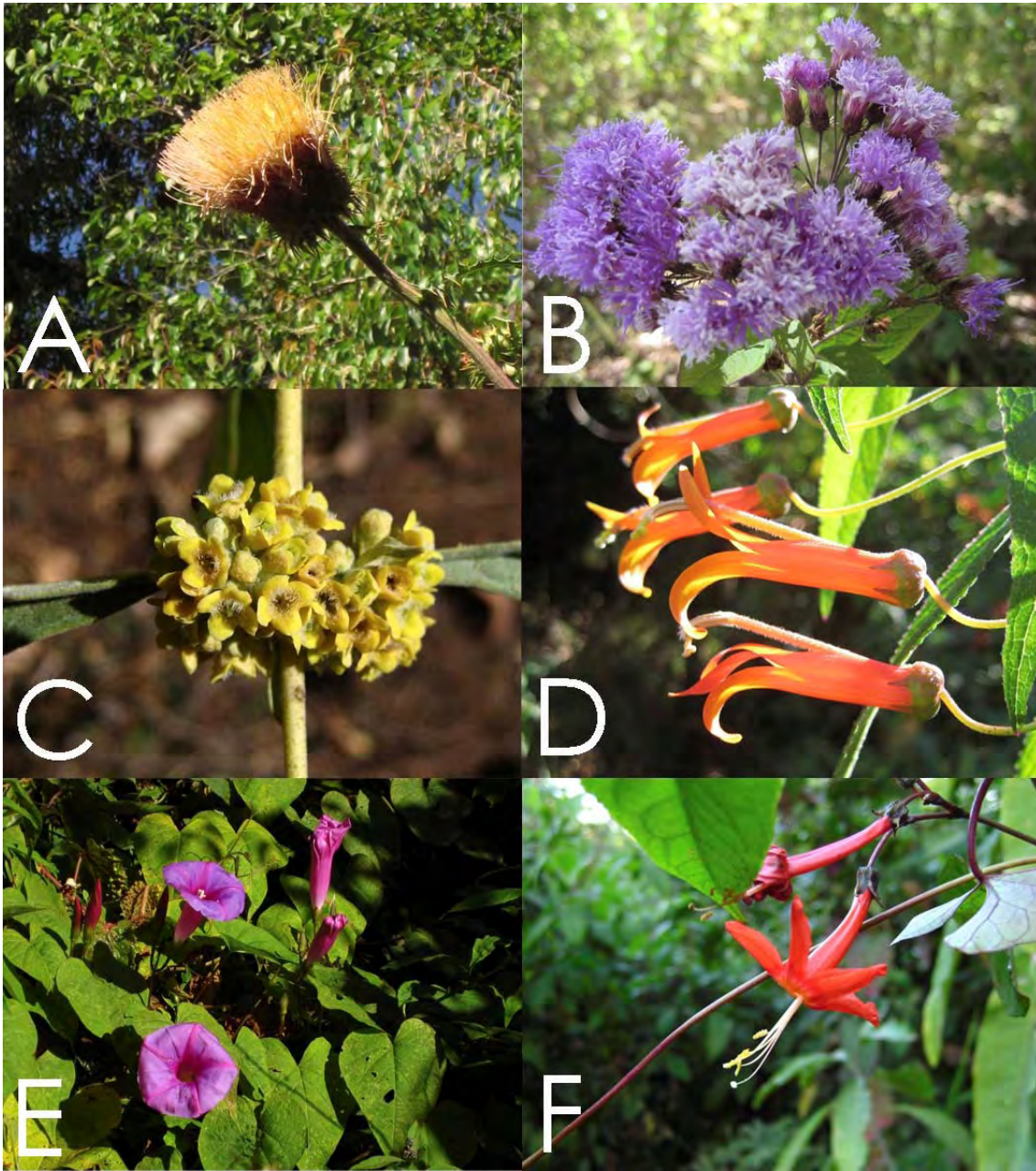


FIGURA 8. Especies de plantas visitadas por colibríes durante el invierno en la ECLJ. A: *Cirsium jaliscoense*, B: *Vernonia* sp., C: *Buddleja sessiliflora*, D: *Lobelia laxiflora*, E: *I. orizabensis*, F: *Ipomoea hederifolia*. Fotos: C. Rodríguez.

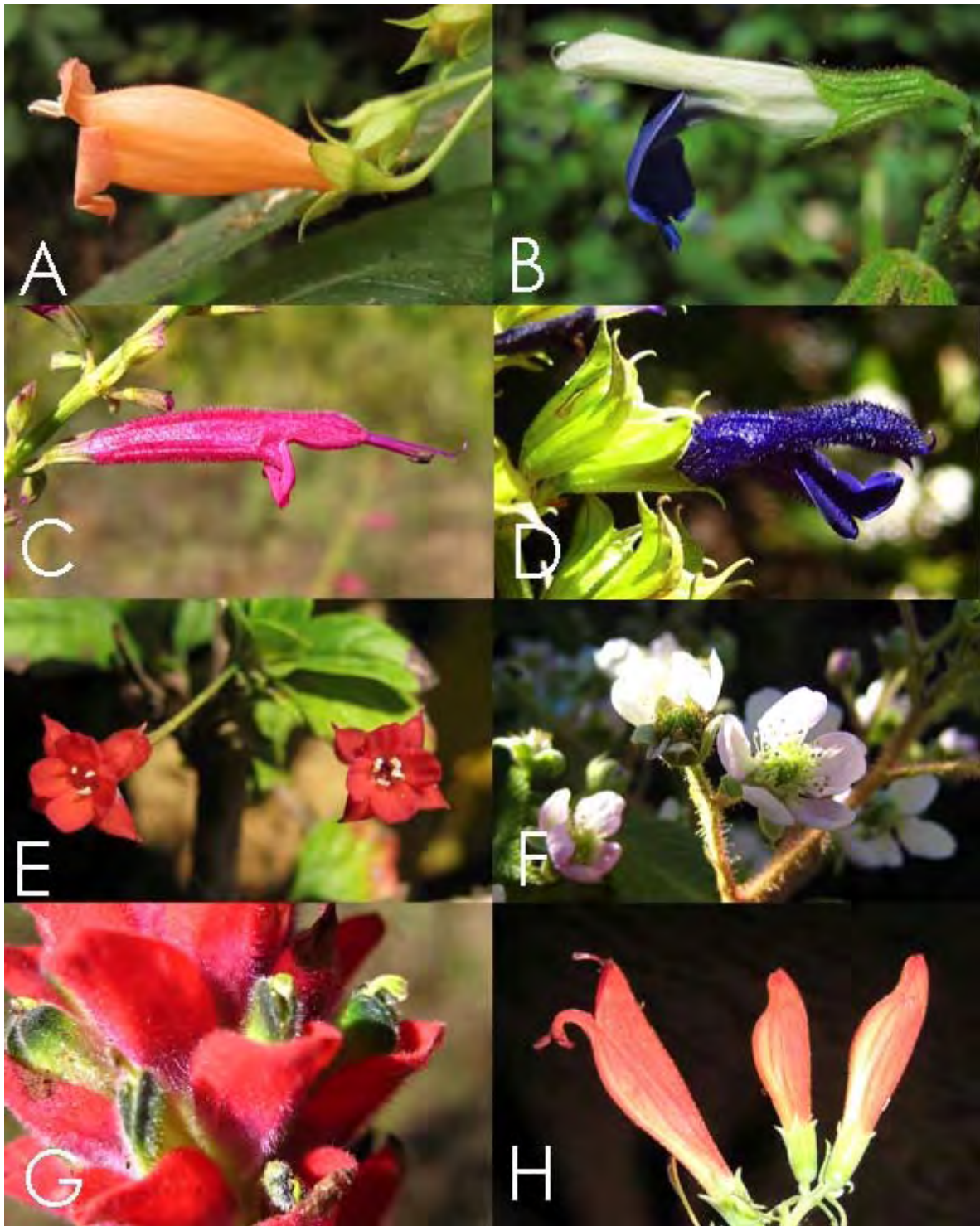


FIGURA 9. Especies de plantas visitadas por colibríes durante el invierno en la ECLJ. *Moussonia deppeana* (A), *Salvia albo-caerulea* (B), *S. iodantha* (C), *S. mexicana* (D), *Fuchsia encliandra* (E), *Rubus adenotrichos* (F), *Castilleja arvensis* (G), *Lamourouxia multifida* (H). Fotos: C. Rodríguez.

TABLA 7: Especies de aves y plantas registradas durante los periodos de observación en grupos de flores en la Estación Científica Las Joyas.

Familia	Especies	Familia	Especies
A) Aves		B) Plantas	
Trochilidae	<i>Colibri thalassinus</i>	Asteraceae	<i>Cirsium jaliscoense</i>
	<i>Hylocharis leucotis</i>		<i>Vernonia sp.</i>
	<i>Amazilia beryllina</i>	Buddlejaceae	<i>Buddleja sessiliflora</i>
	<i>Amazilia violiceps</i>	Campanulaceae	<i>Lobelia laxiflora</i>
	<i>Lampornis amethystinus</i>	Convolvulaceae	<i>Ipomoea hederifolia</i>
	<i>Eugenes fulgens</i>		<i>Ipomoea orizabensis</i>
	<i>Tilmatura dupontii</i>	Gesneriaceae	<i>Moussonia deppeana</i>
	<i>Stellula calliope</i>	Lamiaceae	<i>Salvia albo-caerulea</i>
	<i>Atthis beloisa</i>		<i>Salvia iodantha</i>
	<i>Selasphorus platycercus</i>		<i>Salvia mexicana</i>
	<i>Selasphorus rufus</i>	Onagraceae	<i>Fuchsia encliandra</i>
Parulidae	<i>Vermivora celata</i>	Rosaceae	<i>Rubus adenotrichos</i>
Thraupidae	<i>Piranga flava</i>	Scrophulariaceae	<i>Castilleja arvensis</i>
Emberizidae	<i>Diglossa baritula</i>		<i>Lamourouxia multifida</i>
Icteridae	<i>Icterus cucullatus</i>		
	<i>Icterus pustulatus</i>		
	<i>Icterus bullockii</i>		
	<i>Icterus graduacauda</i>		

El número de visitas y el número de encuentros agresivos cambió significativamente entre los diferentes tipos agrupaciones florales, y el 36.4 % de las visitas por colibríes ocurrieron en parches monoespecíficos grandes (**Tipo 1**), el 6.9% en parches monoespecíficos pequeños (**Tipo 2**), y el 56.8 % en parches multiespecíficos (**Tipo 3**). En el caso de las interacciones agresivas, el 48.8 % de los registros ocurrieron en agrupaciones **Tipo 1**, el 3.3 % en agrupaciones **Tipo 2**, y el 47.9% en agrupaciones **Tipo 3** (Anova Kruskal-Wallis $H = 16.89$, g.l. = 2, $p < 0.001$ para número de visitas, y Anova Kruskal-Wallis $H = 15.62$, g.l. = 2, $p < 0.001$ para número de interacciones) (Fig. 12).

Las tres categorías de dominancia de los colibríes (dominantes, subdominantes y subordinados) visitaron los tres tipos de agrupaciones florales con frecuencias diferentes a las esperadas, a partir de la abundancia muestreada de cada uno de los parches ($\chi^2_{(0.05, 4)} = 28.88$, $p < 0.001$) (Fig. 12A). La categoría de colibrí que visitó el mayor número de flores fue la dominante; y el tipo de agrupación floral que más visitas recibió fue el mixto (Fig. 12A). Los parches monoespecíficos pequeños a pesar de ser los menos muestreados, fueron visitados más frecuentemente por los colibríes dominantes y menos por los subdominantes. Los parches mixtos se asociaron positivamente con los colibríes subordinados, y los parches

monoespecíficos grandes fueron visitados frecuentemente por los colibríes subordinados (Fig. 12A). Aunque el efecto del tipo de agrupación floral sobre el número de visitas de los colibríes no se debe al azar, la relación no fue muy fuerte estadísticamente ($V = 0.07$, $p = 0.00$; SPSS 2006).

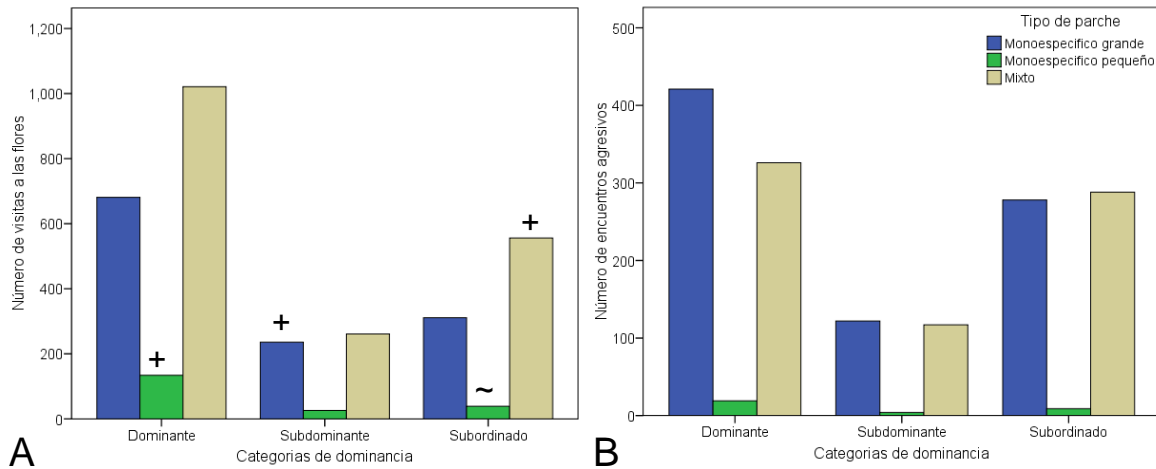


FIGURA 10. Número de visitas a las flores (A) y de encuentros agresivos (B) de cada categoría de dominancia de los colibríes, en tres tipos de agrupaciones florales. +: Residuales estandarizados mayores a 2; ~ residuales estandarizados menores a 2.

El número de interacciones agresivas de las tres categorías de dominancia ocurrió según lo esperado a partir del número de parches florales muestreados ($\chi^2_{(0.05, 4)} = 8.76$, $p = 0.07$) (Fig. 12B). Los colibríes dominantes y subordinados fueron los que tuvieron el mayor número de encuentros agonísticos, tanto en los parches monoespecíficos grandes como en los mixtos; mientras que las agrupaciones florales pequeñas fueron las que presentaron la menor actividad agresiva (Fig. 12B).

Las especies de colibríes de la comunidad (separadas en 14 categorías de dominancia) visitaron los parches florales con frecuencias diferentes a las esperadas a partir del número de agrupaciones muestreadas ($\chi^2_{(0.05, 26)} = 715.07$, $p < 0.001$, $V = 0.33$, $p < 0.001$), y así mismo el número de interacciones agresivas entre los colibríes cambió significativamente entre las distintas agrupaciones florales ($\chi^2_{(0.05, 26)} = 323.91$, $p < 0.001$, $V = 0.32$, $p < 0.001$). La mayoría

de las visitas e interacciones ocurrieron en unas pocas categorías de colibríes ($C_{\text{categoría colibrí}} = 0.06$, $p < 0.001$, Fig. 13). En los parches monoespecíficos pequeños se registró la menor actividad, y solo 3 de las 14 categorías de dominancia de los colibríes tuvieron más de un encuentro agresivo en este tipo de agrupación floral (machos de *Lampornis amethystinus*, juveniles de *Amazilia beryllina*, e individuos de *Hylocharis leucotis*) ($U_{\text{tipo de parche}} = 0.13$, $p < 0.001$). Con excepción de las hembras de *L. amethystinus*, el tipo de parche floral más visitado por cada una de las categorías de colibríes fue el mismo en donde registró la mayor cantidad de encuentros agresivos. Los individuos de *H. leucotis*, *Eugenes fulgens*, *Selasphorus platycercus* y las hembras de *L. amethystinus* (todas especies ruterias o territoriales secundarias), no se asociaron significativamente con ningún tipo de agrupación floral en particular. Lo contrario ocurrió con especies como *Colibri thalassinus*, *Amazilia beryllina*, *A. violiceps*, *Tilmatura dupontii*, *Stellula calliope*, *Atthis beloisa*, *S. rufus* y los machos de *L. amethystinus*, que visitaron y defendieron más activamente un tipo particular de parche floral. Con excepción de *A. violiceps*, que visitó e interactuó más frecuentemente en parches monoespecíficos pequeños, las otras especies mencionadas anteriormente, se asociaron con parches monoespecíficos grandes o mixtos. En el caso de especies donde los sexos y/o edades tienen categorías de dominancia diferentes, se encontró que los adultos de *A. beryllina* y los individuos subdominantes de *S. rufus* (machos juveniles y hembras adultas) visitaron más flores y tuvieron más encuentros agresivos en los parches mixtos, mientras que los juveniles y los individuos subordinados de estas dos especies respectivamente fueron registrados más frecuentemente en los parches monoespecíficos grandes. En el caso de *L. amethystinus*, los machos fueron notablemente más agresivos y tuvieron preferencia por los parches monoespecíficos grandes (Fig.13).

El efecto del número de flores sobre el comportamiento de los colibríes quedó demostrado en los individuos de *Salvia iodantha* y *S. mexicana*, ya que las plantas de estas especies vegetales crecieron de manera diferente dependiendo del hábitat donde se encontraban. En los sitios de vegetación secundaria, las plantas de *S. iodantha* fueron muy abundantes y formaron grandes concentraciones de flores; mientras que en el bosque mesófilo y en el bosque de pino, las plantas crecieron de manera aislada sin formar grupos numerosos de flores. En los sitios intervenidos ocurrieron el 97.7% de todas las visitas y el 100% de todos los encuentros agresivos registrados en esta especie, y las flores fueron visitadas por 10

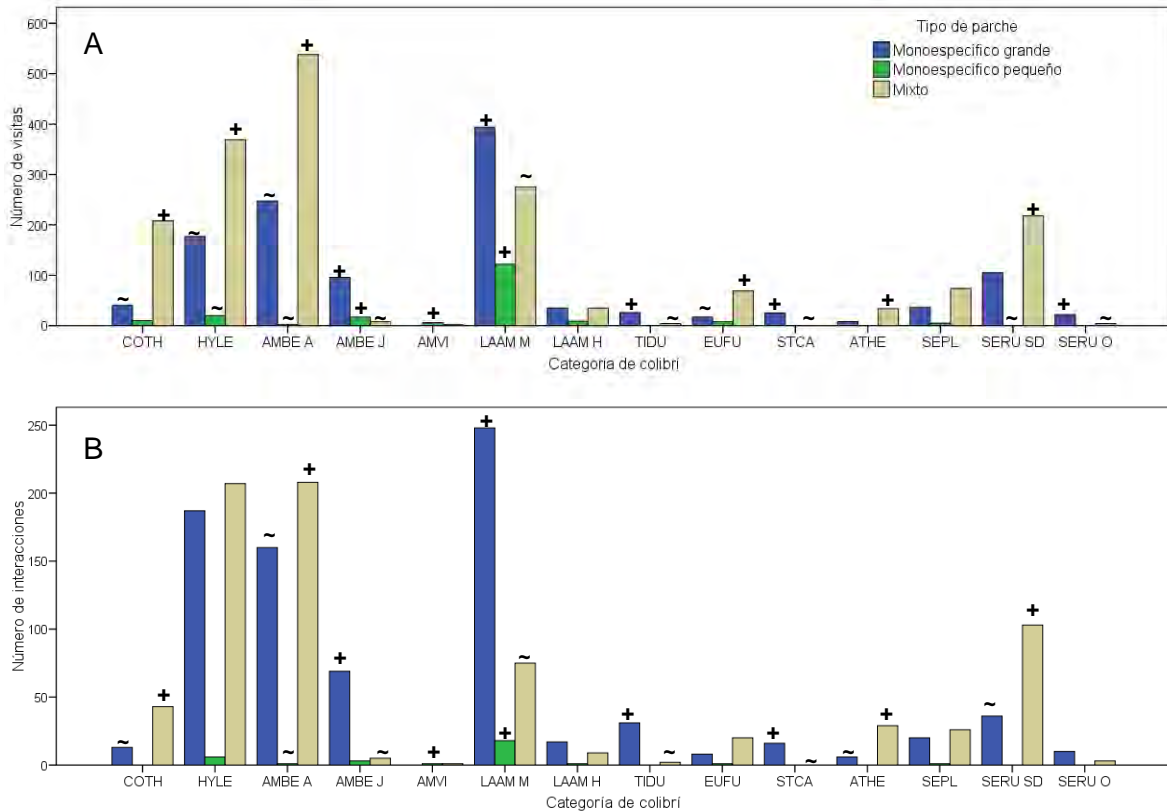


FIGURA 11. Número de visitas a las flores (A) y de encuentros agresivos (B) de cada categoría de dominancia de los colibríes, en tres tipos de agrupaciones florales. CO TH: *Colibri thalassinus*, HYLE: *Hylocharis leucotis*, AMBE: *Amazilia beryllina*, AMVI: *Amazilia violiceps*, LAAM: *Lampornis amethystinus*, TIDU: *Tilmatura dupontii*, EUFU: *Eugenes fulgens*, STCA: *Stellula calliope*, ATHE: *Atthis beloisa*, SEPL: *Selasphorus platycercus*, SERU: *Selasphorus rufus*. SD: subdominante, O: subordinado. +: Residuales estandarizados mayores a 2; ~ residuales estandarizados menores a 2.

especies de colibríes; mientras que las flores dentro del bosque solo fueron visitadas por 4 especies de colibríes y no tuvieron encuentros agresivos en sus flores. En el caso de *S. mexicana*, los parches dentro del bosque mesófilo se ubicaron a la orilla de los cursos de agua creando agrupaciones de individuos que llegaron a extenderse varios metros. Por otro lado, las agrupaciones en los sitios abiertos fueron más variables, encontrándose desde grupos dispersos hasta grupos más grandes. Finalmente, en el bosque de pino los individuos estaban aislados y con pocas flores. Como era de esperarse, los parches en el bosque mesófilo recibieron el 83.1% de todas las visitas, y el 81.4% de los encuentros agresivos entre especies de colibríes visitando *S. mexicana* ocurrieron en este tipo de vegetación. Los parches en las zonas de crecimiento secundario recibieron el 16.9% de las visitas, y solo se registraron 18.6% de las

interacciones agresivas entre colibríes. En el caso de las plantas en el bosque de pino, estas no fueron defendidas por los colibríes y solo recibieron una visita a sus flores.

2. Producción de néctar y territorialidad.

Aunque no se observó el mismo número de agrupaciones florales para todas las especies de plantas, algunas fueron defendidas más intensamente que otras (Tabla 8). Las tres especies del género *Salvia* fueron defendidas activamente por los colibríes: *S. mexicana* fue la especie en donde se registraron más encuentros agresivos, incluso en los parches mono-específicos pequeños; un patrón similar se observó para *Salvia iodantha*, excepto para los parches más pequeños que fueron poco defendidos. Solo se hicieron observaciones en un parche mixto con flores de *S. albo-caerulea*, y en esa ocasión hubo una gran actividad agresiva por parte de los colibríes. Las flores de *Cirsium jaliscoense*, *Lobelia laxiflora* e *Ipomoea orizabensis* solo fueron defendidas en casos donde estaban en agrupaciones florales mixtas o en parches grandes. Otras especies como *Moussonia deppeana* no fueron defendidas aún en casos de parches mixtos o agrupaciones grandes.

Los datos de producción de néctar mostraron una relación directa y positiva entre el volumen de néctar producido y el contenido energético (Correlación de Spearman $r_s = 1.00$, $n = 6$, $p < 0.001$); y las flores con corolas largas produjeron más volumen de néctar y un número mayor de calorías por flor, aunque no fue una relación estadísticamente significativa (Correlación de Spearman $r_s = 0.71$, $n = 6$, $p = 0.06$ en ambos casos) (Tabla 9).

Debido a que en el presente trabajo se correlacionó la oferta de recursos con las interacciones agresivas de los colibríes, se recurrió al uso de resina en las flores para evitar el consumo de néctar por ácaros y así tener una medición más precisa de la cantidad de recurso ofrecido por las plantas. Sin embargo, la aplicación de esta resina en la base de las flores tuvo efectos negativos sobre las plantas en la mayoría de los casos, causando necrosis en los tejidos y la posterior caída de las flores. Solo en *Salvia mexicana* fue posible caracterizar el néctar en flores con resina, y en estas los valores de volumen y concentración de azúcar fueron mayores cuando se excluyeron los ácaros, aunque solo en el último caso la diferencia fue

estadísticamente significativa entre las flores con y sin tratamiento (concentración $U = 185.00$, $p = 0.01$; volumen $U = 303.50$, $p = 0.90$).

TABLA 8: Frecuencia (f) de encuentros agresivos en las agrupaciones florales de las diferentes especies de plantas visitadas por los colibríes de la comunidad de la ECLJ durante el invierno. n: Número de parches observados.

ESPECIE		Tipo de parche		Mixto	TOTAL
		Monoespecífico grande	pequeño		
<i>Cirsium jalsiscoense</i>	f	1.50	0.00	0.65	0.67
	n	2	2	20	24
<i>Vernonia sp.</i>	f	0.00	0.00	3.50	3.50
	n	0	0	2	2
<i>Lobelia laxiflora</i>	f	2.67	0.00	1.97	1.76
	n	3	5	29	37
<i>Ipomoea hederifolia</i>	f	0.00	0.00	0.10	0.10
	n	0	0	10	10
<i>Ipomoea orizabensis</i>	f	0.50	0.00	0.14	0.18
	n	2	2	7	11
<i>Moussonia deppeana</i>	f	0.00	0.00	0.00	0.00
	n	7	1	4	12
<i>Salvia albo-caerulea</i>	f	0.00	0.00	7.00	7.00
	n	0	0	1	1
<i>Salvia iodantha</i>	f	5.63	0.25	1.94	2.43
	n	8	4	35	47
<i>Salvia mexicana</i>	f	17.36	2.80	4.08	7.35
	n	14	5	36	55
<i>Fuchsia enliandra</i>	f	0.00	1.00	0.18	0.21
	n	1	1	17	19
<i>Rubus adenotrichos</i>	f	0.00	0.00	1.33	1.33
	n	0	0	3	3
<i>Castilleja arvensis</i>	f	0.00	0.00	0.83	0.83
	n	0	0	6	6
<i>Lamourouxcia multifida</i>	f	0.00	0.00	0.00	0.00
	n	0	0	2	2

El número de flores visitadas y el número de encuentros agresivos entre los colibríes, se correlacionó positiva y significativamente con el número de calorías producidas por día en cada uno de los parches florales estudiados ($r_s = 0.83$, $n = 91$, $p < 0.001$ para el número de visitas y $r_s = 0.72$, $n = 91$, $p < 0.001$ para el número de encuentros agresivos). En el caso del número de flores visitadas en los 3 tipos de agrupaciones florales, hubo una correlación positiva y significativa con el número de calorías producidas ($r_s = 0.86$, $n = 35$, $p < 0.001$ parches monoespecíficos grandes, $r_s = 0.85$, $n = 18$, $p < 0.001$ parches monoespecíficos

pequeños y $r_s = 0.84$, $n = 38$, $p < 0.001$ parches mixtos). Con excepción de los parches mono-específicos pequeños, en los parches mono-específicos grandes y en los parches mixtos el número de calorías producidas por día se correlacionó positivamente con el número de encuentros agresivos de los colibríes registrados ($r_s = 0.75$, $n = 35$, $p < 0.001$ parches mono-específicos grandes, $r_s = 0.46$, $n = 18$, $p < 0.001$ parches mono-específicos pequeños y $r_s = 0.77$, $n = 38$, $p < 0.001$ parches mixtos).

TABLA 9: Producción de néctar de algunas de las especies de plantas visitadas por colibríes en la Estación Científica Las Joyas. Se muestra el promedio aritmético más la desviación estándar de la concentración y el volumen producido. Las calorías corresponden a las producidas en promedio por una flor por día. n = Número de flores muestreadas. Se indican los resultados del tratamiento con resina (R) y sin resina (SR) para controlar el consumo de néctar por ácaros (ver texto). a: Stiles & Freeman 1993; b: Arizmendi *et al.* 1996, c: Lara & Ornelas 2002; d: Lara & Ornelas 2001.

Especie	N	Resina	Volumen (μ l)	Concentración (mg azúcar/L néctar)	Calorías (cal)	Longitud de la corola (mm)
<i>Lobelia laxiflora</i>	31	SR	25.27 (\pm 15.06)	283.05 (\pm 101.91)	32.89	29.20 ^a
<i>Ipomoea orizabensis</i>	15	SR	35.25 (\pm 5.00)	292.23 (\pm 8.77)	40.64	55.80
<i>Fuchsia encliandra</i>	20	SR	5.27 (\pm 2.29)	232.90 (\pm 89.37)	5.49	12.00 ^b
<i>Moussonia deppeana</i>	9	SR	7.13 (\pm 4.98)	291.28 (\pm 57.18)	8.19	32.00 ^c
<i>Salvia iodantha</i>	40	SR	5.75 (\pm 2.80)	283.37 (\pm 59.01)	6.43	21.30 ^d
<i>Salvia mexicana</i>	21	SR	8.73 (\pm 3.47)	291.90 (\pm 63.39)	10.06	18.70 ^d
<i>Salvia mexicana</i>	31	R	9.78 (\pm 5.51)	331.14 (\pm 49.57)	12.77	

Se estimó el área del territorio de alimentación de 65 colibríes, pertenecientes a 8 categorías de dominancia. El tamaño de los territorios no cambió significativamente entre las especies de colibríes (Anova Kruskal-Wallis $H = 7.82$, g.l. = 6, $p = 0.25$), ni entre el tipo de parche floral (Anova Kruskal-Wallis $H = 2.62$, g.l. = 2, $p = 0.27$); sin embargo al agrupar las especies de colibríes en tres categorías de dominancia (dominante, subdominante y subordinado), se encontró que los colibríes más agresivos defendieron territorios más grandes (Anova Kruskal-Wallis $H = 7.61$, g.l. = 2, $p = 0.02$). En el caso del contenido energético producido en cada territorio, este no cambió significativamente entre las categorías de dominancia de los colibríes (Anova Kruskal-Wallis $H = 5.42$, g.l. = 5, $p = 0.37$) (Tabla 10).

TABLA 10: Área (m²) y contenido energético (Kcal) promedio de los territorios de alimentación de 7 categorías de colibríes. prom.: promedio aritmético, des.: desviación estándar, n: tamaño de muestra.

Categoría	Dominancia		Total	Tamaño del parche (m ²)			Calorías (Kcal)
				Monoespecífico		Mixto	
				grande	pequeño		
<i>Colibri thalassinus</i>	Dominante	prom.	8.75			8.75	15.33
		des.	5.40			5.40	18.21
		n	6			6	3
<i>Hylocharis leucotis</i>	Subordinado	prom.	5.33	9.00		3.50	2.31
		des.	3.51	0.00		2.12	0.63
		n	3	1		2	3
<i>Amazilia beryllina</i> adulto	Dominante	prom.	8.88				31.55
		des.	6.66				83.02
		n	16				11
<i>Amazilia beryllina</i> juvenil	Subdominante	prom.	2.00	2.00	2.00		
		des.	1.41	0.00	0.00		
		n	2	1	1		
<i>Lampornis amethystinus</i> ♂	Dominante	prom.	13.75	12.70	6.00	20.56	15.94
		des.	14.04	10.43	1.00	20.39	33.69
		n	27	15	3	9	6
<i>Lampornis amethystinus</i> ♀	Subdominante	prom.	3.50	5.00		2.00	99.13
		des.	2.121	0.00		0.00	0.00
		n	2	1		1	1
<i>Selasphorus rufus</i>	Subdominante	prom.	6.35	12.00		4.10	24.80
		des.	5.30	0.00		4.45	48.51
		n	7	2		5	4

DISCUSIÓN

CARACTERIZACIÓN DE LAS ESTRATEGIA DE FORRAJE

Los resultados obtenidos evidenciaron una estrecha correlación entre dominancia y territorialidad, y al hablar de un colibrí dominante implícitamente se hizo referencia a un individuo territorial, mientras que los colibríes subordinados correspondieron con colibríes ruteros. En el presente estudio se incluyó como ruterio a todo colibrí que además de ser subordinado no defendió un territorio, sin embargo Ohashi & Thomson (2009) señalan que la diferencia entre un ruterio (trapliner) y un buscador (searching) es fundamental tanto en sus movimientos como en su efecto sobre el éxito reproductivo de las plantas. Dado que en el presente estudio fue imposible discriminar entre los colibríes que se movieron de manera azarosa entre los parches (buscadores) y entre aquellos que siguieron rutas de forrajeo establecidas (ruterios), se manejó una sola categoría.

Al igual que lo encontrado por otros autores (Wolf 1969, Des Granges 1979, Schuchmann, K-L. 1999, Ornelas *et al* 2002a), los colibríes territoriales de la ECLJ demostraron su dominancia mediante despliegues y vocalizaciones desde la percha o durante el vuelo. Estos colibríes emplearon los encuentros agresivos como una estrategia para ahuyentar a otros colibríes que visitaron las flores de sus territorios, y también como una señal constante que les permitió demarcar los límites de los mismos (Wolf 1969), atacando a sus vecinos incluso cuando no estuvieran visitando flores (Obs. pers.). Los colibríes subordinados por otro lado, no iniciaron los ataques agresivos y la mayoría de las interacciones en las que estos colibríes estuvieron involucrados, ocurrieron mientras visitaban las flores de los colibríes territoriales y fueron descubiertos por los propietarios que los persiguieron hasta alejarlos de las flores de sus territorios (Feinsinger & Chaplin 1975, Obs. pers.). El bajo porcentaje de interacciones agresivas entre colibríes y otras especies de aves, respalda los resultados de Arizmendi (2001), quién al estudiar el efecto del robo de néctar en la misma comunidad, encontró que debido a la abundancia de néctar en la zona la presencia de robadores no alteró significativamente las interacciones ecológicas entre los colibríes y las plantas que estos visitan.

La territorialidad y la dominancia no fueron características estáticas dentro de las especies de colibríes de la comunidad, y se modificaron en función de diferentes factores. El cambio en la composición y abundancia de la comunidad de colibríes ocurrió según lo esperado, con menos individuos totales capturados en la segunda quincena de marzo debido a la partida de los migratorios latitudinales, y con un incremento en el número de colibríes residentes respecto a los migratorios hacia finales del invierno (Fig. 7, Arizmendi 2001). Des Granges (1979) en un estudio realizado en el Nevado de Colima (69.5 km al Este de la ECLJ), señaló la fecha de regreso de los colibríes migratorios latitudinales hacia el norte de Norte América entre el 22 de enero y el 12 de febrero, mientras que Schondube *et al* (2004) la ubicaron entre el 20 de febrero y el 21 de marzo para los individuos de *Selasphorus rufus*. Los datos de este trabajo indicaron que aún para el 21 de marzo, individuos de *S. rufus*, *S. platycercus* y *Stellula calliope* estaban presentes en los sitios de observación, por lo que es necesario monitorear esta población en años consecutivos, y ver si el desplazamiento en la fecha de regreso fue solo una particularidad de este invierno o es un patrón permanente, que pueda estar relacionado con fenómenos a mayor escala como el calentamiento global (Mitchel *et al* 2009).

Los resultados indicaron que el cambio en el número de especies e individuos de colibríes en la comunidad fue la señal que desencadenó una mayor actividad territorial de los individuos residentes (Fig. 8A), y la posterior reorganización de las categorías de dominancia y forrajeo de los colibríes. El incremento del número de encuentros agresivos por periodo de observación, tanto en el bosque como en la vegetación secundaria durante la última quincena de marzo (16-31 de marzo en la Fig. 8B), puede estar indicando un nuevo “ordenamiento” en los territorios y en la jerarquía de los colibríes. Respecto a los meses de enero y febrero, a finales de marzo se capturaron menos individuos y especies de colibríes (Tabla 1; Arizmendi 2001) y además hubo menos flores (Arizmendi 2001), pero debido a que este estudio no continuó en el mes de abril, es difícil saber si este incremento en las interacciones agonísticas correspondió con una fase de establecimiento final de los colibríes residentes antes que los colibríes migratorios latitudinales desaparecieran completamente de la zona.

Las diferentes especies de colibríes no se distribuyeron de la misma manera entre los diferentes hábitats (Arizmendi 1994), y especies como *Amazilia beryllina*, *Colibri thalassinus* y *S. rufus* fueron más abundantes en las áreas de vegetación secundaria, mientras que *Selasphorus platycercus* forrajeó principalmente en el bosque de pino y *Lampornis amethystinus* en el bosque mesófilo (Rodríguez-Flores, datos no publicados). La segregación espacial es uno de los mecanismos que repercute directamente sobre la organización de comunidades de colibríes (Des Granges 1979, Rodríguez-Flores 2004), y en el caso de la ECLJ, las variaciones en las preferencias de hábitat estableció diferencias en el patrón de las interacciones agresivas de los colibríes entre el bosque y la vegetación secundaria (Fig. 8). Estas diferencias se explicaron por dos hechos: 1) por el incremento de las interacciones agresivas por parte de los machos de *Lampornis amethystinus* en el bosque mesófilo durante la segunda quincena de febrero y primera quincena de marzo (Fig. 9A), y 2) porque el mayor número de encuentros agresivos en los que participaron los individuos adultos de *Amazilia beryllina* y los subdominantes de *Selasphorus rufus* en la vegetación secundaria, ocurrieron al inicio (16-31 de enero) y al final (16-31 marzo) del tiempo de muestreo.

Las estrategias de forrajeo en colibríes se modifican dependiendo del estatus migratorio y tamaño corporal de los individuos. Los colibríes grandes, debido a sus altos requerimientos energéticos, se mueven entre hábitats en búsqueda de recursos de néctar abundante. Mientras que los colibríes migratorios latitudinales, que son generalmente más pequeños (Anexo 4), tienden a ser subordinados a los colibríes residentes y forzados a obtener su alimento siguiendo una estrategia no territorial (Wolf *et al.* 1976, Des Granges 1979, discusión siguiente sección). En la comunidad de colibríes de la ECLJ y según lo esperado, los individuos de *Lampornis amethystinus* (especie residente y con un peso promedio de 6.17 g; Anexo 4) fueron territoriales y dominantes sobre las demás especies de la comunidad (Tabla 4). Sin embargo, las otras dos especies residentes de tamaño corporal grande e intermedio (*Eugenes fulgens* e *Hylocharis leucotis* respectivamente), fueron ruteras durante el invierno. A pesar de que los datos obtenidos muestran que *H. leucotis* es una especie subordinada, hacia finales de marzo los individuos de esta especie ganaron un mayor número de encuentros agresivos (Fig. 9), e incluso en una ocasión, se observó como un macho adulto de *H. leucotis* excluyó a una hembra adulta de *Selasphorus rufus* apropiándose de parte de su territorio (Obs. pers.). Estas

observaciones sugieren que de haber seguido con el muestreo, la estrategia de forrajeo y la dominancia de la especie podría haber cambiado, tornándose en una especie territorial y dominante según lo esperado (Des Granges 1979, Arizmendi & Ornelas 1990). En el caso particular de *E. fulgens*, quedó demostrado como el tamaño corporal de los individuos puede modificar la dominancia. Los individuos de esta especie ganaron entre el 30-60% de los encuentros agresivos en los que participaron, por lo que según la clasificación propuesta correspondería a un colibrí subdominante, y consecuentemente con un colibrí territorial secundario. Sin embargo, las observaciones de comportamiento demostraron que esta especie siguió rutas de forrajeo para alimentarse (Tabla 4). Los individuos de *E. fulgens* fueron los más grandes de la comunidad (peso promedio 7.23 ± 0.76 g; Anexo 4), y en varias ocasiones se observó que mientras se alimentaban de las flores en los territorios de otros colibríes, fueron atacados permanentemente pero sin ser excluidos y así ganar la interacción, por lo que en esta especie el tamaño corporal favoreció la dominancia de los individuos. Si *E. fulgens* defendiera territorios de alimentación, se esperaría que gracias a su tamaño corporal dominara a las demás especies de colibríes; sin embargo, esta especie empleó una estrategia no territorial para visitar sus recursos. Este comportamiento se puede explicar si la cantidad de néctar ofrecido por las plantas no es suficiente para cubrir los requerimientos energéticos de los individuos, más los costos que exige el defender un territorio. Adicional a esto, se ha reportado que en épocas de escasez de néctar, los colibríes pueden optar por incluir más insectos en su dieta, y *E. fulgens* es una especie que dentro de los colibríes resalta por incluir una gran proporción de insectos en su dieta (Powers 1996).

Según Des Granges (1979), la segregación ecológica de las especies que pertenecen al mismo estatus de residencia (residente, vagante y migratorio) ocasiona que la mayor cantidad de encuentros agresivos en una comunidad ocurra entre individuos de la misma especie y entre especies de diferentes categorías de residencia. En la comunidad de colibríes de la ECLJ la mayoría de encuentros agresivos ocurrieron entre especies de diferentes categorías de dominancia y diferente categoría de residencia (Anexo 5). Las únicas excepciones fueron los machos de *Lampornis amethystinus*, y los individuos de *Eugenes fulgens* y *Stellula calliope*, que aunque interactuaron más intensamente con especies pertenecientes a categorías de dominancia diferente, estas especies pertenecieron al mismo estatus migratorio. Debido a que los machos

de *Lampornis amethystinus* son colibríes territoriales y dominantes, estos permanecieron en el mismo sitio la mayor parte del tiempo y presentaron una baja movilidad, ocasionando que estos interactuaran más frecuentemente con colibríes como *Eugenes fulgens* y *Atthis beloisia* que a pesar de ser también residentes, emplearon una estrategia de forrajeo no territorial. En el caso de las interacciones intraespecíficas de los colibríes de la ECLJ, con excepción de las tres categorías más dominantes y territoriales de la comunidad, menos del 14% de los encuentros agresivos ocurrieron con individuos de la misma especie (Anexo 5). En el caso particular de *Colibri thalassinus*, los adultos de *Amazilia beryllina* y los machos de *Lampornis amethystinus*, debido a que son colibríes territoriales y generalmente interactúan con colibríes vecinos que pertenecen a su misma especie (Obs. Pers.), se observó un mayor porcentaje de encuentros intraespecíficos (*C. thalassinus* 18.182%, adultos de *A. beryllina* 20.570%, machos de *L. amethystinus* 18.237%) (Anexo 5).

Los modelos de competencia interespecífica pueden brindar predicciones importantes sobre las condiciones que promueven la coexistencia o la exclusión de los competidores (Morin 1999). Según los modelos descriptivos de competencia como el de Lotka y Volterra, la coexistencia estable de las especies de colibríes en la ECLJ sería factible si los efectos netos de la competencia interespecífica son más débiles que los efectos netos de la competencia intraespecífica. Los resultados indican que en esta comunidad la coexistencia es posible a pesar de la alta competencia interespecífica, debido a que en los colibríes están interactuando en un escenario complejo y dinámico (a escala temporal y espacial), donde están operando otros factores adicionales a la capacidad de carga de las poblaciones y los coeficientes de competencia.

En un intento por relacionar la morfología del ala de los colibríes y la estrategia de forrajeo usada por estos, Feinsinger & Chaplin (1975) propusieron la existencia de una relación entre la carga del disco alar (WDL por sus siglas en inglés), la estrategia de forrajeo, la habilidad competitiva y la dominancia. Según estos autores, los colibríes ruteros deben tener bajos valores de WDL relacionado con la maximización del vuelo suspendido, mientras lo opuesto ocurre con los colibríes territoriales quienes tienen una fuerte selección hacia incrementar la velocidad y la maniobrabilidad, aumentando los valores de WDL. Estudios recientes como los

realizados por Altshuler *et al.* (2004a) y Stiles *et al.* (2005), plantean que los intentos por explicar el comportamiento de forrajeo y la territorialidad de los colibríes a partir de las diferencias en WDL han fallado, porque no incorporaron en el modelo otras características relacionadas con la morfología, la fisiología y el comportamiento de vuelo. Incluso, sus resultados indican que la morfología alar parece estar más relacionada con otros modos de vuelo, que con las estrategias de forrajeo por néctar.

Colibríes similares morfológicamente tienen requerimientos energéticos parecidos, lo que incrementa la similitud en el uso del recurso y el sobrelape en el nicho trófico (Rosero 2003, Rodríguez-Flores 2004). Entre los mecanismos que favorecen la coexistencia y la disminución en la interferencia en el uso de los recursos a nivel intraespecífico están las variaciones en la agresividad (Brown 1964) y la estrategia de forrajeo (Ornelas *et al.* 2002b, Lara *et al.* 2009). En la comunidad de colibríes de la ECLJ, tanto la territorialidad como la dominancia se modificaron dentro de las especies en función de la edad y sexo de los individuos (Tabla 4). Como fue notado por Wolf (1969), la falta de dimorfismo sexual en el plumaje en algunas especies de colibríes favoreció que las hembras fueran altamente dominantes, pues convergen con los machos en la coloración de aquellas partes que juegan un papel importante en los despliegues agresivos asociados con la defensa de los territorios. Esto se cumplió para especies como *Colibri thalassinus*, *Amazilia beryllina* (en el presente estudio), *A. rutila*, *A. saucerrottei* y *Panterpe insignis* (Wolf 1969), donde los adultos de ambos sexos fueron dominantes sobre los juveniles. En el caso de especies dimórficas y dominantes como *Lampornis amethystinus* en la ECLJ, y *L. calolaema* en Costa Rica (Feinsinger & Chaplin 1975), los individuos tuvieron diferencias marcadas en el comportamiento alimenticio, donde los machos (tanto adultos como juveniles) fueron territoriales y dominantes sobre las hembras, que se comportaron como subordinadas y/o territoriales secundarios.

Sin embargo y contrario a lo esperado, en la ECLJ los machos adultos de *Selasphorus rufus* (especie con dimorfismo sexual) fueron dominados por las hembras adultas y los machos juveniles, a diferencia de los sitios de reproducción en Estados Unidos de América y en Canadá donde los machos adultos son dominantes y altamente territoriales (Healy & Calder 2006). Stiles *et al.* (2005) afirman que las hembras de la mayoría de las especies de colibríes, rara

vez defienden territorios durante el invierno, siendo generalmente subordinadas a los machos. Sin embargo, se pueden presentar comportamientos territoriales en las hembras cuando los machos son escasos o están ausentes. En el caso de los individuos de *S. rufus* capturados en las redes de niebla durante el invierno en la ECLJ, hubo una marcada diferencia en la proporción de machos y hembras con 2.5 hembras por macho (25 hembras y 10 machos). Esta misma relación fue encontrada por Schondube *et al* (2004), y ellos proponen dos hipótesis para explicar este fenómeno: a) una segregación altitudinal entre sexos, con los machos adultos estableciendo territorios a bajas altitudes comparados con las hembras adultas y juveniles; o b) diferencias en comportamiento entre machos y hembras, donde las hembras podrían ser más fácilmente capturadas debido a que los machos adultos establecieron territorios, lo que empujó a las hembras y juveniles a territorios subóptimos y moverse a mayores distancias. Los resultados en el presente trabajo indicaron que la hipótesis más probable fue la primera, ya que durante los meses de muestreo los machos adultos fueron capturado rara vez en las redes (1 individuo) y registrados muy ocasionalmente durante las jornadas de observación. Además, como fue reportado por Schondube *et al* (2004), aunque machos y hembras arribaron al mismo tiempo a la zona de estudio, los machos juveniles llegaron antes que los machos adultos, pudiendo obligar a estos últimos a desplazarse a menores altitudes en busca de mejores territorios, a usar territorios subóptimos ó a adoptar comportamientos nómadas (ruteros) en el área (Tabla 4). De la misma manera, la segregación altitudinal de los individuos de *Selasphorus rufus* puede estar relacionada con el desempeño aerodinámico de los individuos, ya que a diferencia de las hembras y los juveniles, los machos adultos de esta especie tienen alas más cortas, angostas y puntiagudas (Stiles *et al.* 2005), lo que implica que a altas elevaciones no puedan hacer vuelos explosivos a gran velocidad como lo hacen normalmente los individuos territoriales (ver discusión arriba; Altshuler *et al* 2004b, Stiles *et al* 2005, Healy & Calder 2006). Sin embargo, la presencia de esta limitación en los individuos de las Joyas queda en duda, dado que dicho fenómeno es evidente a elevaciones mayores a los 2900 msnm, y la zona del Almeal (único sitio donde se registraron machos adultos de *S. rufus*) está ubicada a 2150 msnm.

La organización tipo pirámide de las 15 categorías de dominancia en las que fueron discriminadas las 11 especies de colibríes de la comunidad (3 territoriales, 4 territoriales secundarios y 8 ruteros (Tabla 4)) es un patrón que se cumple en otras comunidades de

colibríes, con pocas especies dominando en la comunidad, y la mayoría en posiciones intermedias y bajas en la jerarquía (Wolf *et al.* 1976, Des Granges 1977, Gutiérrez & Rojas 2001, Lara *et al.* 2009). Aunque esta estructura se mantenga a lo largo del año en la comunidad de colibríes de la ECLJ, las especies que están en cada nivel se irán modificando. Algunas evidencias de este cambio fueron: 1) Las especies migratorias, principalmente las latitudinales, perdieron más interacciones agresivas hacia el final del invierno; 2) el número de encuentros ganados de los colibríes residentes se incrementó significativamente con el paso de las semanas; 3) a finales del invierno los machos adultos de *Hylocharis leucotis* comenzaron a defender territorios de alimentación (Tabla 6 y Fig. 9).

Finalmente, la comparación de los resultados obtenidos en el presente estudio con otros en comunidades de colibríes similares, indicó que la estrategia de forrajeo empleada por los colibríes, medida como dominancia y territorialidad, es una característica dinámica y variable a una escala regional (Des Granges 1979, Lara 2006). En el caso de especies como *Eugenes fulgens*, *Amazilia violiceps*, *Colibri thalassinus*, *Selasphorus rufus*, *Stellula calliope* e *Hylocharis leucotis*, la ubicación dentro de la jerarquía fue diferente a la registrada por otros autores en comunidades de México (Des Granges 1979), Costa Rica (Feinsinger & Chaplin 1975) y Estados Unidos de América (Calder & Calder 1994, Healy & Calder 2006). En el estudio de la comunidad de colibríes en el Nevado de Colima, donde los períodos de abundancia de colibríes y de flores coincide con el encontrado en la ECLJ, Des Granges (1979) estableció la territorialidad y dominancia de las especies (sin discriminar en edad y/o sexo) a partir de observaciones de comportamiento, clasificándolas como territoriales o ruteras, y en una jerarquía de dominancia desde altamente dominante hasta muy baja dominancia (Des Granges 1979, Tabla 3 p. 210-211, Lámina 1 p. 212). Las once especies registradas en la ECLJ fueron igualmente observadas por Des Granges (1979) en el Nevado de Colima, y con excepción de *Eugenes fulgens*, *Amazilia violiceps* e *Hylocharis leucotis* (clasificadas como dominantes por Des Granges), las especies fueron catalogadas en la misma categoría de dominancia que en el presente estudio (Tabla 4). Sin embargo, no hubo una relación directa entre dominancia y territorialidad, y los colibríes del Nevado de Colima y de la ECLJ difirieron en la estrategia de forrajeo: especies como *A. beryllina* y *Lampornis amethystinus* fueron ruteras en el Nevado, mientras que en las Joyas fueron altamente territoriales. Caso similar ocurrió con las especies

migratorias latitudinales, que aunque fueron subordinadas en ambos estudios, en el Nevado fueron territoriales y en las Joyas fueron ruteras. Otro ejemplo, es el estudio realizado por Lara (2006) en la comunidad de colibríes y flores en el Parque Nacional La Malinche, donde los individuos de *H. leucotis* son residentes, y contrario a lo encontrado en la ECLJ, altamente dominantes. Las diferencias en los resultados pueden deberse a que en el presente trabajo sólo se tiene información del invierno; mientras que Des Granges (1979) y Lara (2006) muestrearon durante un año a diferentes altitudes (en el caso de Des Granges 1979) y sus resultados son la suma de todos sus muestreos, haciendo imposible discriminar los patrones de dominancia y territorialidad en el invierno y hacer una comparación estricta. Sin embargo, es interesante abrir la posibilidad a que al incrementar la escala espacial y temporal del presente estudio, los resultados puedan asemejarse o no a los encontrados por Des Granges (1979) y Lara (2006), indicando que la dinámica en las estrategias de forrajeo es un fenómeno presente en la comunidad durante todo el tiempo y que asignar las especies de colibríes en una categoría de dominancia particular es prácticamente imposible, ya que los colibríes responden drásticamente al contexto ecológico en el que están interactuando.

EFFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE NÉCTAR SOBRE LAS ESTRATEGIAS DE FORRAJEO

Los patrones de visita y la territorialidad de los colibríes registrados en las diferentes agrupaciones florales, se explicaron según lo predicho al efecto conjunto de la densidad de competidores, y de la disponibilidad de alimento a la escala local y regional. A la escala local (según Carpenter 1987a), los parches monoespecíficos grandes (Tipo 1) y los multiespecíficos (Tipo 3) de siete de las 14 especies de plantas visitadas por los colibríes, fueron las agrupaciones florales donde los colibríes dominantes y subdominantes establecieron sus territorios de alimentación, indicando que en estos sitios la ganancia energética que obtuvieron los colibríes al tener acceso ilimitado al néctar de estas flores, fue mayor al costo energético de defenderlo de otros individuos (“economic defendability” Brown 1964, Stiles 1975). En el caso de los parches monoespecíficos pequeños, aunque fueron visitados por los colibríes dominantes nunca fueron defendidos por estos, ya que la disponibilidad de alimento fue demasiado baja y la ganancia por mantener el territorio no superó el costo de defenderlo (límite inferior de productividad para la territorialidad, Carpenter 1987a). Sin embargo, estos

grupos de pocas flores fueron importantes para el mantenimiento de la comunidad al ser visitados por los colibríes no territoriales durante sus rutas de forrajeo.

A la escala regional (Carpenter 1987a), los recursos de néctar en la ECLJ no están distribuidos homogéneamente, concentrándose en las áreas de vegetación secundaria y en algunas zonas de bosque mesófilo (principalmente a la orilla de los riachuelos Obs. pers.). Adicionalmente, la abundancia de flores no es constante y se reduce con la llegada de la primavera (Arizmendi 2001). En escenarios como éste, donde los recursos alimenticios estuvieron limitados regionalmente, la intensidad en la restricción del néctar determinó la presión competitiva que los colibríes ejercieron sobre los otros individuos (Carpenter 1987b), y las áreas ricas en recursos a nivel local, como los parches monoespecíficos grandes y los parches multiespecíficos, atrajeron más competidores incrementando el grado de territorialidad observada entre los colibríes (Fig. 12). Más aún, para la mayoría de las especies de colibríes de la comunidad se cumplió que mientras más categorías diferentes fueron registradas durante los períodos de observación, más interacciones agresivas hubo, por lo que el número de categorías de dominancia presentes en el área fue otro factor que modificó el grado de agresividad entre las especies de colibríes.

Carpenter (1987a) definió un “límite superior de abundancia de alimento” a partir del cual desaparece la territorialidad, y propuso dos mecanismos para explicar dicho fenómeno: 1) la concentración local de recursos provoca la congregación de un número considerable de competidores que hace insostenible la territorialidad, y 2) los recursos son ilimitados a nivel regional y a nivel local, por lo que la ganancia por establecer un territorio es menor a la obtenida al seguir un comportamiento no territorial. Debido a que en la ECLJ existe limitación de recursos a nivel regional ya que el número de flores disponibles para colibríes es diferente entre hábitats y no es homogéneo a lo largo del año (Arizmendi 2001), el segundo mecanismo parece improbable (al menos durante el invierno), y la falta de encuentros agresivos en algunos de los parches con abundantes flores se correlacionó principalmente con el tipo de vegetación más que con la cantidad de competidores presentes. De los 18 grupos de plantas monoespecíficos grandes y mixtos donde se registraron visitas pero no interacciones agresivas, el 82.4% se ubicaron dentro del bosque de pino, y en este tipo de vegetación las agrupaciones

fueron en general poco visitadas y defendidas por los colibríes, independientemente del número de flores.

Los cambios en el número de encuentros ganados por los colibríes a lo largo del muestreo (Fig. 9) y las diferencias en las vistas a los grupos florales (Fig. 13), indicaron que los individuos de colibríes en la ECLJ fueron capaces de identificar la disminución de los recursos de néctar (Arizmendi 2001, Obs. pers.) y de los cambios en la densidad de colibríes competidores en el área al paso del tiempo (Fig. 7), y así tomar las decisiones más adecuadas que maximizaron la cantidad de energía obtenida. Los colibríes pueden elegir defender o no defender, y/o seguir una u otra estrategia de forrajeo en un período de un día o menos (Gass & Sutherland 1985 en Carpenter 1987b) luego de evaluar el balance entre la cantidad de néctar disponible (“nectar standing crop”) y el número de flores. Para establecer la disponibilidad de recursos en el área, los colibríes territoriales hacen comparaciones espaciales y temporales, visitando flores en su territorio y fuera de este. Incluso se ha propuesto que luego de una persecución, estos colibríes visitan las flores en el área de su territorio que acaba de ser visitada por el colibrí intruso (Paton & Carpenter 1984 en Carpenter 1987b, Obs. pers.), como una estrategia para evaluar el costo energético de dicha visita y tomar decisiones que les permiten ajustar su territorio. Variaciones en la dominancia de las especies de colibríes en respuesta a las variaciones en la disponibilidad de recursos, como las reportadas en el presente trabajo, fueron encontradas también por Wolf (1969) en una comunidad de colibríes en Costa Rica.

En la comunidad de colibríes de la ECLJ, además de las variaciones en la estrategia de forrajeo de los colibríes descritas en la sección anterior, las diferencias en las preferencias de las agrupaciones florales funcionó como un mecanismo que permitió la coexistencia de los individuos al disminuir la competencia entre especies que usan recursos similares y reducir el riesgo de daño durante las interacciones con otros individuos (Lara *et al* 2009). Según Schoener (1976 en Ritchie 2002), la coexistencia de varias especies en una comunidad está garantizada si cada una hace uso de uno o varios recursos exclusivos, ya que a pesar de la intensidad competitiva en los recursos compartidos, una porción de individuos de cada especie sobrevivirá. Para la ECLJ, el tipo de parche floral actuaría como un recurso, y en el caso de los colibríes ruteros, las dos especies más pequeñas (*Atthis beloisia* y *Stellula calliope*) se asociaron

significativamente con agrupaciones de flores diferentes, solamente *Amazilia violiceps* prefirió las agrupaciones monoespecíficas pequeñas, y las tres especies ruteras de mayor tamaño corporal (*Eugenes fulgens*, *Hylocharis leucotis* y *Selasphorus platycercu*) visitaron los grupos florales indistintamente, probablemente porque su tamaño corporal les permite visitar una gran diversidad de recursos florales (Fig. 13). Así mismo, los colibríes dominantes de la comunidad visitaron y defendieron agrupaciones florales diferentes: los colibríes migratorios altitudinales (*Colibri thalassinus* y *A. beryllina*) prefirieron los parches mixtos, mientras que los machos de *Lampornis amethystinus* prefirieron los monoespecíficos grandes. Más aún, esta segregación espacial se observó a nivel intraespecífico en las especies donde los colibríes mostraron diferencias en el grado de dominancia entre edades y/o sexos (Fig. 13).

Adicional a la segregación espacial a escala local mencionada anteriormente, los colibríes se pueden separar en el uso de los recursos a la escala de la planta (Calder & Calder 1994, Lara *et al* 2009). Al igual que lo encontrado por Lara *et al.* (2009) en plantas de *Penstemon roseus* (Lara *et al* 2009) y por Des Granges (1979) en las plantas visitadas por los colibríes en el Nevado de Colima, los colibríes dominantes y territoriales de la ECLJ visitaron más intensamente las flores en la parte superior de las plantas, a menudo fuera de la vegetación y en lugares donde las flores tienden a estar congregadas. En el caso de los individuos subordinados y los ruteros, estos se aproximaron de manera sigilosa al territorio, y se alimentaron de las flores cerca de la base de las plantas, a menudo dentro de la vegetación y en áreas fuera de vista de los colibríes territoriales.

Otra forma de segregación espacial es la separación a escala de hábitat, y se ha encontrado que en casos de competencia, los polinizadores ruteros buscan otras poblaciones de plantas o pueden alimentarse visitando recursos en dos localidades alternadamente (Ohashi & Thomson 2009). En una comunidad de colibríes ermitaños en el amazonas Colombiano, Rodríguez-Flores (2004) observó que las especies incluyeron en sus rutas de forrajeo recursos ubicados en bosques inundables, ribera y bosques de tierra firme, que estuvieron distanciados alrededor de 1500 m. En el presente estudio, esta hipótesis no pudo ser comprobada ya que no hubo recapturas en las redes que indicaran movimientos entre hábitats, y tampoco se pudieron seguir los movimientos de estas aves. Sin embargo, debido a que en la ECLJ la floración de las

plantas visitadas por colibríes no coincide en la escala temporal y espacial (Arizmendi 2001), es probable que los colibríes ruteros de la ECLJ se muevan entre hábitats en busca de sus recursos.

Otro mecanismo que permite la coexistencia de diferentes especies de colibríes, es la separación temporal en el uso de los recursos, ya que reduce las interacciones interespecíficas en relación a las interacciones intraespecíficas (Ornelas *et al* 200b). Ornelas *et al* (2002b) encontraron que las inflorescencias de *Agave marmorata* en el Valle de Tehuacán (Puebla, México) fueron visitadas a lo largo del día por insectos (*Xylocopa* sp.), colibríes (6 especies) y aves que perchan (9 especies), y en el caso particular de los colibríes, las flores fueron visitadas temprano en la mañana por las especies más dominantes y de tamaño intermedio como *Amazilia violiceps*, y posteriormente por las especies más pequeñas. Este patrón es opuesto al encontrado por Lara *et al* (2009) en plantas de *Penstemon roseus*, donde los colibríes pequeños visitaron las flores principalmente en las mañanas, mientras que los colibríes grandes lo hicieron en la tarde. Ambos estudios argumentan que esta segregación temporal permitiría a las especies más subordinadas reducir el riesgo de sufrir daños durante los encuentros con las especies más agresivas y territoriales (Ornelas *et al* 200b, Lara *et al* 2009). Aunque la exploración de esta estrategia no hace parte de los objetivos principales del presente trabajo, los resultados obtenidos demuestran que la segregación temporal podría estar presente en la comunidad de colibríes de la ECLJ, particularmente en los recursos que son defendidos por colibríes territoriales, ya que estos al conocer la ubicación espacial de las flores y tener acceso garantizado a estas, serían los primeros en obtener el néctar en la mañana (datos no publicados).

Generalmente, la estrategia de forrajeo usada por las diferentes categorías de dominancia de los colibríes no cambió dependiendo del hábitat o de la especie de planta visitada. La única excepción fueron los individuos machos de *Lampornis amethystinus*, una categoría altamente territorial, que visitó las flores de *Moussonia deppeana* y de *Ipomoea hederifolia* en los bosques de pino y bosque mesófilo siguiendo rutas de forrajeo. Estas diferencias no estuvieron relacionadas con el sexo, ya que 42 de las 54 visitas fueron llevadas a cabo por machos. Probablemente, el comportamiento no territorial mostrado por estos individuos

puede surgir como una alternativa cuando los territorios de alimentación óptimos (como aquellos establecidos en parches de *Salvia mexicana*) ya estén ocupados (Schondube *et al* 2004), ó como una manera de responder a la heterogeneidad de los hábitats en cuanto la disponibilidad de recursos florales (Lara 2006). Feinsinger & Chaplin (1975) reportaron un caso similar en Costa Rica, donde los machos de *Eupherusa eximia* fueron dominantes en hábitats boscosos, pero en la vegetación secundaria fueron excluidos por otras especies como *Amazilia saucerrottei*. Así mismo, Lara (2006) en el Parque Nacional La Malinche reportó a individuos de *Hylocharis leucotis* altamente territoriales en parches densos de *Penstemon roseus* y *Bouvardia ternifolia*, pero ruteros en flores dispersas y de baja recompensa como *Castilleja tenuiflora* y *Prunella vulgaris*.

Según lo esperado, los colibríes en la ECLJ, los colibríes del Nevado de Colima (Des Granges 1979) y los individuos de *Selasphorus rufus* estudiados por Carpenter (1987b), defendieron agresivamente las zonas con agrupaciones densas de flores, mientras que las zonas no defendidas correspondieron con áreas de baja densidad floral y poca disponibilidad de néctar. En el caso particular de este estudio, las diferencias en el crecimiento de los individuos de *Salvia iodantha* y *S. mexicana* repercutieron directamente sobre el número de visitas e interacciones agresivas de los colibríes, por lo que probablemente el flujo de polen entre los individuos será diferente dependiendo de si las plantas crecieron haciendo parte de agrupaciones florales grandes o pequeñas. Estas dos especies son autocompatibles facultativas (Arizmendi *et al* 1996, Rodríguez-Flores datos no publicados), y los individuos que crecen en parches grandes recibirán más visitas de unos pocos colibríes territoriales que mueven el polen del mismo individuo entre las flores, favoreciendo la autopolinización; mientras que las planta que crecen de manera aislada, serían recursos de colibríes ruteros y la calidad del polen depositado en el estigma y la posterior formación de frutos y semillas, dependerá de los recursos que el colibrí haya visitado anteriormente y la carga de polen que esté transportando (Mitchell *et al* 2009). De confirmarse estas predicciones, quedaría demostrado la existencia de un efecto de las estrategias de forrajeo de los colibríes sobre el éxito reproductivo de las plantas (Ohashi & Thomson 2009).

El tamaño del territorio de alimentación está determinado principalmente por dos factores: la densidad del alimento y la densidad de los competidores (Carpenter 1987b, Calder & Calder 1992), y generalmente, el factor más importante es aquel que sea más constante a lo largo del tiempo (McNair 1987). En el contexto de los colibríes migratorios, la presión de los competidores cambia drásticamente entre los días debido al flujo continuo de individuos, mientras que los recursos florales permanecen constantes al menos en días o incluso durante semanas (Carpenter 1987b). En este caso, y según el modelo de McNair (1987), el tamaño de los territorios de alimentación de los colibríes dependerá principalmente de la abundancia de alimento y no de la presión de los competidores (Carpenter 1987b). Sin embargo, en la comunidad de colibríes de la ECLJ el tamaño del territorio no estuvo correlacionado con la abundancia de recursos (medido en calorías, $r_s = -0.108$, $n = 27$, $p = 0.592$), y pudieron estar actuando otros factores como el estado energético interno de los colibríes (expresado como el nivel de hambre), la geometría del hábitat, la naturaleza del ambiente que rodea el territorio, la composición de las especies dentro del territorio, el comportamiento de los vecinos, y el área de detección de los intrusos (Wolf 1969, Carpenter 1987b, Schoener 1987). Aunque ninguna de estas características fueron medidas en este trabajo, fue evidente que el área de detección de los intrusos y el ambiente que rodeó los territorios de los colibríes presentes en la vegetación secundaria, fueron diferentes a los experimentados por aquellos que habitaron en el bosque mesófilo, ya que ambos ambientes varían drásticamente en la estructura y densidad de los estratos vegetales. Además, dadas las diferencias en el comportamiento agresivo de los colibríes dominantes y subdominantes de la comunidad, el consecuente establecimiento de los límites del territorio alimenticio cambiará dependiendo de la identidad del colibrí vecino.

Al igual que lo encontrado por Carpenter *et al* (1983) para el tamaño de territorio de los individuos migratorios de *Selasphorus rufus*, en la comunidad de la ECLJ se observó que los individuos de la misma categoría de dominancia defendieron territorios de alimentación de tamaños muy variables (desviación estándar en la Tabla 14). Las razones que explican la alta variación en el tamaño del territorio que ofrece las condiciones óptimas, varias de las cuales se cumplen para los colibríes en la ECLJ, son (Carpenter 1987b): 1) La presión por los competidores no es homogénea dentro de los hábitats (Stamps *et al* 1987); 2) el costo y el beneficio de defender un territorio cambia con el tiempo (Mares & Lacher 1987); 3) la

fisiología y personalidad de los individuos no son idénticas entre estos (Carpenter *et al* 1983); y 4) cambios significativos en el tamaño del territorio repercute sutilmente en los criterios relacionados con el éxito reproductivo (Schoener 1987).

Carpenter (1987b) propuso que el nivel de las reservas energéticas internas, traducidas en el nivel de hambre, produce un balance entre forrajeo y defensa. Esto crea un conflicto real, ya que ambos comportamientos son mutuamente excluyentes, y el tiempo empleado en defender puede ser una variable de elección tan importante como el tamaño del territorio. Un animal hambriento puede colocar su prioridad en alimentarse más que en defender, y por lo tanto su nivel de defensa es menor que el de otro individuo en mejor estado energético (Schoener 1987). Incluso, el estado energético interno de un individuo puede promover que la proporción entre el tiempo de forrajeo vs. el tiempo de defensa cambie a lo largo del día (Carpenter 1987b).

En los gremios de aves nectarívoras neotropicales, caracterizados por una alta diversidad de especies, la presencia de especies tanto territoriales como ruteras es un aspecto importante que estructura la composición de la comunidad (Des Granges 1979, Arizmendi & Ornelas 1990, Ornelas *et al* 2002b, Lara *et al* 2009). El presente estudio demostró que la estrategia de forrajeo por néctar y la dominancia entre colibríes no es una característica estática, y que las variaciones en los diferentes factores que modelan los patrones de territorialidad y dominancia entre los individuos de las especies (diversidad de la comunidad, morfología, sexo y edad de las aves, y abundancia de recursos) contribuyeron a su vez a la coexistencia de las especies de colibríes en la ECLJ.

PERSPECTIVAS DEL ESTUDIO

Además de los factores analizados anteriormente, se han propuesto otros que modifican la estrategia de forrajeo en los colibríes pero que no fueron estudiados en detalle en el presente estudio. Uno de estos son los patrones geográficos y tiempos de migración de los colibríes, y aunque esta información se desconoce para la mayoría de las especies migratorias (altitudinales y latitudinales), *Selasphorus rufus* es una de las pocas excepciones y se posee información valiosa sobre su migración invernal al Oeste de México. Según Schondube *et al*

(2004) a esta región del país arriban dos tipos de individuos migratorios: aquellos que permanecen allí todo el invierno (wintering ground), y otros que sólo lo usan como sitio de paso (stopover site) entre finales de febrero y finales de marzo en su viaje de regreso hacia el Norte de Norte América. Estos mismos autores describieron que todos los individuos de *S. rufus* que llegaron a los Estados de Jalisco y Colima en Noviembre y permanecieron allí todo el invierno, independientemente del sexo y edad establecieron territorios de alimentación que fueron defendidos agresivamente de otros colibríes; mientras que los individuos que estuvieron de paso a finales del invierno, se comportaron como nómadas visitando flores en territorios de otros colibríes o en áreas de baja calidad de recursos, debido a que los territorios óptimos ya están ocupados (Schondube *et al.* 2004). En el caso particular de este estudio, los resultados obtenidos para la ECLJ no respaldaron las observaciones de Schondube *et al.* (2004), ya que los individuos de *S. rufus* que emplearon esta zona para pasar todo el invierno usaron tanto la estrategia territorial como la no territorial dependiendo del sexo y edad de los colibríes, (Tabla 4). A pesar de que en el caso de *S. rufus* los resultados no coincidieron con la información existente, es evidente la necesidad de explorar el papel que tienen los patrones de migración de las especies de la comunidad sobre la estrategia de forrajeo empleada por estas, ya que la efectividad con la que los colibríes adquieran reservas energéticas durante la migración repercutirá directamente sobre su sobrevivencia en el viaje (Calder 2004).

Feinsinger & Chaplin (1975) propusieron que el tamaño corporal en los colibríes puede determinar cual especie en particular puede utilizar un recurso de néctar específico. Así mismo, Schondube *et al.* (2004) observaron durante el invierno al Oeste de México, que los individuos juveniles de *Selasphorus rufus* mostraron menores reservas de grasa que los adultos (reflejado en un menor peso corporal), sugiriendo que ellos podrían usar territorios de alimentación de menor calidad. Si esta relación se cumple para todas las especies, abriría la oportunidad de correlacionar peso corporal con territorialidad y dominancia. En la comunidad de ECLJ se esperaría que los machos juveniles de *S. rufus* (territoriales) tuvieran mayor peso corporal que las hembras juveniles (ruterías). En el presente estudio no se exploró esta opción, ya que el tamaño de muestra para varias especies fue menor a 10 individuos.

Dentro de las interacciones agresivas entre colibríes, uno de los componentes más evidentes es la diversidad de los llamados emitidos por los individuos (Baltosser & Russell 2000, Obs. pers). Ornelas *et al* (2002a) describieron cuatro tipo de vocalizaciones para los machos de *Lampornis amethystinus*, uno de los cuales fue emitido exclusivamente durante la actividad territorial. Adicionalmente, Goldberg & Ewald (1991) encontraron que el canto territorial de *Calijte anna* sirve como una señal que advierte a los colibríes competidores sobre la presencia recursos, y también disuade a los “intrusos” que quieren visitar las flores dentro de un territorio ya establecido. Ornelas *et al* (2002a) proponen que el desarrollo de llamados complejos puede representar una estrategia de bajo costo para comunicar la propiedad de un territorio, por lo que este tipo de vocalizaciones pueden ser más frecuente en las especies de colibríes territoriales, ya que estos individuos interactúan diariamente con otros colibríes pero no siempre entran en interacciones agresivas (Ornelas *et al* 2002a). Este campo de estudio aparece como una línea de investigación prometedora para complementar la información existente sobre las estrategias de forrajeo basados en observaciones.

La forma en la que los colibríes forrajean por néctar repercute directamente sobre éxito reproductivo de las plantas, al influir en la distancia de transporte del polen, la diversidad de donantes de polen, la probabilidad de autopolinización, y el efecto del polen foráneo en el transporte y germinación del polen coespecífico (Mitchell *et al* 2009, Ohashi & Thomson 2009). Con el presente estudio quedó demostrado que las especies de colibríes de la ECLJ visitan las flores siguiendo estrategias de forrajeo diferentes, estrategias que además no son estáticas y pueden modificarse por diferentes factores. Algunos experimentos preliminares señalaron que dicho comportamiento recayó directamente sobre el éxito reproductivo de las plantas (Rodríguez-Flores, datos no publicados), por lo que algunas especies vegetales se favorecieron al ser visitadas por colibríes territoriales, mientras que otras produjeron más semillas al ser visitadas por colibríes ruterros. Para confirmar la existencia de una relación entre la estrategia de forrajeo de los colibríes y el éxito reproductivo de las plantas, es necesario realizar estudios más detallados que establezcan la biología floral y el sistema reproductivo de las plantas, el flujo de polen y la eficiencia de la polinización.

Ya que el cambio climático global afecta el contexto ecológico de la interacción polinizador-planta, modificando aspectos claves como la sincronía fenológica de las especies interactuantes, la producción de néctar, y los números poblacionales de plantas y animales (revisión en Mitchell *et al* 2009), es crucial continuar con el monitoreo de esta comunidad, ya que además de sostener una población importante de especies residentes, constituye un sitio de migración invernal para varias especies de colibríes, incluyendo *Selasphorus rufus* una especie que en los últimos años ha registrado una disminución importante de sus números poblacionales (Wethington Com. Pers.).

Ohashi & Thomson (2009) señalan que discriminar los polinizadores a nivel de individuo trae ventajas importantes, ya que permite establecer el número de individuos compartiendo una planta, el número de veces que un mismo individuo regresa a una planta, y el tiempo en el que este permanece defendiendo un territorio en particular. En el caso de los colibríes, la identificación a nivel de individuo requiere que las aves sean capturadas con anterioridad para su marcaje. En comunidades de colibríes como la de la ECLJ no es una tarea sencilla, dado el gran número de individuos presentes y el flujo constante de estos durante la migración, por lo que la probabilidad de encontrar individuos marcados durante las jornadas de observación es muy baja (Obs. pers.). Sin embargo, actualmente se siguen trabajando en tecnologías como la telemetría (D. Winkler Com. Pers.), que de ser desarrolladas con éxito para este tipo de aves, incrementarán nuestro conocimiento sobre los patrones de movimiento y forrajeo de los colibríes.

CONCLUSIONES

Tanto la dominancia como las estrategias de forrajeo de los colibríes de la ECLJ, cambiaron entre especies y al nivel intraespecífico en función de la edad y sexo de los individuos, de la composición de la comunidad y de la abundancia de recursos de néctar.

La dominancia y la territorialidad estuvieron altamente correlacionadas. Los colibríes dominantes iniciaron y ganaron la mayoría de los ataques en los que participaron, y defendieron activamente las agrupaciones florales con más néctar. Los colibríes ruteros por otro lado, no iniciaron los encuentros agresivos y estos ocurrieron cuando visitaban las flores de los territorios de los colibríes dominantes.

En la comunidad de colibríes de la ECLJ, además de las variaciones en la estrategia de forrajeo, la heterogeneidad (espacial y temporal) en el tamaño de los parches y en la oferta de recurso, y las diferencias en las preferencias de las agrupaciones florales por los colibríes, funcionaron como mecanismos que permitieron la coexistencia de los individuos al disminuir la competencia entre especies que usaron recursos similares.

Los colibríes de la ECLJ tuvieron la capacidad de establecer la disponibilidad de recursos y la densidad de los competidores en la zona, comportándose de manera flexible en cuanto a su estrategia de forrajeo y su territorialidad en respuesta a los cambios en los beneficios netos obtenidos (Carpenter 1987b).

LITERATURA CITADA

- Altshuler, D. L., R. Dudley & C. P. Ellington. 2004a. Aerodynamic forces of revolving hummingbird wing and wing models. *Journal Zoology London* 264: 327-332.
- Amaya-Márquez M. 1991. *Análisis palinológico de la flora del Parque Nacional Natural Amacayacu (Amazonas) visitada por colibríes (Aves: Trochilidae)*. Tesis para obtener el título de Biólogo. Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Colombia.
- Arizmendi, M. C. 1994. *Interacciones ecológicas múltiples: El caso del sistema mutualista colibríes-plantas y el ladrón de néctar Diglossa baritula (Passeriformes: Aves)*. Tesis para obtener el título de Doctor en Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- _____. 2001. Multiple ecological interactions: nectar robbers and hummingbirds in a highland forest in Mexico. *Canadian Journal of Zoology* 79: 997-1006.
- Arizmendi, M. C. & J. F. Ornelas. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry Forest in Mexico. *Biotropica* 22: 172-180.
- Arizmendi, M. C., C. A. Domínguez & R. Dirzo. 1996. The Role of an Avian Nectar Robber and of Hummingbirds Pollinators in the Reproduction of Two Plant Species. *Functional Ecology* 10: 119-127.
- Baltosser, W. H. & S. M. Russell. 2000. Black-chinned Hummingbird (*Archilochus alexandri*). En Poole, A. (Ed.). *The Birds of North America Online*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, E. U. A. Tomado de Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu.bnaproxy.birds.cornell.edu/bna/species/495doi:10.2173/bna.495>.
- Bronstein, J. L. 2001. The exploitation of mutualisms. *Ecology Letters* 4: 277-287.
- Brown, J. L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *The Wilson Bulletin* 76: 160-169.
- Buzato, S. 1995. *Estudo comparativo de flores polinizadas por beija-flores em tres comunidades da Mata Atlántica no sudeste do Brazil*. Tesis doctoral, Instituto de Biología, Universidad Estatal de Campinas, Campinas, Brazil.
- Calder, W. A. 2004. Rufous and Broad-Tailed Hummingbirds. Pollination, Migration, and Population Biology. En: Nabhan, G. P. (Ed.). *Conserving migratory pollinators and nectar corridors in Western North America*. Arizona-Sonora Desert Museum, The University of Arizona Press, Tucson, Arizona, E.U.A. 59-79 pp.
- Calder, W. A. & L. L. Calder. 1992. Broad-tailed Hummingbird (*Selasphorus platycercus*). En Poole, A. (Ed.). *The Birds of North America Online*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, E. U. A. Tomado de Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu.bnaproxy.birds.cornell.edu/bna/species/016doi:10.2173/bna.16>
- _____. 1994. Calliope Hummingbird (*Stellula calliope*). En Poole, A. (Ed.). *The Birds of North America Online*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, E. U. A. Tomado de Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu.bnaproxy.birds.cornell.edu/bna/species/135doi:10.2173/bna.135>.
- Carpenter, F. L. 1987a. Food abundante and territoriality: To defend or not to defend? *American Zoologist* 27: 387-399.
- _____. 1987b. The study of Territoriality: Complexities and Future Directions. *American Zoologist* 27: 401-409.

- Carpenter, F. L., D. C. Paton & M. A. Hixon. 1983. Weight gain and adjustment of feeding territory size in migrant Rufous Hummingbirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America- Physical Sciences* 80: 7259-7263.
- Collins, B. G., J. Grey & S. McNee. 1990. Foraging and nectar use in nectarivorous bird communities. *Studies in Avian Biology* 13: 110-121.
- Cotton, P. 1998. Hummingbird community of a lowland Amazonian rainforest. *IBIS* 140: 512-521.
- Des Granges, J.-L. 1979. Organization of a tropical nectar feeding bird guild in a variable tropical environment. *Living Bird* 17: 199-236.
- Doebeli, M. & N. Knowlton 1998. The evolution of interspecific mutualisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95: 8676–8680.
- Dunn, J. L. & J. Alderfer. 2006. National Geographic Field Guide to the Birds of North America. 5th Edition. National Geographic, Washington, D.C., E.U.A. 504 pp.
- Feinsinger, P. & S. B. Chaplin. 1975. On the relationship between wing disc loading and foraging strategy in hummingbirds. *The American Naturalist* 109: 217-224.
- Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs* 46: 257-291.
- Feinsinger, P. & R. K. Colwell. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18: 779-795.
- Feinsinger, P., R. K. Colwell, J. Terborgh & S. B. Chaplin. 1979. Elevation and the morphology, flight energetics and foraging ecology of tropical hummingbirds. *The American Naturalist* 113: 481-497.
- Gill, F. B. 1988. Trapline foraging by hermit hummingbird: competition for an undefended, renewable resource. *Ecology* 69: 1933-1942.
- Goldberg, T. L. & P. W. Ewald. 1991. Territorial song in the Anna's Hummingbird *Calypte anna*: cost of attraction and benefits of deterrence. *Animal Behaviour* 42: 221-226.
- Gutiérrez, E. A. & S. V. Rojas. 2001. *Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos del volcán Galeras, sur de Colombia*. Tesis de grado, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- Gutiérrez-Z., A., E. Carrillo & S. V. Rojas. 2004. *Guía ilustrada de los colibríes de la Reserva Natural Río Nambí*. Bogotá; FPAA, FELCA, ECOTONO. Bogotá, Colombia.
- Healy, S. & W. A. Calder. 2006. Rufous Hummingbird (*Selasphorus rufus*). En Poole, A. (Ed.). The Birds of North America Online. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, E. U. A. Tomado de Birds of North America Online:
<http://bna.birds.cornell.edu.bnaproxy.birds.cornell.edu/bna/species/053doi:10.2173/bna.53>
- Herre, E. A., N. Knowlton, U. G. Mueller & S. A. Rehner. 1999. The evolution of mutualism: exploring the paths between conflict and cooperation. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 49-53.
- Howell, S. N. G. & S. Webb. 1995. A guide to The Birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press Inc., New York, E.U.A. 851 pp.
- Jardel, E. J., E. Santana, R. Cuevas, L. Sánchez, O. Pérez, R. Gutiérrez, B. Benz, P. León, P. Cruz & C. M. Farland. 1990. *Estrategia para la conservación de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán*. Laboratorio Natural Las Joyas, Universidad de Guadalajara. El Grullo, Jalisco, México. 278 pp.

- _____, L. M. Martínez, J. M. Ramírez & D. P. Lara. 2004a. Condiciones Físico-Geográficas de Las Joyas y sus alrededores. En Cuevas, R. & E. J. Jardel (Eds.). *Flora y vegetación de la Estación Científica Las Joyas*. Petra Ediciones, S. A. de C. V., México. 39-61 pp.
- _____, E. Ezcurra, R. Cuevas, A. L. Santiago & P. Cruz. 2004b. Vegetación y patrones del paisaje. En Cuevas, R. & E. J. Jardel (Eds.). *Flora y vegetación de la Estación Científica Las Joyas*. Petra Ediciones, S. A. de C. V., México. 39-61 pp.
- Kearns, C. A. & D. W. Inouye. 1993. *Techniques for Pollination Biologist*. University Press of Colorado, E.U.A. 583 pp.
- Lara, C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* 13: 23-29.
- Lara, C. & J. F. Ornelas. 2001. Nectar 'theft' by hummingbird flower mites and its consequences for seed set in *Moussonia deppeana*. *Functional Ecology* 15: 78-84.
- Lara, C. & J. F. Ornelas. 2002. Flower mites and nectar production in six hummingbird-pollinated plants with contrasting flower longevities. *Canadian Journal of Botany* 80: 1216-1229.
- Lara C, K. Lumbreras & M. González. 2009. Niche partitioning among hummingbirds foraging on *Penstemon roseus* (Plantaginaceae) in central Mexico. *Ornitología Neotropical* 20: 73-83.
- Lotz, C. N. & C. Martínez del Río. 2004. The ability of rufous hummingbirds *Selasphorus rufus* to dilute and concentrate urine. *Journal of Avian Biology* 35: 54-62.
- Mares, M. A. & T. E. Lacher. 1987. Social spacing in small mammals: Patterns of individual variation. *American Zoologist* 27: 293-306.
- McNair, J. N. 1987. The effect of variability on the optimal size of a feeding territory. *American Zoologist* 27: 249-258.
- Mitchell, R. J., R. J. Flanagan, B. J. Brown, N. W. Waser & J. D. Karron. 2009. New frontiers in competition for pollination. *Annals of Botany* 103: 1403-1414.
- Morin, P. J. 1999. *Community Ecology*. Blackwell Science, Inc., E. U. A. 424 pp.
- Ohashi, K. & J. D. Thomson. 2009. Trapline foraging by pollinators: its ontogeny, economics and possible consequences for plants. *Annals of Botany* 103: 1365-1378.
- Ornelas, J. F., C. Gonzalez & J. Uribe. 2002a. Complex vocalizations and aerial displays of the Amethyst-throated Hummingbird (*Lampornis amethystinus*). *The Auk* 119: 1141-1149.
- Ornelas, J. F., M. Ordano, A. Hernández, J. C. López, L. Mendoza & Y. Perroni. 2002b. 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, D. R. 1996. Magnificent Hummingbird (*Eugenes fulgens*). En Poole, A. (Ed.). *The Birds of North America Online*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, E. U. A. Tomado de Birds of North America Online:
<http://bna.birds.cornell.edu.bnaproxy.birds.cornell.edu/bna/species/221doi:10.2173/bna.221>
 1
- Pyke, G. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 523-575.
- Rathcke, B. J. 1992. Nectar distributions, pollinator behavior, and reproductive success. En: Hunter, M. D., T. Ohgashi & P. W. Price (Eds.). *Effects of Resource Distribution on Animal-Plant Interactions*. Academic Press, New York, E.U.A. 113-138 pp.

- Ritchie, M. 2002. Competition and Coexistence of Mobile Animals. En: Sommer, U & B. Worm (Eds.). *Competition and Coexistence*. Ecological Studies Vol. 161. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Alemania. 109-131 pp.
- Rodríguez-Flores, C. 2004. *Organización de la comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae: Phaethorninae) y sus flores en bosques de tierra firme del Parque Nacional Natural Amacayacu (Amazonas, Colombia)*. Tesis de grado, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- Rodríguez-Flores, C. & F. G. Stiles. 2005. Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la amazonia colombiana. *Ornitología Colombiana* 3: 3-27.
- Rosero, L. 2003. *Interações planta/beija-flor em três comunidades vegetais da parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Amazonas (Colombia)*. Tese apresentada ao instituto de Biología da Universidade Estadual de Campinas, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas. Campinas, Brazil.
- Russell, S. M. 1996. Anna's Hummingbird (*Calypte anna*). En Poole, A. & F. Gill (Eds.). *The Birds of North America No.226*. The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, and The American Ornithologist's Union, Washington, D.C, E.U.A. 1-24 pp.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. LIMUSA, México. 432 pp.
- Schoener, T. W. 1987. Simultaneous optimization of territory size and time allocation: Some models for energy maximizers. *American Zoologist* 27: 259-291.
- Schondube, J. E., S. Contreras-Martínez, I. Ruan-Tejeda, W. A. Calder & E. Santana C. 2004. Migratory Patterns of the Rufous Hummingbird in Western Mexico. En: Nabhan, G. P. (Ed.). *Conserving migratory pollinators and nectar corridors in Western North America*. Arizona-Sonora Desert Museum, The University of Arizona Press, Tucson, Arizona, E.U.A. 80-95 pp.
- Schuchmann, K-L. 1999. Family Trochilidae (Hummingbirds). En: del Hoyo J, A. Elliott & J. Sargatal (Eds.). *Handbook of the birds of the world*, Vol 5: barn-owls to hummingbirds. Lynx Edicions, Barcelona, España. 468–680 pp.
- SPSS. 2006. SPSS for Windows, Release 15.0.0. Chicago: SPSS Inc.
- Smith, K. G. & J. T. Rotenberry. 1990. Quantifying food resources in avian studies: present problems and future needs. *Studies in Avian Biology* 13: 3-5.
- Stamps, J. A., M. Buechner & V. V. Krishnan. 1987. The effects of habitat geometry on territorial defense costs: Intruder pressure in bounded habitats. *American Zoologist* 27: 307-325.
- Stiles, F. G. 1975. Ecology, Flowering Phenology, and Hummingbird Pollination of Some Costa Rican Heliconia Species. *Ecology* 56: 285-301.
- _____. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68: 323-351.
- _____. 1985. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rica Subtropical forest. *Ornithological Monographs*.36: 757-787.
- _____. 2004. Phylogenetic constraints upon morphological and ecological adaptation in hummingbirds (Trochilidae): why are there no hermits in the paramo? *Ornitología Neotropical* 15 (Suppl.): 191-198.
- Stiles, F. G., D. L. Altshuler & R. Dudley. 2005. Wing morphology and flight behavior of some North American Hummingbird Species. *The Auk* 122: 872-886.
- Stiles, F. G. & C. E. Freeman. 1993. Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. *Biotropica* 25: 191–205.

- Temeles, E. J., K. C. Shaw, A. U. Kudla & S. E. Sander. 2006. Traplining by purple-throated carib hummingbirds: behavioral responses to competition and nectar availability. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 163-172.
- Van Devender, T. R., W. A. Calder, K. Krebs, A. L. Reina, S. M. Russell & R. O. Russell. 2004. Hummingbird plants and potential nectar corridors of the Rufous Hummingbird in Sonora, Mexico. En: Nabhan, G. P. (Ed.). *Conserving migratory pollinators and nectar corridors in Western North America*. Arizona-Sonora Desert Museum, The University of Arizona Press, Tucson, Arizona, E.U.A. 96-125 pp.
- Venables, W. N. & C. M. Dichmont. 2004. GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research. *Fisheries Research* 70: 319–337
- Williamson, S. L. 2002. Hummingbirds of North America. Peterson Field Guides, Houghton Mifflin Field Guides, E.U.A. 275 pp.
- Wolf, L. L. 1969. Territoriality in a tropical Hummingbird. *The Auk* 86: 490-504.
- Wolf, L., Stiles, F. G. & F. R. Hainswoth. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* 32: 349-379.
- Zar J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th edition. PrenticeHall-Inc. New Jersey, E.U.A. 663 pp.

ANEXOS

ANEXO 1: Número de individuos y estatus de residencia de las especies de colibríes capturadas mensualmente en redes de niebla (area de 576 m²) en dos sitios de la Sierra de Manantlán (Jalisco). s = vistos pero no capturados. Abr: Abreviatura de las especies de colibríes. Información modificada de Arizmendi (2001).

Especie	Abr.	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
MIGRATORIO ALTITUDINAL													
<i>Amazilia beryllina</i>	AMBE	21	81	21	2	14	72	0	0	0	0	0	3
<i>Colibri thalassinus</i>	COTH	18	15	1	1	1	2	0	0	0	0	1	3
RESIDENTES													
<i>Atthis beloisa</i>	ATHE	3	17	2	4	3	2	1	1	1	1	1	3
<i>Eugenes fulgens</i>	EUFU	3	9	0	0	3	2	1	1	2	2	0	0
<i>Hylocharis leucotis</i>	HYLE	20	29	7	10	61	92	19	1	3	1	7	5
<i>Lampornis amethystinus</i>	LAAM	2	21	1	6	10	21	44	18	15	3	3	1
VISITANTES DE VERANO													
<i>Amazilia rutila</i>	AMRU	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Calothorax lucifer</i>	CALU	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Cyananthus latirostris</i>	CYLA	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Phaethornis superciliosus</i>	PHSU	0	0	0	0	2	2	2	0	0	0	0	0
VISITANTES DE INVIERNO													
<i>Archilochus alexandrii</i>	ARAL	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Amazilia violiceps</i>	AMVI	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stellula calliope</i>	STCA	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Selasphorus platycercus</i>	SEPL	11	7	3	0	0	0	0	0	0	2	2	7
<i>Selasphorus rufus</i>	SERU	35	24	8	0	0	0	0	0	0	0	2	19
<i>Selasphorus sasin</i>	SESA	s	s	s	0	0	0	0	0	0	0	s	S
<i>Tilmatura dupontii</i>	TIDU	0	3	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
AVES POR MES		115	208	44	23	94	199	67	21	21	9	16	43
ESPECIES		10	12	9	5	7	11	5	4	4	5	7	10

ANEXO 2: Hábito y características morfológicas de las plantas visitadas por colibríes en la ECLJ. VS: Vegetación secundaria; BM: Bosque mesófilo; BP: Bosque de pino. C: colibríes, A: aves no colibríes, I: Insectos.

Familia	Especies	Hábito	Forma corola	Color de la flor	Tipo de Vegetación	Visitantes Florales
Asteraceae	<i>Cirsium jaliscoense</i>	Arbusto	Copa	Amarillo	VS	H-A-I
	<i>Vernonia sp.</i>	Arbusto	Copa	Morado	VS	H-I
Buddlejaceae	<i>Buddleja sessiliflora</i>	Arbusto	Copa	Amarillo	VS	H-I
Campanulaceae	<i>Lobelia laxiflora</i>	Arbusto	Tubo	Anaranjado-Amarillo	VS	H-A-I
Convolvulaceae	<i>Ipomoea hederifolia</i>	Enredadera	Tubo	Rojo	BP	H-I
	<i>Ipomoea orizabensis</i>	Enredadera	Tubo	Morado	VS	H-A-I
Gesneriaceae	<i>Moussonia deppeana</i>	Arbusto	Tubo	Anaranjado	BM	H-I
Lamiaceae	<i>Salvia albo-caerulea</i>	Arbusto	Tubo	Blanco-Violeta	BM	H-A-I
	<i>Salvia iodantha</i>	Arbusto	Tubo	Fuchsia	BP-VS	H-A-I
	<i>Salvia mexicana</i>	Arbusto	Tubo	Violeta	BM-VS	H-A-I
Onagraceae	<i>Fuchsia encliandra</i>	Arbusto	Tubo	Rojo	BP-VS	H-I
Rosaceae	<i>Rubus adenotrichos</i>	Arbusto	Copa	Blanco	VS	H-I
Scrophulariaceae	<i>Castilleja arvensis</i>	Hierba	Tubo	Anaranjado-Amarillo	VS	H-I
	<i>Lamourouxia multifida</i>	Arbusto	Tubo	Fuchsia	BP-VS	H-I

ANEXO 3: Especies de colibríes que visitaron las flores de 14 especies de plantas en la ECLJ durante las 312:27 h de observación. adu: adulto, juv: juvenil, ♀: hembra, ♂: macho, TOT: visitas totales. *: visita las flores ocasionalmente de manera ilegítima. **: visita las flores de esta especie siempre de manera ilegítima.

Familia	Especies	<i>Colibri thalassinus</i>			<i>Hylocharis leucotis</i>					<i>Amazilia beryllina</i>			<i>Lampornis amethystinus</i>			<i>Eugenes fulgens</i>		
		TOT	adu	juv	TOT	♀adu	♀juv	♂adu	♂juv	TOT	adu	juv	TOT	♂	♀	TOT	♀	♂
Asteraceae	<i>Cirsium jaliscoense</i>	3	3		8	7				49	46		9	8		45	10	32
	<i>Vernonia sp.</i>				2		1	1		2	2							
Buddlejaceae	<i>Buddleja sessiliflora</i>																	
Campanulaceae	<i>Lobelia laxiflora</i>	196	183*	2	20	4		13		116	109	3	67	44	17	25	21	
Convolvulaceae	<i>Ipomoea bederifolia</i>				1			1		1	1		55	52	1			
	<i>Ipomoea orizabensis</i>									2**	2**		3	1	2	20	16	1
Gesneriaceae	<i>Moussonia deppeana</i>				10	10							51	41	8			
Lamiaceae	<i>Salvia albo-caerulea</i>												31	24	4			
	<i>Salvia iodantha</i>	23	22		84	9	3	51	16	248	213	26	3	3				
	<i>Salvia mexicana</i>	35	34		405	92	14	255	28	502	383	92	674	618	46	3		3
Onagraceae	<i>Fuchsia encliandra</i>	1	1		24	1		23		25	25		1		1	1	1	
Rosaceae	<i>Rubus adenotrichos</i>				4			4		6	6							
Scrophulariaceae	<i>Castilleja arvensis</i>				2			1										
	<i>Lamourouxcia multifida</i>				6			6										

ANEXO 3: CONTINUACIÓN.

Familia	Especies	<i>Tilmatura dupontii</i>			<i>Stellula calliope</i>			<i>Atthis beloisia</i>			<i>Selasphorus platycercus</i>			<i>Selasphorus rufus</i>					<i>Amazilia violiceps</i> TOT
		TOT	♀	♂;juv	TOT	♂	♀	TOT	♂	♀	TOT	♂	♀	TOT	♀A	♀J	♂A	♂J	
Asteraceae	<i>Cirsium jalsicoense</i>				2	2					7		7	19	12				1
	<i>Vernonia sp.</i>							11	1	10				6	4	1			
Buddlejaceae	<i>Buddleja sessiliflora</i>							2	2										
Campanulaceae	<i>Lobelia laxiflora</i>				1	1		3	3				10		5				2
Convolvulaceae	<i>Ipomoea hederifolia</i>										1	1							
	<i>Ipomoea orizabensis</i>										2**		2**						
Gesneriaceae	<i>Moussomia deppeana</i>																		
Lamiaceae	<i>Salvia albo-caerulea</i>																		
	<i>Salvia iodantha</i>	1	1		12	8	4	11	3	8	24	13		221	120	20	1	69	7
	<i>Salvia mexicana</i>	29	28	1	7	1	6	12	2	10	37	9	27	50	38			12	
Onagraceae	<i>Fuchsia encliandra</i>				1		1	4	3		33	1	26	20	19				
Rosaceae	<i>Rubus adenotrichos</i>							1		1									
Scrophulariaceae	<i>Castilleja arvensis</i>				2		2				1	1		10	10				
	<i>Lamourouzia multifida</i>																		

ANEXO 4: Peso corporal y estatus de residencia de las especies de colibríes registradas en la ECLJ durante el invierno. Adu: adulto, Juv: juvenil, ♀: hembra, ♂: macho. n: tamaño de muestra.

Especie	Edad	Sexo	Estatus de residencia	n	Peso (g)	Desviación estándar
<i>Colibri thalassinus</i>			Migratorio altitudinal	4	4.850	0.751
	Juv			1	4.300	
	Adu			3	5.033	0.802
<i>Hylocharis leucotis</i>			Residente	40	3.595	0.303
	Juv	♀		8	3.386	0.204
	Juv	♂		21	3.657	0.260
	Adu	♀		4	3.275	0.126
	Adu	♂		8	3.850	0.233
<i>Amazilia beryllina</i>			Migratorio altitudinal	30	4.600	0.513
	Juv			25	4.440	0.323
	Adu			5	5.400	0.570
<i>Amazilia violiceps</i>			Migratorio altitudinal	1	6.200	
	Juv			1	6.200	
<i>Lampornis amethystinus</i>			Residente	27	6.170	0.675
	Juv	♀		6	5.500	0.374
	Juv	♂		11	6.564	0.415
	Adu	♀		5	5.540	0.530
	Adu	♂		6	6.733	0.280
<i>Eugenes fulgens</i>			Residente	3	7.233	0.764
	Juv	♂		1	7.400	
	Adu	♀		1	6.400	
	Adu	♂		1	7.900	
<i>Atthis beloisa</i>			Residente	14	2.293	0.240
	Juv	♀		1	2.500	
	Juv	♂		6	2.367	0.207
	Adu	♀		4	2.325	0.287
	Adu	♂		3	2.033	0.058
<i>Selasphorus platycercus</i>			Migratorio latitudinal	7	3.029	0.355
	Juv	♀		1	2.700	
	Juv	♂		5	3.020	0.356
	Adu	♀		1	3.400	
<i>Selasphorus rufus</i>			Migratorio latitudinal	29	3.128	0.171
	Juv	♀		17	3.135	0.193
	Juv	♂		9	3.111	0.154
	Adu	♀		3	3.133	0.115

ANEXO 5: Matriz de encuentros agresivos entre las categorías de dominancia de la comunidad. Las abreviaturas de los colibríes están en el Anexo 1. adu: adulto, juv: juvenil. ♀: hembra, ♂: macho. SD: subdominante, O: subordinado.

	<i>Colibri</i> <i>thalassinus</i>	<i>Hylocharis</i> <i>leucotis</i>	<i>Amazilia</i> <i>beryllina</i> adu	<i>Amazilia</i> <i>beryllina</i> juv	<i>Amazilia</i> <i>violiceps</i>	<i>Lampornis</i> <i>amethystinus</i> ♂	<i>Lampornis</i> <i>amethystinus</i> ♀	<i>Eugenes</i> <i>fulgens</i>	<i>Tilmatura</i> <i>dupontii</i>	<i>Stellula</i> <i>calliope</i>	<i>Atthis</i> <i>beloisa</i>	<i>Selasphorus</i> <i>platycercus</i>	<i>Selasphorus</i> <i>rufus</i> SD	<i>Selasphorus</i> <i>rufus</i> O
<i>C. thalassinus</i>	10	16	10	-	-	3	2	4	-	1	1	3	5	-
<i>H. leucotis</i>	12	18	59	0	-	39	1	1	-	1	3	1	31	-
<i>A. beryllina</i> adu	19	88	65	11	-	54	9	7	6	1	2	17	34	3
<i>A. beryllina</i> juv	1	5	18	-	-	21	1	-	13	1	1	-	5	3
<i>A. violiceps</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. amethystinus</i> ♂	3	160	56	21	-	60	1	9	10	-	5	4	-	-
<i>L. amethystinus</i> ♀	2	3	9	1	-	9	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>E. fulgens</i>	6	2	7	-	-	8	1	1	-	-	-	1	-	-
<i>T. dupontii</i>	-	1	6	13	-	10	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. calliope</i>	1	2	1	1	-	-	-	-	-	-	-	1	9	-
<i>A. beloisa</i>	1	3	2	1	-	5	-	-	-	-	4	-	11	-
<i>S. platycercus</i>	3	3	25	-	-	4	-	1	-	1	-	2	6	-
<i>S. rufus</i> SD	11	31	34	5	-	-	-	-	-	9	10	6	10	2
<i>S. rufus</i> O	-	-	3	3	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-