



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Estudios Superiores Iztacala

EFECTO DE LA ABUNDANCIA FLORAL Y LAS
INTERACCIONES INTRA Y HETEROESPECÍFICAS EN
EL COMPORTAMIENTO TERRITORIAL DE
HYLOCHARIS LEUCOTIS

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

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

P R E S E N T A

RAFAEL BRIBIESCA FORMISANO

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: **DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**

COMITÉ TUTOR: **DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD
DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ**

MÉXICO, D.F.

MAYO, 2012



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

EFECTO DE LA ABUNDANCIA FLORAL Y LAS
INTERACCIONES INTRA Y HETEROESPECÍFICAS EN
EL COMPORTAMIENTO TERRITORIAL DE
HYLOCHARIS LEUCOTIS

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

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

P R E S E N T A

RAFAEL BRIBIESCA FORMISANO

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA

COMITÉ TUTOR: DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD
DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ

MÉXICO, D.F.

MAYO, 2012



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 26 de marzo de 2012, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del (la) alumno (a) **BRIBIESCA FORMISANO RAFAEL** con número de cuenta 404003902 con la tesis titulada **"EFECTO DE LA ABUNDANCIA FLORAL Y LAS INTERACCIONES INTRA Y HETEROSPECÍFICAS EN EL COMPORTAMIENTO TERRITORIAL DE *Hylocharis leucotis*"**, realizada bajo la dirección del (la) **DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**:

Presidente: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
Vocal: DR. OSWALDO TÉLLEZ VALDÉS
Secretario: DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD
Suplente: DR. IAN MACGREGOR FORS
Suplente: DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 23 de abril 2012.

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

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

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México la oportunidad que me brindó para llevar a cabo mis estudios de Maestría en el área de Biología Ambiental.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico que me otorgó para realizar mis estudios de posgrado, (No. de becario 239884) sin este apoyo, el presente proyecto no habría sido posible. Al apoyo a Proyectos de Investigación PAPIIT-IN217515 “Estructura de las comunidades de colibríes”.

A mi tutora principal, la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, y a los miembros del Comité Tutoral Dr. Jorge E. Schondube y Dr. Carlos A. Lara por todas y cada una de sus aportaciones y por su apoyo constante a lo largo de este proceso.

AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL

A la Dra. Coro por su confianza, apoyo y paciencia para realizar un nuevo proyecto conmigo, gracias Coro por todas las lecciones.

Mi total reconocimiento a Patricia Chávez Gómez por la absoluta complicidad en este proyecto. Paty gracias por todas la horas brindadas de tu valioso tiempo y cariño sincero.

A mis Padres Romina Formisano, Rafael Bribiesca y a mi hermana Romina, gracias por todo lo que han hecho por mí.

A Gabriel, mi gemelo mellizo académico y guía oficial por las lejanas tierras Otro-norteñas.

Un especial agradecimiento a Nardo y Santos, por su apoyo incondicional y cada uno de los momentos que ahora ya forman parte de mi más preciada colección de recuerdos.

A todos y cada uno de los miembros de la familia Vázquez Ortiz: Francisco, Zaida, Olegario, Manuel, Reina y Roberto por su invaluable apoyo, por ser aquellos que ocuparon el hueco familiar generado por las distancias en campo. A Don Balo y Don Juan Lajas, por tanta paciencia al llevarnos en sus camionetas. Gracias a todos por las comidas, las risas, las desveladas frente a la fogata y las historias nocturnas con café en mano.

A mi amiga Alba por su apoyo incondicional y ayuda logística, a Laura, Flor, Andreia Susan, Lee, Olegario y Griselda, por su ayuda en campo.

A mis compañeros, amigos y vecinos de laboratorio Alina, Clau, Carlos, Violeta, Angy Maribel, Moni, Carlita, Isaac y Manuel.

A Liz por sus consejos, observaciones, críticas y demás aportaciones que me han ayudado a detener el rumbo y reconfigurarlo.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS.....	iv
RESUMEN.....	x
ABSTRACT.....	xi
1.1 INTRODUCCIÓN.....	1
1.2 OBJETIVOS.....	3
1.3 HIPÓTESIS.....	4
2.1 MÉTODOS.....	4
2.2 Trabajo de campo.....	6
2.3 a) Densidad de colibríes.....	6
2.4 b) Abundancia de recursos florales.....	6
2.5 c) Volumen de néctar y oferta calórica.....	7
2.6 d) Identificación de especies vegetales.....	7
2.7 e) Estrategias de forrajeo del colibrí <i>Hylocharis leucotis</i>	8
2.8 f) Medidas corporales de colibríes.....	8
2.9 g) Análisis de datos.....	9
3.1 RESULTADOS.....	10
3.2 a) Densidad de colibríes.....	10
3.3 b) Abundancia de recursos florales.....	11
3.4 c) Volumen de néctar y oferta calórica.....	14

3.5 e) Estrategias de forrajeo del colibrí <i>Hylocharis leucotis</i>	15
3.6 f) Medidas corporales de colibríes.....	17
4.1 DISCUSIÓN.....	19
5.1 CONCLUSIONES.....	21
6.1 LITERATURA CITADA.....	22

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Figura 1. Imagen de la República Mexicana y Polígono del Ejido forestal “El Palmito”	5
Figura 2. Porcentajes de las doce especies de colibríes registrados durante el invierno.....	11
Figura 3. Distribución temporal de las principales especie vegetales.....	12
Figura 4. Relación entre abundancias de especies vegetales con flores y las densidades relativas de colibríes.....	13
Figura 5. Relación entre las abundancias de especies vegetales con flores y las densidades relativas de <i>H.leucotis</i>	13
Figura 6. Relación entre el número de colibríes registrados visitando parches florales y la abundancia floral.....	16
Figura 7. Relación entre abundancia floral y el número de visitas por colibríes registradas durante muestreo.....	16
Figura 8. Índice de dominancia basado en proporciones de encuentros ganados de <i>H. leucotis</i> contra tres especies de colibríes.....	16
Figura 9. Proporción de encuentros ganados entre colibríes hembras y machos de <i>Hylocharis leucotis</i>	17
Figura 10. Numero de flores defendidas por <i>Hylocharis leucotis</i>	18

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Especies de plantas registradas y total de flores muestreadas en 20 transectos.....14

Cuadro 2. Volumen, calorías y porcentaje de azúcar disponible por especies de plantas.....15

Cuadro 3. Medidas corporales de colibríes, registradas en el ejido forestal "El Palmito"
Sinaloa. México.....17

RESUMEN

El recurso alimenticio más importante para los colibríes es el néctar producido en el interior de las flores y debido a esto, los colibríes se han adaptado a la temporalidad de la floración, congregándose en las flores que pueden ser explotadas. Estos patrones de alimentación ya han sido documentados ampliamente, pero no han sido descritos a detalle para *Hylocharis leucotis*. En este trabajo se estudió el efecto de la abundancia floral y las interacciones intra y heteroespecíficas en el comportamiento territorial del colibrí *H. leucotis*, durante la estación invernal en un bosque templado de pino-encino al noroeste de México. La hipótesis propuesta, plantea que el aumento en la abundancia de recursos y el cambio en la composición de la comunidad de colibríes, tendrán un efecto sobre la territorialidad de *H. leucotis* disminuyendo su agresividad, conforme avanza el invierno. Nuestros resultados sugieren que la conducta territorial de *H. leucotis* puede estar afectada principalmente por; la composición de la comunidad de colibríes y la floración de nuevas especies, seguido por la abundancia y disponibilidad de recursos. Esto puede deberse a las características morfométricas propias de la especie (colibrí de talla mediana), siendo subterritorial cuando se presentan especies de mayor tamaño compitiendo por el área y territorial cuando estos competidores se desplazan a otros sitios en busca de nuevos recursos. La abundancia y disponibilidad de recursos fue constante.

Palabras clave: Colibríes, México, nectarívoros, comportamiento territorial.

ABSTRACT

The most important food source for hummingbirds is the nectar produced by flowers. Because of this, hummingbirds have adapted closely to flower phenology following flowering season of plants used. These foraging patterns have been documented extensively, but have not been described in detail for *Hylocharis leucotis*. In this work we studied the effect of floral abundance and intra and heterospecific interactions in hummingbird territorial behavior of *H. leucotis*, during the winter in a temperate forest pine-oak forest of northwestern Mexico. We recorded species of hummingbirds, their abundance, agonistic interactions and the abundance of flowers and nectar. Additionally, plant abundance and availability of nectar resources were measured. We tested if the increment in the abundance of resources and changes in community composition of hummingbirds have an effect on the territorial behavior of *H. leucotis* reducing their aggressiveness, as winter progresses. The territorial behavior of *H. leucotis* is affected mainly by the composition of the hummingbird community in the area. This medium sized hummingbird behaves as subdominant when there are larger species competing for resources and territorial when these competitors move. The abundance and availability of resources was constant.

Key words: hummingbirds, México, nectarivorous, territorial behavior, competition.

INTRODUCCIÓN

Dado que el recurso alimenticio más importante para los colibríes es el néctar producido por las flores, estos polinizadores se han adaptado a la temporalidad de la floración y a la disponibilidad de néctar (Lara 2006), tendiendo a congregarse intensamente en las flores que pueden ser explotadas y compitiendo de forma agresiva por el néctar presente en ellas (Stiles y Wolf 1970, Wolf 1970, Colwell 1973). Por ello, uno de los factores importantes que regulan la organización ecológica de la comunidad de colibríes, es la cantidad y calidad de néctar producido por las flores. Por ejemplo, Cotton (1998), encontró que existe una relación directa entre las especies de colibríes que visitan un parche floral y el tipo de recursos que ofrece, siendo visitados y defendidos por especies grandes y/o dominantes cuando el número de flores abiertas es mayor y posteriormente remplazados por especies pequeñas y/o subordinadas, cuando esta abundancia decrece. Feinsinger y Colwell (1978) definieron cinco principales tipos de patrones conductuales durante el forrajeo en colibríes basados en las necesidades de ingesta calórica y atributos morfológicos, que son: ruteros de baja y alta recompensa, territoriales, parásitos de territorios y generalistas. Esta conducta diferencial en el forrajeo propicia que exista un balance entre especies dominantes y subordinadas, lo que permite un “reparto” del recurso dentro de un ambiente fluctuante y heterogéneo. Este fenómeno promueve un ajuste al minimizar la competencia y maximizar la ingesta de alimento (Ornelas *et al.* 2002, Collins *et al.* 1990, Pyke 1984) siendo a menudo la base para la coexistencia de los competidores, lo que se conoce como diferenciación de nicho. Aunque se sabe que bajo estas condiciones las especies compiten más frecuentemente y con mayor intensidad intraespecíficamente que interespecíficamente (Begon *et al.* 1999), esta repartición puede tener efectos sobre la ganancia energética de las especies de colibríes (Brown 1964) y sobre el éxito reproductivo de las plantas (Ohashi & Thomson 2009).

La territorialidad es comúnmente observada en los colibríes para defender parches de plantas en floración (Stiles y Wolf 1970, Feinsinger & Chaplin 1975, Gutiérrez-Z *et al.* 2004). Esta conducta puede estar ligada a factores intrínsecos como la edad y el sexo de los individuos, y presentarse a niveles intra e interespecíficos, dependiendo de sus

características morfológicas y del número de colibríes que estén interactuando en el lugar, así como de la abundancia y patrón de distribución espacial de las flores que utilizan (Calder & Calder 1992, Baltosser & Russell 2000, Lara 2006).

Dichos fenómenos conductuales mostrados por estas aves, pueden ser estudiados en especies residentes de las que conocen algunos patrones de forrajeo así como datos sobre la competencia por recursos florales (Lara 2006), tal es el caso del colibrí orejí-blanco (*Hylocharis leucotis*) un colibrí de tamaño medio (9.5 cm de largo) residente en las cadenas montañosas de México (Johnsgard 1997). Es una especie común y abundante que se ha catalogado como territorial, defendiendo recursos y siendo dominante sobre las especies de menor tamaño como *Atthis heloisa*, y subdominante con las más grandes como *Eugenes fulgens* y *Lampornis amethystinus* (Lyon 1976).

En zonas templadas se ha reportado que la estrategia de forrajeo de *H. leucotis*, aparentemente se modifica a medida que avanza el invierno cambiando de rutero a territorial (Rodríguez-Flores 2009); se ha propuesto que lo anterior puede estar relacionado con cambios en la abundancia de los recursos y de otros colibríes con quienes coexiste y utilizan los mismos recursos, debido a que los patrones de forrajeo de las aves se ven afectados por la cantidad de néctar disponible y por los encuentros agresivos intra e interespecíficos (Eguiarte *et al.* 1987). En otras localidades del centro de México se ha descrito a la especie de manera similar siendo en todos los casos considerada como una especie residente y abundante, predominantemente territorial defendiendo recursos ante cualquier tipo de intruso incluyendo mariposas, aves passerinas y especies pequeñas de colibríes (Lara 2006).

Al noroeste del país, en el estado de Sinaloa, se encuentra el ejido forestal “El Palmito”, este sitio con una importante concentración de endemismos (Medina-Macías 2010) ha sido propuesto como área natural protegida, representa el 40% de la avifauna sinaloense y el 20 % del total nacional en el cual se han registrado 189 especies de aves y 146 especies de flora. (CONANP 2008; Díaz 2005). El 20% del área total del ejido está ocupado por vegetación secundaria, debido a que la vegetación original ha sido perturbada tanto para la explotación de especies maderables, así como para el cultivo de granos y por la apertura de caminos (Díaz 2005).

En este mismo lugar, los reportes que se tienen de *Hylocharis leucotis* (Vega *et al.* 2006) coinciden con lo antes mencionado por otros autores acerca de su condición de residente, esto permite contar con un área de estudio adecuada, facilitando el uso del modelo biológico propuesto para el presente trabajo, adicionalmente se tienen registros de la llegada del colibrí *Selasphorus rufus* durante el invierno a este sitio, esta especie migratoria latitudinal de tamaño medio con alrededor de 9 cm (Williamson 2002), utiliza algunas zonas de la Sierra Madre Occidental y el Sistema Volcánico Transversal como rutas de migración y sitio invernal (Johnsgard 1997, Schondube *et al.* 2004). Esta característica reportada en el sitio genera un valor agregado al estudio, debido a que se pueden observar interacciones dentro de una comunidad de colibríes, diversa y heterogénea, con movilidad espacial y temporal de colibríes dentro y fuera de la República Mexicana.

Aunque existen diversos trabajos sobre la comunidad de colibríes que están ligados al forrajeo, comportamiento y aprendizaje, (Lara 2006; 2009, Rodríguez-Flores 2009, Martínez-García 2009) donde incluyen a *H. leucotis*, sus estrategias de forrajeo y uso de los recursos no ha sido descrito en detalle, por lo que profundizar sobre dichos patrones ayuda a comprender de manera más amplia el funcionamiento del sistema planta-colibrí (Linhart *et al.* 1987), mediante el estudio de las interacciones intra e interespecíficas de esta especie con el resto de la comunidad de colibríes y las plantas con flores (Inouye 2001). Este trabajo se enfocó en estudiar cómo la abundancia y disponibilidad de recursos así como la comunidad de colibríes y su abundancia, coexistiendo afectan las estrategias de forrajeo del colibrí de *Hylocharis leucotis* en un bosque templado.

OBJETIVOS

General:

Evaluar si las variaciones en la abundancia de recursos y de especies colibríes, determinan los cambios en las estrategias de forrajeo del colibrí *Hylocharis leucotis*.

Específicos:

Identificar las especies que conforman la comunidad de colibríes en el sitio de estudio a través del tiempo.

Estimar las abundancias de las especies que la integran y describir los roles conductuales que desempeña *H. leucotis* durante el forrajeo al interactuar con dichas especies.

Calcular la disponibilidad y abundancia de recursos florales (néctar) presentes en el sitio de estudio.

HIPÓTESIS

1) La tenencia y establecimiento de territorios, definidos como el número flores explotadas y defendidas por *Hylocharis leucotis*, será predominante y constante durante todo el estudio, debido a la abundancia que presenta dicha especie.

2) Las fluctuaciones en la cantidad de flores y néctar provocarán que el tamaño de los territorios y la agresividad mostrada en los machos de *H. leucotis*; se ajusten y disminuyan ante un aumento del recurso floral.

MÉTODOS

Área de estudio:

El trabajo de campo se llevó a cabo durante la estación invernal, abarcando los meses de noviembre del 2010 a febrero del 2011, en el ejido forestal “El Palmito”, localizado al noroeste de la República Mexicana, colindando con el límite del estado de Durango dentro del municipio Concordia, en el estado de Sinaloa (Fig.1), en las coordenadas geográficas 23° 48'48.4"N y 105° 50' 15.1'O, entre los 1970 y 2,500 msnm. La zona presenta un clima predominantemente templado subhúmedo con lluvias en verano, la temperatura media

anual es de 15°C, y tiene una precipitación total anual de 1,200 mm. La vegetación está compuesta principalmente por bosques mixtos de pino-encino, bosque mesófilo de montaña, vegetación riparia y vegetación secundaria en sitios donde se ha llevado a cabo la explotación de especies maderables, agricultura, cultivos de especies vegetales ornamentales y algunas especies frutales adaptadas a los ambientes templados (CONANP 2008, Díaz 2005).

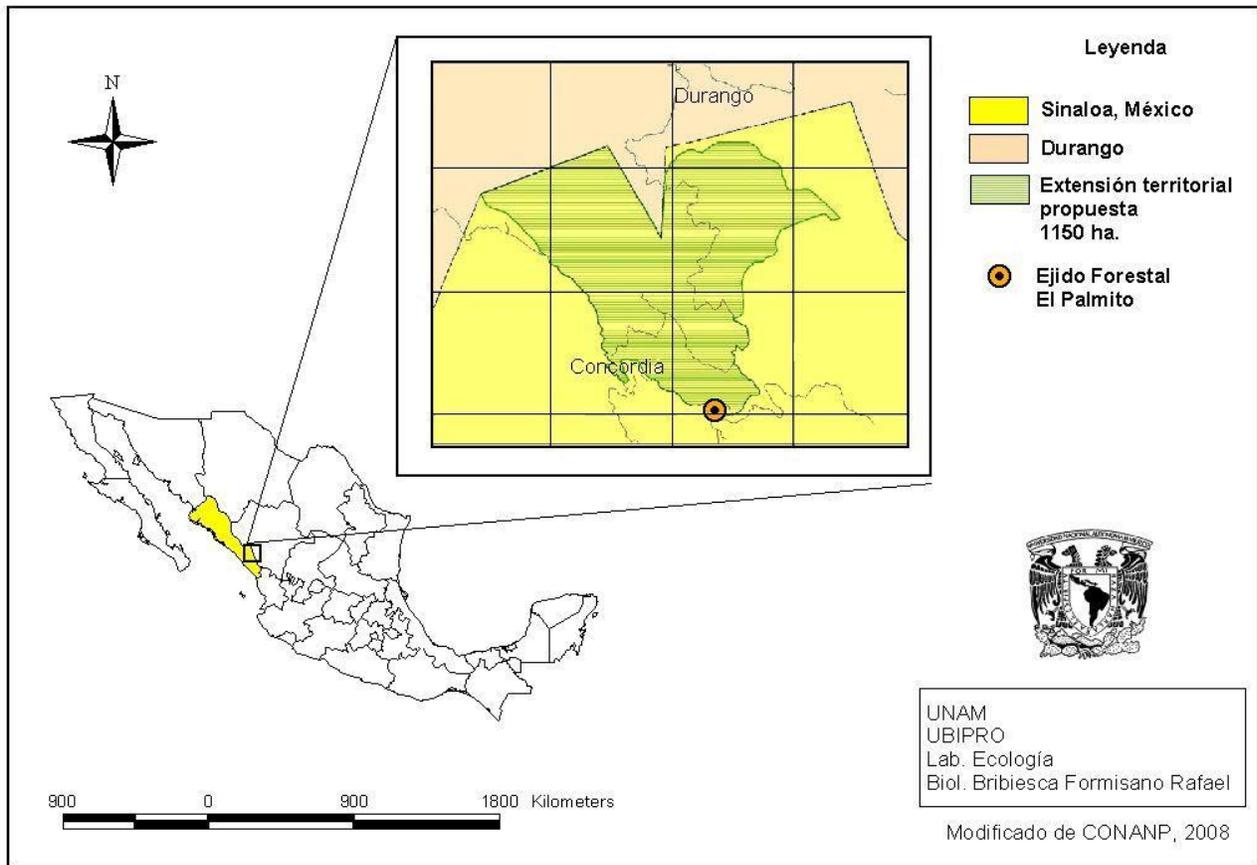


Figura 1. Imagen de la República Mexicana, el polígono amarillo resalta el ejido forestal “El Palmito” en los límites del estado de Sinaloa y Durango. La zona rayada de color verde comprende la extensión territorial de 1150 ha, propuesta por la CONANP para el santuario “El Palmito”, la línea gruesa en negro describe los límites de los estados (CONANP 2008).

Trabajo de campo

a) Densidad de colibríes

Para estimar la abundancia de la comunidad de colibríes presentes en el sitio de estudio, se emplearon censos. Estos se llevaron a cabo utilizando parcelas circulares de radio fijo en sitios conteniendo plantas en floración. Se establecieron 20 parcelas circulares de 20 metros de radio, separadas entre sí por 150 metros cercanas a los transectos florales (inciso b), en cada una de ellas se realizaron observaciones durante 10 minutos, utilizando binoculares, abarcando un horario de 7:00 a 14:00 horas. En cada periodo de registro se anotó la especie del individuo observado y la distancia con respecto al centro de la parcela (Hutto *et al.* 1986). Cada una de las especies fue identificada con ayuda de guías especializadas en colibríes de Norteamérica (Williamson 2002 y Howell 2003). Los censos se efectuaron cada diez días.

Para los casos donde existieron suficientes datos, se calcularon las densidades utilizando el software Distance (Buckland *et al.* 1993). Los datos obtenidos durante los censos representan la densidad de los colibríes en los sitios de floración, no en la región completa.

b) Abundancia de recursos.

Para determinar la abundancia de los recursos a través del tiempo se realizó un estudio en dos escalas espaciales. La primera corresponde a los parches observados de manera individual, mencionados en el inciso a, la segunda comprende una mayor escala, a nivel del sitio de estudio, tomando como muestra conjuntos lineales de parches. Para ellos se establecieron 20 transectos de 50 m de largo por cinco de ancho distribuidos a lo largo del sitio de estudio, y cercanos a las parcelas circulares de observación de colibríes (descritas anteriormente). Dentro de estos transectos se contabilizaron todas las flores de las diferentes especies de plantas que fueron visitadas por colibríes y se cuantificó el néctar contenido en flores así como la oferta calórica de las mismas, excluyendo las especies arbóreas presentes en la zona, debido a la altura a la que se encuentran las flores,

dificultando el acceso a estas. Para medir el volumen de néctar contenido en las flores de dichas especies de plantas, se realizó una extracción de néctar mediante la técnica de cosecha en pie (ver inciso c), muestreando a lo largo del día, una vez cada diez días, abarcando un horario de 6:00 a 18:00 horas, tomando de 10 a 15 flores al azar, ubicadas dentro de los parches contiguos al transecto.

c) Volumen de néctar y oferta calórica.

El néctar se extrajo de las flores por medio de tubos capilares calibrados (Kearns 1993). Una vez extraído el néctar y estando contenido en el tubo capilar se midió el volumen en milímetros, posteriormente se utilizó una regla de tres simple para transformarlo a microlitros (μl).

Para cuantificar la concentración de azúcar se empleó un refractómetro manual de campo (ATAGO, 0-32 % Brix). La aportación calórica contenida en el néctar se estimó siguiendo la equivalencia utilizada por Wolf *et al.* (1976), en la que el valor calórico de la sacarosa al 1_M es igual a $1.35 \text{ cal}/\mu\text{l}$, posteriormente con la lectura obtenida del refractómetro y utilizando las tablas de conversión para transformar el porcentaje de azúcar (g de azúcar/g solución) a g azúcar/L néctar, (Kearns 1993) se obtuvo la molaridad del néctar obtenido de las flores y por consiguiente las calorías contenidas en el.

d) Identificación de especies vegetales.

Para determinar taxonómicamente a las especies de plantas usadas por los colibríes, se colectaron ejemplares con flores de los sitios de muestreo y se identificaron en laboratorio usando la guía de Martínez (1994), utilizando como ayuda registros fotográficos de los individuos y con la ayuda del investigador en el área (Dr. Oswaldo Téllez Valdés. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. UNAM).

*e) Estrategias de forrajeo del colibrí *Hylocharis leucotis*.*

Para determinar las estrategias de forrajeo se realizaron observaciones focales en plantas con flores abiertas habiendo determinado previamente que fueran visitadas por colibríes; eligiendo aquellas plantas que se encontraron en áreas donde la vegetación circundante no impidiera la visibilidad hacia el parche (Lara *et al.* 2009). Estas observaciones se llevaron a cabo durante nueve días, dos veces por mes, para determinar qué tipo de estrategia está empleando el colibrí *H. leucotis*. En cada periodo de observación se registró el sexo del individuo, su edad (juvenil ó adulto), el número de flores visitadas y el tiempo que emplea en hacerlo, así como el número de encuentros agresivos y las especies de colibríes que están interactuando con *H. leucotis* durante el periodo de alimentación. En los casos donde se observó comportamiento territorial, se midió el tamaño del territorio (medido como la cantidad de flores abiertas) y la proporción de encuentros ganados (Drickamer & Vessey 1992). Para esto se emplearon binoculares marca PENTAX 8x24, en los horarios de mayor actividad, durante las primeras horas del día (7:00-11:00 am) y al atardecer (4:30- 7:30 pm) (Arizmendi & Ornelas 1990), dedicando 60 minutos a cada parche floral seleccionado. Al final de cada observación se contó el número de flores presentes, se tomó una muestra de 15 a 30 flores al azar para la extracción de néctar, usando la técnica de cosecha en pie (Kearns 1993), y posteriormente se cuantificó el néctar disponible y la oferta calórica. (ver inciso c)

f) Medidas corporales de colibríes

Para obtener medidas morfológicas y poder comparar el tamaño y masa corporal de las distintas especies de colibríes en el sitio (Wolf *et al.*, 1976), se realizaron capturas con redes de niebla de 12 x 3 metros (luz de malla 25 mm), las redes se colocaron durante seis horas iniciando a las 7:00 am, una vez cada diez días entre noviembre de 2010 y febrero de 2011. Los individuos capturados fueron identificados con ayuda de guías de aves de México y de colibríes de Norteamérica (Howell y Webb 1995, Williamson 2002 y Howell 2003), posteriormente se tomaron medidas corporales de: masa, culmen expuesto y longitud alar (Russell y Russell 2001).

g) Análisis de datos

Las densidades relativas de colibríes en la zona de estudio, fueron calculadas mediante el software Distance 6.0, tomando en cuenta los valores del estimador, seleccionando entre varios posibles al que más se apegó a los criterios de Aikaike y al estatus de verosimilitud. (Thomas *et al.* 2010). Las relaciones entre las densidades relativas de especies de colibríes y las especies de plantas relevantes por su abundancia se analizaron mediante regresiones lineales (Mertínez-Gonzalez 2001, Wayne 2009).

Para establecer y dimensionar los efectos entre la relación de la calidad, la cantidad del recurso floral, las abundancias de colibríes y el tamaño de los territorios defendidos por *Hylocharis leucotis*, se emplearon modelos lineales generalizados (MLG), estos modelos son una extensión de los modelos lineales que permiten utilizar distribuciones que no son normales y medir el efecto de diferentes variables independientes, sobre una variable dependiente (Gill 2000). Para variables se utilizaron dos modelos, para el primer MLG, la variable de respuesta fue el número de visitas por colibríes en parches florales, las variables explicativas fueron la abundancia floral, calorías disponibles por parche y volumen de néctar. En el segundo MLG, la variable de respuesta fue el número de territorios defendidos por *Hylocharis leucotis*, con las mismas variables explicativas del anterior. Para los datos analizados en dichos modelos, se empleó la distribución de Poisson con la función de enlace (Link=Log) (SPSS 2006)

Los índices de dominancia proveen una estimación de cuán dominante es un individuo en el grupo, estos se calculan involucrando cocientes entre la cantidad de interacciones ganadas y el total de interacciones. Para establecer jerarquías entre especies dominantes y subordinadas se empleó un índice de dominancia en el cual se analizaron las proporciones de encuentros ganados entre especies dentro de los parches florales (Drickamer & Vessey 1992) de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$ID = \frac{W}{T}$$

Donde *ID* corresponde al índice de dominancia, *W* es el número de interacciones ganadas y *T* el número total de interacciones.

Posteriormente se utilizó una prueba de exacta de Fisher para calcular las proporciones de encuentros ganados entre machos y hembras de *H. leucotis* (Mertínez-Gonzalez 2001).

Para determinar diferencias en el tamaño de los territorios de *Hylocharis leucotis* y diferencias morfológicas (Wolf *et al*, 1976) entre dicha especie y sus competidores a lo largo del invierno, los datos se analizaron mediante la prueba estadística no paramétrica de Kruskal-Wallis (Zar 1999). Todos los análisis se realizaron con ayuda del programa estadístico estándar (Statistical Package for Social Sciences) SPSS para Windows 15.0.

RESULTADOS

a) Densidad de colibríes

Se registraron 12 especies de colibríes, de las cuales cinco son residentes (*Hylocharis leucotis*, *Lampornis clemenciae*, *Eugenes fulgens*, *Atthis heloisa* y *Cyananthus latirostris*) tres migratorias altitudinales (*Amazilia violiceps*, *A. beryllina* y *Colibri thalassinus*) y cinco migratorias latitudinales (*Selasphorus rufus*, *Selasphorus platycercus*, *Stellula calliope*, *Calypte costae*, *Archilochus colubris*). El colibrí *H. leucotis* fue registrado durante todo el muestreo en el sitio de estudio y presentó el mayor porcentaje de individuos que el resto de comunidad de colibríes seguido por *S. rufus* y *A. beryllina* (Fig. 2).

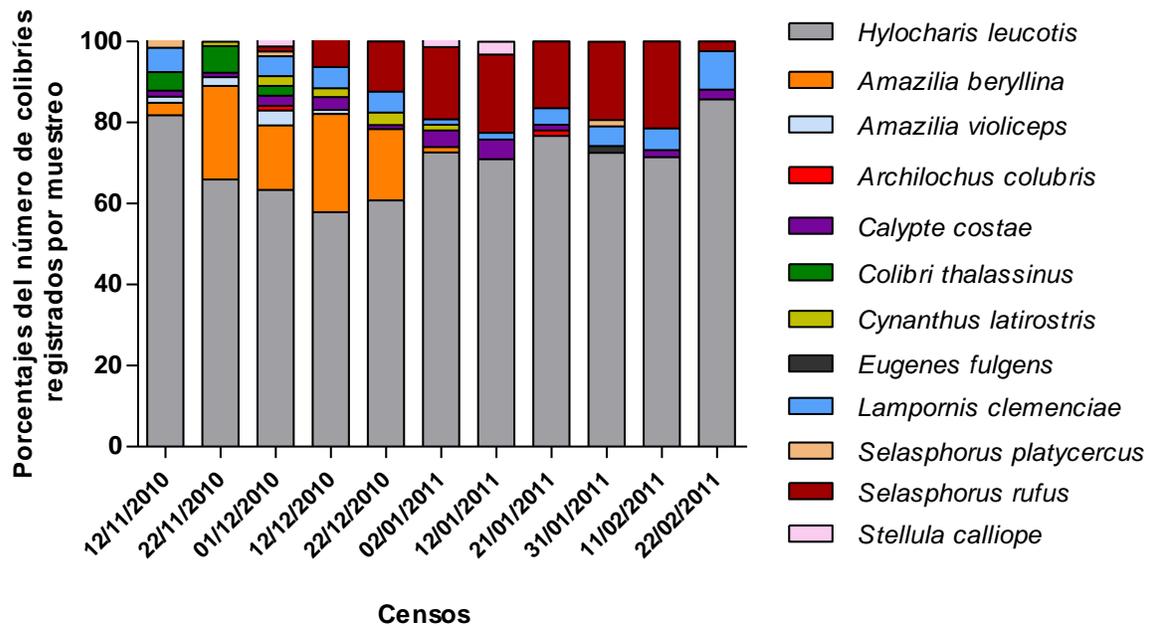


Figura 2. Porcentajes de las doce especies de colibríes registrados durante el invierno en el ejido forestal” El Palmito”. Sinaloa, México.

Se obtuvo la densidad relativa de tres especies de colibríes que cumplieron con el número de datos suficientes para su análisis mediante el software Distance: *Hylocharis leucotis*, *Amazilia beryllina* y *Selasphorus rufus*, El análisis está enfocado en aquellas especies que cumplieron con los requerimientos de dicho programa en áreas cercanas a parches florales. Figura 3A.

b) Abundancia de recursos.

Se registraron diez especies de plantas con flores en la zona de estudio, de las cuales tres sobresalen por la importante contribución que tienen en cuanto a la oferta de recurso floral: *Salvia iodantha* (Lamiaceae), *Cestrum thyrsoides* (Solanaceae) y *Cuphea calcarata* (Lythraceae), cubriendo cerca del 96.5% de la abundancia total estimada (Figura 3B Cuadro 1). La distribución temporal de *C. thyrsoides* y *S. iodantha*, muestra una relación positiva significativa con la densidad relativa de las especies de colibríes *Amazilia beryllina*

y *Selasphorus rufus* respectivamente ($r^2 = 0.4270$ $P < 0.0292$; $r^2 = 0.6889$ $P < 0.0016$) (Fig. 4). En el caso de *H. leucotis* no se encontró una relación estadística entre el recurso floral y su densidad (Fig. 5).

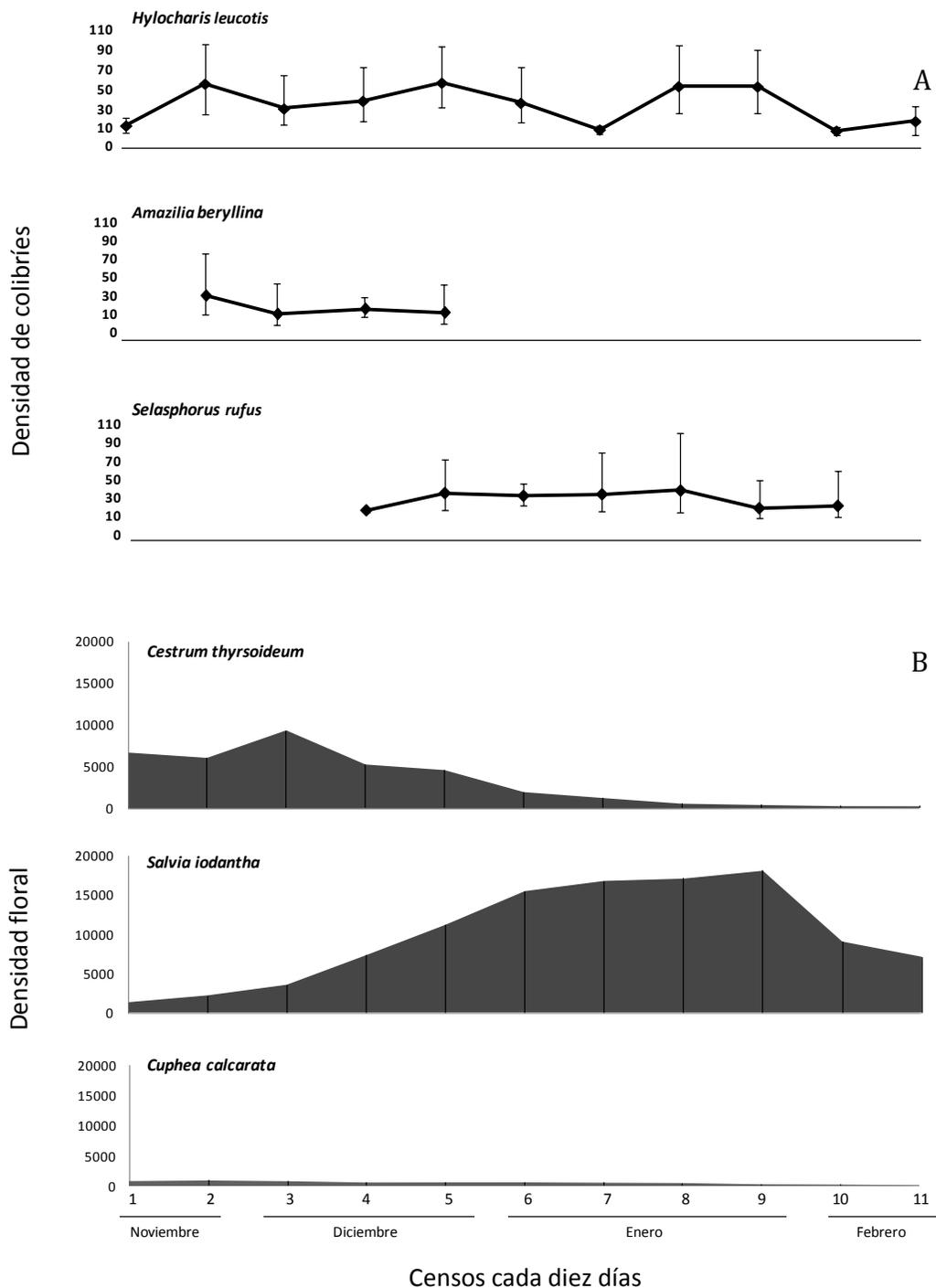


Figura 3. (A) El estimador de densidad relativa fue determinado mediante el criterio de Aikaike, valor mínimo (AIC) \pm I.C. 95%. **(B)** Distribución temporal de las principales especies vegetales. *C. calcarata* es la especie que más se acerca del resto de las spp.; en términos de abundancia a *C. thyrsoideum* y *S. iodantha*.

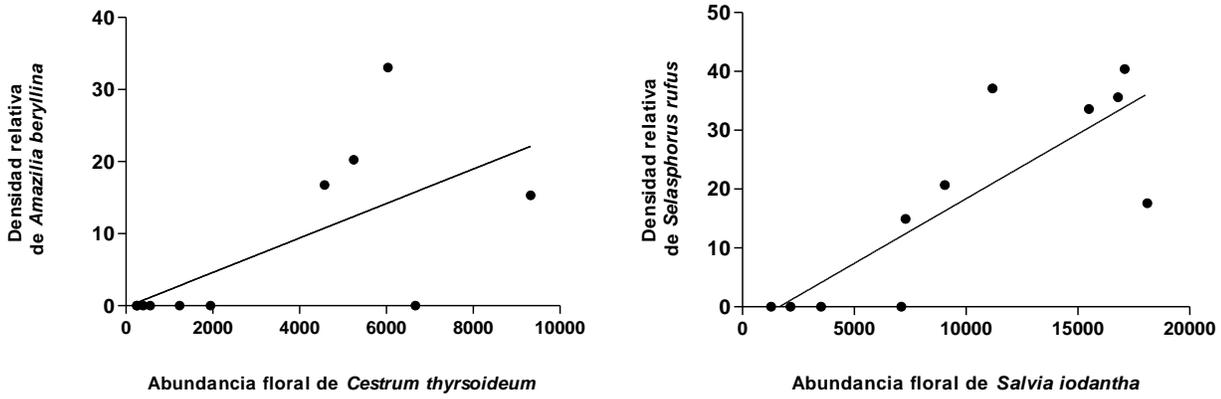


Figura 4. Relación entre abundancias de especies vegetales con flores y las densidades relativas de colibríes ($r^2 = 0.4270$ $P < 0.0292$; $r^2 = 0.6889$ $P < 0.0016$).

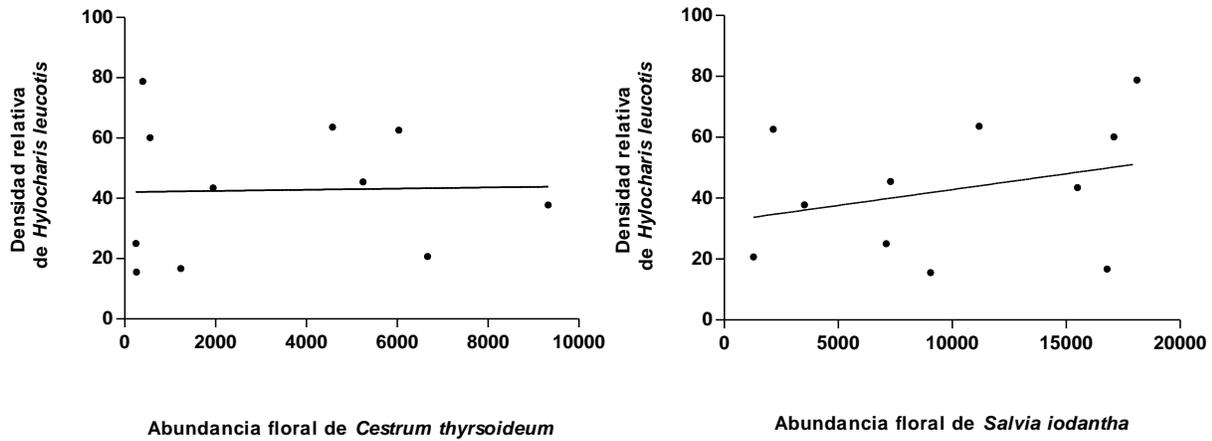


Figura 5. El análisis de regresión no muestra una relación entre las abundancias de especies vegetales con flores y las densidades relativas de *H. leucotis* ($r^2 = 0.0007953$ $P > 0.9344$; $r^2 = 0.09008$ $P > 0.3699$).

Cuadro 1. Especies de plantas registradas y total de flores muestreadas en 20 transectos.

Especies vegetales	Familia	Tipo de vegetación ¹	Número total de flores	Porcentaje
<i>Salvia iodantha</i>	Lamiaceae	(B p-e), (Vs)	109,058	69.33
<i>Cestrum thyrsoideum</i>	Solanaceae	(B p-e), (Vs)	36,501	23.2
<i>Cuphea calcarata</i>	Lythraceae	(B m)	6,148	3.9
<i>Salvia mexicana</i>	Lamiaceae	(B p-e)	2,692	1.71
<i>Salvia elegans</i>	Lamiaceae	(B p-e)	1,540	0.97
<i>Cupheahookeriana</i>	Lythraceae	(B p-e)	943	0.59
<i>Lobelia laxiflora</i>	Lobeliaceae	(B p-e)	210	0.13
<i>Penstemon roseus</i>	Scrophulariaceae	(B p-e)	130	0.08
<i>Castilleja angustifolia</i>	Scrophulariaceae	(B p-e)	51	0.03
<i>Bouvardia ternifolia</i>	Rubiaceae	(B p-e)	25	0.01

¹ Bosque de pino-encino (B p-e), vegetación secundaria (Vs), bosque mesófilo (B m).

d) Volumen de néctar y oferta calórica

Parches florales

Las especies vegetales que registraron una mayor abundancia (número de flores por parche) y aporte calórico fueron: *Cestrum thyrsoideum* ($\bar{x} = 2275.46 \pm 75.8911$ flores, $\bar{x} = 2246.32 \pm 74.807$ calorías por parche) y *Salvia iodantha* ($\bar{x} = 559.02 \pm 6.83$ flores, $\bar{x} = 718.337 \pm 9.09559$ calorías por parche).

Sitio

Las especies vegetales con una mayor representatividad en el sitio abarcando el 92.53% del total de la oferta de recursos fueron: *Cestrum thyrsoideum* y *Salvia iodantha*, ambas especies mantuvieron una media del número de flores durante todo el muestreo de 13232 ± 2841 . *Salvia mexicana*, *S. elegans* y *S. iodantha* presentan el valor energético aportado más

alto en términos de calorías (cal/ μ L) disponibles, mientras que *S. elegans*, *S. mexicana* y *C. thyrsoides* presentaron el mayor volumen promedio (Cuadro 2).

Cuadro 2. Volumen, calorías y porcentaje de azúcar disponible por especies de plantas.

Especie	Promedio de flores abiertas por parche	Volumen en μ L	Calorías (Cal/ μ L)		Concentración promedio de azúcar en °BRIX			
	Media \pm D.E		N	Media	E.E.	Media	E.E.	
<i>Salvia iodantha</i>	559 \pm 289	1797	6.825	0.131	1.283	0.004	29.160	0.103
<i>Cestrum thyrsoides</i>	2275 \pm 1629	461	7.210	0.267	1.005	0.012	23.830	0.267
<i>Salvia elegans</i>	174 \pm 64	30	13.700	6.200	1.307	0.014	29.740	0.284
<i>Cuphea calcarata</i>	94 \pm 36	20	4.296	1.238	1.070	0.019	7.191	3.647
<i>Salvia mexicana</i>	109 \pm 39	18	11.235	2.834	1.072	0.032	24.920	0.617
<i>Penstemon roseus</i>	10 \pm 4	5	0.48	1.121	0.345	0.641	7.791	4.473

e) Estrategias de forrajeo de *Hylocharis leucotis*.

Las variables que presentaron mayor relación con respecto al número de colibríes registrados visitando parches florales fueron, la abundancia floral (Wald Chi-Cuadrado = 162.170, g.l. = 1, p = 0.0001) y las calorías disponibles (Wald Chi-Cuadrado = 100.116, g.l. = 1, p = 0.0001) (Fig. 6); mientras que para el número de territorios defendidos por *H. leucotis*, el volumen de néctar, las calorías disponibles y el número de flores abiertas mostraron una relación significativa (Wald Chi-Cuadrado=18.735, g.l. = 1, p = 0.0001) (Fig. 7), (Wald Chi-Cuadrado = 14.910, g.l. = 1, p = 0.0001), (Wald Chi-Cuadrado = 14.679, g.l. = 1, p = 0.0001). El índice de dominancia de *H. leucotis* sobre tres especies de colibríes relevantes (por su tamaño, abundancia y por su comportamiento territorial) mostró a *Selasphorus rufus* como la especie que menos encuentros ganados obtuvo (\bar{x} = 0.95 I.D \pm 95%), mientras que *Colibri thalassinus* resultó ser ganador en la mayoría de los encuentros (\bar{x} = 0.075 I.D \pm 95%), y *Amazilia beryllina* se encontró en un punto medio (\bar{x} = 0.5 I.D \pm 95%) (Fig.8).

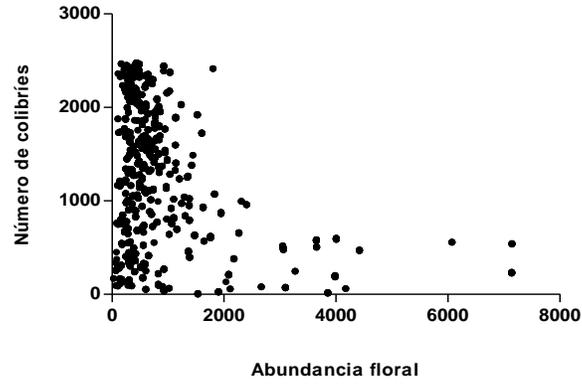


Figura 6. Relación entre el número de colibríes registrados visitando parches florales y la abundancia floral (Wald Chi-Cuadrado= 162.170, g.l. = 1, p = 0.0001).

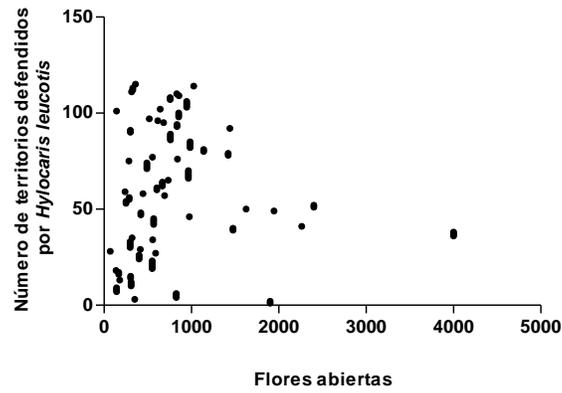


Figura 7. Relación entre el número de territorios defendidos por *H. leucotis* y flores abiertas por parche floral (Wald Chi-Cuadrado=18.735, g.l. = 1, p = 0.0001).

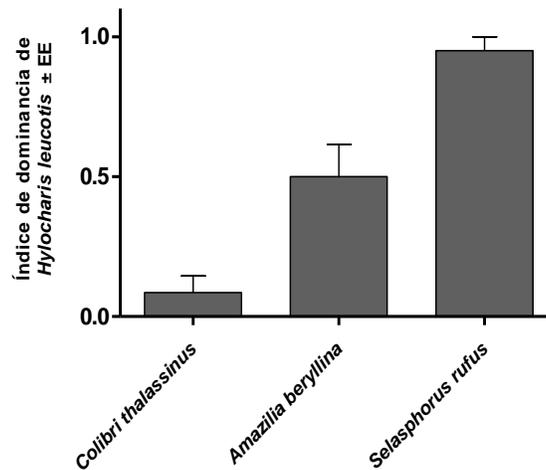


Figura 8. Índice de dominancia basado en proporciones de encuentros ganados de *H. leucotis* contra tres especies de colibríes, las barras indican medias y EE.

f) Medidas corporales de colibríes

Los resultados obtenidos al comparar tres medidas corporales (Wolf *et al.* 1976) (masa, culmen expuesto y longitud alar), mostraron diferencias significativas, entre *H. leucotis* y dos de las especies con mayor interacción durante el forrajeo *Amazilia beryllina* y *Selasphorus rufus* ($H = 23.7$; g.l. 2; $p < 0.0001$), ($H = 97.6$; g.l. 2; $p < 0.0001$) y ($H = 25.1$; g.l. 2; $p < 0.0001$), respectivamente (Cuadro 3).

Cuadro 3. Medidas corporales de colibríes, registradas en el ejido forestal "El Palmito" Sinaloa, México.

	<i>Hylocharis leucotis</i>		<i>Amazilia beryllina</i>		<i>Selasphorus rufus</i>	
	Media	E.E	Media	E.E	Media	E.E
Peso (g)	3.73	0.02	4.45	0.05	3.17	0.02
Culmen expuesto (mm)	17.9	0.06	19.6	0.16	17.5	0.08
Longitud alar (mm)	55.5	0.17	56	0.21	42.1	0.17

A nivel intraespecífico la explotación de recursos está definida por la dominancia de los machos de *H. leucotis* sobre las hembras de esta especie (Fig. 9).

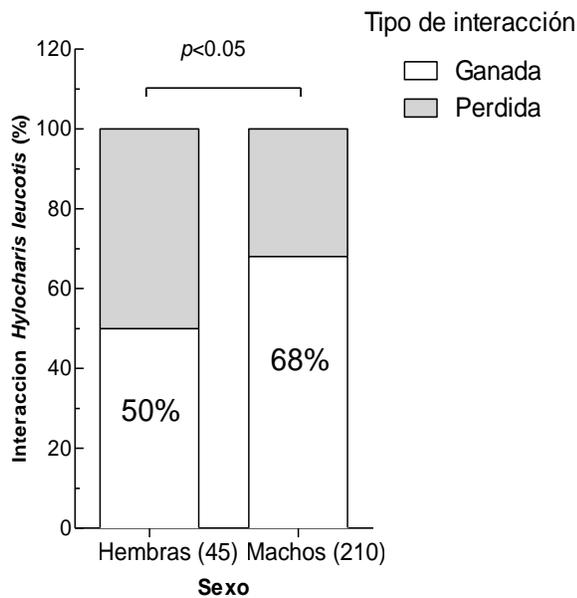


Figura 9. Proporción de encuentros ganados entre colibríes hembras y machos de *Hylocharis leucotis*. La comparación entre las proporciones se realizó mediante la prueba exacta de Fisher para dos proporciones ^{A,B} Entre sexos. ($P > 0.05$).

En los datos obtenidos en las 356 horas totales de observaciones focales, se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre el número de flores defendidas por el colibrí *Hylocharis leucotis* y el cambio en la composición de especies de colibríes en el tiempo ($H = 7.50$; g.l. 2; $p < 0.05$) (Fig. 10).

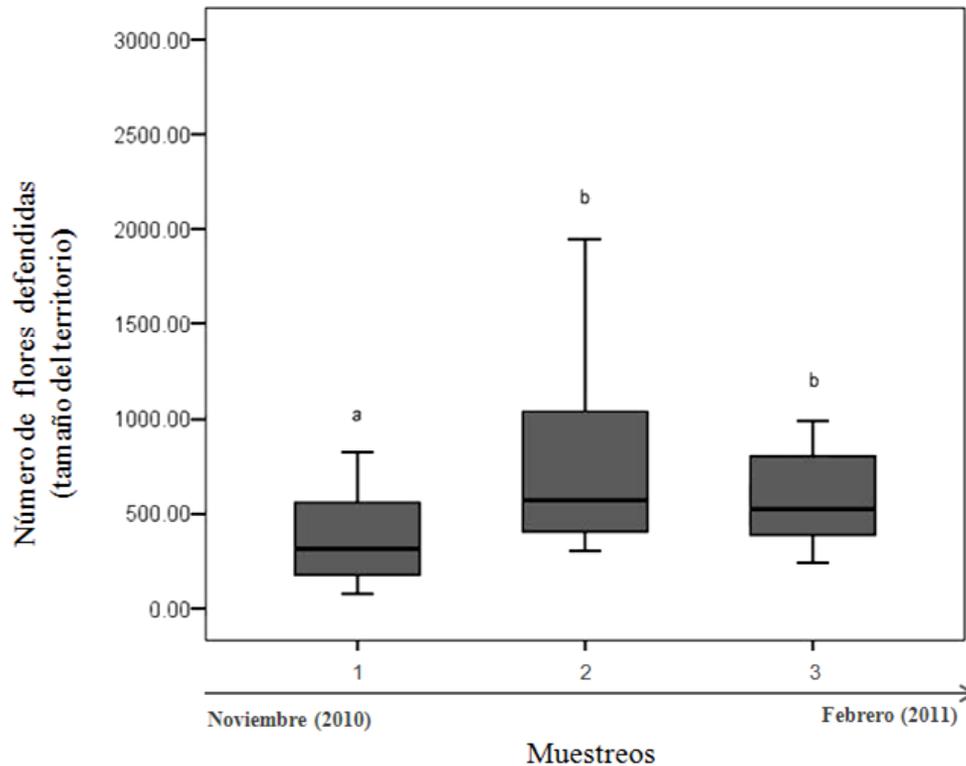


Figura 10. Numero de flores defendidas por *H. leucotis* y especies de colibríes presentes (medianas y percentiles de 25, 50 y 75) ($H = 7.50$; g.l. 2; $p < 0.05$). El eje de las x muestra las especies de colibríes que interactúan con *H. leucotis* durante el forrajeo, en los censos: (1) *Hylocharis leucotis*, *Amazilia beryllina*, *A. violicesps*, *Colibri thalassinus*. (2) *H. leucotis*, *A. beryllina* y *Selasphorus rufus*. (3) *H. leucotis* y *Selasphorus rufus*. Las letras subíndices diferentes en cada fase representan diferencias significativas, $P > 0.05$.

DISCUSIÓN

La especie de colibrí residente más abundante en el sitio de estudio durante el invierno fue *Hylocharis leucotis*, esto concuerda con lo reportado por Vega y colaboradores (2006). En este mismo sentido *Amazilia beryllina* y *Selasphorus rufus* fueron las especies migratorias más abundantes altitudinal y latitudinalmente respectivamente, que presentaron una mayor competencia por el recurso con *H. leucotis*.

La abundancia de recursos florales durante el invierno y la densidad de individuos de *H. leucotis* no mostró una relación significativa; esto puede deberse a dos condiciones observadas, la fenología floral del sitio en términos del promedio del número de flores abiertas durante el invierno ($\bar{x}=14331.8 \pm E.E 10006.8$) y al estatus de residencia de dicha especie. Lo que sugiere que estas características florales mantuvieron un aprovisionamiento constante de recursos. Otro hallazgo relevante en este estudio, es la relación temporal significativa en dos casos similares entre especies de colibríes y plantas con flores en el sitio. Durante los primeros muestreos la mayor densidad registrada de *Amazilia beryllina* coincidió con el pico de floración de *Cestrum thyrsoideum*. El mismo patrón se encontró para *Selasphorus rufus* con *Salvia iodantha*. Este fenómeno puede estar vinculado a movimientos migratorios latitudinales y altitudinales en busca de recursos alimenticios anteriormente reportado en otras comunidades de nectarívoros (Feinsinger 1980, Arizmendi & Ornelas 1990). La fenología observada en *S. iodantha* y *C. thyrsoideum* juega un papel clave para la comunidad de colibríes en el sitio de estudio durante el invierno. La suma de ambas especies mantuvo una abundancia media de 13232 ± 2841 flores. Con esta abundancia floral fue posible observar actividad de forrajeo de colibríes durante todo el muestreo; en este mismo sentido aparentemente en el sitio de estudio existió un abastecimiento de recurso (néctar) constante y suficiente en términos de la cantidad y calidad (Freeman *et al.* 1984, Hainsworth y Wolf 1972). El mayor volumen de néctar disponible se encontró en *S. elegans*, *S. mexicana* y *C. thyrsoideum*; mientras que las tres especies reportadas del género *Salvia* mostraron el mayor aporte calórico. Lo anterior sugiere que el sistema planta-colibrí en términos de recursos florales está principalmente regulado por estas cuatro especies de plantas, mostrando una estrecha relación con las densidades relativas de dos especies de colibríes (*A. beryllina* y *S. rufus*).

La relación mostrada entre la abundancia floral, las calorías disponibles y el número de colibríes registrados durante las visitas a parches florales así como para el número de territorios defendidos por *H. leucotis*, sugieren que existe una mayor actividad en parches menores a 2000 flores. Esto puede estar relacionado con la territorialidad y competencia por los recursos dentro de la comunidad de colibríes (Feinsinger, 1980, Stiles, 1985, Hutto, 1992, Ornelas et al. 1993, Ornelas & Arizmendi, 1995, Ornelas et al. 2002) y con el tamaño de los parches en la zona de estudio, donde la media del número de flores por parche \pm E.E encontrada fue 892.581 ± 20.40 . La conducta territorial mostrada durante el forrajeo registrada entre las especies de colibríes seleccionadas (*H. leucotis*, *A. beryllina*, *S. rufus* y *Colibri thalassinus*) expresado como índice de dominancia, permite entender el papel que desempeña cada especie dentro de la comunidad (Feinsinger & Colwell 1978). Los resultados obtenidos en el establecimiento de territorios y la conducta agresiva mostrada por las especies sugieren que *H. leucotis* es dominado y expulsado por especies grandes como *C. thalassinus*, pero logra establecer territorios que es capaz de mantener al enfrentar a *A. beryllina* guardando una misma proporción de encuentros ganados. Es dominante al interactuar agonísticamente con *S. rufus*, expulsándolo del sitio de alimentación y/o desplazándolo de los territorios con flores que pueden ser explotadas. Esto concuerda con trabajos realizados anteriormente donde esta especie es considerada como ratera de baja recompensa (Feinsinger & Colwell 1978, Lara et al. 2009). Aunque *S. rufus* también estableció y defendió territorios como lo plantean varios autores en investigaciones anteriores (Cotton 1998, Schondube et al. 2004, Rodríguez-Flores 2009).

La condición subordinada que presentan las hembras de *H. leucotis* a nivel intraespecífico sugiere que la estrategia adoptada por éstas, tenderá a ser ratera; esto coincide con lo propuesto por Lyon (1976), Lara (2006) y Rodríguez-Flores (2009). Las diferencias encontradas en el tamaño de los territorios defendidos por *Hylocharis leucotis* en el tiempo; el cambio en la composición de la comunidad de colibríes, así como la relación entre el tamaño de los territorios defendidos por *H. leucotis*, sugieren que las estrategias de forrajeo de dicha especie están siendo moldeadas principalmente por los competidores residentes dominantes y migratorios altitudinales; que por aquellos migratorios latitudinales (Lara 2006, Cotton 1998).

Los hallazgos de este trabajo permiten describir y conocer las estrategias de forrajeo de una especie común y residente de las cadenas montañosas de la República Mexicana durante el invierno (Johnsgard 1997), así como su relación con el resto de la comunidad de colibríes con los que interactúa y las especies vegetales que visita. El presente estudio se enfocó exclusivamente a la especie *H. leucotis* en una sola estación anual, la propuesta para trabajos futuros, deberá considerar un estudio que abarque más especies de colibríes durante al menos un ciclo anual completo para obtener un panorama más completo de los mecanismos y dinámicas ecológicas que moldean las estrategias de forrajeo en colibríes tanto residentes como migratorios.

CONCLUSIONES

El comportamiento territorial del colibrí *Hylocharis leucotis* está afectado principalmente por las interacciones agonísticas entre especies residentes dominantes.

El tamaño de los territorios de *H. leucotis* está principalmente relacionado con los interactuantes dentro de la comunidad de colibríes, mientras que la abundancia floral no tiene un efecto directo sobre dichos territorios.

Las especies de plantas *Cestrum thyrsoideum* y *Salvia iodantha* son factores determinantes que moldean las dinámicas dentro de la comunidad de colibríes.

LITERATURA CITADA

- 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.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.
- Arizmendi, M.C. 2001. Multiple ecological interactions: nectar robbers and hummingbirds in a highland forest in Mexico. *Can. J. Zool.* 79: 997-1006.
- 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, U.S.A. Tomado de Birds of North America Online:
<http://bna.birds.cornell.edu.bnaproxy.birds.cornell.edu/bna/species/495doi:10.2173/bna.495>
- Begon, M. Townsend, C.R. & Harper J. L. 1999. *Ecología*. Ed. Omega.México D.F. 1172 p. 7890 ppt.
- Brown, J.L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bull.* 76: 160-169.
- Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P. and Laake, J.L. 1993. *Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations*. Chapman and Hall, London. 446pp.
- Camfield, A.F. 2006. Resource value affects territorial defense by Broad-tailed and Rufous hummingbirds. *Journal of Field Ornithology* 77(2):120–125
- 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>
- Colwell, R.K. 1973. Competition and coexistence in a simple tropical community. *Am. Naturalist* 107: 737-760.
- Collins, B. G., J. Grey & S. McNee. 1990. Foraging and nectar use in nectarivorous bird communities. *Studies in Avian Biology* 13: 110-121.

- CONANP. 2008. Estudio Previo Justificativo para el establecimiento del área natural protegida con la categoría de Santuario “El Palmito”, en el Estado de Sinaloa. México, D.F., 52 páginas + 3 anexos, en total de 75 páginas.
- Cotton, P. 1998. Temporal partitioning of a floral resource by territorial hummingbirds. *IBIS* 140: 647-653.
- Des Granges, J.-L. 1979. Organization of a tropical nectar feeding bird guild in a variable environment. *Living Bird* 17: 199-236.
- Díaz, J.S. 2005. Tipos de vegetación y flora del ejido El Palmito, Concordia Sinaloa. México. Universidad Autónoma de Sinaloa. Pronatura A.C.
- Eguiarte, L. Martínez del Río, C. y Arita, H. 1987. El néctar y el polen como recursos: El papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.). *Dugand. Biotropica* 19(1): 74-82.
- Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs* 46: 257-291.
- Feinsinger, P. & R. W. Colwell, 1978. Community organization among neo-tropical nectar feeding birds. *American Zoology* 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.
- Feinsinger, P. 1980. Asynchronous migration patterns and the coexistence of tropical hummingbirds. Pages 411-419 in A. Keast & E. S. Morton (eds.). *Migrant Birds in the Neotropics: Ecology, Behavior, Distribution, and Conservation*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Freeman, C.E., Reid, W. H., Becvar, J. E., & Scogin, R. 1984. Similarity and apparent convergence in the nectar-sugar composition of some hummingbird-pollinated flowers. *Botanical Gazette* 145(1):132-135.
- Friedmann, H. 1948. Birds collected by the National Geographic Society's Expeditions to northern Brazil and southern Venezuela. *Proc. U.S Nat. Mus.* 97: 373-579.
- Gill, J. 2000. *Generalized Linear Models: A unified Approach*. Sage University Paper Series on Quantitative Applications in Social Sciences. 07-134. Thousand Oaks, Ca: Sage.
- 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.
- Hainsworth, F. R. & Wolf, L. L. 1972. Power of hovering flight in relation to body size in hummingbirds. *American Naturalist* 106:589-596.

- Hilty, S. 1994. Birds of Tropical America: a watcher's introduction to behavior, breeding and diversity. Chapters Publishers and Booksellers. Vermont, USA.
- Hilty S, & Brown W.1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- 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.
- Hutto, R.L., S.M. Pletschet & Hendricks, P. 1986. A fixed radius point count method for nonbreeding and breeding season use. *The Auk* 103:593-602
- Inouye, B. 2001. Response surface experimental designs for investigating interspecific competition. *Ecology*, 82:2696–2706.
- Johnsgard, P.A. 1997. The Hummingbirds of North America. Ed. Smithsonian Institution Press. 2nd edition, 278 pp.
- Kearns, C.A. & D.W. Inouye. 1993. Techniques for Pollination Biologist. University Press of Colorado, E.U.A. 583 pp.
- Lara, C., K. Lumbreras & M. González. 2009. Niche partitioning among hummingbirds foraging on *Penstemon roseus* (Plantaginaceae) in central Mexico. *Ornitología Neotropical* 20: 73-83.
- Lara, C., González JM, Hudson R. 2009. Observational learning in the white-eared hummingbird (*Hylocharis leucotis*): experimental evidence. *Ethology* 115:872-878.
- Lara, C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in México. *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.
- Linhart, Y.B., Busby, W.H, Beach, J.H., & Feinsinger, P. 1987. Forager behavior, pollen dispersal, and inbreeding in two Species of Hummingbird-Pollinated Plants *Evolution* , Vol. 41, No. 3. 679-682
- Lyon, D. L. 1976. A montane hummingbird territorial system in Oaxaca, México. *Wilson Bull.* 88(2): 280-299.
- Martínez-García, V. 2009. Evaluación de la asociación espacial y el uso de señales visuales durante el forrajeo de *Hylocharis leucotis* (Trochilidae). Tesis para obtener el grado de Maestra en Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma de Tlaxcala, México.
- Martínez-Gonzalez, M.A. De Irala, J. & Faulín. F.J. 2001. Bioestadística Amigable. Ediciones Díaz de Santos S.A. Madrid. España 500p.

- Medina-Macías, M., González-Bernal, M., & Navarro-Sigüenza, A. 2010. Distribución altitudinal de las aves en una zona prioritaria en Sinaloa y Durango, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, 487-503.
- Pyke, G. 1981. Optimal foraging in hummingbirds: rule of movement between inflorescences. *Animal Behavior* 29 889-896.
- Pyke, G. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 523-575.
- 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.
- Rosero, L y Sazima, M. 2004. Interacciones planta-colibrí en tres comunidades vegetales de la parte suroriental del parque nacional natural Chiribiquete, Colombia. *Ornitología Neotropical* 15 (Suppl.): 183–190
- Rodríguez-Flores, C.I. 2009. Dinámica de las estrategias de forrajeo por néctar en colibríes (Aves: Trochilidae), en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (Jalisco, México). Tesis para obtener el grado académico de maestra en ciencias biológicas (biología ambiental). Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Rzedowski, J. y R. McVaugh. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. *Contributions from the University of Michigan Herbarium* 9(1):1-123.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. LIMUSA, México. 432 p.
- Sazima, I. & S. Buzato. 1995. The sawbilled hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. *J. Ornithol.* 136: 195-206.
- 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.
- SPSS. 2006. SPSS for Windows, Release 15.0.0. Chicago: SPSS Inc.
- Stiles, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285-301.
- Stiles, F.G. 1980. The annual cycle in a tropical wet forest community. *IBIS* 122: 322-343.

- Stiles, F.G. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *Condor* 97(4): 853-878.
- Stiles, F.G., y L.L. Wolf 1970. Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. *The Auk* 87: 467- 491.
- Vega, X. y González, E. 2006. “Importancia biológica del Ejido El Palmito, Concordia, Sinaloa por medio de inventarios de aves”. PRONATURA A.C. Noroeste. Sinaloa. México.
- Wayne, D.W. 2009. Bioestadística: Base para el análisis de las ciencias de la salud. Editorial Limusa Wiley. 4a. ed. México D.F. 755p.
- Williamson, S.L. 2002. Hummingbirds of North America. Peterson Field Guides, Houghton Mifflin Field Guides, E.U.A. 275 pp.
- Wolf, L.L.1970. The impact of seasonal flowering on the biology of some tropical hummingbirds. *Condor* 72: 1-14.
- Wolf, L., Stiles, F. G. & F. R. Hainswoth. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* 32: 349-379.