



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

## Facultad de Estudios Superiores Iztacala

Territorialidad de colibríes sobre 3 recursos en la  
Reserva Ecológica el Pedregal de San Ángel, Ciudad de  
México.

### **T E S I S**

Que para obtener el título de

### **BIÓLOGO**

P R E S E N T A

Bruno Nájera-Castañeda

**Directora de Tesis**

**Dra. Ma. del Coro Arizmendi-Arriaga**

Los Reyes Iztacala, Estado de México, 2021





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.

“El hombre elige, el esclavo obedece” Andrew Ryan

## Agradecimientos

Agradezco a mi familia por todo su apoyo y cariño  
Samby y Dharma por acompañarme en la vida  
Chiu, Brenda, Paloma, Jorge, Anselmo, mis amigos de la carrera  
Incluyo en este agradecimiento a todos mis maestros  
Haciendo una mención especial a la Doctora María del Coro  
Un agradecimiento Claudia, Carlos y los compañeros de la cantera  
Bastante a la UNAM por todo el apoyo que me dió.

<b>Resumen</b>	<b>4</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>5</b>
Generalidades	5
Polinizadores	6
Comunidad de colibríes	6
Competencia	7
Colibríes en ambientes urbanos	10
<b>Justificación</b>	<b>12</b>
<b>Materiales y métodos</b>	<b>13</b>
Área de estudio	13
Especies estudiadas	14
Especies presentes y número de visitas de colibríes al recurso en las tres áreas	16
Análisis	18
<b>Resultados</b>	<b>19</b>
<b>Discusión</b>	<b>25</b>
Especies presentes	25
Otros estudios en la REPSA	28
Condiciones climáticas en la REPSA	29
Conducta: interacciones agonísticas y estrategias de forrajeo.	30
Flores.	32
Bebederos	35
Agua	37
Filogenia en interacciones agonísticas	38
Otros aspectos de los bebederos	39
<b>Conclusiones:</b>	<b>40</b>
<b>Literatura citada</b>	<b>41</b>

## Índice de figuras

- Figura 1.** Área de estudio, Parque Ecológico Experimental Cantera Oriente. Foto tomada de Google maps el 24 de Abril del 2018.....pág 14
- Figura 2.** Macho y Hembra de la especie *S. beryllina*. Tomado y editado de Arizmendi y Berlanga 2014.....pág 15
- Figura 3.** Macho y Hembra de la especie *C. latirostris*. Tomado y editado de Arizmendi y Berlanga 2014.....pág 16
- Figura 4.** Puntos de observación. Flores: Área 1 (Jacaranda y Escobillón rojo) y 5 ( Roble australiano) ; Bebederos: Área 4 y 5; Agua: Área 1 y 6. Foto tomada de Google Earth el 30 de Abril del 2018. ....pág 17
- Figura 5.** Fotos de cada una de las áreas donde se hicieron las observaciones en la REPSA.....pág 18
- Figura 6.** Porcentaje de visitas a cada recurso analizado respecto al total (n=440).... pág 19
- Figura 7.** Porcentajes de visitas de los colibríes a cada especie de planta.....pág 21
- Figura 8.** Fotos de los recursos siendo utilizados por otros grupos. A) *Diglossa baritula* utilizando el bebedero artificial del área 4. B) Mirlo primavera perchado en el roble australiano junto a un parche de flores, área 5. C) Calandria consumiendo (depredando) flores del roble australiano en el área 5. D) Ardilla consumiendo (depredando) flores del roble australiano.....pág 22
- Figura 9.** Foto tomada y modificada de Google Earth. Distancia entre recursos. Verde: bebederos (49.49m); Azul: agua (286.06m) y Naranja: flores (301.28m)..... pág 24
- Figura 10.** Tiempo que duran los individuos de colibríes defendiendo un territorio en cada recurso..... pág 25

## Índice de tablas, cuadros

- Tabla 1.** Tabla de contingencia. Frecuencia de la estrategia de forrajeo (territorial y no territorial) observada por recurso.  $X$  calculada=4.38  $GL=2$   $X$  crítica=5.99  $H_0$ :Aceptada  $P=0.094$   $P$ -value = 0.1117.... pág 20
- Tabla 2.** Tabla de contingencia. Frecuencia de especies por recurso.  $X$  calculada=2.21  $GL=2$   $X$  crítica=5.99  $H_0$ : Aceptada  $P$ -value = 0.3297...pág 20
- Tabla 3.** Frecuencia de la estrategia de forrajeo (territorial y no territorial) observada por área  $X$  calculada=15.07  $GL=5$   $X$  crítica=11.07  $H_0$ : Rechazada  $P$ -value = 0.01004.... pág 23
- Tabla 4.** Tabla de contingencia. Frecuencia de observaciones de especies por área.  $X$  calculada=2.53  $GL=5$   $X$  crítica=11.07  $H_0$ :Aceptada  $P$ -value = 0.7717..... pág 23

# Resumen

La urbanización modifica ambientes, por lo que es necesario estudiar el comportamiento de los colibríes en las ciudades, conocer si con la presencia de un recurso artificial (bebedero) se mantienen las mismas estrategias y conductas que en un ambiente natural. El presente estudio determinó la conducta de colibríes en un parque urbano, se realizó en la Cantera Oriente que pertenece a la REPSA y que desde 1996 se ha restaurado con la introducción de plantas principalmente exóticas. Por medio de observaciones, se determinó las especies presentes que consumían el recurso, número de visitas al recurso y todas las interacciones agonísticas que hubo. Se consideraron tres recursos diferentes (parches de flores, bebederos artificiales y canal de agua) y dos áreas representativas por recurso. Con ayuda del programa R, se aplicó el estadístico de  $\chi^2$  entre recursos-estrategia de forrajeo y especie-estrategia de forrajeo, en total y por área. Se identificaron cuatro especies, tres residentes (De mayor a menor abundancia: *Saucerottia beryllina*, *Cyananthus latirostris*, *Basilinna leucotis*) y una migratoria (*Archilochus colubris*). De las 440 visitas registradas en total, cerca del 10% involucró alguna interacción agonística. A pesar de que las especies más comunes son similares en tamaño, *S. beryllina* fue dominante debido a su agresividad, además presentó ambas conductas, *C. latirostris* solo presentó la conducta de rutero. El recurso "agua" obtuvo más visitas (40.5%) debido a que los cuerpos de agua con corriente son atractivos para los colibríes, pero son escasos por lo que concentran una gran cantidad de visitas. El segundo recurso más visitado fueron los bebederos (33.9%) y finalmente el parche de flores (25.7%), la jacaranda (*J. mimosifolia*) fue la planta más visitada debido a que el néctar de sus flores puede ser consumido con eficiencia. De acuerdo con el análisis de  $\chi^2$  no hay ningún recurso en el que haya más territorialidad, sin embargo, los colibríes establecen territorios en ciertas áreas de la cantera, específicamente donde hay otros recursos cercanos, ya que aumenta el valor del área, como en una de las áreas de bebederos, que fue donde más se presentó la conducta de territorialidad. La Cantera Oriente es un área verde importante en la ciudad donde se concentran muchas aves, por lo tanto, para un colibrí puede ser muy demandante establecer territorios, por lo que hay una tendencia a consumir el recurso de manera oportunista.

Palabras clave: colibrí, conducta, ciudad, flores, bebederos

# INTRODUCCIÓN

## Generalidades

Los colibríes son aves pequeñas que pertenecen a la familia Trochilidae del orden Trochiliformes. Su distribución se limita al continente americano (Gill, 2007). Además, son el mayor grupo de vertebrados polinizadores del Neotrópico (Rodrigues y Araujo, 2011). Existen alrededor de 350 especies en el mundo, de las cuales 58 se encuentran en México y 13 de ellas son endémicas (Lara *et al.*, 2012; Ornelas, 1996; Torres y Navarro-Sigüenza., 2000).

Los colibríes representan el más especializado y diverso grupo de aves nectarívoras, ya que presentan adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales para acceder a su principal fuente de alimento, el néctar (Arizmendi y Berlanga, 2014). Tienen una de las tasas metabólicas más altas de los vertebrados (Avalos *et al.*, 2012; Lara *et al.*, 2012), por lo que ocupan entre el 85% y 90% de su tiempo en buscar néctar (Abrahamczyk y Kessler, 2015). El néctar que consumen cubre alrededor del 90% de su demanda energética diaria, lo que hace vital a este recurso para ellos (Martínez, 2006; Arizmendi y Berlanga, 2014).

Las flores que generalmente visitan los colibríes son de tipo herbáceas, epífitas, arbustos o pequeños árboles (Abrahamczyk y Kessler, 2015; Gill, 2007). Dichas flores cumplen con las características señaladas como parte del síndrome de ornitofilia (Faegri y Van der Pijl 1971), es decir, son generalmente rojas o cercanas a este color, inodoras, solitarias o ligeramente agrupadas, con una larga y regularmente engrosada corola tubular, y grandes cantidades néctar rico en sacarosa (Ortiz-Pulido y Vargas-Licona, 2008; Rodrigues y Araujo, 2011). Los colibríes suelen visitar muchas plantas no nativas, así como también llegan a consumir néctar de flores no ornitófilas, en especial si éstas son suficientemente abundantes y su néctar se puede consumir eficientemente (Abrahamczyk y Kessler, 2015; Rodrigues y Araujo, 2011). Parte de su dieta incluye el consumo de artrópodos, estos son una fuente de alimento rico en proteínas que complementan lo obtenido por el néctar de las flores, el consumo de artrópodos se incrementa durante la migración al llegar a los sitios de reabastecimiento y durante la temporada reproductiva (Abrahamczyk y Kessler, 2015; Avalos *et al.*, 2012).

## Polinizadores

Los colibríes tienen una enorme importancia ecológica, puesto que son polinizadores de muchas plantas, algunas de estas son principalmente o enteramente polinizadas por ellos, como aquellas de los géneros *Columnela*, *Centropogon*, y *Heliconia* (Abrahamczyk y Kessler, 2015). Además, polinizan en lugares donde los insectos no pueden hacerlo o se ven limitados por condiciones ambientales (Abrahamczyk y Kessler, 2015). Dada su estrecha relación con las plantas, una afectación en los colibríes repercute en las plantas polinizadas por estos y viceversa (Rivera, 2014). Así mismo, conservar a los polinizadores tiene un beneficio directo en el humano, debido a que promueven la regeneración natural de la vegetación (Chávez-Castañeda y Gurrola, 2009; Lara *et al.*, 2012).

## Comunidad de colibríes

En general para las comunidades de aves, la composición y estructura de la vegetación son factores importantes en su hábitat (Chace y Walsh, 2006). Las condiciones del ambiente como el clima, temporalidad, complejidad del paisaje, abundancia y disponibilidad de recursos son factores que influyen en la diversidad y riqueza de especies (Partida *et al.*, 2012; Rodríguez y Araujo, 2011). Por ejemplo, paisajes heterogéneos favorecen a que exista una mayor diversidad, pues este tipo de hábitat provee diferentes nichos y esto permite una diversidad en las formas para explotar los recursos (Bachi, 2008; Partida *et al.*, 2012; Tews *et al.*, 2004).

Hablando específicamente de colibríes, se ha establecido una relación directamente proporcional entre ellos y la disponibilidad de néctar debido a la dependencia que tienen hacia este recurso (Abrahamczyk y Kessler, 2015; Bachi, 2008). Abrahamczyk y Kessler en el 2015 comprueban que aun con falta de diversidad floral, la comunidad se puede mantener mientras la abundancia de flores sea alta y la estructura de estas permita a los diferentes colibríes consumir el néctar. La disponibilidad de recursos está determinada en gran parte por la estabilidad climática a lo largo de las temporadas del año, debido a que el néctar puede variar a lo largo de los años o incluso en días debido al número de flores disponibles, siendo la relación colibrí-néctar muy dinámica (Abrahamczyk y Kessler, 2015; Ortiz-Pulido y Vargas-Licona, 2008; Partida *et al.*, 2012). Por ello, la predecibilidad del recurso es muy importante, ya que se ha observado que hábitats con mayor estabilidad climática y cambios no tan bruscos entre temporadas, como el bosque mesófilo de montaña

(humedad constante y temperatura moderadamente cálida), tienden a presentar recursos más predecibles y comunidades de colibríes con mayor diversidad (Abrahamczyk y Kessler, 2015; Bachi, 2008).

Las especies de colibríes suelen estar en simpatría, lo que quiere decir que dos o más especies viven en una misma área o tienen áreas de distribución sobrelapadas, y estas especies tienen encuentros (Rodríguez-Flores y Arizmendi, 2016). Es por eso que la disponibilidad de recursos en una escala espacio-temporal determina la presión a la que los competidores se enfrentan (Bachi, 2008; Rodríguez-Flores y Arizmendi, 2016). El recurso está distribuido en el ambiente de manera heterogénea y la repartición de éste se encuentra influenciado por factores conductuales, densidad de individuos, relaciones filogenéticas y eficiencia de los colibríes para explotar el recurso (Abrahamczyk y Kessler, 2015).

Además, los colibríes más grandes tienen mayores requerimientos energéticos, por lo tanto suelen establecer territorios y pueden influir en el uso de hábitat de especies más pequeñas (Bachi, 2008; Calsbeek y Sinervo, 2002; Rodríguez-Flores Y Arizmendi, 2016). Contrario a la distribución ideal libre en comunidades de aves propuesta por Fretwell y Lucas en 1970, en comunidades de colibríes se desarrolla más bien una distribución ideal despótica (Fretwell, 1972; Sutherland y Parker, 1985), pues los individuos dominantes controlan territorios de alta calidad, provocando que los recursos no sean de libre acceso para todos los individuos (Calsbeek y Sinervo, 2002).

Los colibríes generalistas (colibríes con un pico mediano, recto y ancho) son los que mejor se adaptan a la mayoría de los ambientes, debido a que con la morfología de su pico pueden explotar una gran cantidad de flores de diversas formas, incluyendo las no ornitófilas. También hay colibríes que pueden conseguir el néctar de forma ilegítima ya sea aprovechando una perforación en la flor o creándola (Abrahamczyk y Kessler, 2015).

## Competencia

Cuando un recurso es escaso, es decir su demanda es mayor que su oferta, se presenta competencia (Begon *et al.*, 2006). Los colibríes compiten por obtener el recurso néctar, muchas veces esto implica tener interacciones agonísticas entre ellos, este tipo de comportamiento es conocido como competencia por interferencia (Begon *et al.*, 2006, McCaffrey y Wethington, 2008, Wolf *et al.*, 1976). Es necesario recalcar que las

interacciones agonísticas entre colibríes no siempre son del tipo ataque de contacto directo, pues estas conllevan un mayor costo y riesgo (Téllez, 2018).

Cuando varias especies consumen un recurso en común, se establece una jerarquía de dominancia, la cual es el resultado de las interacciones agonísticas y las habilidades competitivas de cada individuo (Téllez, 2018). Debido a esto, el recurso suele ser aprovechado de diferente manera por cada individuo (Justino *et al.*, 2012, Stiles y Wolf, 1970). Algunos individuos son desplazados, ya sea espacial o temporalmente, por ejemplo, las especies subordinadas consumen los recursos más temprano o en parches periféricos o de menor recompensa por flor (Lara *et al.*, 2009). También puede producirse desplazamiento de uno de los sexos, por ejemplo, las hembras son aisladas hacia zonas bajas de las plantas (Lara *et al.*, 2009).

Las interacciones agonísticas son intra e interespecíficas, suelen ser más frecuentes cuando el ambiente es hostil y el recurso es escaso (Abrahamczyk y Kessler, 2015; Partida *et al.*, 2012). La composición de la comunidad también influye en las interacciones, ya que comunidades con mayor diversidad de especies tienen mayor diversidad morfológica y de comportamiento (Abrahamczyk y Kessler, 2015). Hay registros de comunidades con 28 especies en una misma área y hasta 35 especies en un punto a lo largo del año (Abrahamczyk y Kessler, 2015).

Existen principalmente dos estrategias de forrajeo: territorial y no territorial o rutero, además también se han propuesto tres niveles de dominancia: dominante, subdominante y subordinado (Rodríguez-Flores y Arizmendi, 2016). Un colibrí territorial defiende un área con recurso abundante, como consecuencia limita el acceso al recurso a otros individuos forzándolos a tener estrategias alternativas de forrajeo (Rodríguez-Flores y Arizmendi, 2016). Al defender un territorio también atacan a otras especies o grupos como pueden ser insectos o incluso a organismos que solo pasan por su territorio sin intención de consumir el néctar (Abrahamczyk y Kessler, 2015).

Establecer un territorio representaría la mejor estrategia por la gran cantidad de recurso concentrado, pero en realidad depende de la situación (Rodríguez-Flores y Arizmendi, 2016). Ser territorial es demandante, es una decisión del tipo costo-beneficio que involucra la disponibilidad de alimento (la cual cambia en el tiempo y el espacio), la cual está acoplada con la fenología floral (Bachi, 2008). De igual forma, la dominancia y competencia influyen en esa decisión, por lo que el organismo elige un recurso de mayor o menor calidad (Bachi, 2008). Así mismo, si un organismo tiene una baja tasa de victorias, lo conlleva a ser

sumiso y no involucrarse en peleas, por lo que suelen optar por la estrategia oportunista aun cuando sean de mayor tamaño, también pueden compartir recursos o bien ser expulsados con frecuencia (Téllez, 2018).

Por otra parte, los ruteros vuelan por circuitos y se alimentan de las flores disponibles, generalmente en parches de baja calidad o en algunos casos tienen acceso oportunista a un parche de alta calidad (Abrahamczyk y Kessler, 2015; Rodríguez-Flores y Arizmendi, 2016). Los colibríes ruteros se dividen a su vez en dos tipos: los de altas recompensas, estos tienen acceso a abundante energía y llegan a defender su ruta y por otro lado, están los ruteros de bajas recompensas, son colibríes pequeños con menores requerimientos energéticos que suelen forrajear flores no ornitófilas y menos agrupadas (Arizmendi y Ornelas, 1990; Feinsinger y Colwell, 1978; Rodríguez-Flores y Arizmendi, 2016).

El nivel de agresividad y dominancia de los colibríes influye en la estrategia que éstos usarán para conseguir su alimento (Rodríguez-Flores y Arizmendi, 2016). La dominancia no es estática, ya que varía a lo largo del ciclo de vida, de hecho, los colibríes suelen usar los dos comportamientos a lo largo de su ciclo de vida (Rodríguez-Flores y Arizmendi, 2016). Características como el sexo, edad y tamaño influyen en la dominancia, generalmente los machos adultos de mayor talla son los dominantes, ya que estos rasgos están relacionados con la habilidad competitiva de los organismos (Lara *et al.*, 2009; Rodríguez-Flores y Arizmendi, 2016; Rousseu *et al.*, 2014).

A pesar de la diversidad conductual de los colibríes y de las diferentes estrategias de forrajeo que evitan la superposición de nichos, las peleas son muy frecuentes (Abrahamczyk y Kessler, 2015; Gill, 2007). El comportamiento de los colibríes tiene cierta plasticidad, debido a que hay casos donde pueden ser territoriales en una determinada especie de planta y ruterio para otra (Rodrigues y Araujo, 2011). De acuerdo con el trabajo de Justino *et al.* (2012), el comportamiento territorial se observa en parches con una alta abundancia de flores, ya que cuando la abundancia de flores se reduce los colibríes abandonan el territorio. También se ha documentado que colibríes ruteros defienden sus rutas, aunque lo más común es que se alimenten en sitios de baja calidad y por lo tanto no haya interacciones agonísticas (Rodrigues y Araujo, 2011; Rodríguez-Flores y Arizmendi, 2016).

## Colibríes en ambientes urbanos

Actualmente en el continente americano, la urbanización avanza rápidamente y trae consigo la modificación de ambientes debido a la reducción o eliminación de hábitats, áreas verdes y cuerpos de agua (Argudo y Ríos, 2016; INEGI, 2017). Debido a estas alteraciones y al cambio climático, se han reportado efectos sobre la conducta en las aves, tales como modificaciones en los periodos de migración y reproducción; alteraciones en las interacciones biológicas y cambios en las distribuciones originales de las especies (Lara *et al.*, 2012). Las ciudades se consideran un ambiente rudimentario para la avifauna debido a que la actividad humana puede representar una nueva presión ecológica, como consecuencia esto beneficia a algunas especies y afecta a otras (Argudo y Ríos, 2016).

Una consecuencia importante de la urbanización es el desplazamiento de especies; la falta de recursos en zonas urbanas es motivo de la disminución de poblaciones de diversas especies, como consecuencia los organismos usan nuevos hábitats, ya que su hábitat original dejó de ser viable (Greig, 2017; Wethington y Russell, 2003). Algunos organismos no son desplazados porque logran adaptarse a este nuevo ambiente, la ciudad (Argudo y Ríos, 2016; Greig, 2017). En las ciudades es común ver a las aves interactuar con especies de plantas exóticas debido a que éstas suelen ser abundantes (Argudo y Ríos, 2016; Chace y Walsh, 2006). Otra particularidad de las ciudades es que crean microambientes que, en general, retienen calor, a este efecto se le llama “isla de calor” (Greig, 2017). Dicha retención de calor genera cierta estabilidad climática, es decir, que las variaciones de temperatura no son tan bruscas como lo son fuera de la ciudad (Bachi, 2008; Greig, 2017). Se ha visto que existe una tendencia a que las aves omnívoras permanezcan en las ciudades y por otro lado las especies nativas suelen verse más afectadas (Chace y Walsh, 2006; Greig *et al.*, 2017; Jordano y Bascompte, 2009).

La presencia humana conlleva a reducir la diversidad de especies de aves en la zona, particularmente en las ciudades (Argudo y Ríos, 2016). Las aves nectarívoras pueden verse afectadas por la urbanización, específicamente los colibríes, puesto que dependen de las flores en vista de que necesitan consumir néctar constantemente debido a su metabolismo acelerado (Arizmendi y Berlanga, 2014). Esto tiene mucho que ver con que los humanos suelen modificar la cantidad y extensión de las áreas verdes, así como la conectividad entre ellas (Argudo y Ríos, 2016). Por estas razones, la presencia humana afecta la distribución de las plantas, ya que hace una selección artificial de la vegetación y de su distribución siendo común el uso de plantas exóticas (Chace y Walsh, 2006).

De acuerdo con la guía de árboles comunes de la ciudad de México de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO, 2014) hay muchas plantas exóticas distribuidas en la ciudad, entre ellos la Jacaranda (*Jacaranda mimosifolia*), Roble Australiano (*Grevillea robusta*) y Escobillón rojo (*Callistemon citrinus*), cabe destacar que los colibríes suelen consumir frecuentemente el néctar producido por esas plantas. Estas mismas especies se encuentran en la Cantera Oriente y suelen ser visitadas por colibríes (Andrade, 2016).

Es importante destacar que en las ciudades existen recursos naturales y artificiales (estructuras y objetos de origen humano). La presencia de recursos artificiales tiende a favorecer a algunas aves, en especial a las generalistas (Avalos *et al.*, 2012; Bachi, 2008; Chace y Walsh, 2006). El suministro de alimento que aportan las ciudades permite reducir la mortalidad de algunas especies y aumentar su éxito reproductivo (Robb *et al.*, 2008). En el caso del néctar, se encuentra de forma natural en las flores y de forma artificial en los bebederos. Dichos bebederos suelen ser colocados por las personas con el fin de atraer colibríes, principalmente por su belleza y significado cultural, por lo cual se ha popularizado su uso en América (Arizmendi *et al.*, 2007; Sonne *et al.*, 2015). Los bebederos tienen un efecto de atracción muy alto, pues representan una gran cantidad de alimento concentrado en un área pequeña por lo que se puede considerar un recurso muy valioso, de hecho, se ha calculado que un bebedero es equivalente al néctar de entre 2000 y 5000 flores (Arizmendi *et al.*, 2007; Wilson, 2001).

Una de las ventajas más importantes en los bebederos artificiales es que el individuo incrementa la eficiencia con la que adquiere el recurso y minimiza el gasto energético (Téllez, 2018). A su vez, los bebederos suelen ser un recurso predecible debido a que las personas los lavan y rellenan frecuentemente (Avalos *et al.*, 2012). La intensidad y tiempo de defensa de un territorio tiene que ver con la calidad de este, por ejemplo, un recurso disperso (como un parche floral amplio) puede ser difícil de cuidar, ya que algunos colibríes oportunistas pueden acercarse a consumir el recurso de manera oportunista (Abrahamczyk *et al.*, 2015; Avalos *et al.*, 2012; Bachi, 2008). Es por esto que, los bebederos son una mejor opción para ser defendidos al ser un recurso concentrado en un área pequeña, además es un recurso superabundante, "casi infinito", tiene el efecto de ampliar el horario de actividad de los colibríes (Abrahamczyk *et al.*, 2015; Téllez, 2018). No obstante, el incremento de recursos artificiales podría influir en aspectos como la "sucesión urbana" (Bachi, 2008) Además, con el paso del tiempo y manteniendo los recursos fijos, como los bebederos lo permiten, el número de visitantes se estabilice y se mantenga (Sherman, 1913). Por otro

lado, Arizmendi *et al.* (2007) indica que los recursos extra y la baja competencia por el espacio en una ciudad, conllevan al incremento de la población de colibríes.

Colocar bebederos también tiene desventajas, entre ellas destaca que pueden propagar enfermedades. Así mismo, los depredadores pueden usar los bebederos como trampa, por lo que los colibríes están más expuestos y vulnerables al visitarlos frecuentemente. Una desventaja más tiene que ver con el hecho de que los bebederos suelen ser puestos cerca de casas o estructuras, lo cual aumenta la probabilidad de colisión contra ventanas (Téllez, 2018). Así mismo, los bebederos pueden crear una dependencia por parte de los colibríes que los visitan y estos pueden establecerse en una zona, el problema radica en que si se deja de colocar el bebedero, los colibríes estarían muy limitados en recursos (Téllez, 2018; Robb *et al.*, 2008).

## Justificación

Hay numerosos estudios sobre el comportamiento de colibríes en campo (i.e. Abrahamczyk y Kessler, 2015; Martínez, 2006; Arizmendi y Berlanga, 2014; Avalos *et al.*, 2012; Justino *et al.*, 2012), por lo que son bien sabidas las estrategias de forrajeo utilizadas, así como la frecuencia e intensidad de interacciones agonísticas.

Sin embargo, se sabe poco sobre el comportamiento de los colibríes en ciudades (i.e. Arizmendi *et al.*, 2007; Marzluff, 2014), uno de los trabajos más completos es el de Greig *et al.* (2017) que fue posible gracias a la ciencia ciudadana, quienes recopilaron datos del Project FeederWatch (PFW). La ciencia ciudadana es una nueva tendencia que ayuda a hacer estudios más completos. Sin embargo, en México aún no está lo suficientemente extendida. Existen estudios sobre el efecto de las poblaciones humanas en la naturaleza, pero se enfocan en estimaciones de diversidad y no ahondan en las interacciones biológicas (Rivera, 2014). Además, hay poca información sobre las consecuencias conductuales por utilizar los bebederos artificiales (Avalos *et al.*, 2012). Ya que la competencia por recursos impacta la estructura de comunidades y dado el inminente avance de la urbanización, es importante estudiar la conducta de los colibríes en el ambiente urbano (Lara, 2012; Téllez, 2018).

Estudiar el comportamiento de los colibríes en las ciudades es necesario para la comprensión y predicción de los efectos de la urbanización sobre ellos (Rivera, 2014).

Particularmente en el caso de la Ciudad de México, la principal ciudad del país, hay pocos estudios sobre la conducta territorial de los colibríes en un ambiente urbano (Arizmendi *et al.*, 2007). Por lo que es importante conocer si con la presencia de un recurso artificial se mantienen las mismas estrategias y conductas que en un ambiente natural.

El objetivo de este trabajo fue determinar la conducta que presentan los colibríes sobre tres recursos (flores, bebederos artificiales y agua) durante el inicio de la primavera en un área verde inmersa en la ciudad (La Cantera Oriente), además de reconocer cuales son las especies que participan en las interacciones presentes en estos ambientes, y categorizarlas en dominante o subordinada, para entender la dinámica que presenta este grupo en las ciudades.

## Materiales y métodos

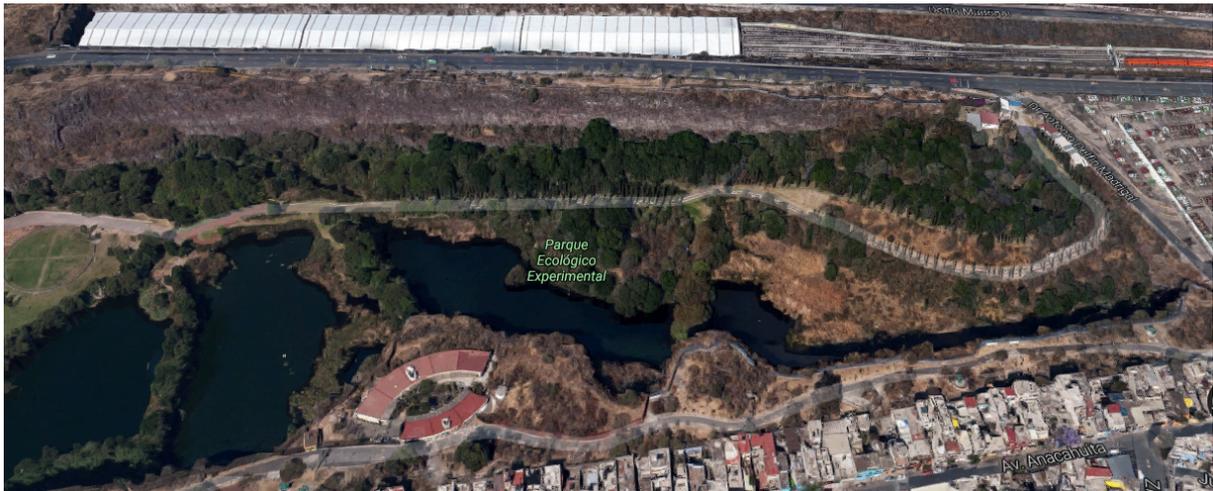
### Área de estudio

El estudio se realizó en la Cantera Oriente, lugar que pertenece a la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) de la UNAM. Como se muestra en la figura 1, se encuentra en el sur de la ciudad entre las coordenadas 19°14' y 19°18'N y 99°15' y 99°10'W (REPSA, 2020). Dicha zona, forma parte del derrame lávico del volcán Xitle (Lot, 2007).

Como antecedentes del área de estudio, la Cantera Oriente fue utilizada para explotar material basáltico entre 1970 y 1994, también se utilizó para colocar escombros del terremoto de 1985. Desde 1996 se integró a la REPSA, año desde que se inició la restauración de paisaje e introducción de diferentes plantas, principalmente exóticas. Hoy es la zona de amortiguación A3 de la REPSA, esto es un área sujeta al uso restringido para protección ambiental. Cabe destacar que si bien es un área protegida, sigue estando inmersa en la ciudad y hay actividad humana constante de bajo impacto (Lot, 2007).

El margen de altitud de la Cantera Oriente va de los 2,254 a los 2,292 msnm, presenta una precipitación anual media de 833 mm, y una temperatura media anual de 15.6°C. Con una extensión total de 82,904.19m<sup>2</sup> sobresalen los cuerpos de agua que conforman las zonas lacustres y humedales (42.43% del área), bordeado por una pared de basalto de hasta 40 m

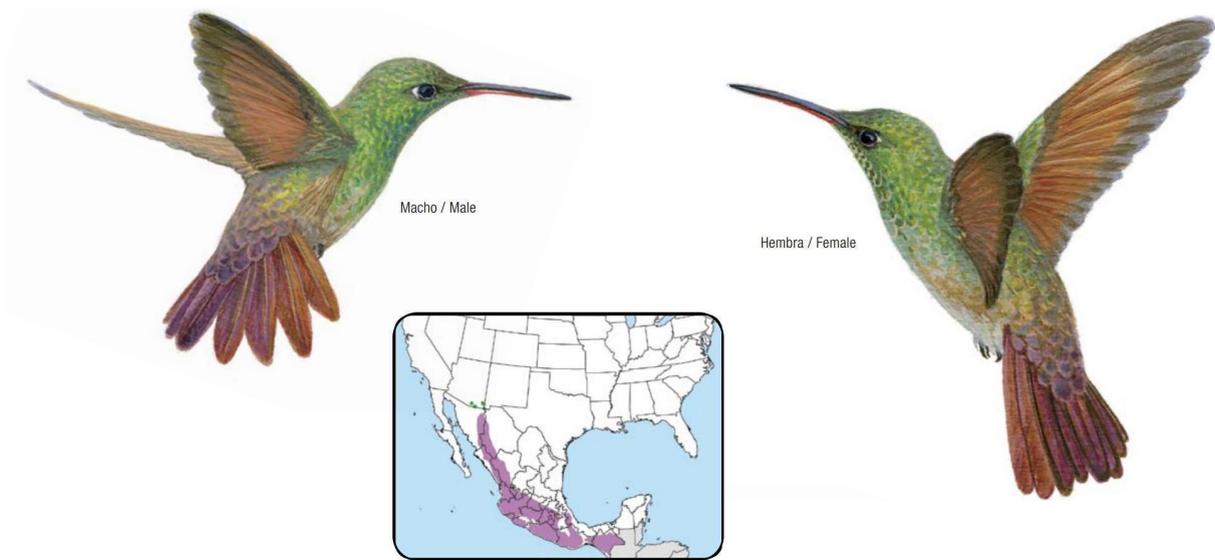
de altura. También hay otros tipos de zonas como la de jardines (2.30%), bosques y arbustos (49.74%) y finalmente hay unas zonas construidas (5.53%). En cuanto a la vegetación hay tanto especies nativas como exóticas, siendo más abundantes las exóticas (REPSA, 2021). Por su índole paisajística y la presencia de cinco cuerpos de agua, que suman una superficie total de 11,905m<sup>2</sup>, representa un refugio para la biota de la cuenca de la Ciudad de México, diferente al matorral xerófilo que caracteriza a la mayoría de la REPSA, lo que le atribuye un valor especial (Lot, 2007).



**Figura 1.** Área de estudio, Parque Ecológico Experimental Cantera Oriente. Foto tomada de Google maps el 24 de Abril del 2018.

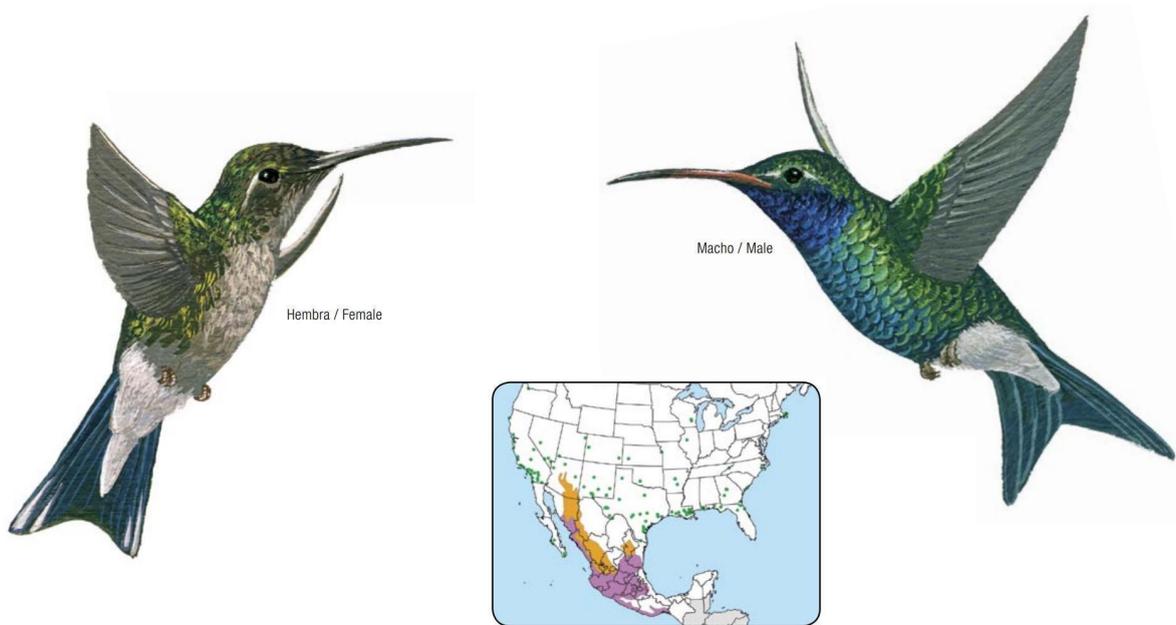
## Especies estudiadas

En el presente trabajo se estudiaron principalmente dos especies de colibríes, las que se encuentran con mayor frecuencia en La Cantera Oriente. La especie más común es *Saucerottia beryllina*, conocida comúnmente como Colibrí Berilo (Figura 2), es de tamaño mediano (9- 10 cm), pesa alrededor de 4.3 gramos y es una especie altamente territorial (Arizmendi y Berlanga, 2014; Lara *et al.*, 2012). No existe dimorfismo sexual, aunque la hembra es ligeramente más grande que el macho y su pico también suele ser más largo (Ornelas, 1995). Tiene una amplia distribución que va desde el noroeste, occidente, centro y suroeste de México hasta Guatemala y Honduras (Lara *et al.*, 2012). Es una especie migratoria altitudinal, aunque en el área de estudio esta especie es residente permanente (Lara *et al.*, 2012).



**Figura 2.** Macho y Hembra de la especie *S. beryllina*. Tomado y editado de Arizmendi y Berlanga 2014.

Por otro lado, está el colibrí pico ancho, *Cyananthus latirostris* (Figura 3), su tamaño es mediano (entre 9 y 10 cm), pesa entre 4 y 5 gramos (Arizmendi y Ornelas, 1990; Arizmendi y Berlanga, 2014). Presenta dimorfismo sexual: el macho tiene la gorguera azul, corona, nuca y espalda de color verde, el pecho color verde azulado, pico largo y recto rojo con la punta negra (Arizmendi y Berlanga, 2014). La hembra tiene la maxila negra y la mandíbula roja con la punta oscura, tiene una línea blanca detrás del ojo y un parche oscuro en la zona auricular, corona, nuca y espalda verde esmeralda, pecho y partes bajas de color gris pálido (Arizmendi y Berlanga, 2014). Es una especie parcialmente migratoria con movimientos del norte al sur durante el invierno. Es semiendémica en México, con poblaciones residentes en la ciudad de México (Arizmendi y Berlanga, 2014). Se distribuye desde el suroeste de Chihuahua hasta el suroeste de Chiapas que incluye extensas áreas del occidente y centro del país. En este caso para el área de estudio también es considerado residente permanente (Lara *et al.*, 2012).



**Figura 3.** Macho y Hembra de la especie *C. latirostris*. Tomado y editado de Arizmendi y Berlanga 2014.

## Especies presentes y número de visitas de colibríes al recurso en las tres áreas

Para el estudio se hicieron observaciones tres veces por semana durante cuatro semanas empezando el día 21 de Marzo del 2016. Se consideraron tres recursos diferentes: parches de flores (jacaranda, escobillón rojo, roble australiano), bebederos artificiales y canal de agua, siendo este último un recurso en el cual no se espera que haya territorialidad. Se seleccionaron dos áreas representativas por cada recurso siendo un total de seis áreas con una distancia entre ellas mínima de 50 metros (Figura 4). Se hicieron observaciones en cada área durante el pico de actividad de los colibríes, en la mañana 7-10 horas, en periodos de 30 minutos en cada punto. El primer día la observación empezó desde el área uno, el segundo día en el área dos y así sucesivamente. Se determinó qué especies estaban presentes y consumían el recurso, se registró el número de visitas al recurso y todas las interacciones agonísticas que hubo.



**Figura 4.** Puntos de observación. Flores: Área 1 (Jacaranda y Escobillón rojo) y 5 ( Roble australiano) ; Bebederos: Área 4 y 5; Agua: Área 1 y 6. Foto tomada de Google Earth el 30 de Abril del 2020.

Un colibrí se consideró territorial si permanecía en el área y tenía al menos una interacción agonística con otro organismo impidiéndole el acceso al recurso. Si solo visita el área para consumir el recurso y no se queda, fue considerado como no territorial.

Para los puntos con bebederos artificiales, se utilizó un bebedero de vidrio de 1 litro de capacidad por área, los cuales se llenaron con una solución de agua con azúcar de caña a una concentración de 20% de azúcar (Arizmendi y Berlanga, 2014). Los bebederos fueron colocados a una distancia no equidistante, además se lavaron y rellenaron 2 veces a la semana. Se utilizó el modelo de bebedero “BEST-1 32 OZ Hummingbird Feeder” con 8 boquillas de 6.00 x 6.00 x 9.00 pulgadas (Figura 5).

Para determinar la dominancia, se cuantificó el número de interacciones agonísticas de los colibríes intra e interespecífico durante el periodo de observación, además se tomó nota de qué especie u organismo inicia la interacción y cuántas veces ganaba.



**Figura 5.** Fotos de cada una de las áreas donde se hicieron las observaciones en la REPSA.

## Análisis

Se elaboraron cuatro tablas de contingencia con la frecuencia de visitas. Las primeras dos comparando la estrategia de forrajeo por áreas y por recurso y las últimas dos comparando la frecuencia de visitas al recurso de cada especie por área y por recurso.

Se aplicó el estadístico de  $\chi^2$  para evaluar la asociación entre los recursos y la estrategia de forrajeo, en total y por área. Después se aplicó para la frecuencia de visitas entre los recursos y las dos especies más comunes (*S. beryllina* y *C. latirostris*). Finalmente se compararon las estrategias de forrajeo para determinar si alguna es más común que la otra. Todo esto con ayuda del programa RStudio (R core team, 2020).

En los casos que fue posible, se midió el tiempo que cuidaban un territorio con ayuda de un cronómetro. Se elaboró una tabla de una entrada. Se calculó el tiempo promedio en el que cuidan un territorio y su desviación estándar.

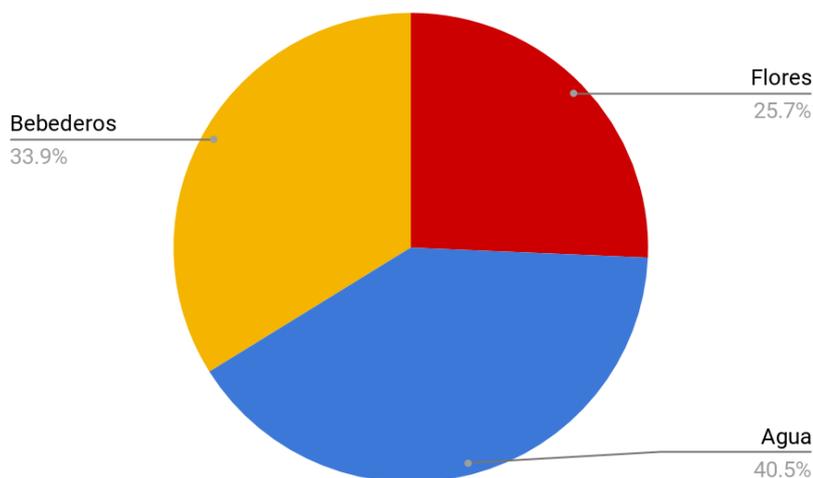
Se midió la temperatura a altura de pecho en todas las áreas al inicio y término de la observación con ayuda de una estación térmica marca Kestrel. Complementariamente se clasificó el día de acuerdo con las condiciones climáticas observadas de acuerdo a la siguiente clasificación: soleado, parcialmente nublado y nublado.

## Resultados

Durante el período de estudio, 36 horas de observación en total, se identificaron un total de cuatro especies de colibríes en los puntos observados, tres fueron residentes: *Saucerottia beryllina*, *Basilinna leucotis*, *Cyananthus latirostris*, y una migratoria (*Archilochus colubris*). *Saucerottia beryllina* fue la que más frecuentaba los recursos seguida por *C. latirostris*. Por el contrario, se obtuvo solo un registro de *B. leucotis* y uno de *A. colubris*.

Se registraron un total de 440 visitas a los tres recursos, de las cuales en 43 se presentaron interacciones agonísticas, esto representa que cerca del 10% de las visitas al recurso involucraron una conducta de territorialidad (Tabla 1). De las 440 visitas registradas, se lograron identificar 413 individuos, siendo 380 de la especie *S. beryllina* y 33 de *C. latirostris* (Tabla 2).

Los recursos fueron visitados de la siguiente forma: El recurso agua fue el que más visitas registradas presentó con 40.5% del total, seguido por los bebederos con un 33.9% y finalmente el parche de flores con un 25.7% (Figura 6).



**Figura 6.** Porcentaje de visitas a cada recurso analizado respecto al total (n=440).

Haciendo el análisis por recurso encontramos que no hay ningún recurso en específico en el cual haya más territorialidad, sino que en todos es similar (Tabla 1;  $X^2 = 4.38$  GL=2 P=0.094). Destaca que el recurso más visitado en sumatoria sea el agua, en vista de que hasta el

momento no hay reportes de que sea un recurso vital para los colibríes como lo es el néctar. Los colibríes que visitaban los cuerpos de agua, se sumergían y después se perchaban para acicalarse, por lo que la idea de que visiten los cuerpos de agua en busca de comida (insectos) se puede descartar para este estudio.

Tabla 1. Tabla de contingencia construida con la frecuencia de la estrategia de forrajeo (territorial y no territorial) observada por recurso.

	No Territorial	Territorial	Total
Flores	99	14	113
Agua	167	11	178
Bebederos	131	18	149
Total	397	43	440

Comparando las visitas entre especies por recurso encontramos que los recursos son visitados por ambas especies en una frecuencia similar (Tabla 2  $X^2=2.21$  GL= 2 P-value = 0.3297). El recurso 'parche de flores' obtuvo en conjunto 113 visitas, de las cuales se identificaron 96 visitas de *S. beryllina* y 6 de *C. latirostris* (Tabla 2). Dividiendo las visitas por especie de plantas, la jacaranda (*Jacaranda mimosifolia*) fue la planta más visitada con 89 visitas, lo que representa un 78.8% del total de visitas al recurso (Figura 7). En segundo lugar, en el roble australiano (*Grevillea robusta*) se contabilizaron 22 visitas (19.5%) y finalmente la planta con un número muy escaso de visitas, 2 (1.8%), fue el escobillón rojo (*Callistemon citrinus*).

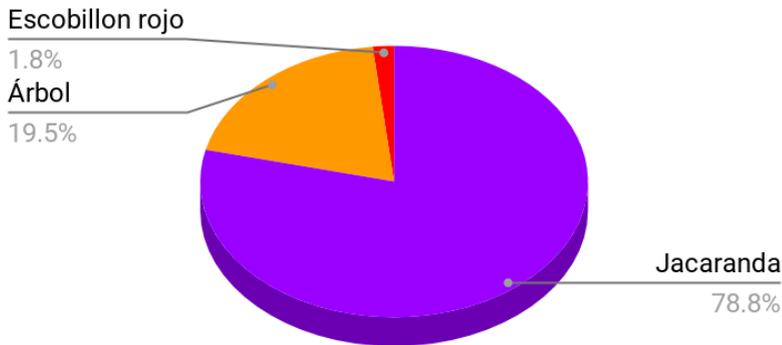
Tabla 2. Tabla de contingencia construida a partir de la frecuencia de especies por recurso.

	<i>S. beryllina</i>	<i>C. latirostris</i>	Total
Flores	96	6	102
Agua	157	18	175
Bebederos	127	9	136
Total	380	33	413

Los territorios se presentaron solo en dos especies de plantas: en la jacaranda (*J. mimosifolia*) se establecieron 12 territorios, por otro lado, en el roble australiano (*G. robusta*)

se establecieron únicamente dos casos de territorialidad. En el escobillón rojo no se presentó la conducta de territorialidad.

### Porcentaje de visitas por planta



**Figura 7.** Porcentajes de visitas de los colibríes a cada especie de planta

Algunos recursos presentaron visitas de otros grupos (bebederos y *G. robusta*), tales como otras especies de aves e incluso ardillas (Figura 8). En todas las áreas se presentó al menos un caso de territorialidad, el área 5 fue la que menos casos de territorialidad presentó, dicha área corresponde al recurso parche de flores donde se encuentran dos ejemplares del roble australiano, *G. robusta* (Figura 9). El roble australiano (*G. robusta*), tiene flores agrupadas de color naranja. En este árbol se registró el 19.5% de visitas del recurso 'parche de flores' (Figura 7). Sus características como ser el árbol más grande del género *Grevillea* (entre 18 y 35 metros de altura) y tener flores agrupadas de entre 8 a 15 cm de largo, lo hacen atractivo para la avifauna en general.



**Figura 8.** Fotos de los recursos siendo utilizados por otros grupos. A) *Diglossa baritula* utilizando el bebedero artificial del área 4. B) Mirlo primavera perchado en el roble australiano junto a un parche de flores, área 5. C) Calandria consumiendo (depredando) flores del roble australiano en el área 5. D) Ardilla consumiendo (depredando) flores del roble australiano.

Por otro lado, vemos que los bebederos (áreas 3 y 4), fueron más visitados que las flores (área 1 y 5). Se encontraron 18 territorios establecidos en bebederos, lo que representa el 41.9% del total. Debido a que las distancias entre los recursos estudiados no son iguales (figura 9). Esto puede influir en la selección del recurso por parte de los colibríes, pues el hecho de que los bebederos estén a corta distancia puede influir en su preferencia. Como consecuencia, el área de bebederos podría considerarse como una zona de alta calidad al haber varios relativamente cerca otorgando mayor disponibilidad de recurso a los colibríes. Así mismo, el área 4 fue la que tuvo más territorios establecidos, pero no fue el área con más visitas (Tabla 3). De acuerdo con el estadístico de  $\chi^2$  no todas las áreas son iguales en cuanto a territorialidad ( $\chi^2=15.07$  GL= 5 P-value = 0.01004).

Tabla 3. Frecuencia de la estrategia de forrajeo (territorial y no territorial) observada por

área.

	No Territorial	Territorial	Total
Área 1	79	12	91
Área 2	76	3	79
Área 3	60	2	62
Área 4	71	16	87
Área 5	20	2	22
Área 6	91	8	99
Total	397	43	440

Las áreas son similares en cuanto a las visitas por especie ( $\chi^2=2.53$  GL= 5 P-value = 0.7717). *Saucerottia beryllina* fue por mucho la especie que más visitó todos los recursos, ya que los visitó con una relación de 9 a 1 respecto a *Cynanthus latirostris* (Tabla 4).

Tabla 4. Tabla de contingencia. Frecuencia de observaciones de especies por área.

	<i>S. beryllina</i>	<i>C. latirostris</i>	Total
Área 1	75	5	80
Área 2	70	9	79
Área 3	58	4	62
Área 4	69	5	74
Área 5	21	1	22
Área 6	87	9	96
Total	380	33	413

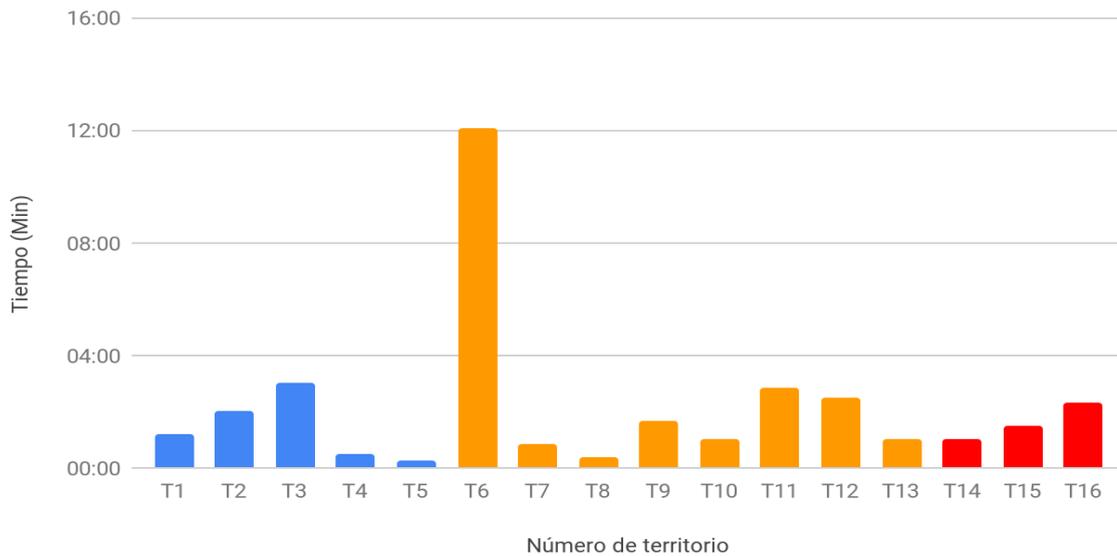
La especie dominante fue *Saucerottia beryllina* dado que fue la única que, al establecer y defender territorios, ganó el 100% de sus encuentros. Por otro lado *C. latirostris* no ganó ninguna batalla. De acuerdo con lo observado, el organismo que iniciaba la pelea era quien la ganaba, solo en cuatro casos ocurrió lo opuesto.

Con ayuda de la aplicación google earth, se midieron las distancias entre los recursos (Figura 9). Se puede observar que las áreas de los bebederos se encontraban más cerca entre sí (50 m aprox) y por otro lado las áreas del recurso 'parche de flores' eran las más alejadas entre sí y las que se encontraban hacia las afueras de la cantera.



**Figura 9.** Foto tomada y modificada de Google Earth. Distancia entre recursos. Verde: bebederos (49.49m); Azul: agua (286.06m) y Naranja: flores (301.28m).

En algunos casos se pudo medir el tiempo que un colibrí pasaba cuidando su territorio (Figura 10). Hubo dos territorios que se consideraron casos extremos debido a que en uno el colibrí estuvo más de 12 minutos en el área y otro donde solo estuvo 15 segundos. Eliminando esos dos casos, en promedio los territorios los defendían 2 minutos con 8 segundos (Error estándar +/-13.88 segundos)



**Figura 10.** Tiempo que duran los individuos de colibríes defendiendo un territorio en cada recurso.

La temperatura promedio general fue de 14.6°C (+/- 3 °C; n=100). La temperatura inicial promedio fue de 14.63 °C (+/- 3 °C; n=50) y la temperatura final promedio fue de 14.58 °C (+/- 3 °C; n=50). La temperatura más baja fue de 8.8 °C y la más alta de 20.5 °C.

## Discusión

### Especies presentes

La Cantera Oriente es un área verde protegida, inmersa en la Ciudad de México (CDMX). De acuerdo con el INEGI (2020) la vivienda en la Ciudad de México crece en promedio 1.2% anual y su población creció 0.4% en los últimos 10 años. A pesar del gran tamaño de la CDMX, la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) tiene registrado en la ciudad el 21% de las especies de colibríes del país (CONABIO, 2019).

En las ciudades grandes, como la CDMX, normalmente cambia la comunidad de aves a lo largo de los años, generalmente se reduce la diversidad y riqueza específica, algunas especies son desplazadas y otras nuevas se introducen, comúnmente las especies prevaletentes son generalistas (Argudo y Ríos, 2016; Chávez-Castañeda y Gurrola, 2009; Greig *et al.*, 2017). Esto se corrobora en el presente estudio, debido a que los colibríes

observados presentan un pico mediano y ancho, características que los hacen generalistas al poder consumir con eficiencia el néctar de una gran variedad de flores (Argudo y Ríos, 2016; Bachi, 2008; Lara *et al.*, 2012). Si bien la Cantera Oriente se encuentra en una zona densamente poblada dentro de la CDMX, desde 1996 comenzó su restauración con la introducción de plantas tanto nativas como exóticas y se ha convertido en un albergue para la avifauna de la ciudad (Lot, 2007). Esto ayuda a que se concentren en esta área muchas especies que viven en la ciudad. Calviño-Cancela (2006) considera que las ciudades deben ser consideradas como un ambiente nuevo en lugar de uno deteriorado. En este caso, se considera a la Cantera Oriente como un área de refugio, pero que los colibríes visitantes siguen bajo la presión y estrés que conlleva la ciudad, debido a que estos entran y salen frecuentemente de la Cantera Oriente.

En el presente estudio se registraron un total de cuatro especies de colibríes, dos de ellas fueron muy comunes (*S. beryllina* y *C. latirostris*) y las otras dos raras debido a que solo hubo un avistamiento de cada una (*B. leucotis* y *A. colubris*). Solo se registraron las especies que consumieron el recurso en las áreas destinadas para la observación, es por eso que el registro fue de cuatro especies diferentes. Las dos especies que participaron en interacciones agonísticas (*S. beryllina* y *C. latirostris*) son residentes permanentes, por otro lado *B. leucotis* también es considerado residente permanente y aunque está presente en la Cantera Oriente, es raro verlo consumiendo algunos de los tres recursos estudiados o en alguna interacción agonística. Finalmente está *A. colubris*, especie que migra en invierno hacia Panamá por lo que su estatus en la Ciudad de México es transitorio y en consecuencia, su avistamiento suele ser raro.

El valor del recurso es diferente para todos, es por eso que quien inicie la interacción debe estar seguro de poder ganar, esto explica por qué la mayoría de las veces quien inicia la interacción gana, aunque es una tendencia, el resultado no está predeterminado (Téllez, 2018). Tanto en el estudio Rodríguez-Flores y Arizmendi (2016) como en el presente, se presentó ese patrón: quien iniciaba la interacción es quien la ganaba. Se sabe que persecuciones largas tienen mayor probabilidad de que el intruso no regrese, pero esto implica gastar más energía (Téllez, 2018). Sin embargo, en el presente estudio no se pudo medir la intensidad de las interacciones porque muchas veces los colibríes salían del campo de visión una vez que iniciaban una persecución.

Haciendo algunas comparaciones de las especies descritas para la CDMX, en la Guía de aves comunes de la Ciudad de México están registradas nueve especies de colibríes (del Olmo *et al.*, 2013), de acuerdo con el registro actualizado de la CONABIO en la Ciudad de

México hay 16 especies (CONABIO, 2019) y finalmente, Chávez-Castañeda y Gurrola (2009) tienen un registro de 12 especies, en toda la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). Esto quiere decir que se observó una cuarta parte de las especies de colibríes registradas para la Ciudad de México y una tercera parte de las registradas en toda la REPSA. Lo anterior se puede explicar debido a que la Cantera Oriente forma parte de la REPSA, área donde también se encuentra el jardín botánico, una área de matorral xerófilo, todo esto hace de la REPSA una importante área verde en la Ciudad de México donde se concentra una gran cantidad de fauna (Chávez-Castañeda y Gurrola, 2009). Adicionalmente, el uso de bebederos en la cantera puede ayudar a que más especies de colibríes la visiten, pues está reportado por varios autores (Arizmendi *et al.*, 2007, Fuller *et al.*, 2008; Savard *et al.*, 2000) que el uso de comederos artificiales en las ciudades generalmente conlleva al aumento de las distribuciones y riqueza de las especies.

Debido al acelerado crecimiento de la Ciudad de México, en la REPSA se han observado variaciones temporales en la comunidad avifaunística (Chávez-Castañeda y Gurrola, 2009). El primer inventario formal en la REPSA lo realizó Ramos en 1974, 22 años antes de que la Cantera Oriente perteneciera a la REPSA, desde entonces ha habido entrada y salida de especies. Chávez-Castañeda y Gurrola en el 2009 actualizaron el inventario de la avifauna presente en la REPSA, 13 años después de que inició la restauración de paisaje en la Cantera Oriente, los autores registraron un total de 148 especies de aves, de las cuales 17 incorporan el néctar en su dieta. La familia Trochilidae, fue la tercera con mayor cantidad de especies, ya que se registraron un total de 12 especies que representan el 8.1% del total de especies en la REPSA. Específicamente en la Cantera Oriente, zona de amortiguamiento 3A, se han registraron 66 especies de aves (Chávez-Castañeda y Gurrola, 2009), lo que representa una cantidad considerable en comparación de los estudios hechos en el Parque Ecológico Xochimilco (PEX) y sus cercanías, Vázquez-Lozano (2018) registró 67 especies, de las cuales seis eran colibríes, en las áreas verdes cercanas al PEX; y Calderón (2011) registró 125 especies, de las cuales tres eran de colibríes en todo el PEX. Cabe destacar la importancia de la REPSA en la ciudad por la cantidad de especies que alberga que representa el 44% de las especies de aves de la Ciudad de México, esto puede ser atribuido a la extensión del área verde, a la presencia de cuerpos acuíferos y a la heterogeneidad de su paisaje (Chávez-Castañeda y Gurrola, 2009; CONABIO, 2019).

En 1990 Arizmendi y Ornelas realizaron un estudio en la estación de Biología “Chamela” perteneciente a la UNAM, las dos especies residentes (*C. latirostris* y *Amazilia rutila*) son similares de tamaño y en cuestión de dominancia y territorialidad, *C. latirostris* fue la menos abundante y la subordinada al ganar solo el 2.6% de sus encuentros. Dichos resultados se

asemejan a los de este estudio, pues de las especies residentes *S. beryllina* ganó el 100% de encuentros y *C. latirostris* perdió todos sus encuentros. Se ha registrado que *C. latirostris* puede ganar a sus conespecíficos y a otras especies (Márquez-Luna *et al.* 2018). Sin embargo, en este estudio no se pudo comprobar esto porque todas las interacciones observadas fueron contra *S. beryllina*.

Resulta interesante la historia de *S. beryllina* y *C. latirostris* en la REPSA, debido a que Arizmendi (1994a) hizo un estudio en la REPSA en donde reportó que la especie *C. latirostris* consumía 10 especies de plantas y *S. beryllina* solo consumía seis, además también registró que *C. latirostris* era una especie territorial y más abundante (Arizmendi *et al.*, 1994a; Vargas y Parra-Tabla, 2002). Actualmente, específicamente en la Cantera Oriente los papeles se invirtieron, pues *S. beryllina* consume más especies de plantas que *C. latirostris* y es más abundante y territorial (Andrade, 2016). Este cambio se le puede atribuir a que *S. beryllina* posiblemente ha logrado adaptarse mejor a la creciente urbe.

## Otros estudios en la REPSA

Existen estudios previos sobre colibríes en la REPSA como el de Arizmendi *et al.* (1994a) en el que registraron 13 especies de plantas visitadas por colibríes, debido a esto los autores concluyeron que la mayoría de colibríes de la REPSA son generalistas. No obstante, los autores no obtuvieron registros de que los colibríes visitan a la jacaranda (*J. mimosifolia*), sin embargo, sí registraron visitas al escobillón rojo (*Callistemon citrinus*) por las especies *Basilinna leucotis* y *Eugenes fulgens*. En contraste con lo anterior, en el presente estudio la jacaranda tuvo una gran cantidad de visitas, por otro lado, el escobillón rojo solo obtuvo visitas por parte de *Saucerottia beryllina*. El análisis respecto a la cantidad de visitas en la jacaranda y escobillón rojo se ahondará más adelante en el apartado de “Flores”.

Así mismo, Arizmendi *et al.* (1994a) registraron a otras aves consumiendo néctar (Piciformes y Passeriformes), sin embargo, las visitas de estos organismos fueron principalmente registradas en *Agave macroacantha*. No obstante, los autores no registraron a *Diglossa baritula* y esto resalta ya que es un organismo nectarívoro del que previamente se tenía registro (Ramos, 1974). Arizmendi *et al.* 1994a atribuyen la ausencia de *D. baritula* a la urbanización. Aunque no es el objetivo de esta investigación, es importante destacar

que *D. baritula* está nuevamente presente, fue registrada en el presente estudio consumiendo néctar tanto de flores como de bebederos (Ver figura 8a).

Uno de los trabajos más recientes en la Cantera Oriente es el de Andrade (2016) donde estudió la red de interacción planta-colibrí. Al igual que en este estudio, encontró que la especie más abundante y territorial es *S. beryllina*, también observó que tanto *S. beryllina* y *C. latirostris* son las especies más abundantes en la Cantera Oriente y son generalistas.

## Condiciones climáticas en la REPSA

Lugares con poco cambio estacional son óptimos para los colibríes, puesto que los recursos suelen ser más predecibles (Jáuregui y Heres, 2008; Téllez, 2018). Las ciudades pueden ser un lugar con poca estacionalidad, gracias a el efecto llamado “isla de calor” la temperatura es más estable y los recursos pueden ser más predecibles (Jáuregui y Heres, 2008). En este caso, la cobertura vegetal de la Cantera Oriente puede ocasionar que esta zona sea más templada que el resto de la ciudad, sin embargo la predictibilidad del recurso es otro factor a considerar. En ese sentido, la Cantera Oriente cuenta con bebederos artificiales que son cambiados regularmente, además del minucioso cuidado de las plantas por parte del personal, hacen que el recurso néctar sea un poco más predecible, lo que beneficia directamente a los colibríes en cuanto a la obtención de recurso alimenticio.

Los colibríes son sensibles a variaciones en la disponibilidad de energía y se ha visto que con ciertos niveles de temperatura se vuelve costoso conseguir néctar porque estos organismos gastan más energía en termorregulación y en otros procesos metabólicos (González-Gómez *et al.*, 2011). Así mismo, la temperatura también toma importancia para el forrajeo y para que se lleven a cabo interacciones agonísticas, ya que en temperaturas extremas cambia el costo-beneficio en las conductas de territorial y rutero (González-Gómez *et al.*, 2011; Téllez, 2018). La temperatura promedio que se registró durante el estudio fue de 14.6 °C, temperatura similar aunque con un grado de diferencia a la registrada por Lot (2007), quien registra una temperatura anual media de 15.6 °C en la Cantera Oriente. Al menos un par de autores (Téllez, 2018; González-Gómez *et al.*, 2011) han medido el número de interacciones de acuerdo con la temperatura y encontraron que alrededor de los 23 °C hay mayor actividad y en los extremos (16 y 32 grados) la actividad disminuye, esto debido a que en los extremos el gasto de energía es mayor y es mejor no involucrarse en peleas o bien que sean peleas de baja intensidad. En el presente estudio la

temperatura más baja registrada fue de 8.8°C y la más alta de 20.5°C en esas temperaturas no se registraron interacciones, las interacciones registradas a mayor temperatura fueron 2 alrededor de los 20°C.

En cuanto a las condiciones climáticas durante el estudio, se registró que la mayoría de los días fueron soleados, se sabe que la temperatura también está relacionada con el valor del recurso y su contenido energético (Téllez, 2018). Está reportado que en días soleados las plantas producen menos néctar, debido a que suelen tener menos agua disponible, ya que generalmente se evapora más rápido en días soleados (Justino *et al.*, 2012; Stiles y Freeman, 1993). La posible reducción en la disponibilidad de néctar, aunado a la gran cantidad de aves en la zona hacen que el recurso floral no sea tan atractivo como para establecer y defender un territorio. Lo anterior puede hacer que en estas circunstancias las flores sean un recurso de menor calidad que los bebederos, pues los bebederos son un recurso más predecible (Téllez, 2018). Lo cual puede ser una causa por la que los bebederos tuvieron mayor cantidad de visitas que el recurso “parche de flores”. Sin embargo, Téllez (2018) encontró que, aunque la mayoría de interacciones en su estudio fue con nubosidad alta, no hubo diferencias significativas en cuanto al número de peleas en sus categorías de nubosidad: alta, media y despejado.

## Conducta: interacciones agonísticas y estrategias de forrajeo.

Dado que establecer un territorio es una decisión que involucra tanto la disponibilidad de alimento como la dominancia, se puede decir que los recursos en la Cantera Oriente, en general, no suelen tener una relación de costo-beneficio favorable, ya que solo en pocas ocasiones los colibríes establecen territorios. Sin embargo, en el presente estudio no existen diferencias en cuanto a la estrategia de forrajeo por recurso, pero sí por área. La razón de que en algunas áreas haya mayor probabilidad de establecer territorios tiene que ver con que en la Cantera Oriente los recursos no están distribuidos de manera homogénea. Los bebederos, por ejemplo, están cerca de plantas como un ejemplar de jacaranda (*J. mimosifolia*) y varios individuos de plantas que también visitan los colibríes, como la mala mujer (*Wigandia urens*), lo que le da más valor a esa área. Además, en esa área (cuatro) hay varios bebederos relativamente cerca y como lo sugiere Stiles y Wolf (1970) la localización de las fuentes de néctar con relación a otras influye en la territorialidad, por lo que para un futuro estudio sería importante tomar eso en cuenta.

Cuando un colibrí establece un territorio suele defenderlo incluso de otras aves o insectos que se acerquen (Abrahamczyk y Kessler, 2015). Se ha señalado que los colibríes pueden coexistir con los insectos, es decir no los ahuyentan de sus territorios (Abrahamczyk y Kessler, 2015), en el presente estudio se observó este patrón, ya que no se registró alguna interacción de los colibríes con las abejas que frecuentaban el recurso.

Rodríguez-Flores y Arizmendi (2016) demuestran que en las comunidades de colibríes existen jerarquías, incluso dentro de una misma especie suele haber mayor dominancia en los individuos con los siguientes caracteres: mayor tamaño, machos y adultos, además, las autoras encontraron que los colibríes dominantes y subdominantes eran similares en tamaño; de medianos a grandes. Sin embargo, documentaron algunas excepciones como *Eugenes fulgens*, *Atthis heloisa*, *Selasphorus calliope* y *Selasphorus platycercus*, especies en las cuales la dominancia no cambio por sexo o edad. En el presente estudio el tamaño de las especies registradas es similar alrededor de 4-4.4 gramos para *S. beryllina* y 3-4 gramos para *C. latirostris*, por lo que ambos se consideraron de una talla mediana (tomando como referencia el tamaño de los colibríes de México). Las otras dos especies registradas (*B. leucotis* y *A. colubris*) no se tomaron en cuenta dado que no participaron en ninguna interacción agonística, sino que solo visitaron el recurso. En este caso solo se pudo identificar el sexo para *Cyananthus latirostris* por lo que no se puede tener un dato preciso si hubo algún sexo dominante, de igual forma no fue posible tomar datos de la edad para comparar la dominancia entre adultos y jóvenes. Respecto a la estrategia de forrajeo, *S. beryllina* presentó las dos conductas; rutero y territorial, además, fue dominante al ganar todos sus encuentros. Por otro lado, *C. latirostris* únicamente presentó la conducta de rutero y no hubo registro de que estableciera algún territorio por lo que se categorizó como subordinado.

La conducta de territorialidad no fue muy común, los territorios fueron defendidos por poco tiempo, y es que autores como Rousseu *et al.* (2014) proponen más factores que intervienen para establecer un territorio, como; si el recurso está a simple vista o escondido, pues esto puede facilitar su defensa. Además, los colibríes responden frecuentemente a cambios en el ambiente, por ejemplo a la disponibilidad del néctar y a la competencia, como consecuencia y dada su plasticidad en su conducta, los colibríes suelen tener rotaciones en sus estrategias de forrajeo (Arizmendi, 2007; Rodríguez y Araujo, 2011).

## Flores.

En la Cantera Oriente hay diferentes tipos de flores: como las del roble australiano (*Grevillea robusta*), jacaranda (*Jacaranda mimosifolia*), escobillón rojo (*Callistemon citrinus*), bastón de San Francisco (*Leonotis nepetifolia*), mala mujer (*Wigandia urens*), Sauce llorón (*Salix babylonica*), Flor de papel (*Bougainvillea glabra*), además de algunos ejemplares del género Ipomea, por mencionar algunas (Andrade, 2016). Esta variedad de flores está distribuida heterogéneamente, lo que les da a los colibríes numerosas opciones para conseguir el recurso alimenticio. Sin embargo, a pesar de esta variedad floral que podría reducir el solapamiento de nichos, Arizmendi *et al.* (1994b) reportaron que las aves de la REPSA, en general, establecen y defienden territorios.

Las flores de las plantas observadas eran del siguiente tipo; una no ornitófila (jacaranda) y las otras en forma de cepillo (roble australiano y escobillón rojo). De acuerdo con Abrahamczyk y Kessler (2015) los colibríes consumen como última opción las flores con corolas cortas o abiertas, debido a que estas flores suelen ser polinizadas por insectos y por lo tanto hay mayor competencia, aunado al hecho que contienen una menor cantidad de néctar. Dado que en los puntos observados no había flores ornitófilas, la jacaranda (*J. mimosifolia*) fue la planta con más visitas, obtuvo el 78.8% del total de visitas del recurso 'parches de flores'. Esto se puede explicar con el estudio de Greig *et al.* en el 2017 donde menciona que las flores pequeñas y abiertas, normalmente consumidas por artrópodos, pueden satisfacer la demanda energética de colibríes pequeños o medianos siempre y cuando se puedan consumir de manera eficiente y estén agrupadas. Como es en el caso de la jacaranda en el presente estudio, que su floración suele ser agrupada y muy abundante, aunque de corta duración (Gilman y Watson, 1993).

Por otro lado, está el escobillón rojo (*C. citrinus*), que suele tener visitantes como abejas, hormigas, avispas, polillas, mariposas y aves (Chauhan *et al.*, 2017), tiene una concentración de néctar promedio de 20% (Chauhan *et al.*, 2017). Dicha planta se encontraba presente en la Cantera Oriente y también estaba en floración durante el estudio, sin embargo, fueron pocas las visitas registradas. Esto se atribuye principalmente al bajo número de ejemplares presentes (dos) y que dichos ejemplares eran pequeños y estaban inmersos en un área boscosa, lo que los hace menos visibles. Aunado a esto, junto tenían

un ejemplar de jacaranda (*J. mimosifolia*), planta que llama más la atención y con mayor cantidad de flores (*obs. pers.*).

Se sabe que el roble australiano es atractivo para muchas especies de aves, en el estudio de MacGregor-Fors (2008) demuestra como plantas exóticas como el roble australiano albergan una gran cantidad de especies, incluso más que algunas especies nativas. Lo anterior se confirmó en el presente estudio, ya que particularmente en esta área donde se encontraba el roble australiano (área 5) se observó mayor presencia de otros organismos (Figura 8).

En general era frecuente ver artrópodos consumiendo el néctar de las flores de la REPSA, principalmente abejas (*Apis mellifera*). Pero en el roble australiano se veían, además, organismos como ardillas (*Sciurus aureogaster*) que más bien depredaban las flores completas (ver figura 8D) y otras aves nectarívoras como el picaflor canela, *Diglossa baritula*, y la calandria flancos negros, *Icterus abeillei*, especie de la cual se tiene registro fotográfico consumiendo flores de las jacarandas, roble australiano e incluso bebederos artificiales de acuerdo a lo consultado en Naturalista (2020) (Hortelano-Moncada *et al.* 2009). Había especies como *Turdus migratorius* que, si bien su dieta es principalmente de bayas e insectos, también tenía mucha actividad y presencia en el roble australiano. Todos estos organismos estaban constantemente consumiendo flores y perchados en el roble australiano, por lo que, si un colibrí quisiera establecer un territorio, sería demandante defenderlo. Debido a la gran actividad, se sugiere que hay una tendencia a consumir el recurso de manera oportunista, pues la inversión de energía para establecer y defender un territorio es muy alta (Sandlin, 2000).

Por otro lado, es sabido que los colibríes pueden optar por conseguir el néctar de forma ilegítima, ya que así tienen acceso más rápido a esa flor, algunos individuos pueden aprovechar algún hueco hecho por otra especie como *D. baritula* (Rodrigues y Araujo, 2011). Aunque *D. baritula* estaba presente, durante el estudio no se registró que los colibríes aprovecharán las perforaciones en las flores para el robo de néctar. Lo anterior se puede atribuir principalmente a que los colibríes del área de estudio son generalistas y pueden consumir las flores presentes con eficiencia.

Haciendo una recapitulación de conductas observadas en diferentes estudios (Abrahamczyk *et al.*, 2015; Arizmendi y Ornelas, 1990; Arizmendi *et al.*, 2007; Avalos *et al.*, 2012;

Rodríguez-Flores y Arizmendi, 2016), mencionan que los colibríes suelen visitar las flores que consumen con mayor eficiencia, esto ayuda a la reducción del solapamiento de nichos, sin embargo, es común que los colibríes establezcan territorios. En el área de estudio, la Cantera Oriente, las flores de la jacaranda (*J. mimosifolia*) se acoplan al pico de los colibríes presentes y pueden consumirlas con eficiencia, por lo cual este árbol puede ser un recurso valioso que vale la pena defender. Lo anterior se puede comprobar ya que en cuanto al recurso floral las jacarandas obtuvieron la mayoría de las visitas. Además, fue la planta con mayor registro de territorialidad (85.8%). Así mismo destaca el hecho de que durante el estudio, las flores de la jacaranda solo obtuvieron visitas de colibríes y abejas, no hubo registro que otros organismos lo consumieran, lo cual puede ser una coincidencia, ya que se sabe que otras aves y artrópodos la consumen.

Retomando el estudio de Rodríguez-Flores y Arizmendi (2016) casi todas las interacciones ocurrieron en parches con mucha densidad de flores, la interacción se presentaba cuando algún subordinado o subdominante intentaba visitar las flores. Así mismo, reportan casos donde los parches de flores no eran densos y los colibríes coexisten sin interacciones agonísticas, otros autores (Avalos *et al.*, 2012; Ortiz-Pulido y Vargas-Licona, 2008) también reportan que las peleas están asociadas a la abundancia del recurso néctar. En contraste con lo anterior, en el presente estudio las interacciones agonísticas se presentaron en los tres recursos y, aunque no fue medido, también hubo interacciones en lugares donde no había ningún recurso aparente por el cual pelear. Una posible explicación para dicho comportamiento es por la alta agresividad de *S. beryllina*. Por otro lado, se sabe que los colibríes llegan a defender sus territorios estando hasta 15 metros de distancia e incluso hay reportes de que defienden sus rutas, esto podría explicar las interacciones que ocurren en zonas donde no hay un recurso cercano el cual defender (Márquez-Luna *et al.* 2018; Abrahamczyk y Kessler, 2015). Otra posible explicación podría ser que los organismos estén sometidos a una alta presión debido a que las ciudades suelen ser ambientes hostiles aunado a que puede ocurrir el llamado “efecto del observador”. Este efecto explica como el que un organismo presencie una interacción agonística eleva sus niveles de cortisol (Magellan y Kaiser, 2010; Wilson *et al.*, 2011). Por lo que, sería interesante poder abordar esta variable en futuros estudios, para saber si este efecto influye en el comportamiento.

Rodrigues y Araujo en el 2011 realizaron un estudio en un bosque urbano, de las 35 especies de plantas observadas, 14 especies fueron consumidas por colibríes y la mayoría no presentaban el síndrome de ornitofilia, los autores concluyeron que la calidad y cantidad de flores fue similar en todas las especies de plantas. Además, los colibríes frecuentaban

por igual las plantas estudiadas. Sin embargo, la Cantera Oriente, al igual que en dicho estudio, está inmersa en la ciudad y hay una gran cantidad de especies exóticas que pueden ser consumidas por colibríes generalistas (*Leonotis nepetifolia*, *Callistemon citrinus*, *Grevillea robusta*, *Salix babylonica*, *Bougainvillea glabra*, *Eucalyptus globulus* y *Jacaranda mimosifolia*) y algunas nativas (*Wigandia urens* y *Ipomoea purpurea*). Si bien no fue posible medir la calidad del néctar de las plantas observadas debido al número reducido de ejemplares y al difícil acceso para recolectar las flores, la jacaranda fue la planta que más visitaron los colibríes. Hay que resaltar que la Cantera Oriente es una zona protegida y tiene el acceso restringido por lo tanto la flora está mejor cuidada que en los parques de acceso público.

## Bebederos

En general los bebederos fueron visitados con mayor frecuencia que los parches de flores, el único análisis que mostró diferencias en cuanto a territorialidad es en el que se compararon las áreas, por lo cual podemos decir que hay áreas que valen la pena defender, más allá de un recurso en específico. El área 4 (bebederos) es la que más vale la pena defender, recordemos que existen factores importantes como el lugar donde está ubicado el recurso y que tan fácil es defenderlo, que se toman en cuenta para establecer un territorio y en este caso ese bebedero tiene un acceso limitado debido a la vegetación que lo rodea, ver figura 5, lo que puede facilitar su defensa (Rousseu *et al.*, 2014).

Un estudio similar al presente es el de Téllez (2018), en el cual puso bebederos en una finca y grabó las interacciones entre colibríes que consumían el recurso. El autor describe que por la alta presencia humana y la poca cantidad de plantas ornitófilas, hubo más visitas e interacciones en los bebederos. El autor no encontró una evidente segregación temporal de las especies, observó que no disminuye la actividad de colibríes al mediodía (12 h) como normalmente ocurre en ambientes naturales, menciona que un lugar únicamente con bebederos es más homogéneo, pues hay factores constantes como la predictibilidad y la calidad del néctar y esto puede reducir la diversidad de especies. En este estudio los bebederos mantuvieron una concentración del 20% de sacarosa, se cree que este fue el motivo por el cual la mayoría de los territorios establecidos ahí. Contrario al estudio de Téllez (2018), la Cantera Oriente presenta diversidad de plantas, por lo tanto, es un lugar heterogéneo que favorece a que se presenten ambas conductas de forrajeo y a que haya menos interacciones agonísticas. Téllez (2018) registró una especie de *Saucerottia* (S.

*cyanifrons*), y al igual que en este estudio fue de las que más visitó los bebederos y estuvo involucrada en la mayoría de las interacciones, las cuales por lo regular eran intraespecíficas. El autor concluyó que al haber tantos individuos en la zona era menos común establecer territorios.

Por otro lado, el estudio de Avalos *et al.* (2012) demostró que tanto en bebederos como en parches de flores, existen interacciones agonísticas, sin embargo, describe que la especie dominante suele estar en los bebederos. En el caso de la Cantera Oriente la especie dominante fue *S. beryllina*, que además estuvo presente en todas las áreas con mayor frecuencia que la otra especie. No obstante, de acuerdo con McCaffrey y Wethington (2008), los colibríes prefieren las flores a los bebederos. En ese mismo sentido, está reportado por Arizmendi *et al.* (2007) y Téllez (2018) que los colibríes usan más los bebederos cuando hay baja oferta de plantas. De acuerdo con lo reportado por Andrade (2016) los colibríes en la Cantera Oriente consumen al menos nueve especies de plantas (*S. beryllina* consume el néctar de siete especies y *C. latirostris* de tres), por lo que probablemente la oferta de plantas de la que disponen los colibríes en la Cantera Oriente, dependiendo la época del año, es similar a la de los bebederos, pues no hubo diferencias en cuanto a la territorialidad entre estos 2 recursos. Dada la baja cantidad de registros de colibríes territoriales en el presente estudio, se puede inferir que la estrategia más común es ser rutero. Tomando esos datos y lo observado en el presente estudio, se puede decir que *S. beryllina* es una especie que llega a establecer territorios y también es rutero y *C. latirostris* es rutero y subordinado al visitar menos especies de flores.

En la Cantera Oriente, los bebederos han sido puestos con regularidad desde junio del 2011. De acuerdo con Arizmendi *et al.* (2007) los bebederos representan una competencia para las plantas debido a que alejan a los colibríes de ellas. Si bien los bebederos son un recurso extra que conlleva al aumento de población de colibríes, existen consecuencias por su uso. Avalos *et al.* (2012) registraron que los colibríes dominantes en bebederos tenían poca carga de polen, en este mismo estudio los autores sugieren que el uso prolongado de los bebederos podría afectar comportamientos como migración y territorialidad, además de las interacciones mutualistas entre colibríes-plantas.

Otro estudio que apoya lo anterior es el de Greig *et al.* (2017), quienes estudiaron el impacto del uso de bebederos en la ciudad, recopilaron datos del programa de ciencia ciudadana Project FeederWatch (PFW) de cuatro ciudades (Arizona, California, Oregon y

Washington) de tres años no consecutivos (1997, 2005 y 2013). La población de *Calypte anna* (colibrí de Ana), se incrementó junto con el uso de bebederos en la ciudad. Esto confirmó que existe una correlación positiva entre la abundancia de colibríes y el número de bebederos presentes en la ciudad. El colibrí de Ana redujo su migración considerablemente entre el año 1997 y 2013, se consideró el efecto isla de calor como posible causa, pero esa idea se rechazó, ya que *C. anna* se encontraba tanto en la ciudad, como en las afueras, donde la temperatura era muy baja. Finalmente, la reducción en la migración se atribuyó a los bebederos artificiales, debido a que, al tener mayor cantidad de recurso en la ciudad no hay necesidad de migrar a otro lugar en busca de alimento. En la Cantera Oriente las dos especies más comunes son consideradas residentes por lo que se cree que el continuar y aumentar el uso del bebedero debería ayudar a aumentar su población. Por otro lado, habría que hacer estudios a largo plazo para ver si incrementa la población de colibríes migrantes.

## Agua

Se presentaron interacciones agonísticas en los tres recursos, incluyendo el recurso agua. En este recurso no se esperaba que hubiera interacciones, ya que el agua es un recurso abundante en el área de estudio y no es tan indispensable para la supervivencia de los colibríes como lo es el néctar. Debido a esto se cree que no hay razones para gastar energía defendiendo el recurso agua. Sin embargo, fue el recurso que recibió la mayoría de visitas y el que menos interacciones agonísticas presentó, 11 en total, pues se establecieron una cuarta parte de los territorios registrados en el estudio.

Dado que las interacciones suelen estar asociadas al recurso néctar, resulta interesante el hecho que se presenten interacciones agonísticas en este recurso. Una posible explicación es que de acuerdo con Ortiz-Pulido y Vargas-Licona (2008), los colibríes eligen puntos específicos en el cuerpo de agua. El autor menciona que los colibríes parecen preferir corrientes de agua para bañarse en lugar de agua estancada. Lo anterior concuerda con lo observado por Trombulak (1983), quien observó que los colibríes se reunían en un punto específico para bañarse, este punto tenía agua en movimiento, era poco profundo y estrecho. Trombulak (1983) reporta que había otros puntos similares, sin embargo, siempre iban al mismo lugar, encontró que otros autores como Lamb (1925) y Wagner (1946) reportaron ensambles de colibríes en cuerpos de agua con condiciones similares a las

descritas anteriormente. No obstante, estos ensambles de colibríes son variables, no siempre están los mismos individuos (Trombulak, 1983). En cuanto a la conducta, Trombulak (1983) reporta que había interacciones agonísticas ocasionales, sin embargo, era frecuente ver colibríes perchados unos muy cerca de otros. Por lo que puede ser difícil decir si defienden o no territorios. Este mismo comportamiento fue observado en el presente estudio, en ocasiones había interacciones agonísticas, pero a la vez se perchan uno junto del otro. Es muy posible que los sitios con agua en movimiento tipo corriente sean escasos en la ciudad, incluso más que el recurso néctar, por lo que hay tantas visitas y consecuentemente, peleas ocasionales. Así mismo, en la Cantera oriente también son pocos los sitios con agua en movimiento, esto aunado a la alta agresividad de *S. beryllina* puede explicar el que se observen peleas por el recurso agua.

## Filogenia en interacciones agonísticas

Los factores filogenéticos también tienen importancia en el ensamble de comunidades, especialmente en condiciones de ambiente severas como lo puede ser una ciudad, pues existe la teoría de que si las especies competidoras están distanciadas genéticamente, esto puede influir en el resultado de la interacción y la dominancia (Abrahamczyk y Kessler, 2015). El otro factor que se considera es el tamaño, pero la diferencia corporal puede ser pequeña, ya que su masa puede cambiar mucho de un día a otro. En este caso puede ser que el factor filogenético no influya mucho, principalmente porque la diferencia filogenética entre *S. beryllina* y *C. latirostris* no es tan grande, ambos pertenecen al clado de esmeraldas (Márquez-Luna *et al.* 2018). De acuerdo con McGuire *et al.* en 2014 clasificaron los nueve clados de los colibríes de mayor a menor dominancia, los tres clados de mayor dominancia fueron: esmeraldas > gemas de montaña > mangos.

Márquez-Luna *et al.* en el 2018 al analizar interacciones entre especies distante genéticamente, encontraron que la distancia genética no influye, pero si existe un patrón en el que los colibríes de mayor talla ganaron el 74% de los encuentros, ese patrón se aproxima a lo reportado en otros estudios (Justino *et al.*, 2012; Rodríguez-Flores y Arizmendi, 2016). Las especies observadas en este estudio no tienen una gran diferencia de peso, ya que ambas especies pesan alrededor de 4 gramos. Además, recordemos que antes en la REPSA *C. latirostris* era territorial, situación que ha ido cambiando con los años.

En la literatura diferentes autores (i.e. Andrade, 2016; Márquez-Luna *et al.*, 2018; Lara *et al.*, 2012) han reportado la especie *Saucerottia beryllina* como agresivo, dominante y territorial, además explota muchos recursos (generalista). Así mismo, Tiembout (1992) observó este mismo patrón de agresividad con una especie del mismo género (*S. saucerrottei*). Lo anterior concuerda con la alta agresividad de *Saucerottia beryllina* reportada en el presente estudio. Recordemos que en este caso se presentaron interacciones agonísticas fuera abundante o no el recurso e incluso en lugares donde no hay ningún recurso aparente por el cual pelear. La especie *S. beryllina* es común en la ciudad de México, lo que sugiere que tienen una gran capacidad de adaptación a ambientes alterados por humanos.

## Otros aspectos de los bebederos

Finalmente, otro factor que puede influir en la conducta de los colibríes es la falta de estandarización en la preparación de los bebederos. En general, las personas que emplean los bebederos suelen usar diferentes métodos, algunos compran preparaciones que contienen colorantes, otros los hacen una solución al 20% de azúcar en agua y algunos llegan a utilizar miel. El hecho de que las personas utilicen métodos para llenar los bebederos y diferentes modelos, podría representar cierta confusión para los colibríes, en vista de que algunos serán de mejor calidad que otros e incluso alguno podría estar mal lavado y representar una amenaza para el colibrí.

Esto viene al caso por el estudio de Sandlin en el 2000, menciona que los organismos pueden hacer uso de las señales para predecir la calidad del recurso, lo que les ayuda a hacer un forrajeo más eficiente. Esto lo comprobó manipulando bebederos, marcando de una forma específica los bebederos de mayor calidad. Los colibríes se dirigían a los bebederos de mejor calidad, al cambiar las marcas los colibríes ya no sabían cuáles eran de mejor calidad y visitaban todos por igual. Ante estas señales confusas las especies subordinadas dejaron de visitar los bebederos pues se encontraban más frecuentemente con especies dominantes. Por lo anterior sería conveniente hacer un estudio para saber qué tipo de bebederos usan las personas de la ciudad y cómo preparan el néctar. Ya que seguramente eso influye en el uso de los bebederos. Así mismo, Márquez-Luna *et al.* (2017) hicieron un estudio similar en el que observaron como las hembras de *Calothorax lucifer* pueden modificar su conducta agonística y de forrajeo a lo largo del tiempo de acuerdo con

la experiencia reunida a lo largo del tiempo sobre la calidad de los recursos presentes en el ambiente. De hecho, en el estudio de Téllez (2018) utilizó diferentes modelos de bebederos y notó que en modelos con menor número de boquillas había más interacciones y que las especies dominantes defienden los bebederos con mayor número de boquillas.

## Conclusiones:

Aunque la Cantera Oriente tiene registros de varias especies de colibríes y se observaron cuatro en el presente estudio, *C. latirostris* y *S. beryllina* son las especies más comunes y las que principalmente visitan los recursos observados. *S. beryllina* presentó ambas conductas, territorial y rutero. En cambio *C. latirostris* es una especie subordinada y solo presentó la conducta de rutero.

A pesar de que *C. latirostris* y *S. beryllina* son de tamaño similar, *S. beryllina* fue la más dominante, esta especie es muy agresiva y suele defender territorios, es por eso que fue la única especie que estableció territorios.

De las tres especies estudiadas de plantas, la jacaranda (*J. mimosifolia*) fue la planta más visitada de las plantas observadas, debido a que el néctar de sus flores puede ser consumido con eficiencia y hay menos organismos de otros grupos consumiéndola. Así mismo, los bebederos recibieron más visitas que las plantas, ya que son un recurso concentrado y solamente algunas abejas y *D. baritula* llegan a consumir también los bebederos

Los colibríes llegan a establecer territorios en ciertas áreas de la cantera, específicamente en áreas donde hay muchos recursos, como en una de las áreas de bebederos, ya que fue donde más se presentó la conducta de territorialidad, debido a que habían otros bebederos y flores cerca que aumentaban el valor de su área.

Los cuerpos de agua con corriente son atractivos para los colibríes, ya que fue el recurso con más visitas en total. Dichos cuerpos de agua suelen ser escasos en la ciudad de México, por lo que concentran una gran cantidad de visitas en este recurso. A pesar de no ser aparentemente un recurso vital, se presentaron interacciones agonísticas debido a la gran concurrencia en este recurso.

La Cantera Oriente es un área verde grande con cuerpos de agua en la ciudad en donde se suelen concentrar muchas aves, por lo tanto, algunos recursos pueden verse saturados y defenderlos puede resultar muy demandante.

## Literatura citada

- Abrahamczyk S. y M. Kessler. 2015. Morphological and behavioural adaptations to feed on nectar: how feeding ecology determines the diversity and composition of hummingbird assemblages. *J. Ornithol.*, 156: 333–347.
- Andrade R. R. 2016. Red de interacción planta-colibrí en la Cantera Oriente, zona de amortiguamiento de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), Ciudad de México. Tesis de licenciatura. FES Iztacala, Universidad Autónoma de México.
- Argudo V. y C. Ríos. 2016. "Influencia del paisaje urbano sobre la comunidad de aves en el sistema ripario de la ciudad de la ciudad de Cuenca". Tesis de licenciatura. Facultad de ciencia y Tecnología, Universidad del Azuay, Ecuador.
- Arizmendi M.C., A. Espinosa, J.F. Ornelas, A. Morales, I. Acosta, J. Moreno Y L. Pérez. 1994a. Plantas polinizadas por Colibríes en el Pedregal de San Angel. En: A. Rojo (Eds.). **Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo**. UNAM, México, 293-300.
- Arizmendi M.C., C. Monterrubio-Solís, L. Juarez, I. Flores-Moreno y E. López-Saut. 2007. Effect of presence of nectar feeders on the breeding success of *Salvia mexicana* and *Salvia fulgens* in a suburban park near to Mexico City. *Biol. conserv.*, 136: 155-158.
- Arizmendi M.C., J.F. Espinosa de los Monteros y A. Ornelas. 1994b. Las aves del Pedregal de San Angel. En: Rojo A. (editor). **Reserva ecológica "El Pedregal de San Ángel"**, ecología historia natural y manejo. Universidad Nacional Autónoma de México, México, 239- 260.
- Arizmendi M.C. y H. Berlanga. 2014. **Colibríes de México y Norteamérica. Hummingbirds of Mexico and North America**. Edit Conabio, México, 160 pp.
- Arizmendi M.C. y J. F. Ornelas.1990. Hummingbirds and their floral resource in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica*, 22 (2):172-180.
- Avalos G., A. Soto y W. Alfaro. 2012. Effect of artificial feeders on pollen loads of the hummingbirds of Cerro de La Muerte, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 60: 65-73.
- Bachi A. 2008. Applying Community Ecology to Manipulate and Conserve Hummingbird Diversity in Urban Habitats. Tesis doctoral. Facultad del Departamento de Ecología y Biología Evolutiva. The University of Arizona, USA.

- Begon M., C.R. Townsend y J.L. Harper. 2006. **Ecology: from individuals to ecosystems**. Edit Blackwell Publishing, 4 edición, Reino Unido, 738pp.
- Calderón J. R. 2011. Distribución y uso de hábitat de la avifauna en “La Ciénaga grande” de Xochimilco y su utilidad para la educación ambiental. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana.
- Calsbeek R. y B. Sinervo. 2002. An experimental test of ideal despotic distribution. *J. Anim. Eco.* 71: 513-523.
- Calviño-Cancela M. 2006. Time-activity budgets and behaviour of the Amazilia hummingbird, *Amazilia amazilia* (Apodiformes: Trochilidae) in an urban environment. *Rev. Biol. Trop.*, 54(3): 873-878.
- Camfiel, A. F. 2006. Resource value affects territorial defense by Broad-tailed and Rufous hummingbirds. *J. Field Ornithol.*, 77(2): 120-125.
- Chace J. F. y J. Walsh. 2006. Urban effects on native avifauna review. *Landsc. Urban Plan.*, 74: 46-69.
- Chauhan S., SVS Chauhan y L. Galetto. 2017. Floral and pollination biology, breeding system and nectar traits of *Callistemon citrinus* (Myrtaceae) cultivated in India. *S. Afr. J. Bot.*, 111: 319-325.
- Chávez-Castañeda N. y M. Gurrola. 2009. Avifauna. En A. Lot y Z. Cano-Santana (Eds). **Biodiversidad del Ecosistema del Pedregal de San Ángel**. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., 261-275.
- CONABIO. 2014. Guía de campo Árboles comunes de la Ciudad de México. Revisado el día 20 de diciembre del 2020: [https://www.biodiversidad.gob.mx/Difusion/cienciaCiudadana/urbanos/pdf/GuiaArboles\\_v3.pdf](https://www.biodiversidad.gob.mx/Difusion/cienciaCiudadana/urbanos/pdf/GuiaArboles_v3.pdf)
- CONABIO. 2019. Especies de aves en la Ciudad de México. Revisado el día 4 de Diciembre del 2020 en: [http://avesmx.conabio.gob.mx/EspeciesRegion.html#ESTADO\\_9](http://avesmx.conabio.gob.mx/EspeciesRegion.html#ESTADO_9)
- Faegri K. y L. van der Pijl. 1971. **The principles of pollination ecology**. Pergamon Press, Oxford, 243pp.
- Feinsinger P. y R. Colwell. 1978. Community organization among Neotropical Nectar-Feeding Birds. *Am. Zool.*, 19(4): 779-795.
- Fretwell, S. D. 1972. **Populations in Seasonal Environment**. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 219pp.
- Fretwell S.D. and Lucas H.L. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor.*, 19: 45–52.

- Fuller R.A., P.H. Warren, P.R. Armsworth, O. Barbosa y K.J. Gaston. 2008. Garden bird feeding predicts the structure of urban avian assemblages. *Divers. Distri.*, 14(1): 131-137.
- Gill F. 2007. **Ornithology**. W. H. Freeman Company. USA, New York. 720p
- Gilman, E. F., y Watson, D. G. 1993. *Jacaranda mimosifolia*. Fact Sheet ST-317. *Environmental Horticulture Department, University of Florida, Gainesville*.
- González-Gómez P. L., N. Ricote-Martinez, P. Razeto-Barry, I.S. Cotorás y F. Bozinovic. 2011. Thermoregulatory cost affects territorial behavior in hummingbirds: a model and its application. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 65(11), 2141–2148.
- Google Earth. Captura de pantalla tomada el 30 de Abril del 2020: <https://earth.google.com/web/@19.31815343,-99.17289331,2264.63464038a,622.61160038d,35y,259.07501307h,0t,0r>
- Greig E. I., E. M. Wood y D. N. Bonter. 2017. Winter range expansion of a hummingbird is associated with urbanization and supplementary feeding. *Proc. R. Soc. B*, 284: 0256.
- Hortelano-Moncada Y., F. Cervantes y A. Trejo-Ortiz. 2009. Mamíferos silvestres de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel en Ciudad Universitaria, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. *Rev. Mex. biodivers.*, 80(2): 507-520.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2017. Anuario estadístico y geográfico por entidad federativa 2017. Instituto Nacional de Estadística y Geografía, Vivienda y Urbanización, México, 638pp.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2020. Censo de población y vivienda 2020. Revisado el día 2 de febrero del 2021 en: [https://www.inegi.org.mx/contenidos/saladeprensa/boletines/2021/EstSociodemo/ResultCenso2020\\_CdMx.pdf](https://www.inegi.org.mx/contenidos/saladeprensa/boletines/2021/EstSociodemo/ResultCenso2020_CdMx.pdf)
- Jáuregui O, y M.E. Heres. 2008. El clima/bioclima de un parque periurbano de la Ciudad de México. *Invest. Geog.*, 67: 101-112.
- Jordano P., D. Vázquez y J. Bascompte. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En: R. Medel, M. Aizen y R. Zamora (Eds) **Ecología y evoluciones de interacciones planta-animal**, 17-41.
- Justino G. D., K. P. Maruyama y E. P. Oliveira. 2012. Floral resource availability and hummingbird territorial behaviour on a Neotropical savanna shrub. *J. Ornithol.*, 153: 189–197.
- Lamb C. C. 1925. Observations on the Xantus Hummingbird. *Condor*, 27:189-92.

- Lara C., K. Lumbreras y M. González. 2009. Niche partitioning among hummingbirds foraging on *Penstemon roseus* (Plantaginaceae) in central Mexico. *Ornitol. Neotrop.*, 20: 73-83.
- Lara C., Feria-Arroyo T., Dale J., Muñoz J., Arizmendi M. del C., Ornelas J., Ortíz-Pulido R., Rodríguez-Flores C., Díaz-Valenzuela R., Martínez-García V., Díaz-Palacios A., Partida R., Enríquez P., Rangel-Salazar J. y Schoundube J. 2012. Potential Effects of Climate Change in the Distribution of Hummingbirds: A Study FCASE with Hummingbirds from the Genus *Amazilia* and *Cyananthus*. *Ornitol. Neotrop.* 23: 57-70.
- Lot A. 2007. **Guía Ilustrada de la Cantera Oriente Caracterización ambiental e inventario biológico**. México Secretaría Ejecutiva de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel coordinación de la investigación científica Universidad Nacional Autónoma de México, 538 pp.
- MacGregor-Fors I. 2008. Relation between habitat attributes and bird richness in a western Mexico suburb. *Landsc. Urban Plan.*, 84(1): 92–98.
- Magellan K. y H. Kaiser. 2010. The function of aggression in the swordtail, *Xiphophorus helleri*: resource defence. *J. Ethol.*, 28: 239-244.
- Márquez-Luna U., C. Lara, P. Corcuera, y P. Valverde. 2018. Efecto del tamaño corporal y distancia evolutiva en las interacciones agonísticas de colibríes (Trochilidae). *Rev. Mex. biodivers.*, 89(1), 149-162.
- Márquez- Luna U., C. Lara, R. Ortiz-Pulido. 2017. La calidad del néctar afecta la conducta territorial y de forrajeo en hembras del colibrí lucifer (*Calothorax lucifer*): un experimento. *Ornitol.*, 28:67-75.
- Martínez V. 2006. Interacciones colibrí planta en tres tipos de vegetación de la Reserva de la Biósfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura. Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Marzluff J. 2014. **Avian Urban Ecology behavioural and physiological adaptations** edited by Gil D. y H. Brumm. Oxford University Press. Oxford, United Kingdom, 683-684.
- McCaffrey R. E. y S.M. Wethington. 2008. How the presence of feeders affects the use of local floral resources by hummingbirds: A case study from southern Arizona. *Condor* 110(4): 786-791.
- McGuire J., C. Witt, J.R. Remsen, A. Corl, D. Rabosky, D. Altshuler y R. Dudley. 2014. Molecular Phylogenetics and Diversification of Hummingbirds. *Curr. Biol.*, 24: 190-196.

- Naturalista. 2022. Calandria Flancos negros (*Icterus abeillei*). Revisado el día 9 de Mayo del 2020 en: [https://www.naturalista.mx/taxa/9342-Icterus-abeillei/browse\\_photos](https://www.naturalista.mx/taxa/9342-Icterus-abeillei/browse_photos)
- del Olmo L., E. Roldan y E. Domínguez. 2013. **Aves comunes de la Ciudad de México**. Edit Bruja del Monte, México. 94-101
- Ornelas J. F. 1995. Radiation in the genus *Amazilia*: A comparative approach to understanding the diversification of hummingbirds. Tesis de Doctorado. Facultad del Departamento de Ecología y Biología Evolutiva Universidad de Arizona.
- Ornelas J. F. 1996. Origen y Evolución de los Colibríes. Ciencias 42: 38-47
- Ortiz-Pulido R y G. Vargas-Licona. 2008. Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores con escalamiento espacio-temporal. Ornitol. Neotrop., 19: 473-483.
- Partida R., P. Enriquez, J. L. Rangel-Salazar, C. Lara y M. Martinez. 2012. Abundancia de colibríes y uso de flores en un bosque templado del sureste de México. Rev. Bio. Trop., 60(4): 1621- 1630.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Ramos, M. 1974. Estudio ecológico de las aves del Pedregal de San Ángel, D.F. Tesis de Licenciatura. Facultad de ciencias, Universidad Autónoma de México, México.
- REPSA. 2020. Ficha descriptiva <http://www.repsa.unam.mx/index.php/objetivos/caracteristicas/ficha-descriptiva> visitado el 24 de abril del 2020
- REPSA. Listado de plantas exóticas en la REPSA. 2021. <http://www.repsa.unam.mx/index.php/objetivos/caracteristicas/biodiversidad/listado-de-especies/listado-especies-repsa-plantas?showall=&start=3> Visitado 21 de abril del 2021.
- Rivera C. 2014. Simetría y Asimetría en redes ecológicas de interacciones antagónicas y mutualistas. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay.
- Robb G.N., R.A. McDonald, D.E. Chamberlain y S. Bearhop. 2008. Food for thought: supplementary feeding as a driver of ecological change in avian populations. Front. Ecol. Environ., 6(9): 476-484.
- Rodrigues L.C. y A.C. Araujo. 2011. The hummingbird community and their floral resources in an urban forest remnant in Brazil. J. Biol., 71(3): 611-622

- Rodríguez-Flores C. I. y M. C. Arizmendi 2016. The dynamics of hummingbird dominance and foraging strategies during the winter season in a highland community in Western Mexico. *J. Zool.*, 299(4) 262- 274.
- Rousseu F., Y. Charette y M. Bélisle. 2014. Resource defense and monopolization in a marked population of ruby-throated hummingbirds (*Archilochus colubris*). *Ecol. Evol.*, 4(6), 776–793.
- Sandlin E.A. 2000. Cue use affects resource subdivision among three coexisting hummingbird species. *Behav. Ecol.*, 11(5): 550-559.
- Savard J.P.L., P. Clergeau y G. Mennechez. 2000. Biodiversity concepts and urban ecosystems. *Landsc. Urban Plan.*, 48(3): 131-142.
- Sherman A.R. 1913. Experiments in feeding hummingbirds during seven summers. *Wilson Bull.* 25: 153–166.
- Sonne J., P. Kyvsgaard, P.K. Maruyama, J. Vizentin-Bugoni, J. Ollerton, M. Sazima, C. Rahbek y B. Dalsgaard. 2015. Spatial effects of artificial feeders on hummingbird abundance, floral visitation and pollen deposition. *J. Ornithol.*, 157(2): 573-581.
- Stiles F. G. y L.L. Wolf. 1970. Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. *Auk* 87: 467-491.
- Stiles F.G. y C.E. Freeman. 1993. Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. *Biotropica.* 25:191–205
- Sutherland, W. y Parker, G. 1985. Distribution of unequal competitors. En: Sibly R. M. y R. H. Smith (Eds) **Behavioural Ecology**. Oxford: Blackwell Scientific. pp. 255-273.
- Téllez N.C. 2018. Agresión y forrajeo de néctar en colibríes (Aves: Trochilidae) en comederos artificiales cerca de Fusagasugá, Colombia. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.
- Tews J., U. Brose, V. Grimm, K. Tielbörger, M. C. Wichman, M. Schwager y F. Jeltsch. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J. Biogeogr.*, 31: 79-92.
- Tiembout H. M. 1992. Comparative energetics of divergen foraging modes: a doubly labelled water experiment on hummingbird competition. *Anim. Behav.*, 44(5):895-906.
- Torres M.G., y A.G. Navarro Sigüenza 2000. Los colibríes de México, brillo de la biodiversidad. CONABIO. *Biodiversitas* 28:1-6.
- Trombulak. C. S. 1983. A bathing assembly of blue-vented hummingbirds (*Saucerottia saucerotteri*) in Costa Rica. *Condor*, 85: 495-496.

- Vargas, C. F., y Parra-Tabla, V. 2002. Floral Abundance, Territoriality, and the Importance of *Echeveria gibbiflora* to *Cyananthus latirostris* (Apodiformes: Trochilidae) during Winter. *Southwest. Nat.*, 47(4), 623.
- Vázquez-Lozano G. 2018. Aves en las áreas verdes de la localidad urbana Barrio 18 de Xochimilco. *Rev. Cadena. Cereb.*, 2(2): 35-47.
- Wagner H. O. 1946. Food and feeding habits of Mexican hummingbirds. *Wilson J. Ornithol.*, 58:69-132.
- Wethington S.M. y S.M. Russell. 2003. The seasonal distribution and abundance of oak land and riparian communities in southwestern Arizona. *Condor*. 105: 484–495.
- Wilson AJ, M. de Boer, G. Arnott y A. 2011. Integrating Personality Research and Animal Contest Theory: Aggressiveness in the Green Swordtail *Xiphophorus helleri*. *PLoS ONE* 6(11): e28024. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028024>
- Wilson-JR W.E. 2001. The effects of supplemental feeding on wintering black-capped chickadees (*Poecile atricapilla*) in central Maine: population and individual responses. *Wilson Bull.*, 113(1): 65-72.
- Wolf L. L., F.G. Stiles y F.R. Hainsworth. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *J. Anim. Eco.*, 45(2): 349-379.