



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

ECOLOGÍA

(PROYECTO)

**INTERACCIONES ANTAGONISTAS Y SEGREGACIÓN DE NICHO EN AVES
VISITANTES FLORALES DE *AGAVE CUPREATA* EN MADERO, MICHOACÁN**

TESIS

POR ARTICULO CIENTÍFICO

**DOMINANCE HIERARCHY DETERMINES ACCESS TO FLOWER RESOURCES
AMONG BIRDS VISITING THE ENDEMIC *AGAVE CUPREATA* IN WESTERN
MEXICO**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ANA LAURA MARTÍNEZ CASTILLO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. EDUARDO MENDOZA RAMIREZ

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES SOBRE LOS RECURSOS NATURALES, UMSNH

COTUTOR DE TESIS: DR. LEOPOLDO DANIEL VÁZQUEZ REYES

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, FES-I

COMITÉ TUTOR: JORGE E. SCHONDUBE FRIEDEWOLD

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, IIES

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, ESTADO DE MÉXICO, MARZO 2024.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

ECOLOGÍA

(PROYECTO)

**INTERACCIONES ANTAGONISTAS Y SEGREGACIÓN DE NICHO EN AVES
VISITANTES FLORALES DE *AGAVE CUPREATA* EN MADERO, MICHOACÁN**

TESIS

POR ARTICULO CIENTÍFICO

**DOMINANCE HIERARCHY DETERMINES ACCESS TO FLOWER RESOURCES
AMONG BIRDS VISITING THE ENDEMIC *AGAVE CUPREATA* IN WESTERN
MEXICO**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ANA LAURA MARTÍNEZ CASTILLO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. EDUARDO MENDOZA RAMIREZ

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES SOBRE LOS RECURSOS NATURALES, UMSNH

COTUTOR DE TESIS: DR. LEOPOLDO DANIEL VÁZQUEZ REYES

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, FES-I

COMITÉ TUTOR: JORGE E. SCHONDUBE FRIEDEWOLD

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, IIES

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, ESTADO DE MÉXICO, MARZO 2024.

COORDINACIÓN GENERAL DE ESTUDIOS DE POSGRADO
COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
OFICIO: CGEP/CPCB/ FESI /0141/2024
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **27 de noviembre de 2023** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** de la alumna **MARTÍNEZ CASTILLO ANA LAURA** con número de cuenta **310220446** por la modalidad de graduación de **tesis por artículo científico** titulado: **“Dominance hierarchy determines access to flower resources among birds visiting the endemic *Agave cupreata* in Western México”**, que es producto del proyecto realizado en la maestría que lleva por título: **“Interacciones antagonistas y segregación de nicho en aves visitantes florales de *Agave cupreata* en Madero Michoacán”**, ambos realizados bajo la dirección del **DR. EDUARDO MENDOZA RAMÍREZ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. KATHERINE RENTON
Vocal: DR. ZENÓN CANO SANTANA
Vocal: DR. CARLOS MARTORELL DELGADO
Vocal: DR. ARMANDO AGUIRRE JAIMES
Secretario: DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD

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

A T E N T A M E N T E
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 18 de enero de 2024

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA

c. c. p. Expediente del alumno

AGNS/GGM/EARR/ggm



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas (PCB) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

A la Facultad de Estudios Superiores Iztacala (FES-I) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCyT) por la beca (1085249) que me otorgó para mis estudios de maestría en el Posgrado en Ciencias Biológicas (PCB) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Al Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales (INIRENA) de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH) por proporcionarme recursos para realizar mi investigación.

A mi tutor principal, el Dr. Eduardo Mendoza Ramírez.

A mi cotutor, el Dr. Leopoldo Vázquez.

Al Dr. Jorge Schondube, miembro de mi comité tutorial.

AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL

En esta ocasión solo quiero agradecer a todas las personas que han formado parte de este camino de alrededor de 3 años. Principalmente quiero agradecer a mi madre, quien siempre me ha apoyado en todas mis decisiones y se ha mantenido firme a mi lado.

A mis amigos, en especial a quienes llevo tatuados, no solo en mi cuerpo sino también en mi alma y espíritu; a **Ambar, Erick, Rodrigo, Monse y Lupita**. Que sigan pasando los años y sigamos estando presentes. A **Lore, Fercha, Jorge, Eliel, Selene, Nadia, Karen**, y los que me pueda estar brincando.

Agradezco a mis **Motomamis – Motoamix - Renegadas** por estar presentes en este último jalón del proceso ¡Más rodadas y experiencias junto a ustedes!

A Grupo Lao, **Ivana, Lucy, Mich y Fer**... No tengo más que decirles que sigan sus sueños. Formamos una bonita amistad en poco tiempo, que así continúe.

A **Getsemaní**, que llegaste como océano inmenso, maravilloso y desconocido en el último pincelazo de este capítulo, pero en el inicio de un nuevo lienzo. Como sea, pero que permanezcas.

A mi asesor, el **Dr. Eduardo Mendoza**, por caminar conmigo este sendero lleno de altos y bajos, pero siempre presente. Gracias por no dejarme cuando fue necesario y gracias por la empatía de continuar ¡Vayamos por el siguiente proyecto!

Sin duda, gracias nuevamente a mi alma mater, la **Universidad Nacional Autónoma de México**, mediante el **Posgrado en Ciencias Biológicas**, por brindarme cobijo como mi segunda casa y darme la oportunidad de seguir creciendo profesional, académica y personalmente.

Finalmente, dedico todo este trabajo y esfuerzo **al amor de mi vida**, quien me fue arrebatado el 31 de julio del 2022. Mi bebé **Gypsy**; esto es para ti y por ti. Gracias por haber sido mi soporte en los momentos más duros de todo este proceso, y aunque lo más probable es que no vuelva a verte, te amaré por siempre.

A ti que siempre estuviste conmigo.

*Seguirás acompañándome aún en la
distancia o en otra dimensión.*

Nos volveremos a encontrar,

mi Gypsy.



ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCCIÓN	3
Objetivo general	5
Objetivos particulares	5
Hipótesis	5
Predicciones	6
TEXTO DEL ARTÍCULO CIENTÍFICO ENVIADO PARA SER PUBLICADO	7
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	56
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	58

RESUMEN

Analicé las interacciones entre especies de aves que visitan las flores de *Agave cupreata*, para evaluar si se ajustaban a la Hipótesis de Dominancia Social (HSD, por sus siglas en inglés), que propone que las interacciones están influenciadas por la jerarquía de tamaño corporal de las especies involucradas o a la Hipótesis del Espacio Morfológico (HMS, por sus siglas en inglés) que propone que las especies con características morfológicas similares tienden a segregar sus patrones de actividad para evitar la competencia. Mediante observaciones de campo y grabaciones de video de las aves visitantes de plantas de *A. cupreata* cultivadas (n=13) determiné determinar sus patrones de actividad y la relación entre el resultado de interacciones antagonistas y el tamaño corporal de las especies interactuantes. Documenté 18 especies de aves visitantes de las flores de *A. cupreata*, siendo *Icterus wagleri*, *Saucerottia beryllina* e *Icterus cucullatus* las más frecuentes. Encontré, en general, un respaldo a la hipótesis de HSD ya que hubo una relación positiva entre la dominancia de las especies y el tamaño corporal (i.e., las especies más grandes tienden a dominar a las más pequeñas). Por otra parte, hubo evidencia que sugiere que, a una escala temporal fina podrían estar operando otros mecanismos que favorecen la coexistencia de especies, ya que las especies con características morfológicas y ecológicas similares tendieron a segregar sus picos de actividad.

ABSTRACT

I analyzed the interactions between bird species visiting the flowers of *Agave cupreata* to evaluate if they conformed to the Hypothesis of Social Dominance (HSD), which suggests that interactions are influenced by the body size hierarchy of the species involved, or the Hypothesis of Morphological Space (HMS), which proposes that species with similar morphological characteristics tend to segregate their activity patterns to avoid competition. Using field observations and video recordings of bird visiting the flowers of cultivated *A. cupreata* plants (n=13) I assessed their activity patterns, the results of antagonistic interactions, and their relationship with the species body size of the interacting species. I documented 18 bird species visiting *A. cupreata* flowers, being *Icterus wagleri*, *Saucerottia beryllina*, and *Icterus cucullatus* the most frequent. I found overall support for the HSD hypothesis since there was a positive relationship between species dominance and body size (i.e., larger species tended to dominate smaller ones). Moreover, there was evidence suggesting that at a finer temporal scale, other mechanisms might be operating to favor species coexistence, as species with similar morphological and ecological characteristics tended to segregate their activity peaks.

INTRODUCCIÓN

Los atributos de las especies juegan un papel fundamental para determinar la estructura de las comunidades (Fitzgerald *et al.* 2017; Outreman *et al.* 2017). La variación en estos atributos surge del efecto de procesos ecológicos y evolutivos relacionados con los factores bióticos y abióticos del nicho ecológico (Hutchinson, 1959; Weiher *et al.* 2011; Enquist *et al.* 2015). De acuerdo con la teoría del filtrado ambiental, cuando las condiciones abióticas ejercen una fuerte presión selectiva sobre las especies, se espera que exista una convergencia fenotípica dentro de la comunidad (Weiher *et al.* 2011; Violle *et al.* 2012; Enquist *et al.* 2015). Por el contrario, cuando las condiciones bióticas ejercen presiones selectivas, como por ejemplo una alta competencia, se espera que los fenotipos de las especies sean divergentes (MacArthur y Levins, 1967).

En ambientes donde los recursos bióticos o abióticos son limitantes, la competencia entre las especies se agudiza (Hutchinson, 1959; MacArthur y Levins, 1967; Seyer *et al.* 2020) pudiendo dar como resultado un proceso conocido como exclusión competitiva (Gause, 1934). Esto puede propiciar el surgimiento de mecanismos o estrategias para segregarse el uso de los recursos, la cual puede expresarse en los ejes del nicho del tiempo y el espacio (Pianka, 1969; Seyer *et al.* 2020).

La hipótesis del dominio social del comportamiento postula que la segregación en el acceso a los recursos alimenticios resulta de la exclusión de individuos subordinados por parte de individuos dominantes ya sea a nivel intra o interespecífico (Carpenter, 1979; Symes *et al.* 2008; Lara *et al.* 2009). Esta hipótesis se ha planteado como una alternativa para explicar la estructuración de las comunidades de insectos, aves y murciélagos nectarívoros que comparten recursos florales limitantes (Lara *et al.* 2009). Se ha observado que la jerarquización en la dominancia del acceso al recurso alimenticio está directamente influenciada por la masa y el tamaño corporal de las especies interactuantes (French y Smith, 2005; Bribiesca *et al.* 2019). En esos casos las especies más grandes tienen una mayor dominancia que las pequeñas (Daily y Ehrlich, 1994; French y Smith, 2005; Bribiesca *et al.* 2019).

Por otro lado, la hipótesis del espacio morfológico (HMS) propone que las variaciones en rasgos como el tamaño del cuerpo, alas, cola, tarso y pico influyen en la capacidad de diferentes especies para explorar, explotar y competir por recursos (Ricklefs y Cox, 1977; Acosta y Mugica, 1990). En consecuencia, las especies que ocupan espacios morfológicos similares (es decir, masas corporales similares) tienden a segregar sus patrones de actividad a lo largo del tiempo, evitando así la competencia por interferencia (Acosta y Mugica, 1990; Nudds *et al.*, 1994; Sánchez *et al.*, 2000). La evidencia sugiere que la diferenciación de ciertos rasgos morfológicos, ecológicos y de comportamiento entre las especies conduce a cambios significativos en sus rasgos funcionales que reducen la competencia y establecen las reglas para la organización de las comunidades ecológicas (Ten y Seehausen, 2022).

Debido a la gran cantidad de visitantes florales que atraen, los agaves pueden ser considerados especies clave para el mantenimiento de la biodiversidad principalmente en zonas áridas y semiáridas (Rocha *et al.* 2005; 2006; Eguiarte *et al.*, 2021). Las características biológicas y ecológicas de los agaves (*e.g.*, sus grandes inflorescencias y su producción de néctar generalmente nocturna), hacen que los murciélagos sean sus principales polinizadores. Sin embargo, existe evidencia de que las aves también pueden desempeñar un importante papel (Eguiarte *et al.* 1987; Rocha *et al.* 2006). El *Agave cupreata*, mejor conocido como “agave chino”, es una especie endémica de la cuenca del río Balsas y las montañas de la Sierra madre del sur, en los estados de Guerrero y Michoacán. A diferencia de otros agaves, *A. cupreata* no se puede reproducir asexualmente, por lo que la única vía para lograr su reproducción es a través de visitantes florales (Gallardo *et al.* 2008).

Arreola (2018) reportó que alrededor de 24 especies de aves pertenecientes a las familias Furnariidae, Icteridae, Mimidae, Parulidae, Turdidae (Paseriformes), Picidae (Piciformes) y Trochilidae (Apodiformes) visitan las inflorescencias de *A. cupreata*. Estas familias de aves incluyen especies con una importante variación respecto a sus rasgos morfológicos, funcionales y ecológicos (*e.g.* tamaño corporal, colores y patrones conductuales), lo que podría generar una alta competencia por el recurso (MacArthur y Levins, 1967). Dado que las aves juegan un papel importante en el éxito reproductivo de *A. cupreata* (Arreola, 2018) resulta relevante entender cómo se reparten este nicho alimentario,

así como identificar los atributos que pueden estar determinando el resultado de sus patrones de actividad diaria y de interacciones antagónicas que pueden influenciar su coexistencia.

Objetivo general

Documentar los patrones de actividad diaria de la avifauna que visita las flores de *A. cupreata*, para identificar si existen conductas antagónicas y evaluar si estas se reflejan en segregación temporal en el uso del recurso acorde a la Hipótesis de dominancia social o a la Hipótesis del espacio morfológico.

Objetivos particulares

- Determinar las especies de aves que más frecuentemente visitan las flores de *A. cupreata* y caracterizar sus patrones de actividad de forrajeo diario.
- Identificar si existen interacciones antagónicas entre especies y determinar el efecto de la masa corporal de las especies en el resultado de la interacción.
- Evaluar el grado de la segregación temporal (*i.e.* a lo largo del día, número y duración de visitas) de la avifauna que visita las flores de *A. cupreata*.

Hipótesis

Se ha observado que la jerarquización en la dominancia del acceso al recurso alimenticio está directamente influenciada por la masa y el tamaño corporal de las especies interactuantes (French y Smith, 2005; Bribiesca *et al.*, 2019). En esos casos las especies más grandes tienen una mayor dominancia que las pequeñas (Daily y Ehrlich, 1994; French y Smith, 2005; Bribiesca *et al.*, 2019).

Alternativamente a la hipótesis anterior, la evidencia sugiere que la diferenciación de ciertos rasgos morfológicos, ecológicos y de comportamiento entre las especies conduce a cambios significativos en sus rasgos funcionales (*e.g.*, segregar sus patrones de actividad a lo largo del tiempo) que reducen la competencia y establecen las reglas para la organización de las comunidades ecológicas (Ten y Seehausen, 2022).

Predicciones

Si las interacciones entre aves que usan néctar de las flores de *A. cupreata* están influenciadas principalmente por la dominancia basada en el tamaño corporal, se esperaría una correlación positiva entre el tamaño corporal de la especie y la frecuencia de victorias en interacciones antagonistas interespecíficas. Además, se esperaría una relación positiva entre el contraste en el tamaño corporal entre especies y su grado de segregación temporal de su actividad diarias de búsqueda de flores. Por el contrario, si las interacciones entre aves se ven más afectadas por la similitud morfológica, es de esperar una falta de relación entre el tamaño corporal de las especies y los resultados de las interacciones interespecíficas.

El explorar las interacciones entre especies de aves que visitan recursos que pueden llegar a ser limitantes es sumamente importante. Esto especialmente, cuando dicho recurso puede ser afectado por cambios de uso de suelo, extracción de recursos naturales y los efectos del cambio climático.

El presente documento está conformado por: a) esta introducción, b) un manuscrito enviado a la revista *Oikos* que se enfoca en evaluar los patrones de actividad, su segregación y las conductas antagónicas entre las aves que visitan el *A. cupreata* y c) una breve discusión final.

TEXTO DEL ARTÍCULO CIENTÍFICO ENVIADO PARA SER PUBLICADO

Oikos



Dominance hierarchy determines access to flower resources among birds visiting the endemic *Agave cupreata* in Western Mexico

Journal:	<i>Oikos</i>
Manuscript ID	OIK-10507
Wiley - Manuscript type:	Research Article
Keywords:	activity patterns, competition, dominance hierarchy, nectar-feeding birds, temporal segregation
Abstract:	<p>Temporal segregation in the search and use of resources, as well as dominance relationships among species, play an important role in the structure of floral visitor bird ensembles. This study evaluates the role that antagonistic hierarchical behaviors and temporal segregation have on the visiting patterns of birds using the nectar resources of <i>Agave cupreata</i>. This was assessed using video recordings and direct observations of 13 cultivated individuals of <i>A. cupreata</i>. We determined the temporal overlap of flower visitation and the dominance hierarchy of the members of the nectarivore bird ensemble. The dominance hierarchy was determined by quantifying the winners in the antagonistic behaviors among species. We also related the dominance hierarchy with the bird's body masses. We documented 18 bird species visiting <i>A. cupreata</i> flowers, <i>Icterus wagleri</i>, <i>Saucerottia beryllina</i>, and <i>Icterus cucullatus</i> were the most frequent. We found two patterns: 1) dominance of access to nectar resources by the species with larger body masses; and 2) a temporal segregation in activity among bird species with similar body masses. Our results indicate that the dominance hierarchy as well as temporal segregation act together as mechanisms that reduce competition for access to the resource provided by the nectar of <i>A. cupreata</i>, giving way to the formation of groups between the species of visiting birds according to body mass.</p>

SCHOLARONE™
Manuscripts

1 **Dominance hierarchy determines access to flower resources among birds visiting the**
2 **endemic *Agave cupreata* in Western Mexico**

3
4 **Abstract**

5 Temporal segregation in the search and use of resources, as well as dominance relationships
6 among species, play an important role in the structure of floral visitor bird ensembles. This study
7 evaluates the role of antagonistic hierarchical behaviors and temporal segregation on the visiting
8 patterns of birds using the nectar resources of *Agave cupreata*. This was assessed using video
9 recordings and direct observations of 13 cultivated individuals of *A. cupreata*. We determined the
10 temporal overlap of flower visitation and the dominance hierarchy of the members of the
11 nectarivore bird ensemble. The dominance hierarchy was determined by quantifying the winners
12 in the antagonistic behaviors among species. We also related the dominance hierarchy with the
13 bird's body masses. We documented 18 bird species visiting *A. cupreata* flowers, *Icterus*
14 *wagleri*, *Saucerottia beryllina*, and *Icterus cucullatus* were the most frequent. We found two
15 patterns: 1) bird species with larger body masses were more successful in winning antagonistic
16 interactions associated with access to floral resources than birds with smaller sizes; and 2) the
17 greater the contrast in body masses between the interacting species the lower the temporal
18 overlap in their activity. Our results indicate that the dominance hierarchy as well as temporal
19 segregation act together as mechanisms that reduce competition for access to the resource
20 provided by the nectar of *A. cupreata*, giving way to the formation of groups between the species
21 of visiting birds according to body mass.

22

23 **Keywords:** activity patterns, competition, dominance hierarchy, nectar-feeding birds, temporal
24 segregation.

25 **Introduction**

26 By presenting a high-energy content that is easy to assimilate by floral visitors, nectar resources
27 create a convenient environment for negative interactions among nectarivorous animals
28 (Hutchinson, 1959; MacArthur & Levins, 1967; Seyer *et al.*, 2020). These negative interactions
29 include physical aggressions among individuals of the same or different species, potentially
30 resulting in the competitive exclusion of some of them (Gause, 1932). Thus, strategies that
31 segregate the use of nectar resources become crucial for mitigating the adverse effects of these
32 interactions, ultimately facilitating species coexistence (Pianka, 1969; Seyer *et al.*, 2020).

33
34 The hypothesis of social dominance (HSD) posits that segregation in resource access
35 arises from the exclusion of subordinate individuals by dominant ones, occurring both at
36 intraspecific and interspecific levels (Carpenter, 1979; Symes *et al.*, 2008; Lara *et al.*, 2009). This
37 hypothesis has been proposed as an alternative explanation for the organization of insect, bird,
38 and bat communities that exploit shared nectar resources (Richards, 2002; Lara *et al.*, 2009).
39 Dominance hierarchies of resource use are often linked to species' body mass variation, with
40 larger species exerting greater dominance over their smaller counterparts (Daily & Ehrlich, 1994;
41 French & Smith, 2005; Bribiesca *et al.*, 2019). For instance, hummingbird species with smaller
42 body masses (2.5-4 g) concentrate their foraging activities when larger species are less active
43 (Ornelas *et al.*, 2002; Lara *et al.*, 2009).

44
45 Alternatively, the hypothesis of the morphological space (HMS) proposes that variations
46 in traits such as body, wing, tail, tarsus, and beak size influence the ability of different species to
47 explore, exploit, and compete for resources (Ricklefs & Cox, 1977; Acosta & Mugica, 1990).
48 Consequently, species that occupy similar morphological spaces (*i.e.*, similar body masses) tend

49 to segregate their activity patterns over time, thus avoiding interference competition (Acosta &
50 Mugica, 1990; Nudds *et al.*, 1994; Sánchez *et al.*, 2000). Evidence suggests that the
51 differentiation of certain morphological, ecological, and behavioral traits among species leads to
52 significant changes in their functional traits that reduce competition and set the rules for the
53 organization of ecological communities (Ten & Seehausen, 2022).

54

55 In this study, we assess the extent to which negative interactions occur among birds
56 visiting the flowers of the endemic *Agave cupreata* in Western Mexico, examining whether they
57 align with the HSD or the HMS. To test the predictions of these two hypotheses, we: 1) recorded
58 the frequency of antagonistic interactions among bird species that most commonly exploit the
59 nectar from *A. cupreata*; 2) assessed the relationship between the body mass of visiting species
60 and the outcomes of their antagonistic interactions (i.e., wins or losses); and 3) analyzed the
61 impact of body mass differences among visiting bird species on the extent of segregation in their
62 daily foraging activities. If interactions among birds using nectar from *A. cupreata* flowers are
63 primarily influenced by dominance based on body size, we expect a positive correlation between
64 species' body size and the frequency of interspecific wins. Also, we expect a positive relationship
65 between interspecific differences in body size and the degree of segregation in their daily flower
66 foraging activities. In contrast, if bird interactions are more significantly affected by
67 morphological similarity, a lack of a relationship between species' body size and the outcomes of
68 interspecific interactions is to be expected. Finally, we hypothesize the existence of a negative
69 relationship between body size differences and segregation in the daily use of flower resources.

70

71

72

73 **Methodology**

74 *Study area*

75 This study was conducted in the municipality of Madero, Michoacan, located in West Mexico
76 (19°10' to 19°33' N and 100°59' to 101°22' W; Fig. 1). The region presents an elevational range
77 from 800 to 2,900 m.a.s.l. The climate is warm and sub-humid, with rains in summer (Cwa,
78 according to the Köppen climate classification). The average annual precipitation is 700 ± 1650
79 mm, with an average annual temperature of 23.9 ± 7.5 °C. The predominant vegetation types are
80 seasonal tropical forests and temperate pine-oak forests (INEGI, 2017). Cattle raising and
81 orchards are common in the region, as well as the cultivation of agave to produce mezcal and
82 sugar cane (INEGI, 2017). The original vegetation type in the area where our focal *A. cupreata*
83 plants were located was the seasonal tropical forest.

84

85 *Study design*

86 To conduct our observations, we used cultivated individuals of *A. cupreata*. These plants were in
87 areas with easier accessibility and more security than their wild counterparts. A preliminary study
88 showed that cultivated *A. cupreata* plants are visited by animal ensembles very similar to those
89 visiting wild individuals ($R_{\text{ANOSIM}}=0.02$, $P=0.55$; Arreola, 2018). Cultivated *A. cupreata* are
90 grown in greenhouses for two years and later are planted on hillsides. Our first field season was
91 conducted from December 2016 to April 2017, surveying nine cultivated *A. cupreata* individuals.
92 Our second field season was conducted from March to April 2021, surveying four individuals. To
93 be selected as a focal plant, an agave individual must have at least eight flowering umbels and
94 look healthy (i.e., presenting bright green coloration in the stem and leaves). This criterion was
95 used to ensure they would be attractive to visitors (Trejo-Salazar *et al.*, 2015; Arreola, 2018).

96 During our first monitoring season (2016-2017), we video-recorded focal agaves from 07:00 to
97 20:00 h using one camera (Sinsyn, mod. ABQ-5200). This camera was mounted on top of a
98 metallic pole, allowing us to position it at 1 m from the surveyed inflorescences (supporting
99 information). After two days (13 hours of recording per day for a total of 26 hours of
100 recording/plant), we moved the camera to the next focal agave plant until we completed our nine
101 focal plants. The distance between our flowering focal agaves ranged between 0.12 and 7.15 km.
102 During our second monitoring season (2021), we conducted direct observations of bird
103 interactions using binoculars from 07:00 to 12:00 h for two days in each of our four focal plants.
104 We conducted our observation during this period because it presented the most significant bird
105 activity (personal observations). The sampling effort of the first season was 234 hours, while
106 during the second season, it was 40 hours.

107

108 We identified visiting birds with the help of field guides (Howell & Webb, 1995; Perlo,
109 2006; Dunn & Alderfer, 2017). During each observation, we recorded the species name and the
110 number, duration, and time of day of the visit. It is worth mentioning that a visit was considered
111 when the individuals had a direct interaction with the plant and/or its flowers. Additionally, we
112 recorded antagonistic behaviors among birds visiting the flowers. Bird antagonistic behaviors
113 included: 1) direct aggressions - when interactions involved physical contact, and 2) indirect
114 aggressions - involving intimidatory movements, the use of calls, and chasing without physical
115 contact. We considered the bird that interrupted or prevented access of other birds to the flowers
116 of *A. cupreata* as the winner of the aggression. In contrast, the species whose activity was
117 interrupted was classified as the loser.

118

119

120 *Morphometric traits of visiting birds*

121 We compiled information on the body size (total length from the tip of the beak to the tip of the
122 tail in cm) and body mass (in grams) of the bird species recorded visiting the flowers of *A.*
123 *cupreata*. Data was obtained from the online database Birds of the World
124 (<https://birdsoftheworld.org/>). We only used data from male individuals to reduce between-sex
125 variation in morphological data (following Ricklefs & Travis, 1980). Data of bird body length
126 and body mass were highly correlated ($r = 0.89$, $p > 0.001$), therefore, we conducted subsequent
127 analyses using only body mass. This variable has been widely used to study antagonistic
128 interactions (Daily & Ehrlich, 1994; French & Smith, 2005; Bribiesca *et al.*, 2019).

129

130 **Data analysis**

131 To ensure the biological relevance of our results, we focused our analyses on the bird species that
132 occurred as the most frequent visitors to *A. cupreata* flowers. We included only species with
133 more than ten visits registered on the same day or another. To guarantee the independence of the
134 visits, we set a waiting period of 5 minutes between individuals of the same species to record a
135 new visit.

136

137 *Relationship between species body mass and hierarchic dominance*

138 We ranked bird species based on the frequency of wins and losses in interactions with other bird
139 species. To establish these rankings, we calculated David's score (*DS*) using the equation:

140

141 $DS = w + w^2 - l - l^2$

142

143 where w is the number of encounters in which species i defeats species j , l is the number of
144 encounters species i loses against species j ; w^2 is the total number of species defeated by i , and l^2
145 represents the total number of species i with which interactions were lost. The greater the positive
146 deviation from zero, the more pronounced the dominance (David, 1987). To explore the
147 relationship between bird species' body mass and their dominance rank, we performed a simple
148 linear regression analysis with the species' DS as the response variable and the body mass as the
149 explanatory variable. We conducted a Shapiro test to assess the normality of the residuals of the
150 regression model (De Bello *et al.*, 2021).

151

152 *Relationship between bird temporal activity patterns and body-mass contrasts*

153 We utilized video recordings and direct observations to determine the overlap in daily activity
154 patterns for each pair of bird species interacting with *A. cupreata* during the two monitoring
155 seasons. We transformed the recorded visit times into radians to enable the calculation of overlap
156 coefficients (Δ_1 and Δ_4) using the "Overlap" package in R (Ridout & Linkie, 2009; Linkie &
157 Ridout, 2011; Meredith & Ridout, 2021). The Δ value quantifies the overlap in daily activity
158 patterns between dataset pairs based on probabilistic density. While Δ_1 is suitable for small
159 sample sizes (less than 50), Δ_4 is more appropriate for larger sample sizes (more than 75
160 observations). These coefficients range between 0 (indicating no overlap) and 1 (indicating a
161 complete overlap; Ridout & Linkie, 2009; Linkie & Ridout, 2011; Meredith & Ridout, 2021).

162

163 We conducted a simple linear regression analysis to evaluate the relationship between
164 differences in bird species' body mass and their activity overlap. In this analysis, the response
165 variable was the corresponding Δ value for each species pair, and the explanatory variable was
166 the standardized difference between the average body mass of the two species within a pair ($(M_1 -$

167 M_2/M_1). Here M_1 represents the mass of species one minus the mass of species 2 (M_2), divided
168 by the average body mass of the smaller species (M_2). We conducted a Shapiro test to assess the
169 normality of the residuals of the regression model (De Bello *et al.*, 2021).

170

171 **Results**

172 *Most frequent floral visitor birds*

173 During our initial field season, we recorded 21 bird species visiting *A. cupreata* flowers, resulting
174 in an accumulative total of 1,537 visits, with an average of 67 visits per day. The avian species
175 with the highest number of visits was *Icterus wagleri*, trailed by *Saucerottia beryllina*, and
176 *Icterus cucullatus* (Figure 2; Table 1). In the subsequent field season, our direct observations
177 revealed the presence of 9 visiting species, constituting a total of 548 visits, with an average of 69
178 visits per day. *S. beryllina* emerged as the species with more visits, followed by *I. wagleri*, and *I.*
179 *cucullatus* (Table 1). The rest of the recorded species were: *Calothorax lucifer*, *Leucolia*
180 *violiceps*, *Cyananthus auriceps*, *C. latirostris*, *Basilinna leucotis*, *Archilochus alexandri*,
181 *Selasphorus platycercus*, *S. rufus*, *Tilmatura dupontii*, *Lampornis clemenciae*, *Heliomaster*
182 *constantii*, *Eugenes fulgens*, *Leiothlypis ruficapilla*, *Cassiculus melanicterus*, *I. bullockii*, *I.*
183 *pustulatus*, *I. parisorum*, *Campylorhynchus gularis*, *Melanotis caerulescens* and *Lepidocolaptes*
184 *leucogaster* (Table 1). For the subsequent analyses, the species that were considered were *S.*
185 *beryllina*, *L. violiceps*, *C. latirostris*, *A. alexandrii*, *T. dupontii*, *L. clemenciae*, *E. fulgens*, *L.*
186 *ruficapilla*, *C. melanicterus*, *I. cucullatus*, *I. wagleri*, *I. bullockii* and *I. pustulatus* (Table 1; see
187 supporting information).

188

189 *Relationship between species body mass and hierarchic dominance*

190 Among the species visiting the flowers of *A. cupreata*, *Cassiculus melanicterus* exhibited the
191 largest body mass at 69.9 g, while *Cyananthus auriceps* was the species with the smallest average
192 body mass at 2.2 g (Table 1). DS values for species ranged from -10 to 20, with *Icterus wagleri*,
193 *Cassiculus melanicterus*, and *I. pustulatus* arising as the most dominant bird species. In contrast,
194 *Archilochus alexandrii*, *Cyananthus latirostris*, and *Tilmatura dupontii* presented lower values on
195 the dominance scale (see supporting information). A positive relationship between species body
196 mass and dominance rank was evident (total species, $n = 13$; $R^2 = 0.39$, $p = 0.01$; Fig. 3).

197

198 *Patterns of bird activity and their relationship with contrasts in body mass*

199 We observed a substantial overlap in the temporal activity of the majority of bird species
200 frequenting *A. cupreata* flowers, with Δ values ranging from 0.50 to 0.88 (supporting
201 information). Nevertheless, discernible disparities in the peaks of elevated activity were
202 noticeable (see Fig. 4). Moreover, we found a significant negative relationship between bird
203 activity overlap and body mass contrasts, with species having greater differences in body mass
204 showing a less extensive overlap in activity (total species: $n = 13$; number of species pairs: $n =$
205 135; $R^2 = 0.21$, $p < 0.001$; Fig. 5; supporting information).

206

207 **Discussion**

208 Previous studies have explored the interplay between interspecific body size variation among
209 birds, competitive interactions, and community structure (Daily & Ehrlich, 1994; Ornelas *et al.*,
210 2002; Leyequién *et al.*, 2007; Martin & Ghalambor, 2014). Our study amalgamated an extensive
211 dataset of video recordings and direct sightings to document the role that differences in body
212 mass (as a surrogate of body size) among species play in the interactions of a nectarivores bird
213 ensemble. Our research approach revealed a noteworthy prevalence of antagonistic interactions

214 among bird species employing *A. cupreata* flowers, highlighting the allure of this plant as a high-
215 quality resource for nectar-feeding birds, having the potential to function as a nectar oasis (sensu
216 Ornelas *et al.*, 2002).

217

218 Behavioral dominance has been proposed as the primary mechanism by which ensembles
219 of nectarivorous birds are structured, (HSD; Daily & Ehrlich, 1994; Ornelas *et al.*, 2002; French
220 & Smith, 2005; Martin & Ghalambor, 2014). However, few studies have focused on identifying
221 the species' traits associated with dominance hierarchies in nectarivorous birds (Shizuka &
222 McDonald, 2015). Our study contributes to filling this knowledge gap by providing empirical
223 evidence of the role played by body size contrasts to mediate the outcome of interactions between
224 nectarivores bird species in the field. The positive relationship between species dominance and
225 body size we observed provides additional empirical support to the HSD. Likewise, the negative
226 relationship between body size contrasts and the extent of temporal activity segregation indicates
227 that as the contrasts in bird size become greater the overlap in temporal activity gets lower. This
228 can be interpreted as a strategy to reduce aggressive interactions while visiting the flowers of this
229 agave. Therefore, our study indicates the existence of two hierarchical mechanisms used to
230 reduce competition among birds visiting the flowers of *A. cupreata*: 1) Social dominance, where
231 large body mass species use the nectar resources at any time, with the smaller species flying away
232 at their arrival, and 2) temporal segregation among species with contrasting body masses that
233 could reduce the existence of violent interactions.

234

235 Our findings complement those from previous studies conducted with nectarivorous birds,
236 where interspecific hierarchy dominance was positively correlated with divergences in body mass
237 (Feinsinger *et al.*, 1983; Daily & Ehrlich, 1994). It has been reported that among the members of

238 different nectarivorous groups ensembles, including birds, species will avoid interacting with
239 larger individuals to reduce the probability of getting injured if a fight for the nectar resource
240 occurs (Lara *et al.*, 2009; López-Cortés & Bribiesca, 2013; Martin & Ghalambor, 2014; Arita &
241 Castillo-Guevara, 2018).

242

243 The overall pattern we observed in birds' activity supports the existence of a dominance
244 hierarchy linked to contrasts in body size (HSD). However, other mechanisms operating at a finer
245 temporal scale might be favoring species coexistence. For instance, despite significant activity
246 overlap among species within the *Icterus* genus, there are some discernible differences in their
247 peak activity times (Fig. 3). Even minor dissimilarities in activity patterns among groups of
248 closely related species with similar morphological and ecological traits could aid in mitigating
249 antagonistic encounters, as suggested by the HMS (Acosta & Mugica, 1990; Nudds *et al.*, 1994;
250 Sánchez *et al.* 2000). This could be especially important with aggressive birds of similar body
251 masses, in which an encounter while foraging could result in a physical confrontation in which
252 one, or both, individuals could become injured (López-Cortés & Bribiesca, 2013; Martin &
253 Ghalambor, 2014; Arita & Castillo-Guevara, 2018). When nectar resources are abundant, like in
254 a nectar-oasis scenario (*sensu* Ornelas *et al.*, 2002), bird species with behavioral and
255 morphological similarities tend to segregate temporally to reduce negative interactions (Lara *et*
256 *al.*, 2009; Arita & Castillo-Guevara, 2018; Schondube *et al.*, 2019).

257

258 Mechanisms underlying the coexistence of species are not mutually exclusive and involve
259 proximate and ultimate factors (Cotgreave, 1994; Tibbetts *et al.*, 2022). Therefore, studies
260 addressing the analysis of the mechanism favoring the coexistence of species using common
261 resources are greatly needed. This is especially important when considering anthropogenic

262 factors' effects in shaping biotic interactions (Dirzo *et al.*, 2014). Sadly, several potential negative
263 human effects can modify the interactions among bird species in our study system. Among them,
264 we want to point out how wild and cultivated agave populations are handled to produce mezcal.
265 During these practices, and to maximize mezcal production, local people cut the agave's
266 reproductive spike when it starts to grow (Martínez-Palacios *et al.*, 2015; *com per* Arreola-
267 Gómez, 2022). While this action prevents the plant from dying, allowing it to reach a larger size,
268 resulting in more raw materials to produce mezcal (Martínez-Palacios *et al.*, 2015), it reduces the
269 number of plants with flowers, limiting the nectar resources available in the landscape.

270 Additionally, the heightened demand for seeds to produce new agave plants of *A.*
271 *cupreata*, given the species' lack of vegetative propagation (García-Mendoza, 2002), has caused a
272 surge in the robbery of spikes with mature seeds in our study region. The theft risk has prompted
273 people to reduce the number of flowering agaves further. Should these practices persist, the
274 scarcity of agave nectar resources will likely escalate, intensifying antagonistic interactions
275 among bird species. This is particularly important if we consider that local climate change
276 processes indicate an increase in temperature and a reduction of precipitation that will also reduce
277 other food resources for the nectar-eating bird ensemble. Monitoring bird interactions within our
278 study system can offer insights into the medium and long-term effects of agave management
279 practices on the structure of bird communities.

280

281 **Literature cited.**

282 Acosta, M., & L. Mugica. (1990). Introducción al estudio del espacio morfológico en trece
283 especies de bijiritas (Aves: Parulinae). *Ciencias Biológicas*. 3:90-99.

- 284 Arita, H. T., & Castillo-Guevara, C. (2018). Morphological constraints in the foraging behavior
285 of sympatric hummingbirds. *PeerJ*, 6, e4231.
- 286 Arreola Gómez, M. del R. (2018). Variación del ensamble de visitantes florales de (*Agave*
287 *cupreata*) cultivado y silvestre en el municipio de Madero, Michoacán, México. Programa
288 institucional de maestría en ciencias biológicas. *Tesis para grado de Maestría*. 69 pp.
- 289 Bribiesca, R., Herrera-Alsina, L., Ruiz-Sanchez, E., Sánchez-González, L. A., & Schondube, J.
290 E. (2019). Body mass as a supertrait linked to abundance and behavioral dominance in
291 hummingbirds: A phylogenetic approach. *Ecology and evolution*, 9(4), 1623-1637.
- 292 Carpenter, F. L. (1979). Competition between hummingbirds and insects for nectar. *Am. Zool.* 19:
293 1105–1114.
- 294 Cotgreave, P. (1994). The relation between body size and abundance in a bird community: the
295 effects of phylogeny and competition. *Proceedings of the Royal Society of London. Series*
296 *B: Biological Sciences*, 256(1346), 147-149.
- 297 Daily, G. C., & Ehrlich, P. R. (1994). Influence of social status on individual foraging and
298 community structure in a bird guild. *Oecologia*, 100(1-2), 153-165.
- 299 David, H. A. (1987). Ranking from unbalanced paired-comparison data. *Biometrika*, 74(2), 432-
300 436.
- 301 De Bello, F., Carmona, C. P., Dias, A. T., Götzenberger, L., Moretti, M., & Berg, M. P.
302 (2021). *Handbook of trait-based ecology: from theory to R tools*. Cambridge University
303 Press.
- 304 Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J., & Collen, B. (2014). Defaunation
305 in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401-406.
- 306 Dunn, Jon L. & Alderfer, J. (2017). *Field guide to the birds of North America*. National
307 *Geographic Society*.

- 308 Feinsinger, P., Spears, E. E., Poole, R. W., & Solo, K. (1983). "The Organization of a Nectar-
309 Feeding Guild of Birds in Trinidad." *Journal of Animal Ecology*, 52(3), 711-726.
- 310 French, A. R., & Smith, T. B. (2005). Importance of body size in determining dominance
311 hierarchies among diverse tropical frugivores. *Biotropica*, 37(1), 96-101.
- 312 García-Mendoza, A. J. (2002). El Agave cupreata Trel. & Berger: una especie endémica y en
313 peligro crítico de extinción en el suroeste de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de*
314 *México*, (70), 85-96.
- 315 Gause, G.F. (1932). Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle
316 for existence. *Science* 79:16–17.
- 317 Howell, S. N., & Webb, S. (1995). A guide to the birds of Mexico and northern Central America.
318 *Oxford University Press*.
- 319 Hutchinson, G.E. (1959). Homage to *Santa Rosalia* or why are there so many kinds of animals?
320 *Am Nat* 93:145–159.
- 321 INEGI. (2017). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos
322 Mexicanos. Madero, Michoacán de Ocampo.
- 323 Lara, C., Lumbreras, K. & González, M. (2009). Niche partitioning among hummingbirds
324 foraging on *Penstemon roseus* (Plantaginaceae) in central Mexico. *Ornitología*
325 *Neotropical*, 20(1), 81-91.
- 326 Leyequién, E., de Boer, W. F., & Cleef, A. (2007). Influence of body size on coexistence of bird
327 species. *Ecological Research*, 22, 735-741.
- 328 Linkie, M., & Ridout, M. S. (2011). Assessing tiger-prey interactions in Sumatran
329 rainforests. *Journal of Zoology*, 284(3): 224-229.

- 330 López-Cortés, F., & Bribiesca, R. (2013). Nectar foraging behavior of a size-structured flower
331 beetle assemblage on an inflorescence resource. *Arthropod-Plant Interactions*, 7(5), 467-
332 475.
- 333 MacArthur R. & Levins R (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of
334 coexisting species. *Am Nat* 101:377–385.
- 335 Martin, P. R., & Ghalambor, C. K. (2014). When David beats Goliath: the advantage of large size
336 in interspecific aggressive contests declines over evolutionary time. *PloS one*, 9(9),
337 e108741.
- 338 Martínez-Palacios, Alejandro & Morales-García, José & Rodríguez, Susana. (2015). Aspectos
339 sobre manejo y conservación de Agaves mezcaleros en Michoacán.
- 340 Meredith, M., & Ridout, M. S. (2021). Overview of the overlap package. Central R Archive
341 Network. Consulted 23 dic. 2022.
- 342 Nudds, T.D., K. Sjöberg, & P. Lundberg. (1994). Ecomorphological relationships among
343 Palearctic dabbling ducks on Baltic coastal wetlands and a comparison with the Nearctic.
344 *Oikos* 69: 295-303.
- 345 Ornelas, J. F., M. Ordano, A. Hernández, J. C. López, L. Mendoza, & Y. Perroni. (2002). Nectar
346 oasis produced by *Agave marmorata* Roetzl. (Agavaceae) lead to spatial and temporal
347 segregation among nectarivores in the Tehuacán Valley, México. *J. Ar. Env.* 52: 37–51.
- 348 Perlo, B. V. (2006). Field guide to the birds of Mexico and Central America. Collins.
- 349 Pianka ER. (1969). Habitat specificity, speciation, and species density in Australian desert
350 lizards. *Ecology* 50, 498–502. (doi:10.2307/1933908).
- 351 Richards, S. (2002). Temporal partitioning and aggression among foragers: modeling the effects
352 of stochasticity and individual state. *Behav. Ecol.* 13: 427–438.

- 353 Ricklefs, R. E., & Cox, G. W. (1977). Morphological similarity and ecological overlap among
354 passerine birds on St. Kitts, British West Indies. *Oikos*, 60-66.
- 355 Ricklefs, R. E. & Travis, J. (1980). A Morphological Approach to the Study of Avian
356 Community Organization, *The Auk*. 97(2): 321–338.
- 357 Ridout, M. & Linkie, M. (2009). “Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap
358 data.” *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 14(3), 322–337.
- 359 Sánchez, B., N. Navarro & R. Oviedo (2000): Variaciones en la conducta de forrajeo y en la dieta
360 de algunas especies de bijiritas (Aves: Emberizidae) en la altiplanicie pinares de Mayarí,
361 Holguín, Cuba. *Pitirre*. 13 (2): 35-36.
- 362 Schondube, J. E., Munguía-Rosas, M. A., Lara, C., & Ornelas, J. F. (2019). Temporal foraging
363 patterns of Neotropical nectar-feeding birds in a seasonal cloud forest in Mexico. *Journal*
364 *of Ornithology*, 160(2), 499-513.
- 365 Seyer, Y., Gauthier, G., Fauteux, D., & Therrien, J. F. (2020). Resource partitioning among avian
366 predators of the Arctic tundra. *Journal of Animal Ecology*, 89(12), 2934-2945.
- 367 Shizuka, D., & McDonald, D. B. (2015). The network motif architecture of dominance
368 hierarchies. *Journal of the Royal Society Interface*, 12(105), 20150080.
- 369 Symes, C. T., S. W. Nicolson, & A. E. McKechnie. 2008. Response of avian nectarivores to the
370 flowering of *Aloe marlothii*: a nectar oasis during dry South African winters. *J. Ornithol.*
371 149: 13– 22.
- 372 Tibbetts, E. A., Pardo-Sanchez, J., & Weise, C. (2022). The establishment and maintenance of
373 dominance hierarchies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 377(1845),
374 20200450.
- 375 Ten Brink H., & Seehausen O. (2022). Competition among small individuals hinders adaptive
376 radiation despite ecological opportunity. *Proc. R. Soc. B* 289: 20212655.

- 377 Trejo-Salazar, R., Scheinvar, E., & Eguiarte, L. E. (2015). Who really pollinates agaves?
378 Diversity of floral visitors in three species of Agave (Agavoideae: Asparagaceae). *Revista*
379 *mexicana de biodiversidad*, 86(2), 358-369.
380
381

For Review Only

382 **Table 1.** Bird species interacting with the flowers of *Agave cupreata* in the municipality of Madero
 383 from the state of Michoacan in Western Mexico. The average mass (g) was taken from
 384 <https://birdsoftheworld.org/>. The relative activity is the average number of visits per day per species
 385 in each type of sampling.

Taxonomic family	Species	Mean mass for males (g)	Relative activity (visits/day)	
			Recording	Direct observations
Trochilidae	<i>Calothorax lucifer</i>	3.3 ± 2	4	0
	<i>Saucerottia beryllina</i> *	4.4 ± 0.4	26	36
	<i>Leucolia violiceps</i> *	5.1 ± 0.4	1	2
	<i>Cynanthus auriceps</i>	2.2 ± 0.1	2	0
	<i>Cynanthus latirostris</i> *	3.5 ± 0.1	9	0
	<i>Basilinna leucotis</i>	3.6 ± 0.3	1	0
	<i>Archilochus alexandri</i> *	3.2 ± 0.1	3	0
	<i>Selasphorus platycercus</i>	3.2 ± 0.1	1	0
	<i>Selasphorus rufus</i>	2.8 ± 1.8	1	1
	<i>Tilmatura dupontii</i> *	2.2 ± 0.1	1	4
	<i>Lampornis clemenciae</i> *	8.4 ± 0.2	4	0
<i>Heliomaster constantii</i>	7.4 ± 1.5	1	0	

	<i>Eugenes fulgens</i> *	7.9 ± 0.5	5	0
Parulidae	<i>Leiothlypis ruficapilla</i> *	8.9 ± 1	13	2
Icteridae	<i>Cassiculus melanicterus</i> *	96.3 ± 0.1	0	4
	<i>I. cucullatus</i> *	24.0 ± 2.0	7	7
	<i>I. wagleri</i> *	41.3 ± 5.2	27	22
	<i>Icterus bullockii</i> *	36.0 ± 2.2	2	0
	<i>I. pustulatus</i> *	43.1 ± 0.1	2	0
	<i>Icterus parisorum</i>	36.3 ± 1.9	4	0
Troglodytidae	<i>Campylorhynchus gularis</i>	29.6 ± 2	0	3
Mimidae	<i>Melanotis caerulescens</i>	62.6 ± 0.8	1	0
Furnariidae	<i>Lepidocolaptes leucogaster</i>	35.0 ± 5	1	0

386 *Species included in the statistical analyses.

387

388

389

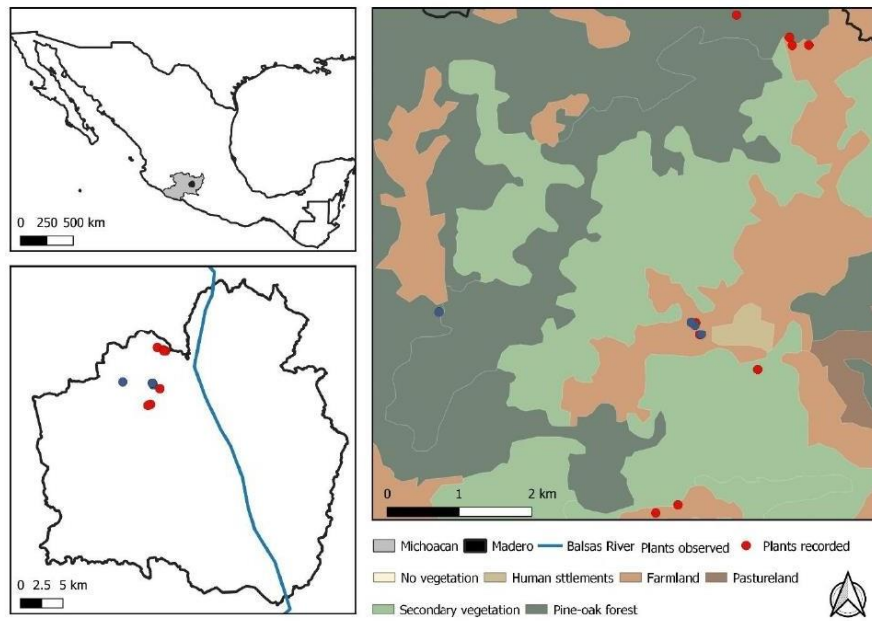
390

391

392

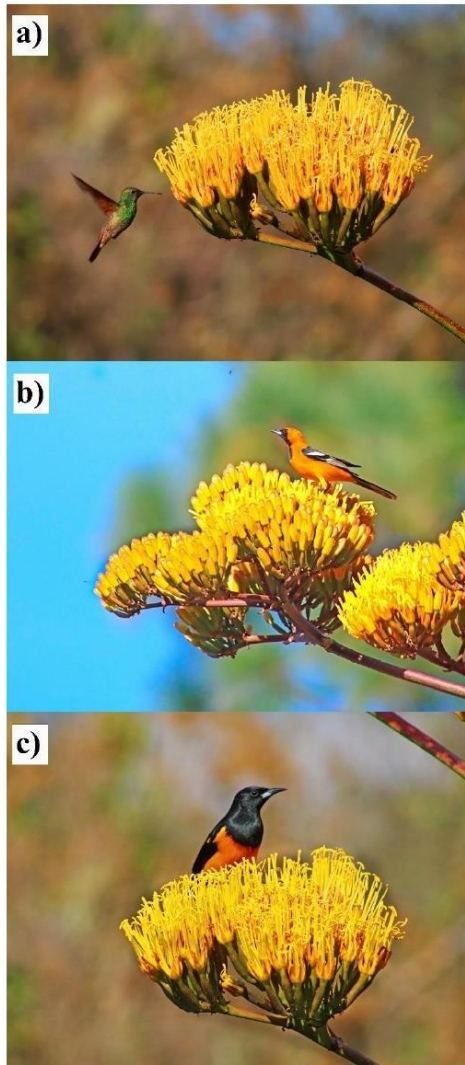
393

394

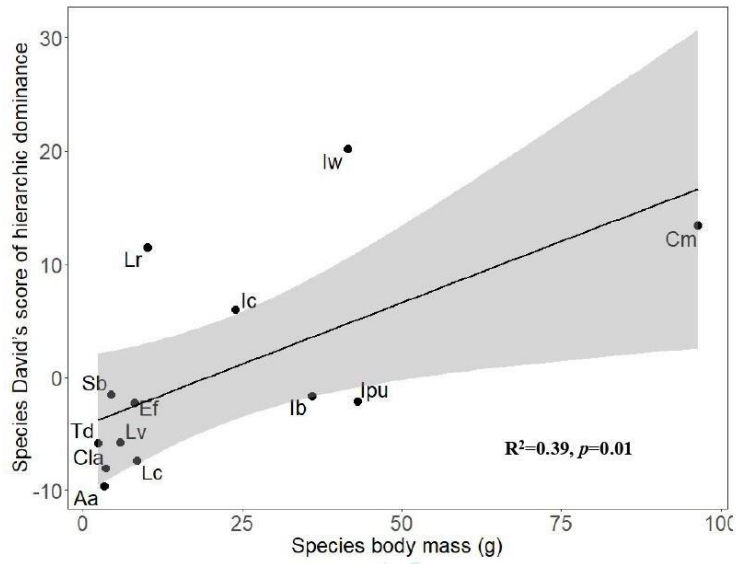


395
 396 **Figure 1.** Location of the study area and focal agave plants in the municipality of Madero,
 397 Michoacán, Western Mexico. The blue dots represent the focal plants used in the first sampling
 398 period (2016-2017). The red dots represent the focal plants used in the second sampling period
 399 (2021) through direct observations.

400
 401
 402
 403



404
405 **Figure 2.** Bird species most frequently recorded visiting the flowers of *Agave cupreata* in the
406 municipality of Madero, Michoacán, Western Mexico. A) *Saucerottia beryllina*, B) *Icterus*
407 *cucullatus* and C) *Icterus wagleri*.



408

409 **Figure 3.** Relationship between body mass of the bird species visiting the flowers of *Agave*
 410 *cupreata* and the hierarchic dominance (David's score). The gray area represents the 95%
 411 confidence intervals. Aa: *A. alexandrii*, Cm: *C. melanicterus*, Cla: *C. latirostris*, Ef: *E. fulgens*, Ib:
 412 *I. bullockii*, Ic: *I. cucullatus*, Ipu: *I. pustulatus*, Iw: *I. wagleri*, Lc: *L. clemenciae*, Lr: *L. ruficapilla*,
 413 Lv: *L. violiceps*, Sb: *S. beryllina* and Td: *T. dupontii*.

414

415

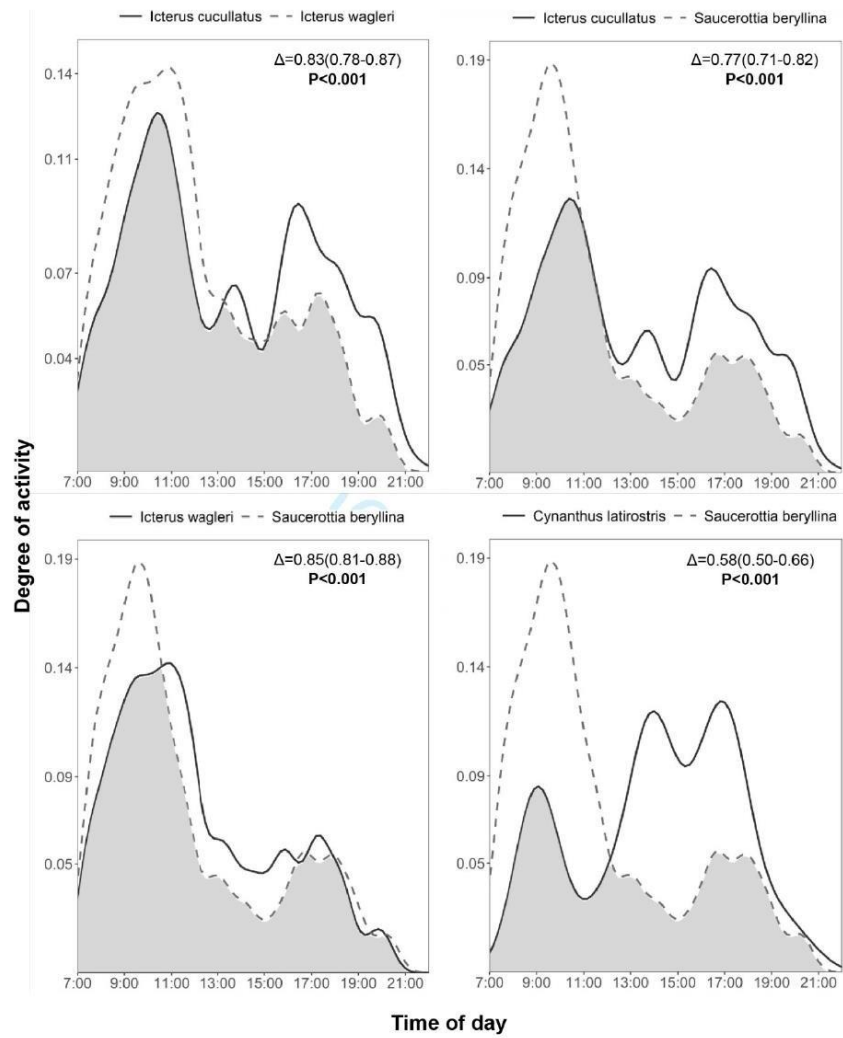
416

417

418

419

420



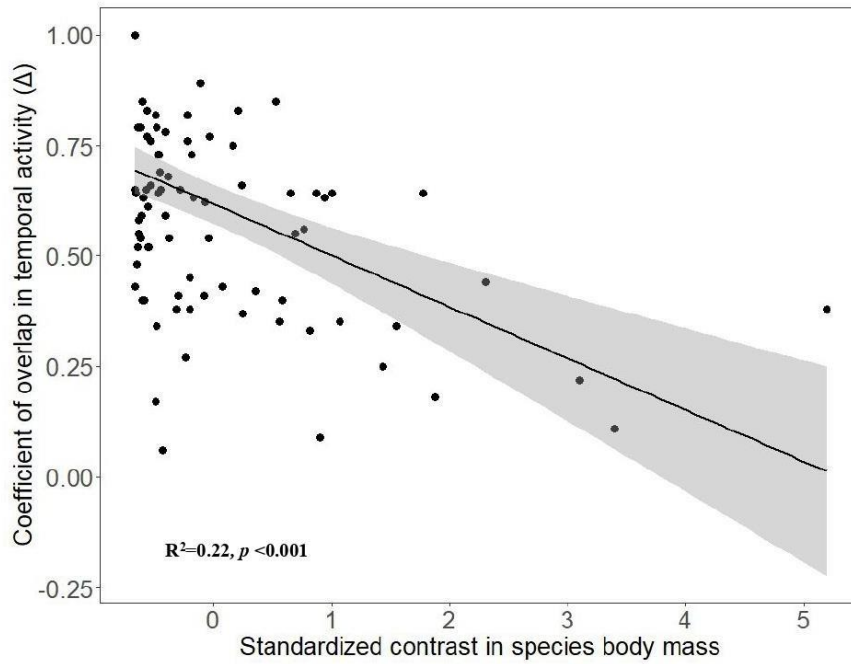
421

422 **Figure 4.** Activity patterns for each pair of species that most frequently visited the inflorescences

423 of *Agave cupreata*. The gray area represents the overlap in the temporal activity of the species.

424

425



426

427

428 **Figure 5.** Relationship between the contrast in body mass of pairs of bird species visiting the
429 flowers of *Agave cupreata* and their overlap in temporal activity (Δ). Each point represents a pair
430 of species (n species=13; n number of pairs of species=135). The gray area represents the 95%
431 confidence interval.



Supplemental Information for:

Dominance hierarchy determines access to flower resources among birds visiting the endemic *Agave cupreata* in Western Mexico

Ana L. Martínez-Castillo, Eduardo Mendoza, Rosario Arreola-Gómez, Leopoldo D. Vázquez-Reyes & Jorge E. Schondube.

Table of Contents:

Figure 1. Assembly of the filming device of the focal plants of *Agave cupreata*.....2

Figure 2. Coefficients of overlap ($\Delta 1$) in the temporal activity of pairs of bird species visiting the flowers of *Agave cupreata*3

Figures 3-23- Activity patterns for each pair of species recorded through direct observations4

Figures 24-89. Activity patterns for each pair of species recorded through video recordings9

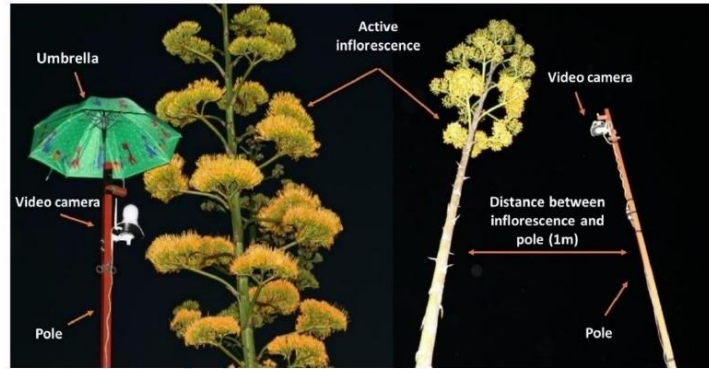


Figure 1. Assembly of the filming device of the focal plants of *Agave cupreata* Modified from Arreola (2018).

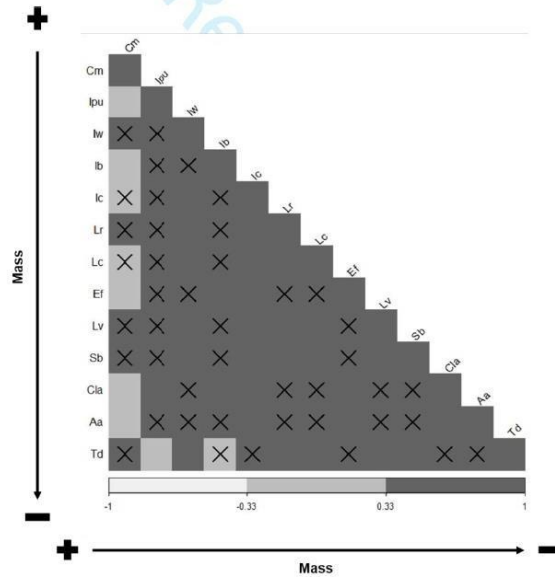
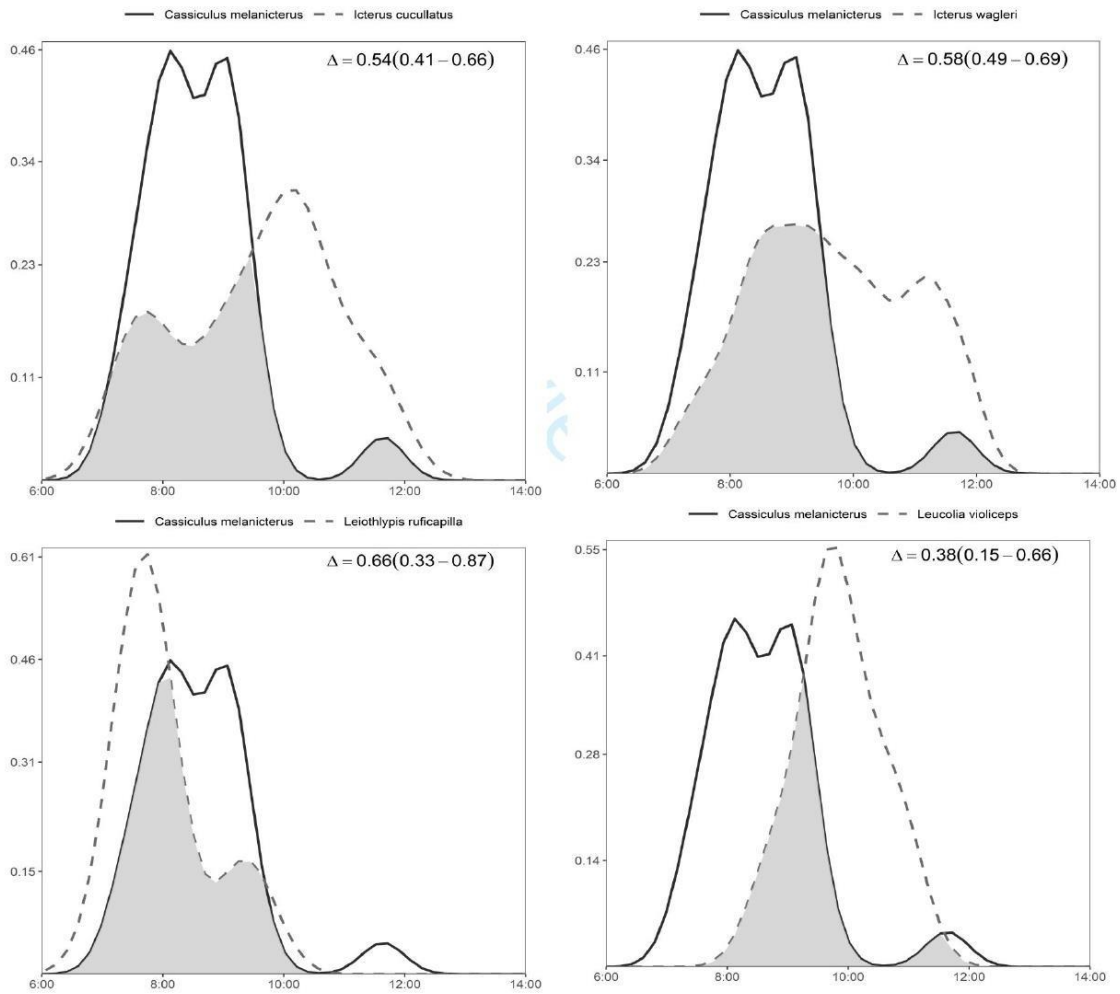
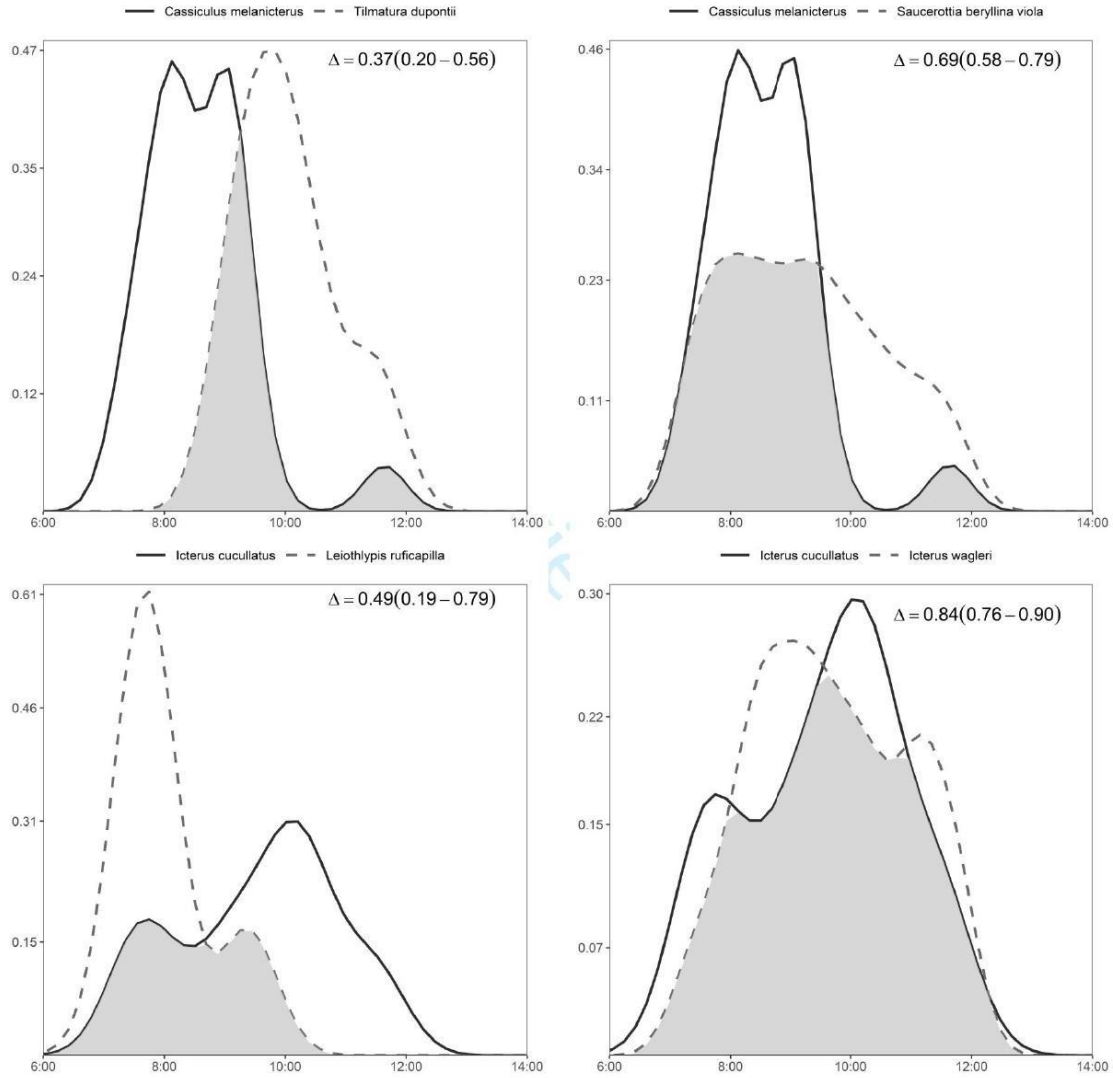


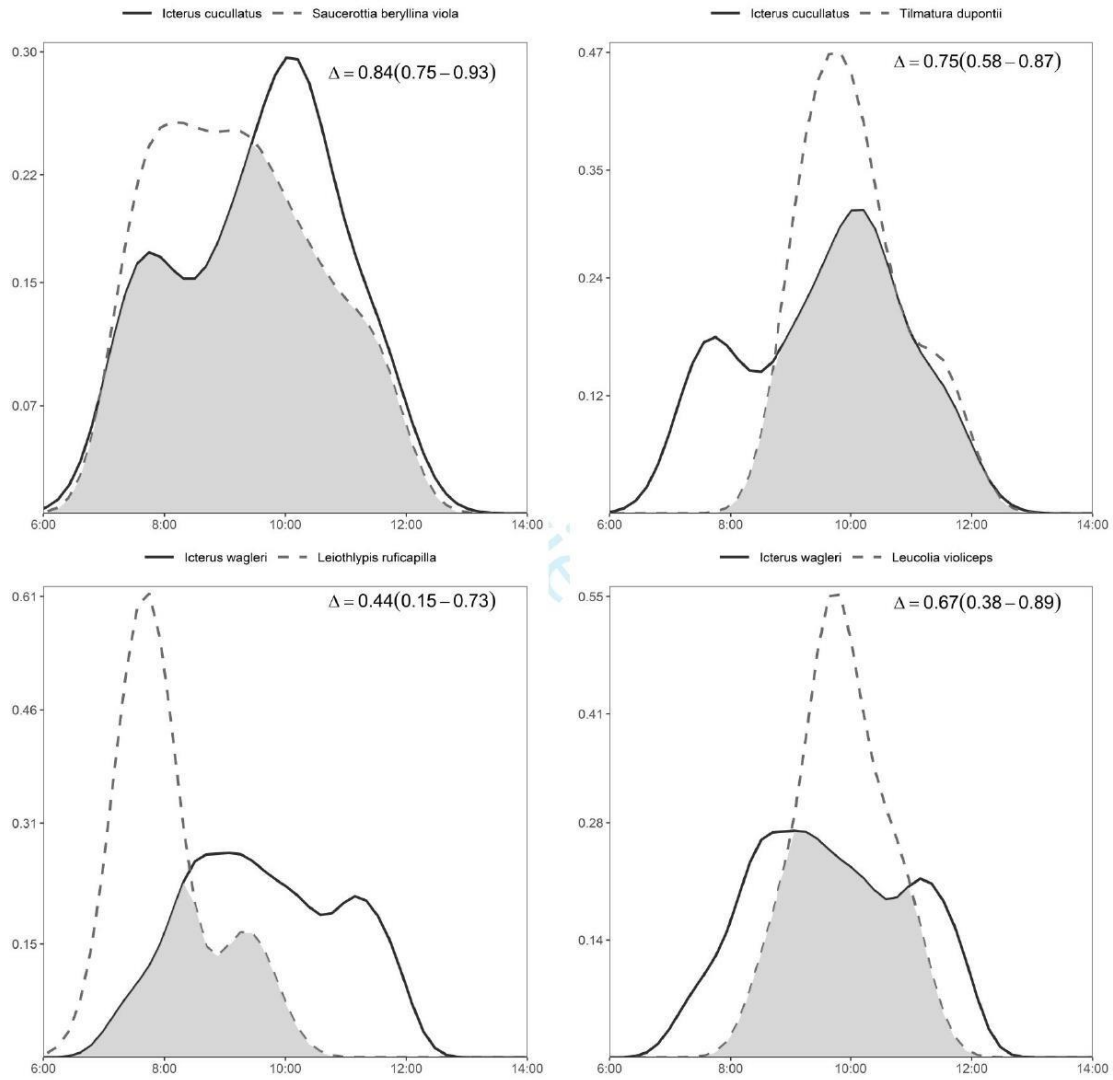
Figure 2. Coefficients of overlap ($\Delta 1$) in the temporal activity of pairs of bird species visiting the flowers of *Agave cupreata*. The gray tones indicate the coefficient of overlap. The "X" indicates species pairs where activity patterns were statistically different ($p \leq 0.05$). Aa: *Archilochus alexandrii*, Cm: *Cassidix melanictus*, Cla: *Cyananthus latirostris*, Ef: *Eugenes fulgens*, lb: *Icterus bullockii*, lc: *Icterus cucullatus*, lpu: *Icterus pustulatus*, lw: *Icterus wagleri*, Lc: *Lampornis clemenciae*, Lr: *Leiothlypis ruficapilla*, Lv: *Leucolia violiceps*, Sb: *Saucerotia beryllina* and Td: *Tilmatura dupontii*.

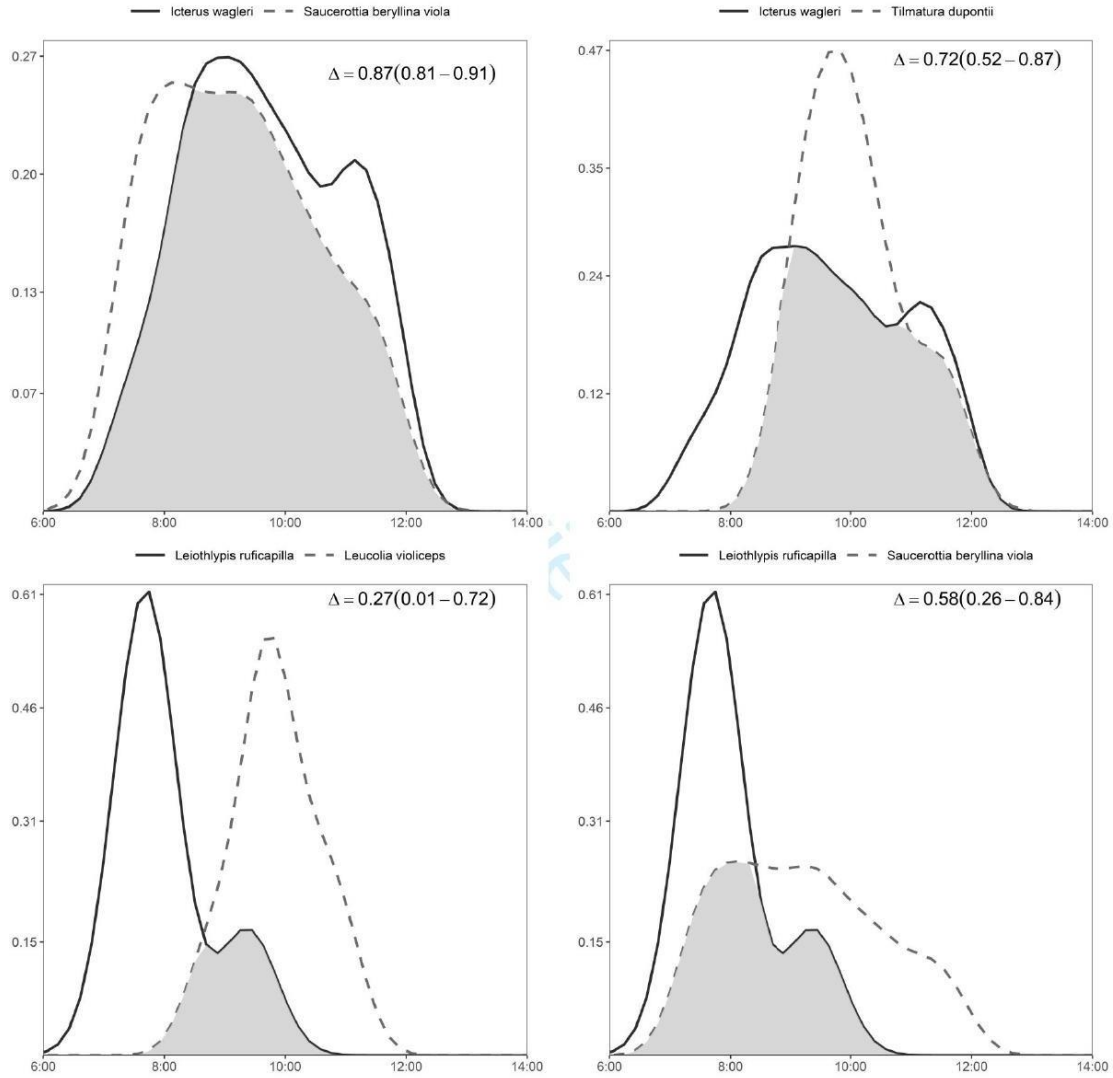


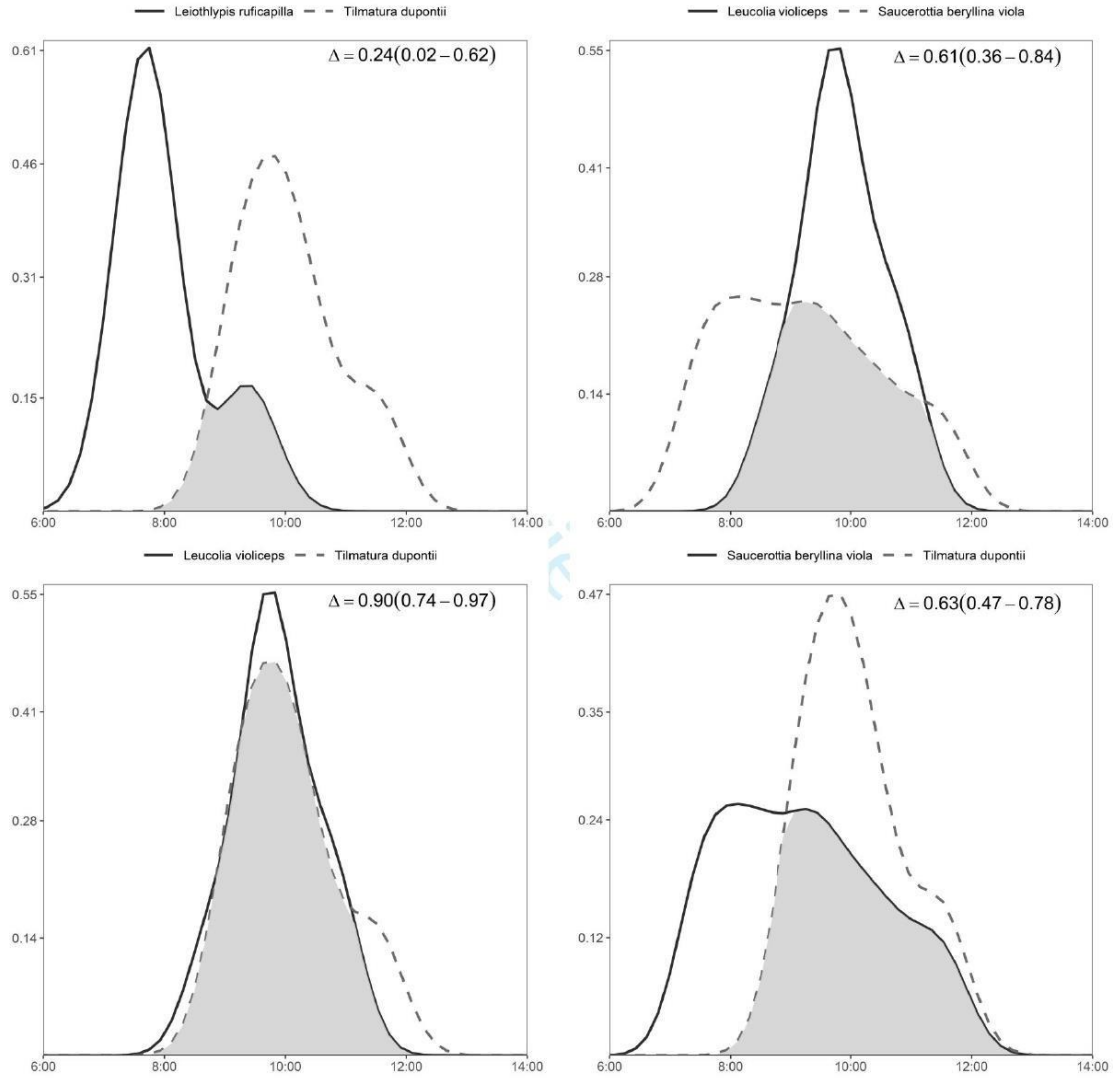
Figures 4-23- Activity patterns for each pair of species recorded through direct observations. The x-axis represents time, the y-axis density and the Δ is the activity pattern overlap coefficient with their confidence intervals (95%).





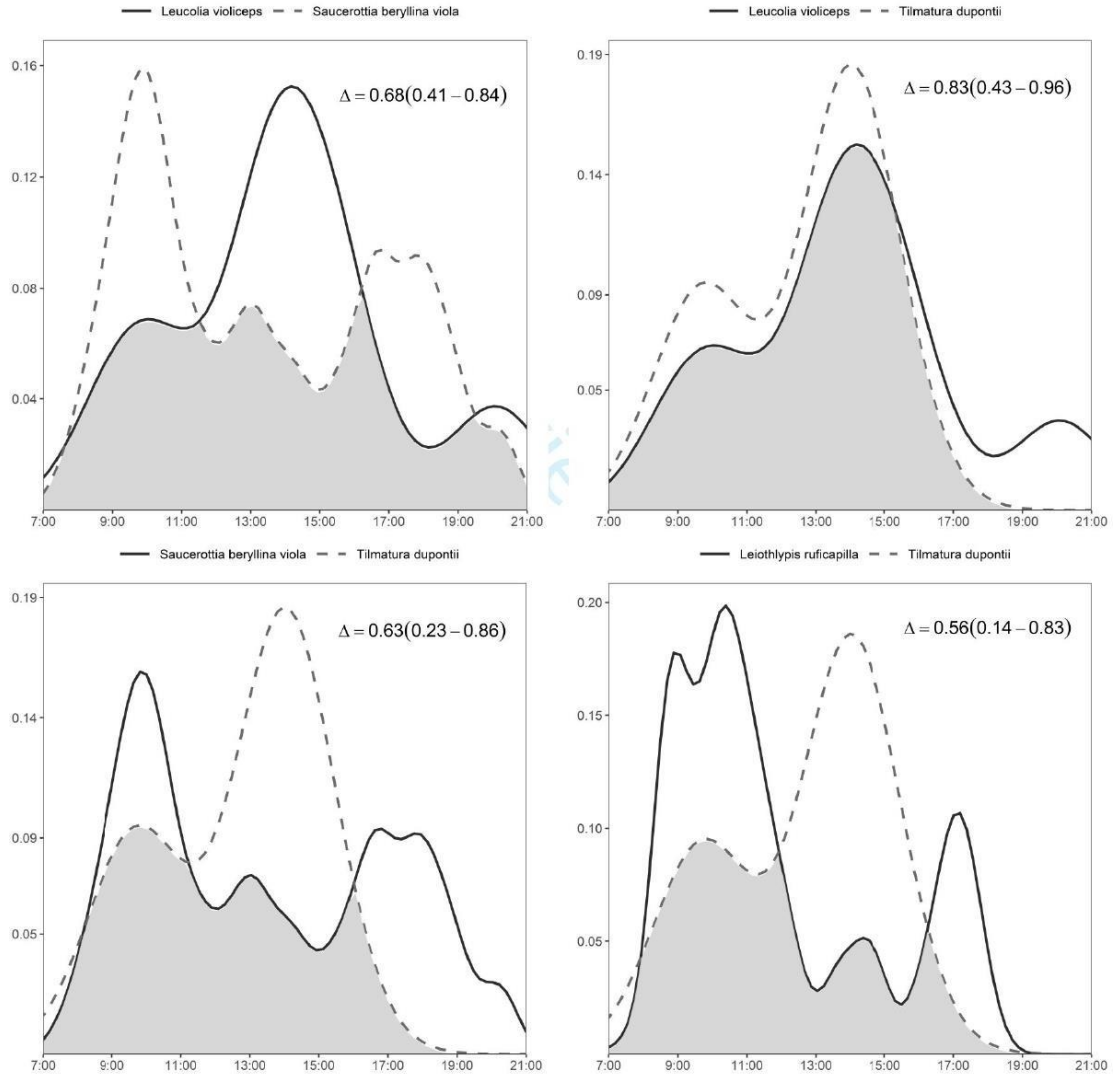


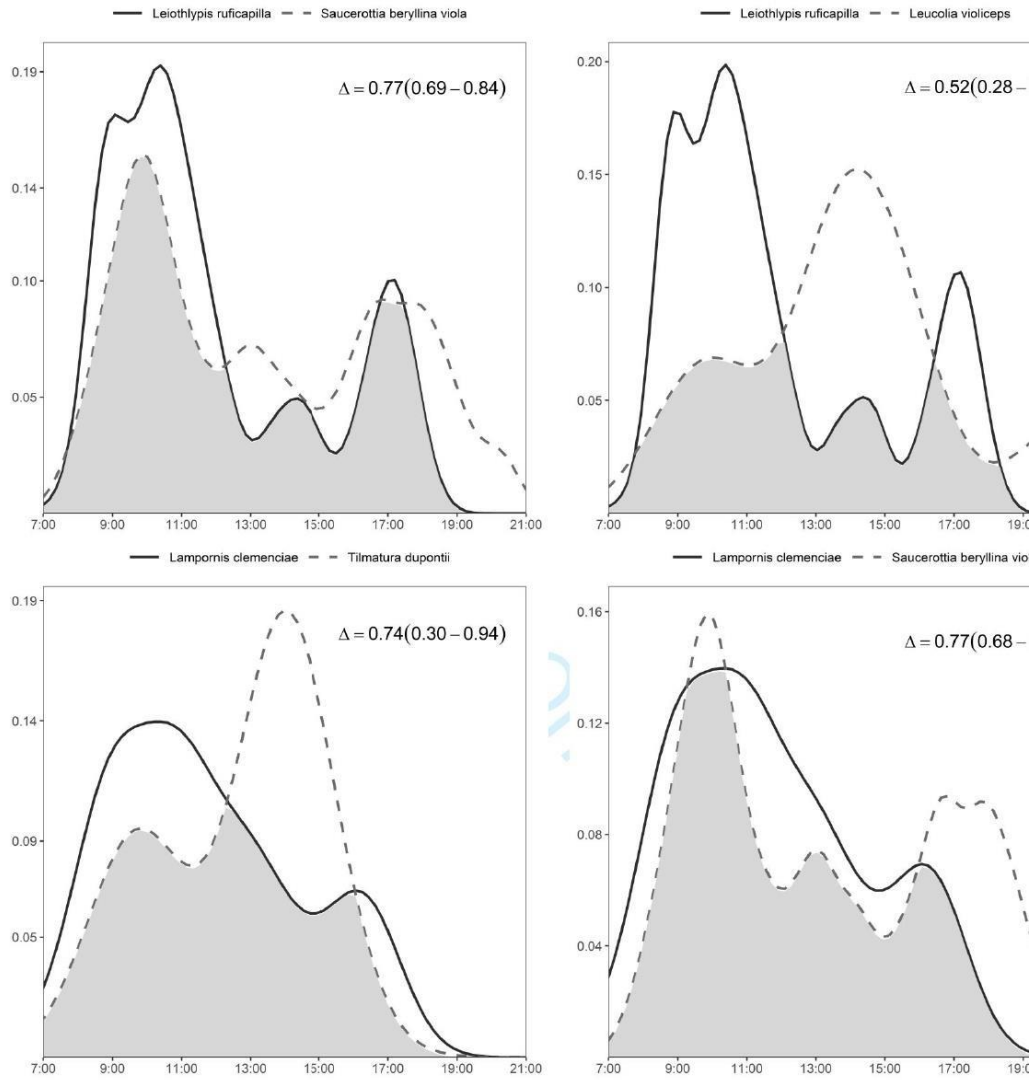


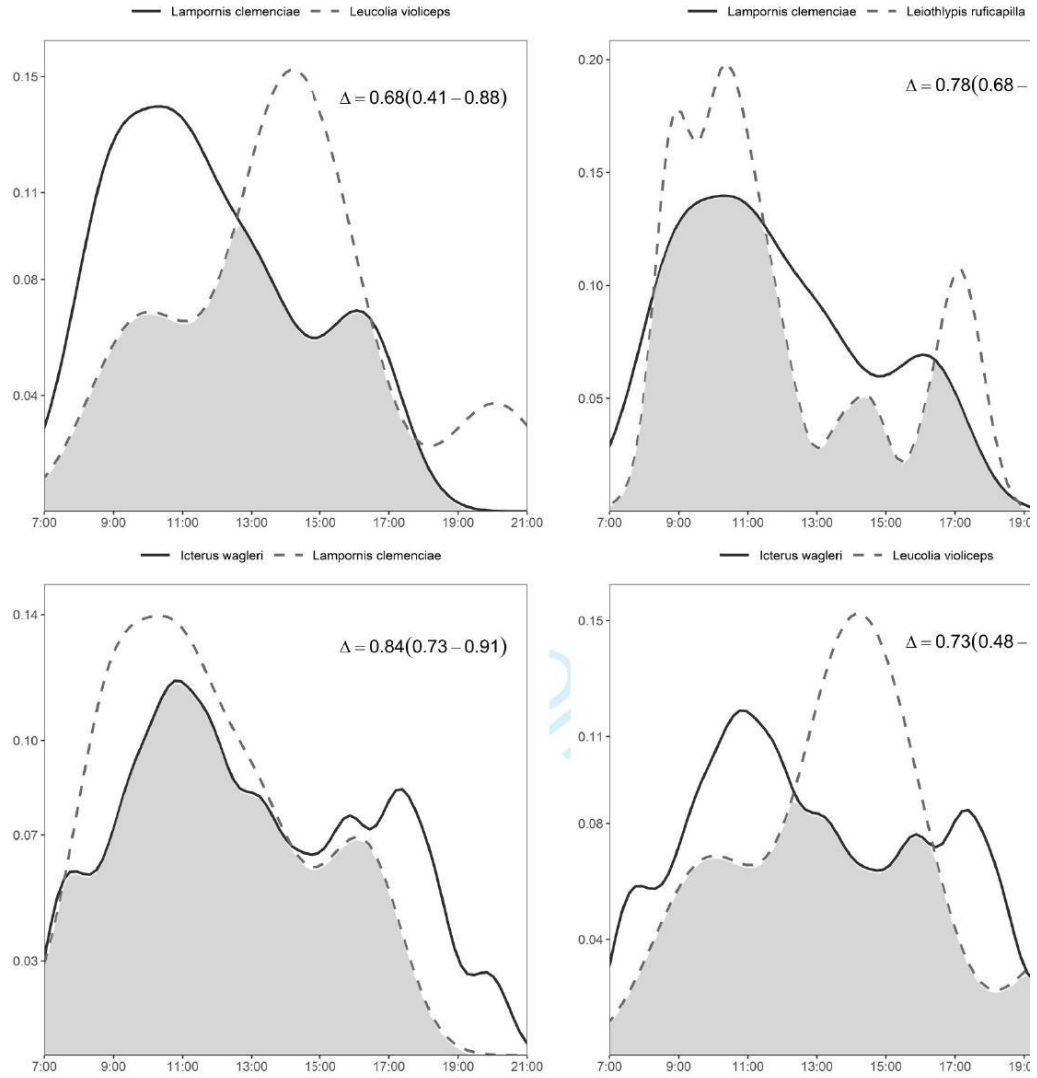


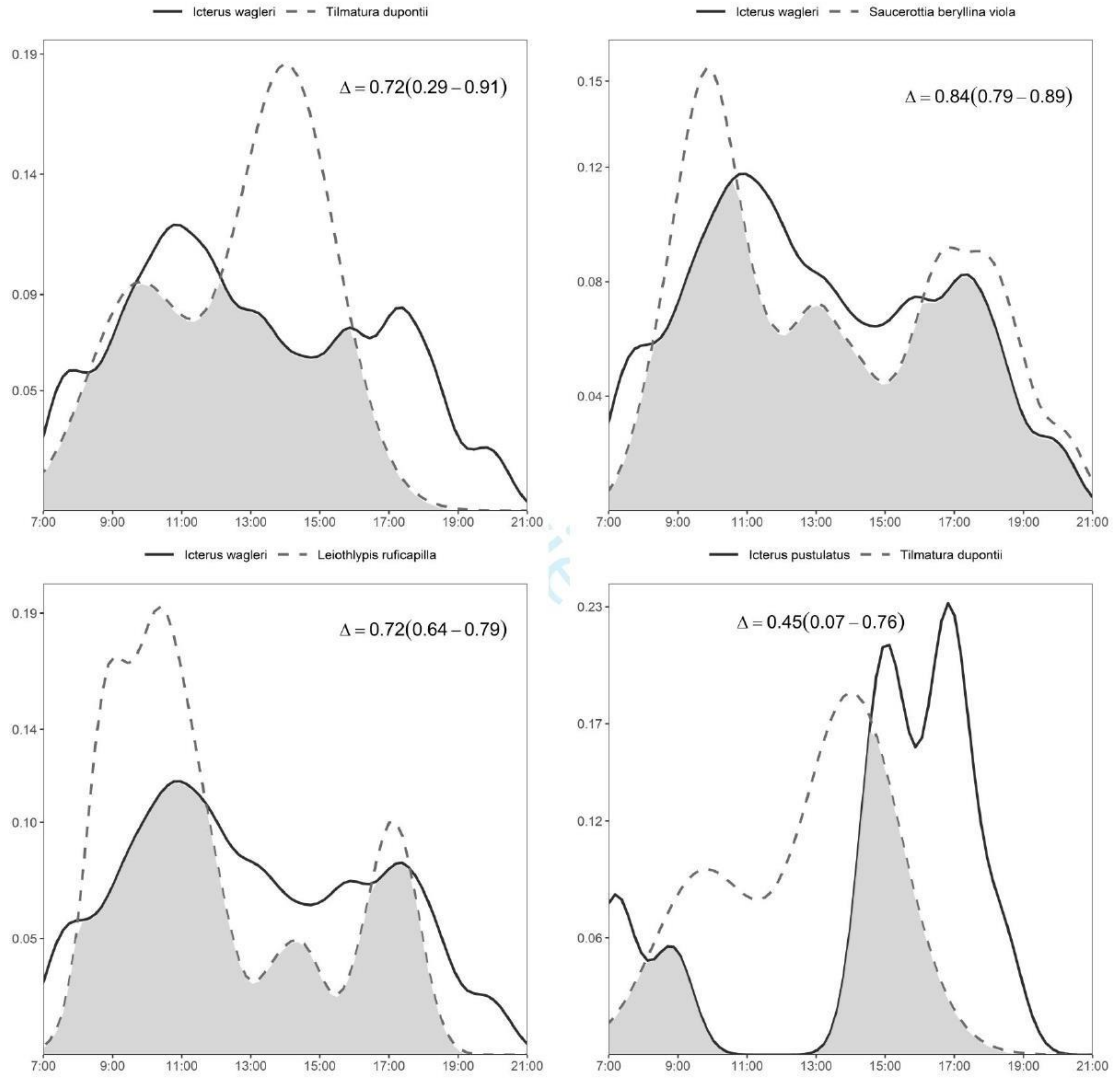


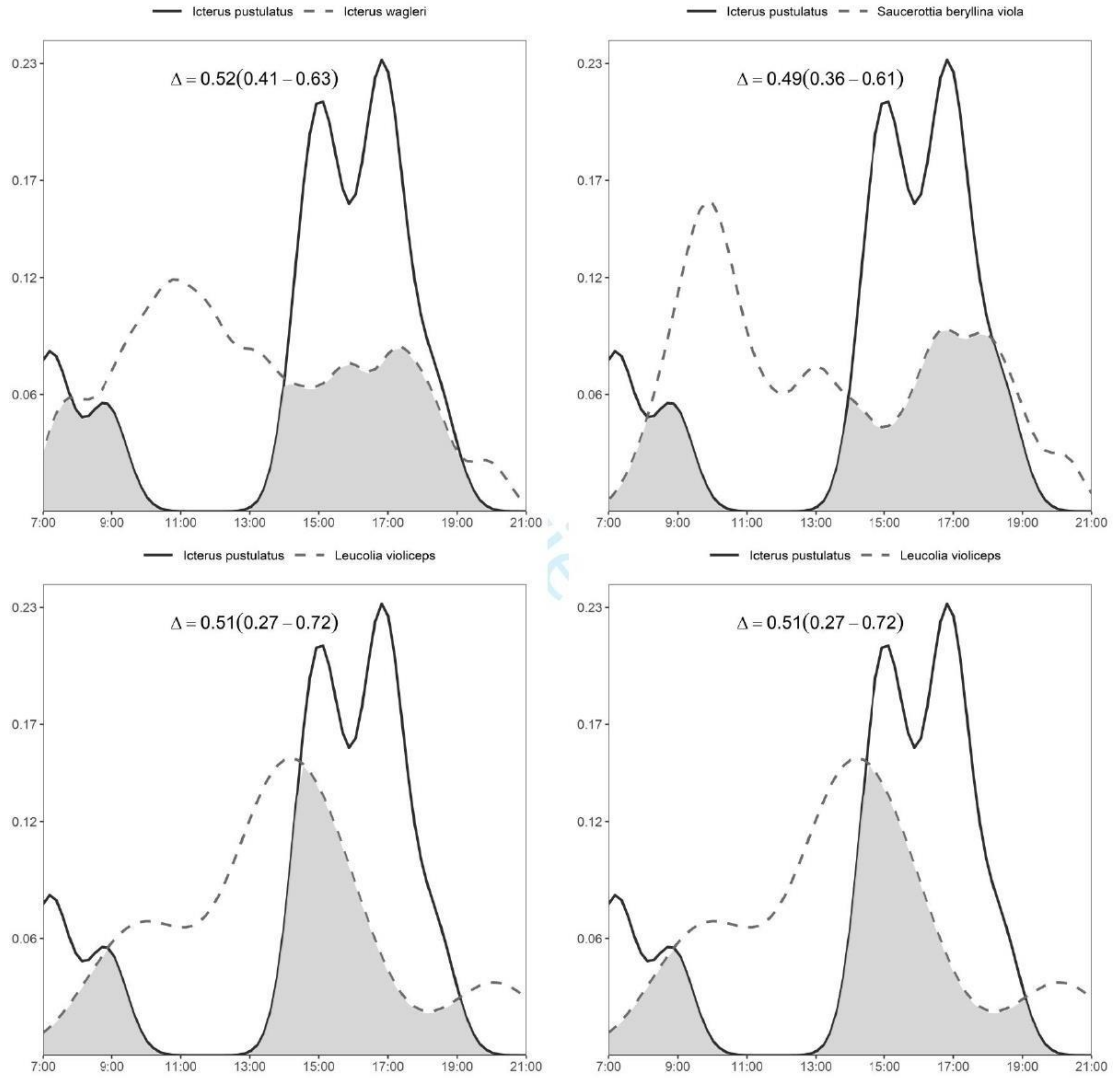
Figures 24-89. Activity patterns for each pair of species recorded through video recordings. The x-axis represents time, the y-axis density and the Δ is the activity pattern overlap coefficient with their confidence intervals (95%).

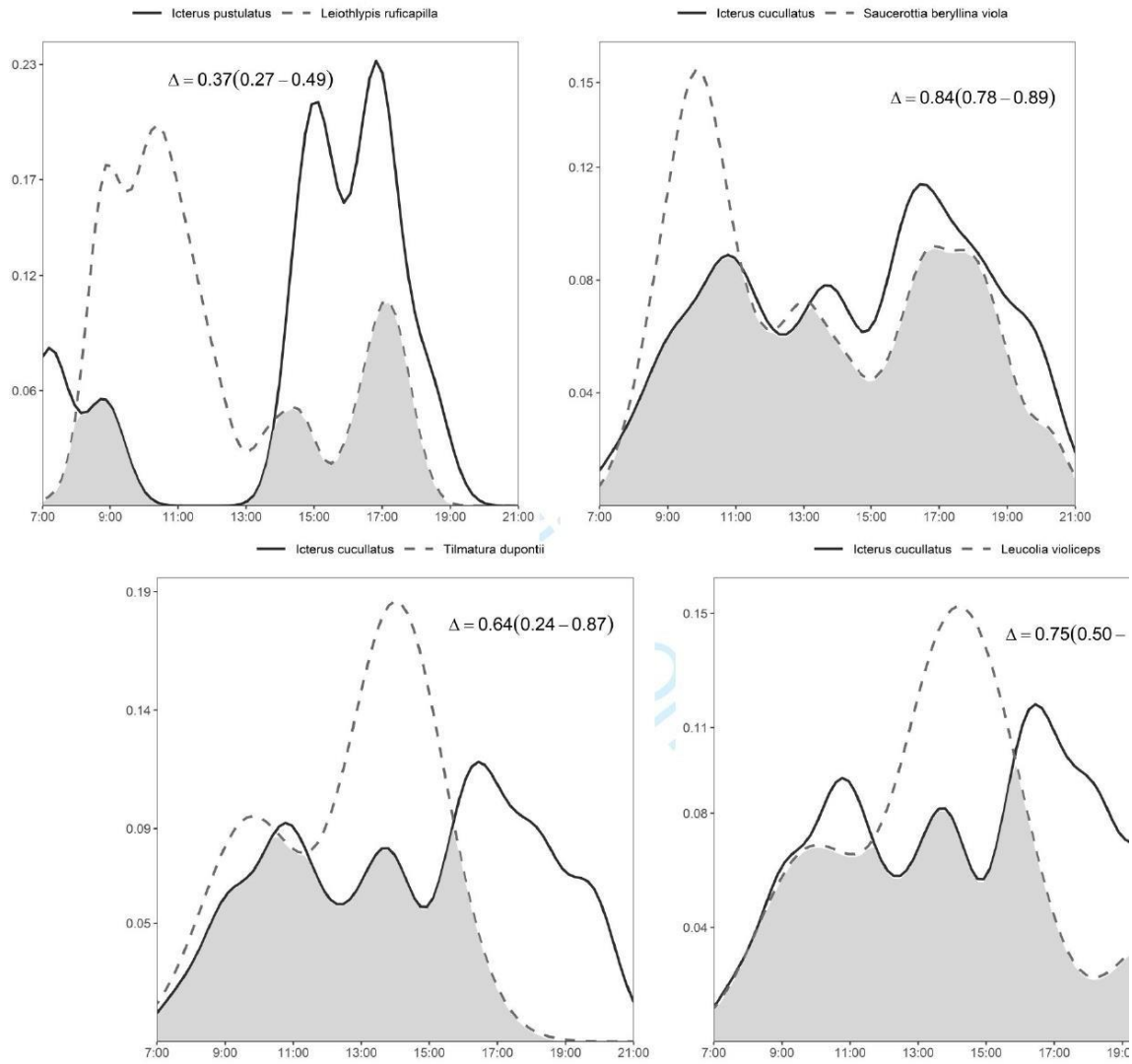






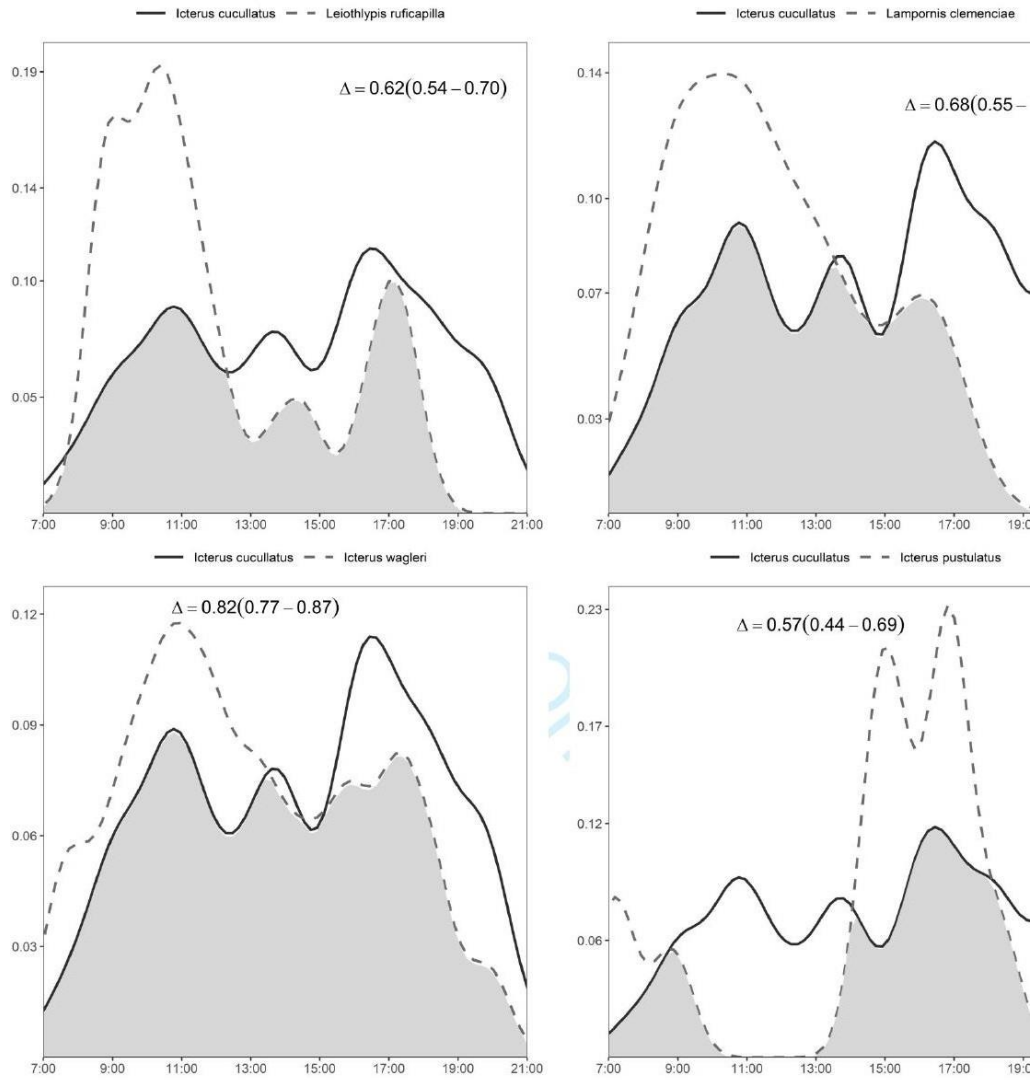


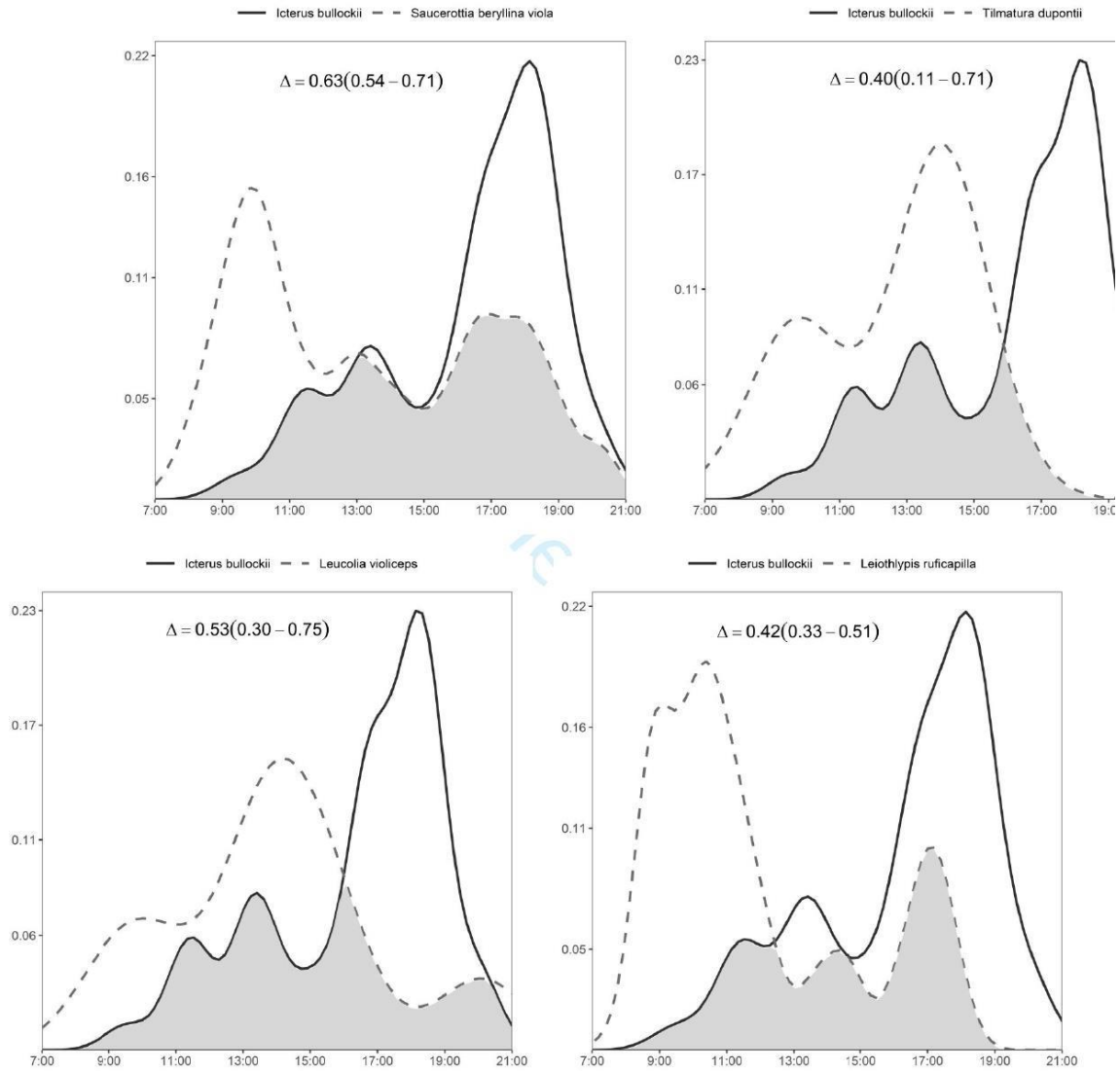


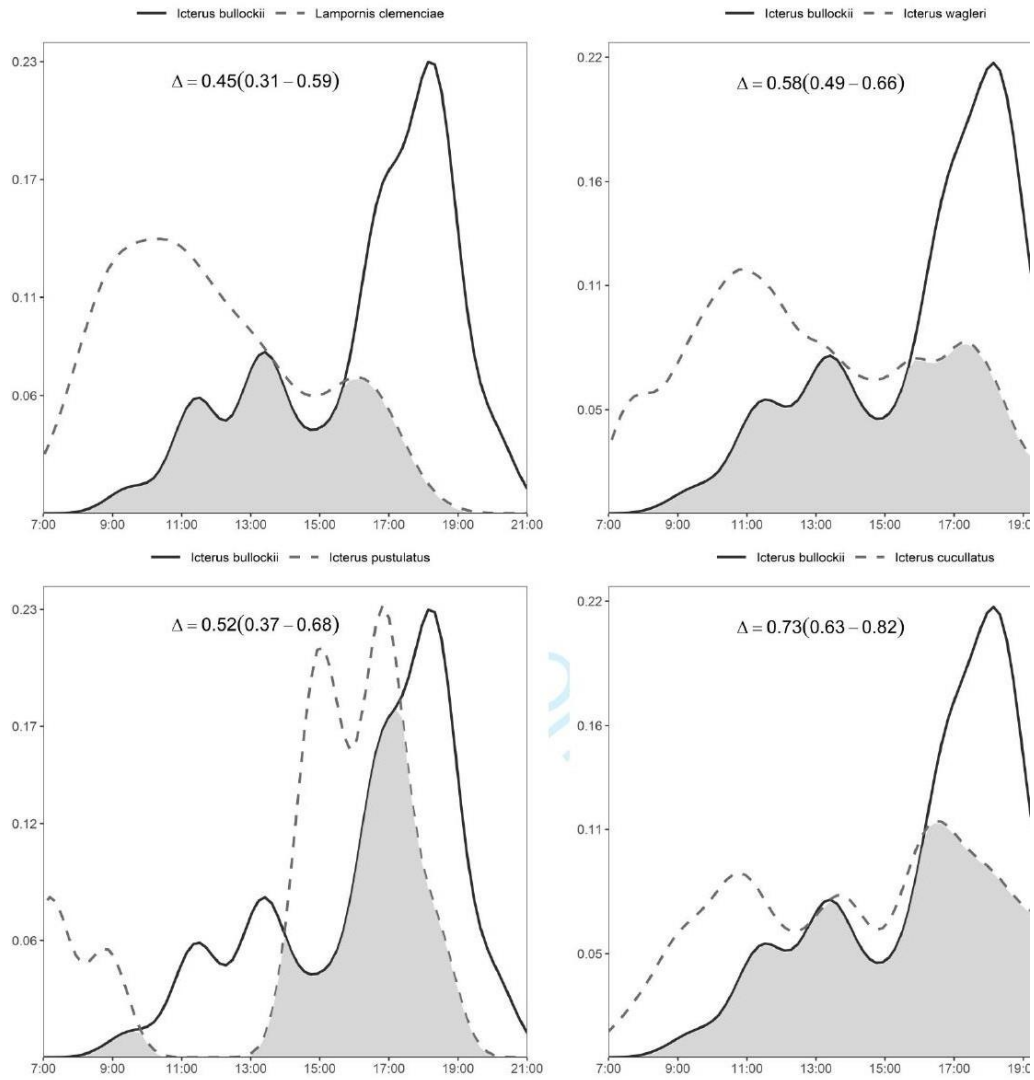


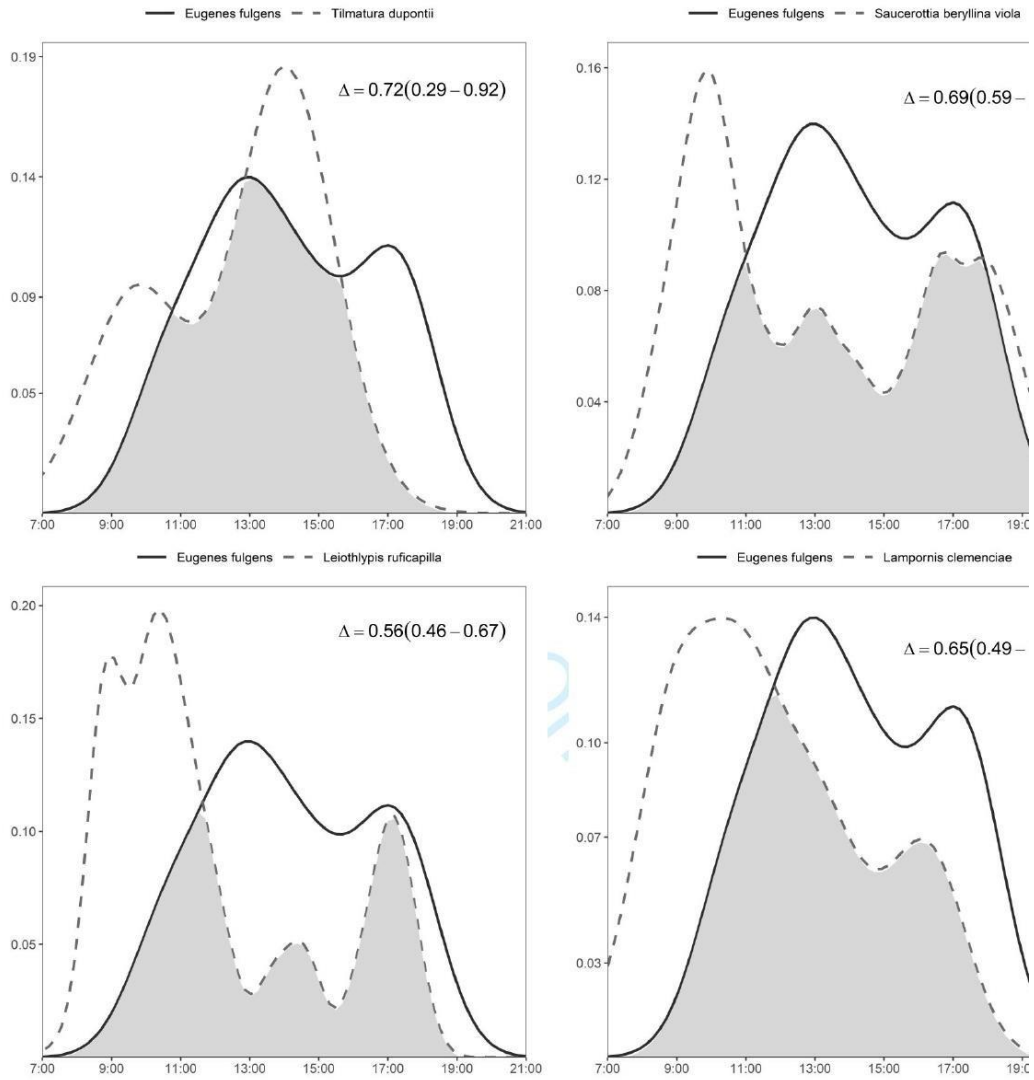


ADVANCING ECOLOGY



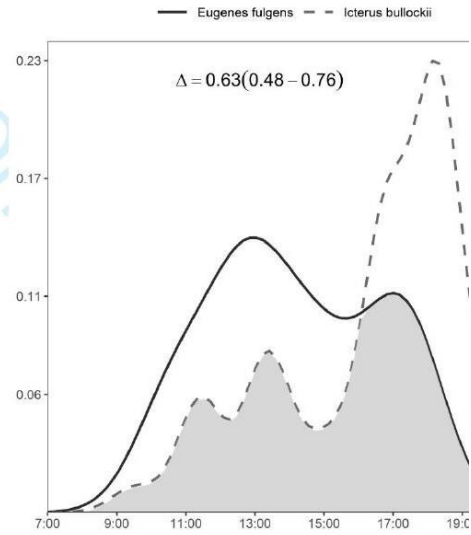
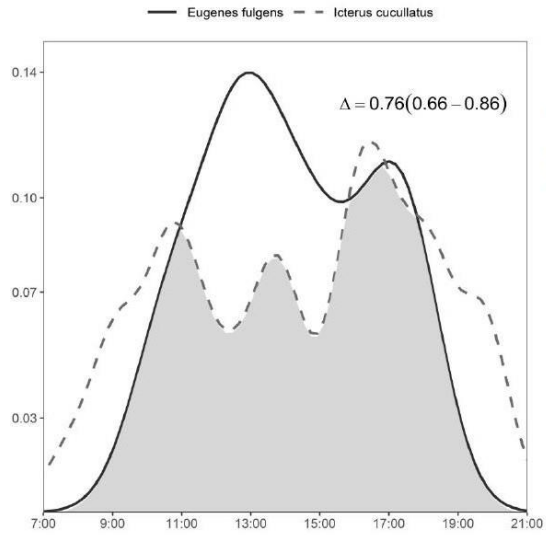
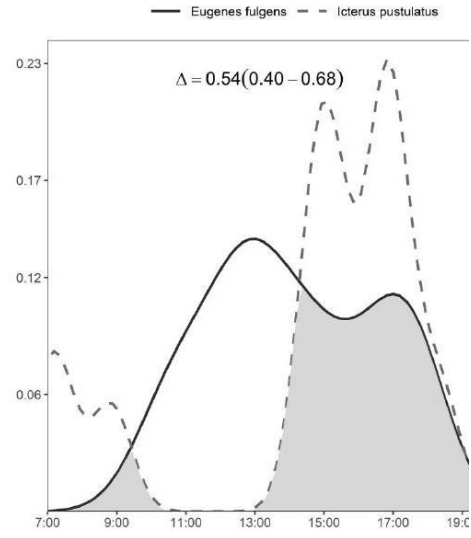
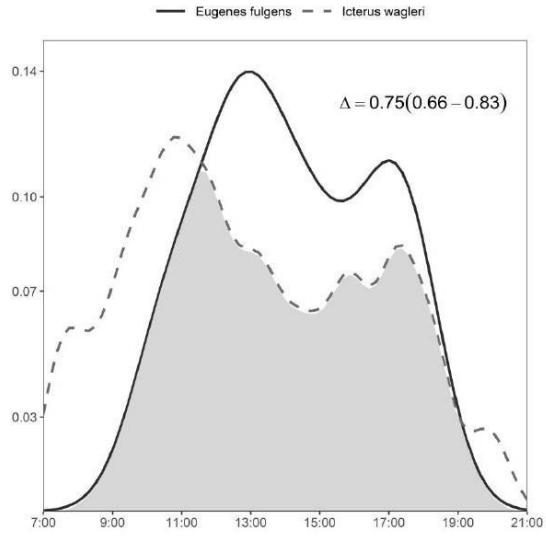


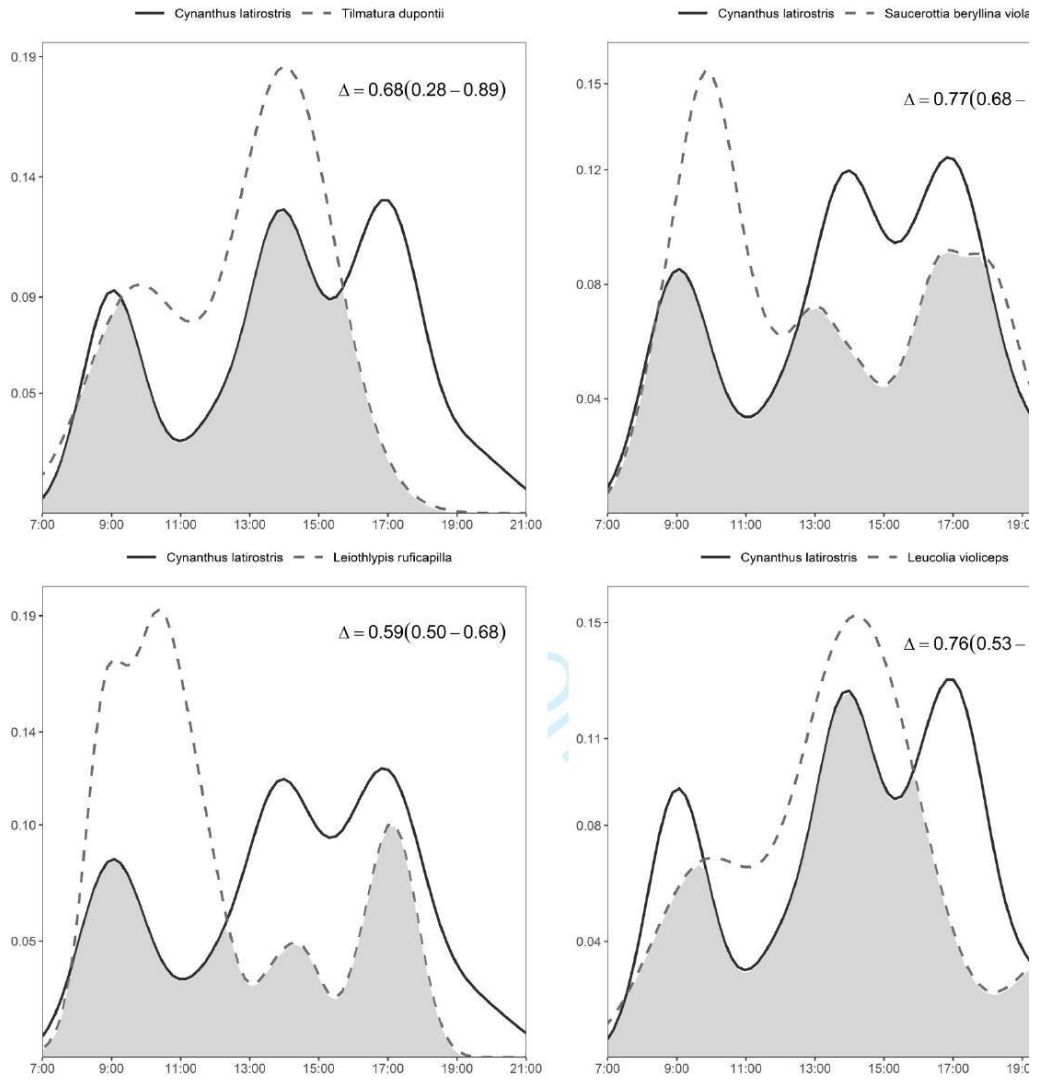






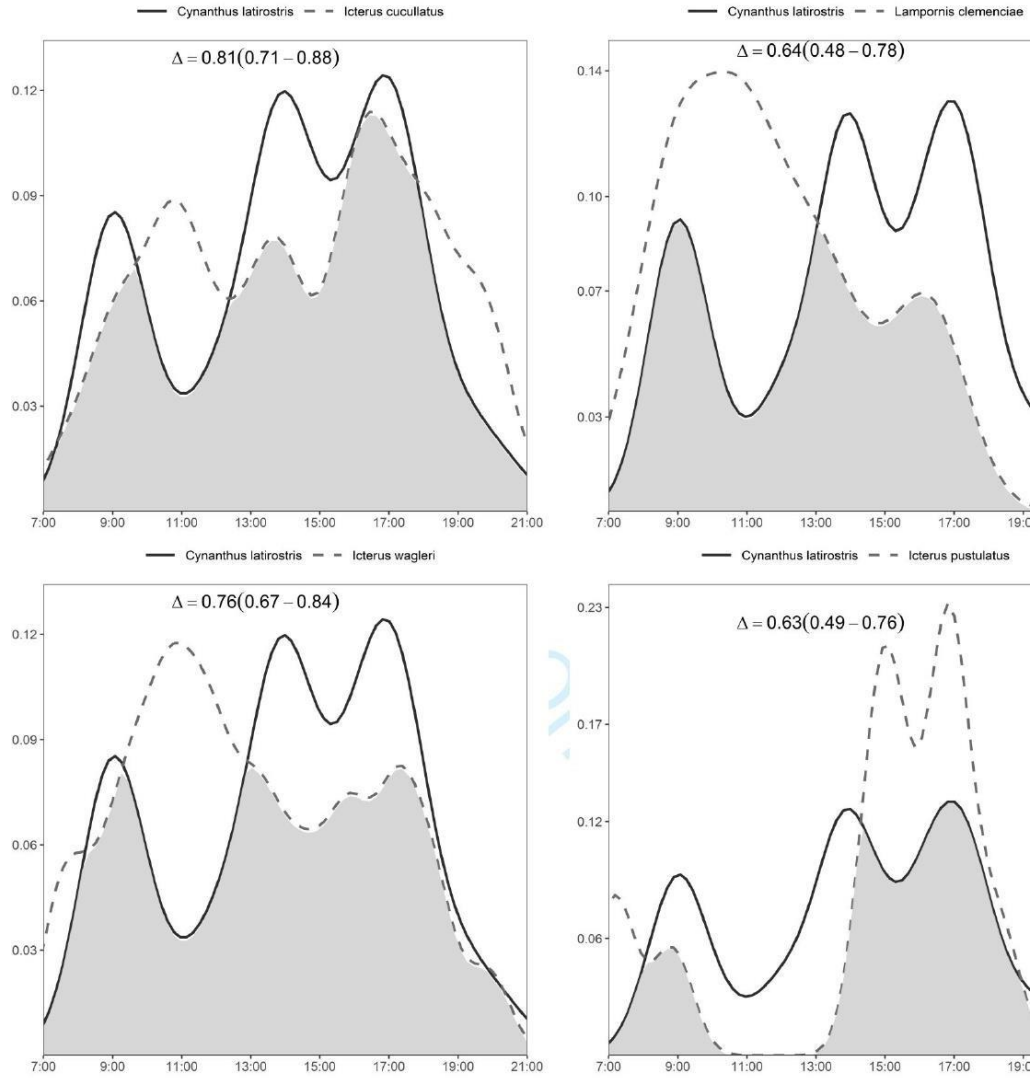
ADVANCING ECOLOGY





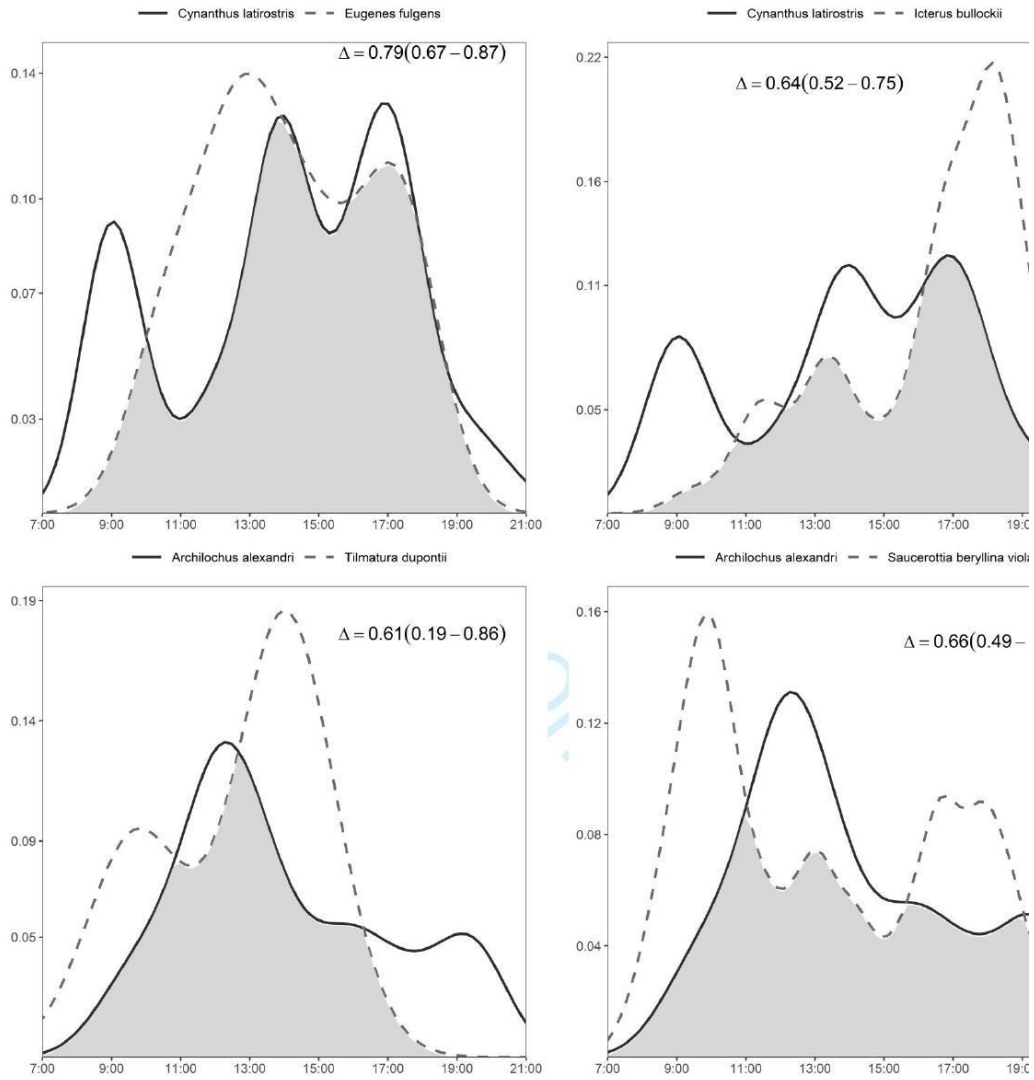


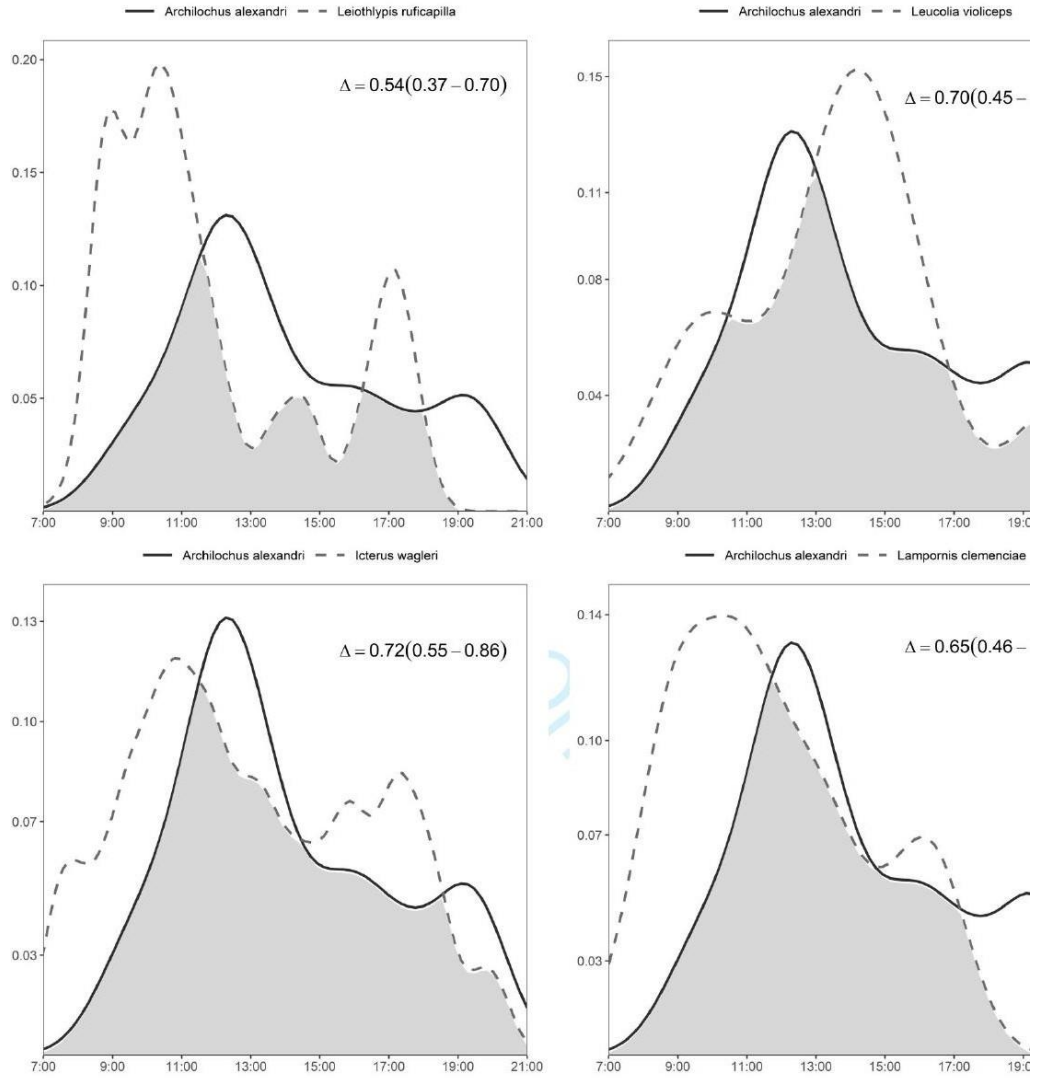
ADVANCING ECOLOGY

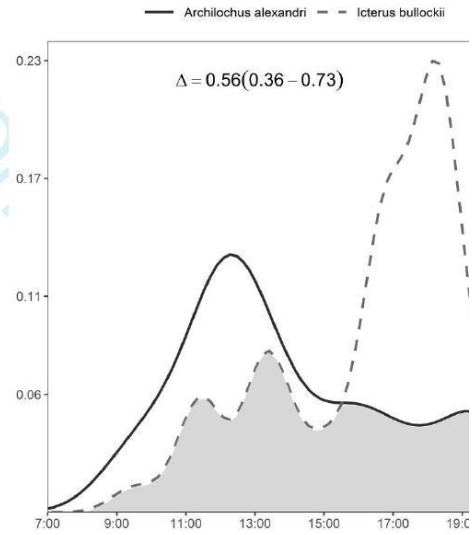
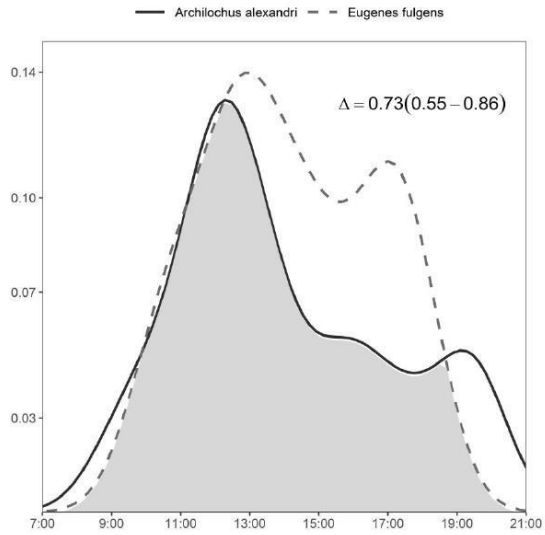
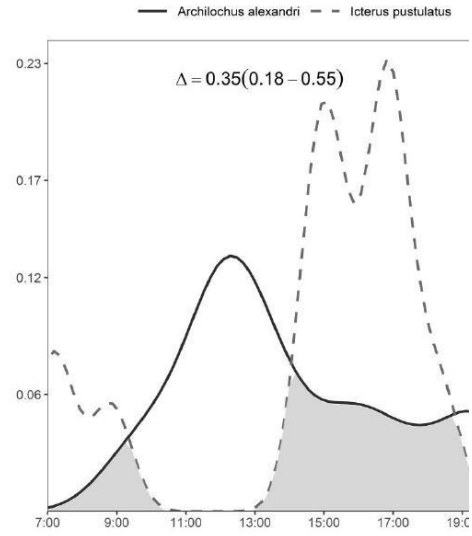
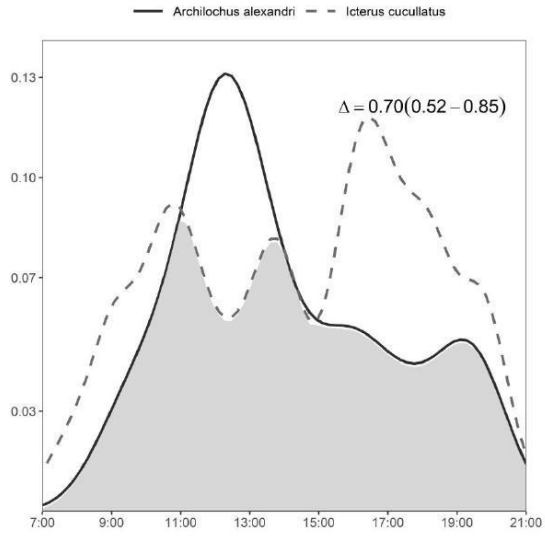


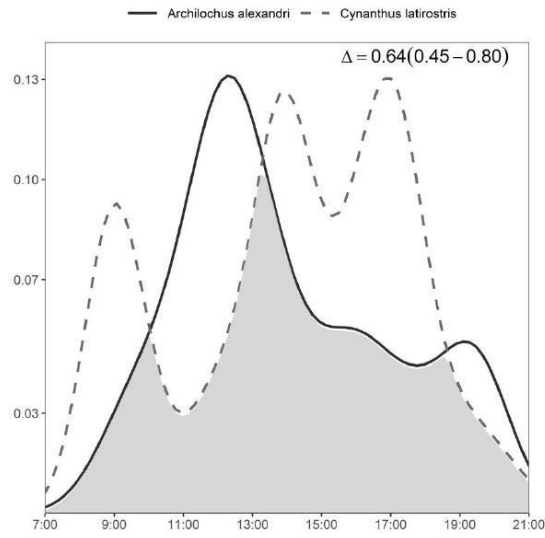


ADVANCING ECOLOGY









review Only

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio amplían el conocimiento sobre las interacciones antagonistas, los patrones de actividad y conductuales de las aves asociados al uso de un recurso alimenticio de gran importancia, en este caso el *Agave cupreata* en Michoacán. A su vez los resultados de este estudio apoyan la idea de que la jerarquía de dominancia y en menor grado la segregación temporal, son mecanismos que pueden operar para permitir la coexistencia de especies que explotan un recurso de importancia.

Relación entre los rasgos morfológicos y la jerarquía de dominancia

Los resultados de la regresión de la masa corporal con la posición en la jerarquía de dominancia apoyan la predicción de que las especies con mayor masa corporal son aquellas que tienen una posición más dominante en la jerarquía. Este resultado coincide con lo reportado por Daily y Ehrlich (1994), en un estudio realizado con aves frugívoras al sur de Costa Rica. En este estudio los autores mencionados encontraron una jerarquía de dominancia interespecífica, en donde el tamaño corporal tuvo una influencia positiva sobre el estatus social, siendo las especies subordinadas aquellas con menores masas corporales.

Patrones de actividad diaria de la avifauna y la segregación temporal

Los resultados del estudio apoyan la predicción de que las especies similares tienden a separar sus nichos ecológicos y conductuales en el tiempo de forma muy . Esta separación les permite coexistir en un ambiente donde existen recursos limitados, como lo es *A. cupreata*.

También es posible observar que, en algunos casos como en *S. beryllina viola* y *T. dupontii*, *A. alexandrii* y *C. lucifer* y *C. lucifer* con *E. fulgens*, existe un fuerte traslape en sus patrones de actividad diaria, pero también presentan diferencias importantes en sus picos de actividad, aunado a tener diferencias significativas con respecto a sus masas corporales. En este sentido, podríamos asumir que el costo de la interferencia en el periodo de forrajero, tanto para las especies de mayores dimensiones, como las de menores dimensiones es mínimo (Amarasekare, 2002).

Así mismo, se ha sugerido que los colibríes pueden mostrar una segregación temporal en la búsqueda y consumo de recursos florales, en función de su tamaño, evitando encuentros

físicos agresivos. Con ello disminuyen el gasto energético debido al despliegue de conductas agonísticas (González y Osbahr, 2013; Pineda-Pérez *et al.*, 2014; Muñoz-Pedrerros *et al.*, 2019) y favorecen su coexistencia (Richards, 2002; Ornelas *et al.* 2002; Lara *et al.* 2009). Esto ayudaría a explicar por qué se encontró que las distintas especies de colibríes con masas corporales distantes tienen un bajo traslape de sus actividades de forrajeo. Este resultado se encuentra acorde a nuestra hipótesis de la existencia de una jerarquía de dominancia social.

Nuestros resultados confirman la existencia de conductas antagónicas entre la avifauna visitante de *A. cupreata*, con lo que concluimos que dichos repertorios conductuales entre la avifauna favorecen su coexistencia en este sistema de estudio. Asimismo, la presencia de una jerarquía de dominancia con base en la masa corporal y la segregación del nicho temporal en la búsqueda y consumo de los recursos florales, pueden explicar parte de los mecanismos de ensamblaje (*e.g.* la competencia entre especies) de la comunidad de aves presentes en este sistema de estudio.

Sin embargo, debido a la limitación para realizar mayor trabajo de campo por la contingencia sanitaria presentada por el SARS-COVID19, nuestro estudio tiene algunas limitaciones. Por ejemplo, la falta de una evaluación más detallada sobre los patrones de actividad de la avifauna, con el fin de determinar cuáles son los mecanismos que subyacen los cambios.

Finalmente, nuestros resultados indican que los individuos de *A. cupreata* en zonas de cultivos representan un recurso importante para la avifauna lo que se refleja en la existencia de conductas antagónicas y la segregación temporal entre estas especies. Esto es un resultado importante con el que se sustenta que se mantenga un número mínimo de agaves sin aprovechamiento para la elaboración de mezcal en las zonas de cultivo, favoreciendo la coexistencia de un importante número de especies de aves, dando pie a un mejor manejo de los recursos naturales en la región.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amarasekare, P. (2002). Interference competition and species coexistence. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 269: 2541–2550.
- Arreola Gómez, M. del R. (2018). Variación del ensamble de visitantes florales de (*Agave cupreata*) cultivado y silvestre en el municipio de Madero, Michoacán, México. Programa institucional de maestría en ciencias biológicas. Tesis para grado de Maestría. 69 pp.
- Baker, H.G. (1975). Sugar Concentrations in Nectars from Hummingbird Flowers. *Biotropica*. 1: 37–41.
- Bribiesca, R., Herrera-Alsina, L., Ruiz-Sanchez, E., Sánchez-González, L. A., y Schondube, J. E. (2019). Body mass as a supertrait linked to abundance and behavioral dominance in hummingbirds: A phylogenetic approach. *Ecology and evolution*, 9(4), 1623-1637.
- Carpenter, F. L. (1979). Competition between hummingbirds and insects for nectar. *Am. Zool.* 19: 1105–1114.
- Daily, G. C., y Ehrlich, P. R. (1994). Influence of social status on individual foraging and community structure in a bird guild. *Oecologia*, 100(1-2), 153-165.
- Dearborn, D. C. (1998). Interspecific Territoriality by a Rufous-Tailed Hummingbird (*Amazilia tzacatl*): Effects of Intruder Size and Resource Value 1. *Biotropica*, 30(2), 306-313.
- Eguiarte L. E., C. Martínez del Rio y H. T. Arita. (1987). El Néctar y el Polen como Recursos: El Papel Ecológico de los Visitantes a las Flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. *Biotropica*. 19 (1): 74-82.
- Eguiarte, L. E., Jiménez Barrón, O. A., Aguirre-Planter, E., Scheinvar, E., Gamez, N., Gasca-Pineda, J., ... & Souza, V. (2021). Evolutionary ecology of Agave: distribution patterns, phylogeny, and coevolution (an homage to Howard S. Gentry). *American Journal of Botany*, 108(2), 216-235.
- Enquist, B. J., Norberg, J., Bonser, S. P., Violle, C., Webb, C. T., Henderson, A., ... y Savage, V. M. (2015). Scaling from traits to ecosystems: developing a general trait driver theory via integrating trait-based and metabolic scaling theories. *Advances in ecological research*, 52, 249-318.
- Fitzgerald, D. B., Winemiller, K. O., Sabaj Pérez, M. H., y Sousa, L. M. (2017). Using trophic structure to reveal patterns of trait-based community assembly across niche dimensions. *Functional Ecology*, 31(5), 1135-1144.
- French, A. R., y Smith, T. B. (2005). Importance of body size in determining dominance hierarchies among diverse tropical frugivores 1. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 37(1), 96-101.
- Gallardo Valdez J., Gschaedler Mathis A. C., Cházaro Basañez M. J., Rodríguez Domínguez J. M., Tapia Campos E., Villanueva Rodríguez S., Salado Ponce J.H., Villegas García E., Medina Niño R., Aguirre Ochoa M. y Vallejo Pedraza M. (2008). La producción de Mezcal en el estado de Michoacán, Centro de investigación y asistencia en tecnología y diseño del estado de Jalisco A.C.
- Gause GF (1934) Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science* 79:16–17
- González, J. y Osbahr, K. (2013). Composición botánica y nutricional de la dieta de *Dinomys branickii* (Rodentia: Dinomyidae) en los Andes Centrales de Colombia. *Revista U.D.C.A. Actualidad & Divulgación Científica*. 16(1):235-244.

- Hutchinson GE. (1959). Homage to *Santa Rosalia* or why are there so many kinds of animals? *Am Nat* 93:145–159.
- Lara, C., Lumbreras, K. y González, M. (2009). Niche partitioning among hummingbirds foraging on *Penstemon roseus* (Plantaginaceae) in central Mexico. *Ornitología Neotropical*, 20(1), 81-91.
- MacArthur R. y Levins R (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am Nat* 101:377–385
- Muñoz-Pedreras A., González, M., Norambuena, H.V. y Yáñez, J. (2019) Ecología trófica de aves rapaces de Chile. En: A Muñoz Pedreras, Rau y Yáñez, J. (eds) *Aves Rapaces de Chile Segunda edición*. 211-224. CEA Ediciones Valdivia.
- Ornelas, J. F., M. Ordano, A. Hernández, J. C. López, L. Mendoza, y Y. Perroni. (2002). Nectar oasis produced by *Agave marmorata* Roehl. (Agavaceae) lead to spatial and temporal segregation among nectarivores in the Tehuacán Valley, México. *J. Ar. Env.* 52: 37–51.
- Outreman, Y., Andrade, T. O., Louâpre, P., Krespi, L., Violle, C., y van Baaren, J. (2018). Multi-scale and antagonist selection on life-history traits in parasitoids: A community ecology perspective. *Functional Ecology*, 32(3), 736-751.
- Pianka ER. (1969). Habitat specificity, speciation, and species density in Australian desert lizards. *Ecology* 50, 498–502. (doi:10.2307/1933908)
- Pimm, S. L., Rosenzweig, M. L., y Mitchell, W. (1985). Competition and food selection: field tests of a theory. *Ecology*, 66(3), 798-807.
- Pineda-Pérez, F., Ugalde-Lezama, S., Tarango-Arámbula, L., Lozano-Osornio, A. y Cruz-Miranda, Y. (2014). Ecología trófica de aves insectívoras en un área natural protegida de San Luis Potosí, México. *Agroproductividad*. 7(5):8-10.
- Richards, S. (2002). Temporal partitioning and aggression among foragers: modeling the effects of stochasticity and individual state. *Behav. Ecol.* 13: 427–438.
- Rocha M., Valera A. y Eguiarte L.E. (2005). Reproductive ecology of five sympatric *Agave Littea* (Agavaceae) species in central Mexico. *American Journal of Botany*, 92: 1330–1341.
- Rocha, M.S, Good-Ávila, V. Molina-Freaner, F. Arita, H. Castillo, A. García-Mendoza A., *et al.* (2006). Pollination biology and adaptive radiation of Agavaceae, with special emphasis in the genus *Agave* Aliso, 22: 329-344
- Seyer, Y., Gauthier, G., Fauteux, D., y Therrien, J. F. (2020). Resource partitioning among avian predators of the Arctic tundra. *Journal of Animal Ecology*, 89(12), 2934-2945.
- Symes, C. T., S. W. Nicolson, y A. E. McKechnie. 2008. Response of avian nectarivores to the flowering of *Aloe marlothii*: a nectar oasis during dry South African winters. *J. Ornithol.* 149: 13– 22.
- Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L. I. N., Albert, C. H., Hulshof, C., ... y Messier, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in ecology & evolution*, 27(4), 244-252.
- Weihner, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T., y Bentivenga, S. (2011). Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1576), 2403-2413.