



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA  
ECOLOGÍA

**Uso diferencial de flores y bebederos artificiales en colibríes: un estudio de caso en bosques templados de México**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:  
**WENDY JOHANA VIDAL HERNÁNDEZ**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:**

**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
Facultad de Estudios Superiores Iztacala (UNAM)

**COMITÉ TUTOR:**

**DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEMOLD**  
Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES)  
**DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ**  
Universidad Autónoma de Tlaxcala



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.



Lic. Ivonne Ramirez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informarle a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 4 de mayo de 2016, se aprobó e siguió la jurado para el examen de grado de MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS de la alumna VIDAL HERNANDEZ WENDY JOHANA con número de cuenta 513462857, con la tesis titulada "Uso diferencial de flores y bobaderos artificiales en colibríes: un estudio de caso en bosques templados de México", realizada bajo la dirección de la DRA. MARIA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA.

Presidencia: DR. LUIS ENRIQUE EQUIARTE FRUNS  
Vocal: DR. JORGE AYALA BERDÓN  
Secretario: DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRIGUEZ  
Suplente: DR. JUAN FRANCISCO CRNE LAS RODRIGUEZ  
Suplente: XL. LORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDENOLD

Si otro particular me es grato envíe un cordial saludo.

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, Cd. México 7 de febrero de 2018.

DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA  
COORDINADOR DEL PROGRAMA



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

## **AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES**

- Al posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM
- Al consejo nacional de ciencia y tecnología (CONACYT) No de CVU: 509602
- Al PAEP, PAPIIT IN216514, PAPIIT IN217511 y PAPIIT IN216617 de la UNAM por el apoyo financiero para la realización de este proyecto.
- A la Dra María del Coro Arizmendi Arriaga, tutora principal del proyecto.
- Al comité tutorial: Dr Jorge Ernesto Schondube Friedewold y Dr Carlos Alberto Lara Rodríguez.

## AGRADECIMIENTOS PERSONALES

- A la Dra María del Coro Arizmendi Arriaga, tutora principal del proyecto.
- Al comité tutorial: Dr Jorge Ernesto Schondube Friedewold y Dr Carlos Alberto Lara Rodríguez.
- A los jurados: Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns. Dr. Jorge Ayala Berdón y Dr. Juan Francisco Ornelas Rodríguez.
- A mi madre: María Noralba Hernández Rivera, mi padre: Wilfredo Herney Vidal Sanchez y a Joaquín Alonso-Ramiro, amigo y segundo padre. A mis hermanos: Carol Lisset Vidal Hernández, Juan Sebastián Vidal Hernández, Sandra Vidal y Dayani Vidal.
- A Iván Talancón por su gran apoyo en la fase final de la tesis
- A mis amigos del alma, que se han quedado hasta en las malas: Blanca Estela (La chiki), Johana Barahona (Banana), Catalina Ruiz, Gabriela Jiménez, Mora Ahumada, Rosario Pozos Barcelata (Charo), Samael Oliver y Claudia Rodríguez.
- A toda mi familia colombiana, mis abuelitos, tíos y primos.
- A los integrantes del laboratorio de ecología, UBIPRO, Fes Iztacala.
- Al Centro de Enseñanza Silvopastoril UNAM.
- Al Municipio de Chapa de Mota, Edo Mex.
- A Claudia Rodríguez por su asesoramiento, Carlos Soberanes y Gabriel López-Segoviano y Jhasuá Medina por las fotos. A los amigos Nestor, Samael Oliver Saenz y Jhasuá Medina por su compañía en campo.

## **DEDICATORIA**

A la vida por darnos la oportunidad de vivirla.

A Nahara y sus sonrisas, por ser quien hace palpar mis días.

A mi madre, por sus consejos, apoyo, amor e incondicionalidad... por ser mi mayor referente.

A mi familia colombiana, a mi padre y a mis hermanos.

A Joaquín por acompañarme y brindarme su apoyo desde la distancia.

A Iván por regalarme esos ojitos negros que me dicen mamá.

A Coro por no perder la esperanza en mí y apoyarme hasta el final.

A mi tía abuela, mi tía Rita que se fue hace mucho pero que vivirá siempre en mi corazón.

A mi país, Colombia, por ser mi raíz y mi casa.

A las situaciones difíciles de la vida, al rayo en el Ajusco y a la deficiencia de transcobalamina, por enseñarme que la vida es pasajera y efímera y que mientras haya vida siempre habrá una oportunidad.

*GRACIAS*

## INDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	3
1. INTRODUCCION.....	5
2. OBJETIVOS.....	9
3. HIPÓTESIS.....	9
4. ANTECEDENTES.....	10
5. MÉTODOS.....	14
5.1. Área de Estudio.....	14
5.2. Clima.....	15
5.3. Asignación de áreas de estudio e instalación de bebederos artificiales para colibríes	
5.3.1. Plantas de estudio.....	15
5.3.2. Instalación de bebederos artificiales (tratamientos al 0%,10% y 25%).....	17
5.4. Frecuencia de visita y caracterización del néctar floral	
5.4.1. Caracterización de las parcelas de estudio.....	18
5.4.2. Frecuencia de visita de colibríes a flores y a bebederos artificiales.....	19
5.4.3. Caracterización del néctar de las flores empleadas por los colibríes en las áreas de trabajo.....	19
5.5. Métodos estadísticos.....	20
6. RESULTADOS.....	22
6.1. Frecuencia de visita de colibríes a flores y a bebederos artificiales:	
¿Cambia el comportamiento de forrajeo de colibríes en respuesta:	
a) al tratamiento (bebederos al 0%, 10% y 25%) y/o	
b) al número de flores en las parcelas?	
6.1.1. Tiempo de visita a flores en relación con la concentración de azúcar del bebedero artificial.....	22
6.1.2. Tiempo de visita a bebederos artificiales en relación con la concentración de azúcar del mismo.....	23

<b>6.1.3.</b> Número de flores en relación con el tiempo de visita de los colibríes a las flores y a los bebederos artificiales.....	23
<b>6.1.4.</b> Tiempo de visita de los colibríes a las flores y a los bebederos artificiales para cada una de las seis parcelas de trabajo.....	26
<b>6.2. Uso de bebederos artificiales y flores por parte de cada especie de colibrí en cada una de las parcelas de trabajo</b>	
¿Cómo es el comportamiento (número de visitas) de las diferentes especies de colibríes que se encontraron en cada uno de los parches de flores respecto a la concentración del bebedero y al número de flores?.....	29
<b>6.3. Interacciones agonísticas entre colibríes</b>	
¿Es la parcela de flores y/o la concentración de azúcar en el bebedero artificial factores que explican el número de interacciones agonísticas llevadas a cabo por los colibríes?.....	33
<b>6.4. Caracterización del néctar.....</b>	<b>35</b>
<b>7. DISCUSIÓN</b>	
<b>7.1. Principales determinantes de los patrones de visita de los colibríes.....</b>	<b>39</b>
<b>7.2. Comportamiento de los colibríes en las diferentes parcelas de plantas y sus interacciones agonísticas</b>	
<b>7.2.1.</b> Comportamiento de los colibríes en las diferentes parcelas.....	<b>42</b>
<b>7.2.2.</b> Interacciones agonísticas entre especies de colibríes.....	<b>45</b>
<b>7.2.3.</b> Encuentros agonísticos de los colibríes sobre las flores.....	<b>46</b>
<b>7.2.4.</b> Encuentros agonísticos de los colibríes sobre los bebederos.....	<b>47</b>
<b>7.3. Comparación entre todos los estudios realizados empleando bebederos artificiales para colibríes.....</b>	<b>48</b>
<b>7.4. Implicaciones en las redes de interacción.....</b>	<b>49</b>
<b>7.5. Indagación sobre los efectos de los bebederos artificiales en otros tipos de ecosistemas: tierras altas, desiertos y bosques nublados.....</b>	<b>50</b>
<b>7.6. Indagación sobre el uso de bebederos artificiales y migración.....</b>	<b>51</b>
<b>7.7. ¿Qué podría pasar al desinstalar un bebedero artificial para colibrí?.....</b>	<b>53</b>
<b>7.8. Sugerencia de uso de bebederos artificiales para colibríes y alternativas</b>	

<b>naturales.....</b>	<b>54</b>
<b>8. CONCLUSIONES.....</b>	<b>56</b>
<b>9. LITERATURA CITADA.....</b>	<b>58</b>

## Resumen:

Cada vez es más frecuente la instalación de bebederos artificiales con agua y azúcar para la alimentación de colibríes en zonas boscosas o con algún nivel de conservación. En la actualidad existen pocos estudios que evalúen si los bebederos artificiales para colibríes influyen en alguna forma la relación de los colibríes y las flores de las cuales ellos se alimentan. Por la anterior razón el presente estudio tuvo como objetivo identificar la frecuencia de visita de los colibríes ante la oferta de dos recursos alimenticios: bebederos artificiales y parches con número de flores fluctuantes durante la época de floración (agosto- enero del 2013) en dos bosques de Pino-Encino en Chapa de Mota, Edo México, México.

Se emplearon cuatro especies de plantas nativas: *Salvia mexicana*, *Salvia elegans*, *Phaseolus coccineus* y *Loeselia mexicana*, pues estaban en floración, presentaban crecimiento de forma agregada (formando parches) y habían sido reportadas u observadas como fuente de alimento para los colibríes. Se trabajó con seis parches de plantas con diferente número de flores: 775 flores de *Salvia elegans*, 1319 flores de *Salvia mexicana*, 1503 flores de *Salvia elegans*, 1851 flores de *Phaseolus coccineus*, 3900 flores de *Loeselia mexicana* y 5652 flores de *Salvia mexicana*, en cada uno de estos parches se instaló un bebedero al menos un mes antes de efectuarse los muestreos. En cada parche de flores se realizaron tres muestreos en tres días consecutivos, en donde al azar se asignó el tratamiento que consistió en la instalación de un bebedero con agua y azúcar al 0%, 10% o 25% antes de iniciar las observaciones. Luego de instalar el tratamiento del bebedero artificial en el parche se registró la frecuencia de visita de colibríes a flores y bebederos, la especie de colibrí visitante, la especie de planta visitada y las interacciones agonísticas entre los colibríes. Luego de cada registro de frecuencia de visita se realizó la colecta de néctar en 30 flores del parche para obtener la cosecha en pie y así obtener las calorías generadas en cada parche. Se emplearon Modelos Lineales Generalizados (GLMs) en los análisis. En el presente estudio se registraron cuatro especies de colibríes residentes, *Hylocharis leucotis*, *Eugenes fulgens*, *Colibri thalassinus* y *Lampornis clemenciae* y dos colibríes migratorios latitudinales: *Archilochus colubris* y *Selasphorus platycercus*.

Se encontró que en las zonas de bosque de pino-encino que presentaron gran cantidad de oferta floral, los colibríes emplearon más las flores que los bebederos artificiales; a medida que la oferta floral disminuyó, los colibríes aumentaron las visitas sobre los bebederos, en donde la concentración con agua y azúcar al 25% fue la que mayores visitas registró en comparación con bebederos con agua o agua y azúcar al 10%. Un mayor uso del bebedero por parte de los colibríes en los bosques de pino-encino ocasionó una disminución en las visitas a las flores al menos en un

radio de 15m de este recurso artificial. En los parches de flores más grandes el bebedero fue ignorado.

Los resultados indican que la especie *S. mexicana* constituyó un recurso floral importante sobre todo para colibríes migratorios, mientras que *P.coccineus* constituyó un recurso importante para el colibrí residente *H. leucotis*, el más abundante de la zona. Por otra parte, los colibríes residentes fueron los que registraron la mayor cantidad de encuentros agonísticos los cuales fueron explicados por el número de flores más no por la concentración de azúcar en los bebederos.

Se concluye que la intensidad de forrajeo de los colibríes sobre las flores y bebederos instalados en los bosques de pino-encino, dependerá primero de la cantidad de flores cercanas al bebedero y segundo de la concentración de azúcar en el recurso artificial. No se recomienda instalar bebederos para colibríes en zonas con algún nivel de conservación y en caso de ser necesarios usar concentraciones de agua y azúcar al 10% y en lo posible asociarlos a jardines para colibríes.

## **Abstract:**

The installation of nectar feeders with water and sugar for hummingbirds has become more common in wooded areas or in areas with some level of conservation efforts. Presently, there are few studies evaluating whether artificial feeders influence the relationship between hummingbirds and the flowers from which they feed from. For the reason mentioned above, this studies aim was to identify the frequency of hummingbird visits to two food sources offered: artificial hummingbird feeders and patches of flowers with fluctuating numbers according to the flowering season (August - January 2013) in two Pine-Oak forests in Chapa de Mota, Edo Mexico, Mexico. Four species of native plants were used: *Salvia mexicana*, *Salvia elegans*, *Phaseolus coccineus* and *Loeselia mexicana*, all which were in bloom, grew in aggregate form and had been reported or observed as food for hummingbirds. We worked with six patches with variant numbers of flowers: 775 flowers of *Salvia elegans*, 1319 flowers of *Salvia mexicana*, 1503 flowers of *Salvia elegans*, 1851 flowers of *Phaseolus coccineus*, 3900 flowers of *Loeselia mexicana* and 5652 flowers of *Salvia mexicana*. An artificial hummingbird feeder was installed at least one month prior to the sampling start date. Before beginning observations, there was a randomized installation of feeders with sugar water mixed to 0%, 10%, or 25% in each flower patch where three samplings were gathered on three consecutive days. After installing the artificial hummingbird feeders in the patch, we recorded the frequency of hummingbird visits to flowers and feeders, the hummingbird species, visited plant species and agonistic interactions between hummingbirds. After each visit frequency recorded, we collected nectar from 30 flowers from the patch to figure out what the calories generated from each patch were. Generalized Linear Models (GLMs) were used in the analyzes. Four species of residential hummingbirds were recorded in this study: *Hylocharis leucotis*, *Eugenes fulgens*, *Colibri thalassinus*, *Lampornis clemenciae* and the following migratory species *Archilochus colubris* and *Selasphorus platycerus*.

The results showed that in areas of pine-oak forest that had lots of flower blooms available hummingbirds frequented flowers over feeders. As the floral supply decreased, hummingbirds visits increased in the feeders, especially in feeders at 25%. An increase visit to feeders by hummingbirds in pine-oak forests, caused a decline in visits to flowers within 15m of this artificial resource. The artificial feeders were ignored in the larger floral patches.

The floral species *S. mexicana* was an especially important resource for migratory hummingbirds. *P.coccineus* was an important resource for the resident hummingbird *H. leucotis*, the most abundant in the area. Moreover, resident hummingbirds had the highest number of agonistic encounters which were explained by the number of flowers but not by the concentration of sugar in the feeders.

It is concluded that the intensity of the hummingbirds foraging over flowers and feeders installed in pine-oak forests, first depends on the amount of flowers near the feeder and second on the sugar concentration in the artificial resource. It is not recommended to install artificial feeders for hummingbirds in areas with some level of conservation efforts but in case feeders should be necessary a sugar concentration of 10% is better to use and better associated with hummingbird gardens.

## INTRODUCCIÓN

### **Polinización y néctar:**

La polinización biótica se puede conceptualizar como un servicio ambiental que permite el mantenimiento de la diversidad de plantas en término de número de especies, variación genética y riqueza de grupos funcionales (Kearns *et al.* 1998; Fontaine *et al.* 2006 y Mittlebach *et al.* 2001). Un sistema de polinización saludable genera un servicio ambiental básico para la humanidad, pero rara vez este servicio es cuantificado y mucho menos reconocido. Sin el reconocimiento de los aspectos básicos de las interacciones planta-polinizador será difícil poner en práctica decisiones de gestión óptimas para la conservación (Ghazoul 2005a).

Los animales polinizadores son responsables de la reproducción sexual de más del 80% de las plantas vasculares terrestres, además de la mayoría de las especies de plantas cultivadas (Buchmann y Nabham 1996). Como ejemplo, en México, cerca del 85% de las especies de plantas cuyos frutos o semillas son consumidos por el hombre dependen en algún grado de los polinizadores para su reproducción (Ashworth *et al.* 2009). La polinización por animales también contribuye a la recuperación de los ecosistemas, al incrementar la posibilidad de que estos retornen a estados previos a las perturbaciones (Folke 2006).

Dentro de los principales grupos de polinizadores se encuentran las abejas, himenópteros que mueven el polen a una distancia corta entre flores y en un área más limitada, en comparación con vertebrados polinizadores como las aves y murciélagos, capaces de mover el polen a distancias de 1 km o más (Stiles 1978) y 100 km respectivamente. En el caso específico de las aves, sus altos requerimientos energéticos resultan en una gran cantidad de visitas a los recursos florales en un solo evento de forrajeo (Stiles 1978), aumentando la frecuencia de la polinización.

La polinización que se lleva a cabo por aves es energéticamente costosa para las plantas. Las flores generalmente presentan características (adaptaciones) que pueden favorecer a un polinizador sobre otro, incluyendo la secreción de néctar y la manera de ofrecerlo (Stiles 1978). El néctar es el recurso más común con el cual las plantas polinizadas por animales recompensan a sus vectores de polen (Proctor *et al.* 1996). El azúcar domina el soluto total del néctar y representa el mayor recurso energético para sus visitantes (Baker *et al.* 1998). Diferentes aspectos de la morfología, fisiología, ecología o ciclo de vida de la planta pueden afectar la producción y presentación del néctar e influenciar el resultado de la interacción entre la planta y el polinizador (Stiles 1978).

Dentro de los polinizadores, los colibríes son las principales aves que cumplen esta función en las Américas (Schuchmann 1999). Estos han desarrollado comportamientos específicos y rasgos

morfológicos que les permiten el uso del recurso floral (Temeles y Kress 2003). Las plantas polinizadas por colibríes son un componente importante en las comunidades de aves en el continente Americano, comprendiendo entre el 10 y el 15% de las especies de angiospermas presentes en los bosques (Buzato *et al.* 2000).

Los colibríes (familia Trochilidae) y demás aves nectarívoras (principalmente de las familias Nectariniidae y Meliphagidae) son capaces de modificar sus estrategias de forrajeo para enfrentar cambios en el ambiente, tales como la disponibilidad de flores, la cantidad de néctar producido por cada flor, la concentración de azúcares presentes en el néctar, así como la presencia y abundancia de otros animales nectarívoros con quienes comparten sus recursos (Garrison y Gass 1999). Las plantas polinizadas por colibríes usualmente secretan altos volúmenes de néctar con concentraciones de azúcar entre el 16% y el 28% (Baker *et al.* 1998), con una composición dominada por sacarosa sobre la glucosa y la fructosa (Martínez del Río 1990; Martínez del Río *et al.* 1992).

#### **Uso de bebederos artificiales para colibríes y su situación actual.**

Las encuestas han encontrado que el 64% de los hogares proporcionan alimentos suplementarios para aves en el Reino Unido (Davies *et al.* 2012, citado en Amrhein, 2014) y 43% en los Estados Unidos (Martinson y Flaspohler 2003, citado en Amrhein, 2014). En los ambientes suburbanos y rurales de Australia, las tasas estimadas de alimentación a aves proporcionadas por los hogares oscilan entre el 36% y 48% (Ishigame y Baxter 2007, citado en Amrhein, 2014). El deseo de las personas de proveer alimento a las aves, como una manera de conectar con la naturaleza para “ayudar” a especies vulnerables, soporta una industria de billones de dólares (Jones 2011 ; Galbraith *et al.* 2014, citados en Plummer *et al.* 2015). Esta actividad humana tan prolífica tiene la capacidad de obtener una multitud de respuestas ecológicas entre las aves silvestres (Robb *et al.* 2008 ; Plummer *et al.* 2013 citados en Plummer *et al.* 2015).

La versatilidad en el uso del recurso de néctar por parte de los colibríes les ha permitido el uso de bebederos artificiales, que pueden representar un efecto antropogénico significativo en la relación entre los colibríes, las plantas de las que ellos se alimentan y los animales con quienes comparten este recurso (McCaffrey y Wethington 2008). Los colibríes responden frecuentemente a los cambios en el rendimiento de las flores y de los bebederos artificiales para colibríes, ajustando su tasa de visita para incrementar el beneficio que obtienen de ellos (Garrison y Gass 1999) y así satisfacer sus necesidades diarias de energía que pueden ser de 17 kjoules a 43 kjoules por día (Calder 1974). Estos bebederos crean una “bonanza” del recurso, ya que un bebedero artificial

representa para un colibrí el equivalente a visitar entre 2000 y 5000 flores en un día (True 1993), mismas que dejarían de visitar por usar los bebederos.

Los bebederos para colibríes han sido útiles en la investigación, por ejemplo para estudiar interacciones de comportamiento (Maglianesi *et al.* 2015), patrones de alimentación de los colibríes dependiendo de la concentración de sacarosa en el néctar (López-Calleja *et al.* 1997) y evaluación de umbrales gustativos para diferentes tipos de azúcar presentes en el néctar (Medina-Tapia *et al.* 2012). Su uso se ha vuelto una práctica popular (McCaffrey y Wethington 2008) tanto así que en años recientes se ha producido un fuerte incremento en el uso de bebederos artificiales en zonas de reservas naturales, bosques y zonas urbanas para fomentar las observaciones prolongadas de colibríes (Vidal-Hernández obs.pers.).

Existe un creciente ecoturismo en el Neotrópico que conduce a un incremento en el uso de bebederos artificiales en reservas naturales que frecuentemente protegen remanentes de ecosistemas en peligro (Brockmeyer y Schaefer 2012), esta práctica soporta una multibillonaria industria global (Jones 2011 ; Galbraith *et al.* 2014 citados en Plummer *et al.* 2015). Por ejemplo, muchas reservas privadas en Mindo, Ecuador, ahora usan bebederos artificiales, (Brockmeyer y Schaefer obs.per. citado en Brockmeyer y Schaefer 2012) porque permiten a los turistas ver a los colibríes. Copenhauer y Ewald (1980) citado en Márquez-Luna 2014 reportan que la población de colibríes dentro del Tucke Wildlife Sanctuary en California es sustentada por los bebederos presentes en el área, dicha población es de aproximadamente 150 colibríes los cuales principalmente son individuos de la especie *Archilochus alexandri* y ocasionalmente de *Selasphorus sasin* durante la época de migración (Márquez-Luna 2014).

México y algunos países de centro y Sur América están apenas incursionando en el turismo de observación de aves, este turismo conlleva al uso de bebederos artificiales para atraer a los colibríes además de otras estrategias que facilitan la observación de aves (Vidal Hernández obs.pers.).

Por nombrar un ejemplo, en la finca Alejandría ubicada en un bosque de niebla en el Km 18 (Valle del Cauca-Colombia), se pueden observar aproximadamente 28 especies de colibríes (Cornell Lab of Ornithology 2017, Elpaís.com.co 2013) en apenas una extensión de 4 hectáreas y media. Esta finca está inmersa dentro de un área de 800 hectáreas declarada en el año 2000 como importante para la conservación de aves o AICA (Elpaís.com.co 2013). Esta finca tiene 60 bebederos para colibríes instalados desde hace aproximadamente 9 años. Los colibríes beben 40 litros de agua al día y hasta 4 kg de azúcar cada día (Elpaís.com.co 2013).

El uso de bebederos para colibríes es una práctica en desarrollo con muy buenos resultados en la atracción de colibríes, por ello es importante evaluar el posible impacto que estos puedan tener

en la relación de los colibríes y las flores de las que se alimentan y así generar estrategias para el uso de estos bebederos artificiales con el menor impacto al medio ambiente (Vidal Hernández obs. pers.).

Teniendo en cuenta que la variación en la concentración de energía entre plantas puede influenciar la decisión de los colibríes sobre cual planta visitar ( Hainsworth y Wolf 1976). En el presente estudio se agregaron bebederos artificiales para colibrí, con néctar ilimitado y a diferente concentración de azúcar a los sistemas naturales. Se evaluó si la decisión de los colibríes al visitar las flores y los bebederos artificiales se veía influenciada por la presencia de los bebederos artificiales y/o el parche de flores circundante.

En el presente estudio se emplearon tres tipos de tratamientos: el primero, el bebedero con agua se instaló como control, para comparar la frecuencia de visita de los colibríes a las flores cuando hay un recurso artificial azucarado versus cuando no lo hay. Este control sirvió para identificar si la presencia de un bebedero artificial tenía algún efecto en el comportamiento de los colibríes. El segundo tratamiento, el bebedero al 10% de azúcar se instaló para identificar la frecuencia de visita de los colibríes a las flores y a los bebederos y evaluar si esta concentración pudiera ser un soporte alimenticio para los colibríes que permitiera a su vez la visita de estos a las flores. En el tercer tratamiento, el bebedero al 25%, sobre el cual se han realizado la mayoría de estudios por tener la concentración de azúcar preferida por los colibríes, se esperaba la mayor cantidad de visitas por parte de los colibríes en comparación con los otros bebederos.

De forma simultánea al presente estudio se llevó a cabo otra investigación por el estudiante de maestría de la UNAM Cuauthémoc Gutiérrez Hernández quien determinó la composición específica y abundancia de colibríes y sus recursos florales en uno de los bosques templados trabajados en la presente investigación. También estudió de qué manera la comunidad de colibríes en la zona utilizó los recursos florales. Los resultados de la investigación de Gutiérrez indicaron que el uso de bebederos no parece incrementar la cantidad de especies de colibríes detectadas. La información recopilada en la anterior investigación ayudó a complementar los resultados del presente trabajo.

### **OBJETIVO GENERAL:**

Identificar la frecuencia de visitas de colibríes ante la oferta de dos recursos alimenticios: bebederos artificiales y parches con número de flores fluctuantes, durante la época de floración (septiembre 2013 a enero del 2014) de plantas nativas ubicadas en diferentes Cerros del Municipio de Chapa de Mota, Estado de México, México.

### **OBJETIVOS ESPECÍFICOS:**

- Registrar la frecuencia de visita de colibríes a flores y bebederos, en zonas con diferente cantidad de flores y bajo el efecto de tres concentraciones diferentes de azúcar en los bebederos, ubicados en bosques de pino-encino.
- Realizar una descripción del uso que le dan los colibríes a las flores y a los bebederos dependiendo de la especie de colibrí y el tipo de planta que compone la parcela de trabajo y relacionarlo con los encuentros agonísticos.
- Realizar una caracterización del néctar de cada una de las especies de plantas trabajadas.

### **HIPOTESIS DE TRABAJO:**

1. La presencia de bebederos artificiales aumentará la disponibilidad de alimento para los colibríes, pero su uso estará condicionado a la disminución en la abundancia de las flores que ellos utilicen (Inouye *et al.* 1991; McCaffrey y Wethington, 2008). De esta manera, la frecuencia de visita y por lo tanto el grado de utilización de los bebederos artificiales estará correlacionada de manera negativa con la abundancia de los recursos florales en el ambiente.
2. Los encuentros agonísticos dependerán de la limitación del recurso alimenticio, de esta forma se esperan más encuentros agonísticos en zonas con menor número de flores y menor cantidad de azúcar en el bebedero. Por otro lado, zonas con mayor cantidad de flores y mayor concentración de azúcar en el bebedero presentarán menos encuentros agonísticos.
3. Las flores polinizadas por colibríes usualmente secretan altos volúmenes de néctar con concentraciones de azúcar entre el 16% y el 28% (Baker *et al.* 1998), por lo cual se espera que las plantas empleadas por colibríes y trabajadas en esta investigación presenten néctares con estas características.

## ANTECEDENTES

Algunos estudios previos se han enfocado en las consecuencias ocasionadas al instalar bebederos artificiales para colibríes, dando resultados contradictorios. No existe consenso sobre si los bebederos tienen un efecto negativo, positivo o neutral en la polinización de plantas dependientes de colibríes (Sonne *et al.* 2016) ya que dichos efectos posiblemente dependen de diferentes variables en cada caso particular. Según Avalos *et al.* (2012) poco se conoce sobre cómo los bebederos afectan el comportamiento de colibríes y el uso de las flores que visitan. Brockmeyer y Schaefer (2012) agregan que actualmente existe incertidumbre en si estos bebederos artificiales tienen un efecto perjudicial sobre la reproducción de las plantas a través de la competencia o un efecto beneficioso por medio de la facilitación.

El primer trabajo que evaluó el efecto de los bebederos fue el realizado por Inouye *et al.* (1991) quienes encontraron que en años con baja abundancia floral de *Erythrorium grandiflorum*, *Delphinium nelsonii*, *Ipomopsis aggregata* y *Delphinium barbeyi*, los bebederos artificiales atrajeron a un mayor número de colibríes en comparación con las flores, pero en años con alta abundancia floral, las flores resultaron ser más atractivas que los bebederos, sugiriendo que el mayor uso de los bebederos responde a una escasez de los recursos de origen natural. En el trabajo de Inouye *et al.* (1991) no es clara la concentración de agua y azúcar empleada, según Inouye (com. pers.) la concentración del bebedero era del 40%, pero según Waser (com. pers.) la concentración estuvo entre el 20 y 25%.

Los bebederos artificiales para colibríes pueden generar efectos negativos, positivos o neutrales, dependiendo de la variable de respuesta evaluada. Como efectos positivos Wethington y Russell (2003) encontraron que en áreas donde los bebederos artificiales (al 25%) están disponibles, las poblaciones de colibríes pueden ser mayores que en áreas donde ellos dependen solamente de flores para cumplir con sus requerimientos de néctar. López-Saut (2007) encontró que en senderos con bebederos artificiales fijos (al 20%) hay mayor actividad de alimentación y mayor cantidad de colibríes, en comparación con senderos sin bebederos. En los senderos sin bebederos López-Saut (2007) encontró más especies de colibríes con mayores encuentros agonísticos.

Arizmendi *et al.* (2007, 2008) realizaron un estudio en un área boscosa de la Ciudad de México, donde incorporaron bebederos artificiales (al 20%) cercanos a dos especies nativas de plantas de *Salvia mexicana* y *Salvia fulgens*, encontrando una tasa reducida de visitas para ambas especies, pero para *S. fulgens* la cantidad de semillas también fue mucho menor que en los controles, concluyendo que la presencia de bebederos podría tener un efecto negativo sobre el éxito reproductivo de las plantas por la disminución en el número de visitas y la cantidad de polen

transferido causando una disminución en la producción de semillas. En el mismo estudio de Arizmendi *et al.* (2008) sugirieron posibles efectos positivos ocasionados por los bebederos, en donde el aumento en la densidad de colibríes generado por estos, pudiese ocasionar una compensación numérica que neutralizara el efecto de los bebederos sobre las plantas.

Brockmeyer y Schaefer (2012), detectaron efectos positivos-neutrales al instalar bebederos artificiales en un estudio realizado en cinco reservas de los Andes en el Ecuador. En ese trabajo se determinó la tasa de visita de colibríes a 10 especies de plantas ubicadas a diferentes distancias (5m, 100m, 500m y 1.5km) de un bebedero al 10% de azúcar. Las tasas de visita tienden a ser mayores a 5m alrededor de los bebederos que las visitas a 100m, 500m y 1.5km de distancia de los bebederos. Debido a que las tasas de visita a 100 y 500m no difirieron de las de 1.5km de distancia del bebedero, Brockmeyer y Schaefer (2012) sugieren que los bebederos no atraen a los colibríes lejos de los recursos florales, más bien tienden a facilitar las visitas a las flores más que a reducir la reproducción de las plantas.

Otro estudio reciente que señala efectos positivos-neutrales fue el realizado por Sonne *et al.* (2016) quienes evaluaron cómo la presencia de bebederos artificiales afectaron la distribución local de colibríes, la tasa de visita a flores y la deposición del polen en *Psychotrianuda* (Rubiaceae), planta polinizada por colibríes, endémica de la selva lluviosa Atlántica de Brasil. Las variables se evaluaron en diferentes distancias a lo largo de un transecto de 1000m partiendo desde un bebedero para colibríes. La investigación se realizó empleando bebederos artificiales que han sido rellenados por 13 años (al 21% de agua con azúcar). Se encontró que los bebederos pueden incrementar localmente la abundancia de colibríes y la visita a las flores a una distancia hasta de 100 m del bebedero; pero este patrón no se refleja en la deposición de polen en *P. nuda* que no mostró relación con la distancia al bebedero a pesar de las altas tasas de visitas cercanas al bebedero. Las flores cercanas a los bebederos reciben al menos 10 granos de polen por flor, que es equivalente a la deposición de polen a mayores distancias de los bebederos y es suficiente para garantizar la polinización de *P. nuda* que tiene dos óvulos (Sonne *et al.* 2016). De lo anterior concluyen que no encuentran evidencia de que la presencia de bebederos afecten negativamente la deposición de polen y el fitness reproductivo de la planta, por lo que poner alimentación suplementaria no necesariamente interrumpe los servicios de polinización de colibríes (Sonne *et al.* 2016). También agregan que es importante analizar otras plantas con diferentes grados de especialización a la polinización por colibríes, incluyendo plantas especializadas exclusivamente a colibríes de picos largos (Sonne *et al.* 2016).

Entre los estudios que señalan efectos negativos como consecuencia de la instalación de bebederos artificiales para colibríes se encuentra el de McCaffrey y Wethington (2008) en Arizona,

en donde encontraron que el promedio de las visitas totales de los colibríes a los bebederos (al 25%) se relacionó de forma negativa con la abundancia floral y con la abundancia de colibríes que polinizan a las plantas de *Calliandra californica*, concluyendo que la instalación de bebederos artificiales podría tener implicaciones importantes para la relación planta-polinizador que se podría evidenciar en la reducción del rendimiento de la reproducción de las plantas. Brockmeyer y Schaefer (2012) comentan que para las plantas que dependen de un gremio de polinizadores, el proceso de polinización puede estar interrumpido si a estos polinizadores se les ofrece un suplemento alimenticio que los aleje de las flores.

Avalos *et al.* (2012) estudiaron las cargas de polen de colibríes de tierras altas en Costa Rica tanto en sitios con bebederos artificiales (al 21%) como en lugares lejos de ellos (3km), encontrando que la carga de polen de colibríes cercanos a bebederos fue baja o inexistente, además de que este polen pertenecía en un 96% a la misma planta. Es probable que los bebederos estén influenciando hasta 3km de los bebederos, ya que es difícil encontrar colibríes en estos lugares. Ellos sugieren que los bebederos de agua y azúcar concentran colibríes y que el sistema natural de polinización se podría estar alterando de forma significativa, interfiriendo con las redes de polinización.

Otro aspecto importante generado con la instalación de bebederos para colibríes fue el encontrado por Wethington y Russell (2003), quienes señalaron que los bebederos para colibríes con varios años de antigüedad posiblemente influenciaron la proporción de sexos para *Archilochus alexandri*, 72% machos. En el mismo estudio, pero en otra zona con bebederos menos antiguos se encontró algo similar para *Calypte anna*, colibrí en donde los machos adultos aumentaron casi nueve veces y los machos juveniles cinco veces.

En el marco de los cambios antropogénicos generados en el clima y el uso de la tierra, que podrían afectar el ensamble de polinizadores y con ello interrumpir los servicios de polinización (Memmott *et al.* 2007; Ollerton *et al.* 2014 citados en Sonne *et al.* 2016), el conocimiento del efecto aparentemente “trivial” de la actividad humana como es la atracción de animales a bebederos artificiales se vuelve más relevante (Galbraith *et al.* 2015 citado en Sonne *et al.* 2016). Esto aplica no solamente para colibríes, sino también para otros animales polinizadores como mamíferos e insectos (Sonne *et al.* 2016).

Los efectos actuales de los bebederos artificiales en los sistemas de polinización han sido descuidados en la literatura (Avalos *et al.* 2012.). Los pocos estudios existentes no permiten identificar claramente el efecto de la presencia de bebederos artificiales sobre plantas nativas en bosques, zonas que aún conservan las interacciones entre los polinizadores y sus recursos florales. Teniendo en cuenta lo anterior, resulta importante evaluar el posible efecto al instalar bebederos

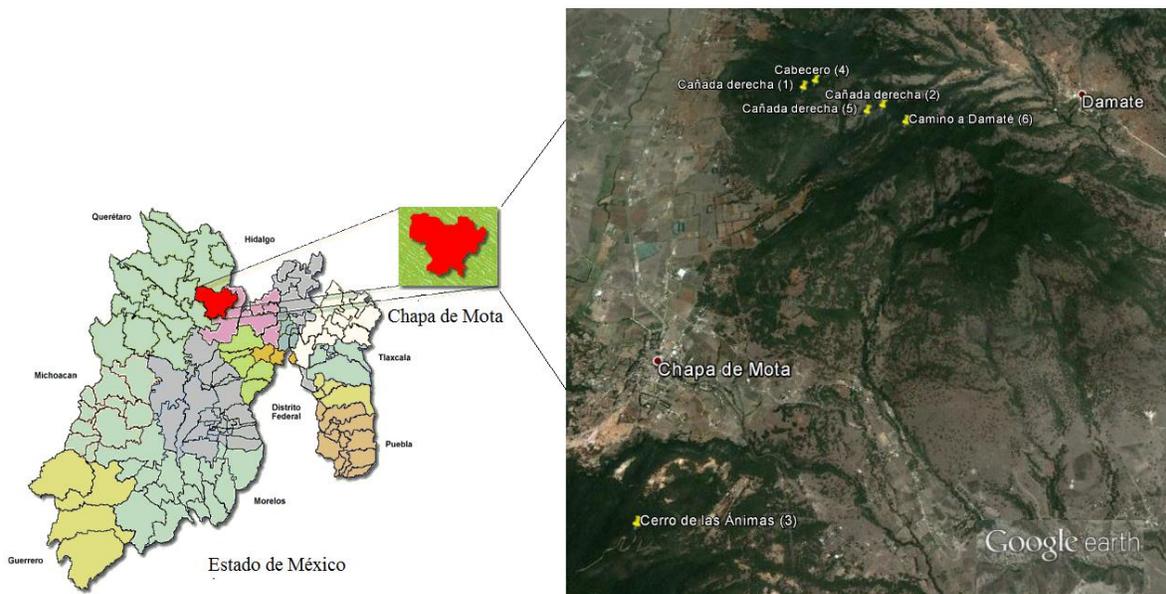
artificiales en bosques mediante la toma de datos detallados de frecuencia de visita tanto a estos recursos como a las flores que los circundan. Aunque una visita a una flor no significa necesariamente que la polinización se ha llevado a cabo, la frecuencia de visita de polinizadores potenciales aumenta la probabilidad de la transferencia de polen, y por lo tanto, puede ser utilizado como una aproximación para su determinación (Engel e Irwin, 2003).

## MÉTODOS

### 1) Área de estudio

Este proyecto se realizó en el Municipio de Chapa de Mota, Estado de México. El Estado de México, posee una amplia biodiversidad en su territorio debido a su historia geológica, relieve, topografía y régimen climático con vegetación predominante de bosques templados, matorrales espinosos, humedales y pastizales de altura, entre otros. Todos estos elementos han sido determinantes en la generación de importantes ciclos naturales y servicios ambientales (Ceballos *et al.* 2009). Chapa de Mota forma parte de uno de los 29 parques estatales del estado de México que proporciona protección a otras áreas, principalmente bosques templados, e incluye vegetación poco representada en el estado (Ceballos *et al.* 2009).

Los lugares de trabajo estuvieron ubicados en diferentes montañas pertenecientes al bosque de pino-encino del Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Producción Agro-Silvo Pastoral (CEIEPASP), llamadas: “Cañada derecha 1” (N 19° 49' 49.6", W 099° 31' 05.0", 2690 msnm), “Cañada derecha 2” (N 19° 50' 10.3", W 099° 30' 55.6", 2711 msnm), “Cabecero 4” (N 19° 50' 32.5", W 099° 31' 20.7", 2948 msnm), “Cañada derecha 5” (N 19° 50' 12.9", W 099° 31' 00.5", 2749 msnm) y “Camino a Damaté 6” (N 19° 50' 31.1", W 099° 30' 45.5", 2871 msnm). El segundo bosque pertenece al Municipio de Chapa de Mota y fue denominado “Cerro de Las Ánimas 3” (N 19° 48' 02.8" W 099° 31' 15.1", 2801 msnm) (Fig.1). Las zonas de trabajo están conformadas por bosques en donde predomina el Encino y presentan algún grado de alteración, en el caso del bosque perteneciente a CEIEPASP se realiza la extracción de árboles para la elaboración de carbón.



**Figura 1:** Puntos de muestreo ubicados en el Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Producción Agro Silvo Pastoral (CEIEPASP) y el Cerro de las Ánimas. Imagen tomada de Google Earth.

## 2) Clima

Chapa de Mota presenta un rango de temperatura entre los 8 y 16°C, el clima es templado subhúmedo con temperaturas extremas en invierno y principios de primavera (temperatura mínima hasta -14°C y máximas hasta de 40°C) y con lluvias en primavera-verano con un promedio de 1100 mm anuales (INEGI 2009). Las heladas comienzan en octubre y finalizan en la primera quincena de abril).

## 3) Asignación de áreas de estudio e instalación de bebederos artificiales para colibríes

### 3.1 Plantas de estudio:

Dentro del área de trabajo, se encontraron diferentes especies de plantas nativas características de los bosques de pino-encino, las cuales han sido reportadas u observadas como recursos alimenticios de colibríes residentes y migratorios. Debido a que el interés en este estudio fue observar el efecto general de la presencia de bebederos artificiales sobre plantas nativas, los muestreos se realizaron teniendo en cuenta la comunidad de plantas empleadas por colibríes que estuvieran en floración y que crecieran de forma agregada, formando lo que denominamos “parches o parcelas de flores”, por lo cual se trabajó con *Salvia mexicana* (Lamiaceae), *Salvia elegans* (Lamiaceae), *Phaseolus coccineus* (Fabaceae) y *Loeselia mexicana* (Polemoniaceae).

En el área de estudio en Chapa de Mota se registraron 26 especies de plantas utilizadas como recurso alimenticio por colibríes, entre ellas *S. mexicana* y *P. coccineus* estuvieron entre las cuatro especies que produjeron mayor cantidad de flores (Gutiérrez com. pers.).

Las plantas del género *Salvia*, (tribu Mentheae), pertenecen al género más diverso de la familia Lamiaceae, el cual está compuesto por alrededor de 1000 especies de amplia distribución en el mundo. México es el país con mayor diversidad de *Salvia*, con casi 300 especies de las cuales entre el 85-88% son endémicas (Ramamoorthy 1984). Es el segundo género más diverso en la República Mexicana, superado marginalmente por *Mammillaria* (Cactaceae) (Villaseñor 2004). La mayor diversidad de especies del género *Salvia* se presenta en las zonas montañosas de México, principalmente en el centro-sur del país (Espejo y Ramamoorthy 1993). En consecuencia, los bosques templados y en particular los de coníferas y encinares son los tipos de vegetación que albergan la mayor proporción de especies de salvias (Ramamoorthy y Lorence 1987). El género *Salvia* tiene flores generalmente dispuestas en verticilos formando espigas, con corolas conspicuamente bilabiadas y ovario tetralocular (Rzedowski y Rzedowski 2005). Se ha reportado que las especies de este género usualmente tienen polinización cruzada, presentando diferentes barreras morfológicas y fisiológicas para prevenir la autopolinización (Haque y Ghoshal 1981; Claßen-Brockhoff *et al.* 2003).

*Salvia* tiene numerosas especies polinizadas por aves, aproximadamente 186 especies, la mayoría en el Nuevo Mundo (Wester y Claßen-Bockhoff 2011) hecho que según Wester y Claßen-Bockhoff (2007) posiblemente ha involucrado un cambio en la estrategia de polinización, que inicialmente era llevada a cabo en el género por abejas. Las *Salvias* del Viejo y del Nuevo Mundo evolucionaron de forma paralela a corolas bilabiadas, como una adaptación a la polinización por abejas, y solo unas pocas especies adaptadas a la polinización por aves (Himmelbaur y Stibal 1932–1934). En un linaje separado de *Salvia* en el Nuevo Mundo, evolucionaron especies ornitófilas extremadamente tubulares (Wester y Claßen-Bockhoff 2011).

Johnson y Nicolson (2008) reportaron para 7 especies del género *Salvia* del Nuevo Mundo, adaptadas a aves con sistemas especializados de polinización (colibríes y “sunbirds”) volúmenes de néctar de 10.8  $\mu\text{l}$  (por método de cosecha en pie). Para 14 especies de *Salvia* reportaron una concentración de 27.9% de azúcar en el néctar y para 15 especies una cantidad de sacarosa de 76.3%.

*Salvia mexicana* L es una planta herbácea perenne o arbustiva, sus flores tienen la corola azul de 2.4 a 4.3 cm (tubo de 1.5 a 2.3 cm) de largo, de 5 mm de ancho aproximadamente (Rzedowski y Rzedowski 2005). Sus flores son autocompatibles (Arizmendi *et al.* 1996). La polinización de esta especie ha estado asociada con la abeja *Deltoptila elephas* en cinco localidades de México (Dieringer *et al.* 1991) y con cinco especies de colibríes en México (Arizmendi *et al.* 1996).

*Salvia elegans* Vahl es una planta herbácea perenne o arbustiva, sus flores son de corola roja, de 2.2 a 3 cm, el tubo floral es relativamente largo de 1.5 a 2.1 cm y de 4 mm de ancho aproximadamente, el cual se ensancha hacia la boca. Es una especie ampliamente distribuida en los bosques de *Abies*, *Pinus*, *Quercus* y mesófilos de montaña (Rzedowski y Rzedowski 2005). El polen se encuentra expuesto de forma libre (no está cubierto por ninguna parte floral) y el estambre es inmóvil, hecho asociado a su polinización ornitófila. Secreta una cantidad moderada de néctar, con baja concentración de azúcar (17.6 + 4.3%) (Wester y Claßen-Bockhoff 2007). Lara (2006) estimó la producción diaria de energía por flor en 0.0036 KJ/Flor/día en su estudio en la Malinche. También identificó la producción de volumen de néctar en aproximadamente 4  $\mu\text{l}$  (medido cada 24hrs) con un contenido de 0.24  $\text{mg}\cdot\text{ml}^{-1}$  de azúcar. Es una especie que puede estar sujeta a polinización cruzada por varias especies de colibríes (Bedolla-García *et al.* 2011), como es el caso del colibrí migratorio *Selasphorus rufus* en México, ocasionalmente mariposas y abejas, robando néctar y polen respectivamente (Wester y Claßen-Bockhoff 2007). *S. elegans* es considerada un buen modelo de estudio del sotobosque debido a que es una especie característica de los bosques templados y su importancia como recurso para aves residentes y migratorias (Bedolla-García *et al.* 2011).

*Phaseolus coccineus* es una planta herbácea perenne con flores de 1 a 2 cm de largo, corola de color rojo brillante, escarlata o naranja. Distribuida en sitios con pastizal, matorral o bosque de pino y encino (Rzedowski y Rzedowski 2005). Ocupa una extensa área, cubriendo casi por completo Mesoamérica, extendiéndose hasta el norte de Colombia. Es llamado “Fríjol de monte”, “Ayocote” o “Frijol cimarrón”(Burquez y Sarukhan 1980). Su periodo de floración es muy largo y abarca desde marzo hasta diciembre, con un máximo en agosto-septiembre. En el trabajo de Nicolson y Fleming (2003) se encontró que el néctar para una especie de *Phaseolus* estaba compuesto por 66% de sacarosa. Es una especie melitófila en donde se destacan como visitantes florales los himenópteros del género *Bombus*, aunque existen reportes de visitas llevadas a cabo por aves, coleópteros, tisanópteros y hormigas los cuales se salen del esquema de la melitofilia (Burquez y Sarukhan 1980). Dentro de las aves Burquez y Sarukhan (1980) reportan a seis especies de colibríes como visitantes: *Hylocharis leucotis*, *Atthis heloisa*, *Heliomaster constanti*, *H. longirostris*, *Archilocus alexandri* y *Calothorax lucifer*. *H. leucotis* resultó ser una especie que sigue un patrón de forrajeo del tipo “trapline” o nomádico, es decir, a horas muy específicas visita en determinada sucesión, ciertos agregados de flores de *Phaseolus coccineus*, los cuales invariablemente son los mismos día con día. Al acercarse a la flor introduce el pico por el lado izquierdo, deprimiendo el ala del mismo lado lo que permite la extrusión del estilo y estigma y la deposición del polen sobre el pico y el rostro del colibrí, lo cual brinda una fuerte evidencia de que estos actúan como polinizadores efectivos (Burquez y Sarukhan 1980).

*Loeselia mexicana* Lam: perteneciente a la familia Polemoniaceae, familia predominantemente americana (sobre todo del oeste de Norteamérica). *L. mexicana* es un arbusto con flores solitarias o agrupadas en las axilas de las hojas: corola roja de 2.5 a 3.5 cm de largo. Es una especie ampliamente distribuida en lugares abiertos, con frecuencia perturbados, habita principalmente en matorrales y zacatales, también en bosques abiertos de encinos, a veces en campos de cultivos abandonados (Rzedowski y Rzedowski 2005). Johnson y Nicolson (2008) reportaron para una especie del género *Loeselia* del Nuevo Mundo, adaptada a aves con sistemas especializados de polinización (colibríes y “sunbirds”) un volumen de néctar de 1.1 µl (obtenido por cosecha en pie) con una concentración del 29.9% de azúcar. En otras tres especies de *Loeselia* del Nuevo Mundo se encontró que el néctar tenía una cantidad de sacarosa del 41.3 %.

### **3.2 Instalación de bebederos artificiales (tratamientos al 0%, 10%, 25%)**

En los bosques de pino-encino se instalaron seis bebederos entre los meses de junio y julio del 2013 en lugares donde se observaron plantas, aún sin flores, las cuales habían sido reportadas u observadas como fuente de alimento para colibríes.

Los bebederos artificiales se instalaron en estas fechas para acostumbrar a los colibríes de la zona al uso de este recurso artificial. La solución de azúcar se cambió una vez por semana durante el tiempo que duró el experimento y presentó una concentración del 25% de azúcar (sacarosa) la cual representa la concentración común y dominante encontrada en flores visitadas por colibríes (Heyneman 1983 ; Rodríguez y Stiles 2005).

Algunas parcelas se mantuvieron y otras se reubicaron, ya que algunas no presentaron flores, o las que presentaron fueron destruidas por el ganado de la zona. Por esta razón en el mes de agosto se reinstalaron nuevas zonas de trabajo. Las parcelas instaladas fueron círculos con un radio de observación máximo de 15 metros para facilitar la toma de datos por los observadores, distanciadas una de otras entre 250 y 500m entre sí.

La floración en las zonas de trabajo inició en el mes de septiembre de 2013, pero solo se eligieron las parcelas que presentaban un mínimo de 500 flores, ya que el método que se diseñó exigía gran cantidad de este recurso por tres días consecutivos. Finalmente se eligieron seis parcelas con diferente cantidad de flores, la primera fue de 775 flores de *Salvia elegans*, la segunda de 1319 flores de *Salvia mexicana*, la tercera de 1503 flores de *Salvia elegans*, la cuarta de 1851 flores de *Phaseolus coccineus*, la quinta de 3900 flores de *Loeselia mexicana* y la sexta de 5652 flores de *Salvia mexicana*. Una vez que se tuvieron las parcelas de trabajo establecidas, se empezaron a realizar los experimentos detallados en los incisos 2.1 al 2.3 por tres días consecutivos.

#### **4. Frecuencia de visita y caracterización del néctar floral**

##### **4.1 Caracterización de las parcelas de estudio:**

Para identificar las especies de plantas usadas por los colibríes, se colectaron ejemplares con flores de las parcelas de estudio y se identificaron con la ayuda de Jorge Cortés Flores, estudiante de doctorado del laboratorio de Biogeografía y Conservación (CIECO, UNAM). También se empleó el Herbario Virtual (CONABIO).

La caracterización de las parcelas se realizó en la mañana antes de iniciar los experimentos. En observaciones personales se registró que las flores de las especies presentaron una longevidad mayor a tres días, por lo cual se asume que en los tres días de muestreo el número de flores disponibles no presentaría una variación substancial. Por esta razón solo se realizó una caracterización por parcela al inicio del experimento.

La caracterización de cada parcela consistió en el registro del número de flores abiertas que hayan sido observadas como alimento para colibríes junto con las que presentaron síndrome ornitófilo, el cual es generalmente descrito como flores con corola tubular, colores llamativos, un labelo reducido y néctar como recompensa (Wilson, *et al.* 2004; Kay *et al.* 2005).

#### **4.2 Frecuencia de visita de colibríes a flores y bebederos artificiales**

Posterior a la caracterización de las parcelas de trabajo, se inició la toma de datos de frecuencia de visita de colibríes a bebederos y de colibríes a flores bajo tres tratamientos, mismos que fueron instalados al azar. Estos tratamientos consistieron en: bebedero con agua, bebedero al 10% de azúcar y bebedero al 25% de azúcar.

Los tratamientos fueron designados al azar en la misma parcela por tres días consecutivos, la intención de poner los tres tratamientos consecutivos en cada zona de trabajo fue evitar la fluctuación de condiciones dadas por la variación intrínseca de las parcelas; de esta forma, el supuesto es que la parcela es equivalente para los tres tratamientos.

Se realizaron dos observaciones en la mañana, generalmente entre las 8:30 y las 9:30 horas y una segunda repetición entre las 10:00 y las 11:00 horas. Para la jornada de la tarde se realizaron dos observaciones entre las 14:00 y las 15:00 horas y entre las 16:00 y las 17:00 horas. Dependiendo de factores como la lluvia, las observaciones empezaron más tarde o fueron interrumpidas, pero solo se trabajó con los datos registrados en los 60 primeros minutos de observación en todos los casos.

El registro de la frecuencia de visita de los colibríes a bebederos artificiales y a flores se efectuó por dos observadores en cada una de las parcelas. Un observador registró los datos de las visitas a bebederos, y el otro los datos de las visitas a flores. En cada una de las visitas se identificaron las especies de colibríes que hacían uso de los recursos alimenticios, su determinación de sexo y la presencia de interacciones agonísticas intra o interespecíficas, determinando el ganador del encuentro. Adicionalmente se tomó la hora de visita y la duración de la misma (una visita es el momento en el cual llega un colibrí a una parcela de flores, para alimentarse del bebedero y/o de las flores, hasta el momento en que se va de ella). En el tiempo posterior a la toma de datos de frecuencia de visita de los colibríes a los bebederos y flores se realizó la caracterización del néctar de las plantas en cada una de las parcelas, empleando el método de cosecha en pie (Ver inciso 4.3 de Método).

#### **4.3 Caracterización del néctar de las flores empleadas por los colibríes en las áreas de trabajo**

Para obtener las calorías generadas por las flores en cada una de las parcelas de trabajo, se empleó el método de cosecha en pie posterior a la toma de datos de frecuencia de visita de colibríes a flores y bebederos artificiales (inciso 4.2 de Método).

Para la realización de este objetivo se emplearon 30 flores elegidas al azar, En el caso de parcelas pequeñas con 500 a 700 flores se tomaron flores ubicadas a 20 metros o más de distancia del punto central de la parcela, para evitar sustraer flores del área de observación. A estas 30 flores

se les extrajo el néctar, introduciendo tubos capilares de 75 mm largo hasta el nectario, después se midió el volumen producido y la concentración de azúcar. La concentración de azúcar se estimó colocando una gota en un refractómetro portátil, marca VEE GEE (modelo BTX-1 con un rango de 0 a 32 grados Brix).

La aportación calórica contenida en el néctar se estimó siguiendo la equivalencia utilizada por Stiles (1975), en la que el valor calórico de la sacarosa al 1M es igual a 1.35 cal/ $\mu$ l, posteriormente con la lectura obtenida del refractómetro y utilizando las tablas de conversión de Kearns e Inouye (1993) para transformar los grados brix (o porcentaje de azúcar) a moles, se obtuvo la molaridad del néctar obtenido de las flores y por consiguiente las calorías contenidas en él. De esta forma se realizó la caracterización de la calidad de los parches en cuanto a calorías.

## **5. Métodos estadísticos**

Se emplearon Modelos Lineales Generalizados (GLMs) en los análisis. Estos modelos son extensiones de los modelos lineales, aplicables a una gama más amplia de problemas de análisis de datos, pues permiten utilizar distribuciones que no son normales, ni con varianzas constantes, siendo muy útiles para datos que provienen de conteos con distribuciones de Poisson (SAS Institute Inc. 2014). Además permiten medir el efecto de diferentes variables independientes sobre una variable dependiente.

Para contestar la primera pregunta de investigación, se realizaron dos GLMs. En el primero se evaluó si el tiempo de visita a flores podía ser explicado por el tipo de tratamiento (bebedero al 0%, 10% y 25% de azúcar) y/o el número de flores en las parcelas de trabajo y si existía una interacción entre las dos variables explicativas sobre la variable de respuesta. En este caso se realizó el análisis con los datos de las cuatro parcelas de flores en donde hubo uso del bebedero para colibríes.

Para el segundo análisis GLM se emplearon las mismas variables explicativas del GLM anterior, pero la variable de respuesta fue tiempo de visita a bebederos. En este caso también se realizó el análisis con los datos de las cuatro parcelas de flores en donde hubo uso del bebedero para colibríes.

Con el objetivo de evaluar si el número de visitas a flores y a los bebederos para las diferentes especies de colibríes dependía del tratamiento y/o el número de flores, se realizaron dos GLMs por especie de colibrí. En el primero la variable de respuesta fue el número de visitas a flores y las variables explicativas fueron tratamiento, número de flores y su interacción. Para el segundo GLM las variables explicativas se conservaron, pero la variable de respuesta fue número de visitas a bebederos.

Para la tercera pregunta de investigación, se realizaron dos GLMs en donde se evaluó si el número de interacciones antagónicas presentadas entre colibríes variaban dependiendo del número de flores y/o del tratamiento en el bebedero, y si existía una interacción entre las dos variables explicativas. También se evaluó si el número de colibríes involucrados en dichos encuentros agonísticos era explicado por las dos variables independientes nombradas anteriormente.

El análisis de la caracterización del néctar producido en cada uno de los seis parches de trabajo se hizo empleando Anovas de Friedman (Anova para datos no paramétricos) de columnas múltiples y Anovas de Kruskal Wallis, en los dos casos con un posterior test de Dunn's, empleando el programa GrahPad Prism 6.0.

Para todas las anteriores pruebas de GLMs se empleó el programa JMP, versión 9.0, eligiendo la distribución de Poisson, con la función de enlace (*Link function=Log*), y dependiendo de la naturaleza de los datos, en algunos casos se corrigió por sobre-dispersión. Para revisar normalidad y la homogeneidad de varianza de los datos, se empleó los programas GrahPad Prism 6.0 y R.

## RESULTADOS:

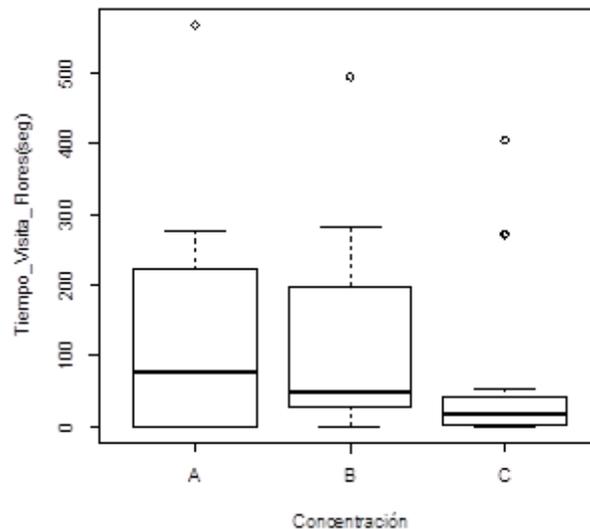
### 1) FRECUENCIA DE VISITA DE COLIBRÍES A FLORES Y BEBEDEROS ARTIFICIALES

**Pregunta 1:** ¿Cambia el comportamiento de forrajeo de los colibríes en respuesta: a) al tratamiento (bebederos al 0%, 10% y 25%) y/o b) al número de flores en las parcelas?

El comportamiento de forrajeo de colibríes tanto a flores como a bebederos fue registrado mediante el tiempo de visita a estos dos recursos alimenticios.

#### 1.1) Tiempo de visita a flores en relación con la concentración de azúcar del bebedero artificial

Se encontró que al haber un aumento en la concentración de azúcar en los bebederos (0%,10% y 25%), los tiempos de visita de los colibríes a las flores disminuyó (Fig. 4). El tiempo que los colibríes invirtieron visitando las flores, cuando hubo bebederos con agua (A) o con azúcar al 10% (B) fue muy similar, en el primer caso, el 50% de los datos presentaron observaciones hasta los 80 segundos, en el segundo caso el 50% de los datos presentaron observaciones hasta los 50 segundos. Tanto en el bebedero al 0% (A) como en el de 10% de azúcar (B), el otro 50% de los datos alcanzaron tiempos de visita de los colibríes a las flores cercanos a los 300 segundos. En el bebedero con azúcar al 25% (C), la primera mitad de los datos presentaron tiempos de visita de colibríes a flores por debajo de los 20 segundos; la otra mitad de los datos alcanzó un máximo de 50 segundos (Fig. 4). En esta gráfica, se excluyeron datos de parcelas de flores en donde el bebedero no fue usado.

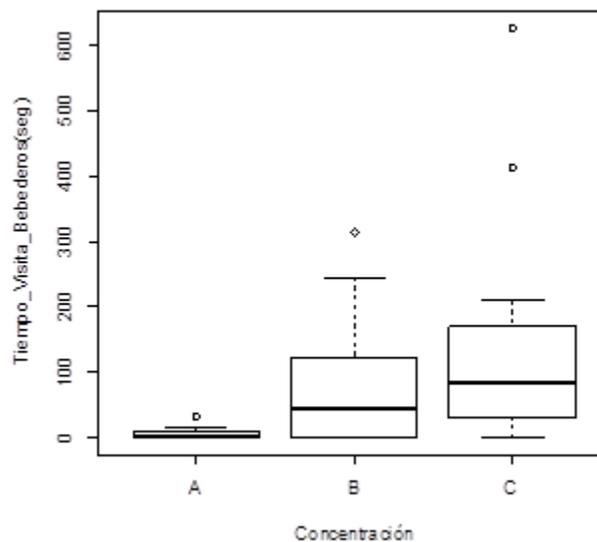


**Figura 4:** Tiempo de visita de colibríes a flores en relación con la concentración de azúcar en los bebederos. **A:** bebedero con agua, **B:** bebedero con agua y azúcar al 10% y **C:** bebedero con agua y azúcar al 25%. Esta gráfica incluye solo datos en donde el bebedero fue empleado. Las cajas representan los dos primeros

cuartiles de la distribución de los datos, mientras que las barras son los límites de los cuartiles más externos. Los puntos extremos representan los outliers de cada distribución.

### 1.2) Tiempo de visita a bebederos artificiales en relación con la concentración de azúcar del mismo

Al haber un aumento en la concentración de azúcar en los bebederos (0%, 10% y 25%), los tiempos de visita de los colibríes a los bebederos artificiales aumentó (Fig 5). Los colibríes tardaron unos pocos segundos en identificar que el bebedero no contenía azúcar (A). En el caso de los bebederos al 10% de azúcar (B), el 50% de los datos de tiempo de visita de colibríes a bebederos se encontró bajo los 50 segundos, el otro 50% de los datos llegó hasta los 250 segundos. En el bebedero al 25% de azúcar (C), el 50% de los datos de tiempo de visita de colibríes al bebedero estuvieron bajo los 85 segundos, el otro 50% de los datos llegó hasta los 200 segundos aproximadamente (Fig 5). En esta gráfica, se excluyeron datos de parcelas de flores en donde el bebedero no fue usado.

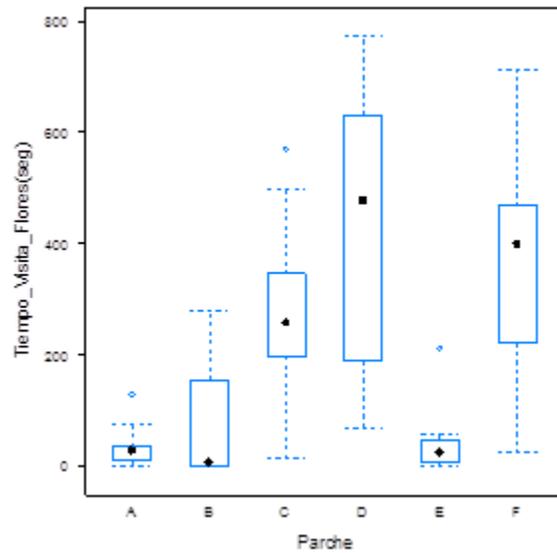


**Figura 5:** Tiempo de visita de colibríes a bebederos en relación con la concentración de azúcar en los bebederos. **A:** bebedero con agua, **B:** bebedero con agua y azúcar al 10% y **C:** bebedero con agua y azúcar al 25%. Esta gráfica incluye solo datos en donde el bebedero fue empleado. Las cajas representan los dos primeros cuartiles de la distribución de los datos, mientras que las barras son los límites de los cuartiles más externos. Los puntos extremos representan los outliers de cada distribución.

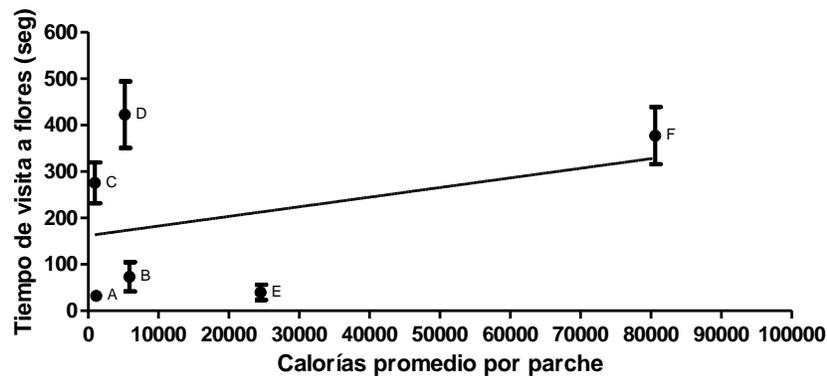
### 1.3) Número de flores en relación con el tiempo de visita de los colibríes a las flores y a los bebederos artificiales

Cada parcela de flores tiene su propia identidad en cuanto a las visitas efectuadas por los colibríes en los bebederos y en las flores. Esta identidad depende de la especie de planta de la cual esté conformada y la cantidad de flores encontradas en la misma. De esta forma, se observa que a

medida que aumenta la cantidad de flores que conforman una parcela, el tiempo de visita de los colibríes al recurso natural aumenta (Fig 6a y 6b), excepto en el parche “E” de *L. mexicana*, el cual fue muy poco visitado por los colibríes (Fig 6a). El tiempo de visita y por ende, el uso que los colibríes hacen de los bebederos decrece con el aumento de la cantidad de flores en las parcelas (Fig 7a y 7b), en ocasiones siendo muy poco usado, caso de la parcela “E” de *L. mexicana* hasta el punto de no ser empleado, caso de la parcela “D” de *P.coccineus* y la “F” de *S.mexicana* (Fig 7a).

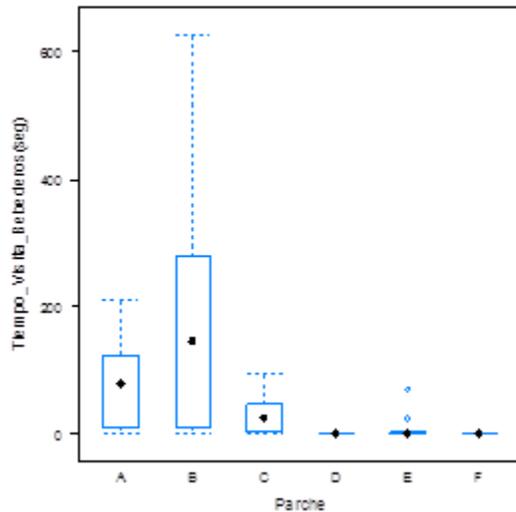


**Figura 6a:** Tiempo de visita de colibríes a flores en relación con los parches de flores. **A:** *S. elegans* (775 flores = 1651,96 calorías en promedio), **B:** *S.mexicana* (1319 flores = 9232,46 calorías en promedio), **C:** *S.elegans* (1503 flores= 1222,07calorías en promedio), **D:** *P.coccineus* (1851 flores= 7613,06 calorías en promedio), **E:** *L. mexicana* (3900 flores = 10867,57 calorías en promedio), **F:** *S. mexicana* (5652 flores = 91558,48 calorías en promedio). Las cajas representan los dos primeros cuartiles de la distribución de los datos, mientras que las barras son los límites de los cuartiles más externos. Los puntos extremos representan los outliers de cada distribución.

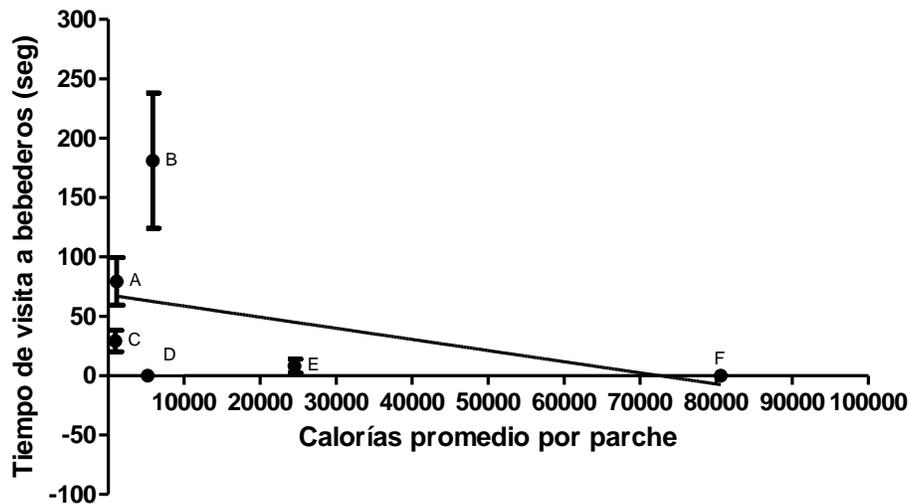


**Figura 6b:** Regresión lineal entre el promedio de calorías por parche y el tiempo de visita de los colibríes a las flores con el error estándar. **A:** *S. elegans* (775 flores = 1651,96 calorías en promedio), **B:** *S.mexicana* (1319 flores = 9232,46 calorías en promedio), **C:** *S.elegans* (1503 flores= 1222,07calorías en promedio), **D:** *P.coccineus* (1851 flores= 7613,06 calorías en promedio), **E:** *L. mexicana* (3900 flores = 10867,57 calorías

en promedio), **F:** *S. mexicana* (5652 flores = 91558,48 calorías en promedio).  $R^2= 0,1747$ ,  $P= 0,0010$ ,  
**Fórmula:**  $Y= 0,055 * X + 114,98$



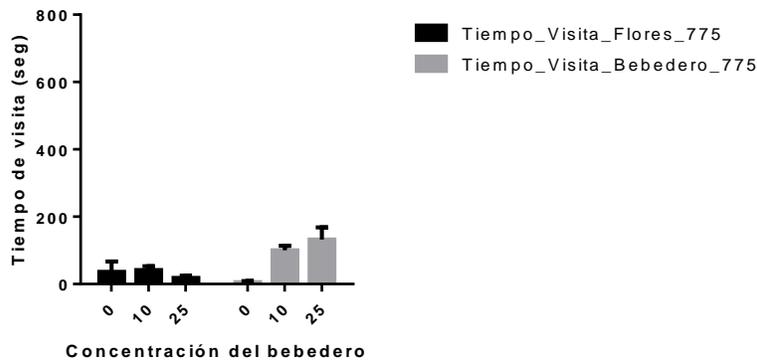
**Figura 7a:** Tiempo de visita de colibríes a bebederos en relación con los parches de flores. **A:** *S. elegans* (775 flores = 1651,96 calorías en promedio), **B:** *S. mexicana* (1319 flores = 9232,46 calorías en promedio), **C:** *S. elegans* (1503 flores= 1222,07calorías en promedio), **D:** *P. coccineus* (1851 flores= 7613,06 calorías en promedio), **E:** *L. mexicana* (3900 flores = 10867,57 calorías en promedio), **F:** *S. mexicana* (5652 flores = 91558,48 calorías en promedio). Las cajas representan los dos primeros cuartiles de la distribución de los datos, mientras que las barras son los límites de los cuartiles más externos. Los puntos extremos representan los outliers de cada distribución.



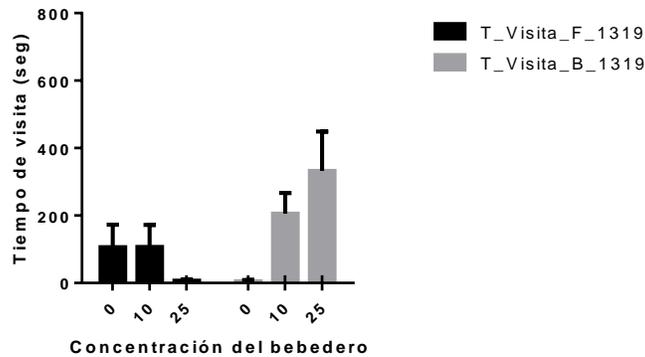
**Figura 7b:** Regresión lineal entre el promedio de calorías por parche y el tiempo de visita de los colibríes a los bebederos con el error estándar. **A:** *S. elegans* (775 flores = 1651,96 calorías en promedio), **B:** *S. mexicana* (1319 flores = 9232,46 calorías en promedio), **C:** *S. elegans* (1503 flores= 1222,07calorías en promedio), **D:** *P. coccineus* (1851 flores= 7613,06 calorías en promedio), **E:** *L. mexicana* (3900 flores = 10867,57 calorías en promedio), **F:** *S. mexicana* (5652 flores = 91558,48 calorías en promedio).  $R^2=0.05988$ ,  $P=0,0397$ ,  
**Fórmula:**  $Y= -0,0009 * X + 67,978$ .

#### 1.4) Tiempo de visita de los colibríes a las flores y a los bebederos artificiales para cada una de las seis parcelas de trabajo

En la mayoría de las parcelas de trabajo se observó que a medida que aumentó la concentración de azúcar en el bebedero, el tiempo que los colibríes tomaron visitándolo aumentó (Figs. 8, 9, 10 y 12), mientras que el tiempo de visita a las flores disminuyó (Figs. 8, 9, 10 y 12). En las primeras dos parcelas de trabajo (Figs. 8 y 9), que correspondieron a las de menor cantidad de flores de *S. elegans* y *S. mexicana* los colibríes alcanzaron mayores tiempos visitando los bebederos que las flores. En la tercera y sexta parcela (Fig 10 y 13), que correspondieron a las más grandes de *S. elegans* y *S. mexicana*, fue mayor el tiempo que alcanzaron los colibríes en las flores en comparación con el bebedero, de hecho el bebedero en el parche de *S. mexicana* no fue empleado. La parcela de flores de *P. coccineus* (Fig 11) tampoco presentó visitas sobre el bebedero y el de *L. mexicana* (Fig 12) presentó pocas visitas en general, a pesar de tener gran cantidad de flores.

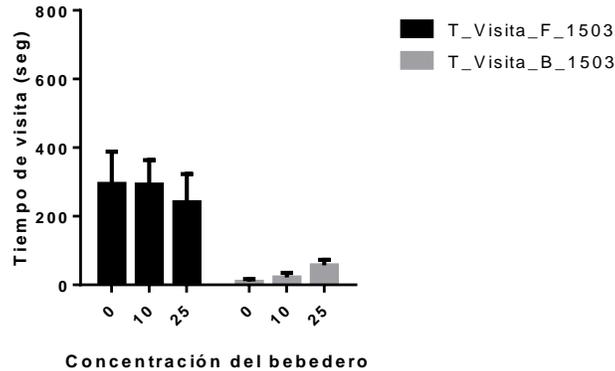


**Fig 8.** Gráfica de barras de la concentración del bebedero versus el promedio del tiempo de visita de colibríes a flores (T\_Visita\_F\_775) y bebederos (T\_Visita\_B\_775) con el error estándar en una parcela de *S. elegans* de 775 flores. Correlación entre la concentración del bebedero y el T\_Visita\_Flores\_775:  $R^2=0.64$ ,  $p=0.40$ . Correlación entre la concentración del bebedero y el Tiempo\_Visita\_Bebedero\_775:  $R^2=0.85$ ,  $p=0.24$ .

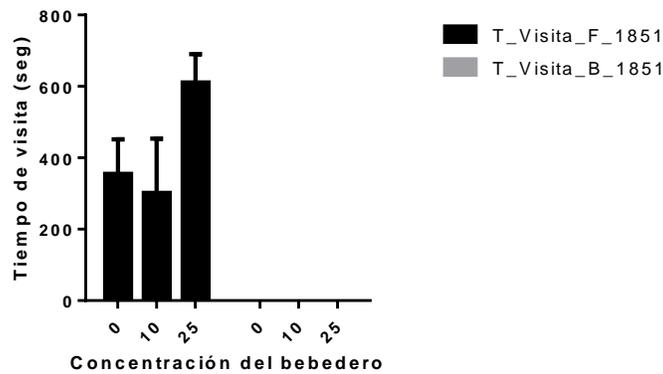


**Fig 9.** Gráfica de barras de la concentración del bebedero versus el promedio del tiempo de visita de colibríes a flores (T\_Visita\_F\_1319) y bebederos (T\_Visita\_B\_1319) con el error estándar en un parche de *S. mexicana* de 1319 flores. Correlación entre la concentración del bebedero y el T\_Visita\_Flores\_1319:  $R^2=0.97$ ,

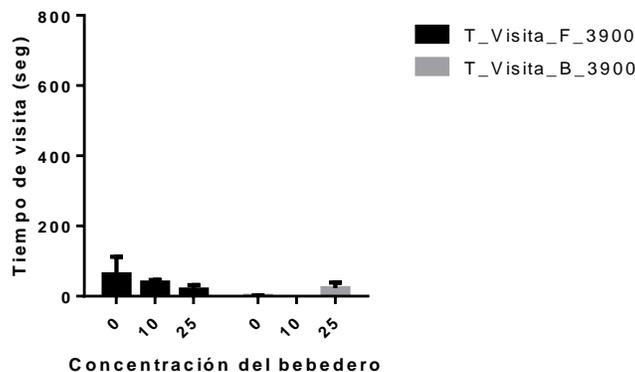
p=0.09. Correlación entre la concentración del bebedero y el Tiempo\_Visita\_Bebedero\_1319:  $R^2=0.94$ , p=0.15.



**Fig 10.** Gráfica de barras de la concentración del bebedero versus el promedio del tiempo de visita de colibríes a flores (T\_Visita\_F\_1503) y bebederos (T\_Visita\_B\_1503) con el error estándar en un parche de *S. elegans* de 1503 flores. Correlación entre la concentración del bebedero y el T\_Visita\_Flores\_1503:  $R^2=0.85$ , p=0.24. Correlación entre la concentración del bebedero y el Tiempo\_Visita\_Bebedero\_1503:  $R^2=0.97$ , p=0.10.

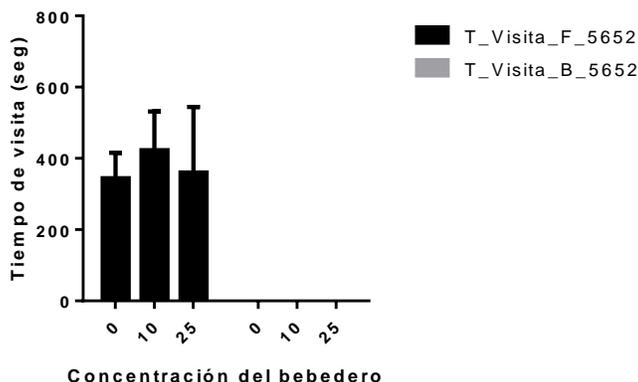


**Fig 11.** Gráfica de barras de la concentración del bebedero versus el promedio del tiempo de visita de colibríes a flores (T\_Visita\_F\_1851) y bebederos (T\_Visita\_B\_1851) con el error estándar en un parche de *P. coccineus* de 1851 flores. Correlación entre la concentración del bebedero y el T\_Visita\_Flores\_1851:  $R^2=0.70$ , p=0.36).



**Fig 12.** Gráfica de barras de la concentración del bebedero versus el promedio del tiempo de visita de colibríes a flores (T\_Visita\_F\_3900) y bebederos (T\_Visita\_B\_3900) con el error estándar en un parche de *L. mexicana* de 3900 flores. Correlación entre la concentración del bebedero y el T\_Visita\_Flores\_3900:

$R^2=0.97$ ,  $p=0.10$ . Correlación entre la concentración del bebedero y el Tiempo\_Visita\_ Bebedero\_3900:  
 $R^2=0.80$ ,  $p=0.29$ .



**Fig 13.** Gráfica de barras de la concentración del bebedero versus el promedio del tiempo de visita de colibríes a flores (T\_Visita\_F\_5652) y bebederos (T\_Visita\_B\_5652) con el error estándar en un parche de *S.mexicana* de 5652 flores. Correlación entre la concentración del bebedero y el T\_Visita\_Flores\_5652:  $R^2=0.006$ ,  $p=0.94$ .

Se realizó un GLM para evaluar si el tiempo de visita a las flores era explicado por la concentración del bebedero (0%, 10% y 25% de azúcar) y/o el número de flores de las parcelas en donde hubo uso del bebedero por parte de los colibríes (parcelas de 775, 1319, 1503 y 3900 flores) y si existía una interacción entre las dos variables explicativas sobre la variable de respuesta. Se encontró que la variable explicativa, concentración del bebedero (GLM:  $X^2 = 5.790$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.055$ ), fue marginalmente no significativa, mientras que el número de flores (GLM:  $X^2 = 51.788$ ,  $df = 3$ ,  $P < .0001$ ) sí explicó de forma significativa el tiempo de visita a flores. No hay interacción entre las dos variables explicativas evaluadas (GLM:  $X^2 = 4.865$ ,  $df = 6$ ,  $P = 0.561$ ), AICc del modelo = 79.59.

Se realizó un GLM para evaluar si el tiempo de visita a bebederos en las parcelas de flores en donde se empleó el bebedero era explicado por el tipo de tratamiento (bebederos al 0%, 10% y 25% de azúcar) y/o por el número de flores en la parcela de trabajo y si existía una interacción entre las dos variables explicativas sobre la variable de respuesta. Se encontró que el tratamiento (GLM:  $X^2 = 29.655$ ,  $df = 2$ ,  $P < .0001$ ) y el número de flores sí explicaron el tiempo de visita a los bebederos (GLM:  $X^2 = 11.310$ ,  $df = 3$ ,  $P = 0.0102$ ), pero no existió una interacción entre estas dos variables explicativas (GLM:  $X^2 = 5.443$ ,  $df = 6$ ,  $P = 0.488$ ; AICc del modelo = 81.283).

## 2) USO DE LOS BEBEDEROS ARTIFICIALES Y FLORES POR PARTE DE CADA ESPECIE DE COLIBRÍ EN CADA UNA DE LAS PARCELAS DE TRABAJO

**Pregunta 2:** ¿Cómo es el comportamiento (número de visitas) de las diferentes especies de colibríes que se encontraron en cada uno de los parches de flores respecto a la concentración del bebedero y al número de flores?

Para responder la pregunta anterior, se realizó una descripción del uso que le dan las especies de colibríes a las flores y a bebederos dependiendo del tipo de parcela de flores. En este trabajo se registraron seis especies de colibríes, cuatro de estas especies fueron residentes: *Hylocharis leucotis*, *Eugenes fulgens*, *Colibri thalassinus* y *Lampornis clemenciae*, una especie migratoria latitudinal: *Archilochus colubris* y *Selasphorus platycercus* una especie que según Howell y Webb (1995) tiene una población residente y otra migratoria.

*Hylocharis leucotis* fue la especie con mayor número de visitas tanto a flores como a bebederos (55%), seguido por *E. fulgens* con 25.1% y *S. platycercus* con 11.6%. *H. leucotis* fue el que tuvo más visitas en las flores (46.6%). *E. fulgens* fue el colibrí con mayor número de visitas en los bebederos (17.3%), hecho que coincidió con las observaciones realizadas por Gutiérrez (com. pers.) (Tabla 1.1).

Se observó que el porcentaje de visitas de los colibríes a las flores fue mucho mayor, 72.69%, en comparación con el porcentaje de visitas de colibríes a bebederos, 27.27%, pero estos porcentajes no son comparables, ya que el recurso floral varió en menor proporción en comparación con el recurso en el bebedero, el cual incorporó tres concentraciones diferentes de azúcar. Además se incluyeron los datos de los parches en donde no se usó el bebedero y las visitas fueron solamente en las flores (Tabla 1.1). Para poder visualizar el porcentaje de visitas a flores y a bebederos cuando hubo uso del bebedero, se hizo la Tabla 1.2, observándose que cuando los colibríes emplearon este recurso artificial, el porcentaje de visitas realizadas sobre el bebedero fue mucho mayor (65.4%) en comparación con las flores (34.5%). Además a medida que aumentó la concentración de azúcar en el bebedero las visitas sobre este recurso aumentó y las visitas a las flores se vieron considerablemente disminuidas.

**Tabla 1.1:** Porcentaje de visitas a flores y bebederos por parte de cada especie de colibrí (n= 491 visitas) en todos los parches

Sp.	%Visitas_Flores	%Visitas_bebederos	%Total
<i>H. leucotis</i>	<b>46.6</b>	8.35	<b>55</b>
<i>E. fulgens</i>	7.74	<b>17.3</b>	<b>25.1</b>
<i>A. colubris</i>	5.91	0.2	6.11
<i>L. clemenciae</i>	0.41	0.2	0.61
<i>S. platycercus</i>	10.4	1.22	<b>11.6</b>
<i>C. thalassinus</i>	1.63	0	1.63
	72.69	27.27	

**Tabla 1.2:** Porcentaje de visitas a flores y bebederos por colibríes solo en las parcelas de trabajo en donde se emplearon los bebederos, *n* es el número de visitas en cada caso.

Tratamiento	%Visitas a flores	%Visitas a bebederos	<i>n</i>
0%	68.18	31.82	44
10%	35.29	64.71	102
25%	21.95	78.05	123
Todos los tratamientos	34.57	65.43	269

*Hylocharis leucotis* fue la única especie que se alimentó de todos los parches de flores y de las cuatro especies de plantas trabajadas, ya fuera en flores y/o en bebederos. *E.fulgens* estuvo en cuatro parches, alimentándose en las flores y/o en el bebedero. Los migratorios *A.colubris* y *S.platycercus* emplearon tres parcelas de trabajo y *L.clemenciae*, junto con *C.thalassinus* emplearon dos de las seis parcelas de flores para alimentarse. *C.thalassinus* fue el único que no empleó los bebederos para colibríes (Tabla 2).

En cuanto al uso dado por cada especie de colibrí en cada parcela de flores, se encontró que *H.leucotis* fue el único que empleó la parcela con menor cantidad de flores (775), perteneciente a *S.elegans*, y sólo en este caso este colibrí usó en igual proporción las flores y los bebederos. Según los datos de Gutiérrez (com. pers.) en el mes de enero en donde se realizó este experimento, también se registró a *E.fulgens*, pero este colibrí no empleó el parche como fuente de alimento; *H.leucotis* presentó el mayor número de detecciones en comparación con *E.fulgens*.

En el caso de la parcela más grande de *S.elegans* (1503 flores), también evaluada en el mes de enero, se registraron 26 visitas (38%) para *E.fulgens* en los bebederos, y solo una visita a las flores (1,4%) como se observa en los resultados de la Tabla 2. En esta misma parcela de flores, *H.leucotis* realizó 40 visitas a las flores (58%) y el bebedero fue visitado en una sola ocasión (1.4%). Las plantas de *S.elegans* florecieron cuando los migratorios no se encontraban en el área de estudio (Gutiérrez, C., com. pers.), por ello no fueron registrados en este caso.

En el caso de la parcela de flores más pequeña de *S.mexicana* (con 1319 flores), evaluada en el mes de octubre, se registraron solo dos visitas del migratorio *A.colubris* sobre las flores, mientras que *E.fulgens* fue quien generó la mayor cantidad de visitas, 59 sobre el bebedero (69%) y 8 (9,4%) sobre las flores. *H. leucotis* realizó solo 12 visitas a los bebederos y 3 a las flores y no se observó al colibrí *S.platycercus*, que según Gutiérrez (com. pers.) se registró en los muestreos de ese mes.

La parcela de flores más grande de *S. mexicana* (5652 flores), evaluada en el mes de septiembre, fue la única que atrajo a todas las seis especies de colibríes registrados en el presente estudio y por Gutiérrez (com. pers.). Ningún colibrí se alimentó del bebedero, a pesar de que en esta parcela el bebedero había sido instalado hace dos meses. En este caso, los migratorios *S.platycercus* (41 visitas) y *A.colubris* (26 visitas) fueron los que más visitaron las flores, junto con *E.fulgens* (20 visitas). El colibrí *H. leucotis* solo realizó 8 visitas a pesar de que según los datos de Gutiérrez (com. pers.), tuvo el mayor número de detecciones en el mes.

De forma simultánea a las observaciones realizadas en la anterior parcela (*S. mexicana* de 5652 flores) se realizó el estudio en el parche de *P.coccineus* de 1851 flores. En la parcela de *P. coccineus* se registró la mayor cantidad de observaciones de colibríes del presente estudio (164 visitas en total) en donde *H.leucotis* contribuyó con el 89% de las visitas (146 visitas a las flores).

La parcela de *L.mexicana* de 3900 flores, fue evaluada en diciembre y a pesar de que fue uno de los parches con mayor número de flores, generó la menor cantidad de visitas de colibríes.. *L. mexicana* acababa de pasar su pico de floración. Según Gutiérrez (com. pers.), en el mes de diciembre ya no se realizaron detecciones de migratorios, pero en esta parcela de trabajo se observaron los migratorios *S.platycercus* y *A. colubris* empleando flores y bebederos.

Las flores de *S. mexicana* fueron empleadas por todas las especies registradas en este estudio. Las flores de *P.coccineus* fueron empleadas por *H.leucotis*, *E.fulgens*, *S.platycercus* y *C.thalassinus*. Las flores de *S.elegans* fueron empleadas por *H.leucotis* y *E.fulgens* y las flores de *L.mexicana* fueron empleadas por *H.leucotis*, *A.colubris* y *S.platycercus* (Tabla 2).

**Tabla 2:** Porcentaje de visitas de cada una de las especies de colibríes registradas a bebederos (%B) y flores (%F) en cada una de las seis parcelas de trabajo. El *n* es el número de visitas realizadas en cada una de las parcelas.

	<i>S. elegans</i> (775 flores)		<i>S. mexicana</i> (1319 flores)		<i>S. elegans</i> (1503 flores)		<i>P. coccineus</i> (1851 flores)		<i>L. mexicana</i> (3900 flores)		<i>S. mexicana</i> (5652 flores)	
	(%) F	(%) B	(%) F	(%) B	(%) F	(%) B	(%) F	(%) B	(%) F	(%) B	(%) F	(%) B
<b>HylLeu</b>	49.05	50.94	3.52	14.11	58.82	1.47	89.02	0	28.57	4.76	8	0
<b>EugFul</b>	0	0	9.41	69.41	1.47	38.23	5.48	0	0	0	20	0
<b>ArcCol</b>	0	0	2.35	0	0	0	0	0	4.76	4.76	26	0
<b>LamCle</b>	0	0	0	1,17	0	0	0	0	0	0	2	0
<b>SelPla</b>	0	0	0	0	0	0	2.43	0	28.57	28.57	41	0
<b>ColTal</b>	0	0	0	0	0	0	3.04	0	0	0	3	0
<i>n</i> (número de visitas)	53		85		68		164		21		100	

Se realizaron GLMs para cada una de las seis especies de colibríes para evaluar si el comportamiento (número de visitas al bebedero y a las flores) de cada especie de colibrí, depende del tratamiento y/o del número de flores. Se encontró que en las dos especies de colibríes más representativas en la zona, *H. leucotis* y *E. fulgens*, lo que determinó sus visitas tanto en flores como a bebederos fue el número de flores por parcela (Tabla 3).

**Tabla 3:** Datos de GLM para evaluar si el número de flores y/o el tratamiento (concentración del bebedero) explicaban el número de visitas de las seis especies de colibríes registradas en bebederos y flores.

Sp	Variable de Respuesta	Variables explicativas								
		Tratamiento			Número de flores			Tratamiento*Número de flores		
		X^2	gl	Prob>ChiSq	X^2	gl	Prob>Chi Sq	X^2	gl	Prob>ChiSq
	Número de visitas de HylLeu al bebedero	1.82E-008	2	1	48.35	5	<.0001*	21.55	10	0.0175*
<b>HylLeu</b>	Número de visitas de HylLeu a las flores	1.14	2	0.56	191.71	5	<.0001*	12.65	10	0.24
	Número de visitas de EugFul al bebedero	2.81E-008	2	1	104.31	5	<.0001*	7.74	10	0.65
<b>EugFul</b>	Número de visitas de EugFul a las flores	3.88E-006	2	1	49.05	5	<.0001*	1.,03	10	0.28
	Número de visitas de ArcCol al bebedero	8.82E-008	2	1	2.01E-007	5	1	1.57E-006	10	1
<b>ArcCol</b>	Número de visitas de ArcCol a las flores	8.55E-006	2	1	38.66	5	<.0001*	13.38	10	0.20
<b>LamCle</b>	Número de visitas de LamCle al bebedero	8.82E-008	2	1	2.01E-007	5	1	1.57E-006	10	1

	Número de visitas de LamCle a las flores	1.50E-007	2	1	7.01E-006	5	1	2.44E-006	10	1
	Número de visitas de SelPla al bebedero	4.09E-007	2	1	2.04E-005	5	1	1.36E-005	10	1
<b>SelPla</b>	Número de visitas de SelPla a las flores	1.44E-006	2	1	57.92	5	<.0001*	9.43	10	0.49
	Número de visitas de ColTal al bebedero	0	2	1	0	5	1	0	10	1
<b>ColTal</b>	Número de visitas de ColTal a las flores	1.15E-010	2	1	1.61E-005	5	1	9.97	10	0.44

### 3) INTERACCIONES AGONÍSTICAS ENTRE COLIBRÍES

**Pregunta 3:** ¿Es la parcela de flores y/o la concentración de azúcar en el bebedero artificial factores que explican el número de interacciones agonísticas llevadas a cabo por los colibríes?

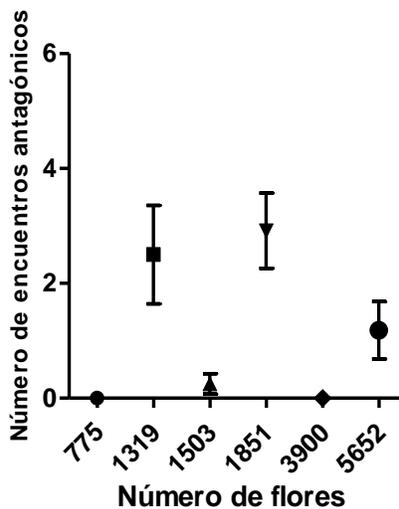
Los colibríes residentes fueron los que registraron la mayor cantidad de encuentros agonísticos: *H. leucotis* y *E. fulgens*. Según De Granges (1979), los colibríes se clasifican según el porcentaje de encuentros agonísticos ganados, siendo catalogados como dominantes si ganaron más del 60% de sus encuentros, subdominantes si ganaron 30-60% y subordinados si ganaron menos del 30% de sus encuentros. De esta forma en la parcela más pequeña de *S. mexicana*, *E. fulgens* se comportó como el colibrí dominante. En la parcela más grande de *S. elegans* el colibrí dominante fue *H. leucotis*. En la parcela de *P. coccineus*, *H. leucotis* se comportó como el dominante. Finalmente, en el parche más grande de *S. mexicana*, los colibríes *S. platycercus*, *H. leucotis* y *E. fulgens* se comportaron como subordinados. La mayoría de los encuentros agonísticos fueron intraespecíficos (Tabla 4).

**Tabla 4:** Porcentajes de encuentros agonísticos ganados por cada una de las especies de colibríes en cada una de las parcelas de trabajo, *n* es el número de encuentros agonísticos registrados.

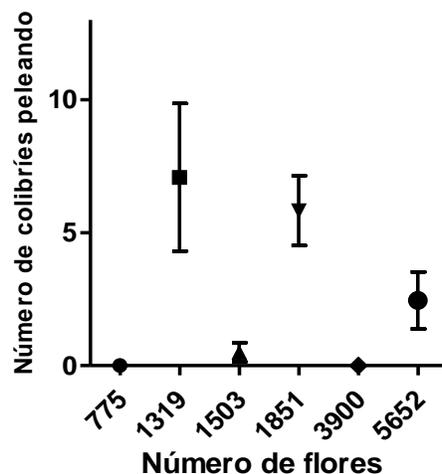
Parche	Especie planta	HylLeu	EugFul	ArcCol	LamCle	SelPla	ColTal	<i>n</i>
775	<i>S. elegans</i>	0	0	0	0	0	0	<b>0</b>
1319	<i>S. mexicana</i>	0	<b>100%</b>	0	0	0	0	<b>25</b>
1503	<i>S. elegans</i>	<b>80%</b>	20%	0	0	0	0	<b>5</b>
1851	<i>P. coccineus</i>	<b>97%</b>	3%	0	0	0	0	<b>35</b>
3900	<i>L. mexicana</i>	0	0	0	0	0	0	<b>0</b>
5652	<i>S. mexicana</i>	30%	30%	0	0	40%	0	<b>10</b>

Los dos parches de *S. elegans* se comportaron de forma similar, pocos o ningún encuentro agonísticos y pocos o ningún colibrí involucrados en los mismos. Los parches de *S. mexicana* generaron mayor cantidad de encuentros agonísticos y número de colibríes involucrados en los mismos en comparación con otros parches de flores. En la parcela de 1319 flores de *S. mexicana*, *E. fulgens* presentó un comportamiento altamente agonístico, intraespecífico sobre el bebedero. Se observó que en las concentraciones del bebedero con agua y azúcar al 10% y 25%, hasta cinco hembras de *E. fulgens* llegaron de forma simultánea en varias ocasiones para correr al macho que dominaba el parche de flores, sólo de esta forma las hembras pudieron acceder al recurso. Se observó también que las hembras compartían el recurso del bebedero sin presentar comportamientos agonísticos.

El parche de *P. coccineus* también presentó gran cantidad de encuentros agonísticos y número de colibríes involucrados en los mismos. *L. mexicana* no presentó encuentros agonísticos (Fig 16 y Fig 17).



**Fig 16:** Número de flores versus el número promedio de interacciones agonísticas presentadas por los colibríes, con el error estándar. Parche 775: *S. elegans* (1651,96 calorías en promedio), parche 1319: *S. mexicana* (9232,46 calorías en promedio), parche 1503: *S. elegans* (1222,07 calorías en promedio), parche 1851: *P. coccineus* (7613,06 calorías en promedio), parche 3900 *L. mexicana* (10867,57 calorías en promedio); y parche 5652: *S. mexicana* (91558,48 calorías en promedio).



**Fig 17:** Número de flores versus el promedio de colibríes involucrados en los encuentros agonísticos, con el error estándar. Parche 775: *S. elegans* (1651,96 calorías en promedio), parche 1319: *S.mexicana* (9232,46 calorías en promedio), parche 1503: *S. elegans* (1222,07calorías en promedio), parche 1851: *P.coccineus* (7613,06 calorías en promedio), parche 3900 *L.mexicana* (10867,57 calorías en promedio); y parche 5652: *S.mexicana* (91558,48 calorías en promedio).

Se evaluó si existió diferencia en el número de interacciones agonísticas presentadas por los colibríes en relación con los tratamientos y el número de flores. Para ello se realizó un GLM en donde se encontró que el número de encuentros agonísticos en flores y bebederos fue explicado por el número de flores (GLM:  $X^2 = 74.589$   $df=5$ ,  $P<.0001$ ), más no por los tratamientos en el bebedero (GLM:  $X^2 = 0.000016$   $df=2$ ,  $P= 1$ ), la interacción entre las dos variables explicativas resultó significativa (GLM:  $X^2 = 26.998$   $df=10$ ,  $P= 0.0026^*$ ), el AICc del modelo fue de 188.08.

Se evaluó si existía diferencia en el número de colibríes involucrados en las interacciones agonísticas en relación con los tratamientos y el número de flores. Para ello se realizó un GLM en donde se encontró que el número de encuentros agonísticos estuvo explicado por el número de flores (GLM:  $X^2 = 51.410$   $df=5$ ,  $P<.0001$ ), más no por los tratamientos en el bebedero (GLM:  $X^2 = 0.0000108$   $df=2$ ,  $P= 1$ ).La interacción entre las dos variables explicativas resultó significativa (GLM:  $X^2 = 24.100$   $df=10$ ,  $P= 0.0073^{**}$ ), el AICc del modelo fue de 140.56.

#### 4) CARACTERIZACIÓN DEL NECTAR

Para establecer la cantidad de calorías ofrecidas por cada uno de los seis parches de trabajo, se evaluó en primera instancia si existían diferencias entre las calorías obtenidas en cada uno de los tres días de tratamientos para cada parche de flores. En este caso no se encontraron diferencias

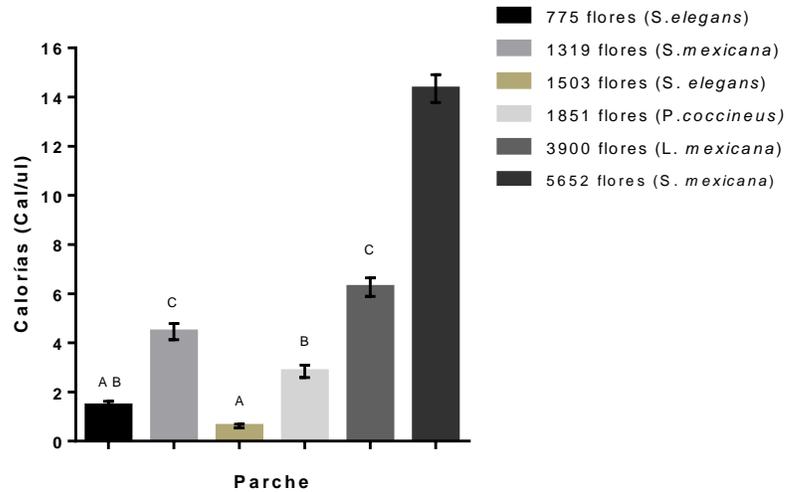
significativas; para cada caso se realizó una Anova de Friedman de columnas múltiples con un posterior Test de Dunn's de columnas múltiples (Tabla 5).

**Tabla 5:** Anova de Friedman de columnas múltiples (Posterior Test de Dunn's de columnas múltiples) para las calorías ofrecidas en cada uno de los tres tratamientos para cada uno de los seis parches de estudio.

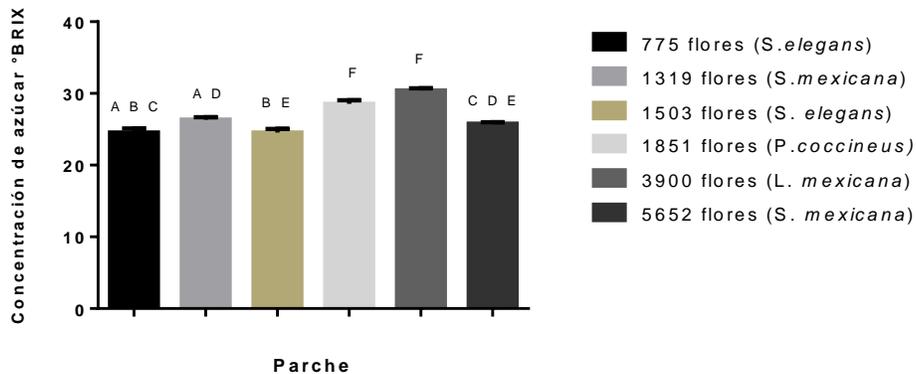
<b>Parchede flores</b>	<b>Friedman statistics</b>	<b>gl</b>	<b>p</b>
775 flores	0.5000	2	<b>0.93</b>
1319 flores	1.500	2	<b>0.65</b>
1503 flores	0.5000	2	<b>0.93</b>
1851 flores	4.500	2	<b>0.12</b>
3900 flores	1.500	2	<b>0.65</b>
5652 flores	4.667	2	<b>0.19</b>

Sabiendo que no existían diferencias entre el néctar producido en los tres días consecutivos de muestreo en cada parche, se evaluó si existían diferencias entre las calorías ofrecidas por las flores de los seis parches de trabajo. Se encontraron diferencias significativas al comparar los promedios de calorías por flor entre los parches de flores (Anova de Kruskal Wallis con un posterior Dunns de columnas múltiples  $X^2= 495.2$  ,  $gl= 5$  ,  $p<0.0001$ ). Los parches de flores que fueron similares en la cantidad de calorías se indican con letras sobre las barras. El parche de *S.elegans* de 775 flores, el de *S. elegans* de 1503 flores y el de *P. coccineus* de 1851 flores ofrecieron una cantidad promedio similar de calorías por flor. El parche de *S. mexicana* de 1319 flores y el de *L. mexicana* de 3900 flores ofrecieron una cantidad promedio similar de calorías por flor (Fig. 18) y el parche que ofreció mayor cantidad de calorías promedio por flor fue el de *S. mexicana* de 5652 flores (Fig18) (Tabla 6).

Se encontraron diferencias significativas al comparar los grados Brix de los parches trabajados (Anova de Kruskal Wallis con un posterior Dunns de columnas múltiples  $X^2= 260.0$  ,  $gl= 5$  ,  $p<0.0001$ ) (Fig 19). Los parches del género *Salvia* se parecen más entre sí, en comparación con los parches de *P. coccineus* y *L. mexicana*, siendo este último el que presentó mayor concentración de azúcar (Tabla 6). Johnson y Nicolson (2008) encontraron para una especie de *Loeselia* del Nuevo Mundo una concentración de azúcar en el néctar de 29.9%, similar a lo encontrado en este estudio para *L. mexicana*, que presentó una concentración de azúcar en el néctar de 30.41%.



**Fig. 18:** Diagrama de barras (con el error estándar) del promedio de calorías generado por flor en cada uno de los seis parches de flores trabajados. Las letras similares indican parches de flores que no presentaron diferencias entre sí en cuanto al promedio de calorías por flor (n= 360 flores evaluadas por parche).

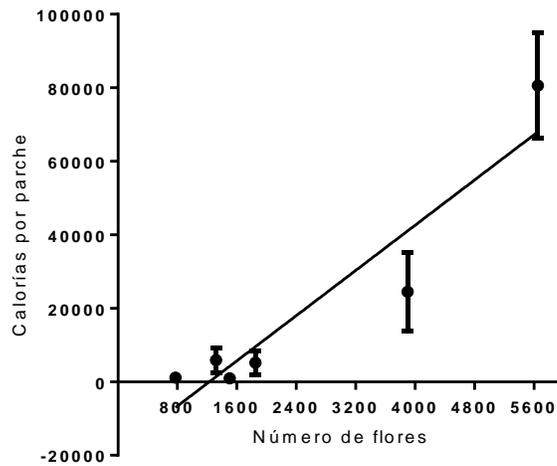


**Fig. 19:** Diagrama de barras (con el error estándar) del promedio de grados Brix generado por las flores en cada uno de los seis parches trabajados. Las letras similares indican parches que no presentaron diferencias entre sí en cuanto a los grados Brix (n= 360 flores evaluadas por parche).

**Tabla 6:** Volumen, calorías y porcentaje de azúcar promedio por flor disponible en cada parche de trabajo (n= 360 flores evaluadas por parche).

Parche	Especie	Número de flores abiertas	Concentración de azúcar °Brix		Calorías (Cal/μl)		Volúmen de néctar (μl)		Calorías totales por parche
			Media	Error	Media	Error	Media	Error	
A	<i>S.elegans</i>	775	24.55	0.55	1.45	0.17	1.36	0.15	1121.19
B	<i>S.mexicana</i>	1319	26.34	0.34	4.46	0.33	3.90	0.29	5879.89
C	<i>S.elegans</i>	1503	24.45	0.50	0.63	0.07	0.64	0.07	941.19
D	<i>P.coccineus</i>	1851	28.54	0.50	2.84	0.25	2.35	0.22	5251.67
E	<i>L.mexicana</i>	3900	<b>30.41</b>	0.31	6.27	0.38	4.61	0.27	24440.73
F	<i>S.mexicana</i>	5652	25.78	0.19	<b>14.34</b>	0.57	<b>13.09</b>	0.54	75829.18

A medida que aumenta la cantidad de flores en los parches de trabajo, la cantidad de calorías promedio por parche también aumenta, existiendo una relación positiva y significativa. Por esta razón, los datos de néctar por parche no fueron empleados en los análisis estadísticos y solo se usaron para caracterizar los parches de flores con los que se trabajó (Fig 20.)



**Figura 20:** Regresión lineal entre el número de flores en los parches de trabajo, versus la cantidad de calorías en promedio generado en cada uno.  $R^2=0.8266$ ,  $P<.0001$ , **Fórmula:**  $Y = 15.37 * X - 18900$ .

## DISCUSIÓN

### 1) Principales determinantes de los patrones de visita de los colibríes

Las dos variables evaluadas: el número de flores por parcela y la concentración de azúcar en el bebedero, explicaron el tiempo que los colibríes invirtieron en los bebederos. El tiempo que los colibríes invirtieron en las flores fue explicado por el número de flores en los parches y de forma marginal por la concentración de azúcar en el bebedero. Las parcelas de flores en particular, que en este estudio consistieron en zonas con diferente cantidad de flores de diferentes especies, fueron un factor que determinó las visitas de los colibríes, tanto a flores como a bebederos, en donde zonas con menor cantidad de flores generaron mayor tiempo de visita de los colibríes sobre los bebederos, en comparación con zonas con mayor cantidad de flores en donde las visitas se presentaron en mayor medida sobre las flores. Patrones similares fueron encontrados por Inouye *et al.* (1991); López- Saut 2007 ; McCaffrey y Wethington (2008).

Referente a lo anterior, Feinsinger (1987) comentó que las elecciones de polinización (patrones de forrajeo), a escala de parche están asociadas con dos aspectos de la comunidad de plantas. El primer aspecto es la densidad de flores del parche, frecuentemente correlacionada de forma positiva con el incremento de las tasas de visita de polinizadores (Ghazoul 2005b; Hegland y Boeke 2006; Dauber *et al.* 2010), debido probablemente a un incremento en la atractividad del parche (Sih y Baltus 1987) y a la minimización del costo de forrajeo (Hegland y Boeke 2006). Seifan *et al.* (2014) agregan que la densidad de plantas es el factor central en el comportamiento de forrajeo de los polinizadores asociados a ellas. El segundo aspecto de las comunidades de plantas es la composición de especies de plantas del parche, por lo cual la decisión de un polinizador particular de visitar flores es un complejo resultado de su preferencia innata y su experiencia de aprendizaje (Lazaro y Totland 2010; Hegland y Totland 2012). La disponibilidad del recurso floral y la variación en la recompensa de las flores en un parche específico puede jugar un rol importante en el proceso de elección de los polinizadores (Clegg y Durbin 2000; Klinkhamer *et al.* 2001).

En este trabajo se encontró que las parcelas con mayor cantidad de flores presentaron poca o ninguna visita de los colibríes sobre el bebedero, hecho que posiblemente se debió a que el recurso floral estaba en una abundancia tal que era suficiente para alimentar a los colibríes.

También se consideró el hecho de que los bebederos con un mes de antigüedad, constituyeron un recurso nuevo apenas en exploración, por lo que es probable que al momento de hacer los experimentos los colibríes los estuvieran reconociendo e integrando a sus rutas de forrajeo y territorios. Los colibríes tienen gran plasticidad en el comportamiento de forrajeo, influenciado

por la información adquirida en visitas previas (Perez *et al.* 2012). En sus movimientos locales o migratorios se enfrentan a variaciones temporales y espaciales en la disponibilidad del recurso (Gass *et al.* 1999 citado en Perez *et al.* 2012), por lo cual requieren solo de un par de horas para aprender a forrajear en un elemento completamente nuevo (Healy y Hurly 2013 citado en Márquez-Luna 2014).

La intensidad con la que los colibríes emplean los bebederos artificiales depende de la cantidad de flores en los bosques, lo que podría tener implicaciones negativas en la reproducción de las plantas nativas que son su fuente de alimento, tanto al inicio como al final de su periodo de floración, momento en donde hay menor cantidad de plantas con flores. Es factible que el bebedero tenga un efecto neutral en el pico de producción de flores ya que posiblemente los colibríes dedicarán más tiempo a las flores que a los bebederos como ocurrió en este estudio. Como el uso de los bebederos por parte de colibríes está condicionado al número de flores en el área en donde sean instalados, las especies de plantas polinizadas por colibríes que presenten pocas flores o que no crezcan de forma agregada, serán las que se verán más afectadas frente a la instalación de un bebedero, situación a tener en cuenta debido al gran aumento en el uso de bebederos en zonas conservadas.

La concentración de azúcar en el bebedero fue la segunda variable que explicó el tiempo de visita de los colibríes en los bebederos. A medida que aumentó la concentración de azúcar en el bebedero artificial (hasta 25% de azúcar), los colibríes aumentaron el tiempo de visita en el mismo; esto solo para parches de flores en donde se empleó el bebedero. De forma similar, López.-Calleja *et al.* (1997) encontraron que el colibrí *Sephanoides sephanoides* prefirió las soluciones más concentradas de azúcar (sacarosa) al 0.75 M (equivalente a 25% de azúcar) sobre las soluciones de 0.5 M (equivalente a 17% de azúcar) y 0.25 M (equivalente a 8% de azúcar). En este, caso, *S. sephanoides* consumió aproximadamente entre 10 y 100 veces más de la solución al 0.75M que de las soluciones menos concentradas. López.-Calleja *et al.*(1997) comentan que las aves difieren en su patrón temporal de alimentación cuando se alimentaron de soluciones de sacarosa de concentraciones contrastantes. A bajas concentraciones (0.25M), las aves mostraron un gran aumento en la alimentación antes del anochecer, en contraste, las aves que se alimentaron de altas concentraciones de sacarosa (0.5M y 0.75M) mostraron una disminución en la actividad de alimentación a lo largo del día (López.-Calleja *et al.* 1997).

La variable concentración de azúcar en el bebedero fue marginalmente no significativa, al explicar el tiempo de visita de los colibríes en las flores ( $p=0.055$ ). Lo anterior pudo deberse a que los bebederos llevaban unos pocos meses de haber sido instalados en los bosques (un mes en la mayoría de los casos), por lo cual los colibríes apenas los estaban reconociendo como un recurso

alimenticio dentro de sus visitas diarias. Como la concentración de azúcar en el bebedero explicó de forma marginal el tiempo de visita de los colibríes en las flores, se propone una tendencia biológicamente significativa y observada en campo, en donde a medida que aumenta la concentración de azúcar en el bebedero (hasta 25%) el tiempo de visita de los colibríes sobre las flores disminuye.

El tiempo de visita de los colibríes en los parches de flores al instalarse los bebederos al 25% fue significativamente menor al tiempo que los colibríes invirtieron en los parches de flores al instalarse un bebedero al 10% de azúcar. Por lo anterior se aconseja emplear concentraciones de azúcar entre el 10% y 15% que permitirán las visitas de los colibríes a las flores y también les proporcionará un extra de alimento artificial importante, especialmente en zonas con algún nivel de conservación y zonas urbanas o sub urbanas con plantas nativas. Apoyando lo anterior, Brockmeyer y Schaefer (2012), comentan que la manipulación de la concentración de azúcar (bebederos al 10%) puede ser un enfoque interesante para asegurar los servicios de polinización en las reservas naturales.

Al hacer un análisis general de todos los datos en donde se emplearon los bebederos, se observó que los colibríes se ven atraídos por las concentraciones de agua y azúcar al 10 y 25%, siendo esta última la que generó mayores tiempos de visita sobre el bebedero. Se esperaba que cada concentración de azúcar en los bebederos generara una respuesta de visita diferente, ya que como comenta Blem *et al.*(2000), los colibríes son capaces de identificar pequeñas diferencias en la concentración de azúcar. Apoyando lo anterior, Medina-Tapia *et al.* (2012) encontraron que en el caso de *Cynanthus latirostris*, el umbral sobre el cual esta ave logra detectar la sacarosa en una solución es de 1,31- 1,54 mmolL<sup>-1</sup> (0,044% - 0,052%). Comentan que otras especies de colibríes pueden también ser capaces de distinguir pequeños cambios en la concentración de azúcar y elegir, dependiendo del dulzor, entre fructosa, sacarosa y glucosa (Medina-Tapia *et al.* 2012).

Según Hainsworth y Wolf (1976), los colibríes son aves que seleccionan el alimento basados primariamente en las concentraciones de azúcar. Aunque en el estudio de (Medina-Tapia *et al.* 2012) se comenta que el sentido del gusto en los colibríes, está desarrollado de forma similar al de los mamíferos nectarívoros por lo cual logran elegir los néctares dependiendo de su dulzor.

En este trabajo, los colibríes prefirieron el néctar al 25% de azúcar sobre el de 10% y 0%. Esta preferencia es explicada por Heyneman (1983), ya que estas aves pueden tener una toma óptima de energía en néctares basados entre el 22 y 26% de sacarosa. Asimismo muchas flores usadas por colibríes tienen concentraciones de sacarosa cercanas al 20% (Baker y Baker 1975; Stiles 1976; Brown y Kodric-Brown 1979; Pyke y Waser 1981 ;Heyneman 1983; Waser 1983).Todas las especies de plantas con las que se trabajó en esta investigación presentaron una

concentración de azúcar entre los 24 y 30 grados Brix, concentraciones que caracterizan a las flores empleadas por colibríes (Johnson y Nicholson 2008).

Stromberg y Johasen (1990) encontraron que los colibríes responden a la disminución en concentraciones de sacarosa incrementando el uso de bebederos artificiales, pero esto en casos experimentales con flores de plástico, en donde la única fuente de alimento fueron los bebederos. En el presente trabajo, al instalar bebederos con agua o agua y azúcar al 10%, los colibríes buscaron en menor medida el bebedero en comparación con la concentración al 25%. La concentración de agua y azúcar al 10% no es la preferida por estas aves, por lo que optaron por emplear las flores, situación que no ocurrió con los bebederos al 25%, en donde los colibríes prefirieron emplear el bebedero y las visitas a las flores se vieron considerablemente disminuidas. Esto corrobora lo comentado por Garrison y Gass (1999), quienes propusieron que los colibríes son aves versátiles, capaces de modificar sus estrategias de forrajeo dependiendo de la oferta del recurso alimenticio natural o artificial.

Arizmendi *et al.* (2008) comentan que el aumento en la densidad de colibríes puede ocasionar una compensación numérica que neutralice el efecto de los bebederos sobre las plantas. En este trabajo no encontramos evidencia de que esto ocurriera, ya que si existiera dicha compensación, esperaríamos que en el tratamiento de azúcar al 25%, las visitas de los colibríes a las flores fueran mayores o similares a las visitas efectuadas durante el bebedero con agua, y en todos los casos fueron menores.

## **2) Comportamiento de los colibríes en las diferentes parcelas de plantas y sus interacciones agonísticas**

### ***2.1) Comportamiento de los colibríes en las diferentes parcelas***

Al comparar el comportamiento del colibrí *H. leucotis* en la parcela de *S. elegans* de 775 flores, en la cual fue el único colibrí registrado, versus la parcela de 1503 flores de *S. elegans* en donde se registró junto con *E. fulgens*, se observó que cuando *H. leucotis* se encuentra solo con los dos recursos alimenticios (flores y bebederos), los emplea en igual proporción, pero cuando se encuentra compartiendo los recursos con *E. fulgens*, el comportamiento de *H. leucotis* cambia y sólo emplea las flores mientras que *E. fulgens* emplea el bebedero. Este comportamiento posiblemente sea consecuencia del particionamiento del recurso alimenticio, hecho que como se observó, redujo la intensidad de la competencia interespecífica facilitando la coexistencia (Stiles 1985; Powers y Conley 1994).

De forma simultanea se realizaron los experimentos de frecuencia de visita en la parcela de 5652 flores de *S. mexicana* y de 1851 flores de *P. coccineus*, debido a que la floración de estas especies se efectuaron en el mismo periodo de tiempo. La parcela de *S. mexicana* de 5652, con la mayor cantidad de flores de este estudio, fue la única en donde se observaron todas las especies de colibríes registradas en este trabajo. Esta parcela concentró a los colibríes migratorios (*Selasphorus platycercus* y *Archilochus colubris*) los cuales vienen desde Norteamérica siguiendo la floración de las plantas, en donde establecen territorios de alimentación defendidos contra residentes y migratorios (López-Segoviano 2012). En esta parcela también se registraron algunas visitas de *E. fulgens* y muy pocas de *H. leucotis*. Simultáneamente, *H. leucotis* fue registrado de forma permanente en la parcela de *P.coccineus* de 1851 flores, la cual generó la mayor cantidad de visitas en todo el muestreo. *P.coccineus* se encontraba pasando su pico de floración así que constituyó un recurso alimenticio en abundancia.

Búrquez y Sarukhan (1980) en su estudio realizado en México, comentan que a elevadas altitudes (zonas cercanas a los 2800-3000msnm como ocurrió en este estudio) *H. leucotis* parece ser el principal polinizador de *P. coccineus* cuando ocurre el máximo de floración, mientras que en bajas altitudes (2200-2500 msnm) los polinizadores más importantes son los abejorros. Los colibríes llegan apenas inicia la floración siendo polinizadores eficientes (Búrquez y Sarukhan 1980). Búrquez y Sarukhan (1980) encontraron que los grupos de *P.coccineus* de zonas bajas (2200-2500msnm) presentaron una concentración de azúcar en el néctar de entre los 32.5-38.8% característica de flores melitófilas, mientras que zonas altas (3000 msnm), presentaron bajas concentraciones promedio de azúcar en el néctar (24.75%), características de flores ornitófilas como los demostró Baker (1975) en Búrquez y Sarukhan (1980).Esta afirmación apoya la presunción de que en estas poblaciones, la interacción con los colibríes ha sido selectivamente ventajosa. Cruden (1972) citado por en Burquez y Sarukhan (1980), comprobó además que los colibríes son polinizadores más eficientes que los abejorros en ecosistemas de elevada altitud, debido a su mayor capacidad de vuelo en condiciones medioambientales adversas, por lo que se han visto favorecidas las plantas ornitófilas o bien en vías de la ornitofilia. La concentración promedio de azúcar del néctar de *P. coccineus* ubicado en el parche de 1851 flores del presente trabajo a 2690 msnm fue de 28.5%, concentración intermedia entre zonas bajas y altas reportada por Búrquez y Sarukhan (1980).

Se esperaba que *E. fulgens* hubiese empleado la parcela de 5652 flores de *S. mexicana* y la de *P. coccineus* situación que no sucedió; hecho que se puede explicar con los datos de Gutiérrez (com.pers.) , quien registró que septiembre (mes en donde se realizó el muestro) fue uno de los meses con menor número de detecciones de *E. fulgens* en la zona. También es posible que *E.*

*fulgens* haya encontrado alguna otra fuente de alimento no evaluada en este trabajo, diferente a las plantas que estaban en sus picos de floración (*P. coccineus* o a *S. mexicana*) o al bebedero. Según los datos de Gutiérrez (com. pers.), al momento de realizar los muestreos también se encontraban en floración algunas especies de plantas visitadas en algún grado por colibríes: *Cirsium vulgare*, *Loeselia mexicana*, *Castilleja tenuiflora* y *Cestrum thyrsoideum*. *C. vulgare* fue una planta que generó gran cantidad de flores y que fue visitada por *E. fulgens*, mientras que *C. thyrsoideum* y *L. mexicana* fueron especies de plantas cuyo polen se encontró de forma poco frecuente en el cuerpo de los colibríes de Chapa de Mota (Gutiérrez com.pers.).

De las anteriores observaciones se infiere que de las plantas evaluadas, los colibríes migratorios emplearon en mayor medida a *S. mexicana*, por lo que posiblemente esta especie de planta constituya un recurso importante para estas aves en su migración desde Norte América. Simultáneamente el colibrí residente *H. leucotis* concentró sus visitas sobre *P. coccineus*, situación que posiblemente sea otro ejemplo de particionamiento del recurso para facilitar la coexistencia. Según los datos de Gutiérrez (com. pers.), en septiembre, mes en donde se realizó el muestreo, fue el tercer mes en donde se registró el mayor número de detecciones de *H. leucotis*.

En la parcela de *S. mexicana* de 5652 flores ningún colibrí resultó dominante, se registraron pocos encuentros antagónicos en comparación con las otras parcelas de estudio, por lo que es probable que existiera buena oferta de flores en la zona. Según los datos de Gutiérrez (com. pers.) *S. mexicana* era la planta que estaba en su pico de floración ofreciendo grandes parches de flores en toda la zona.

La parcela de *L. mexicana* de 3900 flores, a pesar de que fue una de las más grandes en este estudio, presentó la menor cantidad de visitas de colibríes. Gutiérrez (com.pers.) la registró como una de las especies con mayor abundancia de flores en invierno y al momento de realizar los experimentos se encontraba en su pico de floración, por lo cual se esperaban gran cantidad de visitas en la misma. Los datos de Gutiérrez (com. pers.) muestran que el mes de diciembre en donde se realizó el estudio, fue el quinto mes con menos número detecciones y densidad de colibríes, hecho que en parte podría explicar las pocas visitas en general de colibríes.

Es un misterio el por qué *L. mexicana* en ese momento no constituyó una fuente importante de alimento para los colibríes de Chapa de Mota. Gutiérrez (com. pers.) en sus observaciones paralelas observó visitas de *H. leucotis*, *E. fulgens* y *S. Platycercus*, a pesar de ello encontró que el polen de *L. mexicana* fue poco frecuente en el cuerpo de los colibríes. Contrario a lo anterior, López- Saut 2007 en su estudio en el Ajusco identificó al polen de *L. mexicana* como el segundo más frecuente en el pico de los colibríes aunque registró poca actividad por parte de estos en esta especie de planta. Los colibríes son aves con un sentido del gusto muy desarrollado (Medina-Tapia

*et al.* 2012), por lo cual no se descarta que el néctar de *L. mexicana* contenga alguna sustancia que no sea agradable para los colibríes, por ejemplo, algún compuesto aromático en el néctar de las flores que esté evitando que los colibríes se alimenten de ella

## **2.2) Interacciones agonísticas entre especies de colibríes**

Los encuentros agonísticos presentados en general por los colibríes estuvieron determinados por el número de flores, mas no por la concentración de azúcar en los bebederos instalados. Por lo cual, es la identidad de la especie de planta en un parche y su número de flores lo que explicó el número de encuentros agonísticos y el número de colibríes involucrados en los mismos. Los bebederos posiblemente aún no constituyen un recurso reconocido; son las diferentes especies de plantas quienes conforman el recurso alimenticio principal en los bosques de Chapa de Mota y sobre ellas se despliegan mayormente los encuentros agonísticos.

*E. fulgens* y *H. leucotis* fueron los colibríes residentes que generaron la mayor cantidad de encuentros agonísticos ya fuese defendiendo el parche de flores o los bebederos (no se discriminó entre encuentros agonísticos en bebedero o flores pues no hubo diferencias significativas). Los datos de Gutiérrez (com. pers.), sugieren que *H. leucotis* es una especie que permanece todo el año en el área de estudio y es un colibrí muy abundante que generó el mayor número de detecciones en comparación con las demás especies. En el caso de *E. fulgens*, es un colibrí que se registró en 8 de los 12 meses de muestreo y aunque no generó tantas detecciones como *H. leucotis*, su tipo de comportamiento territorial intra e interespecífico le llevó a contribuir en gran medida al número de encuentros antagónicos en la zona. *E. fulgens* y *H. leucotis* son colibríes residentes, Wolf (1970) citado en López-Saut (2007) e Inouye *et al.*(1991) comentan que la territorialidad puede estar relacionada con un mejor conocimiento de la zona por las especies residentes.

*E. fulgens* fue la especie de colibrí más grande encontrada en Chapa de Mota, se observó defendiendo los bebederos artificiales de forma enérgica. La mayoría de encuentros antagónicos fueron intraespecíficos y fue el ganador en los interespecíficos. Es posible que su gran tamaño y comportamiento agonístico le hayan permitido establecer territorios de alimentación para lograr satisfacer sus necesidades energéticas. En el presente trabajo, *E. fulgens* se comportó como un colibrí territorial; estudios preliminares del 2005 en Monteverde cloud forest (G. Avalos, obs.pers. en Avalos *et al.* 2012) identificó que los colibríes territoriales, de tamaños medios y picos cortos tienden a monopolizar los bebederos más frecuentemente que los colibríes no territoriales, y que el bebedero es sobriamente visitado por rutereros (caso de *Phaetornis guy*). Por ello trochilidae territoriales están probablemente desarrollando una fuerte dependencia hacia los bebederos (Avalos *et al.* 2012). Cortes,O., (Sin Publicar) en un estudio aún en desarrollo, realizado en Colombia

empleando bebederos, también ha encontrado que los bebederos instalados son colonizados por especies territoriales.

### 2.3) Encuentros agonísticos de los colibríes sobre las flores

Como era de esperarse, a medida que aumentó el número de flores en los parches de trabajo, la cantidad de calorías promedio por parche también lo hizo, existiendo una relación positiva y significativa entre estas dos variables; las parcelas de flores con mayor cantidad de visitas correspondieron a las parcelas con mayor aporte calórico. Las parcelas de flores en donde se presentó la mayor cantidad de encuentros agonísticos y número de colibríes involucrados en los mismos, correspondieron a las parcelas más empleadas por los colibríes y con la mayor cantidad de calorías totales por parche: *S. mexicana* de 1319 flores con 5879 calorías, *P. coccineus* de 1851 flores con 5251 calorías y *S. mexicana* de 5652 flores con 75829 calorías. Camfield (2003) comenta que la intensidad de la defensa refleja la calidad del recurso, por lo que de las especies de plantas evaluadas, *S. mexicana* y *P. coccineus* conforman un recurso importante para los colibríes de Chapa de Mota.

Dos de las parcelas anteriormente nombradas fueron evaluadas en el mes de septiembre (parcela de *P. coccineus* y *S. mexicana* de 5652), mes que presentó el mayor número de especies de colibríes en la zona (seis de las siete especies registradas en la localidad) y la mayor densidad de colibríes (aproximadamente 20 colibríes por hectárea) en el área de trabajo (Gutiérrez, C., com. pers.). Por lo tanto, los encuentros agonísticos en este caso posiblemente sean causados también por la cantidad y la identidad de la especie de colibríes presentes en la zona. Lara (2006), comenta que los colibríes pueden visitar un amplio conjunto de especies de plantas y desarrollar una relación oportunista con sus flores. Durante el año, las especies de plantas pueden ser visitadas por múltiples especies de colibríes, y a su vez los colibríes pueden visitar múltiples especies de plantas. De esta forma, la relación entre las flores y los colibríes parece estar influenciada más por las interacciones entre las especies de colibríes que por las interacciones entre los colibríes y los conjuntos particulares de flores (Buzato *et.al* 2000).

Las parcelas de *S. elegans* (775 flores y 1503 flores) junto con la de *L. mexicana* (3900 flores) presentaron ninguno o muy pocos encuentros antagónicos con dos o ningún colibrí involucrados en los mismos. Esto se debió a que en el caso de *L. mexicana* los colibríes casi no emplearon las flores como recurso alimenticio y a que en octubre, mes en donde se realizó el muestreo, la densidad de colibríes en la zona fue la segunda más baja en el año de observaciones, no más de 3 colibríes por hectárea Gutiérrez (com.pers.). En el caso de *S. elegans*, el muestreo se realizó en el mes de enero, según los datos de Gutiérrez (com. pers.), este mes hizo parte de uno de

los seis meses con menor densidad de colibríes (no más de 5 por hectárea). Si se excluyeran las tres parcelas anteriormente nombradas (*S. elegans* 775 flores y 1503 flores, *L. mexicana* 3900 flores) de las gráficas de encuentros antagónicos y colibríes involucrados, algunas de las cuales corresponden a las menos empleadas por los colibríes, se observaría que a medida que aumenta el recurso floral y la cantidad de calorías en el mismo, el número de encuentros antagónicos y número de colibríes involucrados en los mismos disminuye, es posible que a medida que aumenta el recurso floral para los colibríes, los antagonismos disminuyen pues la oferta de alimento es suficiente para satisfacer a los colibríes, ya sean residentes o migratorios.

#### 2.4) Encuentros agonísticos de los colibríes sobre los bebederos

Camfield (2006) y Márquez-Luna 2014 encontraron que los colibríes muestran un comportamiento más agresivo cuando la concentración de azúcar en el bebedero es mayor. Esto no se encontró en este estudio, debido posiblemente a que las relaciones entre los colibríes y los bebederos apenas se estaban desarrollando, por lo cual se espera que a medida que aumente el tiempo de instalado un bebedero, se ponga en evidencia una relación entre la intensidad de los encuentros agonísticos y la concentración de azúcar en los bebederos.

Gutiérrez (com. pers.), encontró que la riqueza de colibríes cambió durante todo el año, pero *H. leucotis* y *E. fulgens* siempre estuvieron presentes en los muestreos (*E. fulgens* no se detectó en diciembre y enero). Gutiérrez (com. pers.) comenta que *E. fulgens* fue la especie con mayor número de individuos capturados en redes de bebederos, hecho que confirma la afinidad de esta especie por este recurso alimenticio artificial. *H. leucotis* se registró como el colibrí más abundante en la zona, detectado todo el año, seguido por *E. fulgens* y *S. platycercus*. A pesar de la abundancia de *H. leucotis* en el área, el uso que le da esta especie a los bebederos posiblemente dependa de la presencia de colibríes más grandes y territoriales que lo alejan del recurso artificial; de todas formas, esta especie tiende a usar bebederos y flores en igual medida cuanto se encuentra solo en un parche de flores.

La presencia de bebederos cambia la conducta de forrajeo de los colibríes al cambiar la distribución de los recursos alimenticios (López-Saut 2007), posiblemente el comportamiento de forrajeo de *E. fulgens* se esté modificando cuando hay presencia de bebederos, por lo cual, es factible que sea rutero sobre flores y territorial sobre bebederos; El establecimiento de un territorio en torno a una fuente agregada de recurso como un bebedero trae grandes ventajas para el colibrí dueño, algunas de las cuales incluyen un menor gasto energético, pues el colibrí dueño puede expulsar más fácil a los intrusos evitando así el robo de néctar (Márquez-Luna 2014).

### 3) Comparación entre todos los estudios realizados empleando bebederos artificiales para colibríes

Se hizo una comparación entre todos los estudios realizados que evaluaron la relación de los bebederos con los colibríes y las plantas de las que se alimentaron. Estos estudios fueron realizados en zonas templadas, tropicales o de transición tropical-templado, algunos en zonas conservadas, otros en zonas urbanas o suburbanas.

En estos estudios se encontró primero, que el uso que le dieron los colibríes a los bebederos estuvo condicionado a la cantidad de flores que tenían disponibles. A medida que la cantidad de flores aumentaba, el uso del bebedero para colibríes disminuyó, esto para bebederos de un mes de antigüedad (McCaffrey y Wethington (2008), un año (López-Saut 2007), hasta para bebederos de más de 20 años de haber sido instalados (Inouye *et al.* 1991).

Lo segundo que se encontró, fue que la instalación de bebederos condujo al incremento en las poblaciones locales de colibríes, caso de bebederos con un mes de antigüedad (McCaffrey y Wethington 2008). Arizmendi *et al.*, (2007, 2008) y López-Saut (2007) experimentaron con bebederos de un año de antigüedad un aumento en la densidad y tasa de actividad de colibríes. Wethington y Russell (2003) registraron que en los primeros tres años de haber sido instalados los bebederos, *Calypte anna* al menos duplicó sus números; para el caso específico de los machos, estos aumentaron nueve veces sus registros. En bebederos de 13 años de antigüedad Sonne *et al.*, (2016) reportaron el aumento en la abundancia de colibríes,

De los anteriores estudios que fueron realizados con bebederos entre los 20% y 25% de concentración de agua y azúcar, se pudo inferir de forma parcial la respuesta de los colibríes en relación a las flores que son su fuente de alimento. Un bebedero nuevo, de apenas un mes de haber sido instalado, disminuye el uso de plantas nativas por parte de los colibríes (McCaffrey y Wethington (2008), situación similar a la del presente estudio. Bebederos de un año de haber sido instalados, ocasionaron la disminución en el número de visitas de los colibríes a flores y en el caso particular de *Salvia fulgens*, su éxito reproductivo, Arizmendi *et al.* (2007, 2008). Bebederos entre 2 y 4 años de haber sido instalados, concentraron colibríes y los apartaron de las flores; como consecuencia, las aves que estuvieron cercanas a los bebederos presentaron cargas de polen de baja abundancia y riqueza de especies de plantas (Avalos *et al.* 2012). Bebederos para colibríes con 13 años de antigüedad no afectaron la eficacia reproductiva de la planta *Psychotria nuda* ni la deposición del polen llevada a cabo por colibríes (Sonne *et al.* 2016).

De lo anterior se puede inferir que un bebedero es un elemento extraño agregado a los sistemas de polinización que inicialmente puede afectar la eficacia reproductiva de las plantas polinizadas por colibríes, pero es posible que pasados algunos años, los colibríes logren un balance

en el uso del bebedero y las flores, en donde las plantas no vean afectadas su reproducción. Cabe mencionar que el estudio de Sonne *et al.* (2016) solo abarca una especie de planta, *Psychotria nuda*, que aunque es ornitófila, también es visitada por *Bombus* sp y *Heliconius* sp. Es posible que al ser *P. nuda* visitada también por *Bombus*, haya ocurrido un caso similar al de *S.mexicana* en Arizmendi *et al.* (2007, 2008) en donde el sed set no se vio afectado cuando se instalaron los bebederos, ya que a pesar de que los colibríes disminuyeron sus visitas a las flores, los *Bombus* siguieron en su labor polinizadora, por lo cual no se redujo la reproducción de esta especie de *Salvia*. Además el estudio de Sonne *et al.* (2016) fue realizado en el pico de floración de *P. nuda*, momento en el cual los colibríes se ven más atraídos por las flores que por el bebedero, por lo cual sería interesante ver si la eficacia reproductiva *P. nuda* y la deposición del polen se ve afectado al inicio o al final de la floración cuando están instalados los bebederos y cuando suelen ser empleados con mayor intensidad. Como comenta Sonne *et al.*(2016) es importante analizar otras plantas con diferentes grados de especialización a la polinización por colibríes, incluyendo plantas especializadas exclusivamente a colibríes de picos largos.

Los sistemas de polinización oscilan dentro de un rango que les permite su funcionalidad, y son resilientes, capaces de recuperarse frente a algunas intervenciones antropogénicas”. Es posible que el estudio de Sonne *et al.* (2016), sea un caso en donde el sistema se ha estabilizado, y la especie estudiada, *P. nuda* no se ha visto afectada. La anterior inferencia no se puede hacer para otras especies de plantas, no se sabe si alguna otra especie vegetal sí ha visto afectada su eficacia reproductiva con la instalación de este bebedero de casi 13 años de antigüedad, por lo cual puede ser riesgoso esperar a que los sistemas de polinización con bebederos se regulen mientras algunas especies de plantas claves en los ecosistemas puedan verse seriamente afectadas.

#### **4) Implicaciones en las redes de interacción**

Las plantas y los colibríes que se alimentan de ellas generan redes de interacción denominadas *redes de interacción mutualistas*, las cuales presentan patrones altamente anidados, es decir, redes con un núcleo de especies que sostiene la mayor parte de las interacciones (Bascompte y Jordano, 2006; Lara-Rodriguez *et al.* 2012). Lara-Rodriguez *et al.* (2012) en su trabajo en el centro-este de México, identificaron las especies de colibríes y de plantas importantes para el sostenimiento de dichas redes mutualistas (especies núcleo) en diferentes reservas y parques nacionales. Algunas de las especies interactuantes encontradas en el Parque Nacional La Malinche, el Parque Nacional El Chico y en la Reserva de la Biósfera Barranca Metztitlán coinciden con varias de las especies de colibríes (*H.leucotis*, *E.fulgens*, *A.colubris*, *L.clemenciae* y *S. platycercus*)

y de plantas (*S.elegans*, *L.mexicana*) encontradas en el presente trabajo. Estas especies de aves, determinadas por Lara-Rodriguez *et al.* (2012) como importantes en el sostenimiento de las redes mutualistas, variaron su comportamiento sobre las flores ubicadas en los bosques de pino-encino evaluados en este estudio al instalar bebederos artificiales. A su vez las plantas de las cuales se alimentaban recibieron diferente cantidad de visitas, dependiendo de la concentración de azúcar en el bebedero.

Por lo anterior se puede sugerir que las redes mutualistas a las cuales pertenecen podrían perder estabilidad, si se incorporan bebederos para colibríes en estas zonas boscosas. Lara-Rodriguez *et al.* (2012) comentan que *H. leucotis* es una especie que si desaparece en algunos parques evaluados, el proceso de polinización podría verse afectado a nivel de comunidad. Los datos de Gutiérrez, C., com. pers. reflejan la alta abundancia de *H.leucotis* en Chapa de Mota, por lo cual era de esperarse que fuera el colibrí que generara la mayor cantidad de registros, hecho que sugiere su importancia en las especies de plantas trabajadas.

*H. leucotis* visitó flores y bebederos en igual proporción; en algunas ocasiones, posiblemente a causa de las interacciones antagónicas, visitó en mayor proporción flores que bebederos. Es un colibrí que tiende a alimentarse en mayor medida de las flores nativas que de los bebederos, hecho alentador por la posible importancia de este colibrí para la comunidad de plantas de Chapa de Mota.

##### **5) Indagación sobre los efectos de los bebederos artificiales en otros tipos de ecosistemas: tierras altas, desiertos y bosques nublados**

Existen muy pocos estudios que evalúen el efecto de los bebederos en la relación de los colibríes y sus flores en diferentes ecosistemas.

La disponibilidad del néctar conduce los ciclos anuales de la mayoría de especies de colibríes (Stiles 1980 citado en Avalos *et al.* 2012) especialmente en tierras altas de Costa Rica (Hainsworth y Wolf (1972) citados en Avalos *et al.* 2012). Estos ecosistemas imponen importantes limitaciones energéticas en los polinizadores, por lo cual los bebederos para colibríes podrían ocasionar el desvío de los polinizadores por el uso de bebederos. En las tierras bajas y elevaciones intermedias existe un ensamble diverso de plantas en condiciones ambientales más favorables que podrían favorecer una amplia dispersión de colibríes sobre grandes áreas, disminuyendo la dependencia y el uso oportunista de bebederos (Avalos *et al.* 2012).

Los colibríes de zonas desérticas se alimentan principalmente de insectos, mientras que en las zonas templadas se alimentan principalmente de néctar durante los períodos de floración y modifican su dieta hacia un mayor consumo de insectos cuando hay pocas flores (Wagner 1945

citado en López-Saut 2007). McCaffrey y Wethington (2008) en su estudio realizado en una zona urbana ubicada en un desierto encontraron que los bebederos para colibríes pueden disminuir el uso de las plantas nativas.

Los bosques nublados de los Andes en el Ecuador, presentan un alto grado de endemismos (Borchsenius 1997 citado en Brockmeyer y Schaefer 2012), por lo cual las reservas naturales usualmente albergan plantas raras y endémicas cuya reproducción es objeto de conservación (Morawetz y Raedig 2007 citados en Brockmeyer y Schaefer 2012), que podría ser frustrado por el uso de bebederos artificiales para colibríes (Brockmeyer y Schaefer 2012)

Es probable que el impacto de un bebedero en la relación de los colibríes y las flores dependa del tipo de ecosistema en donde se instale el mismo. Los ecosistemas con gran cantidad de endemismos o con poca oferta floral y de néctar probablemente serán los más afectados.

#### 6) **Indagación sobre el uso de bebederos artificiales y migración**

Los colibríes durante sus movimientos locales o migratorios pueden enfrentar variaciones temporales y espaciales en la disponibilidad de sus recursos (Gass *et. al.* 1999 en Pérez *et. al.* 2012). Sus habilidades exploratorias junto con la necesidad por asegurar el alimento permiten a los colibríes encontrar recursos a lo largo de una gran variedad de ambientes, por ejemplo durante la migración (Montgomerie y gass 1981 citados en Márquez-Luna 2014)

Existen evidencias de que el uso prolongado de los bebederos para colibríes puede alterar las rutas de migración, la dispersión espacial de los ensambles de colibríes, el número de individuos y el comportamiento de las interacciones entre especies de colibríes (Hill *et al.* 1998; Avalos *et al.* 2012). Hill *et al.* (1998) identificaron que *Selasphorus rufus* está invernando en el Sureste de Estados Unidos más ahora que hace algunas décadas, y sus números siguen aumentando. En la actualidad, este colibrí está invernando en el “Hardwood” y el bosque de pino que proveería un hábitat inaceptable para esta especie, pero los cambios masivos en el ambiente que llegaron como consecuencia a la colonización de europeos están proveyendo de abundante alimento a los colibríes en invierno. Dichos cambios fueron la conversión del bosque en jardines que suministran de insectos y flores, junto con los bebederos para colibríes. En la actualidad ya no migran a México, en donde además hay una rápida deforestación, sino que se mueven al Sur Este de Estados Unidos con gran probabilidad de sobrevivir. Se predice que la población de *S. rufus* aumentará hasta que se saturen las áreas sub-urbanas a donde llegan en invierno.

Otro caso es el del colibrí *Calypte anna* quien ha ampliado su rango de distribución dramáticamente desde mediados de los años 30. Antes anidaba sólo en la vertiente del Pacífico del

Norte de Baja California y el Norte de California hasta la Bahía de San Francisco, pero ahora cría al Norte, hacia la Isla de Vancouver, Columbia Británica, hacia el este a través del sur de Arizona y cada vez está más presente en el oeste de Texas. El uso de plantas exóticas urbanas y suburbanas ampliamente cultivadas y bebederos de colibríes ha contribuido al aumentar los números y expandir su rango (Clark y Russell 2012)

También hay un ejemplo con *Sylvia atricapilla* (Eurasian blackcap) que aunque no es un colibrí, es un ave que ha modificado su comportamiento por el uso de bebederos artificiales. Desde 1950 los *S. atricapilla* que criaban al sur de Alemania y Austria han incrementado la migración hacia el Noroccidente, hacia Gran Bretaña en el invierno, más que en la dirección Sur Occidente a los tradicionales terrenos de invierno en España (Helbing *et al.* 1994 citado en Plummer *et al.* 2015). Un número creciente de investigaciones han revelado que la nueva estrategia migratoria está codificada genéticamente, mantenida vía aislamiento reproductivo, con beneficios en la eficacia reproductiva en los territorios de cría (Berthold *et al.* 1992; Bearhop *et al.* 2005; Roshausen *et al.* 2009 citados en Plummer *et al.* 2015). Consecuentemente, el número de *S. atricapilla* invernando en Gran Bretaña ha incrementado dramáticamente en un periodo de 60 años. Es concebible que la alimentación suplementaria provea una presión selectiva para la evolución de la nueva ruta migratoria (Berthold y Terrill 1998; Berthold *et al.* 1992 citados en Plummer *et al.* 2015). Información reciente sugiere que la morfología del pico de los migrantes de invierno de Gran Bretaña ha cambiado (Roshausen *et al.* 2009 citado en Plummer *et al.* 2015), tal vez como una adaptación a esta nueva oportunidad de forrajeo. Por otro lado, es improbable que la alimentación suplementaria sea el único factor influenciando cambios en la migración de *S. atricapilla* (Plummer *et al.* 2015). Los inviernos más cálidos podrían ser el factor clave que soporta el crecimiento de la población de Gran Bretaña de los *S. atricapilla* de invierno, o podría haber un efecto sinérgico que actúe junto con los alimentos suplementarios.

La disponibilidad de comida es un conductor clave del comportamiento migratorio aviar y la distribución estacional (Newton, 1980 citado en Plummer *et al.* 2015). Estos nuevos hallazgos indican que los individuos de *S. atricapilla* están adaptando sus hábitats de alimentación para explotar alimentos proveídos por humanos y soporta la hipótesis de que la nueva estrategia migratoria de *S. atricapilla* posiblemente ha evolucionado en respuesta al incremento de alimento suplementario en Gran Bretaña (Plummer *et al.* 2015). La disponibilidad de alimento proveído por los humanos en inviernos es citado como un conductor primario de la pérdida de comportamiento migratorio y la colonización de áreas urbanas a través de diferentes regiones globales y grupos taxonómicos (Hill *et al.* 1998). Nuestros resultados indican que los recursos alimenticios

antropogénicos pueden también facilitar cambios evolutivos en la direccionalidad y distancia de migración de aves (Plummer *et al.* 2015).

7) **¿Que podría pasar al desinstalar un bebedero artificial para colibrí?**

Aunque se han realizado algunas investigaciones para evaluar lo que sucede al instalar bebederos en comunidades de colibríes desde el punto de vista del polinizador y de la planta polinizada, aún no se han hecho estudios que evalúen lo que podría suceder en dichas comunidades al desinstalar los bebederos, en zonas en donde estos ya son reconocidos como fuentes permanentes de alimento.

Los colibríes tienen cuerpos pequeños que los hace sensibles al estrés energético (MacNab 1988; Tooze y Gass 1985 citados en Lopez.-Calleja *et al.* 1997). Además enfrentan marcadas fluctuaciones tanto en la disponibilidad como en el gasto de energía diaria (Montgomerie y Gass 1981). Para sobrellevar las anteriores situaciones, los colibríes han mostrado respuestas fisiológicas y comportamentales rápidas frente a la variación de la disponibilidad de energía tanto en campo como en laboratorio, estrategias claves para la supervivencia diaria de estas aves (Calder *et al.* 1990; Ewald y Carpenter 1978; Gass 1978; Tiebout 1991, citados en Lopez.-Calleja *et al.* 1997). Aumentar el número de visitas antes de caer la noche y entrar en torpor con facilidad cuando la concentración de azúcar en los bebederos es baja (8%) es una de las estrategias empleadas por los colibríes para sortear cambios en la disponibilidad de alimento (Lopez.-Calleja *et al.* 1997).

Basados en un estudio de Temeles *et al.* (2004) se podría hacer una inferencia respecto a lo anterior; Temeles *et al.* (2004) encontraron que al haber una reducción del 50% del recurso floral del cual se alimentan los colibríes, estos disminuyeron la cantidad de tiempo que gastaron alimentándose en sus territorios y perdieron una cantidad significativa de peso. Armstrong (1987) y Powers (1987) encontraron en *Calypte anna* que luego de disminuir la cantidad o calidad del recurso alimenticio en los machos de esta especie territorial, las aves gastaron más tiempo alimentándose fuera de sus territorios. Temeles *et al.* (2004) también comentaron que al momento de reincorporar las flores retiradas, los colibríes aumentaron su tiempo de alimentación y ganaron peso.

Los colibríes son aves que pueden obtener información de su entorno en un tiempo corto y esta información es corroborada constantemente (Pérez *et al.* 2012), debido al alto grado de variación que enfrentan en condiciones naturales con respecto a sus sitios de forrajeo y a las recompensas que encuentran en ellos (Bateson 2002). Como comentan Garrison y Gass (1999), los colibríes son aves versátiles en el uso del recurso alimenticio y como se evidenció en la presente

investigación, son capaces de responder rápidamente a cambios en la concentración de azúcar en los bebederos artificiales.

No se sabe el límite después del cual la versatilidad en el uso de los recursos por parte de los colibríes, no sea suficiente para compensar la pérdida de los recursos alimenticios. Lo anterior aplicaría sobretodo en el caso de poblaciones de colibríes que han aumentado gracias a la presencia de bebederos artificiales instalados por años, como es el caso del Tucke Wildlife Sanctuary en California cuyos bebederos sustentan a 150 colibríes aproximadamente (Copenhauer y Ewald 1980 citados en Márquez-Luna 2014). La respuesta comportamental de una especie de colibrí, frente a la desinstalación de un bebedero reconocido dependerá posiblemente de variables como: la antigüedad del bebedero, el tipo de ecosistema, la diversidad y abundancia de plantas para colibríes, la diversidad y abundancia de colibríes, entre otros factores.

Temeles *et al.* (2004) comentan que una de las consecuencias ante la pérdida del recurso alimenticio floral en los colibríes es perder peso. Las anteriores investigaciones ponen en evidencia de que los colibríes reaccionan de diferentes formas a una disminución de los recursos alimenticios, posiblemente dependiendo de la especie de colibrí y su ecología, pero para hacer una inferencia sólida se necesitan más estudios.

Es importante realizar estudios para evaluar de qué manera los colibríes responden o si se ven afectados al perderse un recurso artificial sobre el cual se han creado territorios de defensa y demás relaciones que interfieran en las dinámicas de las poblaciones de colibríes.

## 8) **Sugerencia de uso de bebederos artificiales para colibríes y alternativas naturales**

El pequeño tamaño corporal de los colibríes plantea problemas para la obtención de su balance energético, por lo cual generan fuertes acoplamientos con el ambiente físico (King 1974), en donde la floración continua es un factor clave para los colibríes residentes que necesitan encontrar recursos de néctar todo el año (Lara 2006). Una de las razones por las cuales se emplean bebederos para colibríes radica en nuestra afinidad por estas aves y la dificultad de observarlas por tiempos prolongados. El uso de bebederos artificiales puede generar efectos positivos, negativos y neutrales dependiendo del ángulo donde se observe la situación (desde la perspectiva de la planta o el polinizador) y la situación en particular en la cual se instale el bebedero.

Los experimentos realizados en este trabajo llevan a inferir que las plantas nativas polinizadas por colibríes que aún están en las ciudades se pueden ver afectadas negativamente en cuanto a la cantidad de visitas recibidas en la medida en que los bebederos para colibríes empiecen a ser más frecuentes. Arizmendi *et al.* (2008) encontraron que en zonas urbanas y suburbanas, el

uso de bebederos artificiales puede interferir en la reproducción de plantas nativas con su consecuente daño en los ecosistemas.

Mendonça y dos Anjos (2005) comentan que las zonas urbanas tienen polinizadores que se ven favorecidos por este tipo de hábitats, alimentándose de plantas exóticas. Hodgson *et al.* (2007), encontraron que los bebederos para colibríes y demás plantas ornamentales, también favorecen a ciertos polinizadores en un estudio realizado en zonas urbanas inmersas en zonas áridas, que son menos atractivas para colibríes. Aunque hay colibríes que sí son sensibles a la urbanización de sus zonas naturales (Bolger *et al.* 1997).

Los estudios sugieren diversidad de respuestas entre los nectarívoros cuando se enfrentan con la urbanización (Pauw y Louw 2012), por lo cual los bebederos para colibríes en estas áreas pueden ser una buena opción dependiendo de la matriz que rodee a la ciudad. Se aconseja que los bebederos al 25% de azúcar solo sean instalados en zonas urbanas que carezcan de flores nativas al menos a 3 km a la redonda, considerando que el rango de atracción de un bebedero al 25% de azúcar sugerido por Avalos *et al.* (2012).

Si los bebederos para colibríes desean ser instalados en zonas urbanas cercanas a plantas nativas o áreas boscosas, se sugiere manejar concentraciones de azúcar del 15%.

El hecho de que los colibríes se inclinaran por el uso del recurso natural cuando este estaba en abundancia y emplearan el recurso artificial cuando escasearon las flores, nos hace sugerir que para áreas boscosas que alberguen plantas nativas (importantes como recursos alimenticios, medicinales, tradicionales, económicos o que sean claves en los ecosistemas) y que en dichos bosques se desee fomentar las observaciones prolongadas de colibríes, se contemple en primera instancia el implementar jardines para colibríes, empleando plantas nativas de crecimiento agregado que faciliten su observación. Si se llegaran a instalar bebederos para colibríes en zonas conservadas, se sugiere instalarlos con concentraciones entre el 10 y 15% de agua y azúcar.

Se recomienda el uso de jardines para colibríes como una opción alternativa al uso de bebederos artificiales. En México, el género *Salvia*, constituye una buena opción debido a que varias especies de este género son polinizadas por aves, son fuente alimenticia para colibríes migratorios, además de que según Cornejo e Ibarra (2011) florecen todo el año. La instalación de estas plantas fomentará la observación de colibríes y a su vez permitirá que estas aves visiten plantas potenciales para la conservación.

## Conclusiones:

La respuesta de forrajeo de los colibríes sobre los recursos florales o artificiales depende de la cantidad de flores y de la concentración de azúcar en los bebederos, estas dos variables son las que van a determinar en qué medida los colibríes se disuaden de emplear las plantas nativas de las cuales se alimentan.

Una alta oferta floral en el bosque de Pino-encino de Chapa de Mota generó una mayor cantidad de visitas realizadas por los colibríes a las flores, en donde el bebedero fue ignorado. A medida en que la oferta floral disminuyó, los colibríes aumentaron las visitas a los bebederos con agua y azúcar y disminuyeron la visita a las flores.

El efecto del bebedero sobre el comportamiento de forrajeo presentado por los colibríes en las flores, en un rango de 15m de radio de distancia del bebedero, puede ser neutral en parches grandes de flores, en donde el bebedero tiende a ser ignorado, hecho que no afecta las visitas de los colibríes a las flores. Este efecto se puede tornar negativo, al haber una disminución en la oferta floral, pues el bebedero puede disuadir a los colibríes de alimentarse de las flores.

No se encontró evidencia de que el aumento de la densidad de colibríes a causa del bebedero al 25% pudiera ocasionar una compensación numérica que neutralizara el efecto de los bebederos sobre las plantas.

Los colibríes, *Hylocharis leucotis* y *Eugenes fulgens*, de las zonas de bosque de pino-encino de Chapa de Mota presentaron gran versatilidad en cuanto al uso del recurso alimenticio natural (*Salvia mexicana*, *Salvia elegans*, *Phaseolus coccineus* y *Loeselia mexicana*) y/o artificial (bebederos al 0%,10% y 25% de agua y azúcar).

*Hylocharis leucotis* fue el colibrí más abundante registrado en los bosques de pino-encino de Chapa de Mota, fue la única especie que se encontró en todos los parches de flores trabajados, ya fuera empleando las flores y/o los bebederos, pero asociado en mayor medida a las flores.

*Eugenes fulgens* fue la especie de colibrí que empleó los bebederos artificiales con mayor frecuencia en este estudio, en especial la concentración de agua y azúcar al 25%.

De las especies de plantas evaluadas, se encontró que *Salvia mexicana* constituyó un recurso importante para las especies de colibríes de Chapa de Mota, en especial para los colibríes migratorios como *Selasphorus platycercus* y *Archilochus.colubris*.

*Phaseolus coccineus* fue un recurso alimenticio importante para el colibrí residente *Hylocharis leucotis* en la temporada de colibríes migratorios.

En este estudio se registraron muy pocos encuentros antagónicos entre colibríes, pero los pocos registrados, fueron mayores en las parcelas de flores en donde hubo mayor actividad de forrajeo, muchas de estas parcelas correspondieron a las que presentaron mayor cantidad de calorías. Es posible que dichas interacciones agonísticas puedan relacionarse directamente con la abundancia de colibríes en la zona.

No se recomienda instalar bebederos para colibríes en zonas de bosques de pino-encino. En el caso en donde se considere necesario instalar un bebedero (para uso no científico) en una zona con algún grado de conservación, se aconseja emplear concentraciones de agua y azúcar entre el 10 y 15%.

En zonas urbanas se pueden instalar bebederos artificiales para colibríes al 25% de agua y azúcar (empleando todas las medidas de higiene para el mantenimiento de un bebedero), siempre y cuando dichas zonas hayan perdido las plantas nativas cercanas a este recurso artificial. Se aconseja que en zonas urbanas que se encuentren cercanas a plantas nativas (a menos de 3km) se empleen bebederos de agua y azúcar entre el 10 y 15%.

En todos los casos, para atraer colibríes se aconseja contemplar jardines para colibríes elaborados con plantas nativas de crecimiento agregado antes de emplear recursos artificiales.

## Literatura citada:

- Amrhein, V. 2014. Wild bird feeding (probably) affects avian urban ecology. *Avian Urban Ecology*. 29-37. Oxford University Press
- Arizmendi, M.C., C. Domínguez & R. Dirzo. 1996. The role of an avian nectar robber and of hummingbird pollinators in the reproduction of two plant species. *Func. Ecol.* 10: 119–127.
- Arizmendi, M.C., Constanza, M.S., Lourdes, J., Ivonne, F.M., & Edgar, L.S. 2007. Effect of the presence of nectar feeders on the breeding success of *Salvia mexicana* and *Salvia fulgens* in a suburban park near México City. *Biological Conservation* 136(1): 155-158.
- Arizmendi, M.C., E. Lopez-Saut., C. Monterrubio-Solis., L. Juarez., I. Flores-Moreno & Rodriguez-Florez. C.I. 2008. Efecto de la presencia de bebederos artificiales sobre la diversidad y abundancia de los colibríes y el éxito reproductivo de dos especies de plantas en un parque suburbano de la Ciudad de México. *Ornitología Neotropical* (19 Suppl): 491-500.
- Armstrong, D. P. 1987. Economics of breeding territoriality in male *Calliope Hummingbirds*. *Auk* 104:242–253.
- Ashworth, L., M. Quesada, A. Casas., R. Aguilar & Oyama, K. 2009. Pollinator-Dependent Food Production in Mexico. *Biological Conservation* 142: 1050-1057.
- Avalos, G., A. Soto & W. Alfaro. 2012. Effect of artificial feeders on pollen loads of the hummingbirds of Cerro de La Muerte, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 60: 65-73 .
- Baker, H. G., & I. Baker. 1975. Studies of nectar constitution and pollinator-plant coevolution, p. 100-140. In L. E. Gilbert and P. H. Raven [eds.] *Coevolution of animals and plants*. Univ. Texas Press, Austin, TX.
- Baker H.G., I. Baker, & S.A. Hodges. 1998. Sugar composition of nectar and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. *Biotropica* 30: 559–586.
- Bascompte, J., & P. Jordano. 2006. The structure of plant animal mutualistic networks. In *Food webs as complex adaptative networks: living structure to dynamics*, M. Pascual y J.A. Dunne (eds.). Oxford University Press, New York. p. 143-159
- Bateson, M. 2002. Recent advances in our understanding of risk-sensitive foraging preferences. *Proceedings of the Nutrition Society* 61:509-516.
- Bedolla-García, B.Y., R. Linding-Cisneros. & S.I. Lara-Cabrera. 2011. Diferenciación genética en poblaciones de *Salvia elegans* (Lamiaceae). *Biológicas Revista de la DES Ciencias Biológico Agropecuarias Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Norteamérica*.
- Blem, C.R., L.B. Blem., L.B., J. Felix. & J. Van Gelder. 2000. Rufus hummingbird sucrose preference: precision of selection varies with concentration. *Condor* 102: 235–238.
- Bolger, D. T., T. A. Scott & J. T. Rotenberry.. 1997. Breeding bird abundance in an urbanizing landscape in coastal southern California. *Conservation Biology* 11:406-421.

- Brockmeyer, T. & H.M. Schaefer. 2012. Do nectar feeders in Andean nature reserves affect flower visitation by hummingbirds?. *Basic and Applied Ecology* 13: 294-300.
- Brown. J. H., & A. Kodric-Brown. 1979. Convergence, competition and mimicry in a temperate community of hummingbird pollinated flowers. *Ecology* 60:1022-1035
- Buchmann, S.L. & G.P. Nabham. 1996. *The Forgotten Pollinators*. Island Press, Washinton, DC.
- Búrquez, A., & K. J. Sarukhan (1980). Biología de poblaciones silvestres y cultivadas de *Phaseolus coccineus* L.: 1. Relaciones planta-polinizador. Boletín de la Sociedad Botánica de México (39), 5-24.
- Buzato, S., M. Sazima & I. Sazima. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32: 824-841.
- Calder, W.A. 1974. En *Avian Energetics* (R.A. Paynter, ed.) Ch. 2, pp.86-151. Cambridge, Mass: Nuttall Ornith. Publ.15.
- Camfield, A. F. 2003. Quality of food source affects female visitation and display rates in male Broad tailed Hummingbirds. *Condor* 105: 603-606.
- Camfield, A. F. 2006. Resource value affects territorial defense by Broad-tailed and Rufous hummingbirds. *Journal of Field Ornithology* 77: 120–125.
- Ceballos, G., R. List, G. Garduño., M.J. Muñoz Cano Quintanar, R. López Cano & E. Collado, compiladores. 2009. UNAM- Instituto de Ecología- FES Iztacala- Conabio-Gobierno del Estado de México, Toluca, Estado de México (ISBN: 970-9745-00).
- Claßen-Bockhoff R., P. Wester. & E. Tweraser. 2003. The staminal lever mechanism in *Salvia* – a review. *Plant Biology* 5: 33 – 41.
- Clark, Christopher J. and Stephen M. Russell. (2012). Anna's Hummingbird (*Calypte anna*), *The Birds of North America* (P. G. Rodewald, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America: <https://birdsna.org/Species-Account/bna/species/annhum..> DOI: 10.2173/bna.226 Consulta febrero de 2017
- Clegg, M.L. & M.L. Durbin 2000. Flower color variation: a model for experimental study of evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97: 7016–7023.
- Cornejo-Tenorio, G. & G. Ibarra-Manríquez 2011. Diversidad y distribución del género *Salvia* (Lamiaceae) en Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 1279–1296.
- Cornell Lab of Ornithology. 2017. Finca Alejandría "El Paraiso de Los Colibríes". eBird. (<https://ebird.org/ebird/hotspot/L2057859?yr=all&m=>) consultada el 13 de diciembre de 2017.
- Dauber, J., J.C. Biesmeijer., D. Gabriel., W.E. Kunin., E. Lamborn. & B. Meyer. 2010. Effects of patch size and density on flower visitation and seed set of wild plants: a pan-European approach. *Journal of Ecology* 98: 188–196.

- De Granges, J.-L. 1979. Organization of a tropical nectar feeding bird guild in a variable tropical environment. *Living Bird* 17: 199-236.
- Dieringer, G., T.P. Ramamoorthy. & P.Tenorio-Lezama 1991. Floral visitors and behavior to sympatric salvia species (Lamiaceae) in Mexico. *Acta Botánica Mexicana* 13, 75–83.
- Elpaís.com.co. 2013. Cali es el paraíso de las aves: historia de un resguardo para más de 100 especies. Periódico el País Cali-Colombia. <http://www.elpais.com.co/cali/es-el-paraiso-de-las-aves-historia-de-un-resguardo-para-mas-de-100-especies.html>. Consultada el 13 de diciembre de 2017.
- Engel, E. C & R. E.Irwin 2003. Linking pollinator visitation rate and pollen receipt. *American Journal of Botany* 90: 1612–1618.
- Espejo, S. A. & T. P. Ramamoorthy. 1993. Revisión taxonómica de *Salvia* sección *Sigmoideae* (Lamiaceae). *Acta Botánica Mexicana* 23:65–102.
- Feinsinger, P. 1987. Approaches to nectarivore-plant interactions in the New World. *Rev Chil Hist Nat* 60:285–319.
- Folke, C. 2006. Resilience: the emergence of a perspective for social-ecological systems analyses. *Global Environmental Change* 16:253-267.
- Fontaine, C., I. Dajoz., J. Meriguet & Loreau, M. 2006. Functional diversity of plant–pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *Public Library of Science Biology* (4) .
- Garrison, J. S. E & C. L. Gass., 1999. Response of a traplining hummingbird to changes in nectar availability. *Behav. Ecol.* (10): 714–725.
- Ghazoul, J. 2005a. Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. *TREE* 20: 367-373.
- Ghazoul, J. 2005b. Pollen and seed dispersal among dispersed plants. *Biological Reviews* 80: 413–443.
- Hainsworth, F. R., & L.L. Wolf. 1976. Nectar characteristics and food selection by hummingbirds. *Oecologia* 25:101–113.
- Haque, Md.S & K.K. Ghoshal. 1981. Floral biology and breeding system in the genus *Salvia* L. *Proceedings of the Indian National Science Academy, Part B* 47 (5): 716–724.
- Hegland, S.J. & L. Boeke. 2006. Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. *Ecological Entomology* 31: 532–538.
- Hegland, S.J. & O. Totland. 2012. Interactions for pollinator visitation and their consequences for reproduction in a plant community. *Acta Oecologica* 43:95–103.
- Heyneman, A. J. 1983. Optimal sugar concentration of floral nectars dependence on sugar intake efficiency and foraging costs. *Oecologia* 60:198-213.

- Hill, G.E., R.R. Sargent y M.B. Sargent. 1998. Recent Change in the Winter Distribution of Rufous Hummingbirds. *The Auk* 115 (1): 240-245.
- Himmelbaur, W & E.Stibal. Entwicklungsrichtungen in der Blütenregion der Gattung *Salvia* L. I.–III. *Biologia generalis*. 1932–34;8:449–474. **9**: 129–150; **10**: 17–48.
- Hodgson, P., K. French & R. E. Major. 2007. Avian movement across abrupt ecological edges: differential responses to housing density in an urban matrix. *Landscape and Urban Planning* 79:266-272.
- Howell, S.N.G & S.W. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press. 851pp
- INEGI. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Chapa de Mota, México Clave geoestadística 15026. 2009 (<http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/datos-geograficos/15/15026.pdf> consulta del 27 de marzo de 2013)
- Inouye, D., W.A. Calder & N.M. Waser. 1991. The effect of floral abundance on feeder censuses of hummingbird populations. *The Condor* (93): 279-285.
- Johnson, Steven D, & S. W. Nicolson. 2008. Evolutionary Associations Between Nectar Properties and Specificity in Bird Pollination Systems. *Biology Letters* 41: 49–52.
- Kay, K. M., P. Reeves., R.G. Olmsted. & D.W. Schemske. 2005. Rapid speciation and the evolution of hummingbird pollination in neotropical *Costus* subgenus *Costus* (Costaceae): Evidence from nrDNA ITS and ETS sequences. *American Journal of Botany* 92: 1899–1910.
- Kearns, C.A. & D.W. Inouye. 1993. Techniques for Pollination Biologist. University Press of Colorado, E.U.A. 583 pp.
- Kearns, C.A., D.W. Inouye & N.M. Waser. 1998. Endangered mutualism: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29:83-112.
- King, J. R. 1974. In Avian Energetics, (R. A. Paynter, Jr., ed.) No. 15, pp. 485. *Nuttall Ornith. Club*.
- Klinkhamer, P.G., T.J. de Jong & L.A. Linnebank. 2001. Small-scale spatial patterns deremine ecological relationships: an experimental example using nectar production rates. *Ecology Letters* 4: 559–567.
- Lara C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in México. *Ecoscience* 13:23-29.
- Lara-Rodríguez, N. Z., Díaz-Valenzuela, R., Martínez-García, V., Mauricio-López, E., Díaz, S.A., Valle, O.I., Fisher-de León, A.D., Lara, C. & R. Ortiz-Pulido. 2012. Redes de interacción colibrí-planta del centro-este de México. *Revista mexicana de Biodiversidad* 83: 569-577.
- Lazaro, A. & O. Totland 2010. Local floral composition and the behaviour of pollinators: attraction to and foraging within experimental patches. *Ecological Entomology* 35: 652–661

- López-Saut E.G. 2007. Efecto de la presencia de bebederos artificiales sobre los colibríes en el parque ecológico de la ciudad de México, Ajusco Medio.( Tesis de Maestría). Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- López-Segoviano G. 2012. Comportamiento territorial y preferencias de forrajeo del colibrí migratorio *Selasphorus rufus* dentro de un sitio invernal (Tesis de Maestría). Facultad de Estudios Superiores Iztacala Universidad Nacional Autónoma de México, México DF, pp. 50
- López-Calleja,M.V., Bozinovic,F. & Martínez del Río. 1997. Effects of sugar concentration on hummingbird feeding and energy use. *Comparative Biochemistry and Physiology*. Vol 118A( 4), pp 1291-1299.
- Maglianesi, M. A., K. Böhning-Gaese., M. Schleuning. 2015. Different foraging preferences of hummingbirds on artificial and natural flowers reveal mechanisms structuring plant–pollinator interactions. *Journal of Animal Ecology* 84(3):655-64.
- Márquez-Luna U. 2014. Efecto de la abundancia floral y la calidad del néctar en la conducta y tamaño de territorio en dos especies de colibríes (Tesis de Maestría). Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.
- Martínez del Río C. 1990. Sugar preferences in humming-birds: the influence of subtle chemical differences on food choice. *Condor* 92: 1022–1030.
- Martínez del Río C., H.G. Baker, & I. Baker. 1992. Ecological and evolutionary implications of digestive processes: Bird preferences and sugar constituents of floral nectar and fruit pulp. *Experientia* 48: 544–551.
- McCaffrey, R.E & S.M. Wethington. 2008. How the presence of feeders affects the use of local floral resources by hummingbirds: a case study from southern Arizona. *The Condor* 110 (4): 786-791.
- Medina-Tapia.N., J.Ayala-Berdon., L. Morales-Pérez., L. Mirón., J.E. Schondube. 2012. Do hummingbird have a sweet-tooth? Gustatory sugar thresholds and sugar selection in the broad-billed hummingbird *Cynanthus latirostris*. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 161: 307-314.
- Mendonça, L. B & L. dos Anjos. 2005. Beija-flores (Aves, Trochilidae) e seus recursos florais em uma área urbana doSul do Brasil. [Hummingbirds (Aves, Trochilidae) and their flowers in an urban area of southern Brazil]. *Revista Brasileira De Zoologia* 22:51-59
- Mittlebach, G.G., C.F. Steiner., S.M. Scheiner., K.L. Gross., H.L. Reynolds., R.B. Wide., M.R. Willi., S.I. Dodson., & Gough, L., 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* (82), 2381–2396.
- Medina-Tapia. N., J. Ayala-Berdon., L. Morales-Pérez., L. Mirón-Melo., J.E. Schondube. 2012. Do hummingbirds have a sweet-tooth? Gustatory sugar thresholds and sugar selection in the broad-billed hummingbird *Cynanthus latirostris*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 161: 307-314.

- Nicolson, S.W. y P.A. Fleming. 2003. Nectar as food for birds: the physiological consequences of drinking dilute sugar solutions. *Plant Systematics and Evolution*. 238: 139-153.
- Pauw A & K. Louw. 2012. Urbanization drives a reduction in functional diversity in a guild of nectar-feeding birds. *Ecology and Society* 17(2):27
- Pérez, G., C. Lara., J. Viccon-Pale & M. Signoret-Poillon. 2012. Evaluación del uso de señales visuales y de localización por el colibrí cola-ancha (*Selasphorus platycercus*) al visitar flores de *Penstemon roseus*. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:144-151.
- Plummer, K. 2015. Is Supplementary feeding in gardens a driver of evolutionary change in a migratory bird species?. *Global Change Biology* 21: 4353-4363.
- Powers, D. R. 1987. Effects of variation in food quality on the breeding territoriality of the male Anna's Hummingbird. *Condor* 89:103-111
- Powers & T. M. Conley. 1994. Field metabolic rate and food consumption of two sympatric hummingbird species in southeastern Arizona. *Condor*. 96: 141-150.
- Proctor M., P. Yeo., A. Lack. 1996. The Natural History of Pollination. Timber Press, Portland.
- Pyke, G. H., & N. M. Waser. 1981. The production of dilute nectars by hummingbird and honey-eater flowers. *Biotropica* 13:260-270.
- Ramamoorthy, T. P. 1984. Notes on *Salvia* (Labiatae) in Mexico, with three new species. *Journal of the Arnold Arboretum* 65:135-143.
- Ramamoorthy, T. P. & D. H. Lorence. 1987. Species vicariance in the Mexican flora and description of a new species of *Salvia* (Lamiaceae). Bulletin du Musée National d' Histoire Naturelle Paris, 4. ème série 9, section B, Adansonia 2:167-175.
- Rodríguez-Flores, C.I. & Stiles, F.G. 2005. Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la Amazonia Colombiana. *Ornitología Colombiana*, 3, 7-27.
- Rzedowski, G. C. de, J. Rzedowski y colaboradores, 2005. Flora fanerogámica del Valle de México. 2a. ed., 1a reimp., Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro (Michoacán), 1406 pp.
- SAS Institute Inc. 2014. JMP® 11 Fitting Linear Models. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Schuchmann, K. L. 1999. Family Trochilidae (hummingbirds), p.468-680. En: J. del Hoyo, A. Elliott, & J. Sargatal [EDS.], Handbook of the birds of the world. Vol. 5. Lynx Edicions, Barcelona.
- Seifan, M., E.M.Hoch., S. Hanoteaux., K. Tielbörger. 2014. The outcome of shared pollination services is affected by the density and spatial pattern of an attractive neighbour. *Journal of Ecology* 102: 953-962.
- Sih, A. y M.S. Baltus. 1987. Patch size, pollinator behaviour and pollinator limitation in Catnip. *Ecology* 68:1679-1690.

- Stiles FG (1975) Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rica *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285-301.
- Stiles, G. F. 1976. Taste preferences, color preferences and flower choice in hummingbirds. *Condor* 78:10-26.
- Stiles, F. G. 1978. Ecological and Evolutionary Implications of Bird Pollination. *American Zoologist* 18,:715-727.
- Stiles, F. G., 1985. Conservation of forest birds in Costa Rica: Problems and perspectives. Pages 141-168 in A. W. Diamond & T. Lovejoy (eds.). Conservation of Tropical Forest Birds. International Council for Bird Preservation, Cambridge.
- Sonne, J., K. Peter., M.K. Pietro., V.B. Jeferson., O. Jeff ., S. Marlies., R. Carsten., D. Bo. 2016. Spatial effects of artificial feeders on hummingbird abundance, floral visitation and pollen deposition. *J Ornithol* 157: 573-581.
- Stromberg, M. R. & P. B. Johnsen. 1990. Hummingbird sweetness preference: taste or viscosity?. *Condor* 92:606–612.
- Temeles, E. J & W.J. Kress. 2003. Adaptation in a plant hummingbird association. *Science* 300:630–633.
- Temeles, E. J., A.B Muir, E.B. Slutsky, & M. N. Vitousek. 2004. Effect of food reductions on territorial behavior of Purple-throated Caribs, *Eulampis jugularis* . *Condor* 106:691-695
- True, D. 1993. Hummingbird of North America: attracting, feeding and photographing. Univ. of New Mexico, Albuquerque, New Mexico.
- Villaseñor, J. L. 2004. Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 75:105–135.
- Waser, N. 1983. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence, p. 241-285. In L. Real [ed.], Pollination biology. Academic Press, San Francisco.
- Wester P, Claßen-Bockhoff R. 2007. Floral diversity and pollen transfer mechanisms in bird-pollinated *Salvia* species. *Annals of Botany*. 2007;100:401–421.
- Wester P, & Claßen-Bockhoff R. 2011. Pollination syndromes of New World *Salvia* species with special reference to bird pollination. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 98(1):101-155.
- Wethington . S.M & S.M. Russell 2003. The seasonal distribution and abundance of hummingbirds in oak woodland and riparian communities in southeastern Arizona. *Condor* 205:484-495.
- Wilson, P., M.C. Castellanos., J.N. Hogue., J.D. Thomson & W.S. Armbruster. 2004. A multivariate search for pollination syndromes among penstemons. *Oikos* 104: 345–361