

Abundancia de colibríes y uso de flores en un bosque templado del sureste de México

Ruth Partida Lara^{1*}, Paula L. Enriquez¹, José Luis Rangel-Salazar¹, Carlos Lara² & Miguel Martínez Ico¹

1. Departamento de Ecología y Sistemática Terrestre, El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal, Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n. Barrio de María Auxiliadora, CP 29290 San Cristóbal de Las Casas; rpartida@ecosur.mx
2. Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Unidad Periférica del Instituto de Investigaciones Biomédicas UNAM, Universidad Autónoma de Tlaxcala. Carretera Tlaxcala-Puebla, Km 1.5 s/n CP 90070.

Recibido 26-X-2011. Corregido 20-IV-2012. Aceptado 16-V-2012.

Abstract: Hummingbird abundance and flowers use in a template forest from Southeast Mexico.

Hummingbird abundance varies with plant bloom phenology used for feeding. However, the information on hummingbird-flower interaction is limited for tropical mountain environments. We evaluated hummingbird abundance using mist nest and estimated monthly flowering phenology visited by hummingbirds in three different habitats (oak forest, cloud forest and bush) from January to August 2010 in Huitepec Ecological Reserve. We recorded four hummingbird species (*Hylocharis leucotis*, *Lampornis amethystinus*, *Lamprolaima rhami* and *Eugenes fulgens*), and their abundance varied among habitats ($H_{3,8}=14.8$, $p=0.001$). Seven plant species were visited for hummingbirds and showed the highest number of flower species during dry season. Bush had the highest blossom. *Fuchsia paniculata* had the highest blossom period but only was visited by *H. leucotis*. *Passiflora membranacea* was the only species visited for all hummingbird species. The only positive association was *E. fulgens* abundance with *P.a membranacea* bloom ($r_s=0.93$, $p=0.02$). Hummingbird abundance fluctuations in this study are determined for interactions with floral resources and their habitat distribution. Rev. Biol. Trop. 60 (4): 1621-1630. Epub 2012 December 01.

Key words: plant-bird interaction, flowering phenology, cloud forest, oak forest, scrub, seasonality.

La variación en la abundancia de las especies es generalmente explicada como una respuesta a condiciones ambientales tales como la estructura del hábitat, las condiciones climáticas, y la abundancia y disponibilidad de recursos (Smith & Rotenberry 1990, Nocedal 1994, Brown 1995, Codesido & Bilenca 2004); así como a las relaciones intra e inter específicas en la repartición de recursos (Brown 1995). Estos factores no son mutuamente excluyentes, ya que la disponibilidad de los recursos depende en gran medida de las condiciones ambientales. Por ello, entender cómo los recursos son utilizados por las especies es determinante para explicar la variación de las abundancias dentro de las poblaciones.

La variación espacio-temporal en la abundancia (i.e., total de los recursos en el ambiente) y disponibilidad (i.e., la cantidad que un individuo puede acceder tanto por detectabilidad como por la interacción con otras especies) de un recurso (Hainsworth & Wolf 1976, Recher 1990), puede afectar las interacciones entre las especies consumidoras. Estas interacciones a su vez pueden influir y determinar la estructura de los roles ecológicos relacionados con el comportamiento de forrajeo (Dupont *et al.* 2003). Los colibríes (Trochilidae), son aves que se alimentan principalmente de néctar de la flores que visitan, lo cual promueve que se encuentren restringidos a las áreas de floración de sus plantas (Wolf *et al.* 1976); y

que respondan a la variación temporal de la fenología de estas, lo cual sugiere que puedan influir en los patrones de abundancia de los colibríes (Dalsgaard *et al.* 2009). En este sentido, la fenología de las plantas visitadas por colibríes puede variar entre las poblaciones de una misma especie (Stiles 1978, Medel *et al.* 2007), entre grupos de especies (Krömer *et al.* 2006), entre comunidades y entre áreas geográficas (Medel *et al.* 2007, Ollerton *et al.* 2009). Esta variación denota que las poblaciones de colibríes deberían presentar un gran dinamismo con respecto a la utilización de sus recursos.

Dado que los ecosistemas tropicales de tierras bajas albergan grupos diversos de especies de colibríes que utilizan floras igualmente ricas y dinámicas, ha influido que sea ampliamente estudiada la respuesta de las poblaciones de colibríes a los cambios en sus recursos (Snow & Snow 1972, Hainsworth & Wolf 1976, Arizmendi & Ornelas 1990, Stiles 1995, Dalsgaard *et al.* 2009). Sin embargo, estudios en ambientes templados son particularmente escasos en la literatura (Kuban & Neill 1980, Lara 2006), lo cual impide obtener información con respecto a las respuestas poblacionales de estas aves nectarívoras hacia las fluctuaciones de sus recursos florales. En el presente estudio se evaluó la dinámica temporal de la interacción entre la floración de las plantas y la abundancia de colibríes en un bosque templado del sureste de México. Este sistema fue estudiado en términos de la composición y abundancia de colibríes y sus plantas en tres tipos de ambientes (bosque de niebla, bosque de encino húmedo y matorral) durante dos periodos en el año (épocas de lluvias y secas). Nuestra hipótesis fue que la composición y abundancia de colibríes está relacionada con la variación de la composición y abundancia de las flores de especies de plantas ornitófilas en los tres ambientes.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó de enero a agosto 2010, en la Reserva Ecológica Huitepec que se encuentra ubicada a 4.5km de la ciudad de San Cristóbal de Las Casas en el estado de

Chiapas, México. La reserva tiene una extensión aproximada de 135ha de bosque (Anónimo 1987) y se ubica en los paralelos 16°44'38" N - 92°40'15" W, a una altitud que va de los 2230 a los 2750m.s.n.m. con pendientes de 40° a 60° de inclinación. El clima es templado subhúmedo con lluvias durante el verano y una precipitación media anual de 1 057mm. La precipitación es variable a través del año, con una época de seca que ocurre de noviembre a abril (125mm) y una temporada húmeda de mayo a octubre (993mm) (Toledo-Aceves & Wolf 2008). La vegetación del área está clasificada por comunidades vegetales que presentan algún grado de alteración y crecimiento secundario como es el zacatonal en donde predominan las gramíneas amacolladas y fibrosas (zacatón) de los géneros *Festuca*, *Muhlenbergia* y *Stipa*; y el matorral donde dominan las especies *Baccharis vaccinioides*, *Monnina xalapensis*, *Rubus* spp. y *Solanum* spp., y algunos individuos jóvenes de *Alnus acuminata*, *Arbutus xalapensis*, *Buddleia* spp., *Myrica cerifera* y *Quercus* spp., con una superficie de ~30ha, a una altitud de 2 100-2 250m.s.n.m. Además, del bosque de encino (incipiente) que cubre ~40ha, de 2 200 a 2 350m.s.n.m. y el cual tuvo una extracción forestal intensiva y en donde existen las especies de *Alnus acuminata*, *Arbutus xalapensis*, *Crataegus pubescens*, *Garrya laurifolia*, *Prunus serótina*, *Lycopodium complanatum*, *Pteridium aquilinum*, *Oreopanax xalapensis* y *Viburnum jucundum*. Además, por ambientes con alteración intermedia como es el bosque de encino húmedo con una superficie de ~32ha con una altitud de 2 450 a 2 620m.s.n.m., en donde existe la presencia de corta selectiva. Las principales especies son *Quercus crassifolia*, *Q. rugosa*, *Oreopanax xalapensis*, *Rapanea juergensenii*, *Iresine celosia*, *Eupatorium* spp., *Salvia* spp., *Verbesina perymenioides*, *Zanthoxylum foliolosum*, *Adiantum andicola*, *Bidens chiapensis* y *Chimaphila* spp. Finalmente, el bosque de neblina (~35ha 2 400-2 700m.s.n.m.) en donde las principales especies son: *Quercus laurina*, *Clethra macrophylla*, *Persea americana*, *Cestrum* spp. y *Fuchsia* spp. En los claros naturales dentro del bosque se encuentran

Eupatorium karwinskianum, *Phytolacca icosandra* y *Salvia karwinskii*, entre otras (~10ha, 2100-2300m; Ramírez-Marcial *et al.* 1998).

Muestreo: Para estimar la abundancia relativa de los colibríes se utilizaron redes de niebla con muestreos mensuales en los tres ambientes: bosques de neblina, de encino húmedo y matorral; durante la temporada de secas y de lluvias. En cada ambiente se utilizaron de 8 a 10 redes de niebla (2.5×12m, 36mm luz de malla), con un esfuerzo de muestreo de 790 horas/red en el bosque de neblina, 800 horas/red en el bosque de encino húmedo y en el matorral 590 horas/red. Las redes se mantuvieron abiertas durante cinco horas (06-06:30h a 11-11:30h) por dos días en cada ambiente (Loiselle & Blake 1991). Los colibríes fueron marcados, inicialmente cortando una parte de la rectriz y posteriormente con anillos metálicos, por lo que obtuvimos datos morfométricos y de captura-recaptura. La abundancia relativa total se calculó con la suma de capturas de los ocho meses de muestreo sobre la suma total de horas/red. Asimismo, la abundancia en cada ambiente se calculó mediante la suma del total de capturas de cada especie en un ambiente determinado y se dividió entre el total de horas/red de muestreo. Las especies de plantas visitadas por los colibríes (i.e., selección de una determinada especie de planta con flor) se identificaron a través de observación directa. Estas, en su gran mayoría fueron arbustivas que se encontraron a la altura de las redes de niebla y/o los colibríes fueron muy activos por lo que estos fueron capturados. Las especies de plantas fueron identificadas en campo por un botánico de El Colegio de la Frontera Sur. En cada uno de los ambientes en donde se colocaron las redes de niebla se estableció un trayecto en donde mensualmente, se registró la variación de la fenología de floración de cada especie de planta. En el bosque de neblina el área total del trayecto fue de 0.6ha, en el bosque de encino húmedo de 0.9ha y el matorral de 0.3ha. El área de los trayectos se realizó a través de un Sistema de Geoposicionamiento Global con el cual se tomaron las coordenadas geográficas y

se calculó el área en hectáreas en el programa de ArcView. 3.2. Posteriormente, el porcentaje mensual de floración se multiplicó por el área total que cubrió la especie de planta y se dividió entre 100.

Se descartaron interacciones de primer nivel entre los factores ambiente-temporada para cada especie de colibrí y de planta por medio de Modelos Lineales Generalizados (MLGs). Posteriormente se realizaron pruebas independientes de los factores (ambiente-temporada) para determinar qué variables explican la variación de la abundancia en colibríes y plantas ornitófilas. Una vez identificado que factor ambiente explica la variación de la abundancia se realizaron pruebas de ANDEVA de Wilcoxon/Kruskal-Wallis (*H*) y Fisher (*F*) entre estos (bosque de neblina, bosque de encino húmedo y matorral) y se hicieron pruebas Tukey para determinar qué ambiente determina la variación. Se emplearon pruebas no paramétricas (Spearman r_s) y paramétricas (Pearson *r*) para evaluar la correlación entre la abundancia relativa mensual de colibríes por ambiente y la fenología de floración en porcentaje de las especies de plantas que visitaron los colibríes por ambiente. Para determinar la normalidad de los datos y la homogeneidad de las varianzas se usaron pruebas de Shapiro-Wilks (*W*) y de Bartlett respectivamente, con un valor de significancia de $\alpha \leq 0.05$ (Gotelli & Ellison 2004). Todas las pruebas se consideraron significativas con un valor de $p \leq 0.05$.

RESULTADOS

En la Reserva Ecológica Huitepec la comunidad de colibríes está formada por ocho especies. Únicamente cuatro fueron registradas en la zona de estudio durante los muestreos: el colibrí oreji-blanco (*Hylocharis leucotis*; culmen expuesto 16.6mm), el colibrí alicastaño (*Lamprolaima rhami*; culmen expuesto 17.7mm), el colibrí garganta amatista (*Lampornis amethystinus*; culmen expuesto 21.9mm), y el colibrí magnífico (*Eugenes fulgens*; culmen expuesto 29.4mm; Cuadro 1). Las otras cuatro especies que no capturamos se debió

CUADRO 1

Distribución de la media y error estándar (\pm EE) de la abundancia relativa (No. de capturas/horas-red) de cuatro especies de colibríes (*Hylocharis leucotis*, *Lampornis amethystinus*, *Lamprolaima rhami* y *Eugenes fulgens*) en tres ambientes (bosque de neblina, bosque de encino húmedo y matorral) en la Reserva Ecológica Huitepec, Chiapas, en el 2010

TABLE 1

Distribution of the mean and standard error (\pm SE) of the relative abundance (No. capture/net-hours) of four hummingbird species (*Hylocharis leucotis*, *Lampornis amethystinus*, *Eugene fulgens* and *Lamprolaima rhami*) in three habitats (cloud forest, wet oak forest and scrub) Huitepec Ecological Reserve, Chiapas, in 2010

Especie	Ambiente					
	Bosque de neblina		Bosque de encino húmedo		Matorral	
	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias
<i>Hylocharis leucotis</i>	0.007 \pm 0.002	0.002 \pm 0.002	0	0.002 \pm 0.003	0.057 \pm 0.014	0.034 \pm 0.012
<i>Lampornis amethystinus</i>	0.035 \pm 0.018	0.041 \pm 0.017	0.035 \pm 0.002	0.072 \pm 0.031	0.081 \pm 0.037	0.068 \pm 0.007
<i>Lamprolaima rhami</i>	0.022 \pm 0.005	0.018 \pm 0.014	0	0.012 \pm 0.007	0.003 \pm 0.003	0.003 \pm 0.003
<i>Eugenes fulgens</i>	0.017 \pm 0.007	0.013 \pm 0.004	0.007 \pm 0.005	0.050 \pm 0.014	0.033 \pm 0.009	0.047 \pm 0.025

a que se distribuyen en otros ambientes de la reserva (*Colibri thalassinus*, *Amazilia beryllina*, *Lampornis viridipallens*), o por ser una especie migratoria (*Selasphorus platycercus*) no estuvo presente durante el muestreo. Las abundancias relativas entre las especies fueron significativamente diferentes en la Reserva Ecológica Huitepec ($H_{3,8}=14.8$, $p=0.001$), y variaron con respecto a los ambientes muestreados. Por ejemplo, *L. amethystinus* fue la más abundante, y no varió significativamente entre los ambientes muestreados (MLG, $\chi^2_{2,20}=1.69$, $p=0.42$). Por otro lado, *H. leucotis* presentó su mayor abundancia en el matorral y la menor en el bosque de encino, denotando diferencias entre ambientes (MLG, $\chi^2_{2,20}=14.1$, $p<0.001$). Sin embargo, *E. fulgens* no mostró diferencias significativas en la estimación de su abundancia entre los tres ambientes (MLG, $\chi^2_{2,20}=2.5$, $p=0.28$). Por último, *L. rhami* presentó su mayor abundancia en el bosque de neblina y esta fue diferente a la registrada en los demás ambientes (MLG, $\chi^2_{2,20}=6.6$, $p=0.03$, Cuadro 1).

Las abundancias de los colibríes parecieron no verse afectadas por la temporada, aunque *L. amethystinus* tuvo su mayor abundancia durante la temporada de lluvias (0.041 capturas/horas red), e *H. leucotis* presentó su menor abundancia (0.003 capturas/horas red), las abundancias relativas de ambas especies

no variaron entre temporadas (*L. amethystinus* $H_{1,7}=0.19$, $p=0.65$; *H. leucotis* $H_{1,7}=1.7$, $p=0.18$). El caso de *L. rhami* (0.023 capturas/horas red) y *E. fulgens* (0.018 capturas/horas red) fue similar, ya que a pesar de presentar sus mayores abundancias en la temporada de secas, no hubo diferencias al compararlas con la temporada de lluvias ($H_{1,7}=1.04$, $p=0.30$ y $H_{1,7}=0.34$, $p=0.55$ respectivamente; Cuadro 1).

L. amethystinus fue la especie más abundante en el bosque de encino húmedo seguida de *E. fulgens*, pero ambas especies no mostraron diferencias significativas con respecto a las temporadas ($H_{1,7}=1.7$, $p=0.18$ y $H_{1,7}=1.4$, $p=0.23$; Cuadro 1). *H. leucotis* y *L. rhami* no se registraron durante la temporada de secas en este tipo de bosque. En el matorral, la especie más abundante fue *L. amethystinus* (0.081 capturas/horas red), aunque sin diferencias con respecto a las temporadas ($F_{1,7}=0.005$, $p=0.94$), mientras que la menos abundante fue *L. rhami* (0.003 capturas/horas red). Tanto *H. leucotis*, como *E. fulgens* ($F_{1,7}=0.22$, $p=0.66$; Cuadro 1), tuvieron abundancias similares entre temporadas en este tipo de ambiente.

Las especies de colibríes registradas en nuestro estudio, visitaron siete especies de plantas pertenecientes a seis familias: Onagraceae (*Fuchsia paniculata*; long. flor=4.4cm, corola=1.4cm), Lamiaceae (*Salvia cinnabarina*; long. flor=32.2cm, corola=3.6cm),

Compositae (*Cirsium subcoriaceum*; long. flor =42.5cm, corola=32.5cm), Passifloraceae (*Passiflora membranacea*; long. flor=50.6cm, corola=17.6cm), Bromeliaceae (*Tillandsia guatemalensis*; long. flor=8.7cm, corola=2.4cm, *T. vicentina*; long. flor =3.4-4cm) y Sterculiaceae (*Chiranthodendron pentadactylon*; long. flor=45.5cm, corola=50.2cm). La floración de *S. cinnabarina* fue de enero a marzo en el bosque de neblina y el matorral. El mayor pico de floración de esta especie fue en enero con 0.12ha en el bosque de neblina y 0.20ha en el matorral con una floración masiva en este último (Figs. 1A y 1C). De las especies de bromelias, *T. vicentina* distribuida en el bosque de neblina, y *T. guatemalensis* con distribución en el matorral presentaron pocas flores aisladas y su pico de floración se presentó en enero y fue disminuyendo gradualmente hasta abril (Figs. 1A y 1C). La única especie de planta que se mantuvo con algunas flores de enero hasta agosto fue *F. paniculata*, la cual presentó dos picos de floración en marzo y agosto en el matorral (Fig. 1C).

P. membranacea presentó flores de febrero a agosto teniendo su pico de floración en junio. Esta especie distribuida en el bosque de encino fue una planta importante para la alimentación de los colibríes ya que en junio fue el recurso néctar usado por las cuatro especies de colibríes (Fig. 1B). Esta especie se distribuyó formando un parche continuo con una floración masiva. *L. amethystinus* y *E. fulgens* realizaron visitas legítimas a *P. membranacea*, presentando cargas de polen en sus cabezas y tuvieron un comportamiento territorial tanto con individuos de su especie como de otra. En cambio, *H. leucotis* y *L. rhami* usaron los orificios hechos por el robador de néctar *Diglossa baritula*. Dos especies de plantas (*C. subcoriaceum* y *C. pentadactylon*) presentaron el mismo patrón de fenología de floración y sus flores fueron poco abundantes. Estas especies presentaron picos de floración en febrero y para abril la abundancia de flores disminuyó considerablemente (Figs. 1B y 1C).

Hylocharis leucotis fue la especie que visitó más especies de plantas con flor (5),

siendo dos de estas únicamente visitadas por esta especie de forma legítima (*F. paniculata* y *T. guatemalensis*). Por otro lado, *T. vicentina* que se encontró en el dosel del bosque fue visitada solo por *E. fulgens*; mientras que la planta *C. pentadactylon* fue visitada solo por *L. rhami*. Por otra parte, las flores de *C. subcoriaceum* y *S. cinnabarina* fueron visitadas por *H. leucotis* y *L. amethystinus*. La única especie de planta que sus flores fueron visitadas por las cuatro especies de colibríes fue *P. membranacea*. El análisis de la correlación entre la abundancia de colibríes y flores demostró una asociación positiva entre la abundancia relativa de *E. fulgens* y la fenología de floración de *P. membranacea* ($r_s=0.93$, $p=0.02$). Sin embargo, no se encontró asociación significativa entre las abundancias de *L. amethystinus*, *L. rhami* e *H. leucotis* con las especies de plantas que visitaron (Cuadro 2).

DISCUSIÓN

El entendimiento de la abundancia de las poblaciones de especies que conforman la comunidad de colibríes y la interacción con las plantas de que se alimentan a una escala espacial y temporal, ayuda a explicar la reciprocidad de la respuesta poblacional de ambos grupos interactuantes e interdependientes. Nuestros resultados sugieren que las poblaciones de colibríes responden directamente a la fenología de floración de las plantas que consumen dado por la oferta floral, y que esta respuesta varía espacial y temporalmente en nuestra zona de estudio. Este conocimiento sin duda, puede sentar las bases ecológicas para crear estrategias de conservación para los colibríes y las especies de plantas de las que dependen.

Los resultados obtenidos demuestran que la abundancia de los colibríes en la reserva se ve afectada diferencialmente con respecto al tipo de ambiente. Así, especies como *Hylocharis leucotis*, poco abundante en la Reserva Ecológica Huitepec, mostró una gran variación entre los ambientes, siendo el matorral la zona donde se obtuvo su mayor abundancia, lo cual podría ser debido a que es una especie que visita

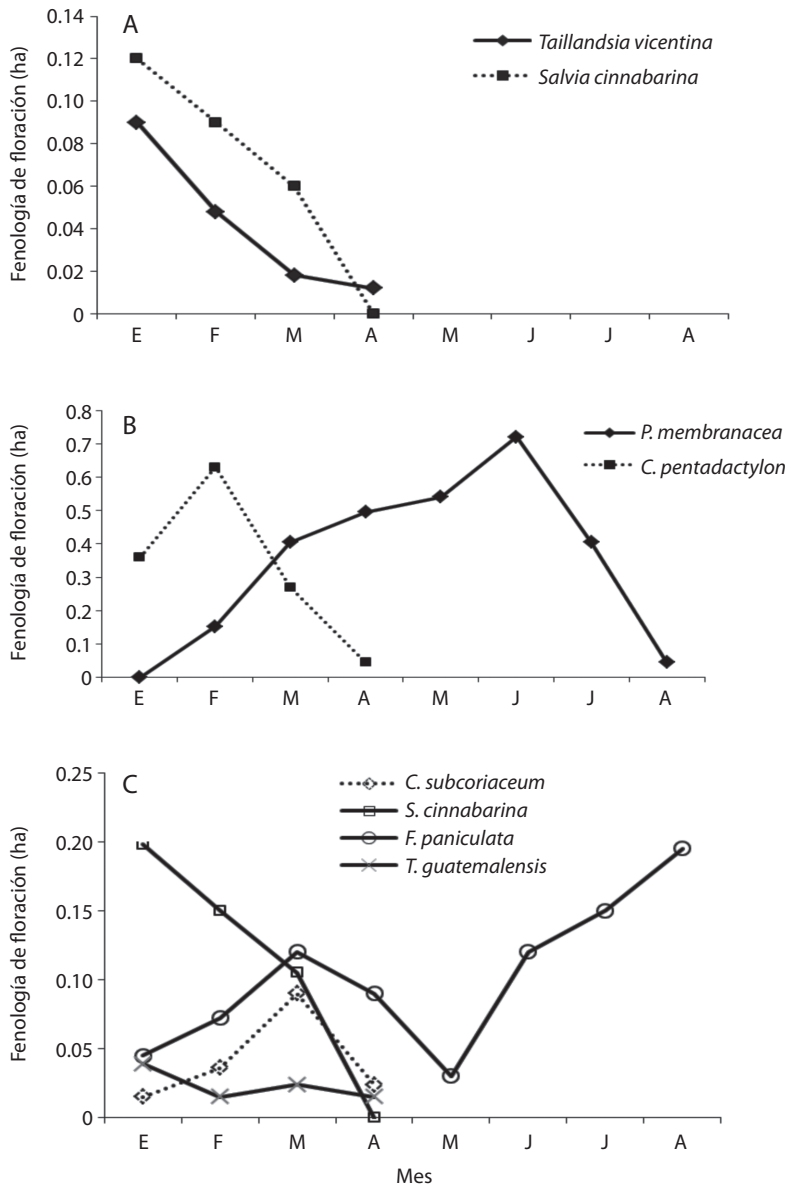


Fig. 1. Densidad de floración mensual por tipo de ambiente; bosque de neblina (A) (*Tillandsia vicentina* y *Salvia cinnabarina*), bosque de encino húmedo (B) (*Passiflora membranacea* y *Chiranthodendron pentadactylon*) y matorral (C) (*C. subcoriaceum*, *S. cinnabarina*, *F. paniculata* y *T. guatemalensis*) visitadas por los colibríes en la Reserva Ecológica Huitepec, Chiapas, en el 2010.

Fig. 1. Monthly density of flowering for habitat; cloud forest (A) (*Tillandsia vicentina* and *Salvia cinnabarina*), wet oak forest (B) (*Passiflora membranacea* and *Chiranthodendron pentadactylon*) and scrub (C) (*C. subcoriaceum*, *S. cinnabarina*, *F. paniculata* and *T. guatemalensis*) visited by hummingbirds in the Huitepec Ecological Reserve, Chiapas, 2010.

flores que se encuentran en el estrato arbustivo y que es tolerante a los cambios en el hábitat (Schuchmann 1999). Por ello, esta especie

puede también registrarse en áreas abiertas o semiabiertas con vegetación, incluso en áreas urbanas, por lo que usualmente se considera

CUADRO 2

Análisis de correlación entre la abundancia relativa mensual (No. de capturas/horas red) de colibríes y la densidad de floración en la Reserva Ecológica Huitepec

TABLE 2

Analysis of correlation between monthly relative abundance (No. captures/net hour) of hummingbirds and flowering density in the Huitepec Ecological Reserve

Interactuantes	Correlación	P	Ambiente
<i>H. leucotis-C. subcoriaceum</i>	r=0.51	0.48	MT
<i>H. leucotis-S. cinnabarina</i>	r=-0.26	0.82	MT
<i>H. leucotis-F. paniculada</i>	r=-0.17	0.68	MT
<i>H. leucotis-P. membranacea</i>	r _s =0.58	0.13	BEH
<i>H. leucoti-T. guatemalensis</i>	r=0.39	0.60	MT
<i>L. amethystinus-C. subcoriaceum</i>	r=0.01	0.98	MT
<i>L. amethystinus-S. cinnabarina</i>	r=0.24	0.84	MT
<i>L. amethystinu-P. membranacea</i>	r=0.12	0.76	BEH
<i>L. amethystinus-S. cinnabarina</i>	r _s =0.35	0.39	BN
<i>L. rhami-P. membranacea</i>	r _s =0.38	0.34	BEH
<i>L. rhami-C. pentadactylon</i>	r _s =-0.53	0.17	BEH
<i>E. fulgens-P. membranacea</i>	r_s=0.93	0.02	BEH
<i>E. fulgens-T. vicentina</i>	r=-0.44	0.55	BN

*Spearman (r_s) y Pearson (r). Ambientes: BN=bosque de neblina, BEH=bosque de encino húmedo, MT=matorral. Los valores en negritas fueron estadísticamente diferentes $p < 0.05$. Habitats: BN=cloud forest, BEH=oak wet forest, MT=scrub. Bold values statistically different $p < 0.05$.

como especie generalista (Schuchmann 1999). Además, de que en el matorral la oferta de flores fue mayor y las características morfológicas de su pico no le impidieron visitar la gran mayoría de las plantas con flor disponibles.

Por otro lado, también se denota que determinadas especies de colibríes pueden ser bastantes plásticas con respecto al uso del hábitat en la reserva. Por ejemplo, *Lampornis amethystinus*, fue la especie más abundante en los tres ambientes estudiados. La abundancia de esta especie, independientemente del tipo de ambiente y de las especies de plantas que utiliza, puede también verse asociada al uso de otros recursos importantes como los artrópodos. Este comportamiento de forrajeo ha sido previamente destacado en esta especie, y hay registros previos que resaltan su habilidad para capturar artrópodos en las copas de los árboles sin importar la época del año (Wagner 1946, Stiles 1995, Schuchmann 1999). Además, se ha reportado que cuando el alimento escasea, esta especie puede dirigirse o moverse hacia

otros ambientes (Arizmendi & Ornelas 1990). Sin embargo, a pesar de esta independencia del ambiente, para *L. amethystinus* el matorral y el borde del bosque de encino húmedo representaron los mejores lugares para obtener energía de las flores. En este último ambiente *L. amethystinus* se observó defendiendo el recurso néctar de otros individuos.

Lamprolaima rhami fue una de las especies con menor abundancia en la zona estudiada. Este resultado puede ser explicado por su asociación con ambientes particulares como el bosque de neblina (donde presentó su mayor abundancia), y porque es una especie muy sensible a los cambios en su hábitat (Schuchmann 1999, Renner *et al.* 2006). Esto queda de manifiesto al considerar que es una especie usualmente reportada como rara en su rango de distribución, particularmente por el aumento de la pérdida de hábitat (Stotz *et al.* 1996, Renner *et al.* 2006).

La segunda especie más abundante en nuestro estudio fue *E. fulgens*. Tan flexible

como *L. amethystinus* con respecto al uso de los ambientes en la reserva, es una especie usualmente asociada con bosques de neblina, de pino-encino y de pino (Stotz *et al.* 1996). El borde del bosque de encino húmedo representó el mejor lugar para obtener energía de las flores, las cuales defendió de otros intrusos. Las capturas de esta especie en el matorral ocurrieron en la misma red, por lo que se considera que este ambiente fue una ruta de paso de los individuos para internarse nuevamente en el bosque. Al ser *E. fulgens* una especie de bosque, se sugiere que la pérdida de estos ambientes podría afectar drásticamente su tamaño poblacional a lo largo de su rango de distribución (Schuchmann 1999).

La abundancia de las cuatro especies de colibríes registradas en nuestro estudio no presentó una variación temporal significativa en los tres ambientes de montaña. Sin embargo, en estudios previos sobre la dinámica anual de colibríes en ambientes de selvas bajas, bosques andinos y páramos se ha observado que la estacionalidad es el factor principal que incide sobre la disponibilidad de los recursos (Arizmendi & Ornelas 1990, Gutiérrez *et al.* 2004), lo cual se reflejó en la abundancia de los individuos entre temporadas. Esto sugiere que en los ambientes templados, como el estudiado, otros factores tales como la fenología asincrónica de las plantas usadas por los colibríes podrían permitir menos fluctuaciones poblacionales en las especies de colibríes, pero estudios futuros deben desarrollarse más a largo plazo para validarlo.

El tiempo óptimo de floración está dado por el balance entre múltiples factores que incluyen la fisiología de las plantas y la temporalidad de las condiciones climáticas (Johnson 1993). En la Reserva Ecológica Huitepec, cinco de siete especies de plantas visitadas por los colibríes tuvieron un periodo de floración en la temporada de secas (*C. subcoriaceum*, *C. pentadactylun*, *T. guatemalensis*, *T. vicentina* y *S. cinnabarina*). Esta diversidad de especies de flores que se presentaron en un periodo

corto puede deberse también a que las condiciones ambientales favorecieron su presencia. En sitios donde se distribuyen especies de plantas de zonas templadas o de alta montaña y cuando las condiciones ambientales son favorables, un gran número de especies se encuentran en floración al mismo tiempo (Gentry 1974, Gutiérrez-Zamora 2008). En el área de estudio, parte de la temporada de secas presentó precipitaciones debido a que tormentas tropicales originadas en otros lugares tuvieron un efecto sobre el área de estudio. De tal manera que no hubo una temporada de secas marcada que limitara la humedad a las plantas. Además, la floración durante la temporada de secas le confiere ventajas a las plantas, ya que las flores son más visibles a los polinizadores por la reducción de las hojas de los árboles (Janzen 1967).

En nuestro estudio demostramos que las especies de plantas así como la abundancia del recurso floral de las que se alimentaron los colibríes, son uno de los factores importantes para entender las fluctuaciones en las abundancias de las distintas especies de colibríes en la zona de estudio. Además, que la variación de la abundancia poblacional del grupo de colibríes de la Reserva Ecológica Huitepec, Chiapas, es afectada particularmente por el ambiente en que se desarrollan, más que por la temporalidad ambiental.

AGRADECIMIENTOS

A José Raúl Vázquez Pérez, Laura Fernández Pérez y Abraham Agustín Vargas Hernández por todo su apoyo en el trabajo de campo. A Jorge Castellanos por su ayuda en el análisis estadístico. A Pronatura A. C. Chiapas por permitirnos trabajar en el área de estudio y a los guardaparques de la Reserva Ecológica Huitepec por la información brindada. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT No. 228371) por la beca otorgada al primer autor para realizar estudios de Maestría en El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.

RESUMEN

La abundancia de los colibríes puede variar por la fenología de floración de las plantas de las que se alimentan. Sin embargo, la información sobre la interacción colibrí-flor es limitada en ambientes tropicales de montaña. En este estudio se evaluó la abundancia de colibríes con redes de niebla y se registró la fenología de floración mensual de las flores visitadas por los colibríes en tres ambientes (bosque de encino, de neblina y matorral) en la Reserva Ecológica Huitepec, Chiapas, México de enero a agosto 2010. Cuatro especies de colibríes (*Hylocharis leucotis*, *Lampornis amethystinus*, *Lamprolaima rhami* y *Eugenes fulgens*) se registraron y sus abundancias variaron entre ambientes ($H_{3,8}=14.8$, $p=0.001$). Siete especies de plantas fueron visitadas por los colibríes, y presentaron una mayor floración formando parches durante la temporada de secas. En el matorral se concentró el mayor número de especies de plantas con flores. *Fuchsia paniculata* presentó el mayor periodo de floración aunque solo fue visitada por *H. leucotis*. *Passiflora membranacea* fue la única especie visitada por las cuatro especies de colibríes. La única asociación positiva fue la abundancia de *E. fulgens* con la floración de *P. membranacea* ($r_s=0.93$, $p=0.02$). Las fluctuaciones de las abundancias de colibríes en este estudio están en cierta forma determinadas por las interacciones del recurso floral y su distribución en el ambiente.

Palabras clave: interacción planta-animal, fenología de floración, bosque de neblina, bosque de Encino, matorral, estacionalidad.

REFERENCIAS

- Anónimo. 1987. Huitepec. Primera estación biológica, PRONATURA. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. PRONATURA 4-8.
- Arizmendi, M.C. & J.F. Ornelas. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* 22: 172-180.
- Brown, J. 1995. *Macroecology*. The University of Chicago, Chicago and Londres, EEUU.
- Codesido, M. & D. Bilenca. 2004. Variación estacional de un ensamble de aves en un bosque subtropical semiárido del Chaco Argentino. *Biotropica* 4: 544-554.
- Dalsgaard, B., G.A. Martin, M. Olesen, J.M. Ollerton, A. Timmermann, L.H. Andersen & A.G. Tossas. 2009. Plant-hummingbird interactions in the West Indies: floral specialization gradients associated with environment and hummingbird size. *Oecologia* 159: 757-766.
- Dupont, Y.L., D.M. Hansen & J.M. Olesen. 2003. Structure of plant-flower visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands. *Ecography* 26: 301-310.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in Tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- Gotelli, N.J. & A.M. Ellison. 2004. *A Primer of Ecological Statistics*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, EEUU.
- Gutiérrez, Z.A., S.V. Rojas-Nossa & F.G. Stiles. 2004. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en los sistemas altoandinos. *Ornitol. Neotrop.* 15: 1-9.
- Gutiérrez-Zamora, A. 2008. Las interacciones ecológicas y estructura de una comunidad altoandina de colibríes y flores en la cordillera oriental de Colombia. *Ornitol. Colomb.* 7: 17-42.
- Hainsworth, F.R. & L.L. Wolf. 1976. Nectar characteristics and food selection by hummingbirds. *Oecologia* 25: 101-113.
- Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-637.
- Johnson, S.D. 1993. Climatic and phylogenetic determinants of flowering seasonality in the Cape flora. *Ecology* 81: 567-572.
- Krömer, T., M. Kessler & S.K. Herzog. 2006. Distribution and flowering ecology of bromeliads along two climatically contrasting elevational transects in the Bolivian Andes. *Biotropica* 38: 183-195.
- Kuban, J.F. & R.L. Neill. 1980. Feeding ecology of hummingbirds in the highlands of the Chisos mountains, Texas. *Condor* 82: 180-185.
- Lara, C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* 1: 23-29.
- Loiselle, B.A. & J.G. Blake. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* 72: 180-193.
- Medel, R., A. Valiente, C. Botto-Mahan, G. Carvallo, F. Pérez, N. Pohl & L. Navarro. 2007. The influence of insects and hummingbirds on the geographical variation of the flower phenotype in *Mimulus luteus*. *Ecography* 30: 812-818.
- Nocedal, J. 1994. Local migrations of insectivorous birds in western Mexico: implications for the protection and conservation of their habitats. *Bird Conserv. Int.* 4: 129-142.
- Ollerton, J., R. Alarcón, N.M. Waser, M.V. Price, S. Watts, L. Cranmer, A. Hingston, C. Peter & J. Rotenberry. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Ann Bot. London* 103: 1471-1480.
- Ramírez-Marcial, N., S. Ochoa-Gaona, M. González-Espinosa & P. Quintana-Ascencio. 1998. Análisis florístico y sucesional en la Estación Biológica Cerro Huitepec, Chiapas, México. *Acta Bot. Mexicana* 44: 59-85.

- Recher, H.F. 1990. Specialist or generalist: Avian response to spatial and temporal changes in resources. *Stud. Avian Biol.* 13: 333-336.
- Renner, S.C., M. Waltert & M. Mühlenberg. 2006. Comparison of bird communities in primary vs. young secondary tropical montane cloud forest in Guatemala. *Biodivers conserv.* 15: 1545-1575.
- Snow, B.K. & D.W. Snow. 1972. Feeding niches of hummingbirds in Trinidad valley. *J. Anim. Ecol.* 41: 471-485.
- Schuchmann, K.L. 1999. Family Trochilidae (Hummingbirds), p. 468-680. *In* J. Del Hoyo, A. Elliot & J. Sargatal (eds). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 5. Barn-owls to hummingbirds. Lynx, Barcelona, España.
- Smith, K.G. & J.T. Rotenberry. 1990. Quantifying food resources in avian studies: present problems and future needs. *Stud. Avian Biol.* 13: 3-5.
- Stiles, F.G. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *Condor* 97: 853-878.
- Stiles, F.G. 1978. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *Am. Zool.* 18: 715-727.
- Stotz, D.F., J.W. Fitzpatrick, T.A. Parker III & D.K. Moskovits. 1996. *Neotropical birds ecology and conservation*. The University of Chicag, Chicago, EEUU.
- Toledo-Aceves, T. & J.H.D. Wolf. 2008. Germination and establishment of the epiphyte *Tillandsia eizii* L.B. Smith in the canopy of a pine-oak forest in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Biotropica* 40: 246-250.
- Wagner, H.O. 1946. Food and feeding habits of Mexican hummingbirds. *Wilson Bull.* 58: 69-132.
- Wolf, L., F.G. Stiles & F.R. Hainsworth. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *J. Anim. Ecol.* 45: 349-379.