

EXPLORANDO LA RELACIÓN ENTRE REGISTROS DE COLIBRÍES Y ABUNDANCIA DE FLORES CON ESCALAMIENTO ESPACIO-TEMPORAL

Raúl Ortiz-Pulido & Guadalupe Vargas-Licona

Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, A.P. 69, Pachuca, Hidalgo, 42001, México.

Correo electrónico: raulortizpulido@yahoo.com

Abstract. – Exploring the relationship between hummingbird records and flower abundance with spatio-temporal scaling. – Hummingbirds are obligated to ingest floral nectar to cover their energetic needs. Theoretically, an area with higher flower availability will have more hummingbird activity than an area with lower flower availability. Using a natural experimental approach in a dry landscape of central Mexico, we assessed the relationship between the activity of White-eared Hummingbirds (*Hylocharis leucotis*) and the floral abundance of *Castilleja tenuiflora* and *Bouvardia ternifolia* at different spatio-temporal scales. We detected a positive significant relationship at low (0.25, 0.5 and 1 ha) but not in high levels (2 and 4 ha) of the spatial scale. However, we found that the relationship was higher at the peak than at the end of the flowering period. This pattern could be related to the contrast (difference in flower availability between similar areas but not to aggregation (distribution of the flower source). The application of the spatio-temporal scaling approach can help understanding the patterns of plant-hummingbird relationships.

Resumen. – Los colibríes están obligados a consumir néctar floral para cubrir sus necesidades energéticas, polinizando en el proceso hasta el 15% de las especies de plantas en una comunidad. Teóricamente, un área con mayor disponibilidad de flores tendrá mayor actividad de colibríes comparada a otra con menor disponibilidad. En este estudio, usando experimentos naturales desarrollados en un paisaje xerófito del centro este mexicano, analizamos con un enfoque de escalamiento espacio-temporal la relación entre la actividad del Colibrí Orejiblanco (*Hylocharis leucotis*) y la abundancia de flores de *Castilleja tenuiflora* y *Bouvardia ternifolia*. Detectamos una relación significativa positiva en los niveles bajos de la escala espacial (0,25, 0,5 y 1 ha), pero no en altos (2 a 4 ha). Sin embargo, encontramos que dicha relación es más amplia en el pico de floración (la detectamos en tres niveles) que al final de la floración (sólo la detectamos un nivel). Este patrón parece estar relacionado al contraste (diferencia entre áreas similares en cuanto a la disponibilidad del recurso), pero no a la agregación (tipo de distribución espacial del recurso flor). La aplicación del escalamiento espacio-temporal puede ayudar a entender en que niveles existen patrones en la relación planta-colibrí. Aceptado el 10 de Diciembre de 2007.

Key words: Spatio-temporal scale, hummingbirds, *Hylocharis leucotis*, White-eared Hummingbird, plant-hummingbird relationship, nectar.

INTRODUCCIÓN

Los colibríes constituyen un grupo de aves que se distribuyen únicamente en el conti-

nente Americano (Schuchmann 1999). Diversos estudios han mostrado que estas aves pueden polinizar cerca del 15% de las especies de angiospermas en una comunidad

vegetal (Buzato *et al.* 2000). La polinización ocurre cuando los colibríes visitan las flores de las especies de plantas que les proveen su alimento principal, el néctar. La mayoría de las especies de colibríes están obligadas a consumir néctar debido a sus altos requerimientos energéticos (Johnsgard 1997). Ellos obtienen el néctar al visitar las estructuras de las plantas que lo producen. Aun cuando existen diversos sitios donde una planta puede producir néctar (e.g., frutos, meristemas), las flores son el sitio comúnmente visitado por los colibríes para obtenerlo.

Las flores son un recurso variable en el tiempo y en el espacio (Feinsinger & Swarm 1982). Aunque es un recurso conspicuo, con distribución agregada y fácil de localizar, normalmente puede ser efímero (e.g., Fleming 1992, Franklin & Noske 1999). El néctar contenido en las flores puede variar entre 20 y 100 veces a lo largo de los años en un mismo sitio (Feinsinger & Swarm 1982, Franklin & Noske 1999) y, en zonas xerófitas, se ha registrado que sitios de menos de 20 m² pueden presentar un cambio abrupto en la cantidad de flores, de cero a miles, en menos de 4 días (Ortiz-Pulido observ. pers.).

Se ha hipotetizado que la abundancia de las flores productoras de néctar determina la actividad de aves nectarívoras en un área. En un sitio en Australia, a diferentes niveles de la escala espacial, se ha encontrado una relación positiva entre abundancia de este tipo de aves y el néctar (Franklin & Noske 1999). Sin embargo, pocas veces la relación abundancia de flores-actividad de colibríes ha sido analizada considerando un enfoque multinivel o de escalamiento (e.g., Arregui 2004, Mauricio 2005; ver revisión en Franklin & Noske 1999).

El escalamiento en ecología es una forma de buscar patrones en los procesos ecológicos con un enfoque multinivel (Wiens 1989). Por ejemplo, en la escala espacial, la relación

“abundancia de flores-actividad de colibríes” podría ser analizada en el nivel de centímetros (e.g., a nivel de flor), metros (e.g., a nivel de planta individual), o decenas de metros cuadrados (e.g., a nivel de parches de vegetación en un paisaje).

El escalamiento considera varios factores que ayudan a explicar el comportamiento de un ser vivo a diferentes niveles de una escala (García & Ortiz-Pulido 2004). Entre estos factores se destacan cuatro: (1) grano y (2) extensión, que son, respectivamente, el nivel más bajo y más alto en el que un organismo puede responder en una escala; (3) contraste, que es el grado de diferencia entre unidades del mismo nivel; y (4) agregación, que indica la distribución (al azar, agregada o uniforme) de unidades de un mismo nivel (Kotliar & Wiens 1990). Una revisión de estudios previos (e.g., Rahbek & Graves 2000, Lara 2006) indica que una especie de colibrí, dependiendo de su conducta y requerimientos, puede tener un grano de centímetros y una extensión de miles de kilómetros. Esto puede ser debido a que el contraste en el recurso (e.g., el número de flores) puede variar en diferentes niveles de la escala espacial, desde el interior de una planta hasta diferir entre regiones de un país o continente (e.g., Buzato *et al.* 2000, Ornelas *et al.* 2002, Díaz 2003, Arregui 2004, Mauricio 2005, Lara 2006, Martínez-García 2006). Debido a sus altos requerimientos energéticos, se puede prever que los colibríes deberían estar en los sitios donde existe más recurso. La mayor abundancia o actividad de colibríes en un sitio puede ser ocasionada también por la agregación del recurso, que varía entre diferentes niveles de la escala que se estudie (Ortiz-Pulido observ. pers.).

En este trabajo consideramos que un área con mayor abundancia de flores tendrá más actividad de colibríes en comparación a un área que tiene menos flores, y que esta relación variará dependiendo del nivel y escala en

que se analiza. Hasta donde sabemos, esta hipótesis no ha sido probada en campo. La hipótesis refleja parcialmente la idea conocida como hipótesis del tamaño de cosecha, que fue planteada en las décadas 70's–80's del siglo pasado (Snow 1971, McKey 1975, Howe & Estabrook 1977, Murray 1987; ver revisión en Ortiz-Pulido & Rico-Gray 2000) para la relación entre abundancia de frutos y aves consumidoras de ellos.

El objetivo de este trabajo es determinar, usando la aproximación de escalamiento, a que niveles de la escala espacial existe una relación entre la actividad de colibríes y la abundancia de flores. Consideramos, por facilidad, sólo a la especie de colibrí con más registros en nuestra área de estudio y a las especies de plantas con más flores en dicho lugar. También nos interesó saber si el momento fenológico (pico de floración o fin de la floración) en que se analiza la relación puede ser vinculado a los resultados encontrados. Hipotetizamos que la cantidad de flores disponibles en un sitio determina la actividad de los colibríes, pero que esta relación variará dependiendo del nivel en la escala espacial en que sea analizada la relación y del momento fenológico en que la relación sea estudiada, siendo positiva cuando existe más disponibilidad de flores y tanto el contraste como la agregación sean altos.

MÉTODO

Área de estudio. El trabajo se realizó en las cercanías de la ciudad de Pachuca, Hidalgo, México (98°46'00"–98°21'42"O y 20°09'28"–25°00'57" N; 2350–2500 m s.n.m.; INEGI 1998). El clima en la zona es marcadamente estacional, con una época de lluvias, de Marzo a Agosto, y otra de sequía de Septiembre a Febrero. La temperatura media anual es de 14.7°C y la precipitación media anual de 378,9 mm (INEGI, 1998). El tipo de vegetación dominante en la zona es el matorral xerófilo,

caracterizado por presentar plantas anuales y cactáceas de tallos suculentos de géneros como *Opuntia*, *Myrtillocactus* (Fam. Cactaceae) y *Agave* (Agavaceae) (UAEH-COEDE, 2000). En la zona o cercanías de esta se han registrado (Villada 1873, Arregui 2004, Mauricio 2005, Ortiz-Pulido & Martínez-García 2006) 26 especies de plantas cuyas flores son visitadas por 10 especies de colibríes (*Colibri thalassinus*, *Cynanthus latirostris*, *Hylocharis leucotis*, *Lampornis clemenciae*, *Eugenes fulgens*, *Calothorax lucifer*, *Archilochus colubris*, *Selasphorus platycercus*, *S. rufus* y *S. sasin*). La presencia de colibríes y flores en la zona sigue una estacionalidad marcada, con ausencia casi total de colibríes y flores de Noviembre a Marzo y con mayor abundancia de Abril a Octubre (Mauricio 2005). El pico de abundancia para colibríes y plantas se da entre Mayo y principios de Septiembre de cada año, teniendo valores bajos antes y después de estas fechas (Mauricio 2005, A. L. Martínez-García com. pers.). En 2006, la especie de colibrí con más registros en la zona de estudio fue el Colibrí Orejiblanco (*H. leucotis*) (9–10 cm de tamaño) y las especies de plantas con más flores fueron *Castilleja tenuiflora* y *Bouvardia ternifolia* (Ortiz-Pulido observ. pers.). Se ha registrado al Colibrí Orejiblanco visitando las flores de estas especies en la zona y lugares aledaños (Arregui 2004, Mauricio 2005, Martínez-García 2006, Lara 2006). En el periodo de estudio estuvieron presentes al menos otras tres especies de colibríes en la zona que, en orden de abundancia decreciente, fueron *C. lucifer* (9–10 cm de tamaño), *E. fulgens* (11–13,5 cm) y *A. colubris* (8,5–9,5 cm), pero todos con mucho menor abundancia que el Colibrí Orejiblanco. Diversos estudios (ver Ornelas *et al.* 2002, Lara 2006) han sugerido que, en colibríes, el tamaño determina la dominancia entre especies, y que esta dominancia se traduce en el grado en que cada especie establece territorios y usa un recurso.

Especies de estudio. El Colibrí orejiblanco es una especie de tamaño mediano (3,2 a 3,6 g) que habita zonas entre los 1200–3500 m s.n.m. Se distribuye comúnmente en montañas desde el límite de Arizona hasta Nicaragua. En México se encuentra en tierras altas de Sonora, Chihuahua, San Luís Potosí y Tamaulipas hacia el Sur hasta Chiapas. La línea blanca en la oreja es una de las marcas principales para determinar en campo a esta especie, la cabeza se observa negra a distancia. Como sonido, entre otras notas, emite un grave y claro tink, tink, tink, que suena como una campana pequeña o un cascabeleo metálico (Peterson & Chalif 1989, Howell & Webb 1995, Johnsgard 1997, Williamson 2001, Howell 2003) y que en la zona permite distinguirlo auditivamente de otras especies de colibríes (Ortiz-Pulido observ. pers.). En la zona de estudio se le ha visto alimentarse de flores de las plantas *Bowardia ternifolia* (Rubiaceae), *Castilleja tenuiflora*, *Penstemon campanulatus*, *P. roseus* (Scrophulariaceae) y *Salvia coccinea* (Lamiaceae) (Arregui 2004, Mauricio 2005). Durante el periodo de estudio, las dos primeras fueron las más abundantes.

Castilleja tenuiflora se distribuye en el Valle de México, en altitudes de 2300 a 3300 m. Es común y abundante, y se localiza en bosque de coníferas y de encino, en matorrales y pastizales, así como en bordes de cultivo y orillas de caminos (Calderon & Rzedowski 2001). Es una planta herbácea perenne con tallos erectos muy ramificados, hojas sésiles y levemente auriculadas en la base, ápice agudo y piloso, con numerosas flores, pedicelos de 3 a 5 (10) mm de largo, de ápice agudo teñido de rojo, corola de 3 a 4,5 cm de largo, de color amarillo a ligeramente anaranjado, gálea verdosa, de 1,55 a 2 cm de largo; anteras de 2 a 3 mm de largo; estilo de 3 a 4 cm de largo, estigma bilobulado; cápsula ovoide, de 9 a 14 mm de largo (Calderon & Rzedowski 2001). En la zona de estudio, cada flor vive cerca de 4 días, teniendo en promedio 0,47 ml de néctar y una

riqueza energética media de 1,776 kJoules/ml (Arregui 2004, O. Barreto y A. L. Martínez-García. com. pers.).

Bowardia ternifolia se distribuye en el Valle de México, en altitudes de 2250 a 3000 m. Se localiza en bosques, matorrales y pastizales, pero preferentemente en lugares perturbados (Calderon & Rzedowski 2001). Es una planta herbácea perenne, de 0,3 a 1,5 m de altura; ramas papiloso-hipídulas, hojas por lo común verticiladas, 3 a 4 por nodo, estipulas pequeñas, pecíolos de 0,5 a 11 mm. de largo; inflorescencia generalmente en forma de sima terminal de 3 a 40 flores, pedicelos de 2 a 14 mm de largo; corola tubular de color salmón, rojo o naranja, con pelos papilosos blancos pero de ápices rojos, el tubo de 5 a 30 mm de largo, lóbulos ovados de 1,5 a 3,5 mm de largo; anteras de 2 a 4 mm de largo; capsulas de 4,5 a 9 mm de largo y 5 a 10 mm de ancho, glabras o algo papilosas (Calderon & Rzedowski 2001). En la zona de estudio, cada flor vive cerca de 4 días, tiene en promedio 0,7 ml de néctar y una riqueza energética media de 2,595 kJoules/ml (Arregui 2004, O. Barreto y A. L. Martínez-García com. pers.).

Trabajo de campo. El estudio se realizó en el año 2006. Los muestreos se llevaron a cabo en dos épocas, en el pico de floración (Julio) y a finales de la época de floración (Septiembre).

En campo se delimito un cuadrante de 400 x 400 m, que fue dividido en 64 subcuadros de 50 x 50 m (0,25 ha). Estos subcuadros fueron permanentemente marcados. En las dos temporadas (pico y fin de la floración), en cada subcuadro, se tomaron datos sobre la actividad del Colibrí Orejiblanco y la abundancia de flores de *C. tenuiflora* y *B. ternifolia*. Para el Colibrí Orejiblanco se anotó por subcuadro el número de registros visuales y auditivos ocurridos en 10 min y la hora de muestreo. El muestreo, realizado de 07:00 a 11:00 h, fué llevado a cabo simultáneamente por cuatro personas capacitadas en la deter-

minación de las especies de colibríes en el área, y en el método utilizado. Los 64 subcuadros fueron muestreados en una mañana en cada fecha (Julio y Septiembre). Para las plantas, se contabilizaron, por especie por subcuadro, el número de flores maduras viables (i.e., turgentes y con la corola abierta) en el 50% del área (0,125 ha) de cada subcuadro. El muestreo de plantas fue realizado simultáneamente por seis personas, llevando a cabo la labor en 2 días, iniciando el mismo día en que se hizo el muestreo de colibríes.

Como algunas variables de la vegetación pueden determinar la presencia de una especie de ave (e.g., Whitmore 1975, 1977; Block *et al.* 1987, Bergin 1992, Canterbury *et al.* 2000, Parkes *et al.* 2003, Newmark 2006), y estas variables podrían estar explicando la presencia de los colibríes en un área, en cada subcuadro se determinó la estructura de la vegetación y se probó su relación con el número de registros de colibríes. Se registró la altura máxima de las plantas presentes, los estratos presentes (herbáceo, arbustivo y arbóreo), y cobertura por estrato. Para determinar la cobertura por estrato, se establecieron, dentro de cada subcuadro, cuatro áreas de 6 x 6 m. En cada una se determinó el porcentaje del área cubierta por herbáceas, arbustos o árboles. Los valores finales de cobertura para cada estrato por subcuadro fueron obtenidos promediando los cuatro valores en las áreas de 6 x 6 m.

Análisis estadísticos. Para determinar si existía una relación entre la actividad del Colibrí Orejiblanco (número de registros) y el número de flores disponibles de *C. tenuiflora* y *B. ternifolia*, se realizaron análisis de regresión múltiple, considerando la actividad de colibríes como la variable dependiente. La relación fue puesta a prueba en varios niveles de la escala espacial (0,25, 0,5, 1, 2, y 4 ha). Para el nivel de 0,25 ha se contó con 64 repeticiones (i.e., lo que resulta de dividir las 16 ha en cuadros de 50 x 50 m), para el nivel de 0,5 ha con 32, para el

de 1 ha con 16, para el de 2 ha con 8, y para el de 4 ha con 4. Los datos para cada nivel por arriba de 0,25 ha se determinaron obteniendo la media de los valores de los niveles inferiores, uniéndose pares de subcuadros contiguos; por ejemplo, uniéndose pares de cuadros de 0,25 ha, obtuvimos 32 medias, uno por cada cuadrante de 0,5 ha; uniéndose pares de subcuadros de 0,5 ha obtuvimos 16 medias, correspondientes a los 16 cuadrantes de 1 ha; etc. Se hizo lo mismo para obtener los datos de abundancia de flores a diferentes niveles de la escala espacial. Los valores de la estructura de la vegetación se integraron a las regresiones múltiples para determinar su efecto en el número de registros de colibríes.

Para determinar si las variables de registro de colibríes y abundancia de flores se distribuían normalmente en cada nivel de la escala espacial (0,25, 0,5, 1, 2 y 4 ha), se hicieron pruebas de χ^2 de bondad de ajuste a estas variables. Cuando los datos no se distribuyeron normalmente, se usó el programa Genstat (VSN Internacional 2006) para correr regresiones con variable de respuesta Poisson. La distribución Poisson se presenta comúnmente en datos resultantes de conteo (Crawley 1993), como fue en nuestro caso. Cuando existió sobredispersión en los datos, se ajustó el valor del parámetro escalar (Crawley 1993).

El contraste de ambas especies de plantas en cada nivel se determinó usando el coeficiente de variación, una medida ya ocupada antes en estudios similares (e.g., García & Ortiz-Pulido 2004). La agregación se determinó como el porcentaje de cuadros sin flores por nivel. Los niveles más agregados (con valores cercanos a cero) fueron aquellos en que ninguno de sus cuadros componentes estuvo vacío (i.e., al menos tuvieron una flor), y los menos agregados aquellos niveles donde hubo muchos cuadros vacíos (valores de cercanos a uno).

Para determinar la existencia de autocorrelación espacial en la variable dependiente

TABLA 1. Relación establecida entre los registros del Colibrí Orejiblanco (*Hylocharis leucotis*) y la abundancia de flores de dos especies de plantas (*Castilleja tenuiflora* y *Bouvardia ternifolia*) a diferentes niveles de la escala espacial (de 0,25 a 4 ha) en dos épocas (pico y fin de la floración). Se indica también la existencia de autocorrelación espacial en los datos del Colibrí Orejiblanco y el contraste y la agregación detectados para los recursos (abundancia de flores de cada especie de planta) en cada nivel analizado.

Época y nivel espacial	Devianza ¹	P	gl	r ²	Autocorrelación espacia	Contraste		Agregación	
					(Prueba Mantel) ²	<i>C. tenuiflora</i>	<i>B. ternifolia</i>	<i>C. tenuiflora</i>	<i>B. ternifolia</i>
Pico de floración									
0,25	6,36	0,001*	62	0,24	No, r(AB) = 0,015, P = 0,441	1,13	0,79	0,25	0
0,5	3,91	0,008*	30	0,36	Si, r(AB) = 0,11, P = 0,002*	0,93	0,65	0,16	0
1,0	6,36	0,006*	14	0,64	No, r(AB) = 0,17, P = 0,058	0,78	0,55	0	0
2,0	5,98	0,058	6	0,92	No, r(AB) = 0,29, P = 0,146	0,75	0,52	0	0
4,0	0,09	0,97	2	1,0	No, r(AB) = 0,27, P = 0,800	0,55	0,50	0	0
Fin de floración									
0,25	0,02	0,99	62	0,01	No, r(AB) = 0,01, P = 0,502	1,78	1,76	0,55	0,31
0,5	1,11	0,34	30	0,19	Si, r(AB) = -0,07, P = 0,021*	1,56	1,42	0,43	0,22
1,0	3,52	0,039*	14	0,40	No, r(AB) = -0,18, P = 0,057	1,28	1,15	0,19	0
2,0	0,29	0,836	6	0,35	No, r(AB) = 0,16, P = 0,397	1,19	0,90	0	0
4,0	0,16	0,92	2	0,69	No, r(AB) = 0,05, P = 0,667	0,69	0,71	0	0

¹ANOVAs para datos con distribución Poisson.

²Para cada resultado se indica si existe o no una autocorrelación espacial y el valor estimado de la prueba de Mantel, r(AB).

*I indica los valores significativos.

(i.e., número de registros del Colibrí Orejiblanco) se realizaron pruebas de Mantel ocupando el programa XLstat (Addinsoft 2007). Estas pruebas se realizaron en cada nivel espacial analizado (de 0,25 a 4 ha). Se consideró que no existió autocorrelación espacial cuando la $P > 0,05$. En caso de detectar autocorrelación espacial se analizó si los residuales de las regresiones tenían autocorrelación espacial (nuevamente tomando $P > 0,05$). Cuando esto paso, se usaron modelos de regresión espacial implementados en el paquete Spdep de R (Bivand 2007) para analizar dichos datos.

RESULTADOS

Se registraron en total 99 avistamientos (38 visuales y 61 auditivos) del Colibrí Orejiblanco, 76 durante el pico de floración y 13 en el final de la floración. Se contaron 13 116 flores maduras de *C. tenuiflora* (11 979 en el pico y 1137 al final) y 20 966 flores de *B. ternifolia* (19 814 en el pico y 1152 al final). Las flores de *C. tenuiflora* y *B. ternifolia* constituyeron el 94% y 36% de todas las flores disponibles para colibríes en el pico y fin de la floración, respectivamente, en la zona.

Prácticamente ninguna de las variables de la estructura de la vegetación, ni la hora de muestreo del subcuadro, explico significativamente el número de registros del Colibrí Orejiblanco, tanto en el pico como en el final de la floración. Las excepciones fueron las coberturas herbácea y arbustiva que estuvieron correlacionadas con la abundancia de Colibrí Orejiblanco al final de la floración al nivel de 0,25 ha (ANOVA para datos con distribución Poisson, $\chi^2 = 6,02$, $P = 0,01$ y $\chi^2 = 5,53$, $P = 0,02$, respectivamente)

Los registros del Colibrí Orejiblanco no estuvieron autocorrelacionados espacialmente en ningún nivel de la escala espacial (Prueba de Mantel), tanto en el pico como en el fin de la floración, salvo en el nivel de 0,5

ha para ambas épocas.

Encontramos que la relación entre registros de colibríes y la abundancia de flores varía entre los niveles de la escala espacial y depende también del momento fenológico (pico o fin de la floración) en que se hace el muestreo. En el pico de la floración, en los niveles 0,25, 0,5 y 1 ha, la relación resultó significativamente positiva (Tabla 1), pero no se detectó una relación significativa en los niveles de 2 y 4 ha (aunque en el nivel de 2 ha, esta relación casi fue significativa; Tabla 1). Durante el pico de floración, la relación existente entre los registros de colibríes y la abundancia de flores es más intensa al escalar hacia arriba el nivel, de 0,25 ha al de 2 ha (las r^2 , respectivamente, son 0,24, 0,36, 0,64 y 0,82; Tabla 1). En los tres primeros niveles (0,25 a 1 ha) la interacción de las dos especies de plantas esta relacionada significativamente con el número de registros de colibríes; esto no ocurrió en ningún otro caso. Al final de la floración, no existió una relación significativa en ningún nivel, salvo en 1 ha (Tabla 1).

El contraste en el recurso flor decreció, tanto en el pico como en el final de la floración, desde el nivel más bajo (0,25 ha) hasta el nivel más alto (4 ha; Tabla 1). La agregación no presento un patrón detectable, salvo que casi en todos los casos, en niveles bajos fue alto, y en niveles altos fue cero (Tabla 1).

DISCUSIÓN

En este trabajo encontramos que la relación entre el número de registros del Colibrí Orejiblanco y la abundancia de las flores de *C. tenuiflora* y *B. ternifolia* varía dependiendo del nivel en la escala espacial en la que se analiza, y que esta relación también varía dependiendo del momento fenológico en que es muestreado el sistema. Este patrón esta correlacionado con el contraste, pero no con la agregación del recurso flor.

En nuestro estudio, en el pico de floración, el Colibrí Orejiblanco responde positivamente y significativamente a la abundancia de flores en tres niveles de la escala espacial (de 0,25 a 1 ha). Sin embargo, por arriba de estos niveles, no existe una relación significativa y, además, al final de la época de floración, no fue posible detectar una respuesta tan amplia (i.e., a varios niveles). Se ha hipotetizado que los colibríes en niveles bajos de la escala espacial responden a factores bióticos, pero en niveles más altos responden a factores abióticos (Rahbek & Graves 2000). En un estudio previo, Rahbek & Graves (2000) encontraron que, a nivel subcontinental, la riqueza de colibríes podía ser predicha por arriba de los 10 000 km² si se consideraban factores abióticos. Franklin & Noske (1999) encontraron en Australia que la abundancia de *Philemon citreogularis* (un ave especialista en consumo de néctar) estuvo relacionada con la disponibilidad de néctar a nivel de metros (árbol), centenas de metros (transecto) y kilómetros (paisaje). García & Ortiz-Pulido (2004), estudiando aves frugívoras, encontraron que la actividad de aves que consumen frutos de *Juniperus communis* (Cupresaceae) en el norte de España esta relacionada a un factor biótico (abundancia de frutos) en niveles bajos de la escala espacial, pero en niveles más altos a un factor abiótico (separación en kilómetros de los picos de las montañas donde se alimentan estas especies). En nuestro caso parece que estamos viendo una respuesta del Colibrí Orejiblanco a un factor biótico (abundancia de flores) a niveles bajos de la escala espacial (0,25 a 1 ha), pero que no tiene efecto, o comienza a perder su efecto, en niveles altos (por arriba de 2 ha). Con los datos e información que tenemos del área en el periodo de estudio, no nos es posible determinar si están afectando al sistema algunos factores abióticos en estos últimos niveles de la escala espacial. Esto sería interesante de analizar en estudios futuros.

La variabilidad en la respuesta del Colibrí Orejiblanco a la abundancia de flores posiblemente tenga que ver con el grano y extensión (Wiens 1989) de la especie. Es muy probable que en el pico de floración el Colibrí Orejiblanco tenga un grano bajo (< 0,25 ha) y una extensión alta (cerca a las 2 ha), siendo capaz de detectar diferencias en la disponibilidad de flores en diferentes niveles de la escala espacial (en nuestro caso de 0,25 a 1 ha); pero cuando la disponibilidad de flores disminuye su grano y extensión desaparecen o se funden, y sólo es posible detectarlas en un sólo nivel (1 ha). Esto probablemente tiene que ver con el contraste, i.e., con la diferencia entre sitios cercanos en cuanto a la abundancia del recurso. En ambas épocas (pico y fin de la floración), a niveles bajos de la escala espacial, 0,25 a 1 ha, el contraste es alto (i.e., existen sitios con muchas flores y sitios con pocas), contrario a lo que pasa en niveles altos, donde áreas de 2 ha o más presentan un número de flores similar. Si esta relación es cierta, querría decir que el Colibrí Orejiblanco es capaz de detectar diferencias en la disponibilidad del recurso flor a varios niveles de la escala espacial evaluando el contraste que existe entre parches de flores, prefiriendo estar en sitios con más flores. Esta hipótesis podría ser probada experimentalmente en el futuro, variando la disponibilidad y contraste de flores en el ambiente.

En nuestro estudio no encontramos relación entre la agregación de flores y la actividad de colibríes. Esto tal vez se deba a que no existió un patrón claro en el comportamiento de la agregación al cambiar de nivel. Sólo en los dos niveles más bajos (0,25 y 0,5 ha) tuvimos valores que comparar, por arriba de ellos el valor de la agregación fue comúnmente cero (Tabla 1). En estudios futuros sería bueno evaluar experimentalmente si la agregación tiene un efecto en la actividad de los colibríes a diferentes niveles de la escala espacial.

En resumen, en este estudio detectamos una relación entre el número de registros del Colibrí Orejiblanco y la abundancia de las flores de *C. tenuiflora* y *B. ternifolia* en niveles bajos de la escala espacial (0,25, 0,5 y 1 ha), pero no en altos (2 a 4 ha), que dicha relación es más amplia en el pico de floración (cuando se detecto en tres niveles) en comparación a lo que ocurre al final de la floración (donde se detecto en un sólo nivel), y que este patrón esta relacionado al contraste pero no a la agregación del recurso flor. En el futuro sería interesante estudiar la relación considerando varios niveles de la escala temporal (e.g, semanas, meses y años) y de la jerarquía ecológica (e.g, individuo, población y comunidad), pues posiblemente este enfoque nos permitirá entender mejor el comportamiento de los colibríes cuando estos deben decidir donde forrajear y se enfrentan a una variabilidad espacial de su recurso a diferentes niveles de muchas escalas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Alba D. Roldan Islas, Ana Laura Martínez-García, Andrea Willnhammer, Jorge Valencia Hervert, Isai García Paredes y Mildred A. Ortiz Guevara por su ayuda en el trabajo de campo, a Paulina González e Ivan Jiménez por su ayuda para analizar la autocorrelación espacial de los datos, a Carlos Lara, Román Díaz y María del Coro Arizmendi por una revisión a una versión inicial de este escrito. JVH contó con apoyo de la Academia Mexicana de Ciencias para realizar una estancia de investigación en la UAEH durante la cual apoyo este estudio. Agradecemos igualmente a PROMEP por apoyar la compra de materiales, a la UAEH (proyecto PII-34A), CONABIO (proyecto AS010) y SEMARNAT-CONACYT (proyecto SEMARNAT-202-CO1-248/A-1) por apoyos económicos para llevar a cabo el trabajo de campo.

REFERENCIAS

- Addinsoft. 2007. XLstat versión 2007.5. Addinsoft España, Barcelona, España.
- Arregui, A. L. 2004. ¿A qué nivel de la escala espacial seleccionan los colibríes su área de forrajeo? Tesis de Maestría, Univ. Autónoma de Madrid, Madrid, España.
- Bergin, T. 1992. Habitat selection by the Western Kingbird in western Nebraska: a hierarchical analysis. *Condor* 94: 903–911.
- Block, W., K. Whit, & M. Morrison. 1987. On measuring bird habitat: Influence of observer variability and sample size. *Condor* 89: 241–251.
- Buzato, S., M. Sazima, & I. Sazima. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32: 824–841.
- Bivand, R. 2007. Spdep package version 0.4-2. Internet: <http://cran.r-project.org/src/contrib/Descriptions/spdep.html>.
- Calderón de Rzedowski, G., & J. Rzedowski. 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de ecología A C., CONABIO, Xalapa, Veracruz, México.
- Canterbury, G., T. Martín, D. Petit, L. Petit, & D. Bradford. 2000. Bird communities and habitat as ecological indicators of forest condition in regional monitoring. *Conserv. Biol.* 14: 544–558.
- Crawley, M. J. 1993. GLIM for ecologist. Blackwell Scientific Publications, Londres, RU.
- Díaz, S. A. 2003. Variación espacio-temporal en la relación colibrí-planta a escalas y niveles múltiples. Tesis de licenciatura, Departamento de Química y Biología, Univ. de las Américas-Puebla, Cholula, Puebla, México.
- Feinsinger, P., & L. A. Swarm. 1982. Ecological release, seasonal variation in food supply, and the hummingbird *Amazilia tobaci* on Trinidad and Tobago. *Ecology* 63: 1574–1587.
- Fleming, T. H. 1992. How do fruit- and nectar-feeding birds and mammals track their food resources? Pp. 355–391 in Hunter, M. D., T. Ohgushi, & P. W. Price (eds.). Effects of resource distribution on animal-plant interaction. Academic Press, San Diego, California.
- Franklin, D. C., & R. A. Noske. 1999. Birds and nectar in a monsoonal woodland: correlations at three spatio-temporal scales. *Emu* 99: 15–28.

- García, D., & R. Ortiz-Pulido. 2004. Patterns of resource tracking by avian frugivores at multiple spatial scales: two case studies on discordance among scales. *Ecography* 27: 187–196.
- Howe, E. F., & G. F. Estabrook. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *Am. Nat.* 111: 817–832.
- Howell, S. N. G. 2003. *Hummingbirds of North America, the photographic guide*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Howell, S. N. G., & S. Webb. 1995. *Guide to the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford Univ. Press, Oxford, RU.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 1998. *Cartografía del Estado de Hidalgo*. Aguascalientes, Aguascalientes, México.
- Johnsgard, P. A. 1997. *The hummingbirds of North America*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Kotliar, N. B., & J. A. Wiens. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59: 253–260.
- Lara, C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* 13: 23–29.
- McKey, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. Pp. 159–191 *in* Gilbert, L. E., & P. H. Raven (eds.). *Coevolution of animals and plants*. Univ. of Texas Press, Austin, Texas.
- Martínez-García, V. 2006. *Interacciones colibrí-planta en tres tipos de vegetación de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México*. Tesis de licenciatura, Centro de Investigaciones Biológicas, Univ. Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, Hidalgo, México.
- Mauricio, E. 2005. *Interacción colibrí-planta: variación espacial en un matorral xerófilo de Hidalgo, México*. Tesis de licenciatura, Centro de Investigaciones Biológicas, Univ. Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, Hidalgo, México.
- Murray, K. G. 1988. Avian seed dispersal of three Neotropical gap-dependent plants. *Ecol. Monogr.* 58: 271–298.
- Newmark, W. 2006. A 16-year study of forest disturbance and understory birds community structure and composition in Tanzania. *Conserv. Biol.* 20: 122–134.
- Ornelas, J. F., M. Ordano, A. Hernández, J. C. López, L. Mendoza, & Y. Perroni. 2002. Nectar oasis produced by *Agave marmorata* Roehl. (Agavaceae) lead to spatial and temporal segregation among nectarivores in the Tehuacán Valley, México. *J. Arid Environ.* 52: 37–51.
- Ortiz-Pulido, R., & V. Martínez-García. 2006. A breeding female Lucifer Hummingbird (*Calothorax lucifer*) with iridescent chin feathers. *J. Field Ornithol.* 77: 71–73.
- Ortiz-Pulido, R., & V. Rico-Gray. 2000. The effect of spatio-temporal variation in understanding the fruit crop size hypothesis. *Oikos* 93: 523–528.
- Parkes, D., G. Newell, & D. Cheal. 2003. Assessing the quality of native vegetation: The ‘habitat hectares’ approach. *Ecol. Manage. Rest.* 4: 29–38.
- Peterson, R. T., & E. L. Chalif. 1989. *Aves de México*. Editorial Diana, México, D.F., México.
- Rahbek, C., & G. R. Graves. 2000. Detection of macro-ecological patterns in South American hummingbirds is affected by spatial scale. *Proc. R. Soc. Lond.* 267: 2259–2265.
- Snow, D. 1971. Evolutionary aspects of fruit eating birds. *Ibis* 113: 194–202.
- Schuchmann, K. L. 1999. Family Troquilidae (hummingbirds). Pp. 468–680 *in* del Hoyo, J., A. Elliott, & J. Sargatal (eds.). *Handbook of the birds of the world*. Volume 5: Barn-owls to hummingbirds. Lynx Edicions, Barcelona, España.
- UAEH-COEDE (Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo y Consejo Estatal de Ecología). 2000. *Ordenamiento ecológico territorial del Pachuca-Tizayuca*. UAEH-COEDE, Gobierno del Estado de Hidalgo, Pachuca, Hidalgo, México.
- Villada, M. M. 1873. Troquilidos del Valle de México, su descripción y sinonimia adoptada por el profesor John Gould, con algunas notas sobre sus costumbres. *Naturaleza* 2: 339–369.
- VSN International. 2006. *GenStat (general Statistic Software)*. VSN Internacional, Oxford, RU.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Func. Ecol.* 3: 385–397.
- Williamson, S. L. 2001. *Hummingbirds of North*

- America. Houghton Mifflin Co, New York, New York.
- Whitmore, R. 1975. Habitat ordination of passerine birds of the Virgin River Valley, southwestern Utah. *Wilson Bull.* 87: 65–74.
- Whitmore, R. 1977. Habitat partitioning in a community of passerine birds. *Wilson Bull.* 89: 253–265.

