



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS
ECOLOGÍA

**EFFECTO DE LA CAPACIDAD DIGESTIVA SOBRE UNA COMUNIDAD DE
COLIBRÍES**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

OMAR MAYA GARCÍA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

**DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD, CENTRO DE
INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS.**

COMITÉ TUTOR:

**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA, FACULTAD DE ESTUDIOS
SUPERIORES IZTACALA.**

DR. JORGE HUMBERTO VEGA RIVERA, INSTITUTO DE BIOLOGÍA.

MÉXICO, D.F.

NOVIEMBRE, 2014



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.



Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente.-

Por medio de la presente, me permito informar a usted, que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 22 de septiembre de 2014, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de **Maestro en Ciencias Biológicas** del alumno **Omar Maya García** con número de cuenta **512027058** con la tesis titulada: **"Efecto de la capacidad digestiva sobre una comunidad de colibríes"** bajo la dirección del **Dr. Jorge Ernesto Schondube Friedewold**:

Presidente:	Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez
Vocal:	Dr. Jorge Israel Ayala Berdón
Secretario:	Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Suplente:	Dr. Jorge Humberto Vega Rivera
Suplente:	Dr. Víctor Arroyo Rodríguez

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 15 de octubre de 2014


Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado de Ciencias Biológicas de la UNAM, por la gran oportunidad que me brindo de haber realizado mis estudios de Maestría en su Programa de Posgrado en Ciencias Bilógicas.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, CONACYT, por la beca que me otorgo para realizar mis estudios de Maestría.

Agradezco al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica, PAPIIT, número de proyecto IN-205413, por el financiamiento que me brindo para el desarrollo de mi trabajo de campo.

Agradezco al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado, PAEP, por el apoyo financiero que me brindaron para mi estancia de investigación en el Hummingbird Monitoring Network 2013 Internship Program, en Arizona, Estados Unidos, y el XII Congreso para el Estudio y Conservación de las Aves en México.

Finalmente, agradezco a los miembros del comité tutor, integrado por el Dr. Jorge Ernesto Schondube Friedewold, Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, y Dr. Jorge Humberto Vega Rivera, por su invaluable apoyo a la presente tesis.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Mi sincero agradecimiento a mi amigo y director de tesis, Dr. Jorge Schondube, por su confianza para la realización de este proyecto, y su apoyo incondicional al mismo, tanto en la parte de campo, como en la escrita y de análisis de datos, dando como resultado una tesis de alta calidad de la cual me siento muy orgulloso. También, por la excelentes discusiones sobre música y los momentos de muchas risa, gracias Chon!

Mi sincero agradecimiento al Biólogo José Villa, director del Parque Nacional Nevado de Colima, por las facilidades otorgadas en el trabajo de campo, y por su aportación con los datos climáticos del Nevado.

Mi agradecimiento total a todos mis amigos y colegas que me apoyaron en campo: Chon, Clau, Pau, Mariano, Luz, Jorgito, Mariana, Leonel, Rafa, Adrián, Elisa, Gabriel y Caheri. No solamente por su invaluable apoyo en la obtención de datos en campo, sino también, por compartir días fríos y de lluvia, maravillosas comidas, noches de fogata, y momentos de gran convivencia y mucha risa en el Nevado de Colima.

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	3
1. INTRODUCCIÓN.....	4
2. OBJETIVOS.....	7
3. ANTECEDENTES.....	8
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
4.1. Sitio de estudio.....	12
4.2. Captura de datos.....	13
4.2.1. Ganancia de peso corporal.....	13
4.2.2. Dominancia conductual de los miembros de la comunidad de colibríes.....	15
4.2.3. Densidad de especies de colibríes.....	16
4.3. Análisis de datos.....	16
4.3.1. Capacidad de ganancia de peso.....	16
4.3.2. Variación en la capacidad de ganancia de peso entre muestreos.....	17
4.3.3. Capacidad digestiva.....	18
4.3.4. Consumo de azúcar.....	18
4.3.5. Grado de dominancia conductual.....	19
4.3.6. Densidad de especies de colibríes.....	19
4.3.7. Relaciones entre la capacidad digestiva, la capacidad de ganancia de peso corporal, y las variables ecológicas de una comunidad de colibríes.....	19
5. RESULTADOS.....	21
5.1. Relaciones entre ganancia de peso (ΔM_{corp}), ganancia de peso máxima (Gp_{max}), y la constante de ganancia de peso (Cp)	21

5.2. Capacidad de ganancia de peso corporal de colibríes.....	22
5.3. Variación en la capacidad de ganancia de peso entre meses de muestreo.....	24
5.4. Variables ecológicas (dominancia conductual y densidad de especies.....	25
5.5. Relaciones entre la capacidad digestiva, la capacidad de ganancia de peso corporal, y las variables ecológicas de la comunidad de colibríes	25
6. DISCUSIÓN.....	40
6.1. Capacidad de ganancia de peso de colibríes.....	41
6.2. Tiempo requerido por los colibríes para ganar de peso.....	46
6.3. Diferencias en la capacidad de ganancia de peso entre cautiverio y campo.....	48
6.4. Variación en la capacidad de ganancia de peso entre meses de muestreo en campo.....	50
6.5. Variación en la capacidad de ganancia de peso entre meses de muestreo en cautiverio.....	51
6.6. Relación entre la capacidad digestiva y la capacidad de ganancia de peso corporal de los colibríes, e implicaciones sobre variables ecológicas	53
7. CONCLUSIONES.....	56
8. LITERATURA CITADA.....	58

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1.....	27
Tabla 2.....	28
Tabla 3.....	29
Tabla 4.....	30
Tabla 5.....	31
Figura 1.....	32
Figura 2.....	34
Figura 3.....	35
Figura 4.....	36
Figura 5.....	37
Figura 6.....	38
Figura 7.....	39

RESUMEN

Los colibríes se especializan en el consumo de néctar floral, y pueden producir reservas de grasas a partir del azúcar contenida en el néctar ingerido. Estas reservas de grasa son después utilizadas a corto y mediano plazo en actividades que requieren grandes cantidades de energía, tales como sobrevivir a eventos climáticos extremos, mudar plumas, reproducirse y/o migrar. Por lo cual, la capacidad de ganancia de peso corporal de los colibríes tiene importantes implicaciones ecológicas. En nuestro estudio, determinamos la capacidad de ganancia de peso corporal de los miembros de una comunidad de colibríes, bajo un escenario con fuentes de alimento *ad libitum* y sin competencia (cautiverio), y bajo un escenario con competencia y fuentes de alimento limitadas (campo). Obtuvimos dos variables de ganancia de peso: 1) la ganancia de peso máxima en gramos (Gp_{max}), que es el punto en el cual el colibrí llega a su ganancia de peso máxima, y 2) la constante de ganancia de peso (Cp), que representa el tiempo en minutos requerido para alcanzar la mitad de la ganancia máxima de peso. En cautiverio, *Hylocharis leucotis* fue la especie que presentó la mayor capacidad de ganancia de peso porcentual, siendo esta ganancia de $12.33 \pm 4.55 \%$ ($Gp_{max} = 0.46 \pm 0.17$ g), y *Eugenes fulgens* fue la especie que gana peso más rápidamente ($Cp = 43.55 \pm 23.65$ min). En campo, igual manera, *H. leucotis* fue la especie que presentó la mayor capacidad de ganancia de peso porcentual, siendo esta ganancia de 23.59% ($Gp_{max} = 0.88$ g), y también fue la especie que gana peso más rápidamente ($Cp = 65$ min). Encontramos que la capacidad digestiva de los colibríes estuvo relacionada en forma positiva y significativa con su ganancia de peso máxima (Gp_{max}) en cautiverio, sugiriendo que la capacidad de los colibríes para procesar el alimento ingerido afecta el peso máximo que pueden ganar. Finalmente, encontramos relaciones negativas significativas entre la densidad de especies de colibríes y la constante de ganancia de peso tanto en cautiverio

como en campo. Esto sugiere que los colibríes que ganan peso a mayor velocidad pueden disponer de más energía para la búsqueda de alimento, lo cual puede aumentar su supervivencia y verse reflejado en sus densidades.

ABSTRACT

Hummingbirds specialize in using floral nectar as food. They can produce fat reserves from the sugars present in the nectar they ingested to use as fuel for activities that require large amounts of energy like molting, breeding, migrating or surviving extreme weather events. Therefore, the capacity of hummingbirds to gain body-mass has important ecological implications. We determined the capacity to gain body-mass of the members of a hummingbird community under two conditions: 1) “captivity” a scenario with *ad libitum* food resource and no competition, and 2) “normal field conditions” a scenario with limited food resources and competition. We determined two variables of body-mass gain: 1) the maximum weight gain in grams ($G_{w_{max}}$), and 2) the constant of weight gain (C_w), that represents the time required in minutes to reach half of the maximum weight gain. In the captivity scenario, *Hylocharis leucotis* was the species that presented the higher percentage weight gain ($12.33 \pm 4.55 \%$, $G_{w_{max}} = 0.46 \pm 0.17$ g), and *Eugenes fulgens* was the species that gained body-mass faster ($C_w = 43.55 \pm 23.65$ min). Under field conditions, *H. leucotis* also was the species that presented the higher percentage weight gain (23.59% , $G_{p_{max}} = 0.88$ g), and was the species that gained body-mass faster ($C_w = 65$ min). We found that the digestive capacity of hummingbirds was related positively and significantly with the maximum weight gain ($G_{w_{max}}$) in captivity, suggesting that the capacity of hummingbirds to process ingested nutrients affects the maximum weight they can gain. Finally, we found a negative and significant relationship between the density of species of hummingbirds and the speed at which they gain weight both in captivity and in the field, suggesting that the hummingbirds which gain weight faster can have more energy for foraging, increasing their survival probabilities, and affecting their densities.

1. INTRODUCCIÓN

Los colibríes se especializan en el consumo de néctar floral para satisfacer sus demandas energéticas (Stiles y Wolf, 1970; Colwell, 1973; Feinsinger, 1976; Paton y Collin, 1989), suplementando su dieta con pequeños artrópodos para obtener proteína (Des Grages, 1979; Rensen *et al.* 1986; Stiles, 1995). El néctar es químicamente simple y fácil de asimilar, pero como recurso alimenticio no es constante en el tiempo y espacio, fluctuando dramáticamente tanto en calidad como en abundancia en respuesta a factores ambientales (Wolf, 1970; Stiles, 1975, 1980; Feinsinger y Colwell, 1978). Debido a sus altas demandas energéticas, y a la variación en disponibilidad de alimento a la que hacen frente, los colibríes viven en el límite de un balance energético negativo (Powers y Nagy, 1988; Weathers y Stiles, 1989; Powers y Conley, 1994). Para asegurar reservas de energía los colibríes acumulan grasa (Carpenter *et al.*, 1983, 1993; Hiebert, 1993; Powers *et al.*, 2003). La grasa actúa como la principal fuente de energía en estos animales cuando el néctar no está disponible o tiene baja calidad (Carpenter *et al.*, 1983, 1993; Hiebert, 1993; Powers *et al.*, 2003).

La capacidad de los colibríes para ganar peso corporal en forma de grasa es afectada tanto por factores intrínsecos como extrínsecos. Los factores intrínsecos incluyen los siguientes atributos fisiológicos: 1) asimilación y metabolismo de carbohidratos (King, 1972; Powers, 1991), 2) tasa y gasto metabólico (King, 1972; Hainsworth, 1978; Powers, 1991; Hiebert, 1993), 3) tasa de deposición de grasa (Powers, 1991; Carpenter *et al.*, 1993; Hiebert, 1993; Powers *et al.*, 2003), 4) ciclos hormonales (Hiebert, 1993; Powers *et al.*, 2003), y 5) uso de torpor (Carpenter y Hixon, 1988; Carpenter *et al.*, 1993; Hiebert, 1993; Powers *et al.*, 2003). Los factores extrínsecos que afectan la ganancia de peso corporal a

través de limitar el suministro de energía incluyen: 1) la calidad y la abundancia del néctar y sus tasas de producción (Carpenter *et al.*, 1983, 1993; Calder y Contreras-Martínez, 1993; Powers *et al.*, 2003), 2) variaciones en factores ambientales como temperatura, humedad y precipitación que afectan tanto la producción de néctar como el metabolismo de los colibríes (Carpenter y Hixon, 1988), 3) duración del fotoperiodo y sus efecto sobre los ciclos hormonales (Carpenter y Hixon, 1988; Hiebert, 1993), 4) el comportamiento de forrajeo de los colibríes (Carpenter *et al.*, 1983; Powers *et al.*, 2003), y 5) la competencia por recursos alimenticios, tanto a nivel intraespecífico como interespecífico (Carpenter *et al.*, 1983; Powers *et al.*, 2003).

Existen claras interacciones entre los factores intrínsecos y extrínsecos que afectan la deposición de grasa y la ganancia de peso corporal en colibríes. Sin embargo, sabemos poco sobre las implicaciones ecológicas de estas interacciones en comunidades de colibríes. Los colibríes pueden usar la energía ingerida principalmente en dos formas: Primero, como reservas de grasa para confrontar situaciones futuras a corto y mediano plazo en que los factores extrínsecos actúan en una forma negativa. Esta energía puede ser usada para soportar la normotermia nocturna, o en otras actividades que requieran grandes cantidades de energía tales como la muda, la reproducción y/o la migración (King, 1972; Carpenter *et al.*, 1993; Hiebert, 1993; Powers *et al.*, 2003). Segundo, pueden usar el azúcar inmediatamente después de ser ingerida como combustible para actividades que requieren alto gasto energético tales como el vuelo suspendido durante el forrajeo de néctar floral (Suarez *et al.*, 2011; Welch y Suarez, 2007, 2008), o construir reservas de grasa a corto plazo como combustible para cubrir el costo de comportamientos agresivos como los

relacionados con el establecimiento y defensa de territorios de alimentación (Carpenter *et al.*, 1983; Powers *et al.*, 2003).

En este estudio planteamos las siguientes preguntas: 1) ¿Cuál es la capacidad de ganancia de peso corporal de los diferentes miembros de la comunidad de colibríes? 2) ¿varía esta capacidad entre diferentes meses del año?, 3) ¿cómo afectan los factores intrínsecos (fisiología digestiva) y los factores extrínsecos (disponibilidad de recursos, competencia entre las especies, dominancia conductual) la capacidad para ganar peso?, y 4) como se relacionan la capacidad de ganancia de peso con atributos ecológicos de los miembros de una comunidad de colibríes? La capacidad digestiva controla la capacidad máxima de ingestión y procesamiento de nutrientes presentes en el néctar, afectando el consumo volumétrico de colibríes (McWhorter y Martínez del Río, 2000; Schondube, 2012). Por lo tanto, planteamos las siguientes hipótesis: 1) las especies que tengan una mayor capacidad digestiva, tendrán una mayor capacidad para ganar peso corporal, 2) las especies dominantes conductualmente, tendrán una mayor capacidad de ganar peso que las especies subordinadas, especialmente ante un situación de recursos limitados, y 3) los individuos con altas capacidades de construir reservas de grasa deberían tener mayores tasas de supervivencia, incrementando sus abundancias.

2. OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar las relaciones entre la capacidad digestiva, la capacidad para ganar peso corporal (construcción de reserva de grasa), y los atributos ecológicos de los miembros de una comunidad de colibríes.

Objetivos particulares

1. Determinar la capacidad de ganancia de peso corporal de los diferentes miembros de una comunidad de colibríes.
2. Evaluar la relación entre la capacidad digestiva de colibríes y su capacidad de ganancia de peso.
3. Determinar si la capacidad de ganancia de peso de los colibríes cambia entre meses de muestreo.
4. Evaluar la existencia de una relación entre el grado de dominancia conductual de colibríes y su capacidad de ganancia de peso.
5. Determinar la relación entre la capacidad de ganancia de peso con la densidad de los miembros de una comunidad de colibríes.

3. ANTECEDENTES

Los colibríes (familia Trochilidae), son un grupo de aves muy diverso, con alrededor de 330 especies descritas (Schuchmann, 1999; Arizmendi y Berlanga, 2014), y tienen una alta importancia ecológica en los ecosistemas terrestres al ser eficientes polinizadores. Debido a su alta diversidad, su importancia ecológica, y su dependencia por recursos florales, tradicionalmente los colibríes han sido utilizados como modelos en estudios de ecología de comunidades. En las últimas décadas, han surgido estudios enfocados en las energéticas y procesos fisiológicos de los colibríes, particularmente en sus capacidades digestivas y renales (Diamond *et al.*, 1986; Karasov y Diamond, 1988; McWhorter y Martínez del Rio, 2000; Levey y Martínez del Rio, 2001; Suarez y Gass, 2002). Sorprendentemente, solamente en muy pocos trabajos se han estudiado las capacidades de ganancia de peso corporal y de construcción de reservas de grasa de los colibríes, a pesar de que la grasa actúa como la principal fuente de energía para los colibríes cuando el néctar es poco abundante o de baja calidad.

Por mucho tiempo, la principal dificultad para estudiar los pesos corporales de colibríes, fue la ausencia de un método adecuado para medir los pesos en campo sin manipular directamente a las aves. Carpenter *et al.* (1983) fueron los primeros en lograr medir los pesos de los colibríes en campo por medio de una percha conectada a una balanza. De este modo, lograron medir los pesos de los individuos de una población de *Selasphorus rufus* en un sitio de reabastecimiento de energía en Sierra Nevada, California, y relacionaron sus capacidades de ganancia de peso con el tamaño de sus territorios de alimentación. Carpenter *et al.* (1983) encontraron que los colibríes que ganan más peso tienden a establecer y defender territorios de alimentación más grandes en términos de

número de flores. En un trabajo posterior, Carpenter *et al.* (1993), midiendo los pesos de *S. rufus* por medio de una percha conectada a una balanza, encontraron que *S. rufus* tiene una capacidad de ganancia de peso de 66.6 % de su peso inicial (2 g), y que esta ganancia de peso ocurre en dos fases, una fase inicial de lenta ganancia de peso por acumulación de agua y proteína, seguida de una fase de rápida de ganancia de peso por acumulación de grasa.

Por medio de medir el peso de individuos colectados en redes, Calder y Contreras-Martínez (1993), y Schondube *et al.* (2004), determinaron la capacidad de ganancia de peso de las poblaciones de dos especies de pequeños colibríes migratorios en sus áreas de hibernación en México. Calder y Contreras-Martínez (1993) encontraron que *Selasphorus platycercus*, incrementa su peso corporal durante el día en un 10.96 % (equivalente a una ganancia de peso de 0.34 g), y Schondube *et al.* (2004), determinaron que *S. rufus*, en incrementa su peso corporal durante el día en un 13.33% (equivalente a una ganancia de peso de 0.40 g).

En otros trabajos se logró medir los pesos de los colibríes bajo condiciones de cautiverio, relacionando la capacidad de ganancia de peso de los colibríes con su metabolismo y uso de torpor. Hiebert (1993) realizó mediciones de peso corporal y uso de torpor de individuos de *S. rufus* bajo temperatura y fotoperiodo controlados, similares a los que enfrentan en campo, y fuente de alimento *ad libitum*, durante un periodo de 12 meses. Hiebert (1993), encontró una variación estacional en la ganancia de peso corporal y uso de torpor, siendo significativamente mayores en otoño que en primavera y verano, cuando ocurre la migración de estas aves en campo, sugiriendo que el uso de torpor es una

estrategia que permite a los colibríes conservar sus reservas de grasa acumuladas para soportar el vuelo migratorio.

Finalmente, Powers *et al.* (2003) determinaron la capacidad de ganancia de peso de tres especies de colibríes residentes del oeste de Arizona (*Lampornis clemenciae*, *Eugenes fulgens*, y *Archilochus alexandri*), relacionándolo con sus tasas metabólicas y frecuencia de uso de torpor. Las mediciones de ganancia de grasa fueron directas. Las aves fueron capturadas y colocadas dentro de una cámara de respirometría a una temperatura ambiental de 25°C durante 24 horas donde fueron alimentadas con una solución de sacarosa al 25 % peso/volumen, y posteriormente fueron sacrificadas para la medición de su grasa corporal total. De este modo, Powers *et al.* (2003) encontraron que la especie territorial *L. clemenciae* tuvo la mayor acumulación de grasa y pocas veces entro en torpor, mientras que *E. fulgens* y *A. alexandri*, ambas especies no territoriales, acumularon una menor cantidad de grasa, y usaron torpor más frecuentemente. El trabajo de Powers *et al.* (2003) sugiere que la territorialidad tiene un beneficio energético, ya que las especies territoriales son capaces de acumular más grasa a través de asegurar recursos alimenticios más abundantes y de mayor calidad que las especies no territoriales o ruteras, las cuales usan torpor con mayor frecuencia en respuesta a sus bajas reservas de grasa.

En la actualidad, no existe un trabajo donde se haya relacionado la fisiología digestiva de los colibríes, con su capacidad de ganancia de peso corporal a nivel de comunidad. En el presente trabajo, relacionamos la capacidad digestiva de los miembros de una comunidad de colibríes con su capacidad de ganancia de peso corporal, en términos del

peso máximo que pueden ganar y del tiempo que requieren para ganarlo, y relacionamos esta capacidad de ganancia de peso con variables ecológicas.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Sitio de estudio

El presente estudio fue realizado en el Nevado de Colima, un volcán inactivo que conforma la montaña de mayor altura del occidente de México, y la sexta a nivel nacional (4,260 m.s.n.m.; INEGI, 2010). Esta montaña está localizada en la parte suroeste de la Faja Volcánica Transmexicana (19° 33' 45" y 19° 30' 40" N y 103° 36' 30" y 103° 37' 30" W), en el estado de Jalisco. El clima en la región es altamente estacional, con una intensa estación lluviosa de junio a octubre, y una prolongada estación seca de noviembre a mayo con bajas temperaturas durante los meses de invierno, y frentes fríos que producen la caída ocasional de nieve entre noviembre y enero. Los principales tipos de vegetación incluyen: bosque de pino-encino, bosque de pino, bosque de niebla, bosque de oyamel, matorral alpino, pastizal alpino, y tundra alpina (Des Granges, 1979; Calder y Contreras-Martínez, 1993; CONANP, 2006; Schondube, 2012).

Nuestro sitio de estudio está localizado en la ladera noreste de la montaña a 3,194 m.s.n.m. La vegetación del sitio incluye una combinación de matorrales alpinos de los géneros *Salvia*, *Ribes* y *Senecio*, con pastizales de los géneros *Festuca* y manchones dispersos de alisos (*Alnus*) en las laderas expuestas, y bosques de pino y oyamel en las zonas de cañadas. La comunidad de colibríes en nuestro sitio de estudio está compuesta por 15 especies de colibríes. Ocho especies son residentes durante todo el año (*Amazilia beryllina*, *Amazilia violiceps*, *Atthis heloisa*, *Colibri thalassinus*, *Eugenes fulgens*, *Hylocharis leucotis*, *Lampornis amethystinus*, y *Lampornis clemenciae*), y siete son migratorias invernales de larga distancia (*Archilochus alexandri*, *Archilochus colubris*, *Calypte costae*, *Selasphorus platycercus*, *Selasphorus rufus*, *Selasphorus sasin*, y *Stellula*

calliope; Calder y Contreras-Martínez, 1993; Schondube, 2012; Arizmendi y Berlanga, 2014; Maya-García datos no publicados). Las principales especies de plantas con flores que los colibríes utilizan para alimentarse en el sitio incluyen *Salvia elegans*, *S. gesneriflora*, *Ribes ciliatum* y *Senecio angulifolius* (Schondube, 2012).

4.2. Captura de datos

Visitamos nuestro sitio de estudio cuatro veces durante un año. Cada visita duró una semana. Dos de las cuatro ocasiones de muestreo correspondieron a la estación lluviosa (septiembre del 2012 y agosto del 2013), y dos con la estación seca del año (noviembre del 2012 y enero del 2013). Las condiciones climáticas variaron entre meses de muestreo. Durante la estación lluviosa la temperatura varió de 1 a 15 °C, con tormentas todos los días durante la tarde. En la estación seca la temperatura varió de -2 a 11 °C, y no hubo precipitación. Durante agosto y septiembre, la comunidad de colibríes estuvo compuesta solamente de las especies residentes, mientras que en noviembre y enero, en adición a estas, estuvieron presentes las especies migratorias de larga distancia (Des Granges, 1979; Calder y Contreras-Martínez, 1993).

4.2.1. Ganancia de peso corporal

Para determinar la capacidad de ganancia de peso corporal de las diferentes especies de colibríes, tomamos datos de colibríes mientras se enfrentaban a una de dos condiciones: 1) un escenario con fuente de alimento *ad libitum* y sin competencia (cautiverio), y 2) un escenario con competencia y fuente de alimento limitada (condiciones normales). Las aves en ambos escenarios se mantuvieron en las mismas condiciones ambientales (temperatura y humedad).

Para determinar la capacidad de ganancia de peso de colibríes bajo el escenario de alimento *ad libitum* y sin competencia (cautiverio), capturamos colibríes usando redes de niebla (luz de malla de 24 mm, 12 × 2.5 m). Las aves capturadas las identificamos usando las guías de campo de National Geographic (1987), Howell y Web (1995), Sibley (2000), y Howell (2003), determinamos su edad, sexo y condición corporal, les medimos la cuerda alar, peso corporal, y las marcamos en las rectrices. Una vez colectados estos datos, las transferimos a condiciones de cautiverio.

Los colibríes se mantuvieron por un día en cajas cubicas (35 cm frente × 35 cm lado × 35 cm altura) en un bioterio de campo diseñado para mantenerlos aislados del frío. Cada caja tuvo una única percha y un bebedero con una solución de sacarosa (20% peso/volumen). En estas cajas, nosotros entrenamos a los colibríes para usar los bebederos. Los colibríes que no aprendieron a alimentarse por sí mismos fueron alimentados y liberados. Los colibríes que aprendieron a alimentarse de los bebederos presentes en sus jaulas, fueron mantenidos durante la noche y usados el siguiente día para obtener datos de ganancia de peso corporal. Estas aves fueron transferidas al amanecer del día siguiente a jaulas de vuelo (2 m frente × 2 m lado × 2.5 m altura) localizadas bajo condiciones normales de campo. Cada jaula de vuelo tenía un bebedero con solución de sacarosa (20% peso/volumen) y solamente una percha conectada a una balanza de campo (Balanza Scout Pro SC2020, capacidad 0.01 g). Medimos el peso corporal de cada colibrí durante cada hora de las 07:30 a.m. hasta las 16:30 p.m., y cuantificamos la cantidad de alimento que las aves ingirieron al final del experimento.

Para medir la capacidad de ganancia de peso corporal bajo el escenario con competencia y fuente de alimento limitada (condiciones normales), capturamos colibríes usando redes de niebla desde el amanecer hasta las 16:30 p.m. Usamos diez redes de niebla (luz de malla de 24 mm, 12 × 2.5 m) distribuidas aleatoriamente en un parcela de 2 hectáreas de vegetación natural. La ubicación de las redes estuvo determinada por un programa de monitoreo que existe en nuestro sitio de estudio desde 1995 (ver Calder y Contreras-Martínez, 1993; Schondube *et al.*, 2004). Identificamos cada ave capturada con guías de campo, y determinamos su edad y sexo, medimos sus depósitos de grasa, presencia y extensión de la muda corporal y de plumas de vuelo, desgaste de plumas de vuelo, presencia de parásitos, cuerda alar, y peso corporal. Cada ave fue marcada en las rectrices, a través de cortar con unas tijeras de disección la porción distal de la rectriz externa del lado derecho del ave, y posteriormente el ave fue liberada. Marcamos a las aves para estar seguros de que a cada individuo se le tomaron datos una sola vez.

4.2.2. Dominancia conductual de los miembros de la comunidad de colibríes

Para determinar el grado de dominancia conductual de cada especie de colibrí con respecto a los otros miembros de la comunidad, colocamos pares de colibríes de diferentes especies dentro de una jaula de vuelo (2 m frente × 2 m lado × 2.5 m altura) que tenía un único bebedero con una solución de sacarosa (20% peso/volumen). Realizamos observaciones de las dos aves para determinar la existencia de comportamientos agresivos y en el caso de una pelea, registramos que especie inicio la agresión y que especie ganó la pelea. La observación focal para cada par de individuos tuvo una duración aproximada de 10-15 minutos. Después de cada observación focal liberamos a las aves. Realizamos 15

observaciones para cada combinación de especies presentes en el sitio en cada uno de los periodos de muestreo usando diferentes individuos.

4.2.3. Densidad de especies de colibríes

Para calcular la densidad de especies de colibríes, empleamos el método de puntos de conteo con estimación de distancias. Establecimos 10 puntos de conteo a lo largo de un sendero que abarcaba nuestro sitio de estudio y áreas adyacentes, separados entre sí por una distancia de 250 m. Los muestreos en puntos de conteo fueron realizados entre el amanecer y las 11:00 a.m. En cada punto, observamos a las aves por 10 minutos con la ayuda de binoculares. Cada ave observada fue registrada una sola vez, determinando la distancia al observador utilizando un distanciometro (Distanciometro Yardage Pro Scout 20-0001).

4.3. Análisis de datos

4.3.1. Capacidad de ganancia de peso

Debido a que todos los animales no sésiles presentan un peso máximo que su cuerpo puede soportar, sus tasas de ganancia de peso no son lineales. Estas presentan una forma asintótica, en la cual hay una fase inicial donde ocurre una ganancia rápida de peso, tras la cual se alcanza el peso máximo que se mantiene, hasta que la grasa es utilizada para cubrir demandas energéticas (Calder, 1974). Por lo tanto, analizamos la tasa de ganancia de peso de los colibríes utilizando una rutina de modelación no lineal basada en la cinética enzimática de Michaelis-Menten. De este modelo no lineal obtuvimos dos variables que explican la ganancia de peso: 1) ganancia de peso máxima en gramos (Gp_{max}), que es el punto en el cual el colibrí llega a su asíntota de ganancia de peso, y 2) la constante de ganancia de peso (Cp) que representa el tiempo en minutos requerido para alcanzar la mitad

de la ganancia máxima de peso. Esto fue medido utilizando datos individuales para colibríes en cautiverio, y datos de la población en campo.

Adicionalmente, determinamos la capacidad de ganancia neta de peso de los colibríes (ΔM_{corp}), que representa el cambio de peso corporal en gramos de cada especie de colibrí entre el amanecer, y el momento que obtuvo su peso máximo. Para los datos de cautiverio, calculamos ΔM_{corp} como la diferencia entre el valor de peso final y el peso medido de cada individuo antes de iniciar el experimento. Por lo tanto, para cautiverio obtuvimos un valor de ΔM_{corp} para cada individuo y lo promediamos. En contraste, para los datos de campo, estimamos ΔM_{corp} como la diferencia entre el dato de peso final (el último individuo pesado en el día) y el primer valor de peso (el primer individuo pesado en el día). Como estos valores se obtuvieron utilizando todos los datos de una salida de campo, solo obtuvimos un valor por especie/mes de muestreo.

4.3.2. Variación en la capacidad de ganancia de peso entre muestreos

Para determinar si la capacidad de ganancia de peso de cada especie de colibrí (en términos de Gp_{max} , Cp y ΔM_{corp}) bajo el escenario de alimento *ad libitum* y sin competencia (cautiverio) varió entre meses de muestreo, comparamos los datos de los diferentes individuos entre meses utilizando una prueba de Wilcoxon por medio del programa JMP (versión 9.0).

Para determinar si hubo cambios en la capacidad de ganancia de peso de cada especie de colibrí bajo el escenario de alimento limitado y competencia (campo), transformamos los datos utilizando logaritmos para linearizar las curvas de ganancia de

peso y las comparando utilizando un análisis de covarianza (ANCOVA; JMP ver. 9.0). Para este análisis, a diferencia del realizado con los datos de cautiverio, solamente usamos los datos de peso corporal medidos en campo.

4.3.3. Capacidad digestiva

Los valores de capacidad digestiva fueron tomados de Schondube y Martínez del Rio (2004), Schondube (2012), y Schondube (datos no publicados). En estos trabajos, la capacidad digestiva fue medida como el consumo máximo de néctar de cada especie de colibrí por medio del modelo matemático de digestión de sacarosa descrito a detalle por McWhorter y Martínez del Rio (2000) y Martínez del Rio *et al.* (2001). En el presente trabajo, usamos los valores de actividad de la sacarasa (V_{\max} total o tasa máxima de hidrolisis de sacarosa a lo largo del intestino en $\mu\text{mol}/\text{min}$), una de las variables usadas en el modelo matemático de digestión de sacarosa, como medida de la capacidad digestiva de las diferentes especies.

4.3.4. Consumo de azúcar

Determinamos la cantidad de azúcar ingerida en gramos a través de multiplicar el consumo volumétrico (ml) de néctar ingerido por cada individuo de colibrí utilizado en los experimentos de cautiverio, por la concentración de la solución que ingirió (20% peso/volumen). La cantidad de azúcar ingerida en gramos la convertimos en energía de azúcar ingerida (kJ de carbohidrato).

4.3.5. Grado de dominancia conductual

Con los datos de comportamiento, determinamos el grado de dominancia conductual de cada especie de colibrí con respecto a los otros miembros de la comunidad, por medio de un índice de dominancia, donde el grado de dominancia de cada especie es la relación entre el número de encuentro agresivos ganados y el número de encuentro agresivos totales en que la especie estuvo involucrada (15 encuentros para cada especies).

4.3.6. Densidad de especies de colibríes

Para calcular la densidad de colibríes, utilizamos los datos de detecciones con estimaciones de distancias obtenidos en los muestreos de puntos de conteo, y los analizamos utilizando el programa Distance versión 6.0 (Buckland *et al.*, 2001). Obtuvimos el valor de densidad de cada especie para cada mes seleccionando el modelo que presentó el menor valor de criterio de información de akaike (AIC, por sus siglas en Ingles; Akaike, 1974). Los valores de densidad para cada especie entre los diferentes meses de muestreo fueron promediados.

4.3.7. Relaciones entre la capacidad digestiva, la capacidad de ganancia de peso corporal, y las variables ecológicas de una comunidad de colibríes

Para determinar la relación entre la capacidad de ganancia de peso corporal de los colibríes y los factores intrínsecos, en específico con su capacidad digestiva, realizamos análisis de regresión lineal simple, entre la capacidad digestiva de los colibríes de datos tomados de la literatura (Schondube y Martínez del Rio, 2004; Schondube, 2012; Schondube, datos no publicados) y los valores de capacidad de ganancia de peso obtenidos en este estudio (Gp_{max} y Cp), tanto en cautiverio como en campo, utilizando el programa JMP ver. 9.0.

Para determinar las relaciones entre la capacidad de ganancia de peso corporal de los colibríes y los factores extrínsecos, comparamos tanto la capacidad de ganancia de peso máxima en gramos (Gp_{max}), como el tiempo requerido en minutos para alcanzar la mitad de la ganancia máxima de peso (Cp) entre cautiverio y campo. Finalmente, para determinar las relaciones entre la capacidad de ganancia de peso corporal de los colibríes con los atributos ecológicos de la comunidad de colibríes, realizamos análisis de regresión lineal simple, entre los valores de capacidad de ganancia de peso obtenidos en este estudio (Gp_{max} y Cp) y las variables ecológicas (dominancia conductual y densidad de especies), tanto en cautiverio como en campo, utilizando el programa JMP ver. 9.0.

5. RESULTADOS

5.1. Relaciones entre ganancia de peso (ΔM_{corp}), ganancia de peso máxima (Gp_{max}), y la constante de ganancia de peso (Cp)

En nuestro estudio, obtuvimos dos variables para explicar la capacidad de ganancia de peso corporal de colibríes en términos de la cantidad de peso que estos pueden ganar: 1)

ΔM_{corp} , que representa el cambio de peso corporal en gramos de cada especie de colibrí entre el amanecer, y el momento que obtiene su peso máximo, calculado a partir de valores reales, y 2) la ganancia de peso máxima en gramos (Gp_{max}), que es el punto en el cual el colibrí llega a su asíntota de ganancia de peso, obtenida a partir de un ajuste no lineal de los datos experimentales (Tabla 1). Mientras que ΔM_{corp} nos indica la tasa de cambio de peso durante un día por medio de restar el valor de peso al amanecer del peso de las aves al final del día o de un experimento, Gp_{max} al ser un ajuste de los datos de ganancia de peso por unidad de tiempo, nos permitió determinar no solamente la ganancia máxima de peso, sino también, el tiempo que es necesario para alcanzarla.

Para entender qué tan bueno fue el ajuste del modelo no lineal a los datos de ganancia de peso que utilizamos para calcular Gp_{max} , llevamos a cabo un análisis de correlación entre las dos variables que utilizamos para evaluar la ganancia de peso (ΔM_{corp} y Gp_{max}). Encontramos que las dos variables de capacidad de ganancia de peso estuvieron altamente correlacionadas ($r= 0.9107$, $P= 0.0002$). La pendiente de esta relación fue de 1.04. Debido a que Gp_{max} no se ve influenciada por los valores más extremos de peso, que pueden deberse a la ingesta de alimento previa a las mediciones de peso de los colibríes, y que por lo tanto puede deberse al peso de la comida ingerida y no a una ganancia de peso

en forma de grasa, consideramos que esta variable es la que mejor puede explicar la capacidad de ganancia de peso de los colibríes.

Para determinar la efectividad de nuestro ajuste no lineal de ganancia de peso (Gp_{max}) para representar la ganancia de peso real (ΔM_{corp}), comparamos la pendiente de la relación entre estas dos variables con una pendiente hipotética de valor de 1.0 utilizando un análisis de ANCOVA. El análisis mostró que ambas pendientes fueron estadísticamente iguales ($t_{3,24} = -0.37$; $P = 0.7130$). Finalmente, un análisis de regresión lineal simple entre Gp_{max} y la constante de ganancia de peso (Cp) que representa el tiempo en minutos requerido para alcanzar la mitad de la ganancia máxima de peso, revelo que estas dos variables no están relacionadas entre sí ($y = 0.3248 + 0.0004x$, $R^2 = 0.01$, $P = 0.7174$).

5.2. Capacidad de ganancia de peso corporal de colibríes

Capturamos y determinamos la capacidad de ganancia de peso de solamente 9 especies de colibríes, de las 15 especies de colibríes que se han documentado en nuestro sitio de estudio (Calder y Contreras-Martínez, 1993; Schondube, 2012; Maya-García datos no publicados). En la Tabla 1 mostramos los valores de capacidad de ganancia de peso corporal, en términos de Gp_{max} y Cp , ambas variables obtenidas utilizando un modelo no lineal basado en la cinética enzimática de Michaelis-Menten, y ΔM_{corp} estimada a partir de valores reales no modelados, para nueve especies de colibríes en cautiverio (*Archilochus colubris*, *Colibri thalassinus*, *Eugenes fulgens*, *Hylocharis leucotis*, *Lampornis amethystinus*, *Selasphorus platycercus*, *Selasphorus rufus*, *Selasphorus sasin*, y *Stellula calliope*), y seis especies de colibríes en campo (*C. thalassinus*, *E. fulgens*, *H. leucotis*, *L. amethystinus*, *S. platycercus*, y *S. rufus*). En adelante, describiremos nuestros resultados solamente

utilizando los valores de capacidad de ganancia de peso corporal estimados por el ajuste de un modelo no lineal.

En cautiverio, la capacidad de ganancia de peso (en términos de porcentaje de ganancia de peso en gramos con respecto al peso corporal promedio en gramos) varió de $4.49 \pm 1.96 \%$ ($Gp_{max} = 0.32 \pm 0.14$ g) para *E. fulgens* en agosto del 2013, a $12.33 \pm 4.55 \%$ ($Gp_{max} = 0.46 \pm 0.17$ g) para *H. leucotis* en noviembre del 2012 (Tablas 1 y 2). La constante de ganancia de peso (Cp) varió de 43.55 ± 23.65 minutos para *E. fulgens* en agosto del 2013, a 114.52 ± 83.47 minutos para *S. calliope* en noviembre del 2012 (Tabla 1).

En campo, la capacidad de ganancia de peso (en términos de porcentaje de ganancia de peso en gramos con respecto al peso corporal promedio en gramos) varió de 4.21% ($Gp_{max} = 0.30$ g) para *E. fulgens* en noviembre del 2012, a 23.59% ($Gp_{max} = 0.88$ g) para *H. leucotis* en noviembre del 2012 (Tablas 1 y 2). La constante de ganancia de peso (Cp) varió de 65 minutos para *H. leucotis* en enero del 2013, a 110 minutos para *L. amethystinus* en enero del 2013 (Tabla 1).

Encontramos que ciertas especies tienen una mayor capacidad de ganancia de peso en cautiverio que en campo, mientras que otras especies ganaron más peso en campo. En específico, en términos de Gp_{max} , las especies que ganaron más peso en cautiverio que en campo fueron *E. fulgens* (septiembre del 2012), *S. rufus* (noviembre del 2012), y *C. thalassinus* (enero del 2013), mientras que las especies que ganaron más peso en campo que en cautiverio fueron *C. thalassinus* (septiembre del 2012) e *H. leucotis* (noviembre del 2012; Tabla 1). El resto de las especies presentaron la misma capacidad de ganancia de

peso, tanto en cautiverio como en campo durante los diferentes meses de muestreo (Tabla 1).

En términos de la constante de ganancia de peso (Cp), todas las especies requirieron el mismo tiempo para alcanzar la mitad de la ganancia máxima de peso en ambos escenarios para todos los meses, con solo dos excepciones: *C. thalassinus* e *H. leucotis*. Ambas especies ganaron peso más rápido en cautiverio que en campo (ambas en enero del 2013; Tabla 1).

5.3. Variación en la capacidad de ganancia de peso entre meses de muestreo

En el escenario de cautiverio, encontramos diferencias significativas en Gp_{max} entre meses, solamente para *Hylocharis leucotis* (0.46 ± 0.17 g en noviembre del 2012 vs. 0.21 ± 0.10 g en enero del 2013, $P= 0.0274$; Fig. 1). En términos del tiempo requerido para alcanzar la mitad de la ganancia máxima de peso (Cp), de manera similar, solamente encontramos diferencias significativas entre meses para *Colibri thalassinus* (100.71 ± 38.73 min en septiembre del 2012 vs. 49.43 ± 6.92 min en enero del 2013, $P= 0.0247$; Fig. 1).

En el escenario de campo, el análisis de covarianza mostró diferencias significativas únicamente en *Selasphorus platycercus* (noviembre del 2012 vs. enero del 2013; $t_{3,41} = -2.03$, $P= 0.0490$ de un análisis de ANCOVA; Tabla 3, Fig. 2), ganando más peso en noviembre del 2012.

5.4. Variables ecológicas (dominancia conductual y densidad de especies)

Determinamos el grado de dominancia conductual de solamente 9 especies de colibríes, de las 15 especies de colibríes que se han documentado en nuestro sitio de estudio (Calder y Contreras-Martínez, 1993; Schondube, 2012; Maya-García datos no publicados).

Encontramos que la especie que presentó el mayor valor de índice de dominancia fue *Eugenes fulgens* (I.D.= 0.92), seguida de *Archilochus colubris* (I.D.= 0.75), *Hylocharis leucotis* (I.D.= 0.66) y *Colibri thalassinus* (I.D.= 0.53; Tabla 4, Fig. 3). *Selasphorus platycercus* y *Stellula calliope* presentaron el mismo grado de dominancia conductual (I.D.= 0.50; Tabla 4, Fig. 3). Las especies que presentaron los menores valores de dominancia conductual fueron *Selasphorus rufus* (I.D.= 0.20), *Lampornis amethystinus* (I.D.= 0.13), y *Selasphorus sasin* (I.D.= 0.0; Tabla 4, Fig. 3).

Encontramos que la especie dominante en términos de su densidad fue *H. leucotis* (19.44 ± 15.61 ind./ha), seguida de *E. fulgens* (14.25 ± 17.68 ind./ha), *C. thalassinus* (9.97 ± 7.06 ind./ha) y *L. amethystinus* (4.74 ± 0.52 ind./ha; Tabla 4, Fig. 4). Las especies que presentaron los menores valores de densidad fueron las especies migratorias *S. rufus* (4.06 ± 2.44 ind./ha) y *S. platycercus* (2.12 ± 0.70 ind./ha; Tabla 4, Fig. 4).

5.5. Relaciones entre la capacidad digestiva, la capacidad de ganancia de peso corporal, y las variables ecológicas de la comunidad de colibríes

Encontramos una relación positiva y significativa entre la capacidad digestiva de los colibríes y su capacidad de ganancia de peso máxima medida en cautiverio ($R^2 = 0.8226$, $P = 0.0366$), y una relación positiva pero no significativa entre la capacidad digestiva y la capacidad de ganancia de peso máxima medida en campo ($R^2 = 0.7270$, $P = 0.0664$; Fig. 5).

No encontramos relaciones significativas entre la capacidad digestiva de los colibríes y la constante de ganancia de peso medida tanto en cautiverio ($R^2 = 0.0268$, $P = 0.7921$) como en campo ($R^2 = 0.1007$, $P = 0.6027$; Fig. 5). En las Tablas 4 y 5, mostramos los valores de los diferentes atributos de la comunidad de colibríes (fisiología digestiva, capacidad de ganancia de peso corporal y variables ecológicas) que utilizamos en los análisis de regresión lineal simple.

No encontramos relaciones significativas entre el grado de dominancia conductual de los colibríes (medido en cautiverio) y su capacidad de ganancia de peso máxima medida tanto en cautiverio ($R^2 = 0.0131$, $P = 0.8288$) como en campo ($R^2 = 0.0845$, $P = 0.5760$; Fig. 6). Tampoco encontramos relaciones significativas entre el grado de dominancia conductual de los colibríes y la constante de ganancia de peso medida tanto en cautiverio ($R^2 = 0.5011$, $P = 0.1155$) como en campo ($R^2 = 0.4205$, $P = 0.1636$; Fig. 6).

No encontramos relaciones significativas entre la densidad de especies de colibríes (medida en campo a partir de las estimaciones de distancias en puntos de conteo) y su capacidad de ganancia de peso máxima medida tanto en cautiverio ($R^2 = 0.0420$, $P = 0.6966$) como en campo ($R^2 = 0.3093$, $P = 0.2517$; Fig. 7). Sin embargo, encontramos relaciones negativas significativas entre la densidad de las especies de colibríes y la constante de ganancia de peso medida tanto en cautiverio ($R^2 = 0.6777$, $P = 0.0441$) como en campo ($R^2 = 0.6828$, $P = 0.0426$; Fig. 7).

Tabla 1. Valores obtenidos en este estudio de capacidad de ganancia de peso corporal de colibríes (Gp_{max} , Cp y $\Delta Mcorp$) en cautiverio y campo, y valores de la prueba de t para comparar valores de ganancia de peso entre cautiverio y campo. Solamente para cautiverio presentamos los valores promedios \pm desviación estándar.

Fecha	Especie	Gp_{max} (g)			Cp (min)			$\Delta Mcorp$ (g)			
		Cautiverio	Campo	Prueba de t	Cautiverio	Campo	Prueba de t	Cautiverio	Campo	Prueba de t	
sept. 2012	Coth	$n=8$	$n=18$	$t_7 = -7.46$	$n=8$	$n=18$	$t_7 = 1.51$	$n=8$	$n=18$	$t_7 = -6.46$	
		0.47 ± 0.17	0.95	$P=0.0001$	100.71 ± 38.73	80.00	$P=0.1742$	0.49 ± 0.16	0.87	$P=0.0003$	
	Eufu	$n=6$	$n=27$	$t_5 = 2.87$	$n=6$	$n=27$	$t_5 = 1.34$	$n=6$	$n=27$	$t_5 = -1.24$	
		0.53 ± 0.11	0.40	$P=0.0346$	95.13 ± 35.73	75.50	$P=0.2361$	0.56 ± 0.23	0.69	$P=0.2680$	
	Laam	$n=8$	$n=13$	$t_7 = 0.27$	$n=8$	$n=13$	$t_7 = 0.35$	$n=8$	$n=13$	$t_7 = 4.12$	
		0.58 ± 0.30	0.55	$P=0.7891$	93.44 ± 67.89	85.00	$P=0.7354$	0.89 ± 0.43	0.25	$P=0.0045$	
nov. 2012	Arco	$n=4$			$n=4$			$n=4$			
		0.33 ± 0.15			87.64 ± 32.82			0.21 ± 0.13			
	Coth		$n=46$			$n=46$			$n=46$		
			0.95			90.00			0.19		
	Eufu		$n=15$			$n=15$			$n=15$		
			0.30			70.00			0.4		
	Hyle	$n=6$	$n=13$	$t_5 = -5.89$	$n=6$	$n=13$	$t_5 = -0.56$	$n=6$	$n=13$	$t_5 = -6.05$	
		0.46 ± 0.17	0.88	$P=0.0020$	72.37 ± 52.75	84.50	$P=0.5977$	0.36 ± 0.13	0.70	$P=0.0018$	
	Sepl	$n=6$	$n=15$	$t_5 = -0.41$	$n=6$	$n=15$	$t_5 = -2.24$	$n=6$	$n=15$	$t_5 = -3.44$	
		0.30 ± 0.11	0.28	$P=0.6923$	52.66 ± 39.58	89.00	$P=0.0744$	0.23 ± 0.26	0.60	$P=0.0184$	
	Seru	$n=6$	$n=24$	$t_5 = 5.61$	$n=6$	$n=24$	$t_5 = -0.49$	$n=6$	$n=24$	$t_5 = 20.85$	
		0.36 ± 0.07	0.20	$P=0.0025$	70.21 ± 48.48	80.00	$P=0.6419$	0.32 ± 0.03	0.03	$P=0.0001$	
	Stca	$n=2$			$n=2$			$n=2$			
		0.28 ± 0.09			114.52 ± 83.47			0.23 ± 0.09			
	en. 2013	Coth	$n=3$	$n=34$	$t_2 = 12.43$	$n=3$	$n=34$	$t_5 = -6.39$	$n=3$	$n=34$	$t_2 = 3.91$
			0.39 ± 0.02	0.20	$P=0.0064$	49.43 ± 6.92	75.00	$P=0.0236$	0.26 ± 0.07	0.10	$P=0.0594$
		Eufu	$n=5$	$n=5$	$t_4 = 0.22$	$n=5$	$n=5$	$t_5 = -0.04$	$n=5$	$n=5$	$t_4 = 1.77$
			0.52 ± 0.20	0.50	$P=0.8363$	74.34 ± 30.68	75.00	$P=0.9642$	0.46 ± 0.20	0.30	$P=0.1501$
Hyle		$n=5$	$n=11$	$t_4 = 0.53$	$n=5$	$n=11$	$t_4 = -3.44$	$n=5$	$n=11$	$t_4 = -0.37$	
		0.21 ± 0.10	0.19	$P=0.6213$	48.32 ± 10.80	65.00	$P=0.0261$	0.17 ± 0.16	0.20	$P=0.7269$	
Laam		$n=4$	$n=5$	$t_3 = 0.49$	$n=4$	$n=5$	$t_3 = -2.00$	$n=4$	$n=5$	$t_3 = -0.46$	
		0.49 ± 0.19	0.45	$P=0.6573$	59.95 ± 49.87	110.00	$P=0.1384$	0.37 ± 0.28	0.44	$P=0.6728$	
Sepl		$n=2$	$n=27$	$t_1 = 0.38$	$n=2$	$n=27$	$t_1 = -0.16$	$n=2$	$n=27$	$t_1 = -5.54$	
		0.32 ± 0.09	0.30	$P=0.7662$	93.35 ± 14.35	95.00	$P=0.8974$	0.29 ± 0.07	0.60	$P=0.1136$	
Seru		$n=2$	$n=18$	$t_1 = -0.33$	$n=2$	$n=18$	$t_1 = 1.11$	$n=2$	$n=18$	$t_1 = -0.33$	
		0.25 ± 0.10	0.28	$P=0.7952$	94.25 ± 18.26	79.89	$P=0.4662$	0.17 ± 0.19	0.22	$P=0.7952$	
Sesa		$n=2$			$n=2$			$n=2$			
		0.22 ± 0.08			76.94 ± 15.69			0.16 ± 0.04			
ag. 2013		Eufu	$n=2$			$n=2$			$n=2$		
			0.32 ± 0.14			43.55 ± 23.65			0.35 ± 0.04		
		Laam	$n=6$	$n=10$	$t_5 = 0.67$	$n=2$	$n=10$	$t_5 = 0.41$	$n=2$	$n=10$	$t_5 = 2.82$
0.30 ± 0.19			0.25	$P=0.5270$	78.68 ± 22.01	75.00	$P=0.6986$	0.22 ± 0.12	0.08	$P=0.0368$	

Tabla 2. Porcentaje de ganancia de peso de colibríes (Gp_{max} en porcentaje) en relación al peso corporal promedio. Para los datos de cautiverio además mostramos los valores de desviación estándar expresados en porcentaje.

Fecha	Especie	Porcentaje de ganancia de peso	
		Cautiverio	Campo
sept. 2012	<i>C. thalassinus</i>	9.28 ± 3.35	18.77
	<i>E. fulgens</i>	7.44 ± 1.54	5.61
	<i>L. amethystinus</i>	9.89 ± 5.11	
nov. 2012	<i>A. colubris</i>	10.41 ± 4.73	
	<i>C. thalassinus</i>		18.77
	<i>E. fulgens</i>		4.21
	<i>H. leucotis</i>	12.33 ± 4.55	23.59
	<i>S. platycercus</i>	9.06 ± 3.32	8.45
	<i>S. rufus</i>	11.39 ± 2.21	6.32
	<i>S. calliope</i>	10.03 ± 3.22	
en. 2013	<i>C. thalassinus</i>	7.70 ± 0.39	3.95
	<i>E. fulgens</i>	7.30 ± 2.80	7.02
	<i>H. leucotis</i>	5.63 ± 2.68	5.09
	<i>L. amethystinus</i>	8.36 ± 3.24	7.67
	<i>S. platycercus</i>	9.66 ± 2.71	9.06
	<i>S. rufus</i>	7.91 ± 3.16	8.86
	<i>S. sasin</i>	6.79 ± 2.46	
ag. 2013	<i>E. fulgens</i>	4.49 ± 1.96	
	<i>L. amethystinus</i>	5.11 ± 3.24	4.26

Tabla 3. Valores del análisis de covarianza (ANCOVA) para determinar diferencias significativas en la capacidad de ganancia de peso de colibríes entre meses de muestreo en un escenario con fuentes de alimento limitadas y competencia (campo). Solamente la capacidad de ganancia de peso de *Selasphorus platycercus* fue significativamente diferente entre meses de muestreo.

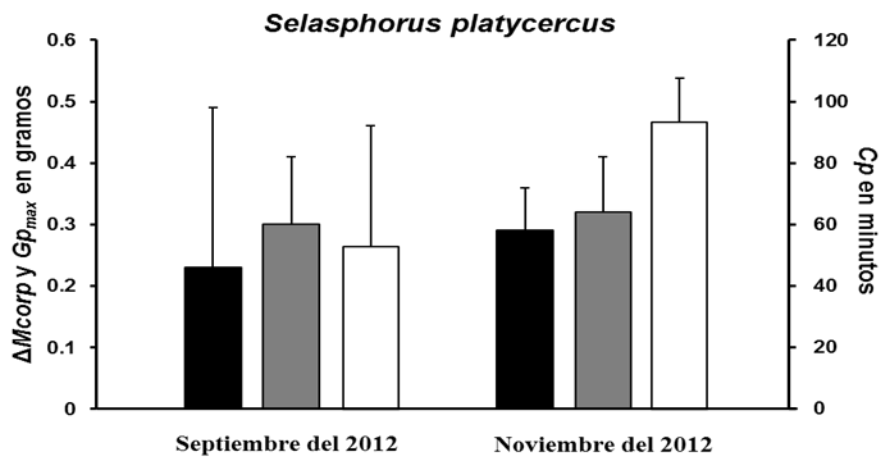
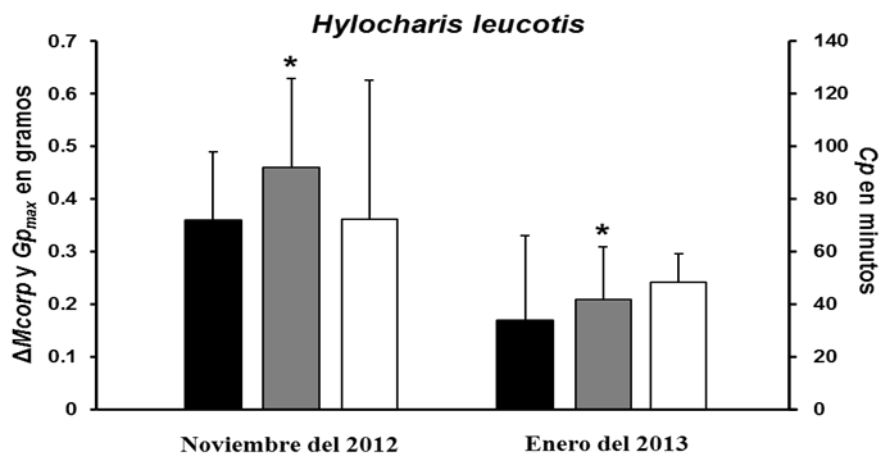
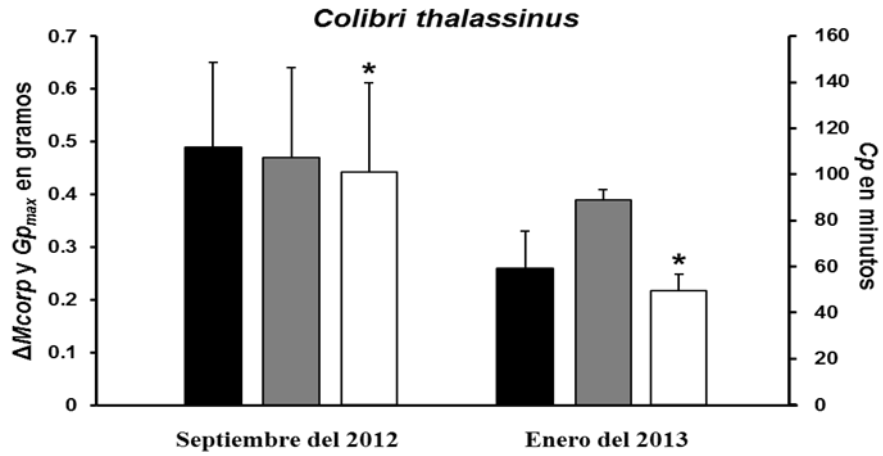
Especie	Meses de muestreo	Valores del ANCOVA
<i>C. thalassinus</i>	septiembre vs. noviembre	$t_{3,63} = -0.47$; $P = 0.6419$
	septiembre vs. enero	$t_{3,51} = -0.68$; $P = 0.5015$
	noviembre vs. enero	$t_{3,79} = -0.47$; $P = 0.6407$
<i>E. fulgens</i>	septiembre vs. noviembre	$t_{3,41} = -0.84$; $P = 0.4045$
	septiembre vs. enero	$t_{3,31} = 0.24$; $P = 0.8128$
	noviembre vs. enero	$t_{3,19} = 0.88$; $P = 0.3924$
<i>H. leucotis</i>	noviembre vs. enero	$t_{3,23} = -1.80$; $P = 0.0877$
	noviembre vs. agosto	$t_{3,19} = 0.89$; $P = 0.3873$
	enero vs. agosto	$t_{3,17} = 1.41$; $P = 0.1804$
<i>L. amethystinus</i>	septiembre vs. enero	$t_{3,17} = 0.43$; $P = 0.6762$
	septiembre vs. agosto	$t_{3,22} = 0.03$; $P = 0.9731$
	enero vs. agosto	$t_{3,14} = -0.37$; $P = 0.7193$
<i>S. platycercus</i>	noviembre vs. enero	$t_{3,41} = -2.03$; $P = 0.0490$
<i>S. rufus</i>	noviembre vs. enero	$t_{3,41} = 1.47$; $P = 0.1491$

Tabla 4. Valores obtenidos en este estudio de capacidad de ganancia de peso corporal en cautiverio y campo (en términos de Gp_{max} , Cp y $\Delta Mcorp$), cantidad de azúcar ingerida en cautiverio, índice de dominancia conductual (I.D.), y densidad de especies (ind./ha), utilizados en los análisis de regresión lineal simple. Para la capacidad de ganancia de peso y cantidad de azúcar ingerida mostramos los valores promedios \pm desviación estándar, y para la densidad de especies mostramos los valores promedios \pm error estándar.

Escenario	Especie	<i>n</i>	Gp_{max} (g)	Cp (min)	I.D.	Densidad (ind./ha)
Cautiverio	<i>C. thalassinus</i>	2	0.43 \pm 0.05	75.07 \pm 36.26	0.53	
	<i>E. fulgens</i>	3	0.45 \pm 0.11	71.00 \pm 25.95	0.92	
	<i>H. leucotis</i>	2	0.33 \pm 0.17	60.34 \pm 17.00	0.66	
	<i>L. amethystinus</i>	3	0.46 \pm 0.14	77.36 \pm 16.78	0.125	
	<i>S. platycercus</i>	2	0.31 \pm 0.01	73.00 \pm 28.77	0.50	
	<i>S. rufus</i>	2	0.31 \pm 0.07	82.23 \pm 17.00	0.20	
Campo	<i>C. thalassinus</i>	3	0.70 \pm 0.43	81.66 \pm 7.63		9.97 \pm 4.99
	<i>E. fulgens</i>	3	0.40 \pm 0.10	73.5 \pm 3.04		14.25 \pm 10.21
	<i>H. leucotis</i>	3	0.53 \pm 0.48	74.75 \pm 13.78		19.44 \pm 9.01
	<i>L. amethystinus</i>	3	0.41 \pm 0.15	90.00 \pm 18.02		4.74 \pm 0.52
	<i>S. platycercus</i>	2	0.29 \pm 0.01	92.00 \pm 4.24		2.12 \pm 0.70
	<i>S. rufus</i>	2	0.24 \pm 0.05	79.94 \pm 0.07		4.06 \pm 2.44

Tabla 5. Valores de capacidad digestiva de colibríes (promedios \pm desviación estándar) utilizados en los análisis de regresión lineal. Estos valores fueron tomados de Schondube y Martínez del Río (2004), Schondube (2012), y Schondube (datos no publicados).

Especie	<i>n</i>	Capacidad digestiva (V_{\max} total en $\mu\text{mol}/\text{min}$)
<i>Colibri thalassinus</i>	3	26.42 \pm 3.2
<i>Eugenes fulgens</i>	3	21.43 \pm 2.4
<i>Hylocharis leucotis</i>	3	16.04 \pm 2.1
<i>Selasphorus platycercus</i>	2	12.71 \pm 2.2
<i>Selasphorus rufus</i>	3	10.73 \pm 1.8



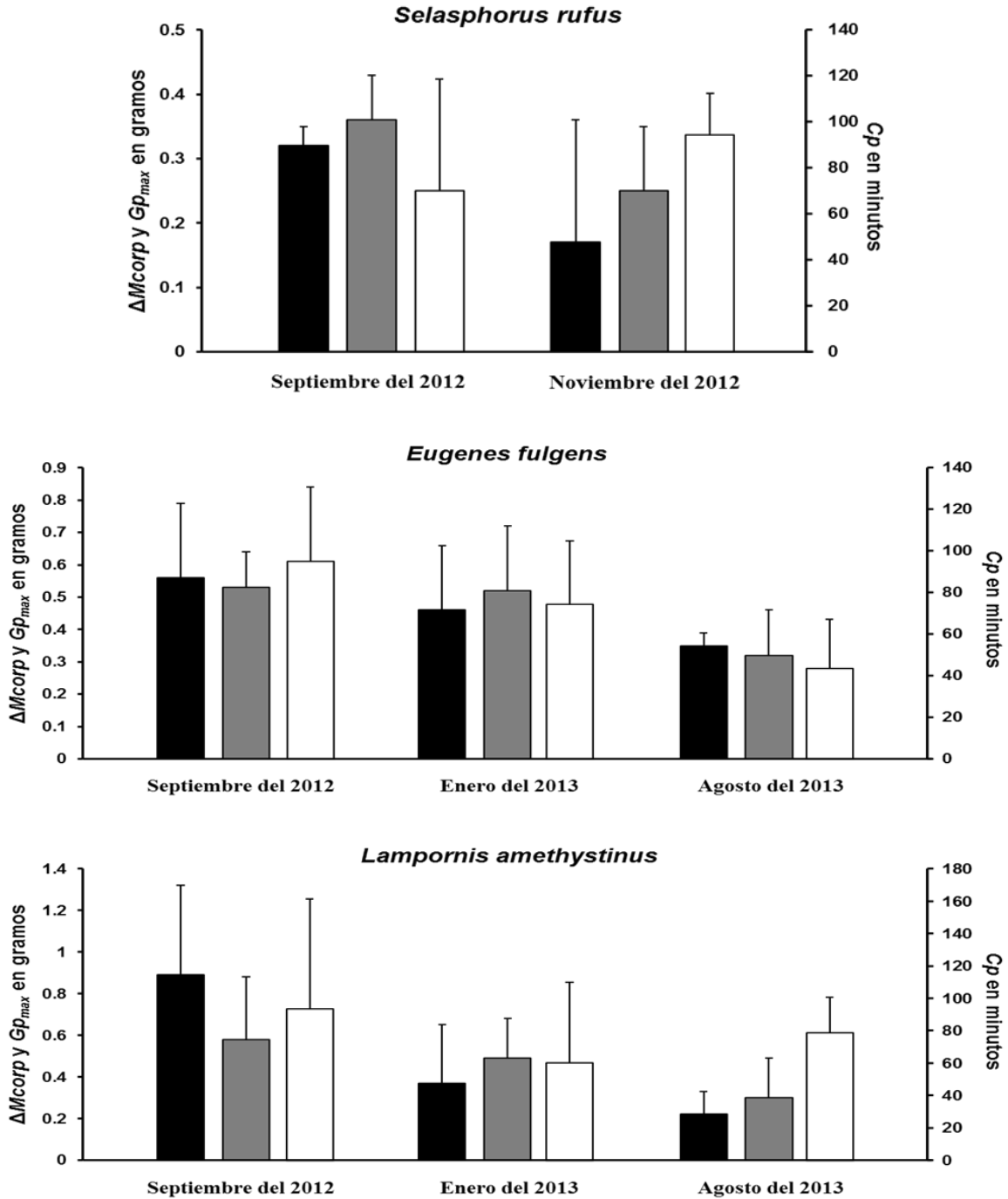


Figura 1. Capacidad de ganancia de peso de seis especies de colibríes en un escenario con fuente de alimento *ad libitum* y sin competencia (cautiverio) en diferentes meses de muestreo. Las barras negras representan ΔM_{corp} , las barras grises representan Gp_{max} , y las barras blancas representan Cp . Los asteriscos indican diferencias significativas.

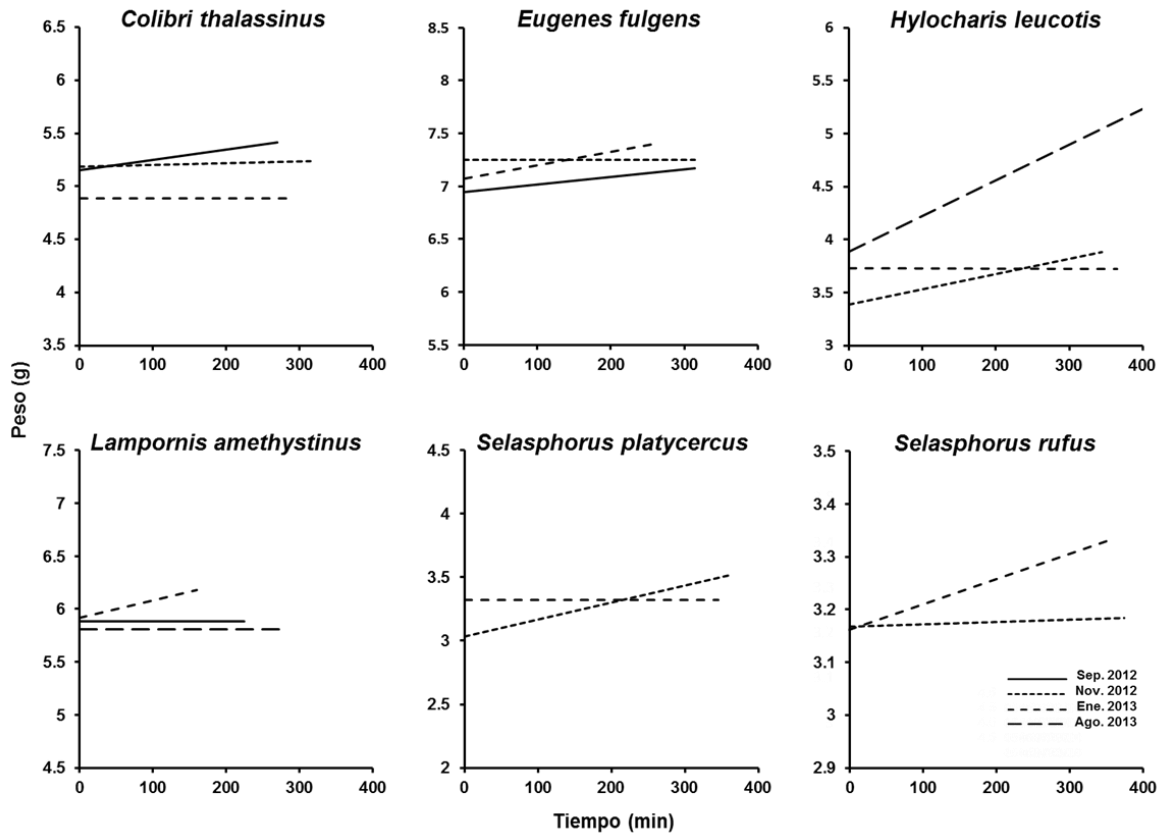


Figura 2. Pendientes de ganancia de peso corporal de seis especies de colibríes en un escenario con fuentes de alimento limitadas y con competencia (campo) en diferentes meses de muestreo.

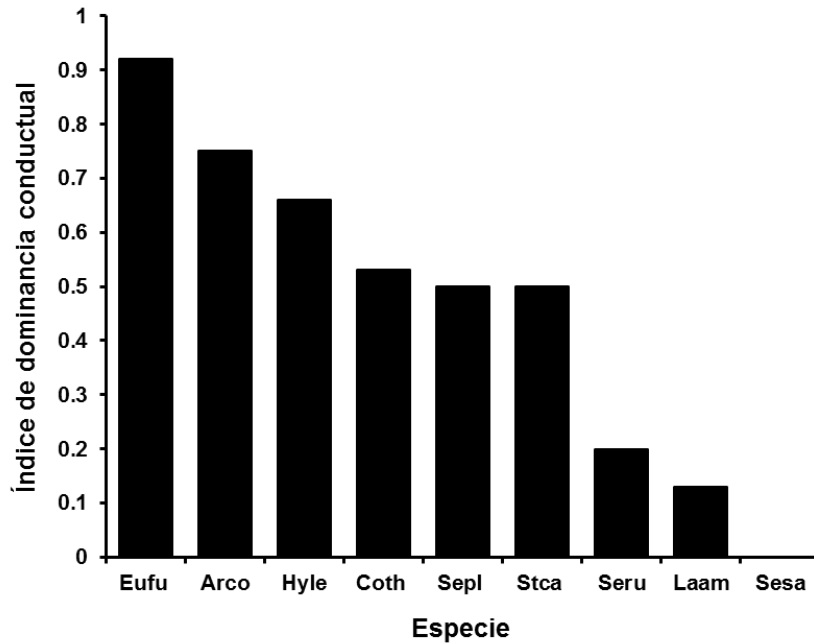


Figura 3. Índice dominancia conductual (I.D.) de cada especie de colibrí con respecto a los otros miembros de la comunidad. Las especies están ordenadas de la mayor a la menos dominante conductualmente. Eufu= *Eugenes fulgens*, Arco= *Archilochus colubris*, Hyle= *Hylocharis leucotis*, Coth= *Colibri thalassinus*, Sepl= *Selasphorus platycercus*, Stca= *Stellula calliope*, Seru= *Selasphorus rufus*, Laam= *Lampornis amethystinus*, y Sesa= *Selasphorus sasin*.

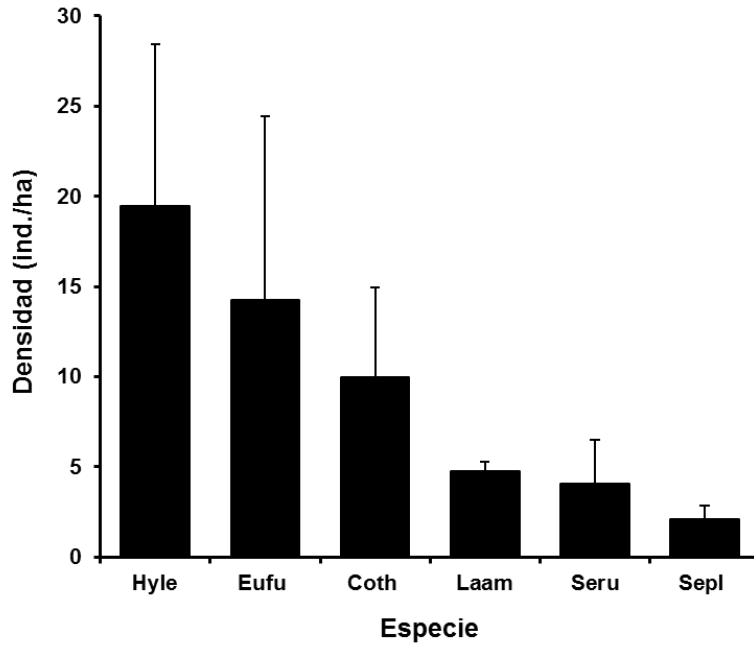


Figura 4. Densidad promedio \pm error estándar (ind./ha) de especies de colibríes. Las especies están ordenadas de la mayor a la menos dominante en términos de su densidad. Hyle= *Hylocharis leucotis*, Eufu= *Eugenes fulgens*, Coth= *Colibri thalassinus*, Laam= *Lampornis amethystinus*, Seru= *Selasphorus rufus*, y Sepl= *Selasphorus platycercus*.

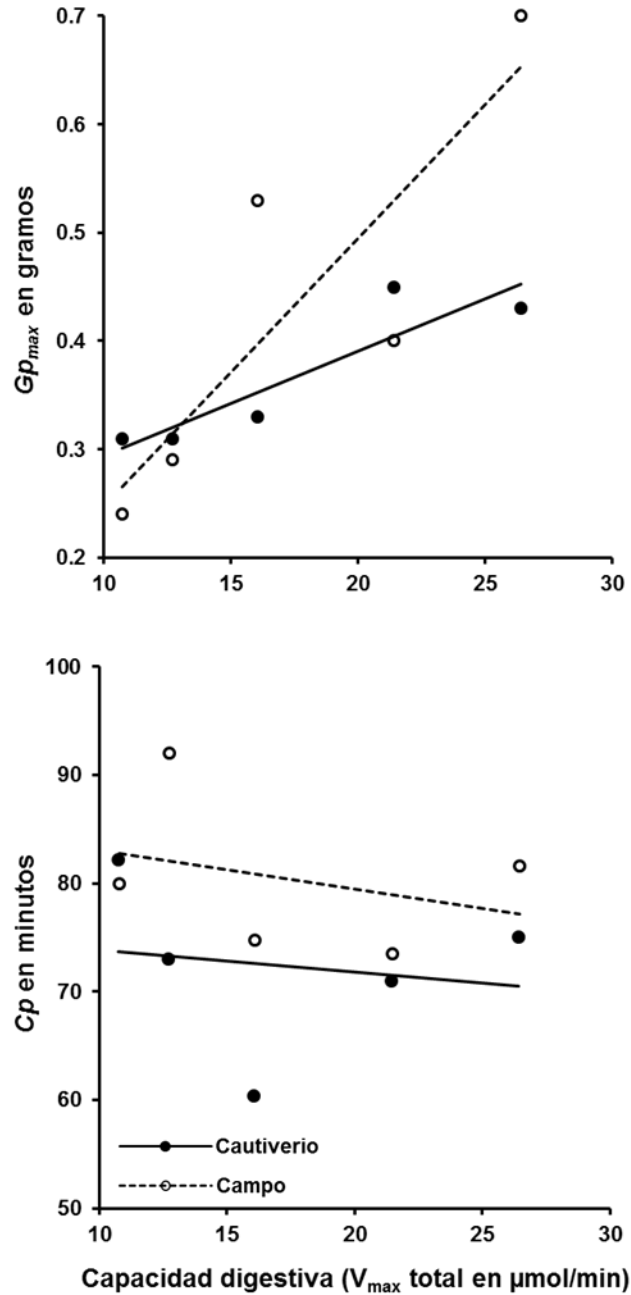


Figura 5. Análisis de regresión lineal simple entre la capacidad digestiva de los colibríes y su capacidad de ganancia de peso máxima (Gp_{max}) en cautiverio ($y = 0.1984 + 0.0098x$, $R^2 = 0.8226$, $P = 0.0366$) y campo ($y = 0.0002 + 0.0247x$, $R^2 = 0.7270$, $P = 0.0664$), y entre la capacidad digestiva y la constante de ganancia de peso (Cp) en cautiverio ($y = 75.8593 - 0.2018x$, $R^2 = 0.0268$, $P = 0.7921$) y campo ($y = 86.6950 - 0.3621x$, $R^2 = 0.1007$, $P = 0.6027$).

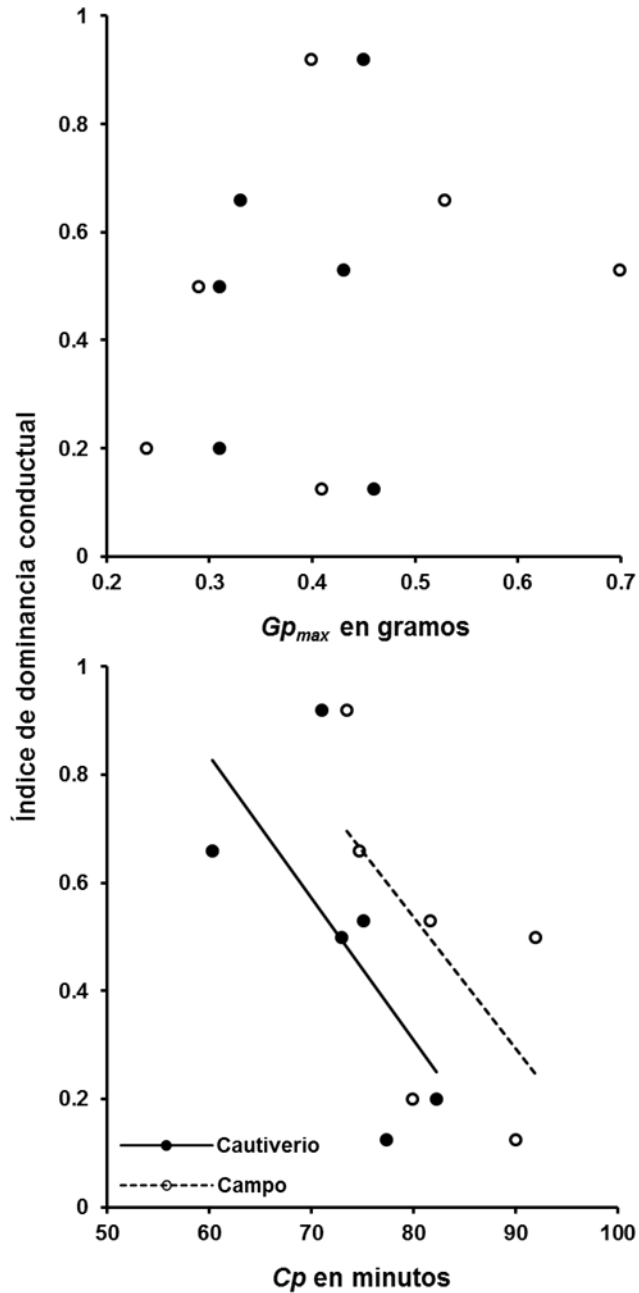


Figura 6. Análisis de regresión lineal simple entre la capacidad de ganancia de peso máxima de los colibríes y su índice de dominancia conductual en cautiverio ($y = 0.3010 + 0.4725x$, $R^2 = 0.0131$, $P = 0.8288$) y campo ($y = 0.2603 + 0.5206x$, $R^2 = 0.0845$, $P = 0.5760$), y entre la constante de ganancia de peso de los colibríes y su I.D. en cautiverio ($y = 2.5849 - 0.0287x$, $R^2 = 0.5011$, $P = 0.1155$) y campo ($y = 2.5621 - 0.0253x$, $R^2 = 0.4205$, $P = 0.1636$).

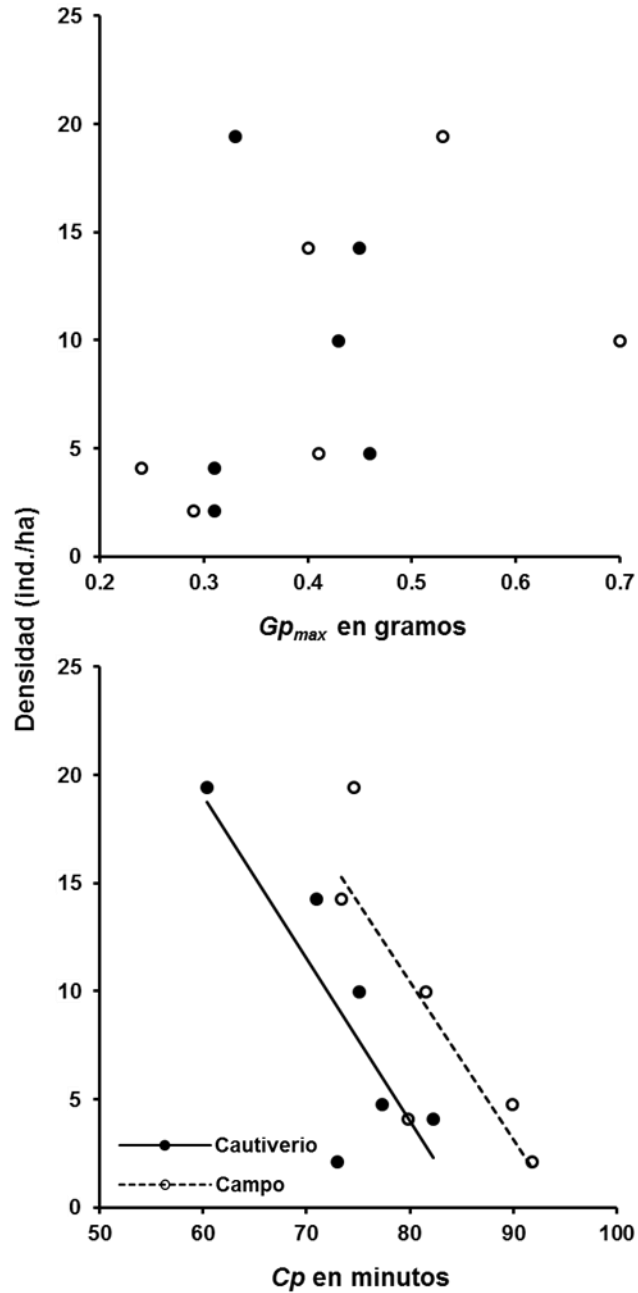


Figura 7. Análisis de regresión lineal simple entre la densidad de especies de colibríes y su capacidad de ganancia de peso máxima en cautiverio ($y = 1.7530 + 19.0390x$, $R^2 = 0.0420$, $P = 0.6966$) y campo ($y = -0.5071 + 22.4213x$, $R^2 = 0.3093$, $P = 0.2517$), y entre la densidad de especies de colibríes y la constante de ganancia de peso en cautiverio ($y = 64.1300 - 0.7521x$, $R^2 = 0.6777$, $P = 0.0441$) y campo ($y = 68.7486 - 0.7276x$, $R^2 = 0.6828$, $P = 0.0426$).

6. DISCUSIÓN

En nuestro trabajo, describimos la capacidad de ganancia de peso, en cautiverio y campo, de los miembros de una comunidad de colibríes compuesta por 4 especies residentes y 5 especies migratorias. Usando esta información, exploramos si la capacidad digestiva de los colibríes afecta su capacidad de ganancia de peso. Así mismo, relacionamos la capacidad de ganancia de peso de los colibríes con dos variables ecológicas: dominancia conductual y densidad de las especies (dominancia ecológica). Encontramos que en general las especies ganan más peso en cautiverio que en campo. En cautiverio, *Hylocharis leucotis* y *Colibri thalassinus* presentaron una variación en su capacidad de ganancia de peso entre meses (en términos de Gp_{max} y Cp , respectivamente), mientras que para campo, la capacidad de ganancia de peso varió entre meses únicamente para la especie migratoria *Selasphorus platycercus*. Encontramos que la capacidad digestiva estuvo relacionada de forma positiva y significativa con la capacidad de ganancia de peso máxima, y que la densidad de especies estuvo relacionada de forma negativa y significativa con la velocidad a la que los colibríes ganan peso. En la primera parte de esta discusión describimos nuestros resultados de capacidad de ganancia de peso, tanto para las especies residentes como para especies migratorias, y comparamos nuestros resultados con los datos reportados en trabajos previos. Posteriormente discutimos las diferencias encontradas en la capacidad de ganancia de peso entre cautiverio y campo, y las variaciones encontradas entre meses de muestreo en algunas de las especies de estudio. Finalmente hablaremos sobre las relaciones encontradas entre la capacidad digestiva y la capacidad de ganancia de peso, y entre la capacidad de ganancia de peso y las variables ecológicas, y hablaremos sobre las implicaciones ecológicas de nuestros resultados.

6.1. Capacidad de ganancia de peso de colibríes

En nuestro estudio, determinamos la capacidad de ganancia de peso máxima (Gp_{max}) de cuatro especies que son residentes durante todo el año en nuestro sitio de estudio: *Colibri thalassinus*, *Eugenes fulgens*, *Hylocharis leucotis* y *Lampornis amethystinus*; y 5 especies migratorias: *Archilochus colubris*, *Stellula calliope*, *Selasphorus platycercus*, *Selasphorus rufus*, y *Selasphorus sasin* (Tablas 1 y 2). En esta sección iniciamos describiendo los patrones de ganancia de peso de las especies residentes. Con excepción de Powers *et al.* (2003), quienes evaluaron la capacidad de ganancia de peso de los miembros de una comunidad de especies de colibríes residentes del sureste de Arizona, no hay trabajos en los que se haya determinado la capacidad de ganancia de peso de especies residentes, haciendo difícil poder comparar nuestros resultados. Powers *et al.* (2003), encontraron que *Lampornis clemenciae*, una especie residente grande (8 g, la especie más grande de Norteamérica) tuvo una ganancia de peso de 2.87 % (0.23 g/día), mientras que *E. fulgens* (7.5 g) y *Archilochus alexandri* (3.0 g), tuvieron capacidades de ganancia de peso de 2.4 % (0.18 g/día) y 1 % (0.03 g/día), respectivamente. En nuestro estudio, bajo condiciones de cautiverio, las especies residentes de la comunidad de colibríes presentaron valores de ganancia de peso mayores a los reportados por Powers *et al.* (2003). Es muy probable que las diferencia entre los valores de capacidad de ganancia de peso determinados por Powers *et al.* (2003) y los nuestros, resulten de diferencias en las condiciones bajo las cuales se determinaron dichos valores. En el trabajo de Powers *et al.* (2003), las aves fueron capturadas y colocadas dentro de una cámara de respirometría a una temperatura ambiental de 25°C durante 24 horas donde fueron alimentadas con una solución de sacarosa al 25 % peso/volumen, y posteriormente fueron sacrificadas para la medición de su grasa corporal total. De este modo sus mediciones de ganancia de grasa son directas y llevadas a cabo en

un ambiente de poca movilidad (donde se puede limitar el consumo de alimento por la falta de ejercicio), mientras que en nuestro trabajo las mediciones de grasa fueron indirectas (cambios en peso corporal), y se permitió el ejercicio de las aves.

En nuestro estudio, dentro de las especies residentes, *H. leucotis* presentó la mayor capacidad de ganancia de peso, siendo esta ganancia de 12.33 ± 4.55 % ($Gp_{max} = 0.46 \pm 0.17$ g), seguida de *L. amethystinus*, que tuvo ganancia de peso 9.89 ± 5.11 % ($Gp_{max} = 0.58 \pm 0.30$ g), y de *C. thalassinus* que tuvo una ganancia de peso 9.28 ± 3.35 % ($Gp_{max} = 0.47 \pm 0.17$ g; Tablas 1 y 2). *E. fulgens* tuvo el menor valor de capacidad de ganancia de peso, siendo esta ganancia de 7.44 ± 1.54 % ($Gp_{max} = 0.53 \pm 0.11$ g; Tablas 1 y 2). Resulta evidente que las diferencias en las capacidades de ganancia de peso de estas especies de colibríes no están determinadas por un componente filogenético, ya que pertenecen a diferentes clados (McGuire *et al.*, 2014). Encontramos que las diferencias en las capacidades de ganancia de peso entre estas especies están relacionadas probablemente con diferencias en su comportamiento de forrajeo. *H. leucotis*, la especie residente que presentó la mayor capacidad de ganancia de peso en nuestro estudio, se caracteriza por ser una especie territorial y muy agresiva, mientras que *E. fulgens*, la especie residente que presentó la menor capacidad de ganancia de peso en nuestro estudio, se caracteriza por ser una especie no territorial y ruterera (Des Grages, 1979). Sugerimos que, bajo este escenario, las especies territoriales pueden verse beneficiadas de ganar más peso debido a que pasan más tiempo perchadas, y pueden darse el lujo de mantener mayores cargas de grasa dado que pasan menos tiempo volando y recorren distancias más cortas que especies no territoriales. Por el contrario, las especies rutereras recorren largos trayectos buscando comida en sus rutas

de forrajeo, por lo cual pueden tener costos importantes de cargar en vuelo grandes cantidades de grasa.

De acuerdo con Calder (1974), la predicción alométrica de almacenamiento de grasa para un colibrí pequeño de 3 a 5 gramos es de entre 4 y 6.66 % de su peso corporal. En nuestro trabajo, las especies de colibríes residentes mostraron capacidades de ganancia de peso que sobrepasan por mucho estos valores. Sugerimos que esto es debido a que las especies de colibríes residentes en nuestro sitio de estudio son de mayor tamaño corporal (> de 5 gramos, con excepción de *H. leucotis*), por lo que al tener una mayor masa y tamaño, pueden proporcionalmente cargar un mayor porcentaje de su peso corporal como grasa. Se ha calculado utilizando alometría, que aves de mayor tamaño corporal, como los chipes (aproximadamente 8 g de peso; Orden Passeriformes), pueden cargar hasta un 10 % de su peso corporal en forma de grasa (Calder y Contreras-Martínez, 1993). Este porcentaje de peso no es muy diferente al que encontramos como ganancia de peso en las especies de colibríes residentes. Debemos considerar que los colibríes, a diferencia de otras aves, ya que giran sus alas 180° y obtienen empuje al mover sus alas hacia atrás, deben tener una mayor capacidad de carga que un chipe, lo que se puede ver reflejado en mayores ganancias de grasa a las esperadas para otras aves (Kruyt *et al.*, 2014). Por ejemplo, Kruyt *et al.* (2014) estimaron que *Calypte anna* es capaz de soportar, además de su propio peso corporal, hasta un 70 % de su peso corporal adicional durante el vuelo suspendido. Estos datos indican que los colibríes son capaces de soportar los cambios en peso corporal asociados con la acumulación de grasa que nosotros reportamos sin tener problemas energéticos/aerodinámicos importantes.

Aunque estudiamos la capacidad de ganancia de peso máxima de 5 especies migratorias que se establecen en nuestro sitio de estudio durante el invierno (*A. colubris*, *S. calliope*, *S. platycercus*, *S. rufus*, y *S. sasin*). Aquí enfocamos nuestra discusión en *S. platycercus* y *S. rufus*, debido a que tradicionalmente, los estudios sobre las energéticas de especie de colibríes migratorios se han enfocado en estas dos especies (Calder y Contreras-Martínez, 1993; Carpenter *et al.*, 1983, 1993; Carpenter y Hixon, 1988; Hiebert, 1993; Schondube *et al.*, 2004).

Encontramos que en campo, *S. platycercus* tuvo una capacidad de ganancia de peso que varió de 8.45 % ($Gp_{max}= 0.28$ g, en noviembre del 2012) a 9.06 % ($Gp_{max}= 0.30$ g, en enero del 2013 g; Tablas 2 y 3), mientras que en cautiverio, tuvo una capacidad de ganancia de peso similar que varió entre 9.06 % ($Gp_{max}= 0.30 \pm 0.11$ g, en noviembre del 2012) y 9.66 % ($Gp_{max}= 0.32 \pm 0.09$ g, en enero del 2013 g; Tablas 2 y 3). Nuestros valores son similares a los reportados en estudios previos en nuestro mismo sitio de estudio. Calder y Contreras-Martínez (1993) determinaron que *S. platycercus*, una vez que se establece para pasar el invierno en el Nevado de Colima, incrementó su peso corporal durante el día en un 10.96 % (equivalente a una ganancia de peso de 0.34 g). El hecho de que la capacidad de ganancia de peso de *S. platycercus* en el Nevado de Colima no presente cambios importantes en el tiempo, a pesar de que las condiciones climáticas y la disponibilidad de flores han cambiado a través del tiempo debido a los procesos de sucesión vegetal en el sitio de estudio (J. E. Schondube comunicación personal), nos sugiere que esta especie no está siendo afectada de forma importante por los cambios en variables ambientales o disponibilidad de recursos alimenticios, sino más bien, por factores intrínsecos relacionados con su fisiología.

En campo, *S. rufus* tuvo una capacidad de ganancia de que varió entre 6.32 % ($Gp_{max}= 0.20$ g, en noviembre del 2012) y 8.86 % ($Gp_{max}= 0.28$ g, en enero del 2013; Tablas 2 y 3), mientras que, en cautiverio, tuvo una capacidad de ganancia de peso que vario entre 7.91 % ($Gp_{max}= 0.25 \pm 0.10$ g, en enero del 2013) y 11.39 % ($Gp_{max}= 0.36 \pm 0.07$ g, en noviembre del 2012; Tablas 2 y 3). Schondube *et al.* (2004), determinaron que *S. rufus*, en nuestro mismo sitio de estudio, incrementó su peso corporal durante el día en un 13.33% (equivalente a una ganancia de peso de 0.40 g). El valor de ganancia de peso reportado por Schondube *et al.* (2004) para *S. rufus* es mayor a los valores reportados en nuestro trabajo para esta especie, lo que nos sugiere que esta especie pudo haber sido afectada de forma negativa por los cambios en variables ambientales o disponibilidad de recursos alimenticios de nuestro sitio de estudio.

Para un sitio de reabastecimiento de energía durante la migración (Sierra Nevada, California), Carpenter *et al.* (1983) y Carpenter y Hixon (1988) encontraron que *S. rufus* establece territorios de alimentación teniendo un peso inicial promedio de 3 g, y después de un periodo de 1-2 semanas en los que se alimenta para generar reservas de grasa antes de reiniciar su migración hacia sus áreas de hibernación en México, *S. rufus* es capaz de ganar hasta 2 g de peso, lo que representa una ganancia de peso de 66.6 % en relación a su peso inicial. Esta alta ganancia de peso está relacionada no solo con la formación de grasa, sino también con cambios en la masa muscular de esta especie, en preparación para su migración a través de los desiertos de Mojave y Sonora, donde hay pocos recursos alimenticios disponibles (Carpenter *et al.*, 1983; Carpenter y Hixon, 1988; Calder y Contreras-Martínez, 1993). Adicionalmente, las diferencias en la capacidad de ganancia de peso entre los sitios de recarga en California y los sitios de hibernación para *S. rufus*

pueden estar parcialmente explicadas por la presencia de muda de vuelo en esta especie durante el invierno en sus sitios de hibernación. La muda de las plumas conlleva importantes costos energéticos asociados tanto con la captura de insectos, utilizados como fuente de proteína para desarrollar las plumas, como con el costo de volar teniendo plumas en crecimiento, lo que reduce la capacidad de carga de las alas de estos colibríes, incrementando el costo de vuelo (King y Farner, 1961; Irving, 1964; Epting, 1980; Suarez y Welch, 2009).

6.2. Tiempo requerido por los colibríes para ganar de peso

En nuestro estudio, determinamos el tiempo que los colibríes requieren para alcanzar la mitad la de ganancia de peso máxima (C_p o constante de ganancia de peso), en campo y cautiverio, utilizando un modelo no lineal basado en la cinética enzimática de Michaelis-Menten. Usando valores promedios, encontramos que tanto en campo como en cautiverio, *Eugenes fulgens* e *Hylocharis leucotis* fueron las especies que ganaron peso en un menor tiempo (*E. fulgens*: $C_{p\text{campo}} = 73.5 \pm 3.04$ min y $C_{p\text{cautiverio}} = 71.00 \pm 25.95$ min; *H. leucotis*: $C_{p\text{campo}} = 74.75 \pm 13.78$ min y $C_{p\text{cautiverio}} = 60.34 \pm 17.00$ min; Tabla 4). Esto es interesante, ya que ambas especies son también las que tienen una mayor ganancia de peso máximo, sugiriendo que deben tener ventajas ecológicas sobre otras especies al poder acumular más grasa, y hacerlo en un menor tiempo.

En trabajos previos no se ha medido el tiempo que los colibríes requieren para alcanzar su peso máximo, lo que es sorprendente si consideramos que esta variable de la ganancia de peso puede ser crucial para determinar la ecología de los colibríes. Nuestros resultados muestran la tendencia de que las especies residentes grandes o de tamaño

intermedio ganan peso en un menor tiempo. Para entender mejor las implicaciones que el tiempo de ganancia de peso puede tener sobre el éxito de ganar peso de los colibríes, relacionamos la constante de ganancia de peso (Cp) con la ganancia de peso máxima (Gp_{max}) utilizando nuestros valores promedio de cautiverio (Tabla 4). En base a la ubicación de las especies dentro del gráfico, caracterizamos a las especies dentro de cuatro categorías: 1) especies que ganan mucho peso en poco tiempo (mayores valores de Gp_{max} y menores valores de Cp), 2) especies que ganan mucho peso pero que requieren más tiempo para ganarlo (mayores valores de Gp_{max} y mayores valores de Cp), 3) especies que ganan poco peso en poco tiempo (menores valores de Gp_{max} y menores valores de Cp), y 4) especies que ganan poco peso y que requieren una mayor cantidad de tiempo para ganarlo (menores valores de Gp_{max} y mayores valores de Cp).

Nuestros datos sugieren la existencia de distintas estrategias de ganancia de peso, que deben de estar asociadas con la ecología de las diferentes especies de colibríes. *E. fulgens* cayó dentro del primer grupo (alta ganancia de peso en poco tiempo), indicando que es la especie más exitosa para generar reservas energéticas de la comunidad de colibríes, ya que al ganar mucho peso en poco tiempo puede disponer de más energía para cubrir sus demandas energéticas en campo. *E. fulgens* se caracteriza por ser una especie ratera (Des Grages, 1979), lo cual representa mayores costos en términos del alto gasto de energía asociado al tiempo y la distancia de vuelo y búsqueda de alimento. El éxito de *E. fulgens* en generar reservas de energía podría estar asociado con su alto grado de dominancia conductual (I.D.= 0.92; Tabla 4), dándole acceso a fuentes de alimento de mayor calidad, facilitando su ganancia de peso en campo. *Colibri thalassinus*, una especie territorial, y *Lampornis amethystinus* que se caracteriza por ser una especie ratera (Des Grages, 1979),

cayeron dentro de la segunda categoría (alta ganancia de peso en mayor tiempo). Sugerimos que esto podría estar asociado con que estas especies presenten menores grados de dominancia conductual con respecto a *E. fulgens* (I.D.= 0.53 e I.D.= 0.12, respectivamente; Tabla 4), aunque esto debe de ser explorado a detalle en el futuro. *H. leucotis* y *Selasphorus platycercus*, cayeron dentro de la tercera categoría (baja ganancia de peso en menos tiempo). La baja ganancia de peso en estas especies está relacionada con su bajo peso corporal (< de 5 g) en comparación con las especies residentes mencionadas arriba que tienen un mayor peso. Sin embargo, estas especies ganan peso rápidamente, lo cual podría estar asociado con su comportamiento de forrajeo territorial y con sus relativamente altos grados de dominancia conductual (I.D.= 0.66 e I.D.= 0.50, respectivamente; Tabla 4). Finalmente, *Selasphorus rufus*, estuvo ubicada dentro de la cuarta categoría, siendo esta la especie que gana menos peso y que requiere más tiempo para ganarlo, lo cual podría estar asociado a su comportamiento de forrajeo no territorial y su bajo grado de dominancia conductual (I.D.= 0.20; Tabla 4). Adicionalmente, la baja capacidad de ganancia de peso *S. rufus*, en términos de cuanto peso gana y en cuanto tiempo lo hace, podría estar siendo causado por sus altas demandas energéticas en campo asociadas a su pequeño tamaño corporal (peso corporal promedio de 3.16 g.).

6.3. Diferencias en la capacidad de ganancia de peso entre cautiverio y campo

En nuestro estudio, por lo general, las especies de colibríes mostraron mayores capacidades de ganancia de peso en cautiverio que en campo, con excepción de dos especies, *Colibri thalassinus* (en septiembre del 2012) e *Hylocharis leucotis* (en noviembre del 2012; Tabla 1), que ganaron más peso en campo que en cautiverio. Esto es curioso si consideramos que en campo estas especies se encuentran enfrentando condiciones de recursos limitados y

competencia (Carpenter *et al.*, 1983; Colwell, 1973; Stiles y Wolf, 1970; Powers *et al.*, 2003), y altos costos energéticos asociados a su desplazamiento para forrajeo (Suarez *et al.*, 2011; Welch y Suarez, 2007, 2008). Por lo tanto, en campo, el alimento limitado y la competencia deberían tener un efecto negativo sobre la capacidad de ganancia de peso de los colibríes. Que estas especies ganen más peso en campo que en cautiverio, donde tienen acceso a fuente de alimento *ad libitum* (solución de sacarosa 20% peso/volumen) y no participan en interacciones de competencia al estar aislados de otros individuos, puede ser un artefacto de nuestra metodología para determinar la ganancia de peso en campo. Ya que nosotros calculamos la ganancia de peso en campo de la población, y no de individuos particulares, la presencia de una variación en tamaño corporal entre individuos de una misma población podría estar sesgando nuestros resultados a una aparente mayor ganancia de peso. Adicionalmente, este resultado puede estar generado por un efecto negativo del cautiverio sobre el comportamiento de estas especies, pudiendo hacer que por estrés y/o cambios en los patrones de vuelo, *C. thalassinus* e *H. leucotis* ganaran menos peso del que pueden cuando están en las jaulas de vuelo, aunque estas hipótesis requieren ser exploradas en trabajos próximos.

Una hipótesis alternativa es que en campo, *C. thalassinus* e *H. leucotis* podrían estar usando torpor como una estrategia para conservar grasa. En la naturaleza, los colibríes usan torpor cuando se enfrentan a una emergencia energética en respuesta a la falta o ausencia de nutrientes y/o energía, es decir, cuando sus reservas de grasa y/o energía son bajas, o cuando se enfrentan a condiciones ambientales severas (bajas temperaturas ambientales; Hainsworth *et al.*, 1977). Por medio de entrar en torpor, los colibríes pueden mantener un balance de energía al compensar por medio de disminuir dramáticamente sus demandas

energéticas, y equilibrarlas con sus relativamente bajas reservas de energía (Calder y King, 1974; Hainsworth y Wolf, 1978; Hiebert, 1993; Hudson, 1978). Por otro lado, Carpenter y Hixon (1988) y Hiebert (1993) encontraron que individuos de *Selasphorus rufus*, en un sitio de reabastecimiento de energía en Sierra Nevada, California, entraron en torpor en un punto cuando ya había generado suficientes reservas de grasa para soportar el vuelo migratorio (cuando ya había ganado hasta 2 g de grasa, más del 50% de su peso inicial), pocos días antes de reiniciar su migración hacia sus áreas de hibernación en México. De acuerdo con Carpenter y Hixon (1988) y Hiebert (1993), bajo este escenario, *S. rufus* usa torpor como una estrategia que le permite conservar las reservas de grasa acumuladas en migración, en lugar de usarlas para sobrevivir en su sitio de reabastecimiento. Por lo tanto, en nuestro sitio de estudio, los colibríes podrían estar usando torpor en campo como un medio para conservar las reservas de grasa generadas para soportar la reproducción o la muda corporal, permitiendo que haya individuos capturados con un mayor peso corporal. Aunque nosotros no medimos uso de torpor, durante los muestreos de noviembre del 2012 y enero del 2013, observamos a varios individuos de *H. leucotis* ($n=4$) y *Selasphorus platycercus* ($n=8$) entrar en torpor durante su cautiverio en el bioterio, lo que sugiere que en campo los colibríes podrían también estar usando torpor.

6.4. Variación en la capacidad de ganancia de peso entre meses de muestreo en campo

Encontramos que en campo, solamente una especie, *Selasphorus platycercus*, presentó una variación en su capacidad de ganancia de peso entre meses de muestreo, ganando más peso en noviembre del 2012 que en enero del 2013 (Tabla 3, Fig. 2). Nuestros resultados pueden estar explicados por las diferencia en temperatura en el sitio de estudio, ya que las temperaturas en enero fueron menores que las que se presentaron en noviembre, y a

cambios en el ciclo de vida anual de esta especie. Nuestros registros sugieren diferencias en el uso de energía para esta especie migratoria durante el invierno. En el inicio del invierno, *S. platycercus* logró mayores reservas de energía aprovechando el incremento de recursos alimenticios que ocurre en este momento del año (Des Granges, 1979; J. E. Schondube comunicación personal), a pesar del impacto de la competencia con las especies territoriales y más dominantes conductualmente, generando reservas de grasa para utilizarla en eventos futuros que requieren un alto gasto energético, como su muda y reproducción invernal. En la segunda parte del invierno, *S. platycercus* pudo haber gastado sus reservas de grasa acumuladas para satisfacer requisitos de energía asociados al proceso de la muda, y haber reducido su ganancia de peso debido a las menores temperaturas ambientales. De acuerdo con Calder y Contreras-Martínez (1993), la muda en individuos de *S. platycercus* en el Nevado de Colima, ocurre principalmente en enero, prolongándose hasta principios de febrero.

6.5. Variación en la capacidad de ganancia de peso entre meses de muestreo en cautiverio

En el escenario de cautiverio, solamente dos especies, *Hylocharis leucotis* y *Colibri thalassinus*, presentaron una variación en su capacidad de ganancia de peso entre meses de muestreo, la primera especie en términos de su capacidad de ganancia de peso máxima (Gp_{max}), y la segunda en términos del tiempo requerido para alcanzar la mitad de su ganancia de peso máxima (Cp). *H. leucotis* presentó una variación en su capacidad de ganancia de peso máxima entre los meses de noviembre ($Gp_{max} = 0.46 \pm 0.17$ g) y enero ($Gp_{max} = 0.21 \pm 0.10$ g; Tabla 1, Fig. 1). Sugerimos que la diferencia encontrada en la capacidad de ganancia de peso de *H. leucotis* pudo haber sido afectada por diferencias en la

temperatura entre los meses de muestreo. Es probable que en noviembre, cuando las temperaturas son más altas, *H. leucotis* utilizó una menor cantidad de la energía ingerida para termoregular que en el mes de enero, cuando las temperaturas fueron menores (noviembre: temperatura mínima promedio=3 °C; enero: temperatura mínima promedio= -1 °C), generando mayores reservas de grasa en noviembre. Adicionalmente, la densidad de flores fue mayor en noviembre que en enero (Des Granges, 1979; J. E. Schondube comunicación personal), lo que también pudo haber afectado la formación de grasa en esta especie.

C. thalassinus presentó una variación en el tiempo requerido para ganar peso entre los meses de septiembre ($Cp= 100.71 \pm 38.73$ minutos) y enero ($Cp= 49.43 \pm 6.92$ minutos; Tabla 1, Fig. 1). Esta diferencia puede ser una respuesta fisiológica de *C. thalassinus* para responder a los cambios en temperatura y disponibilidad de alimento que existe entre estos meses de muestreo. En septiembre del 2012 (dentro de la estación lluviosa) la temperatura ambiental varió de 1 a 15 °C, y hubo tormentas todos los días durante la tarde. En enero del 2013 (dentro de la estación seca) la temperatura varió de -2 a 11 °C, y no hubo precipitación. En enero, *C. thalassinus* se vería beneficiado al reducir el tiempo requerido para generar grasa, ya que eso le permitiría responder mejor a las bajas temperaturas nocturnas y/o cambios en la temperatura diurna. La variación que encontramos en el tiempo requerido para ganar peso en *C. thalassinus* entre meses de muestreo podría ser afectada por variaciones en sus ciclos hormonales (Rehder *et al.*, 1986; Ketterson *et al.*, 1991; Jenni-Eiermann y Jenni, 1994), sin embargo el mecanismo fisiológico detrás de este cambio en la velocidad para ganar peso corporal en forma de grasa es desconocido, y debe ser explorado.

6.6. Relación entre la capacidad digestiva y la capacidad de ganancia de peso corporal de los colibríes, e implicaciones sobre variables ecológicas

Encontramos una relación positiva y significativa entre la capacidad digestiva de los colibríes y su capacidad de ganancia de peso máxima en cautiverio ($R^2= 0.8226$, $P= 0.0366$), y una relación positiva pero no significativa entre la capacidad digestiva y la capacidad de ganancia de peso máxima en campo ($R^2= 0.7270$, $P= 0.0664$; Fig. 5). Este resultado sugiere que cuanto mayor es la capacidad de una especie de colibrí de procesar el alimento ingerido y generar reservas de energía, mayor será la cantidad de peso que los colibríes pueden ganar. Los colibríes poseen rasgos fisiológicos que les permiten asimilar el azúcar del néctar de manera rápida y eficiente. Tienen las mayores tasas intestinales de hidrólisis de sacarosa en aves (Martínez del Río, 1990; Schondube y Martínez del Río, 2003), y las más altas tasas de transporte intestinal de glucosa en vertebrados (Diamond *et al.*, 1986; Karasov *et al.*, 1986). Esto les permite ingerir cantidades de energía que igualan o superan sus demandas energéticas en campo (Schondube, 2012). Nuestros datos sugieren la existencia de una relación de causa-efecto entre la capacidad digestiva y la capacidad de ganancia de peso de los colibríes, indicando que la capacidad digestiva también juega un papel central en la producción de reservas de grasa que podrían ser utilizadas a mediano o largo plazo en actividades que requieren un alto gasto de energía, tales como la muda, la reproducción y/o el vuelo migratorio.

El azúcar recientemente ingerido por los colibríes es metabolizado inmediatamente para soportar el vuelo suspendido para forrajeo de néctar, vía oxidación de carbohidratos (Suarez *et al.*, 2011; Welch y Suarez, 2007, 2008). Por lo tanto, solo el azúcar no metabolizada puede convertirse en grasa, y las reservas de grasa no se utilizarán a menos de

que no haya azúcar disponible para ser metabolizada (Welch y Suarez, 2007). ¿Qué cantidad del néctar ingerido es destinado a la producción de reservas de grasa en nuestras especies de estudio? Nosotros relacionamos la energía de azúcar ingerida (kJ de carbohidrato) con la energía de las reservas de grasa generadas (kJ de grasa) para todas las especies de colibríes juntas. Encontramos que ambas variables estuvieron relacionadas de forma positiva y significativa ($R^2 = 0.9474$, $P = 0.0011$), pero de manera más importante, que la pendiente de esta relación tuvo un valor menor a 1 ($y = 4.6713 + 0.3488x$), indicando que en promedio, 34 % del azúcar ingerida es convertida en grasa. A nivel de especie, encontramos que *Eugenes fulgens*, convierte 26 % del azúcar ingerida en grasa ($R^2 = 0.2503$, $P = 0.0816$, $y = 9.1402 + 0.2632x$), y que *Lampornis amethystinus* convierte 23 % del azúcar ingerida en grasa ($R^2 = 0.0381$, $P = 0.4231$, $y = 10.0668 + 0.2326x$). Las especies migratorias presentaron mayores valores del porcentaje de azúcar ingerida que es convertida en grasa en comparación con las especies residentes. *Selasphorus rufus* convierte 34 % del azúcar ingerida en grasa ($R^2 = 0.2384$, $P = 0.2195$, $y = 5.4147 + 0.3470x$), y *Selasphorus platycercus* convierte 32 % del azúcar ingerida en grasa ($R^2 = 0.0480$, $P = 0.6021$, $y = 5.0625 + 0.3209x$). Este resultado sugiere que para las especies migratorias, la producción de grandes reservas de grasa juega un papel más importante que para las especies residentes. Esto puede deberse a las presiones evolutivas relacionadas con la migración en estas aves.

¿Cuáles son las implicaciones de esta capacidad de generación de reservas de grasa sobre la ecología de los colibríes? Encontramos relaciones negativas y significativas entre la densidad de especies de colibríes y la constante de ganancia de peso medida tanto en cautiverio ($R^2 = 0.6777$, $P = 0.0441$) como en campo ($R^2 = 0.6828$, $P = 0.0426$; Fig. 7).

Cuanto más rápido una especie de colibríes alcance su peso máximo, mayor es su densidad. Este resultado sugiere que el tiempo requerido para ganar peso puede afectar la sobrevivencia de los colibríes. Un individuo que gana peso rápidamente tendrá mayor cantidad de energía para la búsqueda de alimento, para enfrentar a otros colibríes y para sobrevivir cambios rápidos en condiciones ambientales. Esto puede verse reflejado en mayores densidades de las especies que pueden fabricar grasa más rápidamente. Sabemos que una variedad de factores (estacionalidad, abundancia de alimento) afectan las abundancias de los colibríes (Wolf, 1970; Feinsinger, 1976; Des Granges, 1979; Stiles, 1980). Nuestros resultados sugieren que un atributo fisiológico de los colibríes, su capacidad de ganancia de peso en términos de la velocidad con que alcanzan su peso máximo, también podría estar afectando sus abundancias.

7. CONCLUSIONES

1. Los miembros de la comunidad de colibríes presentaron capacidades variables de ganancia de peso corporal, tanto en términos de la ganancia de peso máxima en gramos (Gp_{max}), como en términos del tiempo requerido en minutos para alcanzar la mitad de la ganancia máxima de peso (Cp o constante de peso).
2. Bajo un escenario con fuentes de alimento *at libitum* y sin competencia (cautiverio), solamente dos especies de colibríes presentaron diferencias significativas en su capacidad de ganancia de peso corporal entre meses de muestreo: *Hylocharis leucotis* en términos de Gp_{max} , y *Colibri thalassinus* en términos de Cp .
3. Bajo un escenario con competencia y fuentes de alimento limitadas (campo), únicamente el pequeño migratorio *Selasphorus platycercus* presentó una diferencia significativa en su capacidad de ganancia de peso entre meses de muestreo.
4. Ciertas especies de colibríes tuvieron una mayor capacidad de ganancia de peso máxima en gramos (Gp_{max}) en cautiverio que en campo, mientras que otras especies ganaron más peso en campo que en cautiverio. En términos de la constante de ganancia de peso (Cp), en general, todas las especies requirieron del mismo tiempo para ganar peso en ambos escenarios para todos los meses de muestreo.
5. Existe una relación positiva y significativa entre la capacidad digestiva de los colibríes y su ganancia de peso máxima en gramos (Gp_{max}) en cautiverio, sugiriendo que la capacidad de los colibríes para procesar el alimento ingerido afecta la ganancia de peso corporal vía

producción de reservas de grasa, lo cual puede ser crucial en estas pequeñas aves que deben de acumular energía en forma de grasa para soportar la muda, la reproducción y/o el vuelo migratorio.

6. Existen relaciones negativas y significativas entre la densidad de especies de colibríes y la constante de ganancia de peso tanto en cautiverio como en campo, lo que sugiere que la velocidad a la cual los colibríes ganan peso puede ser crucial para su éxito y sobrevivencia, ya que podrán disponer de energía más rápidamente para enfrentar cambios en su medio ambiente y sobrevivir, lo cual debe reflejarse en un incremento de sus densidades.

8. LITERATURA CITADA

- Akaike, H. 1974. New look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19: 716-723.
- Arizmendi, M.C., y Berlanga, H. 2014. Colibríes de México y Norteamérica. *Hummingbirds of Mexico and North America*. CONABIO, México, 160 pp.
- Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Laake, J.L., Borchers, D.L., and Thomas, L. 2001. *Introduction to Distance Sampling*. Oxford University Press, USA.
- Calder, W.A., III. 1974. Consequences of body size for avian energetics. In: R.A., Paynter, Jr. (Ed.), *Avian Energetics*. Publication of the Nuttall Ornithological Club, no. 15, Cambridge, Mass, USA, pp. 86-144.
- Calder, A.W., III., and King, J.R. 1974. Thermal and caloric relations of birds. In: Farner, D.S., and King, J.R. (Eds.), *Avian biology*. Vol. IV. Academic Press, New York, USA, pp. 259-413.
- Calder, A.W., III., and Contreras-Martínez, S., 1993. Migrant hummingbirds and warblers on Mexican wintering grounds. In: Wilson, M.H., and Sader, S.A. (Eds.), *Conservation of neotropical migratory birds in Mexico*. Maine Agricultural and Forest Experiment Station, Maine, USA, pp. 123-138.
- Carpenter, L.F., Paton, C.D., and Hixon, A.M. 1983. Weight gain and adjustment of feeding territory size in migrant hummingbird. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 80: 7259-7263.
- Carpenter, F.L., and Hixon, A.M. 1988. A new function in a wild migrant hummingbird. *The Condor* 90: 373-378.

- Carpenter, F.L., Hixon, A.M., Beuchat, A.C., Russell, W.R., and Paton, C.D. 1993. Biphasic mass gain in migrant hummingbirds: body composition changes, torpor and ecological significance. *Ecological Society of America* 74: 1173-1182.
- Colwell, K.R. 1973. Competition and coexistence in a simple tropical community. *The American Naturalist* 107: 737-760.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2006. Programa de Conservación y Manejo Parque Nacional Nevado de Colima. México, D.F.
- Des Granges, J.L. 1979. Organization of a tropical nectar feeding bird guild in a variable environment. *Living Bird* 17: 199-236.
- Diamond, J.M., Karasov, W.H., Phan, D., and Carpenter, F.L. 1986. Digestive physiology is a determinant of foraging bout frequency in hummingbirds. *Nature* 320: 62-63.
- Epting, R.J. 1980. Functional dependence of the power for hovering on wing disc loading in hummingbirds. *Physiological Zoology* 53: 347-357.
- Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs* 46: 257-291.
- Feinsinger, P., and Colwell, R.K. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18: 779-795.
- Hainsworth, F.R., Collins, B.G., and Wolf, L.L. 1977. The function of torpor in hummingbirds. *Physiological Zoology* 50: 215-222.
- Hainsworth, F.R. 1978. Feeding: models of costs and benefits in energy regulation. *American Zoologist* 18: 701-714.
- Hainsworth, F.R., and Wolf, L.L. 1978. The economics of temperature regulation and torpor in nonmammalian organisms. In: Wang, L.C.H., and Hudson, J.W. (Eds.),

- Strategies in cold: natural torpidity and thermogenesis. Academic Press, New York, USA, pp. 147-184.
- Hiebert, S. 1993. Seasonal changes in body mass and use of torpor in a migratory hummingbird. *The Auk* 110: 787-797.
- Howell, N.G., and Webb, S., 1995. A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press, USA.
- Howell, N.G. 2003. Hummingbirds of North America. Princeton University Press, USA.
- Hudson, J.W. 1978. Shallow, daily torpor – thermoregulatory adaptation. In: Wang, L.C.H., and Hudson, J.W. (Eds.), *Strategies in cold: natural torpidity and thermogenesis*. Academic Press, New York, USA, pp. 147-184.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 2011. *Perspectiva estadística Jalisco*. México.
- Irving, L. 1964. Terrestrial animals in cold: Birds and mammals. In: Dill, D.B., Adolph, E.F., and Wilber, C.G. (Eds.), *Handbook of physiology*, sect. 4. American Physiological Society, Washington, D.C., USA, pp. 361-377.
- Jenni-Eiermann, S., and Jenni, L. 1994. Plasma metabolite levels predict individual body-mass changes in a small long-distance migrant, the garden warbler. *The Auk* 111: 888-899.
- Karasov, W.H., Phan, D., Diamond, J.M., and Carpenter, F.L. 1986. Food passage and intestinal nutrient absorption in hummingbirds. *The Auk* 103: 453-464.
- Karasov, W.H., and Diamond, J.M. 1988. Interplay between physiology and ecology in digestion. *BioScience* 38: 602-611.
- Ketterson, D.E., Nolar, V., Wolf, L., Ziegenfus, C., Dupty, M.A., Ball, F.G., and Johnsen, S.T. 1991. Testosterone and avian life histories: the effect of experimentally

- elevated on corticosterone and body mass in dark-eyed juncos. *Hormones and Behavior* 25: 489-503.
- King, J.R., and Farner, D.S. 1961. Energy metabolism, thermoregulation, and body temperature. In: Marshall, A.J. (Ed.), *Biology and comparative physiology of birds*, vol. 2. Academic Press, New York, USA, pp. 215-288.
- King, J.R. 1972. Adaptive periodic fat storage by birds. *Proceedings of the Fifteenth International Ornithological Congress*, pp. 200-217.
- Kruyt, W.J., Quicazán-Rubio, M.E., Van Heijst, F.G., Altshuler, L.D., and Lentink, D. 2014. Hummingbird wing efficacy depends on aspect ratio and compares with helicopter rotors. *Journal of the Royal Society Interface* 11: 1-12.
- Levey, D.J., and Martínez del Rio, C. 2001. It takes guts (and more) to eat fruit: lessons from avian nutritional ecology. *Auk* 118: 819-831.
- Martínez del Rio, C. 1990. Dietary, phylogenetic, and ecological correlates of intestinal sucrase and maltase activity in birds. *Physiological Zoology* 63: 987-1011.
- Martínez del Rio, C., Schondube, J.E., McWhorter, T.J., and Herrera, L.G. 2001. Intake responses in nectar feeding birds: digestive and metabolic causes, osmoregulatory consequences, and coevolutionary effects. *American Zoologist* 41: 902-915.
- McGuire, A.J., Witt, C.C., Remsen, J.V., Corl, A., Rabosky, L.D., Altshuler, L.D., and Dudley, R. 2014. Molecular phylogenetics and the diversification of hummingbirds. *Current Biology* 24: 910-916.
- McWhorter, T.J., and Martínez del Rio, C. 2000. Does gut function limit hummingbird food intake? *Physiological and Biochemical Zoology* 73: 313-324.
- National Geographic Society. 1987. *Field guide to the birds of North America*. National Geographic Society, Washington, D.C.

- Paton, D.C., and Collins, B.G. 1989. Bills and tongues of nectar-feeding birds – a review of morphology, function and performance, with intercontinental comparisons. *Australian Journal of Ecology* 14: 473-506.
- Powers, D.R., and Nagy, K.A. 1988. Field metabolic rate and food consumption by free-living Anna's hummingbirds (*Calypte anna*). *Physiological Zoology* 61: 500-506.
- Powers, R.D. 1991. Diurnal variation in mass, metabolic rate, and respiratory quotient in Anna's Hummingbirds and Costa's Hummingbirds. *Physiological Zoology* 64: 850-870.
- Powers, R.D., and Conley, T.M. 1994. Field metabolic rate and food consumption of two sympatric hummingbird species in southeastern Arizona. *Condor* 96: 141-150.
- Powers, R.D., Brown, R.A., and Van Hook, A.J. 2003. Influence of normal daytime fat deposition on laboratory measurements of torpor use in territorial versus nonterritorial hummingbirds. *Physiological and Biochemical Zoology* 76: 389-397.
- Rehder, N.B., Bird, D.M., and Lague, P.C. 1986. Variations in plasma corticosterone, estrone, estradiol-17 β , and progesterone concentrations with forced renesting, molt, and body weight of captive female american kestrels. *General and Comparative Endocrinology* 62: 386-393.
- Remsen, J.V., Stiles, F.G., and Scott, E.P. 1986. Frequency of arthropods in stomachs of tropical hummingbirds. *The Auk* 103: 436-441.
- Schondube, J.E., and Martínez del Rio, C. 2003. Concentration-dependent sugar preferences in nectar-feeding birds: mechanisms and consequences. *Functional Ecology* 17: 445-453.

- Schondube, J.E., and Martínez del Rio, C. 2004. Sugar and protein digestion in flowerpiercers and hummingbirds: a comparative test of adaptive convergence. *Journal of Comparative Physiology* 174: 263-273.
- Schondube, J.E., Contreras-Martínez, S., Ruan-Tejeda, I., Calder, A.W., and Santana, C.E. 2004. Migratory patterns of the Rufous Hummingbird in western Mexico. In: Nabhan, G. (Ed.), *Conserving migratory pollinators and nectar corridors in western North America*. The University of Arizona Press and The Arizona-Sonora Desert Museum. Tucson, USA, pp. 80-95.
- Schondube, J.E. 2012. Differences in nectar use potential in a guild of birds: a gut's view. *Ornitologia Neotropical* 23: 97-113.
- Schuchmann, K.L. 1999. *Family Trochilidae (Hummingbirds)*. Lynx Editions. Barcelona, España.
- Sibley, A. 2000. *The Sibley guide to birds*. National Audubon Society, New York.
- Stiles, F.G., and Wolf, L.L. 1970. Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. *The Auk* 87: 467-491.
- Stiles, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285-301.
- Stiles, F.G. 1980. The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis* 122: 322-343.
- Stiles, F.G. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *The Condor* 97: 853-878.
- Suarez, R.K., and Gass, C.L. 2002. Hummingbird foraging and the relation between bioenergetics and behaviour. *Comparative Biochemistry and Physiology* 133: 335-343.

- Suarez, K.R., and Welch, C.K. 2009. Stoking the brightest fires of life among vertebrates. In: Glass, M.L., and Wood, S.C. (Eds.), *Cardio-Respiratory Control in Vertebrates*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 381-394.
- Suarez, K.R., Herrera, M.L., and Welch, C.K. 2011. The sugar oxidation cascade: aerial refueling in hummingbirds and nectar bats. *The Journal of Experimental Biology* 214: 172-178.
- Weathers, W.W., and Stiles, F.G. 1989. Energetics and water balance in free-living tropical hummingbirds. *Condor* 91: 324-331.
- Welch, C.K., and Suarez, K.R. 2007. Oxidation rate and turnover of ingested sugar in hovering Anna's (*Calypte anna*) and rufous (*Selasphorus rufus*) hummingbirds. *The Journal of Experimental Biology* 210: 2154-2162.
- Welch, K.C., and Suarez, R.K. 2008. Altitude and temperature effects on the energetic cost of hover-feeding in migratory rufous hummingbirds, *Selasphorus rufus*. *Canadian Journal of Zoology* 86: 161-169.
- Wolf, L.L. 1970. The impact of seasonal flowering on the biology of some tropical hummingbirds. *The Condor* 72: 1-14.