

# UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS



**“FACTORES QUE INFLUYEN EN LA EXTRACCIÓN DE  
NÉCTAR: UN ESTUDIO COMPARATIVO ENTRE  
EL ROBADOR DE NÉCTAR *Diglossa baritula* (Thraupidae) Y EL  
COLIBRÍ *Eugenes fulgens* (Trochilidae)”**

Trabajo de titulación en la modalidad de:

**TESIS**

Que para obtener el título de:

**LICENCIADO EN BIOLOGÍA**

Presenta:

**SANDRA FERNANDA GALLO CORONA**

Las Agujas, Zapopan, Jalisco, Septiembre de 2003



# UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS

COORDINACIÓN DE CARRERA DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

COMITÉ DE TITULACIÓN

**C. SANDRA FERNANDA GALLO CORONA  
PRESENTE.**

Manifiestamos a Usted que con esta fecha ha sido aprobado su tema de titulación en la modalidad de **TESIS E INFORMES opción Tesis** con el título: **"FACTORES QUE INFLUYEN EN LA EXTRACCIÓN DE NÉCTAR: UN ESTUDIO COMPARATIVO ENTRE EL ROBADOR DE NÉCTAR *Diglossa baritula* (Thraupidae) Y EL COLIBRÍ *Eugenes fulgens* (Trochilidae)"**, para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos que ha sido aceptado/a como Director de dicho trabajo el/la **M.C. JORGE E. SCHÖNDUBE FRIEDEWOLD** y como Asesor el/la **ING. OSCAR FRANCISCO REYNA BUSTOS**.

ATENTAMENTE  
"PIENSA Y TRABAJA"

Las Agujas, Zapopan Jal., 17 de septiembre del 2003



**DRA. MÓNICA ELIZABETH RIOJAS LÓPEZ**  
PRESIDENTE DEL COMITÉ DE TITULACIÓN

COORDINACIÓN DE LA CARRERA DE  
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

*Leticia Hernández López*

**M.C. LETICIA HERNÁNDEZ LÓPEZ**  
SECRETARIO DEL COMITÉ DE TITULACIÓN

c.c.p. **M.C. JORGE E. SCHÖNDUBE FRIEDEWOLD**.- Director del Trabajo  
c.c.p. **ING. OSCAR FRANCISCO REYNA BUSTOS**.- Asesor del Trabajo  
c.c.p. Expediente del alumno

MERL/LHL/mam

**CUCBA**



**BIBLIOTECA CENTRAL**

C. DRA. MONICA ELIZABETH RIOJAS LOPEZ  
PRESIDENTE DEL COMITE DE TITULACION  
DE LA DIVISION DE CIENCIAS BIOLOGICAS Y AMBIENTALES  
DE LA UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Por medio de la presente, nos permitimos informar a Usted, que habiendo revisado el trabajo de tesis que realizó la pasante **Sandra Fernanda Gallo Corona** con el título **Factores que influyen en la extracción de néctar: un estudio comparativo entre el robador de néctar *Diglossa baritula* (Thraupidae) y el colibrí *Eugenes fulgens* (Trochilidae)**, consideramos que ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorización de impresión y en su caso programación de fecha de exámenes de tesis y profesional respectivos.

Sin otro particular, agradecemos de antemano la atención que se sirva brindar a la presente y aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE

Las Agujas, Zapopan, Jal., a 19 de Septiembre de 2003.

DIRECTOR DE TESIS



Dr. Jorge E. Schönndube Friedewold

ASESOR



Ing. Oscar Reyna Bustos



COORDINACION DE LA CARRERA DE  
LICENCIADO EN BIOLOGIA

SINODALES

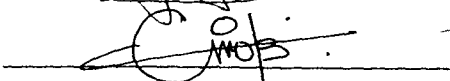
1. Dr. Aarón Rodríguez Contreras



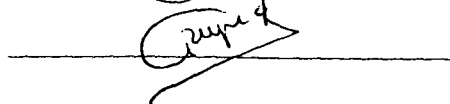
2. Ing. Raymundo Ramírez Delgadillo



3. M. en C. Guillermo Barba Calvillo



Supl. Ing. Oscar Reyna Bustos



**Este trabajo fue realizado en**

**ESTACIÓN CIENTÍFICA LAS JOYAS  
RESERVA DE LA BIOSFERA SIERRA DE MANATLÁN  
Jalisco, México.**

**Director: Dr. Jorge Ernesto Schöndube Friedewold**

## DEDICATORIAS

**Danza, vestida solo de aire,  
Canta, cubierta solo de cielo:  
Aire y cielo, ¿hay vestido mas hermoso?**

Octavio Paz

*Dedico este trabajo a dos queridas personas, de experiencia admirable  
que han dejado este mundo: mi amigo y abuelo Adolfo Corona y  
mi amigo William Calder.*

*Dedico este trabajo a la investigación de la fauna silvestre mexicana  
y a su conservación.*

*Dedico este trabajo a las personas que se esfuerzan por hacer de México  
un lugar mejor para vivir.*

## AGRADECIMIENTOS

A Luis Rodolfo Gallo Ortega por ser mi papá y a Alicia Corona de Gallo por ser mi mamá, a los dos les agradezco con todo mi corazón por su paciencia, por su apoyo y por ser unos excelentes padres.

A Luis Alejandro y a Jacobo por ser mis hermanos, deseándoles lo mejor en la vida.

A mi abuelito Adolfo Corona por haberme ayudado a encontrar la paz durante los momentos difíciles y por haber compartido conmigo 25 años de enseñanza. A mi abuelita Mercedes de Corona por apoyarme en todo momento y darme ánimo para seguir siempre adelante.

A Roland Jirik Jentsch por acompañarme en la etapa final de este trabajo, gracias querido Chou.

Al Dr. Jorge Schöndube Friedewold le agradezco su valiosa asesoría, sus consejos, su apoyo por ser tan paciente, por enseñarme a pensar diferente, por ayudarme a crecer profesional y personalmente, por su valiosa amistad y por ser mi Gran Guru.

Al Dr. Horacio de la Cueva por sus valiosos comentarios y aportaciones a este trabajo y por compartirme su pasión por la investigación científica y el arte.

Al M. en C. Fernando González García por compartir su experiencia en el estudio de las aves, por su interés en mi crecimiento profesional y por su valiosa amistad.

Al Biol. Juan Pablo Esparza –Sherpa- por su valiosa ayuda durante el trabajo de campo, por su hospitalidad y por ser un gran amigo.

Quiero agradecer a las siguientes personas quienes por su ánimo, dedicación y experiencia me han impulsado a seguir adelante en el camino de la ciencia: Dr. Eduardo Santana, Dr. Alfonso Islas, Dr. Arturo Orozco, M. en C. Bradford Keitt, M. en C. Shaye Wolf y Carlos Gracia.

A William Calder por haber compartido el sentimiento de aprecio y respeto hacia la vida silvestre.

Al Biol. José Carrillo por su sincera amistad, por compartir su visión del mundo, por haberme dado valor al caminar por la montaña.

A mis amigos Biol. Jesús Cortés Aguilar, Biol. Rafael Bello Bedoy, Biol. Manfred Meiners Ochoa por todo el apoyo moral necesario para concluir este trabajo. Muchas gracias por toda su ayuda y por los momentos que compartimos.

A la M. en C. Leticia Hernández por brindarme su apoyo tan importante, por las facilidades otorgadas para la consolidación de este trabajo.

A mi amigo Luis Cárdenas – Lennon- por su apoyo, sus ideas, la realización y edición del video de esta tesis, por la mezcla musical exclusiva y por dejarse contagiar la pasión hacia la naturaleza.

Al Personal de la Estación Científica Las Joyas.

A mi amigo Bernardo Esquivel por mantener su amistad y proporcionarme las herramientas que me ayudaron a terminar este trabajo.

Al M. en C. Pablo García quién compartió el RIGOR en el trabajo científico y porque estuvo en el momento justo cuando necesité su apoyo y amistad.

Al M. en C. Enrico Yépez y su esposa Marcela por animarme en el proceso de realización de este trabajo, por su amistad y por mostrarme que no hay fronteras.

A mi asesor Oscar Reyna Bustos y a mis sinodales Guillermo Barba Calvillo, Aarón Rodríguez Contreras y Raymundo Ramírez Delgadillo por sus valiosos comentarios a este trabajo.

A Paulina Michel quien fué una gran mujer y estoy segura hubiera sido una excelente bióloga.

A quienes no están en esta lista pero que me apoyaron y me aguantaron cuándo estuve triste, enojada, desesperada o completamente feliz al finalizar cada etapa de este trabajo.... Les digo sinceramente MUCHAS GRACIAS.



## RESUMEN

Se presenta un estudio comparativo entre el robador de néctar *Diglossa baritula* (Thraupidae) y el colibrí *Eugenes fulgens* (Trochilidae). La presente tesis tiene como objetivos generales: Determinar el efecto que la morfología floral tiene sobre la capacidad de extracción de néctar de estas dos aves y estudiar el efecto que la morfología del pico de *D. baritula* tiene sobre su habilidad para alimentarse.

Como resultados se encontró que la interacción entre las características de las aves y aquellas de las flores y el néctar, han provocado que las aves adapten su comportamiento en base a su propia morfología y a su relación con el recurso alimenticio, desarrollando técnicas de forrajeo contrastantes.

La habilidad de *Eugenes fulgens* para acceder al nectario depende del diámetro de apertura de la garganta de la corola, mientras que *Diglossa baritula* depende de las características de la base del tubo de la corola que le permitan perforarla.

La tasa de extracción de néctar de *Eugenes fulgens* es afectada por el tamaño de apertura de la garganta y por la longitud de la corola. Estos dos elementos de la morfología floral no actúan de forma independiente, sino que interactúan limitando la capacidad del colibrí para extraer néctar. En contraste, la tasa de extracción de néctar de *Diglossa baritula* no es afectada por la morfología floral.

Cuando *Diglossa baritula* visita flores que no requieren ser perforadas para extraer su néctar, la morfología de su pico no afecta su tasa de extracción de néctar, ni su capacidad para manipular exitosamente dichas flores. Cuando *D. baritula* visita flores que tiene que perforar para acceder al nectario, la presencia del gancho mejora tanto su habilidad para manipular la flor, como para extraer su néctar. Esto sugiere que la evolución del gancho presente en el pico de los miembros del género *Diglossa*, ha incrementado su capacidad para robar néctar de flores con corolas tubulares.

## ÍNDICE GENERAL

I. INTRODUCCIÓN.....	1
II. ANTECEDENTES.....	4
1. Morfología floral.....	5
2. Presiones de selección sobre la estructura floral y evolución de las defensas en contra de robadores.....	8
3. El néctar como atrayente floral.....	9
4. Los visitantes florales: aves nectarívoras.....	11
5. Interacciones entre la morfología floral, las características del néctar y la morfología y comportamiento de las aves nectarívoras.....	14
III. ESPECIES ESTUDIADAS	
<i>Eugenes fulgens</i> .....	17
<i>Diglossa baritula</i> .....	18
IV. OBJETIVOS.....	21
V. HIPOTESIS.....	22
VI. AREA DE ESTUDIO.....	23
VII. METODOLOGIA	
1. Captura de aves con la técnica de redes de niebla.....	25
2. Mantenimiento de aves en cautiverio.....	25
3. Experimentos de comportamiento.....	27
3.1. Efecto de la morfología floral sobre las tasas de extracción de néctar.....	32
3.2. Efecto de la longitud de la corola sobre las tasas de extracción de néctar.....	37
3.3. Efecto de la morfología del pico de <i>Diglossa baritula</i> sobre su habilidad para extraer néctar.....	39
VIII. RESULTADOS	
1. Morfología floral	
1.1 Descripción de las cuatro formas florales.....	42
2. Habilidad de <i>Eugenes fulgens</i> y <i>Diglossa baritula</i> para acceder al nectario de diferentes flores.....	43

3. Efecto de la morfología floral sobre las tasas de extracción de néctar y los tiempos de manejo.....	46
4. Importancia relativa de las diferentes variables morfológicas de la corola en la extracción de néctar.....	49
5. Efectos de los cambios experimentales en la longitud de la corola sobre la tasa de extracción de néctar.....	52
6. Efecto de la morfología del pico de <i>Diglossa baritula</i> sobre su habilidad para extraer néctar.....	54
<b>IX. DISCUSION.....</b>	<b>59</b>
1. Habilidad para acceder al nectario.....	60
1.1 <i>Eugenes fulgens</i> .....	61
1.2 <i>Diglossa baritula</i> .....	64
2. Extracción de néctar.....	66
2.1 <i>Eugenes fulgens</i> .....	67
2.2 <i>Diglossa baritula</i> .....	70
3. Efectos de la longitud de la corola sobre la extracción de néctar.....	70
4. Efecto de la longitud y del tamaño de diámetro de la garganta de la corola sobre la extracción de néctar del colibrí <i>Eugenes fulgens</i> .....	71
5. Costos ecológicos de la extracción de néctar.....	72
5.1 <i>Eugenes fulgens</i> .....	72
5.2 <i>Diglossa baritula</i> .....	74
6. Efecto de la morfología del pico de <i>Diglossa baritula</i> sobre su habilidad para extraer néctar.....	76
<b>X. CONCLUSIONES.....</b>	<b>80</b>
1. Habilidad para acceder al nectario floral.....	80
2. Efecto de la morfología floral sobre las tasas de extracción de néctar y el tiempo de manejo.....	81
3. Efecto de la morfología del pico de <i>Diglossa baritula</i> sobre su habilidad para extraer néctar.....	82
<b>XI. BIBLIOGRAFIA.....</b>	<b>83</b>
<b>XII. APENDICE .....</b>	<b>94</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

Figura 1. Relación entre los factores que afectan la extracción de néctar en aves nectarívoras.....	16
Figura 2. El robador de néctar <i>Diglossa baritula</i> y el colibrí <i>Eugenes fulgens</i> .....	20
Figura 3. Ubicación geográfica de la Estación Científica Las Joyas.....	24
Figura 4. Dimensiones y características de la jaula para cautiverio.....	28
Figura 5. Bebederos tubulares de vidrio para la alimentación de las aves durante su mantenimiento en cautiverio.....	29
Figura 6. Características de la jaula utilizada en el laboratorio de comportamiento.....	30
Figura 7. Flores tubulares utilizadas en los experimentos de extracción de néctar.....	34
Figura 8. Dimensiones para la corola de las diferentes formas florales.....	35
Figura 9. Diferentes tamaños de corola de <i>Ipomoea orizabensis</i> utilizados para medir los efectos de la longitud de la corola sobre la tasa de extracción de néctar y tiempo de manejo.....	38
Figura 10. Modificación del pico de <i>Diglossa baritula</i> para analizar su habilidad para alimentarse de flores tubulares.....	41
Figura 11. Morfología de la corola de <i>Lepechinia nelsonii</i> .....	47
Figura 12. Número de intentos vanos de <i>Eugenes fulgens</i> y <i>Diglossa baritula</i> llevados a cabo antes de realizar una visita exitosa a las diferentes formas florales.....	48
Figura 13. Efecto de la morfología floral sobre las tasas de extracción de néctar y los tiempos de manejo.....	51
Figura 14. Efecto del tamaño del diámetro de la garganta y la longitud de la corola de las formas florales sobre la tasa de extracción de néctar del colibrí <i>Eugenes fulgens</i> .....	53
Figura 15. Efecto de la longitud de corola sobre las tasas de extracción de néctar y los tiempos de manejo del colibrí <i>Eugenes fulgens</i> y	

del robador de néctar <i>Diglossa baritula</i> .....	55
Figura 16. Efecto de la morfología del pico de <i>Diglossa baritula</i> sobre su habilidad para extraer néctar.....	57
Figura 17. Efecto de la morfología del pico de <i>Diglossa baritula</i> sobre el número de intentos vanos al extraer néctar.....	58
Figura 18. Tamaño comparativo entre el diámetro del pico del colibrí <i>Eugenes fulgens</i> y el diámetro de la garganta de la corola de las diferentes formas florales.....	63
Figura 19. El mapeo de caracteres de morfología del pico sobre una filogenia del género <i>Diglossa</i> realizada con ADN mitocondrial por Hackett (1995).....	79
Tabla 1. Dimensiones de la corola de las diferentes formas florales utilizadas en los experimentos de extracción de néctar.....	45
Tabla 2. Tasa de extracción de néctar y tiempos de manejo del colibrí <i>E. fulgens</i> y el robador de néctar <i>D. baritula</i> para las diferentes formas florales.....	50

## I. INTRODUCCION

A lo largo de su evolución, los hábitos alimenticios de las aves se han diferenciado de un estado ancestral insectívoro-carnívoro a incluir por lo menos media docena de otros hábitos alimenticios: pescado, semillas, frutas, hojas y néctar (Storer 1971, Wallace y Mahan 1975). Aparentemente, la nectarivoría ha evolucionado independientemente por lo menos ocho veces en aves, con tres radiaciones principales representadas por las familias Trochilidae (colibríes), Meliphagidae (comedores de néctar) y Nectarinidae (aves sol) (Ford 1985). En el continente Americano la nectarivoría especializada ha evolucionado en colibríes y en algunas familias de paseriformes, dentro de las cuales las aves del género *Diglossa* (Thraupidae) son las más especializadas (Vuilleumier 1969, Schöndube y Martínez del Río 2003a).

Alimentarse de néctar implica retos importantes. Ya que el néctar es una solución diluida de azúcares (glucosa, fructosa, sacarosa), que incluye pequeñas cantidades de aminoácidos, vitaminas y electrolitos (Martínez del Río *et al.* 1992, Baker *et al.* 1998), las aves que se alimentan de él han tenido que evolucionar adaptaciones fisiológicas, morfológicas, y conductuales para lograr sobrevivir en base a esta simple dieta. Esto ha generado patrones de evolución convergente entre los distintos grupos de aves nectarívoras, entre los cuales destacan la presencia de picos largos y delgados, lenguas bifurcadas y huecas (Hainsworth 1973, Paton y Collins 1989), riñones especializados para producir orina diluida (Casotti y Richardson 1993), y altas tasas de actividad de disacaridasas y de transporte intestinal de glucosa (Martínez del Río *et al.* 1988).

Las diferencias en los patrones fisiológicos y conductuales de los miembros de distintas radiaciones de aves nectarívoras han generado diferencias en sus técnicas de forrajeo. Así, nectarínidos y colibríes prefieren consumir néctares con altos contenidos del disacárido sacarosa, mientras que otros passerines prefieren néctares que contengan mezclas de los monosacáridos glucosa y fructosa (Lotz y Schöndube 2003, Schöndube y Martínez del Río 2003b). La técnica de forrajeo en colibríes incluye la capacidad de mantener el vuelo suspendido durante su visita a la flor, mientras que otras aves deben extraer néctar de las flores mientras perchan (Wolf *et al.* 1972, Miller 1985).

A diferencia de los colibríes que cuando extraen néctar polinizan las flores que visitan, las aves del género *Diglossa* son consideradas como robadores de néctar que se alimentan parasíticamente de flores polinizadas por colibríes (Skutch 1954, Arizmendi *et al.* 1996). *Diglossa* extrae néctar perforando la base de la corola y bebiéndolo a través del orificio realizado sin interactuar con los órganos reproductivos de la flor (Skutch 1954, Vuilleumier 1969, Arizmendi *et al.* 1996). Tanto diglosas como colibríes pueden ser encontrados en los mismos hábitats utilizando los mismos recursos alimenticios (Skutch 1954, Naoki 1998, Colwell *et al.* 1974, Schöndube 2003). Debido a que sus estrategias para extraer y procesar el néctar floral son diferentes, estos dos grupos nos presentan una oportunidad única de entender como distintos grupos de aves han evolucionado diferentes soluciones a un mismo problema (e. g. alimentarse de néctar). Estudiar diferentes grupos taxonómicos que han evolucionado bajo las mismas condiciones ecológicas nos permite entender patrones de evolución convergente y/o describir la diversidad funcional relacionada con la explotación de un mismo recurso. En este trabajo de investigación llevo a cabo una exploración de la diversidad funcional de las aves nectarívoras neotropicales. Su importancia radica en comprender como

diferentes organismos han desarrollado soluciones a problemas comunes. Aunque algunos aspectos del comportamiento de forrajeo de aves nectarívoras han sido estudiados en el pasado (Skutch 1954, Vuilleumier 1969, Miller y Miller 1971, Wolf et al 1972, Hainsworth 1973, Wolf *et al.* 1975, Hainsworth y Wolf 1976, Stiles 1976, Colwell *et al.* 1978, Carpenter 1978, Feisninger y Colwell 1978, Stiles 1978, Stiles 1981, Ewald y Williams 1982, Graves 1982, Inouye 1983, Kingsolver y Daniel 1983, Montgomerie 1984, Montgomerie *et al.* 1984, Ford 1985, Tamm y Gass 1986, Arizmendi y Ornelas 1990, Stromberg y Johnsen 1990, Ornelas 1994, Smith *et al.* 1996, Meléndez *et al.* 1997, Naoki 1998, Maloof e Inouye 2000, Temeles y Rankin 2000, Lara y Ornelas 2001, Temeles *et al.* 2002, Schöndube y Martínez del Río 2003a), muy pocos trabajos han sido llevados a cabo de manera comparativa (Paton y Collins 1989, Schöndube 2003). Debido a que el género *Diglossa* es sintópico con diversas especies de colibríes, es decir que vive en los mismos habitats y se alimenta de las mismas flores, un estudio comparativo de sus formas de extraer néctar ayudará a distinguir caracteres comunes relacionados con el uso de néctar por aves.

En este trabajo de investigación describo los factores florales que afectan la extracción de néctar realizada por el robador de néctar *Diglossa baritula* y por el colibrí *Eugenes fulgens*, enfocándome en la interacción que existe entre la morfología floral y los patrones conductuales de estas dos aves. Además, pretendo generar un modelo evolutivo de cómo un cambio de forma en el pico de *D. baritula* pudo afectar su habilidad para alimentarse de flores tubulares.



## II. ANTECEDENTES

Para comprender los factores que influyen en la extracción de néctar por aves nectarívoras es necesario conocer el efecto que la morfología floral y las características físicas del néctar tienen sobre el comportamiento de los visitantes florales, y como la morfología de estos afecta su capacidad para acceder al nectario de la flor. Las características morfológicas de las flores y sus visitantes han coevolucionado como resultado de su relación, donde el visitante floral da un servicio para la planta (polinización) y esta le ofrece una recompensa (alimento en forma de néctar y algunas veces polen). Esta relación es más el resultado de un conflicto de intereses entre las plantas y las aves que las visitan, que de un proceso de beneficios mutuos. Desde el punto de vista de las plantas, el ave nectarívora es un vector de movimiento para su polen (Stiles 1978). Las plantas han tenido que desarrollar estrategias que obligan al ave a tener contacto con el polen y al mismo tiempo deben ofrecerle una recompensa para ser consideradas atractivas. Esta recompensa debe ser atractiva, pero barata de producir. Cuando las aves visitan una flor su objetivo no es ser polinizador eficiente, sino maximizar su forrajeo obteniendo el máximo de energía en el menor tiempo posible (Wolf *et al.* 1972). Para las aves es importante la cantidad y composición del néctar disponible en las flores, la eficiencia con la que pueden extraerlo, el costo de moverse entre flores y la competencia con otras aves (Wolf *et al.* 1972, Wolf *et al.* 1975, Stiles 1976, Carpenter 1978, Feisinger 1978, Gill 1978, Hainsworth 1978, Tamm y Gass 1986,



Haismworth 1981, Montgomerie 1984). De este modo, las estrategias de las plantas y sus polinizadores tienden a generar presiones de selección distintas.

En esta sección exploro los factores que afectan la extracción de néctar en los visitantes florales. Primero, describo como la morfología floral y los diferentes componentes de la corola interactúan afectando el comportamiento de los visitantes florales. Segundo, describo la presencia de defensas morfológicas y químicas en las plantas y sus efectos en robadores de néctar. Tercero, describo al néctar como atrayente floral y el efecto que sus características físicas tienen sobre los visitantes florales. Cuarto, describo las adaptaciones morfológicas, fisiológicas y de comportamiento de las principales radiaciones de aves nectarívoras. Por último, exploro la relación que existe entre la morfología floral, la composición química y las características físicas del néctar, y la morfología y el comportamiento de las aves nectarívoras.

### **1. Morfología floral**

Las flores son estructuras complejas y multidimensionales. Están compuestas por los órganos reproductores (pistilo y estambres) y por las estructuras que los soportan y protegen (sépalos y pétalos), además pueden estar acompañados de estructuras accesorias como brácteas (Harrington 1985). La morfología floral es el resultado de la interacción entre la forma y la organización espacial de sus diferentes componentes. Así, la apariencia externa de las flores está definida por el tamaño, forma y color de los sépalos (cáliz), los pétalos (corola) y en algunas ocasiones, de sus órganos reproductores (estambres y pistilo; Harrington 1985, Zomlefer 1994).

La corola tiene diferentes atributos dimensionales que pueden ser utilizados para describir su forma, entre los cuales encontramos la longitud, el diámetro de la garganta y

el diámetro del área total de los pétalos que rodea el acceso al nectario y que sirve para atraer visualmente a los polinizadores. Las variaciones en el tamaño de estos atributos generan diferentes arquitecturas florales que afectan la interacción entre la flor y sus visitantes (Hainsworth 1973, Smith *et al.* 1996).

La longitud de la corola afecta la capacidad de extracción de néctar realizada por los visitantes florales (Montgomerie 1984). La longitud de la corola se define como la distancia entre la apertura de la garganta y el nectario, y es la distancia que los visitantes florales necesitan recorrer dentro de la flor para extraer néctar. Para las aves nectarívoras conforme se incrementa la longitud de la corola, se incrementa la distancia necesaria para insertar su pico o extender su lengua. Esto incrementa el tiempo empleado al visitar una flor y reduce su capacidad para extraer néctar (Hainsworth 1973, Ewald y Williams 1982, Montgomerie 1984).

Para muchas flores tener una corola larga representa un beneficio ya que obliga a los visitantes a interactuar con sus órganos reproductores (Nilsson 1988). La profundidad máxima que un visitante puede alcanzar para extraer néctar es el resultado de la interacción entre el tamaño de sus estructuras bucales (pico, lengua o probosis) y de su capacidad para exteñderlas (Nilsson 1988). Los visitantes que tienen estructuras bucales más largas que la longitud de las flores que visitan, tienden a no interactuar eficientemente con los órganos sexuales de estas. Mientras que los visitantes con estructuras bucales cortas se ven forzados a introducirse por la garganta de la corola para llegar al nectario, interactuado así con las anteras y el estigma de la flor (Nilsson 1988, Smith *et al.* 1996). Una mayor longitud de la corola permite una mayor transferencia del polen, por lo que selectivamente muchas flores tienden a presentar corolas largas. En respuesta a esto, algunos visitantes florales han evolucionado estructuras bucales largas

que les permiten extraer néctar sin tener que introducirlas completamente dentro de la flor (Nilsson 1988).

La siguiente característica que describe la forma de la corola es el diámetro de la garganta. La apertura de la garganta funciona como puerta de entrada hacia el tubo floral donde se encuentra el nectario. Las corolas de garganta estrecha representan un reto para los visitantes florales. En ocasiones los visitantes florales tienen estructuras bucales de gran tamaño, por lo que no pueden introducirlas en la corola. Si el diámetro de la garganta es pequeño, los visitantes cometen errores al insertar su pico en la flor, gastando mas tiempo y esfuerzo en cada visita floral (Smith *et al.* 1996, Temeles y Rankin 2000).

La tercer característica descriptiva es el área total de los pétalos que rodea el acceso a la corola, la cual puede ser definido como diámetro de la corola. Las flores que son visitadas por aves presentan una corola conspicua con pétalos generalmente de colores brillantes: amarillo, naranja, rojo o violeta (Stiles 1976, Stiles 1978, Raven *et al.* 1999). Las aves tienen el sentido de la vista bien desarrollado, por lo que el diámetro de la corola representa el área de exhibición utilizada para atraerlos. Visitantes florales como los colibríes tienen la capacidad de recibir las señales cercanas al ultravioleta emitidas por algunas flores (como por ejemplo algunos miembros de la familia Convolvulaceae) que funcionan como guías de acceso al nectario (Goldsmith 1980, Cuevas, com. pers.). El diseño y la tonalidad del área de exhibición de la corola simbolizan la tarjeta de presentación de la planta ante sus visitantes.

## **2. Presiones de selección sobre la estructura floral y evolución de defensas contra robadores**

Las formas florales son el resultado tanto de las presiones selectivas generadas por sus visitantes, como de la necesidad de cumplir con su función como órgano reproductivo. Las principales funciones florales son: 1) albergar y proteger los órganos sexuales; 2) atraer e interactuar con los vectores que transportarán el polen; 3) producir la recompensa para polinizadores o visitantes legítimos; y 4) proteger la recompensa contra visitantes ilegítimos o robadores (Stiles 1978, Inouye 1983, Raven *et al.* 1999).

Entre los principales visitantes florales podemos encontrar insectos, mamíferos y aves quienes son atraídos a la flor principalmente por el néctar que la planta produce (Freeland y Janzen 1974, Stiles 1978, Morgan 2000). Para la planta producir néctar representa un costo energético que es pagado por los visitantes florales cuando llevan a cabo una polinización efectiva (Cohen y Shmida 1993). Sin embargo, no todos los visitantes florales son polinizadores. El robo de néctar es un tipo de comportamiento que se presenta tanto en diferentes grupos de insectos como en algunas especies de aves (McDade y Kinsman 1980, Guerrant y Lee Fiedler 1981, Inouye 1983, Ornelas 1994, Arizmendi *et al.* 1996, Lara y Ornelas 2001). Los robadores de néctar obtienen su alimento a través de perforar la corola de las flores que visitan (Inouye 1983, Ornelas 1994, Arizmendi *et al.* 1996, Maloof e Inouye 2000). Esto implica una extracción de néctar sin polinización, lo que puede reducir la capacidad reproductiva de las plantas que son visitadas frecuentemente por robadores (Stiles 1978, Inouye 1983, Arizmendi *et al.* 1996, Maloof e Inouye 2000, Irwin y Brody 1998, 1999, 2000)

En respuesta a los efectos negativos que los robadores de néctar pueden tener sobre su reproducción, algunos grupos de plantas han evolucionado defensas

morfológicas y químicas (Feeny 1976, Guèrrant y Lee Fiedler 1981, Maloof e Inouye 2000, Ghazoul 2001). Entre las modificaciones morfológicas podemos encontrar el engrosamiento del tejido de la corola, sépalos reforzados y vellosidades que dificultan el acceso al nectario (Inouye 1983, Raven *et al.* 1999, Maloof e Inouye 2000). Entre las defensas químicas se encuentran la producción de fenoles y alcaloides en los tejidos de la corola y sépalos (Rhoades y Bergdahl 1981, Inouye 1983), así como la secreción de compuestos secundarios tóxicos en el néctar (Rhoades y Bergdahl 1981, Adler 2001). Estos químicos florales pueden tener un efecto dramático sobre el comportamiento y la fisiología del robador, causando en algunas ocasiones que las aves robadoras generen una aversión ante la flor visitada, que tengan problemas digestivos o pueden ocasionar la muerte por la ingestión de toxinas (Rhoades y Bergdahl 1981).

### **3. El néctar como atrayente floral.**

El néctar es una solución acuosa de azúcares (glucosa, fructosa y sacarosa) que contiene pequeñas cantidades de aminoácidos, vitaminas y electrolitos (Martínez del Río *et al.* 1992, Baker *et al.* 1998). Es producido por las flores como atrayente y recompensa para los visitantes florales en espera de que a través de sus visitas funcionen como vectores que muevan el polen entre diferentes flores o individuos conespecíficos (Wolf *et al.* 1972, Hainsworth y Wolf 1976, Maloof e Inouye 2000). De este modo, los visitantes obtienen nutrientes y agua mientras las plantas reciben como pago el movimiento direccional de sus gametos masculinos.

La cantidad total de néctar ofrecido por las plantas está determinada por diferentes factores. Como resultado evolutivo de la interacción planta-polinizador, la capacidad de las plantas de secretar néctar se encuentra definida genéticamente

(Salguero y Ackerman-1999). Mientras algunas especies producen una cantidad fija de néctar en un solo evento, otras lo secretan continuamente a lo largo de un periodo determinado de tiempo, y otras más, tienen la capacidad de modificar su volumen y composición por medio de reabsorber en el nectario tanto agua como azúcares (Koopowitz y Marchant 1998).

El volumen y la concentración del néctar afectan tanto las tasas de extracción de néctar como los tiempos de manejo de los visitantes florales (Wolf *et al.* 1972, Hainsworth 1973, Stiles 1978, Kingsolver y Daniel 1983, Montgomerie 1984, Montgomerie *et al.* 1984, Plowright 1985, Tamm y Gass 1986, Paton y Collins 1989, Stromberg 1990). Los cambios en las condiciones ambientales a lo largo del día pueden afectar dramáticamente estas características físicas del néctar. Un incremento en la temperatura puede provocar que el néctar se evapore, disminuyendo su volumen y aumentando su viscosidad (Plowright 1985). La forma y el tamaño de la corola pueden reducir las tasas de evaporación del néctar o evitar que este se diluya a causa de la lluvia (Plowright 1985, Cohen y Shmida 1993). De esta manera las flores que poseen corolas largas y delgadas tienden a sufrir menor evaporación o dilución de su néctar que las flores con corolas cortas y anchas.

Un aumento en el volumen del néctar provoca que el visitante floral realice visitas más prolongadas a las flores. A mayor volumen de néctar presente en la flor, el visitante floral tendrá que invertir más tiempo para poder extraerlo completamente (Montgomerie 1984). Sin embargo, Paton y Collins (1989) señalan que el incremento en el volumen de néctar provoca que las visitas sean más rápidas, ya que el área de contacto entre el néctar y las estructuras bucales del visitante también se incrementa, acelerando así la tasa de extracción y reduciendo el tiempo de visita.

La viscosidad del néctar se incrementa proporcionalmente con la concentración de azúcares presentes en él (Montgomery 1984). Cuando el néctar es más viscoso fluye más lentamente a través de las estructuras bucales del visitante floral. Esto, es el resultado de un incremento la tensión superficial que reduce la velocidad de su movimiento por capilaridad, provocando que la tasa de extracción de néctar se reduzca y el tiempo de extracción de los visitantes florales aumente (Hainsworth 1973, Kingsolver y Daniel 1983).

#### **4. Los visitantes florales: aves nectarívoras**

Para las aves nectarívoras, alimentarse de néctar conlleva retos fisiológicos importantes como ingerir dietas pobres en proteínas que contienen grandes cantidades de agua (Casotti y Richardson 1993). En respuesta a estos retos, las aves nectarívoras han evolucionado adaptaciones fisiológicas, morfológicas, y de comportamiento. Estas adaptaciones han provocado que las principales radiaciones de aves nectarívoras presenten características fisiológicas y morfológicas similares (Paton y Collins 1989).

Entre las características morfológicas de éstos grupos de aves encontramos que su pico es comúnmente largo y delgado, lo que les permite acceder al nectario aún cuando las flores tengan corolas largas y angostas (Paton y Collins 1989). En general, los patrones morfológicos del pico entre aves polinizadoras y robadores de néctar especializados son diferentes. Las aves polinizadoras tienen picos diseñados para alcanzar el nectario por medio de introducirlo en la apertura de la garganta floral, por lo cual sus picos tienden a ser largos, delgados, rectos o ligeramente curvos (Stiles 1981, Paton y Collin 1989). Por el contrario, algunos robadores de néctar, como los miembros



del género *Diglossa*, tienen picos cortos, ganchudos y con bordes aserrados que les permiten sujetar la corola y perforarla (Skutch 1954, Stiles 1981, Ornelas 1994).

Entre las aves robadoras de néctar más especializadas encontramos a los miembros del género *Diglossa* (Thraupidae; Vuilleumier 1969). El pico de *Diglossa* presenta estructuras que facilitan el robo de néctar, su maxila tiene bordes aserrados y una terminación en forma de gancho que le ayudan a sujetar la corola mientras la perfora con la mandíbula. La mandíbula es retráctil y puede ser proyectada, lo cual le permite al ave “apuñalar” la corola (Skutch 1954, Vuilleumier 1969). Aunque la mayoría de los colibríes se comportan como “visitantes legítimos”, visitando la flor por la apertura de la garganta de la corola e interactuando con sus órganos reproductores, no siempre actúan como polinizadores. McDade y Kinsman (1980), Ornelas (1994) y Lara y Ornelas (2001) han reportado que algunas especies de colibríes pueden actuar como robadores de néctar, utilizando las puntas de sus picos para cortar el tejido floral en la base de la corola.

Una vez que el ave ha logrado acceder al nectario, la extracción del néctar es realizada por la lengua (Hainsworth 1973, Ewald y Williams 1982, Kingsolver y Daniel 1983, Paton y Collins 1989). Las lenguas de las aves nectarívoras presentan caracteres morfológicos comunes, sin embargo, cada grupo taxonómico tiene características específicas. Las lenguas de los colibríes (Trochilidae) y de las aves sol (Nectarinidae) se bifurcan longitudinalmente y presentan un par de canales cóncavos en forma de “U” al ser observados en corte transversal, que se abren hacia la parte superior de la lengua. En las aves sol, los márgenes de los canales de la lengua se encuentran casi unidos, formando una estructura casi tubular. Cuando la lengua de las aves sol y los colibríes se encuentran en reposo, su forma es semejante a la de un canal abierto. (Paton y Collins

1989). Por el contrario, la lengua de los comedores de néctar (*Meliphagidae*) se ramifica hacia su extremo frontal en dos, cuatro u ocho partes. Cada una de estas ramificaciones esta cubierta por numerosos filamentos ubicados en los márgenes linguales, los cuales sirven para captar el néctar por capilaridad (Paton y Collin 1989).

Las aves del género *Diglossa* presentan una combinación de caracteres morfológicos de los otros grupos de aves nectarívoras. Su lengua es bifurcada, tiene un canal en forma de “U” cuando es observada en corte transversal (aunque este se encuentra dirigido hacia la parte inferior de la lengua), presentando en cada una de las partes pequeños filamentos en sus puntas que se enrollan formando un tubo (Vuilleumier 1969, Bock 1985). La estrategia utilizada por diglosas para extraer néctar consiste en sujetar la base del tubo de la corola con el gancho de la maxila ,retrayendo y proyectando su mandíbula para perforarla. Una vez que ha perforado la corola, extiende su lengua a través del orificio realizado y la sumerge en el néctar, llenando los canales por capilaridad. Aunque no se conocen los mecanismos utilizados para vaciar la lengua de la mayoría de las aves nectarívoras, se han propuesto varias hipótesis (Ewald y Williams 1982, Schöndube 2003). En el caso del género *Diglossa*, Schöndube (2003) ha sugerido que cuando la lengua está llena de néctar es retraída dentro del pico, entonces, los canales de la lengua interactúan con el pico formando un tubo que le permite al ave generar un diferencial de presión y así succionar el néctar hacia el esófago.

Los estudios de morfología funcional que han sido realizados se han enfocado en su mayoría a colibríes por lo que los mecanismos de extracción de néctar de otros grupos de aves nectarívoras son aún poco conocidos. Ewald y Williams (1982) propusieron un modelo sobre las estrategias de extracción e ingestión de néctar en colibríes. Para extraer néctar estas aves se colocan frente a la flor utilizando vuelo suspendido, introducen su

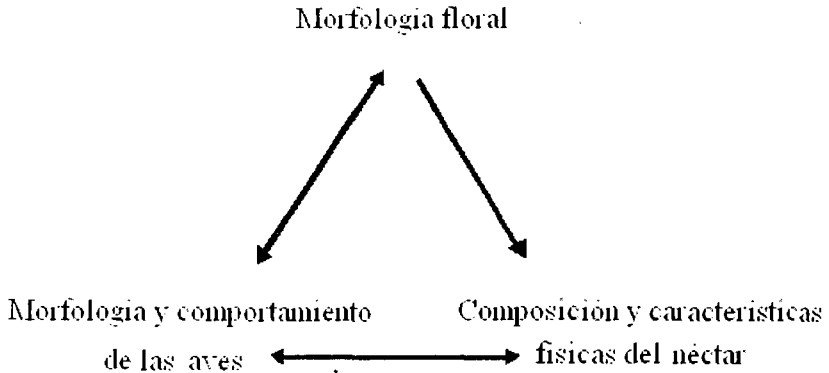
pico en la corola y proyectan la lengua para alcanzar el néctar. Una vez que la lengua entra en contacto con el néctar, sus canales se llenan por capilaridad y entonces la lengua es retraída dentro del pico. Para vaciar la lengua, el ave cierra un poco el pico y proyecta la lengua hacia afuera, “exprimiéndola” dorsoventralmente. Esto provoca que el néctar sea transportado de la lengua hacia el esófago. Sin embargo, aún no es claro que sucede después de que el néctar ha sido exprimido fuera de la lengua. Se ha sugerido que el ave cierra el pico y succiona el néctar hacia el esófago para poder tragarlo (Schöndube 2003).

##### **5. Interacciones entre la morfología floral, las características del néctar y la morfología y el comportamiento de las aves nectarívoras.**

¿Cuál es la relación entre la morfología floral y la morfología y el comportamiento de las aves nectarívoras? Desde la perspectiva de la planta, la morfología floral dirige al visitante hacia el néctar obligándolo a interactuar con sus estructuras reproductivas. También mantiene y regula la composición, el volumen y la concentración del néctar (Plowright 1987). La morfología floral y las características físicas del néctar han influenciado la especialización morfológica que las aves nectarívoras tienen en sus estructuras bucales (pico y lengua; Montgomerie 1984, Paton y Collins 1989, Schöndube y Martínez del Río 2003a). A su vez estas aves, por medio de ser selectivas han generado una presión de selección hacia algunos caracteres florales. De este modo la diversidad morfológica de las flores es el resultado de la presión selectiva que han ejercido sus visitantes y de la necesidad de cumplir las funciones reproductivas de la planta.

La morfología floral controla las características del néctar y afecta la capacidad de los visitantes florales para extraer néctar. Desde el punto de vista de la planta, la forma de la corola es importante para regular la composición, volumen y concentración del néctar a pesar de las variaciones ambientales. Desde el punto de vista de los visitantes florales, la forma de la corola delimita el acceso al nectario (Plowright 1987, Temeles y Rankin 2000, Temeles *et al.* 2002). En respuesta a la morfología floral, las aves nectarívoras han evolucionado pautas de comportamiento y caracteres morfológicos que les permitan extraer el néctar de manera eficiente. La presencia de picos largos, delgados, rectos o ligeramente curvos, así como lenguas largas, bifurcadas y con capacidad de formar canales permiten a las aves nectarívoras acceder al nectario y extraer néctar (Hainsworth 1973, Paton y Collins 1989). Dentro del comportamiento de forrajeo podemos observar el uso del vuelo suspendido o la extracción de néctar mientras el ave esta perchada, el establecimiento de territorios de forrajeo cuando hay abundancia del recurso floral o el forrajeo en ruta cuando el recurso floral es escaso (Wolf *et al.* 1972, Stiles 1978, Galen y Cuba 2001).

La relación entre las flores y las aves nectarívoras es un ejemplo clásico de coevolución difusa en el que las flores han adaptado su forma, tamaño y color a uno o varios visitantes del cual ellas dependen para la dispersión del polen y para su éxito reproductivo (Waser *et al.* 1996). Así también, las aves nectarívoras han adaptado su morfología (pico y lengua) para poder acceder al nectario a través de la corola, además han adecuado sus técnicas de forrajeo en base a la ubicación, accesibilidad y disponibilidad de su recurso alimenticio: el néctar (Figura 1).



**Figura 1.** Relación entre los factores que afectan la extracción de néctar en aves nectarívoras. La morfología floral controla el acceso al nectario y mantiene y regula el volumen y la concentración del néctar. La morfología floral y las características físicas del néctar han influenciado la especialización morfológica de las estructuras bucales (pico y lengua) de las aves nectarívoras. La variación en la morfología floral, la composición y características físicas del néctar han provocado que las aves nectarívoras adopten distintos comportamientos que les permitan alimentarse de manera eficiente. A su vez, las aves nectarívoras han generado presiones de selección sobre algunos caracteres florales afectando la morfología de las flores.

### III. ESPECIES ESTUDIADAS

#### *Eugenes fulgens*, TROCHILIDAE

(Colibrí magnífico, Colibrí de Rivoli).

Es un ave de 13 cm de longitud, que presenta dimorfismo sexual en plumaje y masa corporal. Los machos pesan  $7.90 \pm 0.49$  g y las hembras  $7.34 \pm 0.35$  g (Powers 1996). El macho adulto se distingue por presentar plumaje iridiscente de color verde en la garganta y de color púrpura-violeta en la corona, junto con auriculares negras. La hembra carece de plumaje iridiscente y a diferencia del macho que ventralmente es verde oscuro, presenta un pecho y vientre gris claro. Tanto el macho como la hembra tienen una pequeña mancha postocular de color blanco (Sibley 2000). El pico de *Eugenes fulgens* es de más de 30 mm, recto y de color negro (Powers 1996, National Geographic Society 1999) con un diámetro de  $2.04 \pm 0.15$  mm (Schöndube com. pers.). *E. fulgens* actúa como polinizador, presenta un comportamiento altamente territorial (Lyon y Chadek 1971). Su forma de alimentarse es por medio de mantener vuelo suspendido mientras introduce su pico en las flores y extrae su néctar, o busca insectos o arácnidos en el follaje (Powers 1996; Figura 2).

Esta especie habita en bosques de pino-encino, bosque mesófilo de montaña, pastizales y zonas de vegetación secundaria (Howell y Webb 1995, Powers 1996). Puede ser encontrado en alturas que van desde los 1500 hasta los 3500 m.s.n.m. Su presencia en sitios de gran altura depende de la disponibilidad de flores (Powers 1996). Se

distribuye desde el suroeste de los Estados Unidos de América hasta el oeste de Panamá. En México, se distribuye en todas las cadenas montañosas excepto en la Península de Baja California (Peterson 1998).

***Diglossa baritula*, THRAUPIDAE**

**(Picaflor vientre canelo, Picochueco, Mielero).**

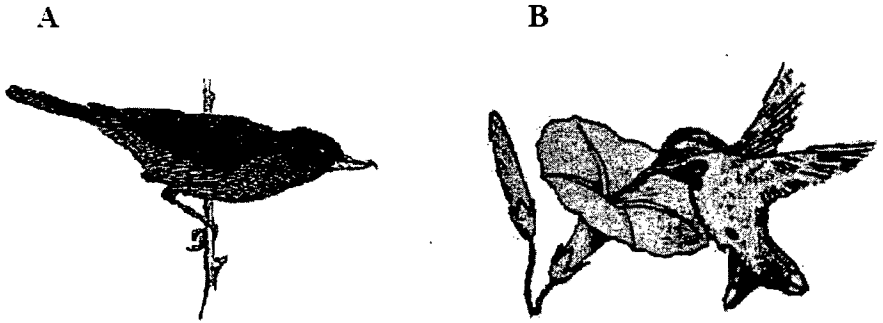
*Diglossa baritula* es un ave de 12 cm de longitud, que presenta dimorfismo sexual en el plumaje. Machos y hembras presentan la misma masa corporal ( $7.74 \pm 0.03$  g). El macho presenta plumas de color azulado-negrusco en la cabeza, espalda, cola y alas, siendo su pecho y vientre de color canela brillante. La hembra es dorsalmente de color olivo con sus partes inferiores ocre claro (Vuilleumier 1969, Isler e Isler 1999). El pico de *D. baritula* es angosto y comprimido verticalmente, su maxila tiene bordes aserrados y termina en forma de gancho, tiene vibrisas largas, rectas y conspicuas (Vuilleumier 1969; Figura 2).

Su alimentación es principalmente a base de néctar aunque también se ha reportado que consume frutos (*Rubus* sp.; *Leandra* sp.) e insectos (Schöndube y Martínez del Río 2003a, Schöndube *et al.* 2003). La estrategia alimenticia de *Diglossa baritula* ha provocado que se le conozca como un robador de néctar (Skutch 1954, Inouye 1983), sin embargo Graves (1982) reporta a *D. baritula* como el principal polinizador del muérdago *Tristerix longibracteatus* (Loranthaceae). *D. baritula* es territorial (Lyon y Chadek 1971, Schöndube *et al.* 2003) y puede ser encontrado en una misma área todo el año frecuentando diferentes flores de acuerdo a su abundancia

estacional-(Naoki 1998, Schöndube *et al.* 2003). Se alimenta principalmente de flores que son polinizadas por colibríes. Sus preferencias de hábitat y dieta hacen que esta especie coexista con varias especies de colibríes. En la Estación Científica “Las Joyas”, Jalisco, México puede encontrarse interactuando con: *Amazilia beryllina*, *A. rutila*, *A. violiceps*, *Archilochus alexandri*, *A. colubris*, *Atthis elöisa*, *Calothorax lucifer*, *Calypte costae*, *Colibri thalassinus*, *Cyananthus latirostris*, *Eugenes fulgens*, *Hylocharis leucotis*, *Lampornis amethystinus*, *L. clemenciae*, *Phaethornis mexicanus*, *Selasphorus platycercus*, *S. rufus*, *S. sasin*, *Stellula calliope*, *Thalurania ridgwayi* y *Tilmatura duponti* (Santana *et al.* 2000)

Habita en los bosques de pino-encino, mesófilo de montaña y ecotonos. Se distribuye desde Honduras, El Salvador y Guatemala hasta el centro de México. En México se localiza en los estados de Jalisco, Colima, Michoacán, Estado de México, Distrito Federal, Querétaro, Morelos, Puebla, Hidalgo, Tlaxcala, Veracruz, Guerrero, Oaxaca y Chiapas (Howell y Webb 1995). *Diglossa baritula* es la única especie del género que se distribuye hasta el occidente de México, siendo Jalisco el punto más norteño de la distribución de este género en el continente Americano (Isler e Isler 1999).





**Figura 2.** A.- El robador de néctar *Diglossa baritula*. El gancho en la punta de la maxila es característico de los miembros de este género. Su función es sujetar la corola floral durante el robo de néctar. *D. baritula* se alimenta por medio de perforar la base de la corola floral y extraer néctar a través del orificio mientras percha (dibujo tomado de Skutch 1954). B.- El colibrí *Eugenes fulgens* visitando una flor de *Ipomoea*. *E. fulgens*, extrae néctar por medio de introducir su pico dentro de la flor utilizando la apertura natural de la corola mientras mantienen vuelo suspendido (dibujo tomado de folleto de Santa Ana Botanical Garden, C.A.).

#### IV. OBJETIVOS

##### Generales:

1. Determinar el efecto que la morfología floral tiene sobre la capacidad de extracción de néctar del robador de néctar *Diglossa baritula* (Thraupidae) y del colibrí *Eugenes fulgens* (Trochilidae).
2. Estudiar el efecto que la morfología del pico de *D. baritula* tiene sobre su habilidad para alimentarse.

##### Particulares:

1. Determinar el efecto que diferentes componentes de la forma de la corola tienen sobre las tasas de extracción de néctar de dos especies de aves nectarívoras que presentan estrategias de forrajeo diferentes.
2. Determinar el efecto que la longitud de la corola tiene sobre las tasas de extracción de estas mismas dos especies.
3. Determinar el efecto que la morfología del pico de *Diglossa baritula* tiene sobre su capacidad para extraer néctar de flores tubulares.

## V. HIPOTESIS

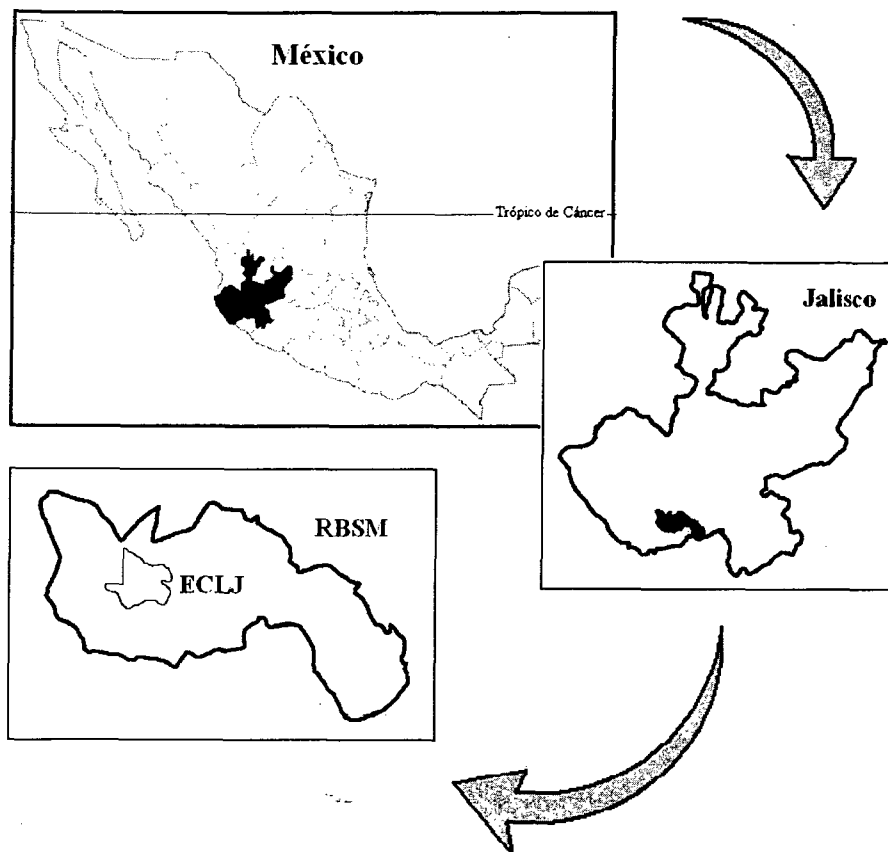
1. Las tasas de extracción de néctar del colibrí *Eugenes fulgens* disminuirán conforme al aumento de la longitud de la corola floral, mientras que las de *Diglossa baritula* permanecerán constantes.
2. Las tasas de extracción de néctar de *Eugenes fulgens* y su habilidad para realizar visitas exitosas aumentarán en respuesta al diámetro de la apertura de la garganta de la corola de las flores que visitan.
3. La presencia de modificaciones estructurales en la base de la corola floral y/o defensas químicas disminuirán el número de visitas exitosas de *Diglossa baritula*.
4. Al visitar flores tubulares, las tasas de extracción de néctar y el número de visitas exitosas de *Diglossa baritula* aumentarán en respuesta a la longitud del gancho de su pico.

## VI. ÁREA DE ESTUDIO

### **Estación Científica Las Joyas, México**

Los individuos de *Diglossa baritula* y de *Eugenes fulgens* fueron capturados y mantenidos en cautiverio en La Estación Científica Las Joyas (ECLJ) ubicada dentro de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, en Jalisco, México (Figura 3). La ECLJ se ubica entre los 19° 35' 42'' y 19° 37' 40'' de latitud norte y los 104° 15' 21'' y 104° 17' 40'' de longitud oeste, aproximadamente a 60 km al norte de la bahía de Manzanillo, Colima. La Estación cubre un área de 1,245 hectáreas (Santana 2000). Presenta un gradiente altitudinal que va de los 1560 a los 2220 m, con pendientes predominantes entre el 15 y 45 %. El clima es templado subhúmedo (A) Ca (w2) (w) de acuerdo a la clasificación de Koppen (Martínez *et al.* 1991). La precipitación pluvial oscila entre los 1500 y 1800 mm, con lluvias en el verano (junio-septiembre) y ocasionalmente en el invierno (octubre a enero), y una marcada estación seca entre febrero y mayo. Se presentan neblinas frecuentes de junio a enero (Santana 2000). La Estación Científica Las Joyas presenta cinco tipos de vegetación: 1) Bosque de pino: que cubre el 35.76 % del área de la Estación, 2) Bosque de pino encino: cubre el 28.14 %, 3) Bosque mesófilo de montaña: cubre el 22.66 %. 4) Bosque de galería: cubre el 0.54%, y 5) Vegetación secundaria: que cubre el 12.33 % de la superficie de la Estación (Cuevas 1994).

La Estación Científica Las Joyas alberga 221 especies de aves. Entre ellas, hay 26 especies de aves nectarívoras, de las cuales 21 son colibríes, representando una de las comunidades de aves nectarívoras más diversas del Neotrópico (Santana 2000).



**Figura 3.** Ubicación geográfica de La Estación Científica “Las Joyas” (ECLJ), localizada dentro de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (RBSM) en el estado de Jalisco, México.

## VII. METODOLOGIA

### 1. Captura de aves con la técnica de redes de niebla

La técnica de redes de niebla es la más efectiva para capturar aves pequeñas. Las redes utilizadas miden 12 m de largo y 2.5 m de alto, una luz de malla de 30 mm y están elaboradas con hilo de nylon color negro. Cuentan con tres tensores intermedios que permiten la formación de bolsas por el cambio en la tensión de la red. Las redes se sostienen con un par de tubos laterales de aluminio fijos al suelo, tensados con una cuerda. Para una descripción detallada del uso de esta técnica recomendamos consultar a Ralph *et al.* (1996).

En el trabajo de campo coloqué un número variable de redes en zonas sombreadas de vegetación secundaria donde las flores visitadas por las especies de interés fueran abundantes. Abrí las redes al amanecer y las cerré a las 14 hrs. cuando la actividad de las aves disminuyó, reduciendo la eficiencia de captura. Revisé las redes en intervalos de 30 a 40 minutos (Ralph *et al.* 1996). Conforme capturé individuos de *Diglossa baritula* y de *Eugenes fulgens*, los trasladé a las jaulas para su mantenimiento en cautiverio.

### 2. Mantenimiento de aves en cautiverio

Posterior a su captura, coloqué los individuos de *Diglossa baritula* y *Eugenes fulgens* en jaulas individuales. Las jaulas que utilicé están formadas por un armazón de PVC de 60 cm de altura, 60 cm de fondo y 30 cm de ancho. El frente de la jaula está forrado con

tela de mosquitero que permite el libre paso de aire y luz. Cada jaula en su interior tenía dos perchas a diferentes niveles. Las perchas funcionaban como sitios de descanso y plataformas para alimentarse de los bebederos que se encontraban fijos al frente de la jaula. Para reducir el estrés del cautiverio, cada jaula se encontraba cubierta en cinco de sus seis caras por cartón corrugado. De este modo las aves no podían observar a sus “vecinos” y la pérdida de calor durante la noche fué reducida. Además, la entrada de luz a la jaula era direccional por la parte frontal, volviendo el bebedero más atractivo (Figura 4).

Coloqué un total de 16 jaulas en un área tipo invernadero con paredes de plástico traslúcido, techo de madera y lámina metálica, y piso de madera. En la zona del invernadero que recibía sol directo por la mañana coloqué plástico de color negro para evitar que la temperatura aumentara rápidamente durante el día, creando condiciones estables de temperatura. Durante el periodo en que mantuve las aves en cautiverio la temperatura mínima promedio fue de  $7.5 \pm 2$  °C y máxima de  $22.5 \pm 2.5$  °C, con una temperatura promedio a mediodía de  $20 \pm 2$  °C.

Diariamente, alimenté a las aves a las 7 hrs. utilizando una dieta balanceada para colibríes diluida en agua con una concentración del 30 % (“Nectar 3 for adult hummingbirds”, marca Roudybush; ver el Apéndice para la descripción detallada de sus componentes). Presenté el alimento a las aves utilizando bebederos tubulares de vidrio (Figura 5). Los bebederos para colibríes consisten en un tubo doblado en un ángulo de 135°. El extremo inferior del tubo se adelgaza y presenta un orificio por el cual las aves pueden alimentarse mientras vuelan. Su capacidad es de 37.5 ml. En los bebederos para diglosas el tubo de vidrio está doblado en ángulo recto y el orificio que permite a las aves beber se encuentra en la parte superior de la sección horizontal. Su

capacidad es de 40 ml. Debido a que esta especie no puede mantener vuelo suspendido por más de unos pocos segundos, estos bebederos fueron colocados junto a una percha para permitir que las aves bebieran mientras perchaban. Administré el alimento *ad libitum* a todas las aves durante su mantenimiento en cautiverio.

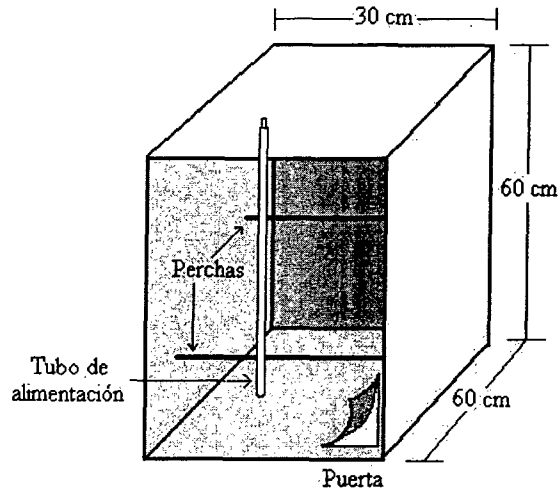
Mantuve a las aves en un fotoperiodo de 12 horas luz y 12 horas oscuridad, para lograrlo, retiré el alimento a las 19 hrs., y cubrí las jaulas con tela de algodón y fundas de cartón para oscurecer y aislar las jaulas. El aislamiento provocado por la tela y el cartón también me ayudó a mantener durante la noche una temperatura estable dentro de las jaulas. Cada día seleccioné al azar algunas de las aves para utilizarlas en los experimentos de comportamiento. Las aves que no fueron sometidas a experimentos se les dejó en sus jaulas sin ser molestadas durante todo el día, mientras que aquellas que usé fueron removidas de sus jaulas y transportadas al laboratorio de comportamiento.

### **3. Experimentos de Comportamiento**

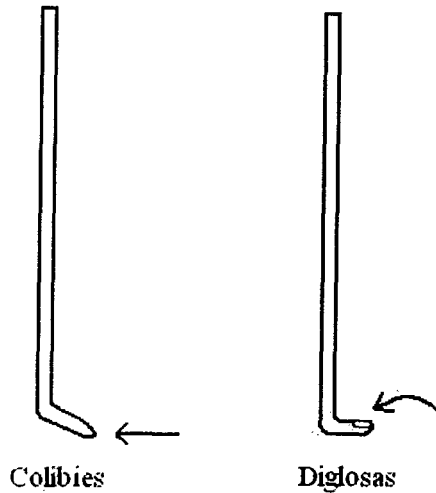
Para llevar a cabo los experimentos de comportamiento, transporté algunas aves de sus jaulas al laboratorio de comportamiento dentro de bolsas de tela. El laboratorio de comportamiento consistía en un área oscura con dos jaulas experimentales. Estas jaulas eran de la misma estructura y dimensiones que las jaulas de cautiverio, diferenciándose de ellas en tres aspectos: 1) la luz entraba por la parte superior de la jaula (en vez de por el frente); 2) uno de los paneles laterales (60 x 60 cm.) fue removido y remplazado por un espejo de una vía (lo que me permitió observar el comportamiento de las aves sin ser percibidos por ellas); y 3) el alimento se encontraba colocado sobre un soporte piramidal de madera localizado al frente de la percha. (Figura 6).



### Jaula para Mantenimiento en Cautiverio

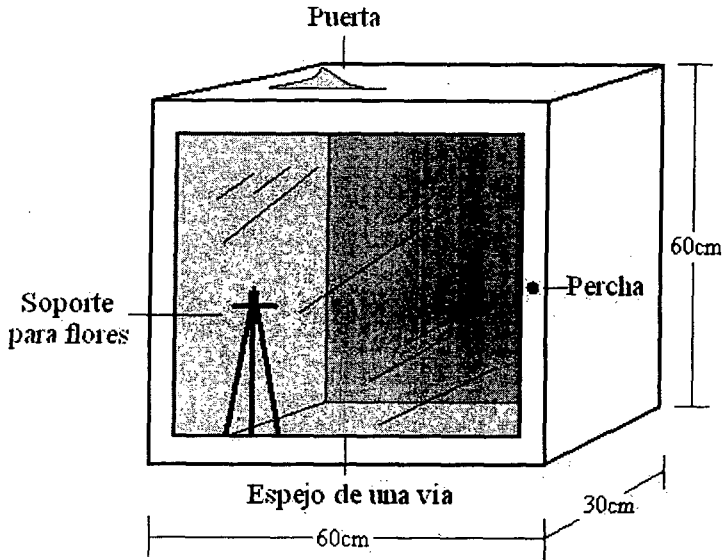


**Figura 4.** Dimensiones y características de la jaula para cautiverio. Utilicé jaulas de 60 cm de alto X 30 cm de ancho y 60 cm de fondo, elaboradas con un armazón de PVC y paredes de cartón corrugado, el frente de la jaula esta cubierto por tela de mosquitero permitiendo la entrada de luz . La jaula tiene dos perchas, una para descansar y otra para alimentarse del bebedero ubicado en su parte frontal.



**Figura 5.** Bebederos tubulares de vidrio para la alimentación de las aves durante su cautiverio. Los bebederos para colibríes tienen capacidad para 37.5 ml y consisten en un tubo doblado en un ángulo de  $135^\circ$  cuyo extremo inferior se adelgaza y presenta un orificio por el cual las aves pueden alimentarse mientras vuelan. En contraste, los bebederos para diglosas tienen capacidad para 40 ml y están fabricados con un tubo de vidrio doblado en ángulo recto con un orificio localizado en la parte superior de la sección horizontal que permite a las aves beber mientras perchán.

### Jaula para experimentos



**Figura 6.** Características de la jaula utilizada en el laboratorio de comportamiento. Las jaulas miden 60 cm de alto, 60 cm de ancho y 30 cm de fondo, con armazón de PVC y paredes de cartón. Uno de los paneles de cartón fue removido y reemplazado por un espejo de una vía (lo que permitió observar el comportamiento de las aves sin ser percibido por ellas). La luz entra en la jaula por la parte superior y el alimento fue colocado en un soporte piramidal dentro de la jaula.

El acomodo de las jaulas experimentales me permitió observar directamente las maniobras que tanto colibríes como diglosas llevaron a cabo en diversas flores. Dentro de estas jaulas se llevaron a cabo experimentos para medir: 1) el efecto que diferentes formas florales tienen sobre las visitas, tasas de extracción de néctar y tiempos de manejo; 2) el efecto que la longitud de la corola tiene sobre las tasas de extracción de néctar y tiempos de manejo; y 3) el efecto que la longitud del gancho del pico de *Diglossa baritula* tiene sobre su habilidad para visitar y alimentarse de flores tubulares.

Durante los experimentos, las aves se enfrentaron en tres ocasiones con una flor. Cada visita fue filmada en video, y el consumo de alimento y tiempo de cada visita. El consumo de alimento (en g) lo obtuve al pesar la flor antes y después de la visita (utilizando una balanza electrónica Ohaus modelo Scout II, con capacidad de 0.001 a 200 g). El tiempo de visita lo medí con un cronómetro durante el experimento, y adicionalmente por el análisis cuadro por cuadro de filmaciones en video.

El tiempo de visita es el tiempo que pasa entre el momento que el pico o lengua del ave comienza a interactuar con el alimento y el momento en el que la visita termina. El tiempo de visita dividido por unidad de alimento consumido es el tiempo de manejo. Mientras que, la cantidad de alimento consumido dividida entre el tiempo de visita es la tasa de extracción.

Una vez que el ave realizó una visita para alimentarse de la flor presente en la jaula, la retiré inmediatamente, y le presenté una flor nueva del mismo tipo que la visitada anteriormente. Al cumplir tres visitas consecutivas a un mismo tipo de flor, retiré al ave de la jaula experimental y la llevé a su jaula de cautiverio en donde permaneció por el resto del día. Los experimentos se realizaron en absoluto silencio. El laboratorio de comportamiento se aisló con plástico color negro con el objeto de

obscurerlo y evitar que los reflejos causados por la luz en el espejo de una vía provocaran estrés en el ave, o alteraran su comportamiento durante las visitas que realizaban a las flores.

En todos los experimentos utilicé 6 individuos de *Eugenes fulgens* y 10 de *Diglossa baritula*. Aunque un número mayor de individuos me permitiría tener análisis estadísticos con un mayor poder ( $\alpha$ ), tanto la captura como el mantenimiento de aves en cautiverio limitaron el número de individuos que pude utilizar en los experimentos. Siguiendo a Sokal y Rohlf (1981), utilicé 6 individuos como número mínimo de unidades experimentales y apliqué un diseño experimental con medidas repetidas.

### 3.1 Efecto de la morfología floral sobre las tasas de extracción de néctar

Para determinar el efecto que la morfología de diferentes flores tienen sobre las tasas de extracción de néctar del colibrí *Eugenes fulgens*, y del robador de néctar *Diglossa baritula*, enfrenté a individuos de estas especies con las flores de cuatro diferentes de plantas: *Fuchsia encliandra* L. (Onagraceae), *Lepechinia nelsonii* (Fern.) Epl. (Lamiaceae), *Lobelia laxiflora* H.B.K. (Campanulaceae) e *Ipomoea orizabensis* Palletan (Convolvulaceae). Estas especies de plantas fueron seleccionadas por ser parte de la dieta de las dos especies de aves, por ser flores tubulares y por ser abundantes en el área de estudio (Figura 7).

Los caracteres florales medidos fueron: la longitud de la corola, el diámetro total de la corola, el diámetro de la garganta y el diámetro de la base del tubo de la corola. Debido a que la flor de *Lepechinia nelsonii* presenta una constricción cercana a la base

de la corola, medí también el tamaño de la misma (ver Figura 8). Para cada especie medí 50 flores escogidas al azar de un mínimo de 10 plantas.

Para determinar el efecto que las diferentes formas florales tienen sobre las tasas de extracción de néctar de las aves, enfrenté a cada individuo de ave con tres flores de cada especie. Para asegurarme de que las flores tenían suficiente néctar al momento de ser visitadas, coloqué lo más cercano al nectario una solución de sacarosa al 20%. A cada flor le añadí un total de 30  $\mu$ l de néctar artificial. Debido a que el tiempo que un ave nectarívora utiliza para visitar una flor está positivamente relacionado con el volumen de néctar que esta contiene (Montgomerie 1984), añadí cantidades grandes de néctar artificial para obligar a las aves a realizar visitas más largas que las que generalmente realizan en el campo. Ya que tanto *Eugenes fulgens* como *Diglossa baritula* llevan a cabo visitas a flores extremadamente rápidas (0.2 segundos en promedio, obs. pers.), el aumentar la cantidad de néctar en las flores me permitió llevar a cabo observaciones más detalladas y obtener mediciones más precisas de los tiempos de visita.

Una vez colocado el néctar artificial en el interior de la corola tomé el peso inicial de la flor, y la ofrecí al ave que estaba dentro de la jaula de observación. Esperé a que el ave realizara la primera visita en la que extrajera néctar, tomando el tiempo de visita con un cronometro de mano. Finalizada la visita retiré la flor y tomé su peso una vez más (peso final). Restando el peso inicial del peso final de la flor, obtuve el consumo de néctar en gramos con 0.001 g de precisión. Para obtener el consumo final en volumen ( $\mu$ l) convertí de g a  $\mu$ l utilizando los factores de conversión para la gravedad específica de la solución de azúcar (ver Hainsworth 1973). Para determinar si existe un efecto de las diferentes formas florales sobre las tasas de extracción de néctar y tiempos de manejo, utilicé como diseño estadístico una ANOVA con medidas repetidas.



*Ipomoea orizabensis*



*Lepechinia nelsonii*

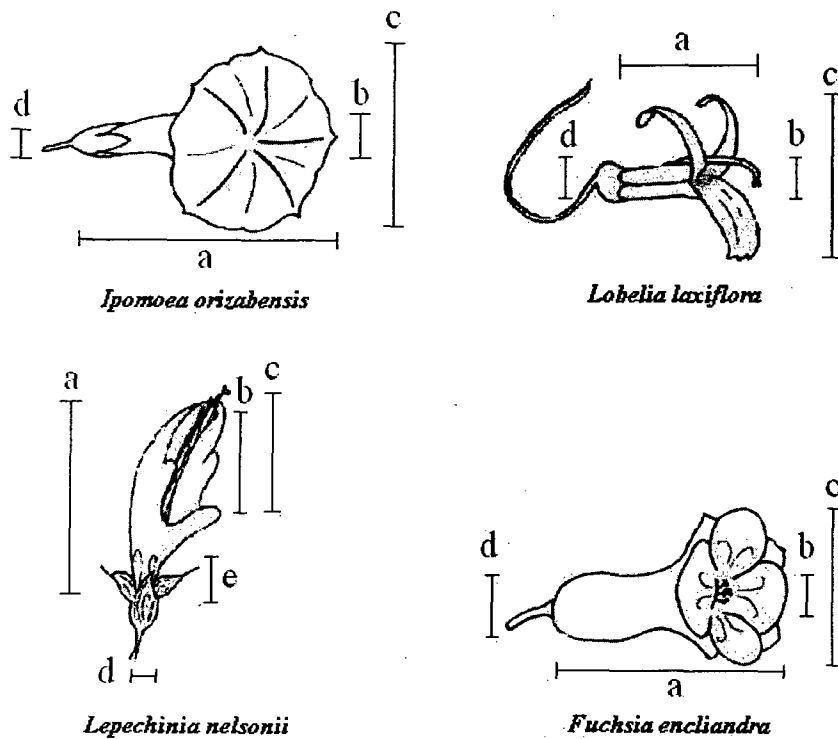


*Lobelia laxiflora*



*Fuchsia encliandra*

**Figura 7** Flores tubulares utilizadas en los experimentos de extracción de néctar. *Ipomoea orizabensis* (Convolvulaceae), *Lepechinia nelsonii* (Lamiaceae), *Lobelia laxiflora* (Campanulaceae) y *Fuchsia encliandra* (Onagraceae).



**Figura 8** Dimensiones de la corola de las diferentes formas florales utilizadas para analizar el efecto de la morfología floral sobre las tasas de extracción y los tiempos de manejo de las aves. a = longitud, b = diámetro de la garganta, c = diámetro de la corola, d = diámetro de la base del tubo de la corola, e = constricción.



Las diferencias entre los tres tratamientos del ANOVA los determiné utilizando una prueba de Tukey-Kramer. Para medir el efecto que las diferentes características de la corola (longitud, diámetro de la garganta y diámetro) de las diferentes formas florales tienen sobre las tasas de extracción de néctar y el tiempo de manejo realicé un análisis de regresión lineal simple para cada variable morfológica. Para conocer cuál de las características de la corola afectó más las tasas de extracción y los tiempos de manejo de las aves apliqué un análisis de regresión lineal múltiple. Para conocer la importancia relativa de la longitud y de la apertura del diámetro de la garganta de la corola sobre la tasa de extracción de néctar de *Eugenes fulgens* utilicé un análisis de ANCOVA buscando una interacción entre estos dos componentes de la morfología floral.

Para medir la habilidad con la cual las aves realizaban visitas exitosas (e.g. accedían al nectario) a las diferentes formas florales, conté el número de intentos vanos realizados por el ave antes de lograr su primer visita en la cual obtuvo néctar. Defino como un intento vano a toda visita en la cual el ave no logró extraer néctar de la flor. De este modo, el número promedio de intentos vanos por forma floral me indica cuál morfología causó mayores problemas para la extracción de néctar a las aves. El análisis estadístico que llevé a cabo fué una prueba de Kruskal-Wallis.

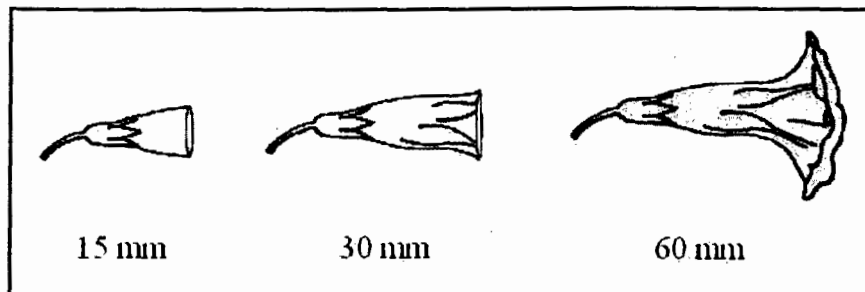
Dos de las cuatro especies de plantas presentan caracteres que afectan el robo de néctar realizado por *Diglossa baritula*. *Ipomoea orizabensis* presenta látex en los sépalos que cubren al nectario, y en menor cantidad en la corola. *Lepechinia nelsonii* presenta una constricción lateral en la zona del nectario, volviendo la base del tubo de la corola estrecha y limitando el área en la cual *D. baritula* puede manipular la flor. Debido a que estos dos caracteres florales pueden afectar la capacidad de *D. baritula* para extraer néctar, medí el número de intentos vanos causados por ellos. Para evaluar el papel del

látex como defensa contra robadores de néctar; llevé a cabo el siguiente tratamiento: retiré los sépalos de la flor dejando expuesta la base de la corola que cubre el nectario, y diluí el látex por medio de colocar las flores en agua por media hora antes de presentárselas a las aves. El control de este experimento consistió en enfrentar a *D. baritula* con flores intactas recién cortadas. El análisis estadístico lo llevé a cabo utilizando una prueba de Kruskal-Wallis.

### **3.2 Efecto de la longitud de la corola sobre las tasas de extracción de néctar.**

Para establecer el efecto que la longitud de la corola tiene sobre la tasa de extracción de néctar, enfrenté a cada individuo de *Diglossa baritula* y *Eugenes fulgens* con tres longitudes de corola diferentes: 60, 30 y 15 mm. Utilicé flores de *Ipomoea orizabensis* para este fin, modifiqué su tamaño natural por medio de cortar la corola a las diferentes longitudes mencionadas (Figura 9). Al utilizar flores modificadas de la misma especie, mantuve constantes otras variables (diámetro de corola, diámetro de la apertura de la garganta, diámetro de la base del tubo y volumen de néctar) que pudieran haber generado confusión durante la interpretación de los resultados. Enfrenté a cada ave tres veces con cada una de las longitudes de la corola. Para mantener los demás caracteres florales estables, utilicé la misma flor para realizar todas las visitas. Empezando por las visitas a corolas más largas y cortando la flor secuencialmente hasta el tamaño más reducido.

El diseño ideal para este experimento hubiera sido utilizar flores artificiales con diferentes longitudes (ver Montgomerie 1984). Sin embargo *Diglossa baritula* es incapaz de robar flores artificiales, por lo cual el uso de éstas quedó descartado. El diseño utiliza flores de *Ipomoea orizabensis* como si fueran flores "artificiales". Con



**Figura 9.** Diferentes tamaños de corola de *Ipomoea orizabensis* (Convolvulaceae) utilizados para medir los efectos de la longitud de corola sobre la tasa de extracción de néctar y tiempo de manejo de *Eugenes fulgens* y *Diglossa baritula*

esto me refiero a que en este experimento no me interesa cuantificar el efecto de la morfología floral de *I. orizabensis* sobre las tasas de extracción de néctar, sino únicamente el efecto de la longitud de su corola.

Analicé los datos de manera independiente para cada individuo, llevando a cabo una regresión lineal simple entre la longitud de la corola y las tasas de extracción y los tiempos de manejo. Para cada especie utilicé una prueba de *t* para determinar si el valor de la pendiente obtenida de la regresión lineal simple era diferente a cero.

### **3.3 Efecto de la morfología del pico de *Diglossa baritula* sobre su habilidad para extraer néctar.**

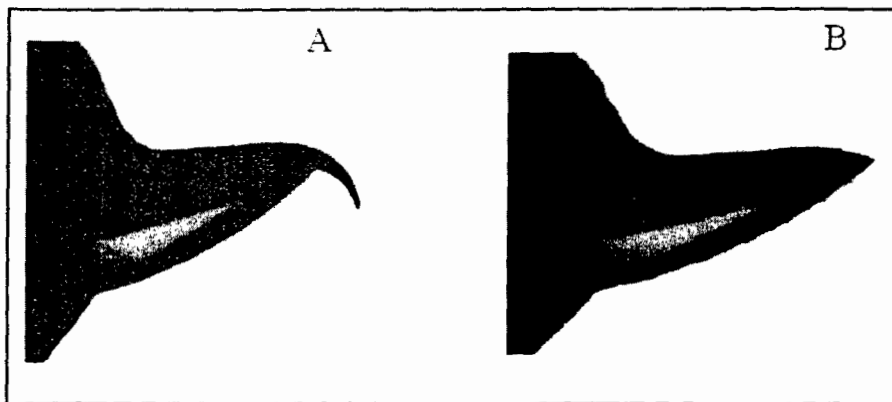
Para determinar el efecto que la morfología del pico de *Diglossa baritula* tiene sobre su habilidad para extraer néctar realicé un experimento pareado. Primero enfrenté a individuos de *D. baritula* con su pico intacto con flores de *Ipomoea orizabensis* y *Lobelia laxiflora*. Este mismo experimento lo repetí después de removerles el gancho del pico a los individuos experimentales (Figura 10). De este modo cada individuo de *D. baritula* se enfrentó tres veces con cada forma floral teniendo su pico intacto, y tres veces con el pico modificado. Coloqué dentro del tubo de la corola 50  $\mu$ l de una solución de sacarosa al 20%. Obtuve los pesos de las dos formas florales antes y después de que fueran visitados por las aves para medir el consumo, además medí los tiempos de visita utilizando un análisis cuadro por cuadro de una filmación en video.

En las dos especies de flores *Diglossa baritula* las manipuló hasta que extrajo néctar por primera vez. Cuantifiqué el número de intentos vanos, y cronometré el tiempo empleado en estos. Analicé los resultados de este experimento utilizando una ANOVA con

medidas repetidas y una prueba de Friedman para comparar el efecto de la longitud del gancho sobre el número de intentos vamos.

**Valores reportados.**

Todos los valores reportados en la sección de resultados son valores promedio  $\pm$  su desviación estándar.



**Figura 10.** Modificación del pico de *Diglossa baritula* para analizar su habilidad para alimentarse de flores tubulares. A - Pico intacto con su gancho característico; B - Pico modificado sin gancho.

## VIII. RESULTADOS

### 1. MORFOLOGÍA FLORAL

#### 1.1 Descripción de las cuatro formas florales

Las cuatro especies de plantas elegidas para los experimentos de extracción de néctar presentan flores con morfología contrastante. Sus flores varían en color, forma de la corola, área de exposición y tamaño (Figura 7). Las plantas fueron identificadas con ayuda de Ramón Cuevas (Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad, Universidad de Guadalajara), y las descripciones tomadas de Rzedowski *et al.* (2001).

*Fuchsia encliandra* L. (Onagraceae). Es un arbusto de flores dispuestas en racimos o panículas. La flor tiene un cáliz con cuatro sépalos fusionados y corola con cuatro pétalos, la parte basal de cáliz, corola y filamentos están fusionados formando un hipantio. La corola tiene una longitud promedio de  $9.32 \pm 1.87$  mm (Tabla 1) compuesta por cuatro pétalos extendidos, su cáliz y corola son de color rojo.

*Lepechinia nelsonii* (Fern.) Epl. (Lamiaceae). Es una herbácea perenne con flores solitarias de tamaño intermedio, la corola es de  $19.83 \pm 1.02$  mm de largo (Tabla 1). Su cáliz acampanado tiene cinco sépalos fusionados en la base con ápices espinosos. Su corola es simpétala, de forma cilíndrica a campanulada de lóbulos color naranja. La flor de *L. nelsonii* presenta una constricción en la base de la corola con una longitud promedio de  $4.24 \pm 0.62$  mm, la cual fué considerada como característica morfológica especial ya que no se presentó en las otras tres especies (Tabla 1).

*Lobelia laxiflora* H.B.K. (Campanulaceae). Herbácea o arbusto perenne, con flores solitarias, zigomórficas, localizadas en las axilas de las hojas de longitud promedio de corola  $33.38 \pm 1.39$  mm. Su cáliz tiene sépalos fusionados que forman cinco lóbulos triangulares. El tubo de su corola presenta fisuras dorsales (es fenestrado) y tiene tres pétalos visibles de color anaranjado. El labio superior tiene dos lóbulos lineales agudos, el labio inferior tiene tres lóbulos fusionados que en ocasiones presenta una tonalidad amarilla. Tiene estambres monodelfos que sobresalen de la corola, entre los dos pétalos superiores.

*Ipomoea orizabensis* Palletan (Convolvulaceae). Herbácea, perenne y voluble con grandes flores solitarias (longitud promedio de la corola  $60.98 \pm 5.87$  mm, Tabla 1). Su cáliz tiene cinco sépalos subiguales unidos en la base y su corola tiene cinco pétalos fusionados de color violeta claro. El área de exposición de la corola es circular, plana y grande en relación al diámetro de la apertura de la garganta del tubo de la corola.

## **2. Habilidad de *Eugenes fulgens* y *Diglossa baritula* para acceder al nectario de diferentes flores**

Mientras que el diámetro de la corola tuvo un efecto importante sobre la capacidad del colibrí *Eugenes fulgens* para acceder al néctar, el robador de néctar *Diglossa baritula* fué afectado por la presencia de modificaciones morfológicas y por la presencia de compuestos químicos en la savia de las plantas. Dos especies de plantas presentaron caracteres especiales que afectaron el robo de néctar por *D. baritula*: 1) la savia de *Ipomoea orizabensis* es un látex rico en alcaloides. Este se encuentra en grandes volúmenes principalmente en los sépalos que cubren al nectario y en menor cantidad en los pétalos. Este latex es liberado por la planta al sufrir alguna herida. 2) *Lepechinia*



*nelsonii* presenta una constricción lateral en la base del tubo de la corola, acompañada por un engrosamiento del tejido floral que reduce el tamaño de la base del tubo y protege al nectario (Figura 11).

*Eugenes fulgens* logró acceder al nectario y extraer néctar de las flores *Ipomoea orizabensis*, *Lepechinia nelsonii* y *Lobelia laxiflora* con igual eficiencia, sin embargo falló repetidamente cuando trató de acceder al tubo de la corola de *Fuchsia encliandra*. *E. fulgens* tuvo un mayor número de intentos vanos al visitar las flores de *F. encliandra* ( $\bar{x} = 2 \pm 0.89$ ,  $n = 18$ ) que al visitar las flores de *L. nelsonii* ( $\bar{x} = 0.16 \pm 0.4$ ,  $n = 6$ ), *I. orizabensis* ( $0, n = 18$ ) ó *L. laxiflora* ( $0, n = 18$ ).

El número de veces que *Diglossa baritula* falló al tratar de acceder al nectario de las flores que visitó, fué afectado tanto por la morfología floral como por las sustancias químicas presentes en los tejidos de las flores. *D. baritula* presentó un mayor número de intentos vanos al tratar de extraer néctar de las flores de *Lepechinia nelsonii* ( $\bar{x} = 2.1 \pm 1$ ,  $n = 10$ ) y de *Ipomoea orizabensis* ( $\bar{x} = 3.8 \pm 1.2$ ,  $n = 10$ ) que de flores de *Lobelia laxiflora* y *Fuchsia encliandra* ( $\bar{x} = 0.1 \pm 0.3$ ,  $n = 10$ ; y  $\bar{x} = 0.1 \pm 0.3$ ,  $n = 10$  respectivamente, Figura 12). Las diferencias en el número de intentos vanos para las diferentes formas florales fueron estadísticamente significativas ( $\chi^2_3 = 32.22$ ,  $p < 0.0001$ )

**Tabla 1.** Dimensiones de las flores utilizadas en los experimentos de extracción de néctar. Valores promedio en milímetros  $\pm$  D. E. (n = 50).

Especie	a Longitud	b Diámetro de la apertura de la garganta	c Diámetro de corolal	d Diámetro de la base del tubo	e Constricción
<i>Fuchsia encliandra</i>	9.32 $\pm$ 1.87	2.98 $\pm$ 0.53	6.61 $\pm$ 1.37	2.58 $\pm$ 0.51	
<i>Lepechinia nelsonii</i>	19.83 $\pm$ 1.02	5.73 $\pm$ 0.46	7.26 $\pm$ 0.98	1.37 $\pm$ 0.13	4.24 $\pm$ 0.62
<i>Lobelia laxiflora</i>	33.38 $\pm$ 1.39	5.43 $\pm$ 0.52	13.32 $\pm$ 4.11	4.84 $\pm$ 0.53	
<i>Ipomoea orizabensis</i>	60.98 $\pm$ 5.87	15.48 $\pm$ 0.84	64.74 $\pm$ 6.39	8.21 $\pm$ 0.83	

### 3. Efecto de la morfología floral sobre las tasas de extracción de néctar y los tiempos de manejo

Las tasas de extracción de néctar y los tiempos de manejo del colibrí *Eugenes fulgens* fueron diferentes cuando visitó flores con distintos atributos morfológicos. Tanto sus tasas de extracción de néctar ( $F_{3,5} = 23.01$ ;  $p < 0.0001$ ), como sus tiempos de manejo variaron en respuesta a la forma floral visitada ( $F_{3,5} = 19.69$ ,  $p < 0.0001$ ; ambos valores obtenidos de ANOVAs con medidas repetidas). Por el contrario, las tasas de extracción de néctar y los tiempos de manejo del robador *Diglossa baritula* no variaron cuando visitó flores con morfologías contrastantes ( $F_{3,8} = 0.46$ ,  $p = 0.708$  y  $F_{3,8} = 0.11$ ;  $p = 0.95$  respectivamente de una ANOVA con medidas repetidas; Figura 13). Los valores de las tasas de extracción y los tiempos de manejo para ambas especies pueden ser consultados en la Tabla 2.

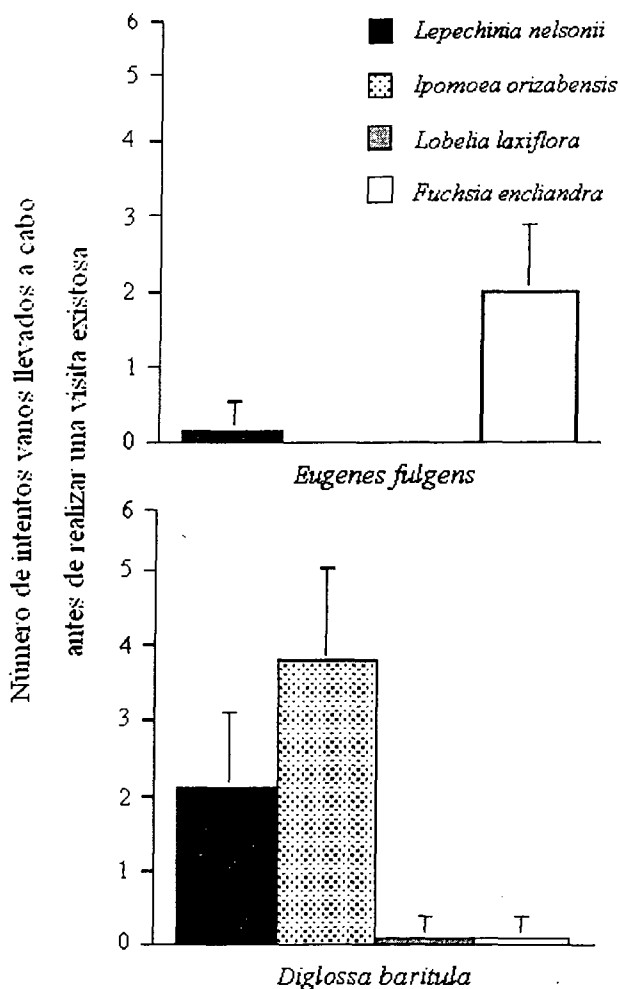
Al visitar flores de *Ipomoea orizabensis*, *Eugenes fulgens* presentó las menores tasas de extracción de néctar y los mayores tiempos de manejo del experimento ( $\bar{x} = 26.423 \pm 18.448 \mu\text{l/s}$  y  $\bar{x} = 0.041 \pm 0.006 \text{ s}/\mu\text{l}$  respectivamente). Estos valores fueron estadísticamente menores que los obtenidos durante sus visitas a las otras flores (prueba de Tukey-Kramer,  $P < 0.05$ ). Al visitar las flores de *Fuchsia encliandra*, sus tasas de extracción de néctar aumentaron y sus tiempos de manejo disminuyeron ( $\bar{x} = 37.554 \pm 12.593 \mu\text{l/s}$  y  $\bar{x} = 0.030 \text{ s}/\mu\text{l} \pm 0.012$  respectivamente); lo mismo sucedió durante sus visitas a las flores *Lobelia laxiflora* ( $\bar{x} = 46.270 \pm 13.67 \mu\text{l/s}$  y  $\bar{x} = 0.023 \pm 0.008 \text{ s}/\mu\text{l}$  respectivamente). Los valores de estas dos flores no fueron estadísticamente diferentes (prueba de Tukey-Kramer,  $P < 0.05$ ). Las mayores tasas de extracción de néctar y los

*Lepechinia nelsonii*



Constricción en la base de la corola

**Figura 11.** Morfología de la corola de *L. nelsonii* en donde se aprecia la constricción presente en la base del tubo de la corola. Esta constricción presenta un engrosamiento del tejido de los pétalos y reduce el área que *D. baritula* puede utilizar para sujetar la flor al perforarla.



**Figura 12.** Número de intentos vanos de *Eugenes fulgens* y *Diglossa baritula* llevados a cabo antes de realizar una visita exitosa a las diferentes formas florales. *E. fulgens* logró acceder al nectario y extraer néctar de las flores *Ipomoea orizabensis*, *Lepechinia nelsonii* y *Lobelia laxiflora* con igual eficiencia, sin embargo falló repetidamente cuando trato de acceder al tubo de la corola de *Fuchsia encliantra*. Para *E. fulgens* el tamaño del diámetro de la garganta de la corola y el diámetro de la corola fueron la causa principal de estos intentos vanos. *D. baritula* presentó un mayor número de intentos vanos al tratar de extraer néctar de las flores de *L. nelsonii* y de *I. orizabensis* que de flores de *L. laxiflora* y *F. encliantra*. Para *D. baritula* la morfología de la base del tubo de la corola y la presencia de sustancias químicas fueron la causa de sus intentos vanos.

menores tiempos de manejo presentados por el colibrí *E. fulgens* fueron durante sus visitas a *Lepechinia nelsonii* ( $\bar{x} = 56.301 \pm 16.062 \mu\text{l/s}$  y  $\bar{x} = 0.019 \pm 0.005 \text{ s}/\mu\text{l}$  respectivamente; Tabla 2 y Figura 13).

#### **4. Importancia relativa de las diferentes variables morfológicas de la corola en la extracción de néctar.**

Cuando tomamos en cuenta la interacción entre los diferentes atributos morfológicos de las flores, el diámetro de apertura de la garganta de la corola resultó ser el factor más importante para entender las tasas de extracción de néctar y los tiempos de manejo de *Eugenes fulgens* ( $F = 9.545$ ,  $P < 0.002$ ;  $F = 12.253$ ,  $P < 0.000$  respectivamente de una regresión lineal múltiple). El largo de la corola también tuvo un efecto, pero éste fue menor que el ejercido por el diámetro de la apertura de la garganta y no fue estadísticamente significativo al ser evaluado junto con otros caracteres morfológicos ( $F = 2.697$ ,  $P < 0.104$  para las tasas de extracción de néctar y  $F = 3.460$ ,  $P < 0.066$  para los tiempos de manejo, de una regresión lineal múltiple).

Una serie de análisis de regresión lineal simple entre las tasas de extracción de néctar/tiempos de manejo de *Eugenes fulgens* y las diferentes medidas de las flores mostraron que tanto la longitud como el diámetro de la corola y el diámetro de apertura de la garganta fueron caracteres morfológicos que afectaron la eficiencia del colibrí para extraer néctar. A mayor longitud de la corola menor fue la tasa de extracción de néctar y mayor el tiempo de manejo ( $F = 16.566$ ,  $P < 0.0001$ ;  $F = 20.215$ ,  $P < 0.0001$  respectivamente).

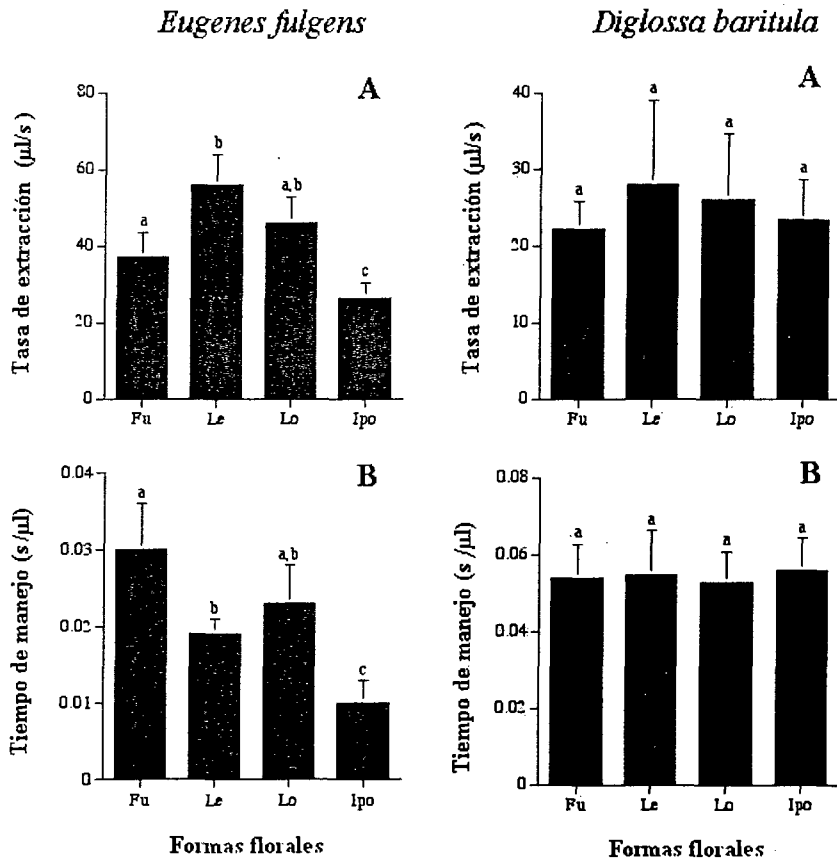
El diámetro de la corola y el diámetro de apertura de la garganta tuvieron efectos similares sobre las tasas de extracción de néctar y sobre los tiempos de manejo, ya que

**TABLA 2.** Tasas de extracción de néctar y tiempos de manejo del colibrí *Eugenes fulgens* y el robador de néctar *Diglossa baritula* para las diferentes formas florales.

Los valores son medias  $\pm$  D. E.

T. E. = Tasa de extracción de néctar ( $\mu\text{l/s}$ ), T. M. = Tiempo de manejo ( $\text{s}/\mu\text{l}$ ).

Especies	<i>Lepechinia nelsonii</i>	<i>Lobelia laxiflora</i>	<i>Fuchsia encliandra</i>	<i>Ipomoea orizabensis</i>
<i>Eugenes fulgens</i>				
T.E.	56.301 $\pm$ 16.062	46.270 $\pm$ 13.677	37.554 $\pm$ 12.593	26.423 $\pm$ 18.448
T.M.	0.019 $\pm$ 0.005	0.023 $\pm$ 0.008	0.030 $\pm$ 0.012	0.041 $\pm$ 0.006
<i>Diglossa baritula</i>				
T.E.	28.157 $\pm$ 29.174	26.062 $\pm$ 22.173	22.389 $\pm$ 11.357	23.422 $\pm$ 28.585
T.M.	0.055 $\pm$ 0.024	0.053 $\pm$ 0.022	0.054 $\pm$ 0.022	0.056 $\pm$ 0.013



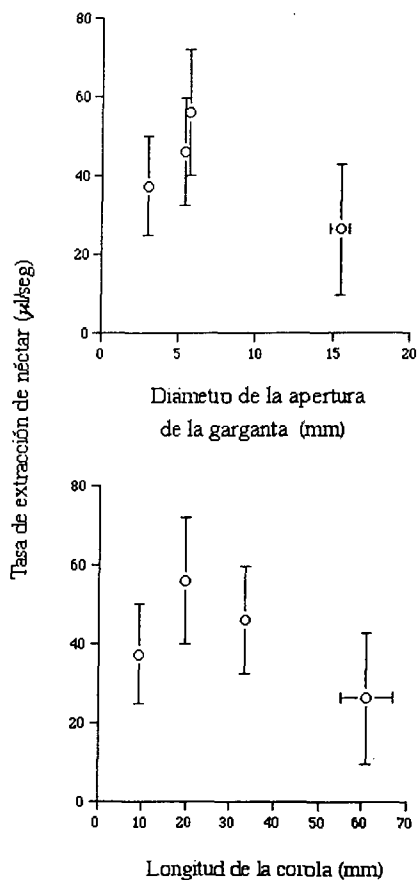
**Figura 13.** Efecto de la morfología floral sobre las tasas de extracción de néctar y los tiempos de manejo. Las tasas de extracción del colibrí *Eugenes fulgens* (A) variaron según la forma floral visitada, siendo *Lepechinia nelsonii* la flor de la que extrajo mayor cantidad de néctar por unidad de tiempo. Los tiempos de manejo de *E. fulgens* (B) también variaron en respuesta a la forma floral visitada, siendo *Fuchsia encliandra* la flor en la cual utilizó más tiempo por unidad de néctar extraído. *Diglossa baritula* extrajo néctar con la misma eficiencia de las diferentes formas florales (C). Sus tiempos de manejo tampoco variaron (D). Los puntos representan valores promedio  $\pm$  intervalos de confianza del 95%. Las letras representan grupos que fueron estadísticamente diferentes.



ambas variables están positivamente correlacionadas entre sí ( $r = 0.32$ ,  $P = 0.02$ ,  $n = 50$ ). Debido a esto únicamente hice un análisis de regresión lineal simple entre las tasas de extracción de néctar/tiempo de manejo y el diámetro de apertura de la garganta (Figura 14). Encontré que a menor diámetro de apertura de la garganta menor fué la tasa de extracción de néctar y mayor el tiempo de manejo ( $F = 25.611$ ,  $P < 0.0000$ ,  $F = 32.007$ ,  $P < 0.0000$  respectivamente,  $n = 5$  de un análisis de regresión lineal simple). Las pendientes de las regresiones de la tasa de extracción de néctar con la longitud de la corola y el diámetro de apertura de la garganta de la corola son diferentes ( $F = 21.0198$ ,  $P < 0.0001$  de una ANCOVA).

#### **5. Efecto de los cambios experimentales en la longitud de la corola sobre la tasa de extracción de néctar.**

Tanto la capacidad de extraer néctar como el tiempo de manejo del colibrí *Eugenes fulgens* se vieron afectados por los cambios experimentales en la longitud de la corola. La tasa de extracción de néctar de *E. fulgens* disminuyó como respuesta al incremento en la longitud de la corola. *E. fulgens* extrajo más néctar por unidad de tiempo cuando visitó flores con corolas cortas (15 mm;  $\bar{x} = 83.36 \pm 30.36 \mu\text{l/s}$ ) que cuando visitó flores con corolas intermedias (30 mm;  $\bar{x} = 66.07 \pm 13.85 \mu\text{l/s}$ ), o corolas largas (60 mm;  $\bar{x} = 52.84 \pm 18.44 \mu\text{l/s}$ ; Figura 15). Las pendientes obtenidas de la regresión entre la tasa de extracción y la longitud de la corola fueron estadísticamente diferentes de cero ( $t_5 = -6.36$ ,  $P < 0.001$ ).



**Figura 14.** Efecto del tamaño del diámetro de apertura de la garganta y la longitud de la corola de las formas florales sobre la tasa de extracción de néctar del colibrí *Eugenes fulgens*. Al analizar estas características morfológicas de la corola independientemente encontré que el diámetro de la garganta resulta ser la característica floral que tiene un mayor efecto sobre las tasas de extracción del colibrí. Sin embargo, cuando el diámetro de apertura de la garganta permite el acceso del pico y la lengua en la corola, la longitud de la corola se convierte en el factor que limita la capacidad del ave para extraer néctar. El diseño de las curvas resultantes indican la interacción entre estos dos factores de la morfología floral. Debido a que existe una correlación positiva entre el diámetro de la garganta y longitud de la corola, un incremento del diámetro de apertura de la garganta no incrementa linealmente las tasas de extracción, ya que es acompañada por un alargamiento de la corola.

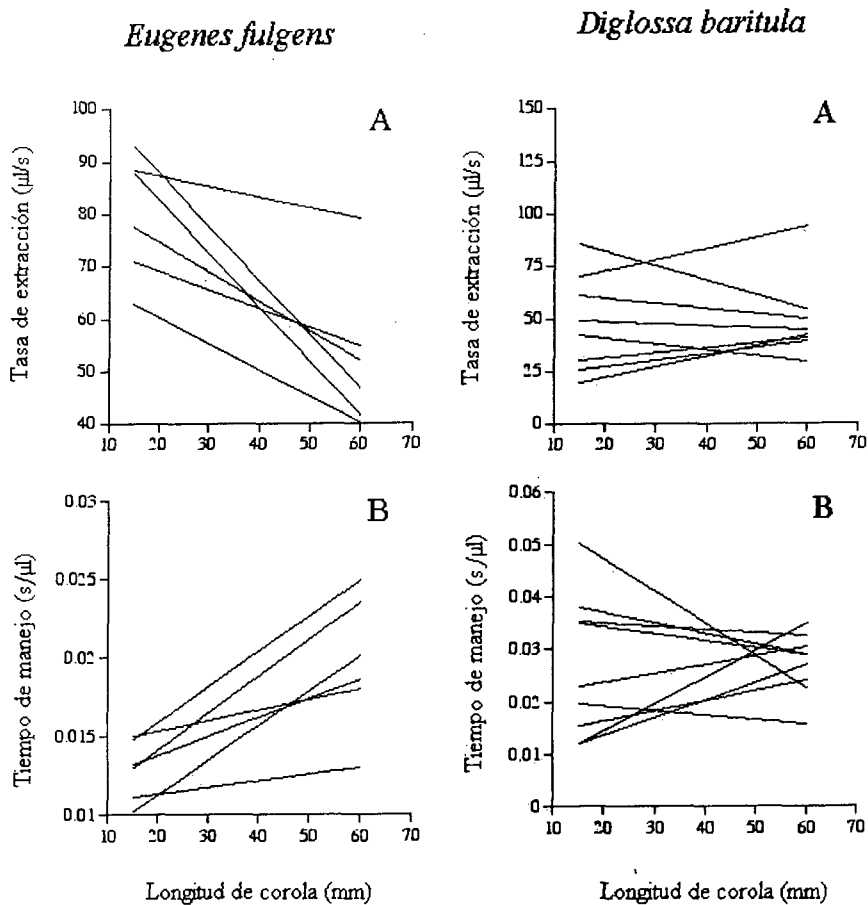
El tiempo de manejo aumentó en relación al aumento en la longitud de la corola. *Eugenes fulgens* invirtió mas tiempo para extraer néctar de corolas largas (60 mm;  $\bar{x} = 0.020 \pm 0.006$  s/ $\mu$ l) que de corolas intermedias (30mm;  $\bar{x} = 0.015 \pm 0.003$  s/ $\mu$ l), o corolas cortas (15 mm;  $\bar{x} = 0.013 \pm 0.004$  s/ $\mu$ l; Figura 15). Las pendientes obtenidas de la regresión entre el tiempo de manejo y la longitud de la corola fueron estadísticamente diferentes a cero ( $t_5 = 5.907$ ;  $P < 0.002$ ).

Las tasa de extracción de néctar de *Diglossa baritula* no fue afectada por la longitud de la corola ( $\bar{x} = 50.06 \pm 31.74$   $\mu$ l/s). Las pendientes obtenidas de la relación entre el tiempo de manejo y la longitud de la corola no fueron diferentes de cero ( $t_9 = -0.577$ ;  $P < 0.580$ ). El tiempo de manejo de *D. baritula* tampoco fue afectado por la longitud de la corola ( $\bar{x} = 0.27 \pm 0.14$  s/ $\mu$ l; Figura 15).

#### **6. Efecto de la morfología del pico de *Diglossa baritula* sobre su habilidad para extraer néctar.**

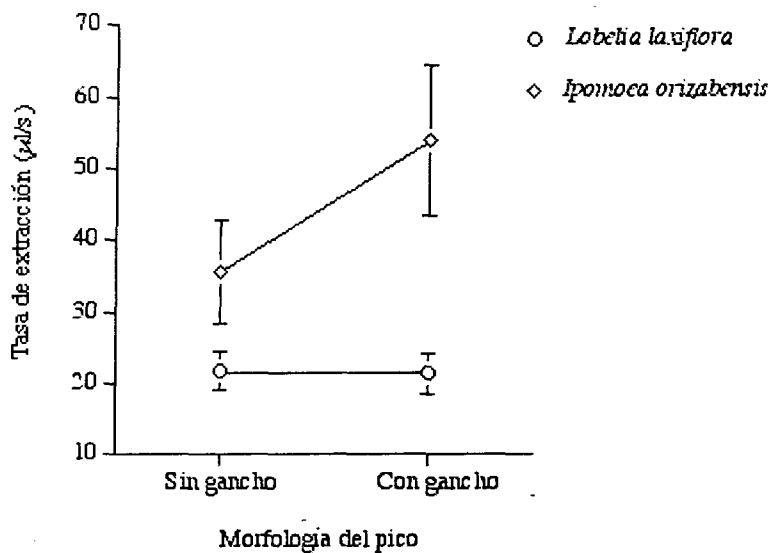
La morfología del pico de *Diglossa baritula* afectó sus tasas de extracción de néctar y tiempos de manejo cuando visitó una flor que requiere ser robada para extraer néctar (*Ipomoea orizabensis*). Sin embargo, no afectó su capacidad para alimentarse de una flor que no requiere ser perforada (*Lobelia laxiflora*).

Al visitar las flores de *Ipomoea orizabensis* las tasas de extracción de néctar y los tiempos de manejo fueron diferentes para aves con el pico completo y aves con el pico sin gancho ( $F_{1,9} = 5.90$ ,  $p = 0.018$ ;  $F_{1,9} = 5.95$ ,  $p = 0.017$  respectivamente para tasa de extracción y tiempo de manejo, valores de una ANOVA con medidas

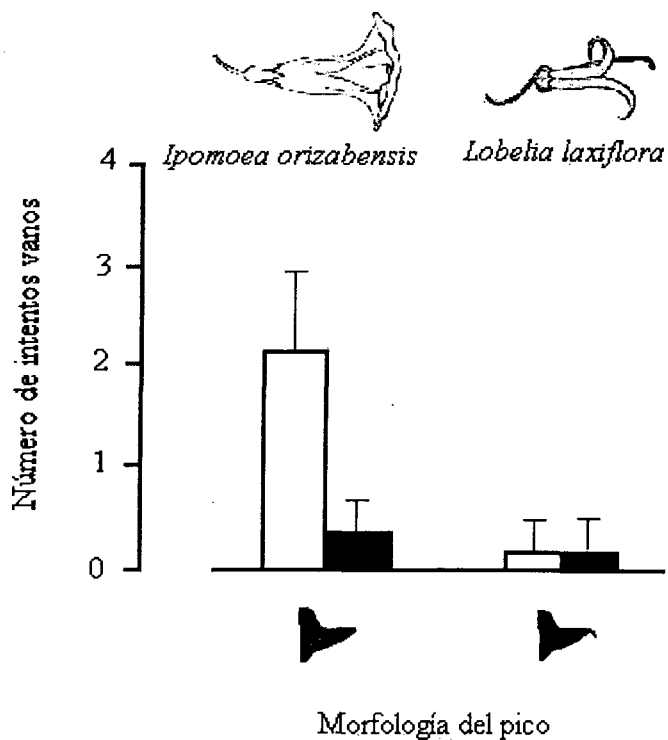


**Figura 15.** Efecto de la longitud de corola sobre las tasas de extracción de néctar y los tiempos de manejo del colibrí *Eugenes fulgens* y del robador de néctar *Diglossa baritula*. Las tasas de extracción (A) de *E. fulgens* disminuyeron y sus tiempos de manejo (B) se incrementaron conforme se incremento la longitud de la corola. *D. bariitula* no fue afectada por los cambios en la longitud de la corola floral. Cada línea de regresión representa el comportamiento de un individuo. Valores de  $r^2$  para todas las regresiones fueron superiores al 0.89.

repetidas). Cuando *D. baritula* se enfrentó a las flores de *I. orizabensis* sin gancho, la tasa de extracción de néctar fue menor ( $\bar{x} = 35.68 \pm 22.09 \mu\text{l/s}$ ) que cuando se enfrentó a las flores con el pico completo ( $\bar{x} = 54.01 \pm 33.30 \mu\text{l/s}$ ). El tiempo de manejo fue mayor en aves sin gancho ( $\bar{x} = 0.05 \pm 0.054 \text{ s}/\mu\text{l}$ ), que en aves con pico completo ( $\bar{x} = 0.026 \pm 0.016 \text{ s}/\mu\text{l}$ ; Figura 16). La ausencia del gancho en el pico de *D. baritula* provocó que cometiera un mayor número de intentos vanos antes de lograr extraer néctar de las flores de *I. orizabensis* que cuando se enfrentó a estas flores con su gancho completo ( $\bar{x} = 2.1 \pm 0.9$  sin gancho,  $\bar{x} = 0.1 \pm 0.31$  con gancho;  $\chi^2_{10} = 19.5$ ,  $P < 0.01$  de una prueba de Friedman; Figura 17). Cuando *D. baritula* se enfrentó a las flores de *L. laxiflora* las tasas de extracción de néctar y los tiempos de manejo no se vieron afectados por la morfología del pico ( $F_{1,9} = 0.034$ ,  $p = 0.85$ ;  $F_{1,9} = 0.102$ ,  $P = 0.75$  respectivamente de una ANOVA con medidas repetidas; Figura 16). La morfología del pico de *D. baritula* tampoco tuvo un efecto sobre el número de intentos vanos al visitar esta flor ( $\bar{x} = 0.48 \pm 0.54$  sin gancho y  $\bar{x} = 0.18 \pm 0.25$  con gancho;  $\chi^2_{2,10} = 2.4$ ,  $P = 0.3$  de una prueba de Friedman; Figura 17).



**Figura 16.** Efecto de la morfología del pico de *Diglossa baritula* sobre su habilidad para extraer néctar. Cuando *D. baritula* visitó las flores de *Ipomoea orizabensis* su tasa de extracción de néctar disminuyó al ser removido el gancho del pico. Cuando visitó las flores de *Lobelia laxiflora* no observamos ningún cambio en la tasa de extracción asociado a la longitud del gancho.



**Figura 17.** Efecto de la morfología del pico de *Diglossa baritula* sobre el número de intentos vanos al extraer néctar. La ausencia del gancho en el pico de *Diglossa baritula* provocó que cometiera un mayor número de intentos vanos antes de lograr extraer néctar de las flores de *Ipomoea orizabensis* que cuando se enfrentó a estas flores con su gancho completo. La morfología del pico de *D. baritula* no tuvo un efecto sobre el número de intentos vanos al visitar la flor de *Lobelia laxiflora*.

## IX. DISCUSION

El estudio comparativo de las estrategias de forrajeo entre el colibrí *Eugenes fulgens* y el robador de néctar *Diglossa baritula* nos permite conocer la solución que ambas especies dan a un mismo problema: el alimentarse de néctar. Para obtener el néctar, ambas especies interactúan con la morfología de las flores que visitan. Su capacidad para extraer néctar está limitada por la morfología de su pico y lengua. De esta manera, estas aves adecuan su comportamiento para definir sus estrategias de alimentación donde optimicen la cantidad de energía que puedan obtener. *E. fulgens*, con su pico largo, recto y delgado visita las flores por la apertura de la garganta de la corola mientras mantiene vuelo suspendido. En contraste, *D. baritula* tiene pico corto con la punta en forma de gancho que le permite perforar la base del tubo de la corola y extraer néctar por ese lugar mientras se encuentra perchada. Así, ambas estrategias de alimentación se ajustan a la morfología propia de las aves, estableciendo diferentes tipos de relaciones con las flores que visitan.

Los resultados indicaron los factores que afectan en la obtención y la extracción de néctar de *Eugenes fulgens* y de *Diglossa baritula*. Para el colibrí *E. fulgens* el tamaño de la apertura de la garganta y la longitud de la corola afectaron su capacidad para acceder a la corola y para extraer el néctar. Mientras que *D. baritula* se vio afectada por la presencia de modificaciones morfológicas (constricción en la base del tubo de la corola) y por la presencia de compuestos químicos (alcaloides) en la corola que afectaron su capacidad para perforarla. La morfología del pico de *D. baritula* afectó drásticamente su habilidad para perforar y extraer néctar de las flores que visita. El



tamaño del gancho en su pico determinó su habilidad para acceder y extraer el néctar, pues la capacidad de *Diglossa* para sujetar la corola dependió del tamaño del gancho.

En esta sección primero analizaré la habilidad de *Eugenes fulgens* y *Diglossa baritula* para acceder al nectario de las flores utilizadas en los experimentos. Segundo, discutiré la capacidad de ambas aves para extraer néctar. Tercero, estudiaré el efecto que la longitud de la corola tiene sobre las tasas de extracción de néctar y los tiempos de manejo de ambas aves. Cuarto, discutiré los costos ecológicos relacionados con las estrategias de extracción de néctar utilizadas por *E. fulgens* y por *D. baritula*. Por último analizaré desde una perspectiva evolutiva, como la morfología del pico de *D. baritula* afecta su habilidad para acceder al nectario y extraer néctar.

### 1. Habilidad para acceder al nectario

La capacidad de las aves nectarívoras para acceder y extraer néctar es afectada por las características morfológicas de las flores que visitan y por sus características morfológicas propias. Los diferentes elementos que forman la morfología de una flor (diámetro de la corola, longitud y diámetro de la garganta, entre otros), pueden afectar los tiempos de manejo y las tasas de extracción de néctar de los visitantes florales. De este modo, la morfología floral puede definir las estrategias para acceder al nectario de los visitantes florales, modificando su comportamiento de forrajeo (Stiles 1978, Montgomerie 1984).

En respuesta a las características morfológicas de las flores, podemos encontrar pautas de comportamiento diferentes para cada tipo de visitante floral. Los colibríes se alimentan de néctar por medio de visitar las flores por la apertura de su corola, introduciendo su pico y lengua dentro del tubo floral y bebiendo el néctar mientras

mantienen vuelo suspendido. (Hainsworth 1978, Ewald y Williams 1982, Kingsolver y Daniel 1983). Sin embargo, algunas especies de colibríes pueden actuar como robadores de néctar. Esto sucede cuando el colibrí se enfrenta a flores de corola más larga que su capacidad para extender la lengua, haciendo inalcanzable el néctar (Lara y Omelas 2001). Por el contrario, *Diglossa baritula* que se alimenta mediante el robo de néctar, utiliza su pico para perforar la base de la corola y extraer el néctar mientras se encuentra perchada (Skutch 1954, Vuilleumier 1969, Inouye 1983, Naoki 1998).

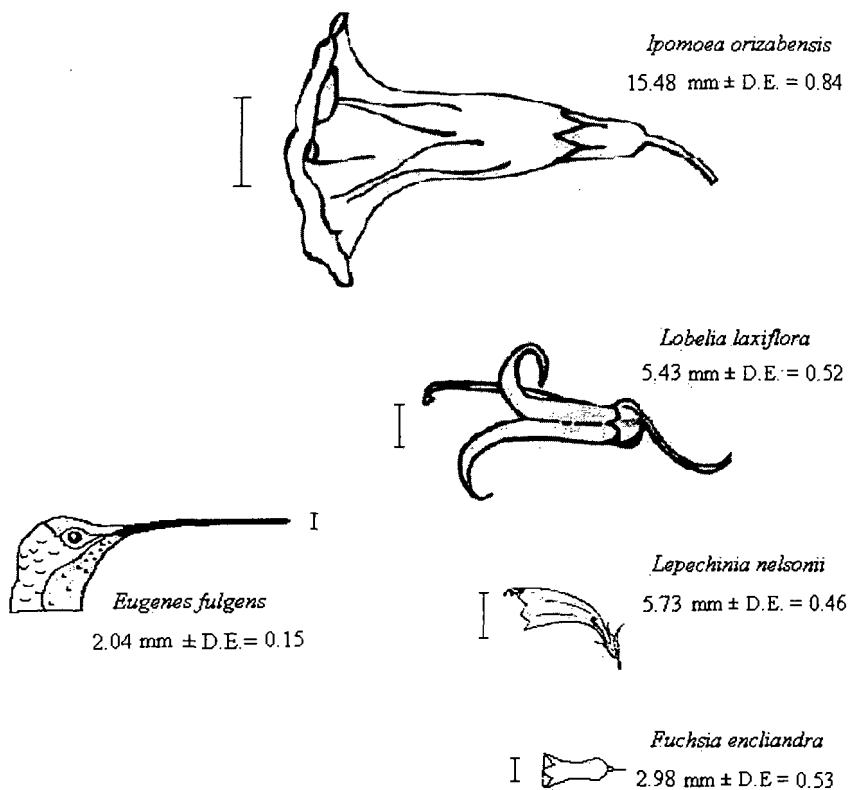
### *Eugenes fulgens*

La estructura y acomodo de los pétalos, su tamaño y color son las características principales que las plantas utilizan para atraer polinizadores. A mayor tamaño de corola, más visible resulta la flor, logrando ser localizada rápidamente (Stiles 1978). El color de la corola ayuda a que la flor contraste con el color del follaje y sea conspicua. En hábitats sombreados los colores blanco, amarillo y anaranjado en combinación con rojo resultan ser contrastantes y muy atractivos para las aves, mientras que los colores rojo y amarillo brillante lo son en hábitats abiertos (Stiles 1976). La forma, tamaño y color de *Ipomoea orizabensis*, *Lobelia laxiflora*, *Lepechinia nelsonii* y *Fuchsia encliandra* resultaron ser atractivos para el colibrí *Eugenes fulgens*. Puedo suponer que flores de tamaño grande son mas fáciles de localizar que flores pequeñas, y que las flores de colores brillantes (flores rojas de *F. encliandra*) a pesar de su tamaño serán fáciles de localizar por las aves.

El tamaño del diámetro de la corola de *Ipomoea orizabensis* pudo funcionar como un atrayente visual para el colibrí, ayudándolo a dirigir el pico hacia su interior. La corola de esta flor presenta líneas perpendiculares a la apertura del tubo, éstos son

visibles en el espectro de la luz ultravioleta, funcionando muy posiblemente como guías para polinizadores (Ramón Cuevas com. pers.). Al igual que varias especies de aves pueden ver la luz ultravioleta (Bennett 1994, Siitari 1999, Honkavaara *et al.* 2002), es posible que *E. fulgens* también lo haga y esté utilizando este recurso visual para ayudarse en el proceso de localizar el acceso al nectario de la flor.

*Eugenes fulgens* no tuvo problemas para acceder al interior de la corola de las flores de *Lepechinia nelsonii*, *Lobelia laxiflora* e *Ipomoea orizabensis*, debido a que el diámetro interno de la corola de estas flores es por lo menos dos veces mayor al ancho de su pico ( $2.04 \pm 0.15$  mm;  $n = 6$ ), el ave no tuvo problemas para introducirlo en sus corolas (ver Tabla 1 y Figura 18). Sin embargo, *E. fulgens* tuvo problemas para acceder a la corola de las flores de *Fuchsia encliandra*. El colibrí falló repetidamente al tratar de introducir su pico en la corola por lo que es posible especular que los dos factores que afectaron la eficiencia del colibrí fueron: 1) el reducido diámetro de corola y 2) el tamaño de apertura de la garganta de la corola en relación al tamaño del pico del colibrí. El tamaño reducido del diámetro de la corola causó problemas al colibrí para que localizara la apertura del tubo. Al ser reducido el diámetro de la corola se ven reducidas las posibles guías hacia el nectario. La corola de *F. encliandra* tiene un diámetro de apertura de garganta de 2.98 mm que al ser comparado con el diámetro del pico del colibrí ( $\varnothing = 2.04$  mm), reduce la eficiencia de *E. fulgens* para dirigir su pico correctamente hacia la apertura del tubo (Figura 18). La diferencia entre el ancho del pico y el diámetro de apertura de la garganta de la corola de *F. encliandra* ocasionaron que *E. fulgens* cometiera errores. Esto lo obligó a realizar varios intentos antes de lograr acceder a la corola. En consecuencia, los resultados apoyan las observaciones de Smith *et al.* (1996), quienes señalan que la habilidad de los colibríes para alimentarse sin



**Figura 18.** Tamaño comparativo entre el diámetro del pico del colibrí *Eugenes fulgens* y el diámetro de la garganta de la corola de las diferentes formas florales utilizadas en los experimentos.

cometer errores depende del tamaño y la forma de la apertura de garganta de la corola de las flores que visitan.

### ***Diglossa baritula***

*Diglossa baritula* extrae néctar de las flores que visita por medio de realizar una perforación en la base del tubo de la corola (Skutch 1954, Vuilleumier 1969, Naoki 1998). Por lo tanto el diámetro de la corola y el diámetro de apertura de la garganta no afectaron su capacidad para acceder al nectario. Para *D. baritula* las características de la base de la corola son las que tuvieron un efecto sobre su capacidad para perforarla y extraer néctar. *D. baritula* no tuvo problemas para perforar las corolas de las flores de *Fuchsia encliandra* y *Lobelia laxiflora*. La base del tubo de *F. encliandra* no presenta estructuras que impidan perforarla, y la corola de *L. laxiflora* tiene fisuras dorsales, por lo que *D. baritula* no tuvo que perforarla, sino simplemente separar los pétalos con su mandíbula para acceder al néctar.

Por el contrario cuando *Diglossa baritula* visitó las flores de *Lepechinia nelsonii* e *Ipomoea orizabensis* falló repetidamente en sus intentos por perforarlas. La corola de *L. nelsonii* tiene una constricción en la base del tubo, coincidentes con la zona del nectario (Rzedowski *et al.* 2001). La constricción forma un doblez volviendo el tejido más grueso y reduciendo el área en que *D. baritula* puede manipularla (Figura 11). Por lo tanto *D. baritula* tuvo que realizar varios intentos antes de lograr perforarla y acceder al néctar. El ave adoptó varias posiciones al intentar robar las flores de *L. nelsonii* y tuvo que perforar diferentes puntos de la corola para acceder al néctar. El número de intentos fallidos para alimentarse provocaron un incremento en el tiempo necesario para la obtención de néctar, aumentando el costo energético.

Los tejidos de *Ipomoea orizabensis* secretan un látex rico en alcaloides (Schultes y Hofmann 1982). La cantidad de látex que *I. orizabensis* secreta en sus sépalos al recibir daño mecánico es mayor que la que produce cuando sus hojas, tallo o pétalos son dañados (observación personal). Los sépalos son gruesos y cubren el nectario sugiriendo que el látex puede tener la función de protección contra robadores de néctar. Algunos individuos de *D. baritula* perforaron la corola y dañaron los sépalos liberando látex. Cuando estos individuos tuvieron contacto con el látex manifestaron una conducta de repulsión sacudiendo su cabeza, frotando su pico contra la percha y evitando visitar la flor por un periodo de 5-10 minutos. Posteriormente las aves intentaron robar la flor otra vez. Las aves que perforaron los sépalos recibiendo una segunda dosis de látex no volvieron a intentar robar la flor por varias horas. Sin embargo, algunos individuos cambiaron su estrategia en el segundo intento, perforando los pétalos justo sobre la línea de los sépalos. Los individuos de *D. baritula* que presentaron este comportamiento alternativo evitaron el contacto con el látex y tuvieron acceso al néctar de la flor. Ambas conductas sugieren que *D. baritula* pasa por un proceso de aprendizaje al robar flores que presentan latex, mostrando los siguientes comportamientos: 1) los individuos que perforaron la flor en zonas con alta cantidad de látex se negaron a continuar visitando las flores, incluso varios días después de haber probado el látex en varias ocasiones consecutivas; y 2) los individuos que lograron perforar la corola evitando los sépalos, repitieron este comportamiento en visitas subsecuentes, convirtiéndose en efectivos ladrones del néctar.

## 2. Extracción de néctar

La interacción entre el pico y la lengua, la forma de la corola y el volumen y concentración del néctar determinan la tasa de extracción de néctar y el tiempo de manejo de las aves nectarívoras. Los colibríes extraen néctar por medio de lamerlo con su lengua mientras mantienen vuelo suspendido frente a las flores (Hainsworth 1973, Ewald y Williams 1982, Paton y Collins 1989). Las características de una corola ideal que facilite la extracción de néctar por colibríes son: 1) área de exposición amplia y atractiva para las aves (Miller y Miller 1971, Stiles 1978, Arizmendi y Ornelas 1990, Meléndez *et. al.* 1997); 2) debe presentar señales que guíen al ave hacia el nectario (Goldsmith 1980, Smith *et. al.* 1996, Temeles y Rankin 2000); 3) tener una longitud reducida que le permita al ave acceder fácilmente al néctar (Montgomerie 1984); 4) presentar un diámetro de apertura de garganta grande que le permita al ave introducir su pico (Smith *et al* 1996, Meléndez *et al.* 1997, Temeles y Rankin 2000, Temeles *et al.* 2002); y 5) que la base del tubo la corola sea más estrecha que la garganta, de manera que se reduzca el área donde el ave buscará el néctar (Smith *et al.* 1996).

Sin embargo, en la naturaleza la mayoría de las flores visitadas por colibríes no presentan todas estas características, ya que la función de la morfología floral no es proporcionar alimento de forma efectiva a sus visitantes, sino asegurar una polinización eficiente (Cohen y Shmida 1993, Morgan 2000). Así, las plantas han evolucionado morfologías florales para atraer polinizadores y lograr que estos tengan contacto con sus estambres y estigma. En muchos casos las características que benefician la polinización dificultan el acceso y la extracción del néctar, generando un conflicto de intereses entre las plantas y sus visitantes florales.

### *Eugenes fulgens*

*Eugenes fulgens* fué capaz de extraer néctar de las cuatro formas florales utilizadas en los experimentos a pesar de las variaciones en la forma y el tamaño de sus corolas. Las tasas de extracción de néctar fueron mayores para *Lepechinia nelsonii* y *Lobelia laxiflora* que para *Fuchsia encliandra* e *Ipomoea orizabensis* (Tabla 2 y Figura 13).

Las características morfológicas de *Lepechinia nelsonii* coinciden con algunas características de la flor ideal para colibríes. Su corola tiene longitud intermedia con respecto a la longitud del pico, por lo que el colibrí puede alcanzar el néctar con rapidez y sin tener que extender mucho la lengua, permitiéndole extraer la mayor cantidad de néctar en el menor tiempo (Montgomerie 1984, Temeles *et. al.* 2002). El diámetro de apertura de la garganta de la corola de *L. nelsonii* es casi tres veces mas grande que el ancho del pico de *Eugenes fulgens*, por lo que puede introducirlo fácilmente en la corola (Tabla 1). Mis resultados coinciden con las observaciones de Smith *et al.* (1996) y Temeles *et al.* (2002), quienes encontraron que la habilidad de los colibríes para introducir su pico en la corola y su tiempo de manejo de las flores están determinados por el tamaño y la forma de apertura de la garganta de la corola.

Las tasa de extracción de néctar y el tiempo de manejo de *Eugenes fulgens* al visitar las flores de *Lobelia laxiflora* no fueron estadísticamente diferentes a los obtenidos al visitar las flores de *Lepechinia nelsonii*. Este resultado fue inesperado ya que las flores de *L. laxiflora* tienen una morfología y tamaño diferente a *L. nelsonii*. La similitud entre las tasas de extracción de néctar de *E. fulgens* al visitar estas flores sugiere la existencia de un rango en la longitud y el tamaño de apertura de la garganta de la corola en el cual el colibrí puede extraer néctar con la misma eficiencia. Cuando *E. fulgens* visitó las flores de *L. nelsonii* y las de *L. laxiflora* sus tasas de extracción de



néctar fueron estadísticamente similares (Figura 13), pues el tamaño de apertura de la garganta de ambas corolas es muy similar (0.3 mm de diferencia, Tabla 1), permitiéndole al colibrí introducir su pico y extraer néctar eficientemente de ambas flores.

La tasa de extracción de néctar de *Eugenes fulgens* al visitar las flores de *Fuchsia encliandra* fue menor en comparación a la que presento al visitar *Lepechinia nelsonii* y *Lobelia laxiflora*, pero sus tiempos de manejo fueron mayores. El diámetro de apertura de la garganta de la corola de *F. encliandra* provocó problemas para que *E. fulgens* introdujera su pico en ella, por lo que el colibrí se vio obligado a extraer néctar únicamente con la lengua. Para extraer néctar solamente con su lengua es necesario que el colibrí la proyecte captando una menor cantidad de néctar y gastando más tiempo que si visitara una corola de mayor diámetro de apertura de garganta.

Cuando *Eugenes fulgens* visitó las flores de *Fuchsia encliandra* la tasa de extracción de néctar fue estadísticamente diferente a la de *Lepechinia nelsonii*, pero similar a *Lobelia laxiflora* (Figura 13). Si las flores de *F. encliandra* y las flores de *L. laxiflora* son morfológicamente diferentes ¿Porqué *E. fulgens* extrae néctar de ambas flores con la misma eficiencia? Para el colibrí el reto al enfrentarse a las flores de *F. encliandra* es el diámetro de apertura de la garganta de la corola y cuando se enfrenta a las flores de *L. laxiflora* el reto es la longitud de la corola. El tamaño del diámetro de apertura de la garganta de la corola limita la entrada del pico o la lengua del ave, si el diámetro de apertura es más pequeño que las estructuras bucales del ave, será imposible extraer néctar sin importar que tan corta sea la corola. Pero, si el diámetro de apertura permite al ave introducir el pico o la lengua, entonces la longitud de la corola adquiere importancia determinando la distancia que el ave necesita recorrer para tener contacto

con el néctar (Figura 14). Lo anterior sugiere que existe una interacción entre estos dos caracteres morfológicos y que los efectos de la longitud de la corola y del tamaño del diámetro de apertura de la garganta sobre las tasas de extracción de néctar y el tiempo de manejo de *E. fulgens* no son independientes.

El incremento en la longitud de la corola disminuye el área de contacto entre la lengua y el néctar, reduciendo la cantidad de néctar capturado. Además, conforme más larga es la corola mayor será la distancia que la lengua debe ser extendida para llegar al néctar, provocando que el ave pase más tiempo interactuando con la flor para obtener alimento. De forma similar, la disminución en el tamaño del diámetro de apertura de la garganta impide que el pico pueda ser introducido dentro de la flor. Si el pico no puede ser introducido entonces la extracción de néctar debe realizarse con la lengua. Para poder introducir solamente la lengua en la corola, el colibrí debe alejarse de la apertura de la garganta, entonces el efecto de un reducido diámetro de garganta es similar al efecto de una corola larga ya que la distancia entre el colibrí y el néctar se incrementa, disminuyendo la cantidad de néctar extraído y aumentando el tiempo de manejo.

Cuando *Eugenes fulgens* visitó las flores de *Ipomoea orizabensis* su tasa de extracción de néctar fué la menor y el tiempo de manejo el mayor del experimento. El diámetro de apertura de la garganta de *I. orizabensis* no fue el problema para extraer néctar, pues este es bastante amplio en relación al tamaño del pico del ave. En este caso la longitud de la corola fue la característica floral que afectó la eficiencia del colibrí para extraer néctar.

### ***Diglossa baritula***

La tasa de extracción de néctar y el tiempo de manejo de *Diglossa baritula* al visitar las cuatro formas florales no presentaron variaciones. *D. baritula* perfora la base de la corola para extraer néctar, por lo tanto ni la longitud de la corola, ni el diámetro de la garganta alteraron su capacidad para extraer néctar. Para *D. baritula* la dificultad es el acceso al néctar, no su extracción.

### **3. Efectos de la longitud de la corola sobre la extracción de néctar**

El cambio en la longitud de la corola afectó la tasa de extracción de néctar y el tiempo de manejo del colibrí *Eugenes fulgens*, mientras que los del robador de néctar *Diglossa baritula* permanecieron constantes. El tiempo de manejo de *E. fulgens* estuvo positivamente relacionado con el incremento en la longitud de la corola, resultado que coincide con las observaciones de Montgomerie (1984).

Los colibríes extraen el néctar por capilaridad (Hainsworth 1973, Ewald y Williams 1982, Kingsolver y Daniel 1983). Cuando *Eugenes fulgens* visitó las flores con corola corta (15 mm) su pico y lengua tuvieron contacto con el néctar. Cada milímetro de lengua que fue extendido fuera del pico se sumergió en el néctar capturando eficientemente el néctar en un mínimo de tiempo. Al aumentar la longitud de la corola aumentó la distancia que el pico y la lengua tuvieron que recorrer para alcanzar el néctar (Kingsolver y Daniel 1983). Cuando *Eugenes fulgens* visitó las flores de corola intermedia (30 mm) su tasa de extracción de néctar disminuyó debido a que el contacto de la lengua con el néctar fué menor conforme aumentó la longitud de la corola. Cuando el colibrí visitó las flores de corola larga (60mm) su tasa de extracción disminuyó notablemente. El ave tuvo que extender su lengua más que al visitar flores cortas,

reduciendo la superficie de lengua que pudo sumergir en el néctar, este tamaño de corola es el doble del tamaño de su pico (longitud de pico =  $31.07 \text{ mm} \pm \text{D.E.} = 1.28$ ).

En contraste para *Diglossa baritula* el cambio en la longitud de la corola no fue un factor que afectó la extracción de néctar. Esta ave se alimenta perforando la base de la corola, siendo para ella irrelevante la longitud de la flor. En este experimento modifiqué la longitud de la corola dejando las características su la base constantes. Debido a que la capacidad para extraer néctar de *D. baritula* se ve afectada por las características de la base de la corola, sus tasas de extracción de néctar y sus tiempos de manejo se mantuvieron constantes.

#### **4. Efecto de la longitud y del diámetro de apertura de la garganta de la corola sobre la extracción de néctar del colibrí *Eugenes fulgens*.**

Los resultados muestran que la tasa de extracción de néctar y el tiempo de manejo del colibrí son el producto de la relación entre las dimensiones del pico de *Eugenes fulgens*, y el diámetro de apertura de la garganta de la corola y de la longitud de las diferentes formas florales. Cuando el colibrí se enfrentó a flores de mayor longitud que su pico, se vió obligado a extender su lengua dentro de la corola para poder tener contacto con el néctar. En el caso de las corolas de apertura de garganta pequeña, el colibrí tuvo dificultad para introducir su pico en ella, viéndose obligado a extraer néctar introduciendo únicamente su lengua en la corola, aumentando así la distancia que debía extenderla. El mecanismo que afecta la extracción de néctar del colibrí al visitar flores de corolas largas o flores de corola estrecha es muy similar. Al visitar flores largas el colibrí tiene que colocarse al frente de la corola para proyectar su lengua que tiene que recorrer una mayor distancia que en corolas cortas (Kingsolver y Daniel 1983,

Montgomerie 1984). Cuando el colibrí visita flores de corola estrecha donde no puede introducir el pico, este tiene que proyectar su lengua, la cual recorre una mayor distancia que si pudiera introducir su pico. Por lo tanto, ambas características morfológicas de la corola implican que la lengua tenga que ser proyectada mayor distancia para alcanzar el nectario y que el néctar tenga que ser transportado a través de esa distancia para ser consumido, incrementando el tiempo utilizado para extraer el néctar.

### 5. Costos ecológicos de la extracción de néctar

El costo ecológico de extraer néctar es diferente para el colibrí *Eugenes fulgens* y el robador de néctar *Diglossa baritula*. Defino costo ecológico como la inversión asociada a las estrategias de uso de los recursos de diferentes especies. En esta sección discuto los costos ecológicos que tienen que pagar *E. fulgens* y *D. baritula* para acceder al nectario y para extraer néctar.

#### *Eugenes fulgens*

Para el colibrí *E. fulgens* los costos ecológicos se presentan tanto al acceder a la corola como al extraer néctar. El acceso a las distintas formas florales está limitado por la longitud y el diámetro de apertura de garganta de su corola, y por el tamaño del pico y de la lengua. Mis experimentos sugieren que el costo principal para *E. fulgens* ocurre cuando intenta introducir su pico y lengua en una corola con apertura de garganta similar o menor al ancho de su pico. Las flores de *Fuchsia encliandra* provocaron una reducción en la tasa de extracción de néctar y un aumento en el tiempo de manejo, por ser el tamaño del diámetro de apertura de garganta de su corola muy similar al diámetro del pico de *E. fulgens*. En los casos en que la apertura de la garganta no representa un

obstáculo para acceder al néctar, la longitud de la corola puede implicar costos. Una vez que el ave ha introducido su pico en la corola, la longitud de la misma juega un papel importante, ya que será la distancia que la lengua debe recorrer para alcanzar el néctar. Si el nectario está lejos de la lengua, el ave puede tener dificultades para alcanzarlo, como le sucedió a *E. fulgens* con las flores de *Ipomoea orizabensis*. Esto tiene como consecuencia una disminución en la tasa de extracción de néctar y un aumento en el tiempo de manejo.

Es importante tomar en cuenta que *Eugenes fulgens* debe mantenerse en vuelo suspendido mientras interactúa con las flores de las que se alimenta, lo que implica una relación directamente proporcional entre el gasto energético y el tiempo de manejo. Este gasto de energía debe ser compensado por la cantidad y concentración de néctar que el ave logre extraer para que el esfuerzo resulte en una ganancia o en un equilibrio energético (Wolf *et al.* 1972, Hainsworth 1973, Wolf *et al.* 1975, Hainsworth 1981 y Montgomerie *et al.* 1984).

*Eugenes fulgens* es un colibrí con un gasto de energía mayor al que presenta *Diglossa baritula* (Nagy *et al.* 1999, Schöndube y Martínez del Río 2003b). Mis resultados sugieren que *E. fulgens* extrae néctar eficientemente cuando visita flores de tamaño intermedio como son las de *Lobelia laxiflora* y las de *Lepechinia nelsonii* (Tabla 1 y Figura 13), extrayendo casi el doble de la cantidad extraída por *D. baritula* en las mismas formas florales. Sin embargo, la eficiencia en la extracción de néctar del colibrí disminuye notablemente al visitar flores de mayor tamaño como *Ipomoea orizabensis* y flores pequeñas como las de *Fuchsia encliandra* (Figura 13). Para que la eficiencia en la extracción de néctar de *E. fulgens* se mantenga constante, el ave debe visitar flores de tamaño intermedio.

### *Diglossa baritula*

La estrategia utilizada por *Diglossa baritula* para extraer néctar le permite ser igual de eficiente al visitar flores con morfologías contrastantes. Al parecer el costo de perforar la base del tubo de la corola solamente se presenta en el momento que el ave intenta acceder a una flor con defensas químicas o morfológicas. El contacto con el látex de *Ipomoea orizabensis*, puede producir en *D. baritula* reacciones inmediatas de rechazo hacia la flor, haciendo que el ave pierda la oportunidad de robar néctar. Al enfrentar este problema para acceder a la corola observé que en algunas ocasiones *D. baritula* es capaz de utilizar una estrategia alternativa para alimentarse. Los individuos de *D. baritula* que perforaron la base de la corola, evitando perforar los sépalos de *I. orizabensis* evitaron ingerir el látex y lograron robar néctar de manera eficiente.

Cuando *Diglossa baritula* visita flores con características morfológicas como las de *Lepechinia nelsonii* se enfrenta a defensas que aumentan su tiempo de manejo y su costo de extracción de néctar. Los efectos de este costo no fueron cuantificados, pero mis resultados sugieren que *D. baritula* preferirá robar las flores de otras especies antes que gastar energía extrayendo néctar de las flores de *L. nelsonii*. Esta hipótesis deberá comprobarse con pruebas de selección entre diferentes formas florales.

*Diglossa baritula* es un ave nectarívora que visita una gran variedad de flores en el mismo sitio a lo largo de todo el año (Skutch 1954, Naoki 1998 y Schöndube *et al.* 2003). La capacidad de *D. baritula* para permanecer en una misma área a lo largo de todo el año parece estar determinada por la abundancia del recurso floral (Naoki 1998). Esto pudo haberle obligado a desarrollar un comportamiento que le permitiera extraer néctar de corolas de múltiples formas y tamaños. En mis experimentos observé a *D.*

*baritula* aparentemente analizando la morfología floral antes de perforar la corola, una vez que decidía aproximarse a la corola no mostró problemas para robarla desde cualquier ángulo. La eficiencia con que *D. baritula* robó las flores presentadas puede deberse a dos factores: 1) que el ave ya tuviera experiencia previa a su captura robando estas flores en campo y 2) que efectivamente estuviera analizando la morfología floral y seleccionando un sitio de la corola donde perforar antes de intentar el robo, basándose en su experiencia previa con otras flores similares. Debido a que los individuos de *D. baritula* que utilice en mis experimentos eran adultos con experiencia previa en campo, y no juveniles sin experiencia, no puedo saber cual de estas dos explicaciones es la correcta.

La estrategia de forrajeo utilizada por *Diglossa baritula* puede ofrecerle ventajas ante las especies sintópicas de colibríes. Si se descarta la agresividad territorial mostrada por varias especies de colibríes contra *D. baritula* que pudieran afectar su efectividad en la extracción de néctar (Lyon y Chadek 1971), puedo señalar que tanto diglosas como colibríes comparten el mismo recurso alimenticio y que *D. baritula* tiene la capacidad de utilizar las flores de una mayor diversidad de especies de plantas.

Las tasas de extracción de néctar de *D. baritula* se ven menos afectadas por las características morfológicas de las flores que visita. Mis resultados sugieren que *D. baritula* es más eficiente para obtener néctar en campo que muchas especies de colibríes. Sin embargo, para aplicar los resultados a las condiciones de campo se debe tomar en cuenta dos factores: 1) la existencia de flores con defensas donde *D. baritula* tiene problemas para acceder al néctar, y 2) las diferencias en las tasas de extracción entre *D. baritula* y *E. fulgens*. Aunque las tasas de extracción de néctar del colibrí cambian con la morfología floral, *E. fulgens* presenta tasas de extracción de néctar que son mayores a



las de *D. baritula*. Las tasas de extracción de néctar de *Diglossa* son 50% menores a las de *E. fulgens* (Figura 13). Esto se debe a que el tamaño de la lengua de *E. fulgens* es mayor al de *D. baritula*, permitiéndole extraer mayor cantidad de néctar por unidad de tiempo. Mis resultados no indican que *D. baritula* sea mejor que *E. fulgens* para obtener néctar y satisfacer sus necesidades energéticas. Sino que la capacidad de robar le permite visitar las flores de un mayor número de plantas, comportándose de manera generalista, mientras que *E. fulgens* deberá especializarse en algunas especies de plantas para optimizar su obtención de energía.

## 6. Efecto de la morfología del pico de *Diglossa baritula* sobre su habilidad para extraer néctar

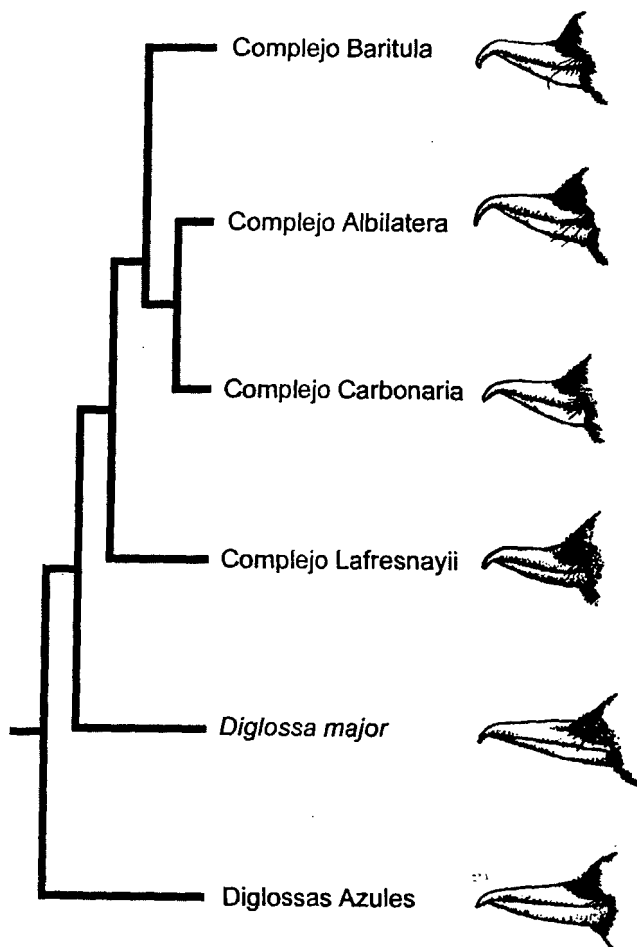
Los miembros del género *Diglossa* parecen ser los robadores de néctar más especializados. Su habilidad para extraer néctar de flores tubulares polinizadas por colibríes parece estar asociada a la presencia del gancho en la punta de su maxila (Viulleumier 1969; Figura 19). Este gancho es una de las características morfológicas utilizadas por taxónomos para definir al género y parece ser una novedad evolutiva (Viulleumier 1969, Schöndube y Martínez del Río 2003a). El ancestro de las diglosas fue una tangara con un pico sin gancho, estas aves se alimentaban principalmente de frutos (Schöndube y Martínez del Río 2003a). En mis experimentos observé que el gancho ayuda al ave a sujetar firmemente la corola mientras extrae el néctar. Sin embargo, no todas las especies de este género tienen su pico con un gancho tan notorio y largo como el de *D. baritula*. Un mapeo de la morfología del pico sobre una filogenia hecha con ADN mitocondrial por Hackett (1995), indica que las especies basales, como las diglosas azules y los miembros del complejo *lafresnayii* carecen de gancho o lo

presentan **de** tamaño reducido y su alimentación es **principalmente** a base de frutos. En contraste, las diglosas derivadas presentan pico con gancho largo y una dieta **principalmente** nectarívora (Schöndube y Martínez del Río 2003a; Figura 19) Esto sugiere **que** la evolución del gancho del pico en el género *Diglossa* ha permitido una **especialización** hacia una alimentación nectarívora, donde la fruta ha dejado de ser un alimento **importante**. Pero ¿Cuál es el papel que juega la evolución del gancho en la capacidad de estas aves para utilizar néctar? Mi experimento permite generar una hipótesis **evolutiva** basada en entender cómo la morfología del gancho afecta las estrategias **que** *Diglossa* utiliza para manipular las flores y extraer su néctar.

**Cuando** *Diglossa baritula* visitó las flores de *Lobelia laxiflora* la morfología de su pico **no** tuvo efecto sobre su tasa de extracción de néctar ni sobre su tiempo de manejo. La corola de *L. laxiflora* no requiere ser perforada ya que tiene fisuras dorsales y el ave **puede** acceder al néctar a través de ellas aun cuando su pico no tenía gancho. Al ser **modificado** el pico, su tasa de extracción de néctar no fue diferente que cuando tuvo pico **completo**, esto sugiere que la presencia del gancho no es necesaria para extraer néctar de **manera** eficiente, ya que el pico del ave puede introducirse entre los pétalos para **alcanzar** el néctar. Cuando *D. baritula* visitó las flores de *Ipomoea orizabensis*, flor que **requiere** perforar para acceder a su néctar, observé cambios en su tasa de extracción de néctar y en su tiempo de manejo asociados a la longitud del gancho de su pico. La ausencia **del** gancho generó que el ave tuviera problemas para sujetar la corola, tanto en el **proceso** de perforación como al extraer néctar. La función del gancho es sujetar la corola **mientras** la mandíbula la perfora y la lengua **extrae** el néctar, su ausencia provocó que las **tasas** de extracción de néctar disminuyeran y los tiempos de manejo aumentarían. La **ausencia** del gancho ocasionó que *D. baritula* careciera de un punto de apoyo que

facilitara **la** perforación de la corola, por lo cual **en** número de intentos vanos antes de lograr **extraer** néctar por primera vez aumentó en las aves sin gancho. Por el contrario, cuando el ave presentó pico completo, fué capaz de sujetar firmemente la corola reduciendo el número de intentos requeridos para poder perforarla y extraer el néctar.

Mis resultados sugieren que la morfología del pico de *Diglossa baritula* no es importante cuando visita flores que no requieren ser perforadas. Cuando el ave necesita perforar **la** corola de una flor para **extraer** su néctar, la presencia del gancho es importante para hacerlo de manera eficiente, evitando que la corola se deslice entre la maxila y **la** mandíbula, provocando que el ave pierda la oportunidad de perforar la corola o cuando logra perforarla, reduce su capacidad para extraer el néctar al no poder mantener **la** mandíbula y la lengua dentro de la corola. La capacidad de perforar la corola y **extraer** néctar cuando el ave tiene pico completo es mayor que cuando no tiene gancho. **Lo** anterior pudo generar una presión selectiva en la morfología del pico, derivando **en** la forma especializada que conocemos actualmente y que permite a estas aves robar eficientemente el néctar de flores tubulares polinizadas por colibríes.



**Figura 19.** El mapeo de caracteres de morfología del pico sobre una filogenia del género *Diglossa* realizada con ADN mitocondrial por Hackett (1995) indica que las especies basales (como las diglossas azules y los miembros del complejo lafresnayii) tienen su pico con gancho de tamaño reducido, mientras que las diglossas derivadas presentan picos con ganchos largos. La variación morfológica del pico parece estar asociada a la dieta de las diferentes especies, con las especies basales siendo frugívoras y las especies derivadas consumiendo una dieta principalmente nectarívora (tomado de Schöndube y Martínez del Río 2003a, con permiso del autor).

## X. CONCLUSIONES

El colibrí *Eugenes fulgens* y el robador de néctar *Diglossa baritula* se enfrentan a un reto común: alimentarse de néctar. Para lograr cubrir sus necesidades energéticas y nutricionales, estas aves deben ser capaces de confrontar la morfología floral, la composición química y características físicas del néctar. Las características morfológicas de su pico y lengua limitan la forma en que estas dos especies interactúan con las flores de las que se alimentan. La interacción entre las características de las aves y aquellas de las flores y el néctar, ha provocado que adapten su comportamiento en base a su propia morfología y a su relación con el recurso alimenticio, desarrollando técnicas de forrajeo contrastantes.

### 1. Habilidad para acceder al nectario floral

- La habilidad del colibrí *Eugenes fulgens* para introducir su pico en la corola y acceder al nectario depende del diámetro de apertura de la garganta de la corola de las flores que visita. El diámetro de la garganta limita el acceso a la corola, restringiendo la profundidad a la cual el ave puede introducir su pico. El tamaño del diámetro de la corola parece ayudar al ave a localizar la apertura al nectario, facilitando su interacción con la flor.
- La habilidad del robador de néctar *Diglossa baritula* para acceder al nectario depende de las características de la base del tubo de la corola que le permitan perforarla. Dos caracteres florales tienden a disminuir su capacidad para perforar la corola: 1) la presencia de engrosamiento del tejido de la corola que dificulte su

perforación; y 2) la presencia de sustancias químicas en los tejidos que rodean al nectario. La presencia de látex en *Ipomoea orizabensis* parece ser más efectiva como deterrente para el ladrón floral, que las defensas morfológicas. En algunos casos, *D. baritula* fué capaz de aprender formas en las cuales evitar las defensas de las flores.

## 2. Efecto de la morfología floral sobre las tasas de extracción de néctar y el tiempo de manejo.

- Para el colibrí *Eugenes fulgens* la variación en el tamaño y la forma de las flores visitadas afectan su tasa de extracción de néctar y su tiempo de manejo. La habilidad de este colibrí para introducir su pico en la corola y extraer el néctar depende del diámetro de apertura de la garganta y de la longitud de la corola de las flores que visita. Estos dos elementos de la morfología floral no actúan de forma independiente, sino que interactúan limitando la capacidad del colibrí para extraer néctar. A longitudes cortas de la corola, el diámetro de apertura de la garganta regula las tasas de extracción de néctar. Mientras que, en flores con diámetros de apertura mayor al tamaño del pico del colibrí, la longitud de la corola es el factor que limita las tasas de extracción de néctar.
- Para el robador de néctar *Diglossa baritula* la morfología floral no afecta su tasa de extracción de néctar ni su tiempo de manejo. El reto para el robador de néctar no es en su capacidad para extraer el néctar, sino en su habilidad para perforar la corola y acceder al nectario.
- Las tasas de extracción de néctar de *Diglossa baritula* son 50% menores a las de *Eugenes fulgens*. Esto se debe a que el tamaño de la lengua de *E. fulgens* es mayor al de *D. baritula*, permitiéndole extraer mayor cantidad de néctar por unidad de tiempo.

- Mis resultados sugieren que la capacidad de robar néctar de *Diglossa baritula* le permite visitar las flores de un mayor número y variedad de plantas, comportándose de manera generalista, mientras que *Eugenes fulgens* debe especializarse en algunas especies de plantas para optimizar su obtención de energía.

### **3. Efecto de la morfología del pico de *Diglossa baritula* sobre su habilidad para extraer néctar.**

- La morfología del pico de *Diglossa baritula* afecta sus tasas de extracción de néctar y tiempos de manejo al visitar flores que requieren ser robadas para extraer néctar.
- Cuando *Diglossa baritula* visita flores que no requieren ser perforadas para extraer su néctar, la morfología de su pico no afecta su capacidad para manipular exitosamente estas flores o sus tasas de extracción de néctar.
- Cuando *Diglossa baritula* visita flores que tiene que perforar para acceder al nectario, la presencia del gancho mejora tanto su habilidad para manipular la flor, como para extraer su néctar.
- Esto sugiere que la evolución del gancho presente en el pico de los miembros del género *Diglossa*, ha incrementado su capacidad para robar néctar de flores con corolas tubulares.

## XI. BIBLIOGRAFIA

- Adler, L. S.**, 2000. The ecological significance of toxic nectar. *Oikos* 91: 409-420.
- Arizmendi, M. C.**, C. A. Domínguez y R. Dirzo. 1996. The role of an avian nectar robber and of hummingbird pollinators in the reproduction of two plant species. *Functional Ecology* 10: 119-127-
- Arizmendi, M. C.** y J. F. Ornelas. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in México. *Biotropica* 22: 172-180.
- Baker, H. G.**, I. Baker y S. A. Hodges.. 1998. Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. *Biotropica* 30:559-586.
- Bennett, A. T.** y I. C. Cuthill. 1994. Ultraviolet vision in birds-what is its function. *Vision Research* 34: 1471-1478.
- Bock, W. J.** 1985. Is *Diglossa* (Thraupinae) monophyletic? En *Neotropical ornithology*, vol. 36 (editado por P. A. Buckley, M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely y F. G. Buckley). American Ornithological Union Ornithological Monographs. 319-332 pp.
- Carpenter, F. L.** 1978. A spectrum of nectar-eater communities. *American Zoologist* 18: 809-819.
- Casotti, G.** y K. C. Richardson. 1993. A qualitative analysis of the kidney structure of Meliphagid honeyeaters from wet and arid environments. *Journal of Anatomy* 182: 239-247.



- Cohen, D.** y A. Shmida. 1993. The evolution of flower display and reward. *Evolutionary Biology* 27: 197-243.
- Colwell R.K.,** B.J. Betts, P. Bunell, F.L. Carpenter y P. Feisinger 1974. Competition of *Centropogon valerii* by the hummingbird *Colibri thalasinus* and the flower-piercer *Diglossa plumbea*, and its evolutionary implications. *The Condor* 76:447-452.
- Cuevas, G. R.** 1994. Flora de la Estación Científica Las Joyas, Municipio de Autlán, Jalisco, México. M. C. Tesis. Colegio de Postgraduados, Montecinos. 133 pp.
- Ewald, P. W.** y W. A. Williams. 1982. Function of the bill and tongue in nectar uptake by hummingbirds. *Auk* 99: 573-576.
- Feeny, P.** 1976. Plant apparency and chemical defense. Recent Advances in *Phytochemistry* 10: 1-40.
- Feisinger, P.** y R. K. Colwell. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18: 779-795.
- Ford, H. A.** 1985. Nectarivory and pollination by birds in southern Australia and Europe. *Oikos* 44:127-131.
- Freeland, W. J.** y D. H. Janzen. 1974. Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. *American Naturalist* 108: 269-289.
- Galen, C.** y J. Cuba. 2001. Down the tube: pollinators, predators, and the evolution of flower shape in the alpine skypilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution* 55: 1963-1971.

- Ghazoul, J.** 2001. Can floral-repellents pre-empt potencial ant-plant conflicts?. *Ecology*.
- Guerrant, E. O. y P. Lee Fiedler.** 1981. Flower defenses against nectar-pilferage by ants. *Biotropica* 13: 25-33.
- Gill, F. B.** 1978. Proximate costs of competition for nectar. *American Zoologist* 18: 753-763.
- Goldsmith, T. H.** 1980. Hummingbirds see near ultraviolet light. *Science* 207: 786-788.
- Graves, G. R.** 1982. Pollination of a *Tristerix* Mistletoe (Loranthaceae) by *Diglossa* (Aves, Thraupidae). *Biotropica* 14: 316-317.
- Hackett, S. J.** 1995. Molecular systematics and zoogeography of flowerpiercers in the *Diglossa baritula* complex. *The Auk* 112:156-170.
- Hainsworth, F. R.** 1973. On the tongue of a hummingbird: its role in the rate and energetics of feeding. *Comparative Biochemistry and Physiology* 46A: 65-78.
- Hainsworth, F. R.** 1978. Feeding: models of costs and benefits in energy regulation. *American Zoologist* 18:701-714.
- Hainsworth, F. R.** 1981. Energy regulation in hummingbirds, the study of caloric costs and benefits indicates how hummingbirds control energy sources. *American Scientist* 69:420-429.
- Hainsworth, F. R. y L. L. Wolf.** 1976. Nectar characteristics and food selection by hummingbirds. *Oecologia* 25: 101-113.
- Harrington, H. D.** 1985. How to identify plants. Swallow Press Books. Ohio. E.U.A.

- Honkavaara, J., M. Koivula, E. Korpimäki, H. Siitari y J. Viitala.** 2002. Ultraviolet vision and foraging in terrestrial vertebrates. *Oikos* 98: 505-511.
- Howell S. N. y S. Webb.** 1995. A guide to the birds of México and Northern Central America. Oxford University Press. New York. 851 pp.
- Inouye, D. W.** 1983. The ecology of nectar robbing. *The Biology of Nectaries* (B. Bentley y T.S. Elias, editores), Columbia University Press, New York. 153-170 pp.
- Irwin, R. E. y A. K. Brody.** 1998. Nectar robbing in *Ipomopsis aggregata*: effects on pollinator behavior and plant fitness. *Oecologia* 116: 519-527.
- Irwin, R. E. y A. K. Brody.** 1999. Nectar-robbing bumblebees reduce the fitness of *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae). *Ecology* 80: 1703-1712.
- Irwin, R. E. y A. K. Brody.** 2000. Consequences of nectar robbing for realized male function in a hummingbird-pollinated plant. *Ecology* 81: 2637-2643.
- Isler, M. L. y P. R. Isler.** 1999. The tanagers. Natural history, distribution and identification. Smithsonian Institution Press. Washington D. C.
- Kingsolver, J. G. y T. L. Daniel.** 1983. Mechanical determinants of nectar feeding strategy in hummingbirds: energetics, tongue morphology, and licking behavior. *Oecologia* 60:214-226.
- Koopowitz, H. y T. A. Marchant.** 1998. Postpollination nectar reabsorption in the african epiphyte *Aerangis verdickii* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 85: 508-512.

- Lara, C.** y J. F. Ornelas. 2001. Preferential nectar robbing of flowers with long corollas: experimental studies of two hummingbirds species visiting three plant species. *Oecologia* 128: 263-273.
- Lyon, D. L.** y C. Chadek. 1971. Exploitation of nectar resources by hummingbirds, bees (*Bombus*), and *Diglossa baritula* and its role in the evolution of *Penstemon kunthii*. *Condor* 73:246-248.
- Maloof, J. E.** y D. W. Inouye. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists?. *Ecology* 81: 2651-2661.
- Martínez, R., J. J. Sandoval** y R. D. Guevara. 1991. El clima de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (Jalisco-Colima México) y su área de influencia. *Agrociencia. Serie Agua-Suelo-Clima* 2:107-119.
- Martínez del Río C., H. G. Baker** e I. Baker 1992. Ecological and evolutionary implications of digestive processes: bird preferences and the sugar constituents of floral nectar and fruit pulp. *Experientia* 48: 544-551.
- Martínez del Río C., B. R. Stevens,** D. E. Daneke y P. T. Andreadis. 1988. Physiological correlates of preference and aversion for sugars in three species of birds. *Physiological Zoology* 61: 222-229.
- McDade, L. A.** y S. Kinsman. 1980. The impact of floral parasitism in two neotropical hummingbird-pollinated plant species. *Evolution* 34: 944-958.

- Meléndez-Ackerman**-E., D. R. Campbell y N. M. Wasser. 1997. Hummingbird behavior and mechanisms of selection on flower color in *Ipomopsis*. *Ecology* 78: 2532-2541.
- Miller**, R. S. 1985. Why hummingbirds hover. *The Auk* 102:722-726.
- Miller**, R. S. y R. E. Miller. 1971. Feeding activity and color preference of Ruby-throated hummingbirds. *The Condor* 73: 309-313.
- Montgomerie**, R. D. 1984. Nectar extraction by hummingbirds: response to different floral characters. *Oecologia* 63: 229-236.
- Montgomerie**, R. D., J. McA. Eadie y L. D. Harder. 1984. What do foraging hummingbirds maximize?. *Oecologia* 63: 357-363.
- Morgan**, M. 2000. Evolution of interactions between plants and their pollinators. *Plant species Biology* 15: 249-259.
- Nagy**, K. A., I. A. Girard y T. K. Brown. 1999. Energetics of free-ranging mammals, reptiles and birds. *Annual Review of Nutrition* 19: 247-277.
- Naoki**, K. 1998. Seasonal change of flower use by the slaty flowerpiercer (*Diglossa plumbea*). *The Wilson Bulletin* 110:393-397.
- National Geographic Society**. 1999. Field guide to the birds of North America. National Geographic Society. Tercera edición. Washington D.C.
- Nicolson**, S. W. 2002. Pollination by passerine birds: why are the nectars so dilute?. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B* 131: 645-652.

- Nilsson, L. A.** 1988. The evolution of flowers with deep corolla tubes. *Nature* 334: 147-149.
- Ornelas, J. F.** 1994. Serrate tomia: an adaptation for nectar robbing in hummingbirds. *The Auk* 111: 703-710.
- Paton, D. C.** y B. G. Collins. 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.
- Peterson, R.** y E. Chalif. 1998. Aves de México, guía de campo. Editorial Diana, México.
- Plowright, R. C.** 1987. Corolla depth and nectar concentration: an experimental study. *Canadian Journal of Botany* 65: 1011-1013.
- Powers, D. R.** 1996. Magnificent Hummingbird. En: "The birds of North America", A. Poole y F. Gill (Editores). No. 221. The American Ornithologist Union. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia. Philadelphia.
- Ralph, C. J., G. R. Geupel., P. Pyle, T. E. Martin, D. F. De Sante y B. Milá.** 1996. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-159. Albany, CA. Pacific Southwest Research Station, Forest Service. U.S. Department of Agriculture. 44 pp.
- Raven, P. H., R. F. Evert., S. E. Eichhorn.** 1999. Biology of plants, sixth edition. W. H. Freeman and Company/Worth Publishers New York.

- Rhoades, D. F. y J. C. Bergdahl.** 1981. Adaptive significance of toxic nectar. *The American Naturalist* 117: 798-803.
- Rzedowski, C. G. y J. Rzedowski.** 2001. Flora fanerogámica del Valle de México, 2da. Edición. Instituto de Ecología A. C. y CONABIO. Patzcuaro, Michoacán. 1,406 pp.
- Santana, C. E.** 2000. Dynamics of understory birds along a cloud forest successional gradient. Tesis doctoral. University of Wisconsin-Madison. 203 pp.
- Salguero J. y J. Ackerman.** 1999. A nectar reward: Is more better?. *Biotropica* 31(2): 303-311.
- Schöndube, J. E.** 2003. Flowerpiercers and Hummingbirds: a comparative study of nectar-feeding strategies in birds. Tesis Doctoral. Departamento de Ecología y Biología Evolutiva. University of Arizona. Tucson, Arizona, 196 pp.
- Schöndube, J. E. y C. Martínez del Río.** 2003a. The flowerpiercers' hook: an experimental test of an evolutionary trade-off. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 270: 195-198.
- Schöndube, J. E. y C. Martínez del Río.** 2003b, en prensa. Concentration-dependent sugar preferences in nectar-feeding birds: mechanisms and consequences. *Functional Ecology*.
- Schöndube, J. E., E. Santana C. e I. Ruán-Tejeda.** 2003, en prensa. Biannual cycles of the Cinnamon-bellied Flowerpiercer. *Biotropica*.
- Schultes, R. E. y A. Hofmann.** 1982. Plantas de los dioses, origen del uso de los alucinógenos. Fondo de Cultura Económica. México.

- Sibley, D. A.** 2000. The Sibley guide to birds. National Audubon Society. Alfred A. Knopf, New York.
- Siitari, H., J. Honkavaara y J. Viitala.** 1999. Ultraviolet reflection of berries attracts foraging birds. A laboratory study with redwings (*Turdus iliacus*) and bilberries (*Vaccinium myrtillus*). Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 266: 2125-2129.
- Skutch, A. F.** 1954. Life stories of Central American birds. Berkeley, Cooper Ornithological Society.
- Smith, C. E., J. T. Stevens., E. J. Temeles., P. W. Ewald, R. J. Hebert.y R. L. Bonkovsky.** 1996. Effect of floral orifice width and shape on hummingbird-flower interactions. Oecologia 106: 482-492.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf.** 1995. Biometry. 3rd edition., W. H. Freeman & Co., New York. 887 pp.
- Stiles, F. G.** 1976. Taste preferences, color preferences, and flower choice in hummingbirds. The Condor 78:10-26.
- Stiles, F. G.** 1978. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. American Zoologist 18: 715-727.
- Stiles, F. G.** 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. Annals of the Missouri Botanical Garden 68:323-351.
- Stromberg, M. R. y P. B. Johnsen.** 1990. Hummingbird sweetness preferences: taste or viscosity?. The Condor 92:606-612.



- Storer, R. W.** 1971. Adaptive radiation of birds. *Avian Biology* 1: 149-188.
- Tamm, S. y C. L. Gass** 1986. Energy intake rates and nectar concentration preferences by hummingbirds. *Oecologia* 70:20-23.
- Temeles, E. J., Y. B. Linhart, M. Masonjones y H. Masonjones.** 2002. The role of flower width in hummingbird bill length-flower length relationships. *Biotropica* 34: 68-80.
- Temeles E. J., I. L. Pan, J. L. Brennan y J. N. Horwitt.** 2000. Evidence for ecological causation of sexual dimorphism in a hummingbird. *Science* 289: 441-443.
- Temeles, E. J. y A. G. Rankin.** 2000. Effect of the lower lip of *Monarda didyma* on pollen removal by hummingbirds. *Canadian Journal of Botany* 78: 1164-1168.
- Vuilleumier, F.** 1969. Systematics and Evolution in *Diglossa* (Aves, Coerebidae). *American Museum Novitates*. 2381: 1-44.
- Wallace, G. J. y H. D. Mahan.** 1975. An introduction to ornithology, third edition. Macmillan Publishing Co., Inc. E.U.A.
- Waser, N. M., L. Chittka, M. V. Price, N. M. Williams y J. Ollerton.** 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- Wolf L. L., F. R. Hainsworth y F. G. Stiles.** 1972. Energetics of foraging: rate and efficiency of nectar extraction by hummingbirds. *Science* 176: 1351-1352.
- Wolf, L. L., F. R. Hainsworth y F. B. Gill.** 1975. Foraging efficiencies and time budgets in nectar-feeding birds. *Ecology* 56: 117-128.

**Zomlefer, W. B. 1994.** Guide to flowering plants families. The University of North  
Carolina Press Chapel Hill & London. U. S. A.

## XII. APENDICE

### Composición del néctar artificial utilizado durante el mantenimiento en cautiverio de *Eugenes fulgens* y *Diglossa baritula*.

#### Nectar 3 for Adult Hummingbird

#### Marca Roundybush

Proteína cruda	Mínimo	3.0 %
Grasa cruda	Mínimo	3.5 %
Fibra cruda	Máximo	0.5 %
Humedad	Máximo	12.0 %

**Ingredientes:** Sacarosa, Almidón comestible modificado, Aceite de maíz, Proteína aislada de soya, DL-Metionina, Cloruro de colina, Fosfato dicálcico, Cloruro de potasio, Sal, Carbonato de calcio, Vitamina E, Niacina, Acido ascórbico, Biotina, Oxido de magnesio, Pantotenato de calcio, Selenita de sodio (0.2% de carbonato de calcio), Vitamina B<sub>12</sub>, Vitamina A, Acetato, Riboflavina, Hidroclorhidro de piridoxina, Sulfato ferroso, Sulfato de manganeso, Vitamina D<sub>3</sub>, Tiamina, Complejo de bisulfito sodio menadiona (vitamina K), Oxido de zinc, Acido fólico, Dihidriodina de etilenediamina, Oxido de cobre.