



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL

ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA

CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS

Escalamiento espacial de la relación colibrí-planta
en un paisaje del centro de México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

LICENCIADA EN BIOLOGÍA

P R E S E N T A:

GUADALUPE VARGAS-LICONA

DIRECTOR: DR. RAÚL ORTIZ-PULIDO

MINERAL DE LA REFORMA, HIDALGO 2010



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICA E INGENIERÍA
CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
COORDINACIÓN DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGIA

M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
DIRECTOR DE CONTROL ESCOLAR, UAEH

P R E S E N T E

Por este conducto le comunico que el Jurado asignado al pasante de Licenciatura en Biología **Guadalupe Vargas Licona**, quien presenta el trabajo recepcional de tesis titulado **“Escalamiento espacial de la relación colibrí-planta en un paisaje del centro de México”**, que después de revisarlo en reunión de sinodales han decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Jurado:

PRESIDENTE: Dr. Gerardo Sánchez Rojas

SECRETARIO: Dra. Claudia Elizabeth. Moreno Ortega

PRIMER VOCAL: Dr. Numa Pompilio Pavón Hernández

SEGUNDO VOCAL: M. en C. Manuel González Ledesma

TERCER VOCAL: Dr. Raúl Ortiz Pulido

PRIMER SUPLENTE: Dr. Ignacio Esteban Castellanos Sturemark

SEGUNDO SUPLENTE: Dra. Iriana Leticia Zuria Jordan

Sin otro particular, reitero a usted la seguridad de mi atenta consideración.

A T E N T A M E N T E
“AMOR, ORDEN Y PROGRESO”
Mineral de la Reforma, Hidalgo a 15 de Junio de 2010

Dr. Juan Carlos Gaytán Oyarzún
Coordinador de la Licenciatura en Biología

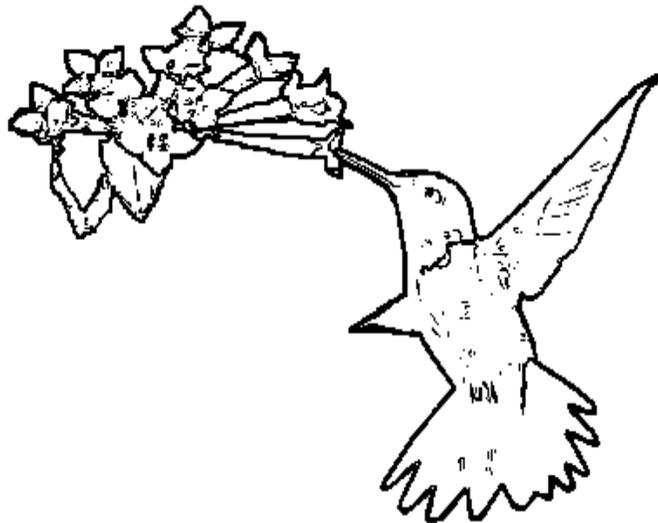
c.c.p. JCGO/mlrh
c.c.p. Archivo





Dedicada a la gran señora Alicia Floriberta Licona Pérez, por guiarme en esta travesía, estar conmigo en todo momento e impulsarme a seguir adelante en el día a día, porque para ti nada es imposible...

“Gracias Mami”



AGRADECIMIENTOS

A mami, por todos esos sacrificios y preocupaciones que te he ocasionado desde mi llegada a este mundo, por brindarme la oportunidad de entrar a una de las más interesantes carreras e impulsarme a seguir adelante y no soltar la toalla. Tengo a la mejor mamá del mundo y no hay palabras para agradecerle.

Mami nuevamente gracias infinitas, por darme a cuatro hermanos: **Santos, Guillermo, Francisco, Víctor**, y dos hermanitas, una que me cuida desde el cielo y otra en tierra firme, **Irene**, los amo. Sin su apoyo, paciencia, ánimos, oraciones y mucho más que han dado por mí, no me hubiera sido posible culminar una de las más importantes metas en mi vida. Le agradezco también a sus respectivas parejas y descendencia: Socorro, Magdalena (Dani, Willy, Alex), Eunice (Set), Elizabeth (Vane-Morita) y Martín (Nadi, Uri-Enano), ustedes también han aportado mucho. Gracias **Male** por todos tus consejos, palabras de aliento y mucho más, eres como una mamá y gran amiga.

Familia **Vargas Licona** son lo máximo.

A mi padre Víctor M. Vargas P. por traernos a este mundo, sin ti nada habría sido posible.

A Sergio Daniel Hernández Flores, por su apoyo incondicional a lo largo de la carrera y en esta última etapa...la tan esperada tesis. Tienes un lugar especial en mi corazón, tu pasión por la biología me impulsó a seguir adelante. Contigo aprendí, pase y experimente tantas cosas necesarias para llegar a donde estoy.

Al Dr. Raúl Ortiz-Pulido, por dirigir este trabajo, revisar y revisar mi trabajo, soportarme tanto tiempo, inmiscuirme en el mundo de los colibríes y guiarme en el camino de la investigación. Gracias Raúl.

A mis sinodales, Dra. Claudia E. Moreno Ortega, Dr. Gerardo Sánchez Rojas, M. en C. Manuel González Ledesma, Dr. Numa P. Pavón Hernández, Dra. Iriana L. Zuria Jordan y

Dr. Ignacio E. Castellanos Sturemark. Por dedicar un poco de su tiempo al leer este trabajo, por sus observaciones y comentarios para que quedara lo mejor posible.

A l@s amig@s, por no dejarme caer en el abismo y echarme porras para seguir adelante a pesar de los tropiezos. Los que han recorrido el mismo camino, los que están en él y los que sin saber del tema se interesaron: Chayo, May, Ana L., Jessy, Aure, Nalle, Vicky, Eri, Sara, Bernardo, Cristian, Karmen, Alex, Mario, Julio, Rafa, Quique.

A Israel Morales, por llegar en el momento justo y liberar mi estrés con sus locuras.

Esta investigación se realizó en la UAEH, Laboratorio de Ecología de Poblaciones del CIB con el apoyo del proyecto “Diversidad biológica del estado de Hidalgo (segunda fase)” Fomix-CONACyT-2008-95828.



Sé que esto apenas empieza, pero para avanzar al siguiente nivel es necesario caer una y otra vez. Sin su ayuda mi travesía en este mundo sería aun más difícil.



GRACIAS

ÍNDICE

Índice de figuras	3
Índice de cuadros	4
Resumen	5
Introducción	6
Marco Teórico	9
Escalamiento ecológico	9
Escala	10
Nivel	11
Aplicación de escala y nivel	12
Trabajos con colibríes	13
Objetivos	14
General	14
Específicos	14
Método	15
Área de estudio	15
Trabajo de campo	18
Colibríes	19
Plantas	21
Escalamiento	23
Análisis de datos	25
Resultados	27
Riqueza y registros de colibríes	27
Riqueza de plantas ornitófilas y abundancia de flores	27
Relación colibrí-planta a nivel población	29
Relación colibrí-planta a nivel comunidad	34
Discusión	38

Otros factores que podrían afectar la relación colibrí-planta	41
Conclusión	44
Literatura	45
Anexo 1. Características de las principales especies de colibríes y plantas ornitófilas interactuantes en los alrededores de la ciudad de Pachuca, Hidalgo, México.	54
<i>Calothorax lucifer</i>	54
<i>Hylocharis leucotis</i>	55
<i>Castilleja tenuiflora</i> Benth.	55
<i>Bouvardia ternifolia</i> Schltld.	56
Anexo 2. Síntesis de cinco estudios en los que se evaluó la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores ornitófilas a diferentes escalas.	58

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Escalas y niveles que pueden ser considerados para hacer escalamiento ecológico en la relación colibrí-planta. _____	12
Figura 2. Área de estudio en las cercanías de la ciudad de Pachuca, Hidalgo, México. _____	16
Figura 3. Matorral xerófilo predominante en la zona de estudio. _____	17
Figura 4. Diseño de muestreo para determinar actividad de colibríes y tomar medidas de variables de la vegetación. _____	19
Figura 5. Diseño para la toma de datos en la escala espacial en el cuadro de 400 x 400 m. ____	24
Figura 6. Diferencias entre la suma de biodiversidad y abundancia. _____	25
Figura 7. Representación de relaciones encontradas en el sistema colibrí-planta considerando dos escalas, espacial, temporal y jerarquía ecológica. _____	30
Figura 8. Correlación a nivel población entre número de registros del colibrí <i>H. leucotis</i> vs. número de flores de <i>C. tenuiflora</i> . _____	34
Figura 9. Correlación entre número de registros de colibríes y número de flores a nivel comunidad con alta disponibilidad floral. _____	37
Figura 10. Representación de relaciones encontradas en el sistema colibrí-planta considerando dos escalas, espacial, temporal y la jerarquía ecológica, en dos estudios. _____	43

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Número de registros por especie de colibrí con alta y baja disponibilidad floral, en un matorral xerófilo cercano a la ciudad de Pachuca, Hidalgo, México. _____ 28

Cuadro 2. Número de flores por especie de planta ornitofílica con alta y baja disponibilidad floral, en un matorral xerófilo cercano a la ciudad de Pachuca, Hidalgo, México. _____ 28

Cuadro 3. Resultado de correlaciones, entre número de registros del colibrí *C. lucifer* y tres variables de la vegetación. Con alta disponibilidad floral. _____ 30

Cuadro 4. Resultado de correlaciones, entre número de registros del colibrí *C. lucifer* y tres variables de la vegetación. Con baja disponibilidad floral. _____ 31

Cuadro 5. Resultado de correlaciones, entre número de registros del colibrí *H. leucotis* y tres variables de la vegetación. Con alta disponibilidad floral. _____ 33

Cuadro 6. Resultado de correlaciones, entre número de registros del colibrí *H. leucotis* y tres variables de la vegetación. Con baja disponibilidad floral. _____ 33

Cuadro 7. Resultado de correlaciones, entre registros de colibríes a nivel comunidad y tres variables de la vegetación. Con alta disponibilidad floral. _____ 36

Cuadro 8. Resultado de correlaciones, entre registros de colibríes a nivel comunidad y tres variables de la vegetación. Con baja disponibilidad floral. _____ 36

Resumen

La relación colibrí-planta constituye una interacción compleja, varía en tiempo y espacio. Debido a ello es difícil encontrar patrones en su funcionamiento. Una manera de buscar patrones es usando el escalamiento ecológico, que consiste en hacer observaciones de un mismo fenómeno con distintos grados de resolución. El objetivo de este estudio es analizar e interpretar la relación entre registros de colibríes y algunas variables de su ambiente usando escalamiento ecológico en un paisaje de los alrededores de la ciudad de Pachuca, Hidalgo, México. Se consideraron tres variables de las plantas, dos momentos contrastantes de disponibilidad floral, cinco niveles espaciales y dos jerarquías ecológicas. Las especies con más registros de colibríes fueron *Hylocharis leucotis* (88 registros) y *Calothorax lucifer* (85 registros), mientras que las especies de plantas con más flores fueron *Bouvardia ternifolia* (21,066 flores) y *Castilleja tenuiflora* (13,116 flores). El número de flores fue la única variable que presentó un patrón con los registros de colibríes. Este patrón se detectó a nivel comunidad con una relación significativa positiva entre los colibríes y las plantas (a 0.25, 0.5 y 1 ha), cuando la disponibilidad floral fue alta. Además se encontró una relación interesante a nivel población entre *H. leucotis* y *C. tenuiflora* (a 0.25 y 0.5 ha). Aparentemente el comportamiento de la población de *H. leucotis* está ligado a las relaciones detectadas a nivel comunidad. Los resultados encontrados en este trabajo sugieren que, a niveles bajos de la escala espacial, los factores bióticos tienen un efecto en la relación colibrí-planta.

Introducción

Las relaciones que se han establecido entre plantas y animales han influido en la evolución de ambos grupos, contribuyendo así al enriquecimiento de la biodiversidad en la Tierra (Thompson 2002, 2005, 2006, Bascompte *et al.* 2006, Rezende *et al.* 2007), y dando lugar a redes complejas de interacciones (Jordano 1987, Rico-Gray 2006), que son decisivas para mantener ecosistemas funcionales (Montoya *et al.* 2001). Ejemplo de interacciones pueden ser las antagonistas (e.g., depredación, herbivoría y parasitismo) o mutualistas (Montoya *et al.* 2006).

Para muchas especies de plantas las interacciones mutualistas son primordiales, pues su éxito reproductivo depende de las especies de animales que las visitan en algún momento de su ciclo de vida, como cuando ocurre dispersión de semillas y polinización (Jordano 2000, Ortiz-Pulido *et al.* 2000). En la polinización los granos de polen de una planta se transfieren al estigma de otra (Raven *et al.* 2003). Este proceso se puede llevar a cabo a través de mecanismos abióticos o bióticos. Cuando en una especie el mecanismo de polinización es comúnmente biótico, sus flores presentan características que les permiten atraer a los animales. Entre estas características están colores llamativos, formas de la flor que facilitan las visitas, fragancias atrayentes y recompensas como néctar (Stern *et al.* 2006, Martén-Rodríguez *et al.* 2009).

Por su parte, muchas especies de animales presentan conductas o adaptaciones que les permiten llevar a cabo la polinización. Este es el caso de algunas especies de murciélagos, insectos y aves (Martén-Rodríguez *et al.* 2009). Entre las

aves un grupo relevante de polinizadores son los colibríes (Trochillidae), que se distribuyen únicamente en el continente Americano. Se considera que ellos son las aves polinizadoras más importantes en el trópico de América (Johnsgard 1997), polinizando del 10 al 15% de las angiospermas de cualquier comunidad vegetal (Buzato *et al.* 2000).

Las especies de plantas que polinizan los colibríes son conocidas como ornitofílicas (i.e., plantas visitadas por aves), caracterizadas por presentar una corola tubular y colores llamativos (rojos y naranjas, e.g., especies del género *Castilleja*, Fenster 1991, Schuchmann 1999, Cronquist 2000). Los colibríes polinizan las plantas al consumir el néctar que producen (Johnsgard 1997). Ellos están obligados a visitar las flores, pues necesitan el néctar para cubrir sus altos requerimientos energéticos. A pesar de que existen diversos sitios donde una planta puede producir néctar (e.g., frutos, meristemos), las flores son el sitio usualmente visitado para obtener el recurso (Ortiz-Pulido & Vargas-Licona 2008). Sin embargo, el néctar de las flores carece de componentes esenciales para una dieta balanceada (Baker 1975, Hainsworth & Wolf 1976, Lara & Ornelas 1998), por lo que los colibríes consumen pequeños artrópodos de cuerpos blandos (e.g., moscas, arañas, áfidos) (Remsen *et al.* 1986, Stiles 1995) y duros (e.g., hormigas, escarabajos y avispas) (Poulin *et al.* 1994, Stiles 1995) para complementar su dieta con proteínas, lípidos y otros nutrientes.

Diversos trabajos experimentales han demostrado que los colibríes pueden aprender la disposición espacial de las flores de las que obtienen el néctar (e.g., Hurly 1996, Henderson *et al.* 2001, González-Gómez & Vásquez 2006), evaluar la calidad del

parche (i.e., distinguir entre alta o baja calidad de las fuentes de comida; e.g., Gass & Montgomerie 1981, Gass & Sutherland 1985, Valone 1992, Cotton 1998) y seguir la disponibilidad del recurso en un periodo de tiempo corto (e.g., Tamm 1987, Gill 1988). Para ello se ha sugerido que los colibríes se adecuan a cambios en las variables ambientales y de la vegetación, para maximizar su eficacia en la explotación de su recurso (Cotton 2007), siguiendo su disponibilidad a través del tiempo y el espacio en cada tipo de hábitat (Montgomerie & Gass 1981).

Las flores que visitan los colibríes son un recurso agregado y efímero que varía espacio-temporalmente (Fleming 1992). Por ejemplo, espacialmente podemos encontrar flores agrupadas en inflorescencias, inflorescencias en plantas y plantas en manchones de vegetación, cada una de estas agrupaciones rodeadas de una matriz donde puede o no haber más flores. A escala temporal podemos encontrar momentos donde el recurso flor sea muy abundante y otros donde sea escaso o nulo (Mauricio-López 2005). Esta variabilidad espacio-temporal del recurso flor en el ambiente permite estudiar la relación entre la disponibilidad de flores y los registros de colibríes con un enfoque de escalamiento.

Se cree que los cambios espacio-temporales en la disponibilidad de flores han condicionado que sea difícil hallar patrones en la relación de los colibríes con las plantas (Ortiz-Pulido, com. pers.). Por ello se han explorado alternativas, como el escalamiento ecológico (ver abajo), aproximación con la que se ha sugerido la existencia de algunos patrones (e.g., Ortiz-Pulido & Vargas-Licona 2008).

El objetivo de este trabajo es describir la relación entre registros de colibríes y diversas variables de la vegetación mediante la aplicación del escalamiento ecológico, haciendo énfasis en la escala espacial.

Marco Teórico

La interacción que los colibríes han establecido con la disponibilidad y abundancia de su principal recurso energético (néctar de las flores) es relativamente fácil de cuantificar gracias a que este recurso puede ser localizado y medido, pero es difícil de evaluar porque varía en tiempo y espacio (Baltosser 1989, Fleming 1992). Por ejemplo, en los alrededores de la ciudad de Pachuca se ha observado que la disponibilidad del recurso (número de flores con néctar) puede variar de cero a miles en cuatro días (Ortiz-Pulido & Vargas-Licona 2008). Esta variabilidad en el recurso afecta varios aspectos de la conducta de los colibríes que tienen que ver con alimentación, anidación (i.e., recolección de materiales y selección del lugar para construcción del nido) y migración (Lara 2004, Martínez-García 2008). Una forma de estudiar este tipo de interacciones es usando el escalamiento ecológico. En sentido estricto aquí se usó una aproximación conocida como análisis multiescala (sensu Schneider 2001), pero como la mayoría de los autores en el área no usan esta expresión, se manejará el término escalamiento ecológico.

Escalamiento ecológico

La ecología se encarga del estudio de las relaciones entre los organismos y su medio ambiente (Begon *et al.* 1995). Dentro de esta disciplina, el escalamiento

ecológico es un método mediante el cual se buscan patrones en parámetros de los sistemas que se estudian, al cambiar los niveles de la escala en la que se trabaja (espacial o temporal). El escalamiento se consigue al realizar observaciones de un mismo fenómeno con distintos grados de resolución y/o transfiriendo información a través de diferentes escalas (Maestre *et al.* 2008). A través de este método se ha detectado que una variable ambiental se comporta diferencialmente dependiendo de la escala que se analiza. Por ejemplo, se ha notado que factores ambientales que resultan altamente heterogéneos a pequeña escala pueden ser homogéneos a escalas superiores (Maestre *et al.* 2008). También se ha encontrado que los patrones a gran escala se pueden generar por la acumulación de procesos a pequeña escala (Maestre *et al.* 2008). En este sentido, un patrón es definido como un suceso u observación que se repite reiteradamente de manera explícita o implícita (Maestre *et al.* 2008).

Los patrones se pueden entender mejor si se usan los conceptos de escala y nivel:

Escala

Fortin y Dale (2005) dicen que el término escala ha sido usado por los ecólogos para referirse a varios conceptos, entre los que se incluyen la extensión en los procesos y la resolución espacial y temporal de los datos. La habilidad para predecir algunos procesos en ecología, y definir patrones, depende de las relaciones entre la escala espacial y temporal analizada (Maestre *et al.* 2008). La escala espacial se define como la dimensión física de un objeto o proceso en el espacio (Turner *et al.* 2001), y la escala temporal es la dimensión física de un objeto o proceso en el tiempo. Por

ejemplo, en el espacio se puede evaluar un parámetro en una escala de 1 ha o de 10 km², mientras que en el tiempo la escala puede ser de 1 día o de 1 año. Ambas escalas están comúnmente relacionadas entre sí debido a que cuando se incrementa una la otra también aumenta (Maestre *et al.* 2008).

Nivel

El término nivel se refiere a los estados de organización de un sistema que se ordena en forma jerárquica (Cueto 2006). Los niveles frecuentemente se utilizan para delimitar las escalas (e.g., de tiempo o espacio) que operan en distintos procesos ecológicos (O'Neill & King 1998).

Un caso particular de niveles lo constituyen los de la jerarquía ecológica (o biológica, según algunos autores; Schneider 2001). Por ejemplo, se pueden evaluar parámetros en el nivel de población (una sola especie) o de comunidad (varias especies coexistiendo). Aunque estos niveles suelen estar asociados, no necesariamente dependen de la escala espacio-temporal de los objetos o eventos estudiados (Allen & Hoekstra 1990). Para efectos de escalamiento ecológico, las jerarquías de la organización biológica pueden ser consideradas como niveles (Schneider 2001), debido a que frecuentemente representan entidades de distintas dimensiones espaciales y temporales (e.g., las poblaciones suelen ocupar una extensión mayor que los organismos individuales) que se ajustan bien al escalamiento (Maestre *et al.* 2008). En este trabajo, un nivel es considerado como cada una de las subdivisiones que se pueden hacer dentro de cada escala (Fig. 1), manejando la jerarquía ecológica como una escala. Sin embargo, se debe tener

presente, por lo comentado previamente, que los conceptos de nivel, escala y jerarquía no son iguales. Dependiendo de la escala y el nivel de observación que se utilice es posible detectar e interpretar patrones en los procesos ecológicos (Wiens 1989, Levin 1992, Maestre *et al.* 2005a).

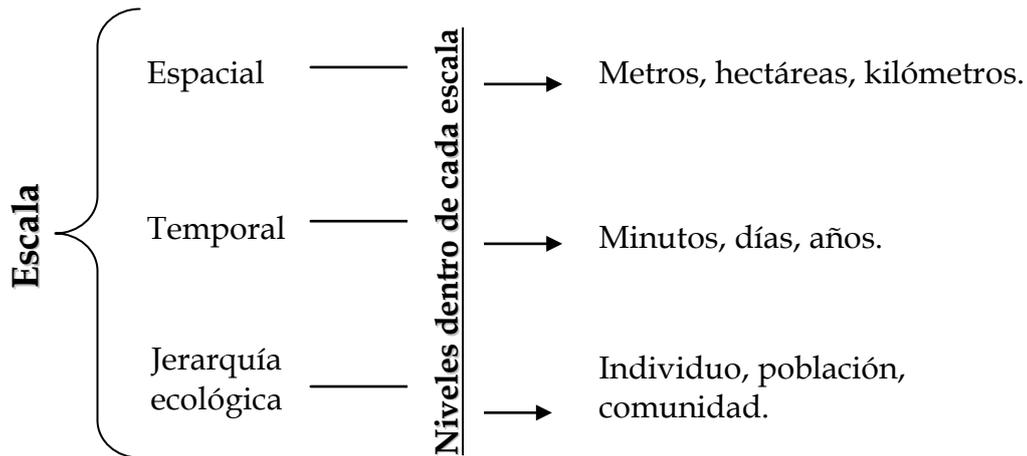


Figura 1. Escalas y niveles que pueden ser considerados para hacer escalamiento ecológico en la relación colibrí-planta.

Aplicación de escala y nivel

En muchos estudios se ha observado que la distribución espacial de factores abióticos (e.g., precipitación, temperatura y altitud) sigue patrones complejos espacio-temporales, y que algunos organismos están asociados a ellos (Ettema *et al.* 1998, Stenger *et al.* 2002, Gallardo *et al.* 2005). Por ejemplo, con la aplicación del escalamiento ecológico en colibríes se ha propuesto que su abundancia y riqueza a niveles bajos de la escala espacial (< 2 ha) responde a factores bióticos, mientras que a niveles altos (> 10,000 ha) responde a factores abióticos (Rahbek & Graves 2000, Ortiz-Pulido & Vargas-Licona 2008). En este sentido, considerar la escala, y el nivel

dentro de cada escala, puede ayudar a aplicar adecuadamente el conocimiento ecológico, pues da un contexto a los parámetros estudiados.

Trabajos con colibríes

Con el uso de las escalas en ecología ha sido claro que ciertas variables de la vegetación (e.g., cobertura y diversidad de especies de plantas) tienen relación con la abundancia de diversos organismos, sobre todo cuando el nivel de percepción y movimiento del organismo coincide con la escala y el nivel estudiado. Por ejemplo, se ha encontrado que algunas variables de la vegetación pueden determinar la presencia de algunas especies de aves en un sitio (e. g., Whitmore 1975, 1977, Block *et al.* 1987, Bergin 1992, Canterbury *et al.* 2000, Parkes *et al.* 2003, Newmark 2006, García-Paredes 2007).

En colibríes se han realizado diversos estudios de escalamiento ecológico enfocados a relacionar su abundancia con la de las plantas de las que obtienen el néctar (e.g., Wolf *et al.* 1976, Baltosser 1989, Díaz 2003, Arregui 2004, Mauricio-López 2005, Martínez-García 2006, 2008), aunque la mayoría son estudios donde sólo se contempla una escala, espacial o temporal (e.g., Cotton 1998, Rahbek & Graves 2000). En publicaciones más recientes se han hecho estudios que ponen a prueba los patrones encontrados en la interacción planta-colibrí a diferentes niveles de las escalas espacial y temporal y de la jerarquía ecológica (Rosero & Sazima 2004, Díaz-Valenzuela 2008, Ortiz-Pulido & Vargas-Licona 2008). Con esta aproximación se han encontrado patrones en dos niveles de la jerarquía ecológica (población y comunidad) a ≤ 2 ha (Mauricio-López 2005, Díaz-Valenzuela 2008, Ortiz-Pulido &

Vargas-Licona 2008, Weisshaupt & Ortiz-Pulido com. per). Por ejemplo, Díaz-Valenzuela (2008) y Weisshaupt y Ortiz-Pulido (com. pers.) reportan que a nivel comunidad existe una relación entre los registros de colibríes y la abundancia de flores de 0.25 a 2 ha, pero no a un nivel superior en la escala espacial.

Usando el escalamiento se ha encontrado que los patrones en la relación colibrí-planta dependen de la jerarquía ecológica analizada, del nivel de la escala espacial que se analiza y del momento fenológico (i.e., disponibilidad floral) en que se hace el muestreo del ambiente. Aún faltan más estudios en los que se pruebe la relación entre registros de colibríes y diversas variables de la vegetación en los que se contemple simultáneamente lo antes mencionado. En este trabajo se presentan nuevos datos sobre esta relación.

Objetivos

General

Analizar e interpretar, en dos momentos de abundancia floral contrastante (alta y baja disponibilidad), la relación entre registros de colibríes y diversas variables de la vegetación usando una aproximación de escalamiento ecológico en un matorral xerófilo de los alrededores de la ciudad de Pachuca, Hidalgo, México.

Específicos

Para los dos momentos contrastantes:

1. Determinar la riqueza y actividad de colibríes.

2. Determinar la riqueza y abundancia de flores de las plantas visitadas por colibríes.
3. Describir la correlación entre registros de colibríes y tres variables de la vegetación (i.e., número de flores, cobertura vegetal y estratos) a nivel población y comunidad, en cinco niveles espaciales (0.25, 0.5, 0.1, 2 y 4 ha).
4. Identificar posibles patrones en la relación colibrí-variables de la vegetación considerando las correlaciones encontradas.

Método

Área de estudio

El estudio se realizó en las cercanías de la ciudad de Pachuca, Hidalgo, México (98°46'00"-98°21'42" O y 20°09'28"-25°00'57" N; 2350-2500 msnm; Fig.2; INEGI 1998). El clima en la zona es marcadamente estacional, con una época de lluvias, de mayo a octubre, y otra de secas de noviembre a abril (Pavon & Meza 2009). La temperatura media anual es de 14.7°C, con una precipitación media anual de 378.9 mm (INEGI 1998).

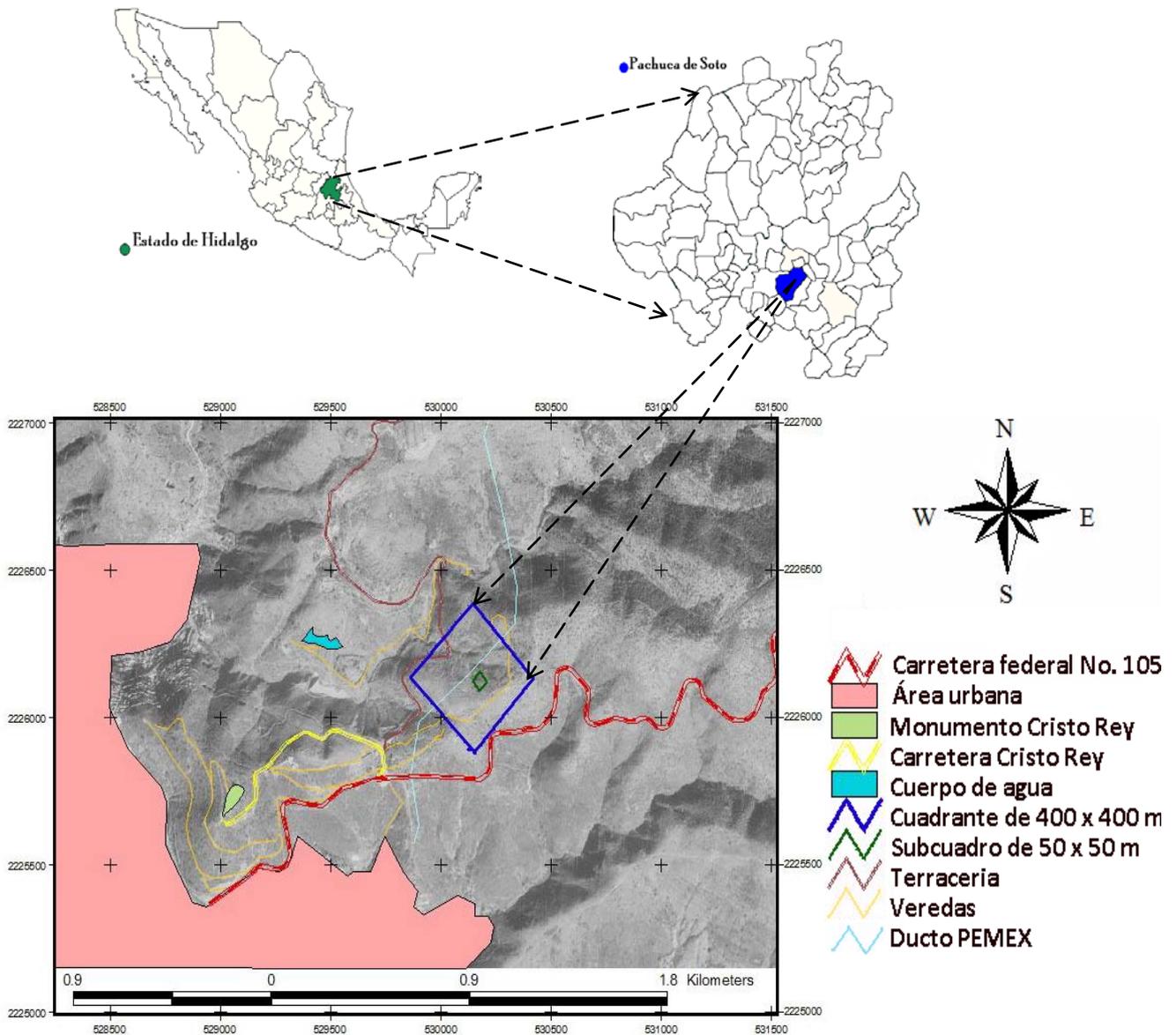


Figura 2. Área de estudio en las cercanías de la ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México. Los recuadros indican la ubicación del área de muestreo (cuadro grande, en azul) y un ejemplo de subcuadro de 0.25 hectáreas (cuadro chico, en verde).

El tipo de vegetación dominante en la zona de estudio es matorral xerófilo (Fig. 3), caracterizado por presentar plantas de los géneros *Opuntia*, *Myrtillocactus* y *Agave* (UAEH-COEDE 2004).



Figura 3. Matorral xerófilo predominante en la zona de estudio.

En el área de muestreo y cercanías se han registrado flores de 30 especies de plantas que proveen alimento a los colibríes. Estas plantas son *Agave* sp. (Agavaceae), *Bouvardia longiflora*, *B. ternifolia* (Rubiaceae), *Castilleja tenuiflora* (Scrophulariaceae), *Cuphea procumbens* (Lythraceae), *Eysenhardtia polystachya* (Leguminosae), *Fuchsia microphylla*, *Oenothera* sp. (Onagraceae), *Ipomoea stans* (Convolvulaceae), *Lamourouxia dasyantha*, *L. multifida* (Scrophulariaceae), *Loeselia mexicana* (Polemoniaceae), *Macromeria pringlei* (Boraginaceae), *Nicotiana glauca* (Solanaceae), *Opuntia imbricata* (Cactaceae), *Penstemon barbatus*, *P. campanulatus*, *P. roseus* (Scrophulariaceae), *Prunella*

vulgaris, *Salvia auranthiaca*, *S. chamaedryoides*, *S. elegans*, *S. laciniata*, *S. amarissima*, *S. microphylla*, *S. patens*, *S. prunelloides*, *Scutellaria caerulea*, *Stachys coccinea* (Labiatae o Lamiaceae) y *Spigelia longiflora* (Loganiaceae) (Villada 1873, Arregui 2004, Mauricio-López 2005, Martínez-García 2008, Díaz-Valenzuela 2008). Las especies de colibríes que las visitan son 10: *Archilochus colubris*, *Calothorax lucifer*, *Colibri thalassinus*, *Cynanthus latirostris*, *Eugenes fulgens*, *Hylocharis leucotis*, *Lampornis clemenciae*, *Selasphorus platycercus*, *S. rufus* y *S. sasin* (Villada 1873, Arregui 2004, Mauricio-López 2005, Martínez-García 2006, 2008, Ortiz-Pulido & Vargas-Licona 2008, Díaz-Valenzuela 2008, Ortiz-Pulido *et al.* 2008). Las características de las principales especies interactuantes en la zona son indicadas en el Anexo 1.

Trabajo de campo

Considerando estudios fenológicos anuales desarrollados durante varios años en la zona de estudio (Mauricio-López 2005, Martínez-García 2008, Díaz-Valenzuela 2008, Ortiz-Pulido & Vargas-Licona 2008), se llevaron a cabo muestreos intensivos de colibríes y vegetación en el año 2006 en dos momentos contrastantes de disponibilidad floral. Se hizo un muestreo cuando la disponibilidad floral fue alta (julio) y uno cuando la disponibilidad floral fue baja (septiembre), con un esfuerzo de muestreo total de aproximadamente 170 horas/hombre.

En campo se delimitó un cuadro de 400 x 400 m, que fue dividido en 64 subcuadros de 50 x 50 m (i.e., de 0.25 ha cada uno; Fig. 4). Se consideró este diseño, porque la mayoría de los estudios realizados con colibríes consideran áreas de 50 m² o más pequeñas (Baltosser 1989, Arizmendi *et al.* 1996, González-Gómez & Vásquez

2006). Estos subcuadros fueron permanentemente marcados en cada uno de sus vértices. En cada subcuadro se tomaron datos sobre registros de colibríes y se midieron dos variables de la vegetación y una a nivel especie (ver abajo).

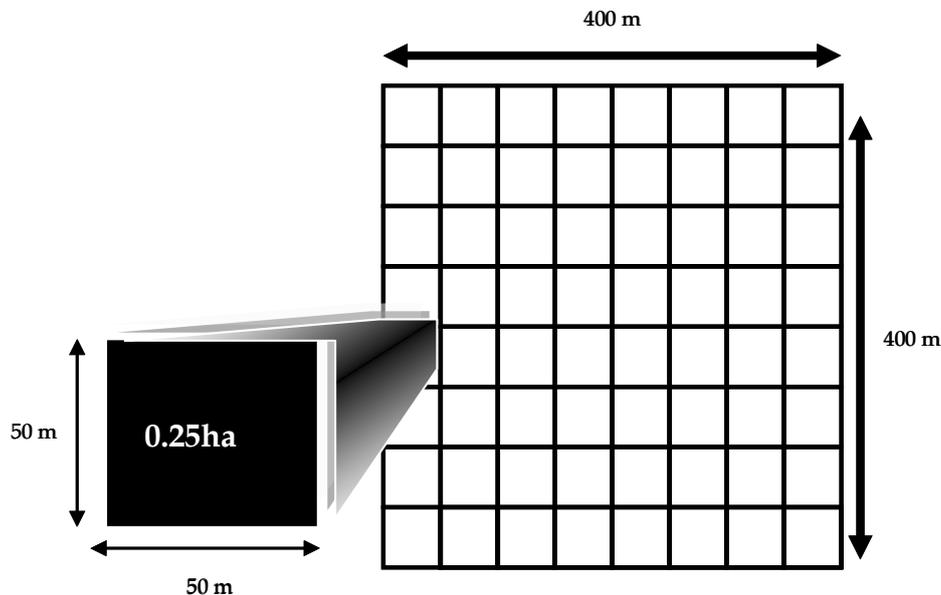


Figura 4. Diseño de muestreo para determinar actividad de colibríes y tomar medidas de variables de la vegetación. Se presenta un cuadrante de 400 x 400 m dividido en subcuadros de 50 x 50 m (cada uno igual a 0.25 ha).

Colibríes

Los registros de los colibríes se llevaron a cabo por cuatro personas. Estas personas fueron capacitadas al menos con dos meses de entrenamiento en la identificación de las especies de colibríes en la zona de estudio y en el método ocupado. El director de esta tesis, Dr. Ortiz-Pulido, hizo una evaluación cualitativa (i.e., identificación adecuada de las especies de colibrí) y otra cuantitativa (i.e., determinación adecuada del número de registros y distancias a las que ocurrieron) de seis observadores participantes. Él seleccionó a los cuatro observadores que hicieron una mejor determinación cualitativa y cuantitativa. Estos observadores

registraron a los colibríes en campo durante este estudio. Esta estandarización no se probó estadísticamente. Después de la toma de datos, para probar si hubo diferencias entre los observadores o si hubo un efecto en el tiempo en que se muestreó cada subcuadro (i.e., la hora del día en que se realizó el muestreo del subcuadro), ambas variables se incluyeron como externas (outset variable, usando el programa GENSTAT; VSN Internacional 2006) en las pruebas de correlación realizadas (ver abajo). En ningún caso se encontraron efectos significativos ($P > 0.05$), por lo que estas variables no serán tomadas en cuenta a partir de este punto.

Para tomar los registros de colibríes cada persona se colocó en el centro de un subcuadro de 50 x 50 m (0.25 ha) y anotó, durante 10 minutos, el número de registros de colibríes (visuales y auditivos) y la hora en la que observó y escuchó a los colibríes. La mezcla de ambos registros (visuales y auditivos) es una práctica común en ornitología, que se siguió aquí para tener una mayor cantidad de datos. La consideración de ambos tipos de registros seguramente tiene un efecto en los resultados, pero su no consideración limitaría la medición de la variable de interés, los registros de colibríes en la zona.

El muestreo del cuadro de 400 x 400 m fue realizado en cuatro horas. Los cuatro observadores hicieron los muestreos de manera simultánea (i.e., todos empezaron el muestreo de los subcuadros simultáneamente). Cada observador muestreó 16 subcuadros, separado de los otros observadores por 100 m. Se muestrearon los 64 subcuadros en dos mañanas, cuando la disponibilidad floral de plantas ornitófilas fue alta y en dos mañanas cuando está fue baja. La identificación

de las especies se realizó en campo usando binoculares (8 x 42 mm) y guías de campo para aves (e.g., Peterson & Chalif 1989, Howell & Webb 1995, Howell 2002, National Geographic Society 2002) o enfocadas a la determinación de colibríes (Johnsgard 1997, Williamson 2001, Ortiz-Pulido *et al.* 2005).

Para obtener los datos de registro a nivel población se consideró la suma de registros visuales y auditivos por especie. A nivel comunidad se sumaron los datos de todas las especies que estuvieron presentes (separando los dos momentos de muestreo, cuando la disponibilidad floral fue alta o baja).

Plantas

En cada subcuadro se midieron dos variables de la vegetación (i.e., número de estratos y cobertura vegetal) y una a nivel especie (número de flores ornitófilas). Las primeras dos se eligieron porque en estudios anteriores se les ha asociado con la presencia y abundancia de aves (e.g. Whitmore 1975, 1977, Block *et al.* 1987, Baltosser 1989, Canterbury *et al.* 2000, Parkes *et al.* 2003 Newmark 2006) y la tercera se ha asociado a la presencia de colibríes (e.g., Baltosser 1989, Díaz-Valenzuela 2008). Las flores contienen néctar, un recurso que es esencial para los colibríes.

Para determinar el número de estratos en cada subcuadro se consideraron tres categorías: herbáceo, arbustivo y arbóreo. Los estratos se establecieron según la altura máxima de las plantas presentes. Se consideró que un subcuadro tuvo un estrato herbáceo cuando las hierbas no sobrepasaron los 50 cm de altura, presentado un tallo no leñoso; que tuvo estrato arbustivo cuando hubo arbustos que tuvieron una altura de más de 50 cm, presentando un tallo semi-leñoso con ramificaciones

desde la base, con menos de 2 m de altura; y que tuvo estrato arbóreo cuando hubo árboles de más de 2 m de alto, con la presencia de un tallo leñoso. Al final se obtuvo, para cada subcuadro, un valor que varió entre uno y tres, que indicó el número de estratos que había en cada subcuadro (los datos no se consideraron como porcentajes, sino como valores continuos del 1 al 3). Siempre que hubo árboles había arbustos y herbáceas, y siempre que hubo arbustos había herbáceas (i.e., no hubo subcuadros sólo con árboles o arbustos).

La cobertura vegetal promedio por subcuadro (50 x 50 m) se determinó estableciendo zonas de 6 x 6 m en los vértices de cada subcuadro, en las cuales se registro la cobertura de tres estratos (herbáceo, arbustivo y arbóreo) usando un criterio cuantitativo (i.e., el porcentaje cubierto del suelo evaluado a simple vista). Para obtener la cobertura vegetal por subcuadro por tipo de estrato se obtuvo la media de las cuatro zonas (6 x 6 m) de cada subcuadro.

Para determinar el número de flores por especie de planta (i.e., flores a nivel población), se contó el número de flores abiertas, maduras y no marchitas en el 50% del área (0.125 ha) de cada subcuadro. La mitad del subcuadro que se muestreó fue seleccionada a priori en laboratorio, usando un muestreo al azar estratificado (i.e., dividiendo en dos el área de cada subcuadro y eligiendo a priori la mitad a muestrear). Antes del conteo todas las plantas fueron agitadas para que las flores viejas se cayeran. Se contaron las flores de todas las especies de plantas que en trabajos de campo previo (Arregui 2004, Mauricio-López 2005, Martínez-García 2008) se registró que fueron visitadas por colibríes en la zona. El conteo de flores se hizo

por seis personas, quienes trabajaron al mismo tiempo en cada subcuadro. El muestreo se hizo en dos días, iniciando el mismo día en el que se comenzó el muestreo de colibríes, cuando la disponibilidad floral de plantas ornitófilas fue alta y otro cuando la disponibilidad floral fue baja. Para determinar el número de flores a nivel comunidad, se sumaron los datos de las flores de todas las especies que estuvieron presentes por temporada de muestreo.

Escalamiento

En este trabajo se consideraron cinco niveles en la escala espacial (0.25, 0.5, 1, 2 y 4 ha) y dos niveles en la jerarquía ecológica (población y comunidad). En la escala temporal se usaron dos momentos contrastantes (alta y baja disponibilidad floral).

En la escala espacial para el nivel de 0.25 ha se contó con 64 repeticiones (seudoréplicas, sensu Western 1992), que resultan de considerar por separado cada uno de los subcuadros de 50 x 50 m contenidos en el cuadrante de 400 x 400 m; para el nivel de 0.5 ha se contó con 32 repeticiones, que resultaron de unir de dos en dos los 64 subcuadros; para 1 ha se contó con 16 repeticiones; para 2 ha con 8 y para 4 ha con 4 repeticiones (Fig. 5).

Los valores de las variables de interés (i.e., registros de colibríes, número de flores, cobertura vegetal y número de estratos) para los niveles por arriba de 0.25 ha, se determinaron obteniendo la media de los valores de los niveles inferiores en la escala espacial. Este método se conoce como el de medias (sensu Arregui 2004), y ha sido utilizado en otros estudios realizados por Ortiz-Pulido y colaboradores (Arregui 2004, Ortiz-Pulido & Vargas-Licona 2008, Díaz-Valenzuela 2008). Consiste en obtener

las medias de los datos de un nivel inferior para usarlas en el nivel superior inmediato. Ésto se hizo uniendo los valores de pares de subcuadros contiguos para obtener la media de los niveles superiores. Es decir, se obtuvieron 32 medias de abundancia de flores de cuadros de 0.5 ha, al unir los valores de pares de subcuadros de 0.25 ha; para el siguiente nivel se obtuvieron 16 medias de 1 ha al unir los valores de pares de cuadros de 0.5 ha, y así sucesivamente (Fig. 5). Al pasar de un nivel a otro, los grados de libertad disminuyen.

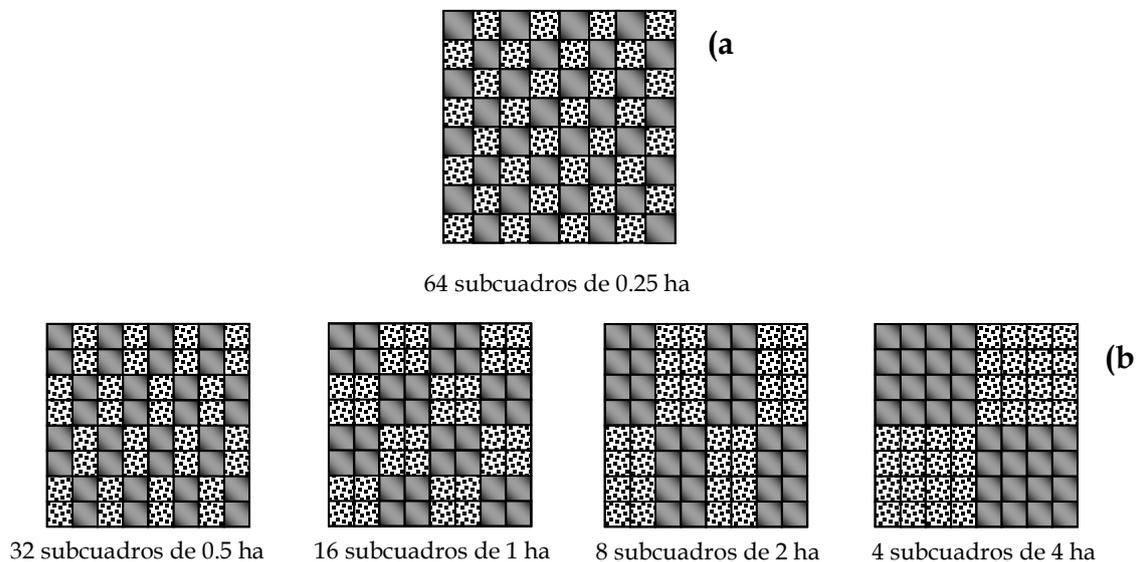


Figura 5. Diseño usado para la toma de datos en la escala espacial en el cuadro de 400 x 400 m. En (a) se presentan los 64 subcuadros de 0.25 ha, y en (b) se presentan, los cuadros de 0.5, 1, 2 y 4 ha, hechos con los cuadros basados en "a".

El método de medias es semejante, al planteado por Arita & Rodríguez (2002). La diferencia estriba en que otros autores (e.g., Arita & Rodríguez 2002, Noguez *et al.* 2005) lo han usado para medir biodiversidad y no para abundancia (i.e., número de individuos). En escalamiento ecológico la suma de cada una de estas variables (i.e., biodiversidad o abundancia) no genera el mismo resultado (ver Fig. 6), y por lo tanto

los resultados e implicaciones son diferentes a lo sugerido por Arita y Rodríguez (2002).

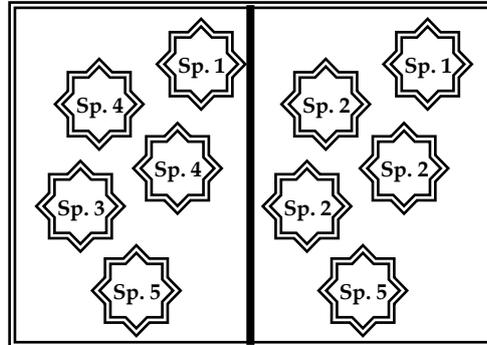


Figura 6. **Diferencias entre la suma de biodiversidad y abundancia.** Se presentan dos áreas (rectángulos) donde hay diferente número de especies en cada uno. Si se suman las especies de ambos cuadros en total se tendrán cinco especies. Si se suman los registros de ambos cuadros en total se tendrá 10 individuos.

Análisis de datos

Para determinar la relación entre los registros de colibríes y las variables de la vegetación, se utilizaron matrices resultantes de la aplicación del método de medias (Fig. 5). Debido a que el diseño de muestreo es espacialmente explícito (García 2008), es posible la existencia de autocorrelación espacial en los valores de las variables evaluadas. Una variable presenta autocorrelación espacial cuando los valores cercanos son más (autocorrelación positiva) o menos (autocorrelación negativa) similares de lo que cabría esperar según una distribución aleatoria (Griffith 2003, Maestre *et al.* 2008). La abundancia de una especie puede estar espacialmente autocorrelacionada por mecanismos de dispersión o movilidad (como podría ser el caso con los colibríes).

La autocorrelación espacial en los datos se evaluó usando el programa Spatial Analysis in Macroecology (SAM; Rangel *et al.* 2006). Se probaron por separado cada uno de los niveles de la escala espacial (a 0.25, 0.5, 1, 2, y 4 ha), jerarquía ecológica (población y comunidad) y momentos contrastantes de floración (alto y bajo). Si la variable dependiente (registro de colibríes) presentó autocorrelación espacial con la variable independiente (distancia entre cuadros), se usó una prueba de correlación de Spearman modificada por Dutilleul (1993). Esta modificación toma en cuenta, y corrige, la autocorrelación espacial en los datos (i.e., corrige el número de grados de libertad asociados con la distribución de las varianzas estimadas; Dutilleul 1993, Legendre *et al.* 2002), esta es una alternativa que no altera la estructura de los datos de la autocorrelación y ofrece resultados más confiables cuando se hacen pruebas con datos espacialmente explícitos (ver Dutilleul 1993, Rangel *et al.* 2006). Si no hubo autocorrelación espacial se realizaron correlaciones de Pearson.

Con los resultados de las correlaciones se buscó un patrón en la relación colibrí-planta en las diferentes escalas y niveles analizados. En este trabajo se consideró un patrón cuando la correlación entre registros de colibríes y alguna de las variables de la vegetación presentó relaciones significativas en más de un nivel en alguna de las escalas consideradas (sensu Maestre *et al.* 2008). Estos patrones fueron ratificados o no después de analizar la representatividad de los datos de campo de las especies involucradas (i.e., considerando el número de flores y registros de colibríes). Por ejemplo, si la especie de planta tuvo muy pocas flores (<500) se

consideró el patrón inexistente (porque la especie de planta no podría sostener energéticamente a un colibrí).

En todas las pruebas estadísticas se consideró una diferencia significativa si el valor de P fue < 0.05 .

Resultados

Riqueza y registros de colibríes

Se registraron cuatro especies de colibríes. Las cuatro se observaron cuando la disponibilidad floral fue alta y tres cuando la disponibilidad floral fue baja (Cuadro 1). Cuando la disponibilidad floral fue alta *H. leucotis* fue la especie con más registros, mientras que *C. lucifer* lo fue cuando la disponibilidad floral fue baja. La especie de colibrí con menos registros fue *A. colubris* (Cuadro 1).

Riqueza de plantas ornitofílicas y abundancia de flores

Se registraron ocho especies de plantas ornitofílicas, cuatro cuando la disponibilidad floral fue alta y ocho cuando la disponibilidad floral fue baja (Cuadro 2). Cuando la disponibilidad floral fue alta la especie con más flores fue *B. ternifolia* y cuando la disponibilidad floral fue baja *L. dasyantha* resultó la más abundante. La riqueza de especies fue mayor cuando la disponibilidad de flores fue baja (Cuadro 2).

Cuadro 1. Número de registros por especie de colibrí con alta (julio 2006) y baja (septiembre 2006) disponibilidad floral, en un matorral xerófilo cercano a la ciudad de Pachuca, Hidalgo, México. En negritas se indican las especies con más registros por momento de muestreo.

Especies de colibríes	Disponibilidad floral		Total
	Alta	Baja	
<i>Hylocharis leucotis</i>	76	12	88
<i>Calothorax lucifer</i>	55	30	85
<i>Eugenes fulgens</i>	14	5	19
<i>Archilochus colubris</i>	10	0	10
Total	155	47	202

Cuadro 2. Número de flores por especie de planta ornitófila con alta (julio 2006) y baja (septiembre 2006) disponibilidad floral, en un matorral xerófilo cercano a la ciudad de Pachuca, Hidalgo, México. En negritas se indican las especies más abundantes por momento de muestreo.

Especies de plantas ornitófilas	Número de flores por disponibilidad floral		
	Alta	Baja	Total
<i>Cylindropuntia</i> sp.	0	1	1
<i>Castilleja moranensis</i>	0	12	12
<i>Stachys coccinea</i>	12	20	32
<i>Prunella vulgaris</i>	2180	439	2619
<i>Castilleja tenuiflora</i>	11979	1137	13116
<i>Lamourouxia dasyantha</i>	0	3124	3124
<i>Bouvardia ternifolia</i>	19814	1252	21066
<i>Opuntia</i> sp.	0	195	195
Total	33985	6180	40165

Relación colibrí-planta a nivel población

Debido a los pocos registros de *A. colubris* y *E. fulgens* (Cuadro 1), no se analizó su correlación con las variables de la vegetación en ninguno de los niveles de las escalas contempladas.

Para *C. lucifer* cuando la disponibilidad floral fue alta se registraron tres correlaciones significativas. Estas correlaciones ocurrieron con el número de flores de *B. ternifolia* y las coberturas arbustiva y herbácea (Cuadro 3).

Cuando la disponibilidad floral fue baja para *C. lucifer* se registraron 11 correlaciones significativas. Estas correlaciones se establecieron con el número de flores de cinco especies de plantas (*S. coccinea*, *P. vulgaris*, *Cylindropuntia* sp., *C. moranensis* y *Opuntia* sp.) y con número de estratos (Cuadro 4). Entre las correlaciones que parecen indicar un patrón están las establecidas con la especie de planta *C. moranensis*, con correlaciones observadas a todos los niveles espaciales (Fig. 7, Cuadro 4). Debido a que de *C. moranensis* se contaron 12 flores en todo el estudio (Cuadro 2), esta serie de correlaciones no fueron consideradas como indicadoras de un patrón, pues la energía disponible en 12 flores no es suficiente para mantener energéticamente a un colibrí. Otra relación interesante se detectó con la especie de planta *P. vulgaris* que presentó relaciones significativas con *C. lucifer* a niveles bajos de la escala espacial (a 0.25 y 0.5 ha, Fig. 7, Cuadro 4). Con los datos presentes no es claro si este patrón debería ser ratificado, porque el número de flores (439; Cuadro 2), no es lo suficientemente alto para cubrir los requerimientos energéticos de un colibrí, y menos de una población de colibríes.

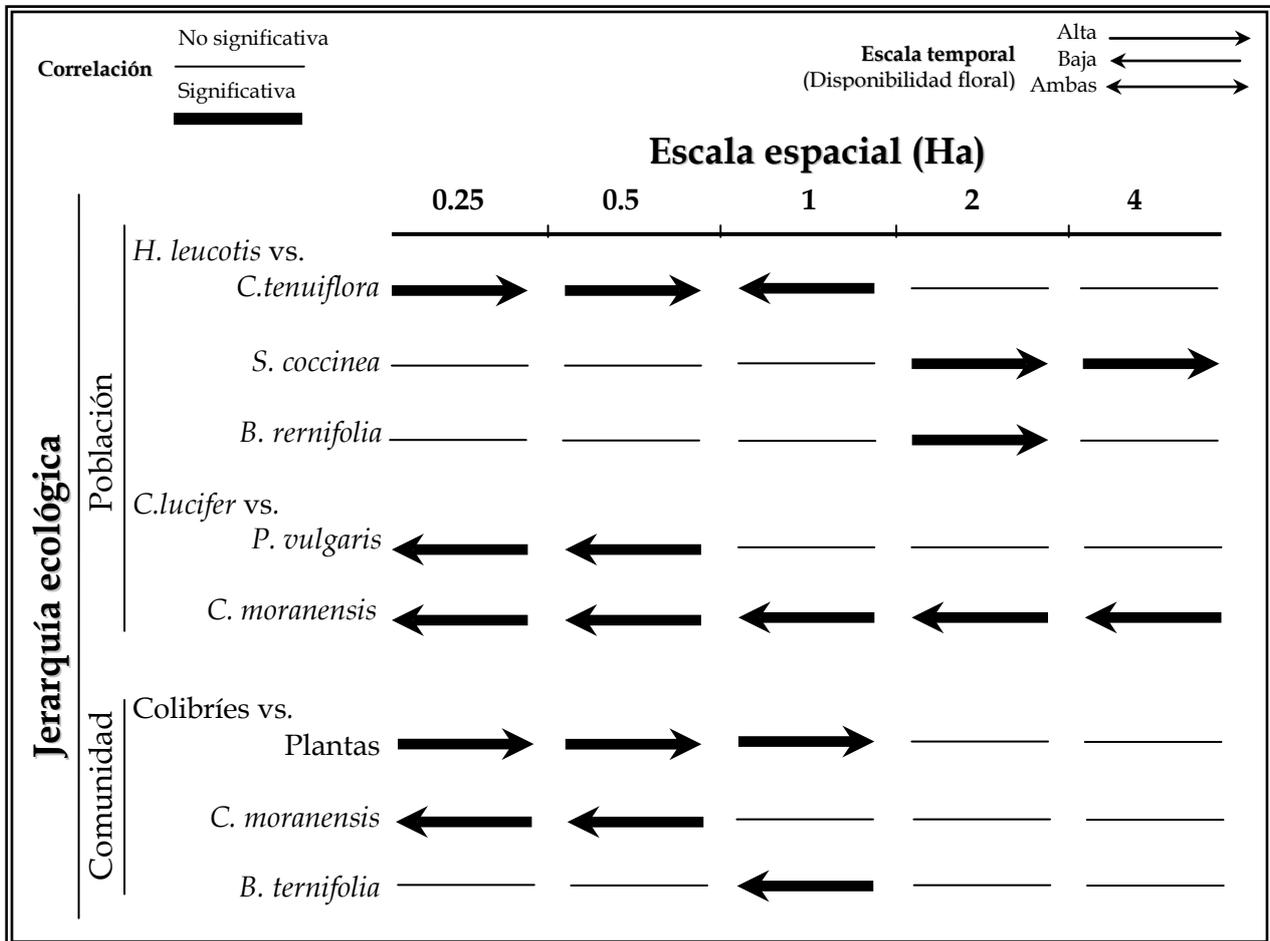


Figura 7. Representación de relaciones encontradas en el sistema colibrí-planta considerando dos escalas, espacial (arriba) y temporal (inmersa), y la jerarquía ecológica (izquierda). En un matorral xerófilo cercano a Pachuca, Hidalgo, México, a cinco niveles de la escala espacial (0.25, 0.5, 1, 2 y 4 ha), en dos momentos contrastantes (alta y baja disponibilidad floral) y dos niveles de la jerarquía ecológica (población y comunidad).

Cuadro 3. Resultado de correlaciones, entre número de registros del colibrí *C. lucifer* y tres variables de la vegetación, a diferentes niveles de la escala espacial (de 0.25 a 4 ha). Con alta disponibilidad floral (julio 2006). En cada nivel analizado se indica si las correlaciones existentes fueron significativas (✓) o no (X).

Variables de la vegetación		<i>Calothorax lucifer</i>				
		Niveles de la escala espacial (ha)				
		0.25	0.5	1	2	4
Número de flores a nivel comunidad		X	X	X	X	X
Por especie	<i>Stachys coccinea</i>	X	X	X	X	X
	<i>Prunella vulgaris</i>	X	X	X	X	X
	<i>Castilleja tenuiflora</i>	X	X	X	X	X
	<i>Bouvardia ternifolia</i>	X	X	X	X	✓
Número de estratos		X	X	X	X	X
Cobertura vegetal	Arbustiva	X	X	X	X	✓
	Herbácea	X	X	X	X	✓
	Arbórea	X	X	X	X	X

Cuadro 4. Resultado de correlaciones, entre número de registros del colibrí *C. lucifer* y tres variables de la vegetación. Con baja disponibilidad floral (septiembre 2006). Los resultados se presentan igual que en el cuadro 3.

Variables de la vegetación		<i>Calothorax lucifer</i>				
		Niveles de la escala espacial (ha)				
		0.25	0.5	1	2	4
Número de flores a nivel comunidad		X	X	X	X	X
Por especie	<i>Stachys coccinea</i>	X	X	X	X	✓
	<i>Prunella vulgaris</i>	✓*	✓*	X	X	X
	<i>Cylindropuntia</i> sp.	X	✓	X	X	X
	<i>Castilleja moranensis</i>	✓*	✓*	✓*	✓*	✓*
	<i>Castilleja tenuiflora</i>	X	X	X	X	X
	<i>Lamourouxia dasyantha</i>	X	X	X	X	X
	<i>Bouvardia ternifolia</i>	X	X	X	X	X
	<i>Opuntia</i> sp.	X	X	X	X	✓
Número de estratos		X	✓	X	X	X
Cobertura vegetal	Arbustiva	X	X	X	X	X
	Herbácea	X	X	X	X	X
	Arbórea	X	X	X	X	X

*Posibles relaciones indicadoras de un patrón.

Para *H. leucotis* se registraron nueve correlaciones significativas cuando la disponibilidad floral fue alta. Estas correlaciones se establecieron con el número de flores de cuatro especies de plantas (*S. coccinea*, *P. vulgaris*, *C. tenuiflora* y *B. ternifolia*) y con las coberturas herbácea y arbórea (Cuadro 5). Entre las correlaciones que presentaron una relación interesante están las establecidas con las especies de plantas *S. coccinea* (a 2 y 4 ha, Fig. 7) y *C. tenuiflora* (a 0.25 y 0.5 ha, Figs. 7 y 8). Para *S. coccinea* pareciera haber un patrón, pero no se ratifica porque para esta planta sólo se contaron 32 flores durante todo el estudio (Cuadro 2). Para *C. tenuiflora* sí se podría considerar un patrón, porque la cantidad de flores fue suficientemente grande (Cuadro 2 y 5). Otra relación interesante fue la encontrada con *B. ternifolia*, que presentó el mayor número de flores en todo el estudio (Cuadros 2 y 5, Fig. 7) y una correlación significativa a 2 ha, pero debido a que esta relación no se repite, no se consideró un patrón.

Cuando la disponibilidad floral fue baja para *H. leucotis* se registraron tres correlaciones significativas. Estas correlaciones ocurrieron con el número de flores de *C. tenuiflora* y las coberturas arbustiva y herbácea (Cuadro 6). No se registró ningún patrón.

Al considerar conjuntamente los dos momentos contrastantes de floración (alta y baja disponibilidad floral; Cuadros 5 y 6, Fig. 7) se puede observar un posible patrón. En este caso el patrón se presentó entre *H. leucotis* y *C. tenuiflora*, cuando la disponibilidad floral fue alta tuvieron una correlación significativa a 0.25 y 0.5 ha, y cuando la disponibilidad floral fue baja a 1 ha (Figs. 7 y 8).

Cuadro 5. Resultado de correlaciones, entre número de registros del colibrí *H. leucotis* y tres variables de la vegetación. Con alta disponibilidad floral (julio 2006). Los resultados se presentan igual que en los cuadros 3 y 4.

Variables de la vegetación		<i>Hylocharis leucotis</i>				
		Niveles de la escala espacial (ha)				
		0.25	0.5	1	2	4
Número de flores a nivel comunidad		X	X	X	X	X
Por especie	<i>Stachys coccínea</i>	X	X	X	✓*	✓*
	<i>Prunella vulgaris</i>	✓	X	X	X	✓
	<i>Castilleja tenuiflora</i>	✓**	✓**	X	X	X
	<i>Bouvardia ternifolia</i>	X	X	X	✓	X
Número de estratos		X	X	X	X	X
Cobertura vegetal	Arbustiva	X	X	X	X	X
	Herbácea	✓	X	X	X	X
	Arbórea	X	X	X	✓	X

*Los valores de r, gl y p se muestran en la Fig. 8.

Cuadro 6. Resultado de correlaciones, entre número de registros del colibrí *H. leucotis* y tres variables de la vegetación. Con baja disponibilidad floral (septiembre 2006). Los resultados se presentan igual que en los cuadros 3 y 4.

Variables de la vegetación		<i>Hylocharis leucotis</i>				
		Niveles de la escala espacial (ha)				
		0.25	0.5	1	2	4
Número de flores a nivel comunidad		X	X	X	X	X
Por especie	<i>Stachys coccínea</i>	X	X	X	X	X
	<i>Prunella vulgaris</i>	X	X	X	X	X
	<i>Cylindropuntia</i> sp.	X	X	X	X	X
	<i>Castilleja moranensis</i>	X	X	X	X	X
	<i>Castilleja tenuiflora</i>	X	X	✓**	X	X
	<i>Lamourouxia dasyantha</i>	X	X	X	X	X
	<i>Bouvardia ternifolia</i>	X	X	X	X	X
	<i>Opuntia</i> sp.	X	X	X	X	X
Número de estratos		X	X	X	X	X
Cobertura vegetal	Arbustiva	✓	X	X	X	X
	Herbácea	✓	X	X	X	X
	Arbórea	X	X	X	X	X

* Los valores de r, gl y p se muestran en la Fig. 8.

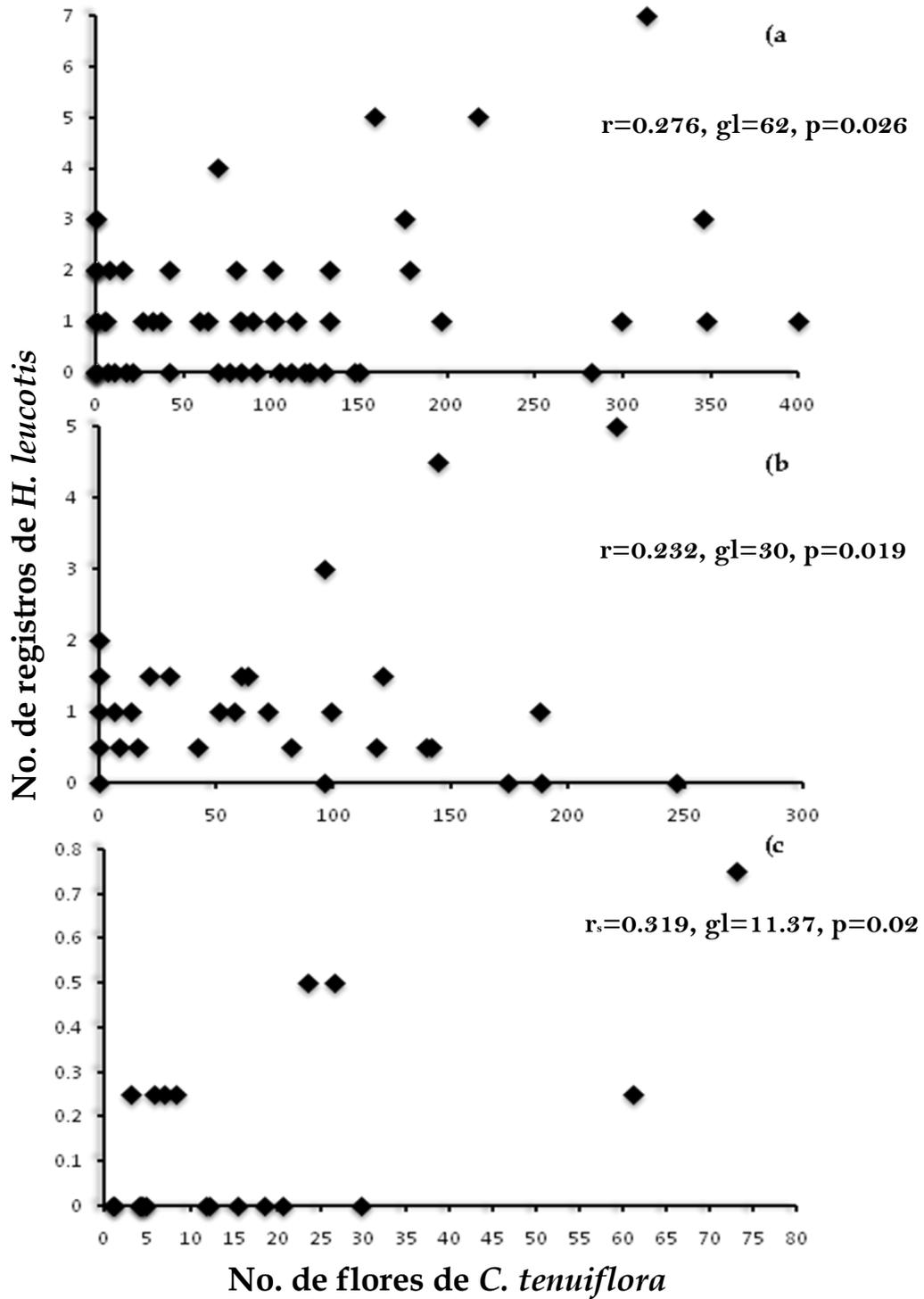


Figura 8. Correlación significativa positiva a nivel población entre número de registros del colibrí *H. leucotis* vs. número de flores de *C. tenuiflora*, a 0.25 ha (a) y 0.5 ha (b) con alta disponibilidad floral (julio 2006) y a 1 ha (c) con baja disponibilidad floral (septiembre 2006). Se indican los valores de: r o r_s (Coeficiente de correlación de Pearson o Spearman), gl (grados de libertad) y p , en el interior de cada imagen.

Relación colibrí-planta a nivel comunidad

Cuando la disponibilidad floral fue alta hubo nueve correlaciones significativas. Estas correlaciones ocurrieron con las tres variables de la vegetación (i.e., número de flores, cobertura vegetal y número de estratos; Cuadro 7). Debido a la repetición de las correlaciones significativas a 0.25, 0.5 y 1 ha entre colibríes y el número de flores esto se consideró un patrón (Cuadro 7, Figs. 7 y 9).

Cuando la disponibilidad floral fue baja hubo 10 correlaciones significativas. Éstas ocurrieron con el número de flores de cinco especies de plantas (*S. coccinea*, *P. vulgaris*, *Cylindropuntia* sp., *C. moranensis* y *B. ternifolia*) y las coberturas arbustiva y herbácea (Cuadro 8). Las correlaciones establecidas con *C. moranensis* parecen indicar un patrón (Fig. 7), pero por la escasez de flores de esta especie (12; Cuadro 2) no se consideró como tal. Otra relación interesante fue la encontrada con *B. ternifolia*, que presentó el mayor número de flores en todo el estudio (Cuadros 2 y 8, Fig. 7) y una correlación significativa a 1 ha, pero debido a que esta relación no se repite, no se consideró un patrón.

De todas las correlaciones significativas encontradas para ambos niveles jerárquicos (población y comunidad) en las diferentes combinaciones entre los registros de colibríes y las variables evaluadas, parece ser que a niveles bajos de la escala espacial (<2 ha), la relación de los colibríes con la variable número de flores es más común que por arriba de ese nivel.

Cuadro 7. Resultado de correlaciones, entre registros de colibríes a nivel comunidad y tres variables de la vegetación. Con alta disponibilidad floral (julio 2006). Los resultados se presentan igual que en los cuadros 3 y 4.

Variables de la vegetación		Comunidad de colibríes				
		Niveles de la escala espacial (ha)				
		0.25	0.5	1	2	4
Número de flores a nivel comunidad		✓**	✓**	✓**	X	X
Por especie	<i>Stachys coccinea</i>	X	X	X	X	X
	<i>Prunella vulgaris</i>	X	X	X	X	X
	<i>Castilleja tenuiflora</i>	✓	X	X	X	X
	<i>Bouvardia ternifolia</i>	X	✓	X	X	✓
Número de estratos		X	X	X	X	✓
Cobertura vegetal	Arbustiva	X	X	X	X	✓
	Herbácea	X	X	X	X	✓
	Arbórea	X	X	X	X	X

* Los valores de r, gl y p se muestran en las Figs. 9 (a 0.25 y 0.5 ha) y 10 (a 1 ha).

Cuadro 8. Resultado de correlaciones, entre registros de colibríes a nivel comunidad y tres variables de la vegetación. Con baja disponibilidad floral (septiembre 2006). Los resultados se presentan igual que en los cuadros 3 y 4.

Variables de la vegetación		Comunidad de colibríes				
		Niveles de la escala espacial (ha)				
		0.25	0.5	1	2	4
Número de flores a nivel comunidad		X	X	X	X	X
Por especie	<i>Stachys coccinea</i>	X	X	X	X	✓
	<i>Prunella vulgaris</i>	✓	X	✓	X	X
	<i>Cylindropuntia</i> sp.	X	✓	X	X	X
	<i>Castilleja moranensis</i>	✓*	✓*	X	X	✓
	<i>Castilleja tenuiflora</i>	X	X	X	X	X
	<i>Lamourouxia dasyantha</i>	X	X	X	X	X
	<i>Bouvardia ternifolia</i>	X	X	✓	X	X
	<i>Opuntia</i> sp.	X	X	X	X	X
Número de estratos		X	X	X	X	X
Cobertura vegetal	Arbustiva	✓	X	X	X	X
	Herbácea	✓	X	X	X	X
	Arbórea	X	X	X	X	X

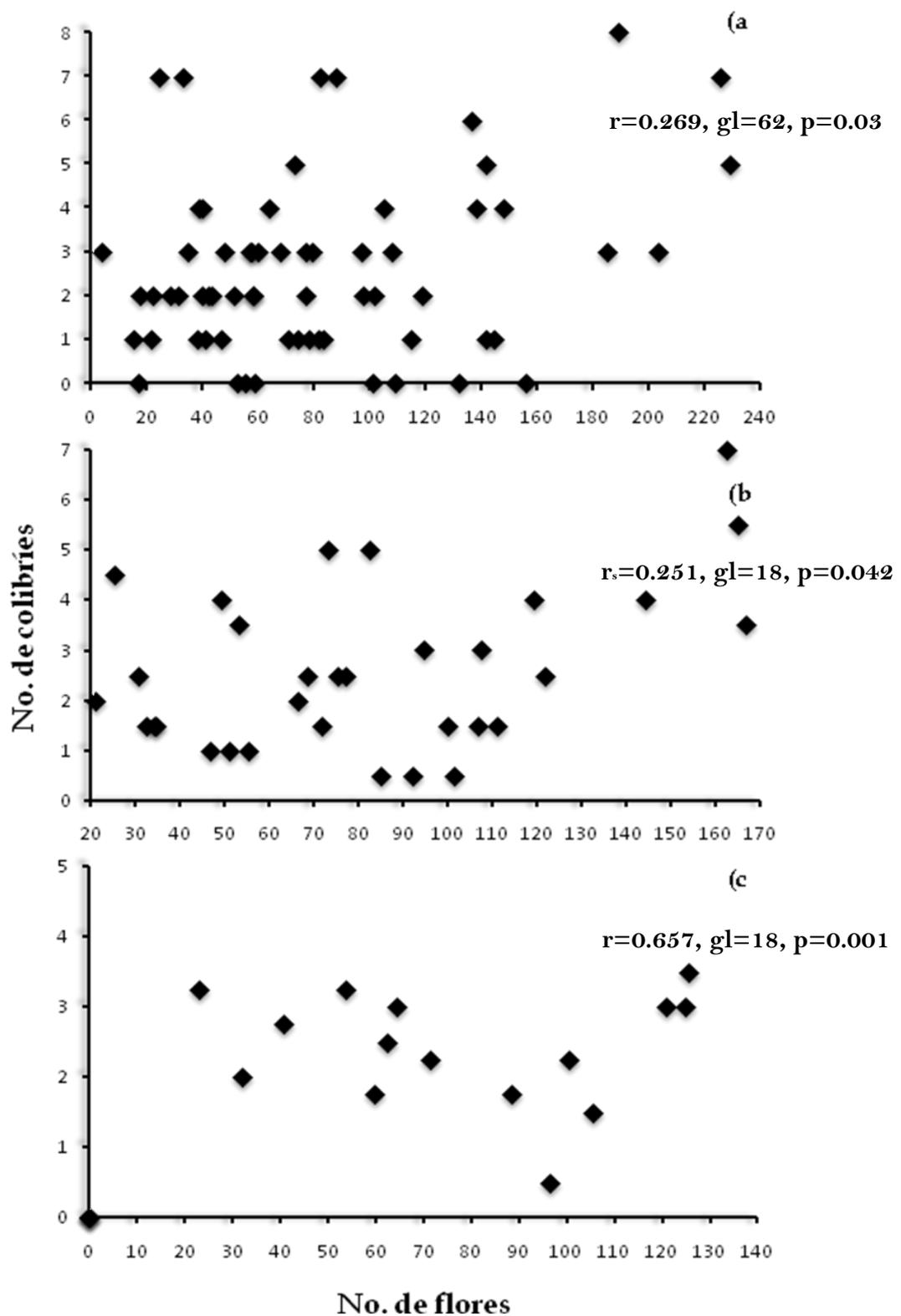


Figura 9. Correlación significativa positiva entre número de registros de colibríes y número de flores a nivel comunidad con alta disponibilidad floral (julio 2006). A 0.25 ha (a), 0.5 ha (b) y 1 ha (c). Se indican los valores de: r o r_s (Coeficiente de correlación de Pearson o Spearman), gl (grados de libertad) y p , en el interior de cada imagen.

Discusión

Los resultados obtenidos en este estudio permiten destacar tres situaciones en la relación entre número de registros de colibríes y diversas variables de la vegetación: 1) pocas correlaciones fueron significativas; 2) estas correlaciones ocurrieron principalmente con la variable número de flores, y; 3) dos de siete posibles patrones se ratificaron.

En cuanto a la significancia de las correlaciones, sólo el 13.6% de las llevadas a cabo lo fueron, pero éstas se encontraron principalmente entre las especies con más registros o conteos. Entre los colibríes, *H. leucotis* y *C. lucifer* fueron las especies con más registros, y entre las plantas fueron *B. ternifolia* y *C. tenuiflora*.

De las tres variables de la vegetación evaluadas sólo el número de flores presentó correlaciones significativas en forma de patrón a niveles bajos de la escala espacial (<2 ha). Esto ha sido encontrada en otros estudios (Arregui 2004, Mauricio-López 2005), y quizá es explicado por la movilidad y la alta dependencia de los colibríes a su recurso alimenticio (Johnsgard 1997). Los colibríes comúnmente no tienen un ámbito hogareño mayor a 2 ha (Morrison et al. 1994, Wagner 1946, Stiles 1982). Se esperaría que un área con más recurso presente mayor actividad de colibríes que un sitio donde el recurso es menor (Baltosser 1989, Levey & Stiles 1992, Ortiz-Pulido & Vargas-Licona 2008). Además, se ha reportado que las áreas donde hay mayor presencia de plantas con flores son aquellas que los colibríes eligen para anidar y donde hay mayor cantidad de registros, en comparación con las áreas donde la presencia de plantas con flores es baja o nula (Baltosser 1989).

En cuanto a los siete posibles patrones detectados. Cuatro de ellos no se ratificaron, tres a nivel población, entre *C. lucifer* vs. *P. vulgaris*, *C. lucifer* vs. *C. moranensis*, *H. leucotis* vs. *S. coccínea*, y uno a nivel comunidad de colibríes vs. *C. moranensis* (Fig. 7). Estos posibles patrones no se ratificaron porque el número de flores de las especies de plantas en las que se presentaron fue muy bajo (<500). Una población de una planta que tiene pocas flores en 16 ha no podría sostener energéticamente a una población de colibríes. Para sobrevivir un colibrí necesita 8.02 Kj/día por gramo de peso de su cuerpo (Baltosser 1989). En la zona de estudio una flor tiene en promedio 0.0037 kj (Ortiz-Pulido, datos no publicados), así que un colibrí pequeño de 2.9 gr (como un macho de *C. lucifer*; Johnsgard 1997) necesitaría 6322 flores para sobrevivir en un área. Las correlaciones significativas entre los colibríes y estas especies de plantas con pocas flores podrían ser explicadas si alguna otra variable del ambiente determina la abundancia de flores y los registros de colibríes (e.g., la humedad del suelo pudo determinar la abundancia de flores y de artrópodos, y los colibríes ser abundantes al consumir estos últimos, no por las flores). Sin embargo como no evaluamos más variables, no es posible determinar cuál es la causa de las correlaciones significativas.

Un posible patrón que se mantiene como factible es aquel establecido entre *H. leucotis* vs. *C. tenuiflora*. La planta fue una de las especies con mayor número de flores, pero esta relación sólo se repitió dos ocasiones, considerando todos los niveles analizados (Fig. 7).

Dos patrones se ratificaron. Uno ocurrió a nivel comunidad entre colibríes y flores, cuando la disponibilidad floral fue alta (Fig. 7). El otro patrón ocurrió entre *H. leucotis* vs. *C. tenuiflora*, al considerar conjuntamente los dos momentos contrastantes de la disponibilidad floral (Fig. 7). Posiblemente *H. leucotis* amplía su área de forrajeo de 0.5 a 1 ha, o más, cuando disminuye la abundancia del recurso. *Hylocharis leucotis* es una especie residente en la zona de estudio, y se le llega a encontrar en densidades bajas aun cuando hay pocas flores ornitofilicas (Ortiz-Pulido, com. pers.).

Los dos patrones ratificados parecen estar directamente relacionados con factores bióticos y pueden ser explicados con lo propuesto por Ortiz-Pulido y Vargas-Licona (2008), quienes mencionan que la abundancia y riqueza de los colibríes a niveles bajos de la escala espacial responde a factores bióticos. Otro ejemplo de cómo los factores bióticos determinan patrones a niveles bajos es el estudio de Lara (2006).

El efecto positivo de factores bióticos sobre la actividad de colibríes a niveles de 2 ha o menos, parece ser una constante en otros estudios; algo que no se ha encontrado al considerar niveles espaciales más altos (≤ 4 ha). De 0.2 a 2 ha, para ambos niveles de la jeraquía ecológica (población y comunidad), se han encontrado relaciones significativas entre registros de colibríes y factores bióticos, principalmente con la variable número de flores (Mauricio-López 2005, Díaz-Valenzuela 2008; Anexo 2). Por ejemplo, Díaz-Valenzuela (2008) observó una relación significativa a 2 ha, a nivel población, entre los registros de *H. leucotis* vs. *C. tenuiflora* (también dos de las especies más abundantes en su área de estudio),

cuando la disponibilidad floral fue alta (Fig. 10). De 4 a 27 ha no se han encontrado patrones exclusivamente explicados por factores bióticos. En todos los casos en que se han estudiado estos niveles no hay relaciones significativas reportadas a nivel comunidad (ver ejemplo de patrones en Fig. 10) considerando sólo factores bióticos (Díaz 2003, Arregui 2004, Mauricio-López 2005, Díaz-Valenzuela 2008, Ortiz-Pulido & Vargas-Licona 2008, este trabajo, Anexo 2); a nivel población se han encontrado algunas relaciones significativas (este estudio, ver Cuadros 4 y 8), pero éstas incluyen especies de plantas con muy pocas flores (e.g., *C. moranensis*). Desafortunadamente para la mayoría de los estudios de 0.2 a 27 ha no se han medido variables abióticas, por lo que no es posible evaluar si estas tienen un efecto en los registros de los colibríes. Un caso particular en el que se han estudiado ambas variables (biótica y abióticas) lo constituye el trabajo de Cotton (2007), quien encontró relaciones estacionales a una escala espacial de 4 ha al combinar factores bióticos (fenología de la floración y abundancia de artrópodos) con abióticos (nivel del río y precipitación).

Otros factores que podrían afectar la relación colibrí-planta

La relación de los colibríes con las plantas ornitófilas puede verse afectada también por competencia intra e inter-específica, territorialidad, forrajeo, mutualismo (Feinsinger 1976, Wiens 1989, Cotton 1998, Lara 2006), selección de hábitat (Díaz 2003), abundancia de otros recursos (e.g., artrópodos; Feinsinger 1976, Lara & Ornelas 1998, Rico-G. 2008), enfermedades o depredación (e.g., Lara 2004). Todos estos factores bióticos podrían afectar los patrones a los niveles en los que se trabajó en este estudio. Por ejemplo, Lara (2006) observó que la comunidad de colibríes

puede exhibir organizaciones no aleatorias, que pueden ser debidas a factores como: 1) disponibilidad, abundancia y preferencia estacional del recurso floral; 2) competencia inter-específica, y; 3) cambios en el comportamiento de forrajeo (con respecto a la tasa de visitas y especies florales visitadas entre hábitat). Él sugirió que estos factores ocasionan segregación espacio-temporal entre las especies de colibríes, lo que a su vez ocasiona una organización no aleatoria de la comunidad.

Por lo anterior, en estudios ecológicos es necesario considerar la sensibilidad de los organismos (e.g., territorialidad y forrajeo) con respecto a la abundancia de su recurso, dependiendo del nivel estudiado. En nuestro caso, es posible que *H. leucotis* y *C. lucifer* presenten diferente sensibilidad, porque para estas especies las correlaciones positivas detectadas no ocurrieron a los mismos niveles de la escala espacial. Esto tal vez se deba a que *H. leucotis* es una especie menos dependiente del néctar, además de ser residente y generalista, comúnmente se puede observar en lugares con pocas flores. Todo esto puede explicar que presente una relación significativa con la abundancia de las flores a 1 ha, cuando la disponibilidad floral fue baja (ver Fig. 10). En cambio, *C. lucifer* parece ser más dependiente del néctar, porque se presenta donde la abundancia de las flores es alta, y si el recurso escasea migra a otros lugares (Mauricio-López 2005, Martínez-García 2006).

De manera puntual, algo que pudo haber afectado los resultados de este trabajo fue la variación en la toma de datos entre los observadores de colibríes. Como se comentó no hubo un análisis estadístico previo que permitiera constatar que los cuatro observadores habían estandarizado sus registros y esta falta de

estandarización quizá pudo haber influido en los resultados obtenidos. No obstante, los resultados que se obtuvieron en este estudio (correlaciones significativas positivas a niveles bajos de la escala espacial ≤ 2 ha) concuerdan con los encontrados por otros trabajos (e.g., Fig. 10).

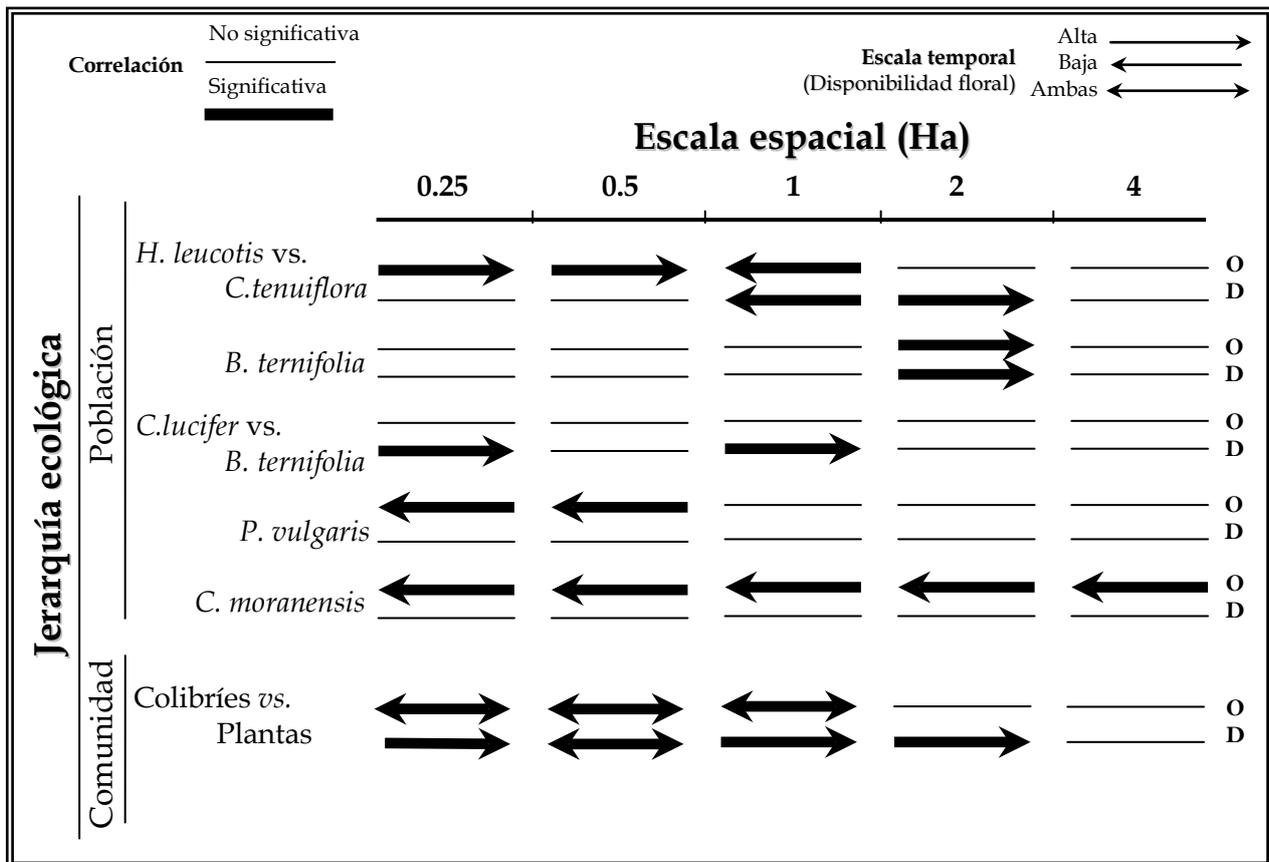


Figura 10. Representación de relaciones encontradas en el sistema colibrí-planta considerando dos escalas, espacial (arriba) y temporal (inmersa), y la jerarquía ecológica (izquierda), en dos estudios: O, Ortiz-Pulido & Vargas-Licona (2008) y D, Díaz-Valenzuela (2008). Realizados en un matorral xerófilo cercano a Pachuca, Hidalgo, México, a cinco niveles de la escala espacial (0.25, 0.5, 1, 2 y 4 ha), en dos momentos contrastantes (alta y baja disponibilidad floral) y dos niveles de la jerarquía ecológica (población y comunidad). El trabajo de Díaz-Valenzuela (2008) se realizó a los niveles de mes y año en la escala temporal, dentro de las cuales se ubicaron las temporadas de floración.

Conclusiones

En este trabajo se observó que la aplicación del escalamiento ecológico permite encontrar patrones en la relación colibrí-planta. Esto va a depender del nivel considerado en la escala espacial, el nivel de la jerarquía ecológica a evaluar y el momento en el que se hace el muestreo. Las especies con más registros de colibríes fueron *H. leucotis* y *C. lucifer*, mientras que las especies de plantas con más flores fueron *B. ternifolia* y *C. tenuiflora*. El 13.6% de las correlaciones entre el número de registros de colibríes y las variables de la vegetación fueron significativas positivas. La variable con más correlaciones significativas fue el número de flores. Se detectaron siete posibles patrones a niveles bajos de la escala espacial (<2 ha) de los cuales sólo se ratificaron dos, generados aparentemente por factores bióticos. Un patrón ocurrió entre la correlación de *H. leucotis* vs. *C. tenuiflora* al considerar conjuntamente los dos momentos contrastantes de la disponibilidad floral. El otro se presentó a nivel comunidad entre colibríes y flores, cuando la disponibilidad floral fue alta. Al complementar los resultados obtenidos en este trabajo con los encontrados en otros estudios, se puede observar que estos patrones se mantienen. A niveles bajos de la escala espacial la relación colibrí-planta parece ser determinada por factores bióticos.

Literatura

- Allen**, T. F. H. & T. W. Hoekstra 1990. The confusion between scale-defined levels and conventional levels of organization in ecology. *Journal of Vegetation Science*. 1: 5-12.
- AOU** (American Ornithologist's Union). 1998. Check-list of North American birds. 7^a Ed. American Ornithologist's Union. Washington, D. C., U. S. A. 829 pp.
- Arregui**, A. L. 2004. ¿A qué nivel de la escala espacial seleccionan los colibríes su área de forrajeo? Tesis de Maestría, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, España. 28 pp.
- Arita**, H. T. & P. Rodríguez. 2002. Geographic rang, turnover rate and the scaling of species diversity. *Ecography*. 25:541-550.
- Arizmendi**, M. C., C. A. Domínguez & R. Dirzo. 1996. The role of an avian néctar robber and of Hummingbirdd pollinators in the reproduction of two plant species. *Functional Ecology*. 10:119-127
- Baker**, H. G. & I. Baker. 1975. Studies of nectarconstitution and pollinator-plant coevolution. *In*: Gilbert, L. E. & P. H. Raven. Eds. Coevolution of animals and plants. Austin, University of Texas. 100-140 pp.
- Baltosser**, W. H. 1989. Nectar availability and habitat selection by hummingbirds in Guadalupe Canyon. *Wilson Bulletin*. 101:559-578.
- Bascompte**, J., P. Jordano & J. M. Olesen. 2006. Asymetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*. 312:431-433.
- Begon**, M., J. L. Harper & C. R. Townsed. 1995. Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades. Ediciones Omega, Barcelona. 886 pp.
- Bergin**, T. 1992. Habitat selection by the Western Kingbird in western Nebraska: a hierarchical analysis. *Condor*. 94: 903-911.
- Block**, W., K. Whit & M. Morrison. 1987. On measuring bird habitat: Influence of observer variability and sample size. *Condor*. 89: 241-251.
- Buzato**, S., M. Sazima & I. Sazima. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica*. 32: 824-841.

- Canterbury, G., T. Martin, D. Petit, L. Petit & D. Bradford.** 2000. Bird communities and habitat as ecological indicators of forest condition in regional monitoring. *Conservation Biology*. 14: 544-558.
- Cotton, P. A.** 1998. Temporal partitioning of a floral resource by territorial hummingbirds. *Ibis*. 140: 647-653.
- _____. 2007. Seasonal resource tracking by Amazonian hummingbirds. *Ibis*. 149: 135-142.
- Cronquist, A.** 2000. Introducción a la botánica. Compañía editorial continental. México, D. F. 813 pp.
- Cueto, V. R.** 2006. Escalas en ecología: Su importancia para el estudio de la selección de hábitat en aves. *Hornero*. 21(1): 1-13.
- Díaz, S. A.** 2003. Variación espacio-temporal en la relación colibrí-planta a escalas y niveles múltiples. Tesis de Licenciatura. Departamento de Química y Biología. Universidad de las Américas-Puebla. Cholula, Puebla, México. 35 pp.
- Díaz-Valenzuela, R.** 2008. Análisis descriptivo del sistema colibrí-planta, en tres niveles de las escalas espacial, temporal y en la jerarquía ecológica en un paisaje mexicano. Memoria para la obtención del diplomado de estudios avanzados. Universidad de Alicante (CIBIO), Alicante, España. 60 pp.
- Dutilleul, P.** 1993. Modifying the t-test for assessing the correlation between two spatial processes. *Biometrics*. 49: 305-314.
- Ettema, C. H., D. C. Coleman, G. Vellidis, R. Lowrance & S. L. Rathbun.** 1998. Spatiotemporal distributions of bacterivorous nematodes and soil resources in a restored riparian wetland. *Ecology*. 79: 2721-2734.
- Fenster, C. B.** 1991. Selección on floral morphology by hummingbirds. *Biotropica*. 23: 98-101.
- Feinsinger, P.** 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecol. Monogr.* 46: 257- 291.
- Fortin, M. J. & M. R. T Dale.** 2005. *Spatial Analysis: A Guide for Ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fleming, T. H.** 1992. How do fruit- and nectar- feeding birds and mammals track their food resources? *In*: Hunter, M.D., T. Ohgushi & P.W. Price. Eds. Effects of

- resource distribution on animal-plant interactions. Academic Press, San Diego, California. 355-391 pp.
- Gallardo, A., R. Paramá & F. Covelo.** 2005. Soil ammonium vs. nitrate spatial pattern in six plant communities: simulated effect on plant populations. *Plant and Soil*. 277: 207-219.
- Gass, C. L. & R. D. Montgomerie.** 1981. Hummingbird foraging behavior: decision-making and energy regulation. *In*: Kami, A. C., T. D. Sargent. Eds. Foraging behavior: ecological, ethological and psychological approaches. Garland Press. New York. 159-194 pp.
- _____ & G. D. Sutherland. 1985. Specialization by territorial hummingbirds on experimentally enriched patches of flowers: energetic profitability and learning. *Can. J. Zool.* 63:2125-2133.
- García-Paredes, I.** 2007. Aves sensibles a diferencias estructurales en un Bosque de Encino en El Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Mineral de la Reforma, México. 75 pp.
- García, D.** 2008. El concepto de escala y su importancia en el análisis espacial. *In*: Maestre, F. T., A. Escudero & A. Bonet. 2008. Introducción al Análisis Espacial de Datos en Ecología y Ciencias Ambientales: Métodos y Aplicaciones. Dykinson. Madrid, España. 36-73 pp.
- Gill, F. B.** 1988. Trapline foraging by hermit hummingbirds: competition for an undefended, renewable resource. *Ecology*. 69: 1933-1942.
- Griffith, D. A.** 2003. Spatial autocorrelation and spatial filtering. Springer-Verlag. Berlin, Germany. 247 pp.
- González-Gómez, P. L. & R. A. Vázquez.** 2006. A field study of spatial memory in green-backed firecrown hummingbirds (*Sephanoides sephanoides*). *Ethology*. 112:790-795.
- Hainsworth, F. R. & L. L. Wolf.** 1976. Nectar characteristics and food selection by hummingbirds. *Oecologia*. 25: 101-113.
- Henderson, J., T. A. Hurly & S. D. Healy.** 2001. Rufus hummingbirds memory for flower location. *Anim. Behav.* 61: 981-986.
- Howell, S. N. G. & S. Webb.** 1995. A Guide to the Birds of Mexico and Northern in Central America. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido. 851 pp.

- _____. 2002. Hummingbirds of North America. The photographic guide. Princeton University Press. Princeton. 219 pp.
- Hurly**, T. A. 1996. Spatial memory in rufus hummingbirds: memory for rewarded and non-rewarded sites. *Anim. Behav.* 51: 177-183.
- INEGI** (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 1998. Cartografía del Estado de Hidalgo. Aguascalientes, Aguascalientes, México.
- Johnsgard**, P. A. 1997. The hummingbirds of North America. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C., U. S. A. 278 pp.
- Jordano**, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *Am. Nat.* 129:257-677.
- _____. 2000. Fruits and frugivory. In: Fenner, M. E.d. Seeds, the ecology of regeneration in plant communities. CABI Publ. Wallingford, U. K. 125-166 pp.
- Lara**, C. & J. F. Ornelas. 1998. Forrajeo de artrópodos por dos colibríes mexicanos en condiciones de aviario. *Ornitología Neotropical.* 9: 41-50.
- _____. 2004. Risks and costs of interactions between plants and hummingbirds. *Ornitología Neotropical.* 15:199-204.
- _____. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience.* 13: 23-29.
- Legendre**, P., M. R. T. Dale, M. J. Fortin, J. Gurevitch, M. Hohn & D. Myers. 2002. The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. *Ecography.* 25:601-615.
- Levin**, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology.* 73:1943-1967.
- Levey**, D. J. & F. G. Stiles. 1992. Evolutionary precursors of long-distance migration: resource availability and movement patterns in Neotropical landbirds. *American Naturalist.* 140: 447-476.
- Martén-Rodríguez**, S. M., A. Almarales-Castro & C. B. Fenster. 2009. Evaluation of pollination syndromes in Antillean Gesneriaceae: evidence for bat, hummingbird and generalized flowers. *Journal of Ecology.* 97: 348-359.

- Martínez-García, V.** 2006. Interacciones Colibrí-Planta en tres tipos de vegetación de la reserva de la biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura. Laboratorio de Ecología de Poblaciones. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, México. 57 pp.
- Martínez-García, A. L.** 2008. Disponibilidad floral (riqueza y abundancia) de plantas ornitófilas en cuatro tipos de vegetación del centro sur de Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del estado de Hidalgo. Pachuca, Hidalgo, México. 54 pp.
- Maestre, F. T., F. Rodríguez, S. Bautista, J. Cortina & J. Bellot.** 2005a. Spatial associations and patterns of perennial vegetation in a semi-arid steppe: a multivariate geostatistics approach. *Plant Ecology*. 179: 133-147.
- _____, A. Escudero & A. Bonet. 2008. Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones. Dykinson. Madrid, España. 891pp.
- Mauricio-López, E.** 2005. Interacción colibrí-planta: variación espacial en un matorral xerófilo de Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, México. 58 pp.
- Montoya, J. M., R. V. Solé & M. A. Rodríguez.** 2001. La arquitectura de la naturaleza: complejidad y fragilidad en redes ecológicas. *Ecosistemas* 10: mayo - agosto.
- _____, S. L. Pimm & R. V. Solé. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature*. 442: 259-264.
- Montgomerie, R. D. & C. L. Gass.** 1981. Energy limitation of hummingbird population in tropical and temperate communities. *Oecologia*. 50:162-165.
- Morrison, M. L., C. J. Ralph, J. Verner & J. R. Jehl.** 1994. Avian foraging: theory, methodology and applications. By the Cooper Ornithological Society. San Diego, California, U. S. A. 471 pp.
- National Geographic Society.** 2002. Field guide to the birds of North America. 4a ed. The National Geographic Society. Washington, D. C., U. S. A. 480 pp.
- Newmark, W.** 2006. A 16-year study of forest disturbance and understory birds community structure and composition in Tanzania. *Conserv. Biol.* 20: 122-134.
- Noguez, A. M., H. T. Arita, A. E. Escañante, L. J. Forney, F. García-Oliva & V. Souza.** 2005. Microbial macroecology: highly structured prokaryotic soil

- assemblages in a tropical deciduous forest. *Global Ecology and Biogeography*. 14:241-248.
- O' Neill**, R. V. & A. W. King. 1998. Homage to St. Michael or why are there so many books on scale? *In*: Peterson, D. L. & V. T. Parker. Eds. *Ecological Scale: Theory and Applications*. Columbia University Press. New York. New York. 3-15 pp.
- Ortiz-Pulido**, R., J. Laborde & S. Guevara. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotropica*. 32: 473-488.
- _____, V. Martínez-García & J. Bravo-Cadena. 2005. Colibríes Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo y Dirección de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán. Pachuca. 16 pp.
- _____ & V. Martínez-García. 2006. A female Lucifer Hummingbird (*Calothorax lucifer*) with iridescent chin feathers. *J. Field Ornithol.* 77:71-73.
- _____ & G. Vargas-Licona. 2008. Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores con escalamiento espacio-temporal. *Ornitología Neotropical*. 19: 473-483.
- _____, E. Mauricio-López, V. Martínez-García & J. Bravo. 2008. ¿Sabes quién vive en el Parque Nacional EL Chico? Colibríes. UAEH, SEP y Dirección del Parque Nacional El Chico. Pachuca, Hidalgo, México. 20 pp.
- Pavon**, P. N. & M. Meza. 2009. Cambio climático en el estado de Hidalgo: clasificación de tendencias climáticas. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Hidalgo, México. 168 pp.
- Parkes**, D., G. Newell & D. Cheal. 2003. Assessing the quality of native vegetation: The habitat hectares approach. *Ecol. Manage. Rest.* 4: 29-38.
- Peterson**, R. T. & E. L. Chalif. 1989. Aves de México. Ed. Diana. México, D. F. México. 473 pp.
- Poulin**, B., G. Lefebvre & R. Mcneil. 1994. Diets of land birds of northern Venezuela. *Condor*. 96: 354-367.
- Rahbek**, C. & G. R. Graves. 2000. Detection of macroecological patterns in South American hummingbirds is affected by spatial scale. *Proceedings of the Royal Society London*. 267:2259-2265.

- Rangel**, T. F. L. V. B., J. A. F. Diniz-Filho & L. M. Bini. 2006. Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography*. 15: 321-327.
- Raven**, P. H., R. F. Evert & S. E. Eichhorn. 2003. Biology of plants. 6^a Ed. W. H. Freeman and Company Worth Publishers. New York. U. S. A.
- Remsen**, J. V., F. G. Stiles & P. E. Scott. 1986. Frequency of arthropods in stomach of tropical hummingbirds. *Auk*. 103: 436-441.
- Rzedowski**, G. C. & J. Rzedowski. 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. 2^a Ed., Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México. 1406 pp.
- Rezende**, E. L., J. E. Lavrabe, P. R. Guimarães, P. Jordano & J. Bascompte. 2007. Nonrandom coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature*. 448:925-929.
- Rico-Gray**, V. 2006. El análisis de redes complejas y la conservación de la biodiversidad. Cuadernos de biodiversidad, CIBIO -Universidad de Alicante 22:3-6.
- Rico-G**, A. 2008. Morfología y forrajeo para buscar artrópodos por colibríes altoandinos. *Ornitología Colombiana*. 7:43-58.
- Rosero**, L. L. & M. Sazima. 2004. Interacciones planta-colibrí en tres comunidades vegetales de la parte suroriental del Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colombia. *Ornitología Neotropical*. 15: 183-190.
- Schneider**, D. C. 2001. The Rise of the Concept of Scale in Ecology. *BioScience*. 51 (7):245-254.
- Stenger**, R., E. Priesack & F. Beese. 2002. Spatial variation of nitrate-N and related soil properties at the plot-scale. *Geoderma*. 105: 259-275.
- Stern**, K. R., J. E. Bidlack, S. H. Jansky & G. E. Uno. 2006. Introductory Plant Biology. 10^a Ed. McGraw-Hill, Higher Education. U. S. A. 435 pp.
- Stiles**, F. G. 1982. Aggressive and courtship displays of the male anna's hummingbird. *Condor* 84:208-225.
- _____. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *The Condor*. 97:853-878.

- Schuchmann**, K. L. 1999. Family Troquilidae (hummingbirds). *In*: Del Hoyo, J., A. Elliott & J. Sargatal. Eds. Handbook of the birds of the world, Vol. 5, Barn-owls to Hummingbirds. Lynx Edicions, Barcelona, España. 468-680 pp.
- Tamm**, S. 1987. Tracking varying environments: sampling by hummingbirds. *Anim. Behav.* 35: 1725-1734.
- Thompson**, J. N. 2002. Plant-animal interactions: future directions. *In*: Herrera, C. M. & O. Pellmyr. Eds. Plant-Animal Interactions and Evolutionary Approach. Blackwell. Oxford, U.K. 236-247 pp.
- _____. 2005. The geographic mosaic of Coevolution. University of Chicago Press, Chicago. USA.
- _____. 2006. Mutualistic webs of species. *Science*. 312:372-373.
- Turner**, M. G., R. H. Gardner & R. V. O' Neill. 2001. *Landscape Ecology in Theory and Practice. Pattern and Process*. Springer-Verlag, Nueva York, Estados Unidos.
- UAEH-COEDE**, (Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo y Consejo Estatal de Ecología). 2004. Ordenamiento ecológico territorial de Pachuca-Tizayuca. UAEH-COEDE, Gobierno del Estado de Hidalgo, Pachuca, Hidalgo, México.
- Valone**, T. J. 1992. Information for patch assessment: a field investigation with black-chinned hummingbirds. *Behav. Ecol.* 3: 211-222.
- Villada**, M. M. 1873. Troquilidos del Valle de México, su descripción y sinonimia adoptada por el profesor John Gould, con algunas notas sobre sus costumbres. *La Naturaleza*. 2: 339-369.
- VSN International**. 2006. GenStat (general Statistic Software). VSN International. Oxford, Reino Unido.
- Wagner**, H. O. 1946. Food and feeding habits of mexican hummingbirds. The Willson Bulletin. 58(2): 69-132.
- Wester**, D. B. 1992. Viewpoint: Replication, randomization, and statistics in range research. *Journal of Range Management*. 45:285-290.
- Wiens**, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*. 3:385-397.
- Williamson**, S. L. 2001. A Field Guide to Hummingbirds of North America (Peterson Field Guide Series). Houghton Mifflin. Co., Boston, M. A. 263 pp.

Whitmore, R. 1975. Habitat ordination of passerine birds of the Virgin River Valley, southwestern Utah. *Wilson Bull.* 87: 65-74.

_____. 1977. Habitat partitioning in a community of passerine birds. *Wilson Bull.* 89: 253-265.

Wolf, L. L., F. G. Stiles & F. R. Hainsworth. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *J. Anim. Ecol.* 45:349-379.

Anexo 1. Características de las principales especies de colibríes y plantas ornitófilas interactuantes en los alrededores de la ciudad de Pachuca, Hidalgo, México.

Calothorax lucifer

El colibrí lucifer, es una de las especies de colibríes más abundantes en los paisajes con vegetación xerófita cercanos a Pachuca (Arregui 2004, Mauricio-López 2005, Ortiz-Pulido & Martínez-García 2006, Díaz-Valenzuela 2008, Ortiz-Pulido *et al.* 2008). Igual que para otras especies de colibríes, se considera que esta especie necesita 8.02 Kj/día/gr de su peso (Montgomerie & Gass 1981, Baltosser 1989) para sobrevivir. Esta energía la obtiene del néctar de las flores que visita.

Es un colibrí migratorio de tamaño pequeño (9 a 10 cm) que habita entre los 600-2500 msnm (Howell & Webb 1995), su peso en gramos va de 2.9 a 3.7 (Johnsgard 1997). Se distribuye comúnmente en matorrales áridos, especialmente en cañones de montaña donde hay flores de agave, hasta los límites de bosques de encino y pino-encino (Díaz-Valenzuela 2008), desde el Suroeste de Estados Unidos hasta el centro y Sur de México (Howell & Webb 1995, AOU 1998). Se distingue por su pico largo y muy curvo. El macho tiene una cola negra y moderadamente bifurcada, posee un babero iridiscente en la garganta que refleja tonalidades de colores variantes (morado, rojo o rojo purpúreo; Ortiz-Pulido & Martínez-García 2006).

En la zona de estudio se le ha visto alimentarse de flores de 13 especies de plantas: *B. ternifolia*, *C. tenuiflora*, *L. dasyantha*, *P. campanulatus*, *P. barbatus*, *L. mexicana*, *S. chamaedryoides*, *S. microphylla*, *S. coccinea*, *O. imbricata*, *N. glauca*, *Agave* sp. y *C. procumbens* (Arregui 2004, Mauricio-López 2005, Díaz-Valenzuela 2008).

Hylocharis leucotis

El colibrí orejiblanco, es una de las especies de colibríes más abundantes en los paisajes con vegetación xerófila cercanos a Pachuca (Arregui 2004, Mauricio-López 2005, Ortiz-Pulido & Martínez-García 2006, Díaz-Valenzuela 2008, Ortiz-Pulido *et al.* 2008).

Es un colibrí residente de tamaño mediano (10 cm) que habita entre los 1200-3500 msnm, su peso en gramos va de 3.2 a 3.6 (Johnsgard 1997). Se distribuye comúnmente en montañas desde el límite de Arizona hasta Nicaragua. En México se encuentra en tierras altas de Sonora, Chihuahua, San Luis Potosí y Tamaulipas hacia el Sur hasta Chiapas. Se distingue por la línea blanca en la oreja, que es una de las marcas principales para determinar en campo a esta especie, la cabeza se observa negra a distancia (Peterson & Chalif 1989, Howell & Webb 1995, Johnsgard 1997, Williamson 2001, Howell 2002).

En la zona de estudio se le ha visto alimentarse de flores de 17 especies de plantas: *B. ternifolia*, *C. tenuiflora*, *L. dasyantha*, *P. barbatus*, *L. mexicana*, *S. microphylla*, *S. amarissima*, *S. prunelloides*, *S. chamaedryoides*, *S. coccinea*, *S. caerulea*, *N. glauca*, *C. procumbens*, *O. imbricata*, *Agave sp.*, *Oenothera sp.* y *E. polystachya* (Arregui 2004, Mauricio-López 2005, Díaz-Valenzuela 2008).

Castilleja tenuiflora Benth.

La planta ornitófila piña anaranjada o cola de borrego, se distribuye en el Valle de México, en altitudes de 2300 a 3300 msnm. Es común y abundante, se localiza en bosque de coníferas y de encino, en matorrales y pastizales, así como en

bordes de cultivo y orillas de caminos (Rzedowski & Rzedowski 2001, Mauricio-López 2005, Martínez-García 2008).

Es una planta herbácea perenne con tallos erectos muy ramificados, hojas sésiles y levemente auriculadas en la base, ápice agudo y piloso, con numerosas flores, pedicelos de 3 a 5 (10) mm de largo, de ápice agudo teñido de rojo, corola de 3 a 4.5 cm de largo, de color amarillo a ligeramente anaranjado, gálea verdosa, de 1.55 a 2 cm de largo; anteras de 2 a 3 mm de largo; estilo de 3 a 4 cm de largo, estigma bilobulado; cápsula ovoide, de 9 a 14 mm de largo (Rzedowski & Rzedowski 2001).

En la zona de estudio cada flor permanece abierta (i.e., tiene la corona abierta y turgente, además de presentar néctar) cerca de cuatro días, su floración en matorral xerófilo va de marzo a noviembre, con alta disponibilidad floral de julio a septiembre y con disponibilidad escasa o nula de noviembre a abril (Mauricio-López 2005, Ortiz-Pulido & Vargas-Licona 2008, Martínez-García 2008, Díaz-Valenzuela 2008). En promedio al día una flor abierta de *C. tenuiflora* produce de 4 a 6.2 μL de néctar (n=10 flores, medidas durante cuatro días) con una concentración energética de 0.009 Kj/ μL (G. Vargas-Licona, datos no publicados). Las especies de colibríes que visitan sus flores son: *A. colubris*, *C. lucifer*, *C. latirostris*, *E. fulgens* e *H. leucotis* (Mauricio-López 2005, Lara 2006, Ortiz-Pulido & Vargas-Licona 2008, Díaz-Valenzuela 2008).

***Bouvardia ternifolia* Schtdl.**

La planta ornitófila trompeta roja o trompetilla, se distribuye en el Valle de México, en altitudes de 2250 a 3000 msnm. Se localiza en bosques, matorrales y

pastizales, pero preferentemente en lugares perturbados (Rzedowski & Rzedowski 2001, Mauricio-López 2005, Martínez-García 2008).

Es una planta herbácea perenne, de 0.3 a 1.5 (3) m de altura; ramas papiloso-hipídulas, hojas por lo común verticiladas (2) 3 a 4 por nodo, estípulas pequeñas, pecíolos de 0.5 a 11 mm de largo; inflorescencia generalmente en forma de sima terminal de 3 a 40 flores, pedicelos de 2 a 14 mm de largo; corola tubular de color salmón, rojo o naranja, con pelos papilosos blancos pero de ápices rojos, el tubo de 5 a 30 mm de largo, lóbulos ovados de 1.5 a 3.5 mm de largo; anteras de 2 a 4 mm de largo; cápsulas de 4.5 a 9 mm de largo y 5 a 10 mm de ancho, glabras o algo papilosas (Rzedowski & Rzedowski 2001).

En la zona de estudio cada flor permanece abierta cerca de cuatro días, su floración en matorral xerófilo se presenta todo el año, con disponibilidad floral escasa de diciembre a febrero, y alta disponibilidad en julio (Mauricio-López 2005, Ortiz-Pulido & Vargas-Licona 2008, Martínez-García 2008, Díaz-Valenzuela 2008). En promedio al día una flor de *B. ternifolia* produce de 1 a 6 μL de néctar con una concentración energética de 0.003 $\text{Kj}/\mu\text{L}$. Las especies de colibríes que visitan sus flores son: *A. colubris*, *A. alexandri*, *C. lucifer*, *C. thalassinus*, *E. fulgens*, *H. leucotis* y *L. clemenciae* (Mauricio-López 2005, Lara 2006, Ortiz-Pulido & Vargas-Licona 2008, Díaz-Valenzuela 2008).

Anexo 2. Síntesis de cinco estudios en los que se evaluó la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores ornitófilas a diferentes escalas (espacial, temporal y jerarquía ecológica).

Autor/Año	Díaz (2003)	Arregui (2004)	Mauricio-López (2005)	Ortiz-Pulido/ Vargas-Licona (2008) este estudio.	Díaz-Valenzuela (2008)
Lugar de estudio [■]	RBTC	ACP	ACP	ACP	ACP
Periodo	02-2001 a 02-2002	06-2003 a 07-003	06-2003 a 06-2004	07-2006 a 09-2006	03-2007 a 02-2008
Tipo de vegetación*	MX	BP, BE, MX	MX	MX	MX
Sitios estudiados	12	3	3	1	1
Método de observación para el estudio de colibríes	En 12 sitios, recorriendo transectos a un 1km/hr (8:00-14:00 hrs)	En 144 sitios, muestreando un área de 25 m de radio x 15 min en cada uno (7:30-12:00 hrs)	En 24 sitios (288 puntos), muestreando un área de 25 m de radio x 15 min en cada punto (07:00-13:00 hrs)	En 64 subcuadros, muestreando un área de 25 m de radio x 10 min en cada uno, cubriendo un cuadro de 16 ha (7:00- 11:00 hrs)	En 49 subcuadros, muestreando un área de 25 m de radio x 10 min en cada uno, cubriendo un cuadro de 12.25 ha. (7:00-12:00 hrs)
Tipo de registro	Visual	Visual y auditivo	Visual	Visual y auditivo	Visual y auditivo
Método de estudio para plantas	Tres transectos de 50x10 m en cada sitio de muestreo de colibríes	Un cuadrante de 2x25 m en cada sitio de muestreo de colibríes	Un cuadrante de 2x25 m en cada sitio de muestreo de colibríes	En el 50% del cada subcuadro, en cada subcuadro de muestreo de colibríes	Cuatro áreas de 9x9 m en cada subcuadro de muestreo de colibríes.
No. Especies de plantas	32	19	17	8	33
No. Especies de colibríes	13	6	7	4	9
Colibríes más abundantes [†]	<i>A. vio</i> , <i>C. lat</i> y <i>A. vir</i> .	<i>H. leu</i> y <i>C. luc</i> .	<i>C. luc</i> , <i>C. lat</i> e <i>H. leu</i> .	<i>C. luc</i> , <i>H. leu</i> y <i>E. ful</i> .	<i>C. luc</i> , <i>H. leu</i> y <i>S. pla</i> .
Plantas más abundantes*	<i>C. pra</i> y <i>N. gla</i> .	<i>B. ter</i> y <i>F. mic</i> .	<i>B. ter</i> , <i>L. mex</i> y <i>C. ten</i> .	<i>B. ter</i> , <i>C. ten</i> y <i>L. das</i> .	<i>B. ter</i> , <i>P. bar</i> y <i>N. gla</i> .
Colibríes con más Interacciones [†]	<i>C. lat</i> , <i>A. vio</i> y <i>C. sor</i> .	<i>H. leu</i> .	<i>C. luc</i> e <i>H. leu</i> .	<i>C. luc</i> . e <i>H. leu</i> .	<i>C. luf</i> , <i>H. leu</i> y <i>S. pla</i> .

Plantas más visitadas*	<i>C. pra</i> , <i>I. arb</i> y <i>N. gla.</i>	<i>B. ter.</i>	<i>B. ter</i> , <i>C. ten</i> y <i>S. coc.</i>	<i>B. ter</i> y <i>C. ten.</i>	<i>B. ter</i> , <i>P. bar</i> y <i>N. gla.</i>
-------------------------------	--	----------------	--	--------------------------------	--

Variación temporal de actividad de colibríes y plantas ornitófilas

Nivel temporal estudiado	Mes/año	Días	Mes/año	Días	Mes/año
Abundancia de colibríes	Julio y Diciembre	-	De Abril a Noviembre	-	De Abril a Octubre
Escasez de colibríes	Agosto	-	De Diciembre a Marzo	-	De Noviembre a Marzo
Abundancia de plantas	Febrero	-	De Mayo a Octubre	-	De Abril a Noviembre
Escasez de plantas	Agosto	-	De Noviembre a Abril	-	De Diciembre a Marzo

Relación espacial entre actividad de colibríes y abundancia de plantas

Nivel espacial estudiado (se indican Ha)	4 y 647200	3, 9 y 28	0.2 y 5	0.25, 0.5, 1, 2 y 4	0.25, 0.5, 1, 2 y 4
Relaciones significativas	647200	28	0.2	³ A todos los niveles	³ 0.25, 0.5, 1 y 2
Relaciones no significativas	4	3 y 9	5	-	³ 4

³Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC) y alrededores de la ciudad de Pachuca (ACP).

*BP, bosque de pino; BE, bosque de encino; MX, matorral xerófilo.

³*A. vio*, *Amazilia violiceps*; *A. vir*, *A. viridifrons*; *C. lat*, *Cynanthus latirostris*; *C. sor*, *C. sordidus*; *H. leu*, *Hylocharis leucotis*; *E. ful*, *Eugenes fulgens*; *C. luc*, *Calothorax lucifer*; *S. pla*, *Selasphorus platycercus*;

³*C. pra*, *Cercidium praecox*; *N. gla*, *Nicotiana glauca*; *B. ter*, *Bouvardia ternifolia*; *C. ten*, *Castilleja tenuiflora*; *C. mor*, *C. moranensis*; *F. mic*, *Fuchsia microphylla*; *L. mex*, *Loeselia mexicana*; *L. das*, *Lamouroxia dasyantha*; *S. pru*, *Salvia prunelloides*; *P. bar*, *Pestemon barbatus*; *I. arb*, *Ipomoea arborescens*, *y*; *S. coc*, *Stachys coccinea*.

³Revisar los estudios y Figura 10 para más detalles.