

FORRAJEO DE ARTRÓPODOS POR DOS COLIBRÍES MEXICANOS EN CONDICIONES DE AVIARIO

Carlos Lara & Juan Francisco Ornelas

Departamento de Ecología y Comportamiento Animal, Instituto de Ecología, A.C., Apdo. Postal 63, Xalapa, Veracruz 91000, México.

Resumen. Se reconoce ampliamente que las plantas polinizadas por colibríes imponen fuertes presiones de selección sobre la morfología de sus picos, y de manera correspondiente los colibríes pueden moldear la morfología de las flores de donde obtienen la mayor parte de la energía. Sin embargo, dado que el néctar solo es rico en azúcares, la mayoría de los colibríes tienen que consumir artrópodos como fuente de proteínas. Para ello utilizan varias tácticas de captura y ataque y modos de vuelo que pueden estar correlacionadas con la morfología de sus picos. El objetivo de este estudio fue documentar el comportamiento de forrajeo y los métodos de captura de artrópodos de machos y hembras de dos especies de colibríes, *Lampornis amethystinus* y *Colibri thalassinus*. Encontramos que los colibríes usan diferentes tácticas de ataque y modos de vuelo para capturar artrópodos. En el caso de *C. thalassinus*, la captura de artrópodos es mediante una búsqueda activa por todo el aviario realizando vuelos de cortos a largos desde la percha. Los machos de esta especie atacaron a sus presas siempre al vuelo, mientras que solo dos hembras usaron ambas tácticas. Por otra parte, *L. amethystinus* buscó a sus presas a distancias cortas y medias desde la percha por medio de vuelos cortos, limitando sus exploraciones a ciertas áreas del aviario. Los machos atacaron invariablemente presas que estaban al vuelo mientras que todas las hembras espulgaron substratos para capturar presas inertes. Los resultados sugieren que (1) las diferencias en las tácticas de captura de artrópodos entre machos y hembras, y (2) la posible relación de las tácticas de captura con el tipo de hábitat y la morfología de picos entre colibríes deben ser consideradas en estudios futuros. *Aceptado el 12 de Febrero de 1998.*

Key words: Colibríes, *Colibri thalassinus*, *Lampornis amethystinus*, estrategias de forrajeo, artrópodos, tomios aserrados, Jalisco, México.

INTRODUCCIÓN

Los colibríes obtienen primordialmente sus requerimientos energéticos del néctar floral. Este, sin embargo, es una fuente rica de azúcares que carece de aminoácidos y otros nutrientes esenciales (Baker & Baker 1982, Hainsworth & Wolf 1976). Para resolver esta

carencia en proteínas, los colibríes complementan su dieta con artrópodos (Gass & Montgomerie 1981, Remsen *et al.* 1986, Brice & Grau 1991, Brice 1992), que capturan rutinariamente (Lucas 1893, Cottam & Knappen 1939, Young 1971, Remsen *et al.* 1986, Chávez-Ramírez & Dowd 1992, Chávez-Ramírez & Tan 1993, Lara 1995, Stiles 1995).

El porcentaje de artrópodos contenidos en los estómagos de colibríes tropicales fluctúa entre el 78% y el 96% (Remsen *et al.* 1986), aunque el tipo de artrópodos consumidos por los colibríes varían entre las especies (Stiles 1995). A la fecha se ha documentado que incluyen en su dieta artrópodos de cuerpos blandos (moscas, arañas, áfidos), y de cuerpos duros (hormigas, escarabajos y avispas) (Poulin *et al.* 1994, Stiles 1995, Poulin & Lefebvre 1996), y que la frecuencia de consumo de artrópodos puede incrementar con la altitud (Hainsworth & Wolf 1972, Wolf *et al.* 1976, Remsen *et al.* 1986). Sin embargo, aún se conoce poco acerca del tipo de presas consumidas por muchas especies de colibríes y de como el consumo de artrópodos varía en el tiempo y en el espacio (Poulin *et al.* 1992).

Los principales métodos de captura de artrópodos comunmente utilizados por colibríes (e.g., Mobbs 1979, Chávez-Ramírez & Dowd 1992, Chávez-Ramírez & Tan 1993, Stiles 1995) incluyendo, (1) la captura de la presa al vuelo (hawking), ya sea revoloteando o mediante vuelos cortos, y (2) el espulgamiento de telarañas u otros sustratos, flores y hojas (gleaning), ya sea revoloteando o realizando vuelos cortos, fueron estudiados en dos de las especies comunes de colibríes en el oeste de México, el Colibrí oreja violeta (*Colibri thalassinus*) de pico con tomio aserrado y el Colibrí garganta amatista (*Lampornis amethystinus*) con tomio liso. En ambas especies, los machos son más grandes que las hembras en peso en gramos ($CT_{\text{machos}} = 5.20 \pm 0.01$, $N = 17$, $CT_{\text{hembras}} = 4.80 \pm 0.02$, $N = 19$, $LA_{\text{machos}} = 6.49 \pm 0.01$, $N = 48$, $LA_{\text{hembras}} = 5.14 \pm 0.02$, $N = 41$; Ornelas 1995) y cuerda alar en mm ($CT_{\text{machos}} = 64.82 \pm 0.07$, $N = 17$, $CT_{\text{hembra}} = 60.64 \pm 0.05$, $N = 19$, $LA_{\text{machos}} = 66.88 \pm 0.06$, $N = 48$, $LA_{\text{hembras}} = 62.31 \pm 0.06$, $N = 41$; Ornelas 1995), pero hay una reversión sexual en el tamaño de los picos (culmen expuesto en mm) en *L. amethystinus* ($CT_{\text{machos}} = 21.02 \pm 0.11$, $N = 17$, $CT_{\text{hembras}} = 20.90 \pm$

0.12 , $N = 19$; $LA_{\text{machos}} = 20.72 \pm 0.10$, $N = 48$, $LA_{\text{hembras}} = 22.30 \pm 0.10$, $N = 41$; Ornelas 1995). *Colibri thalassinus* migra de zonas más bajas a reproducirse en Las Joyas al final de la temporada de lluvias siguiendo el periodo de reproducción de las especies residentes (Ornelas & Arizmendi 1995). Durante esta época del año, esta especie se alimenta principalmente del néctar de flores de un frijolillo silvestre (*Phaseolus coccineus*), una planta visitada también por abejas y otros colibríes (Ornelas 1995). *Lampornis amethystinus* vive todo el año en la estación pero durante la temporada de lluvias se le encuentra comúnmente en el interior del bosque mesófilo (Ornelas 1995). Los machos de esta especie son muy agresivos y establecen territorios reproductivos en parches de *Ipomoeahederifolia* y *Crusea coccinea* durante los meses de lluvia (Ornelas 1995).

Se ha propuesto que los colibríes con tomios aserrados están mejor capacitados para la captura de insectos (Ridgway 1890, Johnsgard 1983, Hilty & Brown 1986, Ornelas 1994, Schuchmann 1995). El gancho en la punta del pico de algunas especies (Schuchmann 1995) y las aserraciones en el tomio de los picos del 25 % de las especies de colibríes que hasta ahora se sabe las tienen (Ornelas 1994), son una herramienta morfológica que sirve para asegurar y manipular a la presa. El razonamiento es que las aserraciones y el gancho pueden incrementar el coeficiente de fricción en el momento de capturar o sujetar a la presa (e.g., Gosner 1993, Ornelas 1994, Lara 1995, Schuchmann 1995). El objetivo de este estudio fue documentar el comportamiento de forrajeo y los métodos de captura de artrópodos de machos y hembras de dos especies de colibríes, *Lampornis amethystinus* y *Colibri thalassinus*. Las diferencias en uso de hábitat entre los individuos de estas especies observadas en el campo y la variación conductual y morfológica intra e inter-específica ayudó para hacernos las sigu-

ientes preguntas: 1) ¿Hay diferencias entre sexos en los métodos de captura? 2) ¿Podría existir una relación entre los métodos de captura utilizados y el hábitat en que se encuentran estas especies? y 3) ¿Es la morfología del pico una fuente importante en la variación conductual entre éstas especies de colibríes?

ÁREA DE ESTUDIO, MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo de campo se realizó de noviembre de 1992 a marzo de 1993 en el Laboratorio Natural "Las Joyas" (19°35'–19°37'N y 103°15'–104°37'W). Esta estación de 1245 ha está localizada en el extremo norte de la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán en los estados de Jalisco y Colima, México a 50 km de la costa del Pacífico (Ornelas 1995). La vegetación perenne es un mosaico de bosques húmedos de coníferas, bosques de robles, bosques de pino-encino, algunos parches de bosque mesófilo en las cañadas y vegetación secundaria. Una descripción más detallada de la región es dada por Jardel (1991), Ornelas (1995) y Arizmendi *et al.* (1996), y de la estructura y composición de la vegetación por Vázquez *et al.* (1995). A la fecha se han registrado 21 especies de colibríes en Las Joyas, dos residentes y 19 visitantes estacionales, representando una de las mas altas riquezas registradas en esta latitud (Ornelas & Arizmendi 1995).

Quince individuos de dos especies de colibríes, *Lampornis amethystinus* y *Colibri thalassinus*, fueron capturados (7 machos y 8 hembras) para evaluar su variación en las tácticas de captura y los modos de vuelo utilizados para capturar artrópodos. Antes de iniciar las observaciones, los colibríes fueron mantenidos por uno o dos días en jaulas desarmables de campo (61 x 61 x 61 cm) en un cuarto iluminado con luz externa. En las jaulas se les proporcionó una solución de azúcar al 20% (en peso) en bebederos para colibríes, y moscas *Drosophila* vivas de 2–3 veces al día.

Durante su permanencia en cautiverio, los colibríes parecieron aclimatarse a las jaulas de campo (Ornelas 1995).

Las observaciones de los colibríes capturando artrópodos se realizaron por una hora, para cada individuo, en un aviario (4 x 8 x 2 m), el cual fué colocado cerca de las instalaciones de la estación en una zona de vegetación secundaria. La vegetación dentro del aviario no se removió para darle un ambiente natural y consistió principalmente en parches de *Cirsium jaliscoana*, *Fuchsia microphylla*, y algunos individuos de *Zea diploperennis*. Una percha artificial fue colocada en su interior para que diera presumiblemente al colibrí una vision amplia del entorno y a una distancia que no representara obstáculo para las observaciones. El aviario permaneció en el mismo lugar a lo largo de las observaciones para que todos los individuos buscásen artrópodos en las mismas condiciones de hábitat. El tamaño de la malla del aviario permitía el paso de la mayoría de los artrópodos que los colibríes podrían capturar. Además, entre cada una de las observaciones, el aviario se abría para exponer el área cubierta al movimiento y recolonización de artrópodos.

Para cada colibrí registramos: 1) los movimientos de búsqueda de las presas (TA = desplazamientos en el área total del aviario, BM = movimientos sólo dentro de la primera mitad del área total del aviario, BC = movimientos repentinos a corta distancia), 2) los modos de vuelo (VC = vuelos cortos de ataque con salidas repentinas hacia un substrato o al vuelo, VM = vuelos medios, VLA = vuelos largos), y 3) las tácticas de ataque a la presa (HAW = captura de la presa al vuelo para luego regresar a la percha, GLE = espulgando un substrato) de acuerdo al esquema propuesto por Remsen & Robinson (1990). Esta información se registró cada vez que el colibrí volaba de la percha a algun sitio en el aviario para buscar o capturar presas y luego regresaba a la percha nuevamente (Gass &

TABLE 1. Diferencias entre los colibríes *Colibri thalassinus* y *Lampornis amethystinus* en la captura de artrópodos. Los valores proporcionados son medias y las desviaciones estandar están en paréntesis.

	<i>Colibri thalassinus</i> (n = 15)	<i>Lampornis amethystinus</i> (n = 15)
Búsqueda de la presa		
Número de búsquedas por todo el aviario	2.00 (0.76)	1.33 (0.82)
Número de búsquedas a distancias medias	6.66 (1.54)	4.46 (1.50)
Número de búsquedas a distancias cortas	3.26 (0.79)	7.46 (1.59)
Modos de vuelo		
Número de vuelos cortos	1.60 (0.73)	4.53 (0.83)
Número de vuelos medios	1.93 (1.22)	2.20 (1.37)
Número de vuelos largos	2.20 (0.94)	1.66 (0.90)
Tácticas de ataque		
Ataques	2,73 (1.38)	1.53 (1.92)
Espulgamientos	0.33 (1.04)	1.80 (1.89)

Roberts 1992). Todas las observaciones se realizaron de 08:00 h a 16:00 h. Dado que los colibríes capturan artrópodos a lo largo de todo el día (Stiles 1995), asumimos que a lo largo de este periodo de tiempo observaríamos eventos de captura de artrópodos sin ningún problema y que no habría cambios importantes en su conducta. Al terminar nuestro periodo de observación, el colibrí era liberado.

Analizamos la variación conductual entre especies usando la prueba no-paramétrica Mann-Whitney U (Zar 1984), y luego comparamos medias con la misma prueba, porque no pudimos asumir que los datos tienen una distribución normal.

RESULTADOS

En este estudio encontramos que los colibríes *C. thalassinus* y *L. amethystinus* usan diferentes tácticas de ataque y modos de vuelo para capturar artrópodos en un aviario. En el caso de

C. thalassinus, encontramos que los individuos tienden a capturar artrópodos mediante una búsqueda activa por todo el aviario realizando vuelos de cortos a largos. Al detectar la presa, la táctica más usada por los machos fué ataque al vuelo (hawking). Por otra parte, *L. amethystinus* buscó a sus presas a distancia cortas y medias de la percha principalmente por medio de vuelos cortos, limitando sus exploraciones solo a ciertas áreas del aviario. Asimismo, los machos de ésta especie consistentemente utilizan el método de ataque al vuelo mientras que las hembras tienden a obtener sus presas espulgando hojas y cortezas (gleaning).

Búsqueda de la presa. Ambas especies realizaron vuelos por todo el aviario, pero ésta categoría no fué la más utilizada. *C. thalassinus* fue inclinado a buscar artrópodos por todo el aviario más veces que *L. amethystinus* (Tabla 1), pero las diferencias no fueron estadísticamente significativas ($U = 61, P > 0.05$). El número de búsquedas a distancias medias de

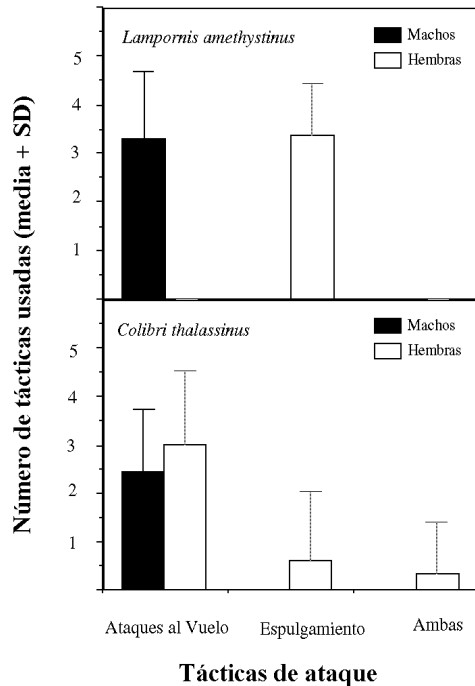


FIG. 1. Tácticas de ataque usadas por machos y hembras de los colibríes *Colibri thalassinus* y *Lampornis amethystinus*.

la percha fué significativamente mayor en *C. thalassinus* que en *L. amethystinus* ($U = 33.5$, $P < 0.01$; Tabla 1). Por último, el número de búsquedas de presa a distancias cortas de la percha (BC) fué estadísticamente más utilizado por *L. amethystinus* ($U = 1$, $P < 0.001$; Tabla 1).

Las diferencias entre sexos en *C. thalassinus* para los distintos modos de buscar a la presa no fueron estadísticamente significativas ($U = 22.5$ para todo el aviario, $U = 19.5$ para búsquedas medias, $U = 23$ para búsquedas cortas, $P > 0.01$), ni para *L. amethystinus* ($U = 26$ para todo el aviario, $U = 12$ para búsquedas medias, $U = 13.5$ para búsquedas cortas, $P > 0.01$).

Modos de vuelo. La distancia abarcada por ambas especies de colibríes de la percha a

donde capturaban la presa fue variable. Sin embargo, observamos cierta preferencia de algunos individuos a volar solo dentro de cierto rango en el aviario. El número de vuelos cortos resultó significativamente menor en *C. thalassinus* que en *L. amethystinus* ($U = 1$, $P < 0.001$; Tabla 1). Las diferencias en el número de vuelos medios y largos entre especies no resultaron significativas ($U = 103.5$ para vuelos medios, $U = 78.5$ para vuelos largos, $P > 0.01$; Tabla 1).

Las diferencias entre sexos en *C. thalassinus* para los distintos modos de vuelo no fueron estadísticamente significativas ($U = 26$ para vuelos cortos, $U = 19$ para vuelos medios, $U = 17$ para vuelos largos, $P > 0.01$), ni tampoco para el caso de *L. amethystinus* ($U = 15$ para vuelos cortos, $U = 26.5$ para vuelos medios, $U = 18$ para vuelos largos, $P > 0.01$).

Tácticas de ataque. Encontramos diferencias muy marcadas entre los sexos de las dos especies (Fig 1). Los machos de *Colibri thalassinus* atacaron a sus presas siempre al vuelo, mientras que solo dos hembras usaron ambas tácticas. Los machos de *Lampornis amethystinus* atacaron invariablemente presas que estaban al vuelo mientras que todas las hembras espulgaron substratos para capturar presas paradas.

DISCUSION

Maniobras de forrajeo de machos y hembras. Una posible explicación a las diferencias encontradas entre sexos es que las observaciones se realizaron cuando ambas especies se estaban reproduciendo, una época del año en donde es importante sobre todo para las hembras que necesitan consumir una gran cantidad de artrópodos para alimentar a sus crías. El uso diferencial de tácticas de ataque para capturar artrópodos entre sexos se ha observado solo durante la época reproduc-

tiva, pero no durante el resto del año (Stiles 1995).

Las diferencias encontradas entre sexos en *L. amethystinus* pueden estar relacionadas con los tipos de hábitat en donde se encuentran los machos y las hembras de esta especie. De hecho, entre mas cerrado sea el hábitat, habrá una mayor superficie para espulgamiento que para ataques al vuelo (Stiles 1995). Los machos cazan insectos utilizando ataques al vuelo, y en nuestra área de estudio se les encuentra característicamente en los linderos del bosque mesófilo (donde establecen territorios en parches florales de *Ipomoeahederifolia* y *Crusea coccinea*); mientras que las hembras que durante el estudio utilizaron únicamente espulgamiento de flores y hojas para atrapar insectos, se mueven en el interior del bosque mesófilo (Ornelas 1995, Lara 1995). Distintas estrategias entre machos y hembras para capturar presas ha sido observado solo para *Androdon aequatorialis* y tales diferencias son atribuidas al dimorfismo sexual de picos (Schuchmann 1995).

Otra posible explicación a las diferencias encontradas entre sexos es la exposición diferencial a los depredadores. En éste escenario, las hembras de *L. amethystinus* optarían por espulgar substratos para cazar insectos ya que al moverse a través del interior del bosque, no solo el color de sus espaldas les proporciona cierta protección sino que la táctica seleccionada reduce posibles ataques de depredadores. En las áreas abiertas ésto no es tan fácil, por lo que los machos optan por cazar artrópodos que detectan desde su percha. Aunque se asume que los depredadores no son una fuerte presión selectiva sobre los colibríes, por ser en general muy pequeños, se han observado eventos de depredación por ciertos passerinos, rapaces, e incluso serpientes (Beebe 1950, Stiles 1978, Johnsgard 1983, Martínez del Río 1992) pero no hay información sobre posibles

diferencias sexuales en sus tasas de depredación.

Tácticas de captura y hábitat. Es factible una relación entre las tácticas de captura utilizadas por los colibríes y el tipo de hábitat en el que se encuentra la presa o el colibrí. Las especies más comunes de Norteamérica, intercambian el uso de las dos tácticas de captura dependiendo del hábitat y de la presa (Calder & Calder 1992, Calder 1993, Calder & Calder 1994, Scott 1994, Russell 1996). En el caso de las especies de La Selva (Stiles 1995), los ermitaños espulgan revoloteando sobre todo telarañas y las especies *Chalybura urochrysis*, *Thalurania colombica*, *Amazilia tzacatl*, *A. amabilis*, *Florisuga mellivora*, y *Heliothryx barroti* intercambian tácticas y modos de vuelo dependiendo del hábitat y de la presa. Dos especies de colibríes de picos aserrados del Caribe, *Sericotes holosericeus* y *Eulampis jugularis* (Ornelas 1994), cazan sus presas de manera diferente (Chávez-Ramírez & Down 1992, Chávez-Ramírez & Tan 1993). La principal diferencia entre estas especies es que *S. holosericeus* captura a los artrópodos principalmente en el aire ("sally-strike"), y *E. jugularis* captura sus presas principalmente espulgando flores ("gleaning").

Las diferencias encontradas en los modos de vuelo y las tácticas de ataque entre las dos especies mexicanas, pueden estar también correlacionadas con el grado de movilidad y territorialidad entre especies. *C. thalassinus* es una especie con movimientos migratorios altitudinales y con una constante movilidad entre zonas con diferentes tipos de vegetación (Ornelas & Arizmendi 1995). En el aviario ésta especie mostró una constante movilidad y una tendencia a explorar el área total del mismo. Por otro lado, *L. amethystinus* es residente al bosque mesófilo de montaña en nuestra zona de estudio y no se mueve altitudinalmente (Ornelas & Arizmendi 1995). Generalmente se le encuentra en el interior

del bosque, pero durante la época reproductiva es frecuente observar a los machos territorialistas en claros. En el aviario se limitó a explorar ciertas zonas solamente.

Tácticas de captura y morfología de picos. La variación en la forma y tamaño de los picos de los colibríes y las diferencias entre sexos ha sido abordada en la literatura (e.g., Ornelas 1994, 1995, 1996, Temeles & Roberts 1993, Temeles 1996). La evolución de ésta variación se ha interpretado como una correspondencia adaptativa a la forma y tamaño de las flores de las cuales obtienen néctar (Feinsinger & Chaplin 1975, Feinsinger & Colwell 1976, Snow & Snow 1980, Feinsinger 1983, Brown & Bowers 1985, Stiles 1985, Temeles & Roberts 1993, Temeles 1996), y las diferencias entre sexos por reversiones en roles sexuales y presiones de selección sexual (e.g., Ornelas 1995, Stiles 1995). Sin embargo, el efecto que las tácticas de forrajeo y la selección de la presa tienen como fuerzas selectivas sobre la morfología del pico ha sido prácticamente ignorado en la literatura (Stiles 1995).

Stiles (1995) hipotetizó que un incremento en el largo de los picos puede reducir la detectabilidad de sus vibraciones por sus presas, en cuyo caso se esperaría que las hembras que preferentemente espulgan tuvieran picos más largos y más curvos que los machos. En nuestro estudio encontramos que las hembras de *L. amethystinus* espulgan substratos para buscar sus presas durante la época reproductiva y tienen picos ca. 2 mm más largos que los machos (Ornelas 1995). En estudios posteriores se podría explorar la posible relación entre la reversión sexual en el largo y curvatura del pico en especies de colibríes que capturan artrópodos espulgando substratos, la relación debería de encontrarse solo durante la época reproductiva.

De acuerdo a Gosner (1993), los bordes aserrados presentes en los picos de algunas

aves, parecen favorecer la manipulación de presas de cuerpos duros; por lo que cabe suponer que los colibríes con tomios aserrados podrían estar capturando diferentes números y tipos de presas y/o utilizando diferentes métodos de captura (Ornelas 1994, Lara 1995, Schuchmann 1995). Se ha propuesto que los colibríes con los tomios aserrados están mejor capacitados para la captura de insectos (e.g., Ornelas 1994), sin embargo, en aviarios o en la naturaleza, es raro observar a los colibríes manipulando presas con el pico por más de algunos segundos (Thompson 1974, Mobbs 1979, Stiles 1995). Los resultados aquí mostrados aportan datos de los distintos métodos de búsqueda y captura de artrópodos utilizados por un colibrí con aserraciones en el tomio del pico (*C. thalassinus*) y un colibrí de tomio liso (*L. amethystinus*). Sin embargo, hasta que punto las aserraciones en el pico facilitan la captura de artrópodos o la captura de un tipo particular de presa, son preguntas que no podemos contestar directamente con nuestro estudio. Stiles (1995), encontró que la curvatura del pico está fuertemente correlacionada con la proporción de espulgamientos contra ataques al vuelo, y con la proporción de presas tomadas del sustrato (arañas y hormigas) contra presas voladoras (moscas y avispas). La diferencia entre los colibríes con los tomios aserrados y los de tomio liso estudiados por Stiles es que, del total de artrópodos consumidos, los primeros capturan un mayor porcentaje de avispas (26% los de tomio aserrado y 5% los de tomio liso) y los últimos arañas y hormigas (12% los de tomio aserrado y 62% los de tomio liso). Esto sugiere que la captura de avispas puede representar un problema de manipulación, por lo que es necesario contrastar en estudios posteriores colibríes de distintas morfologías de picos, tácticas de captura y tipos de presas.

Aunque se ha documentado en la literatura como el tipo de alimento y su disponibi-

lidad puede ejercer selección directa sobre la morfología del pico (e.g., Boag & Grant 1981), la generalización de que los picos de las aves están adaptados primariamente para alimentarse no impide explorar hipótesis alternativas para explicar la variación en forma y tamaño de los picos de los colibríes (Ornelas 1996). Posibles presiones de selección sobre la forma y tamaño de sus picos incluyen la limpieza y el acicalamiento del plumaje para prevenir infestaciones por ectoparásitos (e.g., Clayton & Cotgreave 1994), la construcción de los nidos y colecta de telarañas, y el robo de néctar de flores generalmente inaccesibles a colibríes de picos cortos (J. F. Ornelas no publ.). Clayton & Cotgreave (1994) demostraron que las aves con picos largos optan por rascarse con las patas y que las de picos cortos se acicalan el plumaje con el pico. Ello sugiere que probablemente los ectoparásitos no representan una presión de selección fuerte, sin embargo, otras características asociadas a la eficiencia del acicalamiento incluyendo el ancho, la profundidad y la curvatura del pico no han sido exploradas (Clayton & Cotgreave 1994). No existe información detallada sobre la construcción de nidos y colecta de telarañas en colibríes que nos permita hacer una comparación entre especies de picos cortos y largos. Se sabe que los colibríes con picos aserrados tienden a robar el néctar de las flores con corolas tubulares largas (Ornelas 1994, 1995, 1996, C. Lara & J. F. Ornelas no publ.), pero aún queda por demostrar experimentalmente si las aserraciones de los tomios les confiere una ventaja sobre aquellas especies que no poseen dicha característica.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al personal del Laboratorio Natural Las Joyas por los permisos y las facilidades otorgadas para llevar a cabo ésta investigación. Gracias a M. C. Arizmendi, K.-L. Schuchmann, F. G. Stiles y a un revisor anónimo por sus valiosos comentarios. El trabajo fue posible gracias al apoyo de una beca doctoral del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología a J. F. O. (No. 56254).

REFERENCIAS

- Arizmendi, M. C., C. A. Domínguez, & R. Dirzo. 1996. The role of an avian nectar robber and of hummingbird pollinators on the reproduction of two plant species. *Funct. Ecol.* 10: 119–127.
- Baker, H. G., & I. Baker. 1982. Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny. Pp. 131–171 in Nitecki, M. H. (ed.). *Biochemical aspects of evolutionary biology*. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Beebe, W. 1950. Home life of the Bat Falcon, *Falco albigularis albigularis* Daudin. *Zoologica* 35: 69–86.
- Boag, P. T., & P. R. Grant. 1981. Intense natural selection in a population of Darwin's finches (Geospizinae) in the Galápagos. *Science* 214: 82–85.
- Brice, A. T. 1992. The essentiality of nectar and arthropods in the diet of Anna's Hummingbird (*Calypte anna*). *Comp. Biochem. Physiol.* 101: 151–155.
- Brice, A. T., & C. R. Grau. 1991. Protein requirements of Costa's Hummingbirds (*Calypte costae*). *Physiol. Zool.* 64: 611–626.
- Brown, J. H., & M. A. Bowers. 1985. Community organization in hummingbirds: relations between morphology and ecology. *Auk* 102: 251–269.
- Calder, W. A. 1993. Rufous Hummingbird. in Poole, A. & F. Gill (eds.). *The birds of North America* No. 53, American Ornithologists' Union, Academy of Natural Sciences, Washington, DC.
- Calder, W. A., & L. L. Calder. 1992. Broad-tailed Hummingbird. In Poole, A. & F. Gill (eds.). *The birds of North America* No. 16, American Ornithologists' Union, Academy of Natural Sciences, Washington, DC.
- Calder, W. A., & L. L. Calder. 1994. Calliope Hummingbird. In Poole, A. & F. Gill (eds.). *The birds of North America* No. 135, American Ornithologists' Union, Academy of Natural Sciences, Washington, DC.

- Chávez-Ramírez, F., & M. Dowd. 1992. Arthropod feeding by two Dominican-hummingbird species. *Wilson Bull.* 104: 743–747.
- Chávez-Ramírez, F., & S. S. Tan. 1993. Habitat separation and arthropod resource use in three Lesser Antillean hummingbirds. *Condor* 95: 455–458.
- Clayton, D. H., & P. Cotgreave. 1994. Relationship of bill morphology to grooming behavior in birds. *Anim. Behav.* 47: 195–201.
- Cottam, C., & P. Knappen. 1939. Food of some uncommon North American birds. *Auk* 56:138–169.
- Feinsinger, P. 1983. Coevolution and Pollination. Pp. 282–310 in Futuyma, D. J. & M. Slatkin (eds.). *Coevolution*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Feinsinger, P. 1987. Approaches to nectarivore-plant interactions in the New World. *Rev. Chilena Hist. Nat.* 60: 285–319.1
- Feinsinger, P., & S. B. Chaplin. 1975. On the relationship between wing disc loading and foraging strategy in hummingbirds. *Am. Nat.* 109: 217–224.
- Feinsinger, P., & R. K. Colwell. 1978. Community organization among neotropical nectar–feeding birds. *Am. Zool.* 18: 665–681.
- Gass, C. L., & R. D. Montgomerie. 1981. Hummingbird foraging behavior: decision making and energy regulation. Pp. 159–194 in Kamil, A. C. & D. Sargent (eds.). *Foraging behavior: ecological, ethological, and psychological approaches*. Garland STPM Press, New York.
- Gass, C. L., & W. Roberts. 1992. The problem of temporal scale in optimization: three contrasting views of hummingbirds visits to flowers. *Am. Nat.* 140: 829–853.
- Gosner, K. L. 1993. Scopate tomia: an adaptation for handling hard-shelley prey? *Wilson Bull.* 105: 316–324.
- Hainsworth, F. R., & L. L. Wolf. 1972. Crop volume, nectar concentration and hummingbird energetics. *Comp. Biochem. Physiol.* 42: 359–366.
- Hainsworth, F. R., & L. L. Wolf. 1976. Nectar characteristics and food selection by hummingbirds. *Oecologia* 25: 101–113.
- Hilty, S. L., & W. L. Brown. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton Univ. Press., Princeton, New Jersey.
- Jardel, E. J. 1991. Perturbaciones naturales y antropogénicas y su influencia en la dinámica sucesional de los bosques de Las Joyas, Sierra de Manantlán, Jalisco. *Tiemp. Cienc.* 22: 9–26.
- Johnsgard, P. A. 1983. *The hummingbirds of North America*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Lara, C. A. 1995. *Ecología de la conducta de forrajeo del Colibrí oreji violeta-verde (Colibri thalassinus): implicaciones en el robo de néctar*. Tesis Licenciatura, Univ. Autónoma de Puebla, Puebla, México.
- Lucas, F. A. 1893. The food of hummingbirds. *Auk* 10: 311–315.
- Martínez del Río, C. 1992. Great Shrike-Tyrant predation on a Green-backed Firecrown. *Wilson Bull.* 104: 368–369.
- Mobbs, A. J. 1979. Methods used by the Trochilidae when capturing insects. *Avic. Mag.* 85: 26–30.
- Ornelas, J. F. 1994. Serrate tomia: an adaptation for nectar robbing in hummingbirds? *Auk* 111: 703–710.
- Ornelas, J. F. 1995. Radiation in the genus *Amazilia*: a comparative approach to understanding the diversification of hummingbirds. Ph.D. Diss., Univ. of Arizona, Tucson, Arizona.
- Ornelas, J. F. 1996. La radiación adaptativa de los colibríes y su diversificación. *Rev. Cienc.* 42: 38–47.
- Ornelas, J. F., & M. C. Arizmendi. 1995. Altitudinal Migration: implication for conservation of avian neotropical migrants in western Mexico. Pp. 98–112 in Wilson, M. H. & S. A. Sader (eds.). *Conservation of Neotropical migratory birds in Mexico*. Maine Agric. For. Exper. Station. Misc. Public. 727, Orono, Maine.
- Poulin, B., & G. Lefebvre. 1996. Dietary relationships of migrants and resident birds from a humid forest in central Panama. *Auk* 113: 277–287.
- Poulin, B., G. Lefebvre, & R. McNeil. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology* 73: 2295–2309.
- Poulin, B., G. Lefebvre, & R. McNeil. 1994. Diets of land birds from northeastern Venezuela.

- Condor 96: 354–367.
- Remsen, J. V., F. G. Stiles, & P. E. Scott. 1986. Frequency of arthropods in stomach of tropical hummingbirds. *Auk* 103: 436–441.
- Remsen, J. V., & S. K. Robinson. 1990. A classification of the schemes of foraging behavior of terrestrial birds. *Studies Avian Biol.* 13: 144–160.
- Ridgway, R. 1890. The hummingbirds. Rep. Am. Mus. Nat. Hist., New York.
- Russell, S. M. 1996. Anna's Hummingbird. *In* Poole, A. & F. Gill (eds.). The birds of North America No. 226, American Ornithologists' Union, Academy of Natural Sciences, Washington, D.C.
- Schuchmann, K.-L. 1995. Taxonomy and biology of the Tooth-billed Hummingbird *Androdon aequatorialis*. *Ann. Orn., Suppl. Mitt. Zool. Mus. Berl.* 16: 109–113.
- Scott, P. E. 1994. Lucifer Hummingbird. *In* Poole, A. & F. Gill (eds.). The birds of North America No. 134, American Ornithologists' Union, Academy of Natural Sciences, Washington, D.C.
- Snow, D. W., & B. K. Snow. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Zool.* 38: 105–139.
- Stiles, F. G. 1978. Possible specialization for hummingbird hunting in the Tiny Hawk. *Auk* 95: 550–553.
- Stiles, F. G. 1985. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird–flower community of a Costa Rican subtropical forest. Pp. 757–787 *in* Buckley, P. A., Foster, M. S., Morton, E. S., Ridgely, R. S. & F. G. Buckley (eds.). Neotropical Ornithology. Ornithol. Monogr. no. 36.
- Stiles, F. G. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *Condor* 97: 853–878.
- Temeles, E. J. 1996. A new dimension to hummingbird–flower relationships. *Oecologia* 105: 517–523.
- Temeles, E. J., & W. M. Roberts. 1993. Effect of sexual dimorphism in bill length on foraging behavior: an experimental analysis of hummingbirds. *Oecologia* 94: 87–94.
- Thompson, A. L. 1974. A new dictionary of birds. McGraw-Hill, New York.
- Vázquez, G., J. A. Cuevas R., J. A., T. S. Cochrane, H. H. Iltis, F. J. Santana, & L. Guzmán H. 1995. Flora de Manantlán. Univ. de Guadalajara–Univ. of Wisconsin–Madison, Botanical Research Institute of Texas, Forth Worth, Texas.
- Wolf, L. L., F. G. Stiles, & F. R. Hainsworth. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *J. Anim. Ecol.* 45: 349–379.
- Young, A. M. 1971. Foraging for insects by a tropical hummingbird. *Condor* 73: 36–45.
- Zar, J. H. 1984. Biostatistical analysis. A Simon & Schuster Co., Englewood Cliffs, New Jersey.