

El efecto de la concentración del néctar sobre las estrategias de forrajeo entre colibríes (Aves: Trochilidae) en bebederos artificiales

The effect of nectar concentration on foraging strategies among hummingbirds (Aves: Trochilidae) at artificial feeders

Nicolas Téllez-Colmenares ^{1*} & Alejandro Rico-Guevara ^{2,3}

¹Instituto de Ciencias Naturales ICN, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia

²Department of Biology, University of Washington. Seattle, WA, Estados Unidos

³Burke Museum of Natural History and Culture, University of Washington. Seattle, WA, Estados Unidos

* ✉ ntellezc@unal.edu.co

DOI: 10.59517/oc.e568

Resumen

Recibido

06 de abril de 2022

Aceptado

26 de junio de 2023

Publicado

12 de septiembre de 2023

ISSN 1794-0915

Citación

TÉLLEZ-COLMENARES, N & A. RICO-GUEVARA. 2023. El efecto de la concentración del néctar sobre las estrategias de forrajeo entre colibríes (Aves: Trochilidae) en bebederos artificiales. *Ornitología Colombiana* 24:2-22 <https://doi.org/10.59517/oc.e568>

Los colibríes son nectarívoros especializados y su comportamiento de alimentación en bebederos artificiales es altamente variable. No todos los individuos eligen de la misma forma su alimento, ya que algunos presentan preferencias por el consumo de ciertos recursos. En este estudio evaluamos los patrones de forrajeo de néctar en un ensamblaje de colibríes en el Centro de Investigación Colibrí Gorriazul. Realizamos grabaciones de videos de alta velocidad en un experimento de tres réplicas, analizamos las visitas a jeringas modificadas como comederos con diferentes concentraciones del néctar; registramos cinco periodos en el día, durante cuatro días por mes y cuatro meses. Cuantificamos datos de consumo de néctar, número de tomas, número de visitas y tiempo de visita. Adicionalmente, comparamos datos con y sin competidores. Se presentó alta duración de las visitas y número de tomas bajo. En presencia de competidores, el patrón de forrajeo se alteró, aumentando el tiempo de visitas y número de tomas. El consumo y cantidad de visitas fueron menores en bebederos con concentraciones extremas altas o bajas, y aumentaron en las concentraciones intermedias, particularmente a 20% (concentración común en flores ornitófilas). Los patrones de forrajeo difirieron entre especies, las pequeñas tuvieron visitas más cortas y con menos tomas respecto a las especies de mayor tamaño. Para especies que pueden identificarse el sexo por dicromatismo sexual, se registraron más visitas de machos que de hembras en visitas sin competidores. Por otro lado, las variables de forrajeo no presentaron correlación con la hora, pero a largo plazo, el consumo de néctar varió considerablemente entre meses. Los resultados de este trabajo permiten observar a detalle, con casi 3.000 registros, las estrategias de forrajeo en ambientes intervenidos, analizando recurso de diferente calidad (variedad de concentraciones) y con la inclusión del factor de competencia. Se requieren estudios adicionales para evaluar el efecto de otros factores (individuo, anatomía floral, disposición espacial) que se conoce que condicionan el forrajeo.

Palabras clave: análisis costo-beneficio, Colombia, comederos artificiales, consumo de néctar, interferencia

Abstract

Hummingbirds are specialized nectarivores and their feeding behavior at artificial feeders is highly variable. Not all hummingbirds select their food in the same way, hence there are preferences for the consumption of specific resources. In this study, foraging patterns around feeders were evaluated in a hummingbird assemblage at the Colibrí Gorriazul Research Center. We recorded high-speed videos in a three-replicate experiment analyzing hummingbirds' visits to syringes modified as feeders with varying nectar concentrations at five daily time intervals, four days a month, for four months. We quantified nectar consumption, the number of feeding bouts, the number of visits and visit duration. Additionally, we compared data from visits with and without competitors. We found that hummingbirds performed visits of long duration and a low number of feeding bouts. When competitors were present, the foraging pattern was altered, increasing both the visit duration and the number of feeding bouts. Nectar consumption and the number of visits were lower in feeders with extremely low/high concentrations, and these values increased in intermediate concentrations, especially at 20% concentration (which is commonly found in ornithophilous flowers). Foraging patterns differed among species, smaller ones performed shorter visits and fewer feeding bouts than larger species. In the instances in which we inferred the sex of individuals based on plumage dichromatism, males visited the experimental setup more frequently



than females, in the absence of competitors. The abovementioned foraging variables were not correlated to the time of day, but nectar consumption varied considerably among the months studied. These results allow us to observe in detail, with almost 3000 records, hummingbird foraging strategies in modified environments, analyzing resource quality (varied nectar concentrations), and including competition. Future studies should complement these results with the evaluation of other factors (individual-level data, floral anatomy, resource location) known to modulate foraging behavior.

Key words: artificial feeders, Colombia, cost-benefit analysis, interference, nectar consumption

Introducción

La dieta a base de néctar es beneficiosa para sus consumidores, ya que al componerse principalmente de azúcar y agua (aunque también tiene baja proporción de aminoácidos, electrolitos y otros componentes; Chalcoff *et al.* 2008), resulta ser una excelente fuente de energía para la mayoría de pequeños polinizadores. Además, este alimento varía ampliamente en composición de azúcares y concentración (Pyke & Waser 1981; Baker *et al.* 1998), que en flores puede llegar a variar entre 5% y 66% masa/volumen (Nicolson 2002).

Las características de las flores polinizadas por colibríes han sido objeto de selección para que sean atractivas para ellos, como el néctar diluido (poco viscoso), flores con distribución en parches, flores visibles y defendibles que se llenan de néctar cada cierto tiempo, picos de floración recurrentes y predecibles, y además por su estructura floral se dificulta el acceso a otros polinizadores como los insectos (Stiles 1981). La distribución de las flores predecible y por parches permite que los colibríes puedan recordar qué fuentes de alimento les surten los mejores recursos (Irwin 2000) y de este modo pueden explotarlo por un tiempo relativamente largo. En entornos naturales las flores visitadas por aves especializadas producen pequeños volúmenes de néctar (valores aproximados a 0,01–0,03 ml; Nicolson 2007, Johnson & Nicolson 2008) de concentraciones por lo general superiores a 15% (Mancina *et al.* 2017). Un colibrí debe visitar cientos de flores diariamente para cumplir sus requerimientos energéticos (Hainsworth & Wolf 1972, Stiles 1995) y el número de flores que visita se relaciona con la cantidad de néctar disponible en el área circundante (Araújo *et al.* 2011, Weinstein & Graham 2016).

Las decisiones de forrajeo de los colibríes se basan en

una gran cantidad de factores, entre ellos, la concentración de azúcar de las flores (Stiles 1976). Pero el consumo de un recurso dado depende del grado de sensibilidad a la concentración de azúcar del individuo o especie (Bateson & Kacelnik 1998) y sus decisiones de visita se condicionan por la calidad y cantidad de la recompensa (Calder *et al.* 1990, Carpenter *et al.* 1991, Roberts 1996, Gonzales-Gómez & Vásquez 2006, Bacon *et al.* 2010), así como por la probabilidad de acceder al recurso (*e.g.*, Pyke 1978). Debido a la necesidad de escoger los recursos que generan mayores recompensas, estas aves pueden llegar a distinguir concentraciones que difieren solo en un 1% (Blem *et al.* 2000), y aunque los nectarívoros también visitan flores que no ofrecen recompensas óptimas (Irwin 2000, Nachev *et al.* 2017), generalmente se observa preferencia en el consumo por el tipo de recurso más provechoso (*e.g.*, Stiles 1976, Stromberg & Johnsen 1990, Blem *et al.* 2000, Fleming *et al.* 2004).

Las flores polinizadas por colibríes (ornitófilas) por lo general tienen néctares más diluidos que aquellas polinizadas por insectos (entomófilas), presentando concentraciones entre 20 y 25% (Percival 1974, Baker 1975, Stiles & Freeman 1993, Leseigneur & Nicolson 2009). Esto concuerda con estudios teóricos como el de Kingsolver & Daniel (1983) que proponen que el nivel óptimo de néctar para consumo de colibríes se encuentra entre 20–25% para volúmenes pequeños y entre 35–40% para volúmenes grandes. De forma similar, Heyneman (1983) afirma mediante el análisis de modelos matemáticos que la concentración con mayor eficiencia de absorción de azúcar depende de la composición del néctar, para soluciones puras en sacarosa el óptimo es de 22% y en presencia de otros componentes es de 26%, sin embargo, estos estudios se fundamentan en mecanismos de captura de néctar en la lengua por capilaridad, pero la lengua de los colibríes es una estructura dinámica que funciona con

trampas de fluido y micro-bombas elásticas (Rico-Guevara & Rubega 2011, Rico-Guevara *et al.* 2015, Rico-Guevara *et al.* 2019). De forma complementaria, se ha reportado que ciertas especies de colibríes prefieren porcentajes altos de sacarosa (60%; Roberts 1996); investigaciones en condiciones semejantes reflejan que algunas especies no muestran predilección por ninguna concentración específica (Blem *et al.* 1997). Estos resultados deben ser reevaluados bajo condiciones naturales para conocer cuáles son las concentraciones óptimas de consumo de néctar y las preferencias de las diferentes especies.

Como se ha mencionado, gran parte de los estudios que determinan las concentraciones de azúcar en el néctar preferidas por colibríes se han realizado en condiciones de laboratorio; estos pueden incluir sesgos y discrepancias respecto a las preferencias de los colibríes en ensamblajes naturales (Chalcoff *et al.* 2008), donde las cuales son generalmente desconocidas. Los colibríes en condiciones naturales presentan preferencia por ciertas fuentes de néctar según características del área (Miller *et al.* 1985, Brown & Gass 1993) y el beneficio energético ofrecido (Bacon *et al.* 2010). Por lo tanto, el objetivo principal del presente estudio es realizar una caracterización de los patrones de forrajeo y dilucidar si existe preferencia del ensamblaje de colibríes por alguna concentración en particular. Para esto, se evaluó un amplio espectro (10% a 60%, análogo al encontrado en flores ornitófilas), reevaluando los resultados planteados por modelos matemáticos y estudios previos (*e.g.*, Kingsolver & Daniel 1983, Leseigneur & Nicolson 2009) en los cuales se reportan como óptimos los recursos con concentración entre 20-25%. Por ello y para la realización de este estudio sobre alimentación (en condiciones con individuos libres y buscando la caracterización más completa), se planteó un análisis de preferencia del recurso analizando el consumo general, la duración de la visita y la cantidad de tomas en cada concentración.

Cabe resaltar que los patrones de forrajeo no son homogéneos en todas las especies de colibríes inclusive en bebederos artificiales, como señalan Collins (2008) y Avalos *et al.* (2012), la habilidad de extraer néctar depende de las características

morfológicas de cada especie (*e.g.*, la longitud del pico; Wolf *et al.* 1975, Feinsinger & Colwell 1978). Así mismo, los requerimientos energéticos de los individuos son dependientes del tamaño corporal (Wolf & Hainsworth 1977, Brown *et al.* 1978, Beuchat *et al.* 1990) y por lo tanto cambian entre especies. Debido a esto, se analizó la preferencia por el recurso artificial discriminando según la especie, bajo la hipótesis de que pueden generarse variaciones entre las especies presentes (*e.g.*, Krebs 1982, Tobias 1997, Richards 2002, Bacon *et al.* 2010) e incluso en la misma especie, en aquellas con dicromatismo sexual marcado.

El objetivo principal de este estudio es caracterizar los patrones del comportamiento de forrajeo y de preferencia por el recurso en el ensamblaje y por especie por medio de variables como la cantidad de visitas, el consumo volumétrico y calórico, la duración de las visitas y el número de tomas.

Efecto de características externas sobre el forrajeo.- Simultáneamente, se evaluaron características externas que pudieran estar interfiriendo en el comportamiento de forrajeo: la temporalidad de acceso al recurso y la presencia de competidores.

En condiciones naturales los colibríes ajustan su forrajeo puesto que el néctar varía en concentración y volumen a lo largo del día (Ramírez-Burbano *et al.* 2021), por lo cual, se esperaba que los patrones de visita pudieran cambiar al variar la hora (Kohler *et al.* 2006), al igual que puede ocurrir con el consumo calórico (Snow & Snow 1988, Martínez del Rio *et al.* 2001). En condiciones estables del recurso, se esperaba que el consumo y los patrones de visita se mantuvieran parcialmente invariables en el tiempo. Por lo cual, las variables para caracterizar el forrajeo se evaluaron a lo largo del día y algunas se compararon entre meses.

La presencia de competidores en el área puede afectar el acceso al recurso, ya sea por desplazamiento o por explotación del recurso remanente (Begon *et al.* 2006). Factores como la cantidad del néctar (Wolf 1970, Stiles & Wolf 1970) y el aumento del porcentaje de sacarosa incrementa las

interacciones y persecuciones entre individuos (Camfield 2006, Rousseu *et al.* 2014). Lo anterior implica que el forrajeo pueda cambiar en presencia de competidores, y para ello, las variables de forrajeo se analizaron en función de esto. Como objetivo secundario se pretendió analizar la variación temporal de los patrones de forrajeo (a corto y largo plazo) y la influencia de la competencia por el recurso en las variables de ingesta de néctar mencionadas.

Variantes y novedades del estudio.- La ecología de forrajeo de colibríes también puede estudiarse en condiciones seminaturales como las analizadas en el presente estudio, por ejemplo en áreas intervenidas con la implementación de fuentes suplementarias de alimento como los bebederos artificiales, cuya popularidad ha aumentado considerablemente en las últimas décadas (Kummer & Bayne 2015). Pero, este tipo de intervención humana puede operar a varios niveles, causando modificaciones en el hábitat y en el comportamiento de las especies (*e.g.*, Mast *et al.* 2003, Arizmendi *et al.* 2008, Mcaffrey & Wethington 2008, Jones 2011). Si bien los bebederos artificiales brindan recursos con composición agua-azúcar similar a aquellos que ofrecen las flores visitadas por colibríes en condiciones naturales, los bebederos generan una serie de condiciones diferentes para su forrajeo. De hecho, los bebederos artificiales son fuentes de néctar que generalmente podrían considerarse ilimitadas y permanentes y, en estos espacios, es usual la ausencia de variabilidad espacial y temporal, la falta de restricciones de acceso y la disponibilidad de perchas artificiales, que generan dinámicas ecológicas atípicas (Avalos *et al.* 2012). Los bebederos atraen especies que no se avistan frecuentemente en situaciones naturales debido a sus preferencias de microhábitats distintas (como sotobosque y dosel) y se generan interacciones (como jerarquías de dominancia) diferentes a las que ocurren en situaciones naturales. Por el contrario, los individuos que se alimentan en bebederos incrementan la eficiencia en la consecución del recurso (Brodin & Clark 2007), disminuyendo el tiempo de forrajeo, el gasto energético de conseguirlo, y reduciendo el riesgo de tener que explorar una fuente de alimento nueva (Greenberg 1984) o de menor calidad (Bacon *et al.* 2010) y también el gasto energético relacionado con el

desplazamiento entre recursos.

Si bien el estudio de los comportamientos de los colibríes en bebederos no es necesariamente una proyección idéntica de su preferencia de forrajeo en flores, este estudio proporciona información valiosa y novedosa, pues existe muy poca información sobre la preferencia por la concentración de azúcar del recurso analizando especies del Neotrópico, y menos incluyendo en conjunto el ensamblaje de colibríes o estudiando el comportamiento de forrajeo con individuos libres (*e.g.*, O'Connor 2017, Cortes-Cano 2018, Ramírez-Burbano *et al.* 2021). En efecto, los estudios con individuos libres prescinden de algunas limitaciones de los estudios del laboratorio, como aquellas relacionadas con el estrés inducido por el cautiverio, el movimiento no restringido, las interacciones entre los colibríes, y además permiten atraer números altos de individuos, que hacen posible análisis estadísticos más potentes. Por otro lado, los estudios llevados a cabo en Colombia no han analizado una amplia variación de concentraciones (como la del presente estudio, entre 10-60%), no se enfocan en su totalidad en registrar la actividad entorno a bebederos (Ramírez-Burbano *et al.* 2021) y han trabajado con cantidades menores de observaciones (Cortes-Cano 2018). Por lo cual, los resultados de este trabajo permiten estudiar en detalle los comportamientos de este grupo de aves en ambientes parcialmente intervenidos, conocer cómo se desarrollan las estrategias de forrajeo fuera de las flores; con la ventaja que la inclusión del factor de competencia libre posibilita entender las dinámicas inter e intraespecíficas que se generan para acceder a los recursos.

Materiales y métodos

Área de estudio.- El Centro de Investigación Colibrí Gorriazul está situado en la vertiente occidental de la cordillera oriental de los Andes, en el departamento de Cundinamarca, en la vía entre La Aguadita y Fusagasugá, Vereda Tierra Negra (04°23'N y 74°21'W), a 1712 m de elevación en Colombia. La zona tiene un patrón de lluvias bimodal, con dos picos de precipitación, uno en abril – mayo, y otro en octubre – noviembre. El área de estudio está ampliamente

intervenida, si bien se presentan unos pocos parches y cercas vivas de vegetación nativa pertenecientes a coberturas naturales o seminaturales (rastros y vegetación secundaria, bosques en pendientes, guaduales), en el área predominan pastizales y cultivos de frutas de clima templado, hortalizas, y especialmente de café y plátano, entremezclados con árboles aislados remanentes. Los recursos florales se componen tanto de especies y variedades nativas (*Calliandra pittieri*, *Erythrina edulis*, *E. poeppigiana*, *Trichanthera gigantea*, *Inga* sp., *Pyrostegia venusta*, *Melaleuca citrina*, *Streptosolen jamesonii*, entre otras más raras), como foráneas introducidas en patios o jardines (*Abutilon* spp. o *Thunbergia alata*), todas estas plantas son consumidas por colibríes, dando lugar a un ensamblaje de visitantes con preferencias y requerimientos de hábitat diversos.

En los análisis se incluyeron únicamente las especies más comunes en el área dado que las interacciones entre otras especies fueron mínimas (menos del 1% de las visitas), según su masa corporal se registraron: *Saucerottia cyanifrons*, *Amazilia tzacatl*, *Colibri cyanotus*, *Phaethornis guy*, *Colibri delphinae*, *Chalybura buffoni*, *Anthracothorax nigricollis* (de las últimas dos especies se registraron los datos de machos adultos y sub-adultos independientemente de hembras y juveniles, puesto que presentan un claro dicromatismo sexual) y *Colibri coruscans*. Las especies de este ensamblaje varían en preferencia de hábitat (espacios abiertos, zonas de regeneración y bordes de bosque), la abundancia entre especies o sexos no es equitativa comparativamente, y además, es variable a lo largo del año; los bebederos atraen especies con diferentes estrategias de forrajeo y especificidad en flores (ver detalle de las características de las especies del ensamblaje de visitantes en la Tabla 1); se presentaron medidas de masa de 641 individuos de la población local de colibríes Rico-Guevara *et al.* Datos no publ.; los datos de la abundancia, jerarquía de dominancia y grado de especificidad en flores también se especifican a partir de datos tomados en el Centro de Investigación Colibrí Gorriazul; la estrategia se toma a partir de observaciones personales en el mismo Centro de Investigación). Dado que para algunas especies se pueden distinguir comportamientos entre sexos, se maneja el término

especie-sexo para hacer referencia a todas las categorías empleadas para los análisis.

Realización del montaje y grabación.- Se realizó un montaje donde se dispusieron en línea recta cuatro bebederos tipo jeringa (de 60 ml sin aguja) a los que se les adaptó en la punta una banda elástica de color rojo que sirve como atrayente (Fig. 1). Estos bebederos fueron separados entre sí 40 cm, distancia probada con ensayos previos al experimento para asegurar que no hubiese interferencia física (choques o agresiones) entre individuos alimentándose simultáneamente (N. Téllez, com. pers). Los cuatro bebederos se ubicaron en línea (ordenados aleatoriamente), cada uno con una concentración de néctar diferente (10%, 20%, 40% y 60%), a esta agrupación se le denominó montaje. Cada día se cambiaron de posición los bebederos dentro del montaje según un patrón de ordenación aleatorio. Se realizaron tres series iguales de cada montaje y se replicaron los muestreos. Las concentraciones de néctar fueron medidas y confirmadas con un refractómetro (ATAGO, Master-53T y Master-4T, Brix 0,0% a 53,0% y 45,0% a 82,0% respectivamente). El registro de los patrones de forrajeo se realizó en cinco momentos de 45 minutos continuos (iniciando a las 7:00, 9:00, 12:00, 14:00 y 16:00 horas) durante cuatro días cada mes en septiembre, octubre y diciembre de 2016 y febrero de 2017. Los registros de las tres series se grabaron simultáneamente con videocámaras JVC GC-PX100 (resolución 640×360, velocidad de 60 cuadros por segundo). Cada día, los bebederos se presentaron a los individuos una hora antes de iniciar el registro, para que de esta manera probaran, distinguieran, y reconocieran la posición de las diferentes concentraciones. Adicionalmente, hay que tener en cuenta que desde antes de la ejecución de los muestreos, se encontraban otros bebederos permanentes en el área (a más de 10 m del ensayo), cuya concentración osciló entre 18–20%.

Patrones de forrajeo.- Un colibrí al llegar a un montaje pudo consumir de uno o varios bebederos, es decir, que un individuo que visitó dos bebederos realizó dos visitas. Cada visita se subdividió en tomas, se consideró como una toma desde el momento en que el individuo ingresó su pico a la boquilla del bebedero

Tabla 1. Características de las especies más comunes en la zona registradas e incluidas en los muestreos. Los niveles de abundancia se dividen en Alto, Medio y Bajo. La variación de la abundancia hace referencia a si la especie permanece todo el tiempo en el área (Constante) o presenta cambios debido a migraciones locales o ausencia en bebederos (Variable). El nivel jerarquía está determinado por resultados de análisis jerárquicos bayesianos y cantidad de interacciones de las especies en la zona: Bajo (especies con pocas interacciones o alta cantidad de derrotas); Medio (niveles variables de agresión, pero que no alcanzan rangos altos de las jerarquías); Alto (especies muy agresivas, alta cantidad de victorias y niveles altos en la jerarquía). Estrategia típica de forrajeo: Territorial (defiende activamente un recurso); Oportunista (ocasionalmente defiende, pero varían según las distribuciones de flores y los competidores); Ruterio (se desplaza en ruta por varios recursos sin defenderlos). Estrato típico de forrajeo: Sotobosque (forrajea en estratos bajos de vegetación, casi siempre menor a 3 metros de altura), Dosel (forrajea en el estrato alto de la vegetación); Intermedio (estrato entre el sotobosque y dosel); Múltiple (usa dos o más niveles previamente descritos). Grado especificidad en flores: Generalista (aprovecha cualquier recurso floral presente en el área); Intermedio (usa varios recursos florales, pero de una limitada cantidad de especies); Especialista (por su morfología de pico es estricto en el consumo de flores).

Abreviatura	Especie/Sexo	Masa (g) Del Hoyo et al. 1992 y Billerman et al.	Masa (g) Rico-Guevara et al. Datos no publ.		N	Longitud total cm. (Ayerbe Quiliones 2015)	Clímen total mm. (Ayerbe Quiliones 2015)	Habitat (Billerman et al. 2022)	Abundancia (Téllez-Colmenares et al. en prep.)	Variación abundancia en el periodo de muestreo	Nivel jerarquía (Téllez-Colmenares et al. en prep.)	Elevación (m) (Ayerbe Quiliones 2022)	Estrategia típica de forrajeo	Estrato típico de forrajeo	Grado especificidad en flores (Fernandes Datos no publ.)
			X	DE (σ)											
SCY	<i>Saucerottia cyanifrons</i>	5	4,93	0,36	79	9	18	Bosques abiertos, bordes de bosques húmedos subtropicales, zonas de claros en matrices de arbustos, hábitats abiertos secos, jardines y áreas cultivadas.	Alta	Constante	Bajo	400-2100	Oportunista	Múltiple	Generalista
ATZ	<i>Amazilia tzacatl</i>	5	5,1	0,36	55	9	20	Áreas variadas incluidos claros, jardines, bordes de bosque y algunos bosques secundarios.	Alta	Constante	Bajo	0-1900	Oportunista	Múltiple	Generalista
CCY	<i>Colibri cyanotus</i>	4,8-5,3	5,44	0,4	23	9,3	20	Bordes de bosque montano, claros y pastizales con árboles.	Media	Variable	Medio	600-3200	Oportunista	Múltiple	Intermedio
PGU	<i>Phaethornis guy</i>	6	6,51	0,77	5	12,5	43	Sotobosque de bosques montanos, bordes de bosque y bosques secundarios altos adyacentes.	Baja	Constante	Bajo	600-2200	Ruterio	Sotobosque	Especialista
CDE	<i>Colibri delphinae</i>	5,5-8,0	6,82	0,55	30	10,5	18	Dosel y bordes de bosque húmedo, vegetación secundaria alta, hábitats semiabiertos como plantaciones de café y claros en zonas de arbustales.	Baja	Variable	Alto	600-2600	Territorial	Múltiple	Intermedio
CBUh	<i>Chalybura buffoni</i> Hembra	5,9-6,9	5,89	0,35	16	11	25	Bosques secos, nublados y húmedos, bordes de bosque, cafetales, hábitats semiabiertos y de crecimiento secundario.	Baja	Variable	Medio	0-1800	Oportunista	Intermedio	Intermedio
CBUm	<i>Chalybura buffoni</i> Macho	6,0-7,3	7,17	0,48	93	11	25		Media	Variable	Alto	0-1800	Territorial	Intermedio	Intermedio
ANIH	<i>Anthracothorax nigricollis</i> Hembra	6,0-7,1	7,9	0,63	15	10,5	25	Vegetación abierta con presencia de arbustos y árboles dispersos, parques y jardines en áreas pobladas, plantaciones agrícolas, bordes de bosques, bordes de ríos, bordes de caminos y otros paisajes fragmentados y degradados.	Media	Variable	Medio	0-2000	Oportunista	Dosel	Intermedio
ANIm	<i>Anthracothorax nigricollis</i> Macho	6,9-7,5	7,92	0,49	226	10,5	25		Media	Variable	Alto	0-2000	Territorial	Dosel	Intermedio
CCO	<i>Colibri coruscans</i>	5,8-8,5	8,64	0,72	99	13	25	Bordes de bosque, zonas de bosque abierto, jardines, cultivos, subpáramo y páramo.	Media	Variable	Alto	1200-3600	Territorial	Múltiple	Intermedio

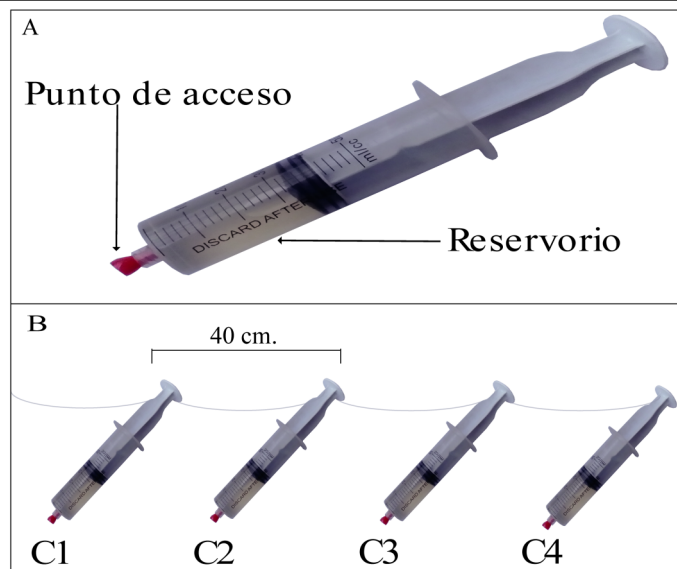


Figura 1. (A) Detalle del tipo de bebedero artificial empleado en el presente estudio señalando sus partes (B) Especificaciones sobre la organización del montaje y el espaciado entre bebederos; C1, C2, C3 y C4 corresponden cada una a concentraciones diferentes, según la disposición aleatoria establecida para cada día de grabación.

para tomar el néctar hasta el momento en que lo retiró; es decir, una visita puede constar de una o más tomas. De cada visita se obtuvieron datos de duración y número de tomas. Por otro lado, el consumo general volumétrico se cuantificó midiendo el volumen de néctar restante en cada bebedero al finalizar el intervalo de grabación, es decir, se obtuvo un dato por bebedero e intervalo de 45 minutos. Para cuantificar el consumo calórico se consideró que 1 grado brix equivale a 1g de sacarosa en 100g (o ml) de solución.

Competidores: Para analizar las posibles diferencias comportamentales por competencia, los datos de visitas y tomas fueron organizados en dos grupos dependiendo de la ausencia o presencia de competidores: 1) Visita de escogencia libre (sin interferencia) - VEL: Al iniciar la visita el individuo tenía todas las opciones libres y mientras consumía no era molestado por otro colibrí ni por abejas. 2) Visita con interferencia - VIN: Casos en los cuales el primer individuo que llegaba al montaje (individuo focal) podía elegir entre todas las opciones y luego sufría una o varias interrupciones debido a la llegada o ataque de otros colibríes.

Síntesis forrajeo: Por lo tanto, para caracterizar los patrones de forrajeo se cuantificó el uso del recurso mediante las siguientes variables: 1) Cantidad o número de visitas (de VEL y VIN, por concentración y por especie/sexo); 2) Consumo general volumétrico y calórico, consumo mensual (discriminando por concentración); 3) Tiempo de visita (duración) y 4. Número de tomas por visita (cantidad de veces que el individuo accede a la boquilla de un bebedero), estas dos últimas se evaluaron según la concentración del recurso, la especie/sexo y la hora. La temporalidad y los sets de datos con o sin competidores son categorías para la descripción del forrajeo.

Análisis estadísticos.-Todos los análisis presentados se llevaron a cabo en el programa R 4.1.2 (R Core Team 2020) con los paquetes "stats", "dplyr" (Wickham *et al.* 2021) y "ggplot2" (Wickham 2016). Previo a la aplicación de pruebas estadísticas se evaluaron los criterios de homocedasticidad y probabilidad de procedencia de una distribución normal para los datos.

Número de visitas y consumo general: Se analizó el consumo general de néctar de todas las especies en términos de mililitros y de consumo calórico. Luego se analizaron los datos de cada concentración en términos de consumo total y mensual, para ello se realizaron análisis de varianza (ANDEVA) no paramétricos de una vía (test de Kruskal-Wallis). Además, se establecieron comparaciones pareadas empleando la prueba de suma de rangos de Wilcoxon para la variable dependiente (consumo total) en función de la concentración.

Se realizaron análisis descriptivos (composición y distribución de variables; complementado con histogramas y gráficos de barras) de la variable dependiente número de visitas, discriminando por set de datos (VEL y VIN), por concentración y por especie (variables independientes). Complementariamente, se hizo una comparación por medio de una prueba χ^2 ("ji cuadrado") de las observaciones de sumatoria de visitas por especie entre los grupos VEL y VIN.

Tiempo de visita y número de tomas: para las otras dos variables dependientes, tiempo de visita y el

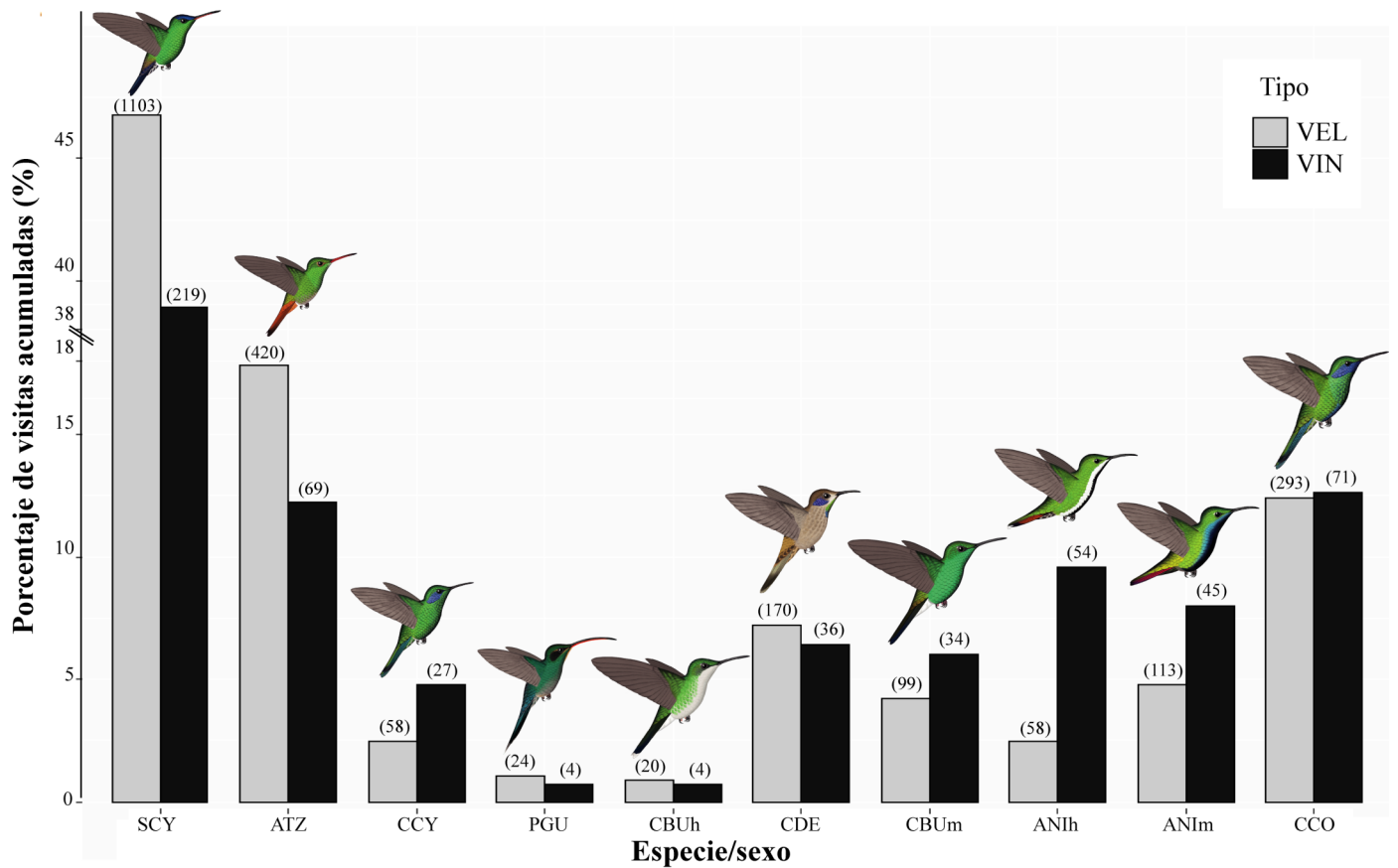


Figura 2. Proporción acumulativa de las visitas de todo el muestreo registradas para cada especie o sexo respecto a cada set de datos (VEL - visita de escogencia libre y VIN- visita con interferencia). Sobre cada barra se presenta la sumatoria de las visitas registradas. Las especies están ordenadas de menor a mayor masa corporal (Del Hoyo *et al.* 1999 y Billerman *et al.* 2022). Para los códigos (o abreviaturas) de especie y/o sexo, véase Tabla 1. Ilustraciones colibríes: Fernando Ayerbe Quiñones.

número de tomas, se evaluó el efecto sobre estas de la concentración del recurso, la especie y la hora, por medio de análisis de varianza ANDEVA no paramétricos de una vía (test de Kruskal-Wallis) y de dos vías. Finalmente, para las dos primeras variables (concentración del recurso y especie) se realizaron comparaciones pareadas empleando la prueba de suma de rangos de Wilcoxon, con ajuste del valor-*p* (*P*) mediante el método de Benjamini & Hochberg (1995).

Resultados

Número de visitas.- Se registraron y validaron 2.921 visitas a los bebederos. En el grupo VEL se incluyeron 2.358, con un promedio de duración de la visita de $7,78 \pm 7,46$ segundos (mediana=5,78 s). Por otra parte, en el grupo VIN se registraron 563 visitas, con tiempo promedio de duración de $12,08 \pm 10,15$ segundos

(mediana=10,40 s).

Las especies más pequeñas acumularon el mayor porcentaje de visitas, especialmente en ausencia de competidores, *S. cyanifrons* reportó el 46,78% en datos VEL y 38,9% en datos VIN, seguida de *A. tzacatl* (VEL: 17,81%; VIN: 12,26%). Por el contrario, las especies más grandes (*C. coruscans*, *C. buffoni* machos y *A. nigracollis* ambos sexos) presentaron un número intermedio de visitas, pero los registros fueron más frecuentes en presencia de competidores (VIN, Fig. 2). Las hembras de *C. buffoni* y *P. guy* fueron los dos grupos con menor proporción total de llegadas, cada uno registró valores del 1% o menos en cada set de datos (Fig. 2).

Consumo general.- En cuanto al consumo de néctar, éste cambió en función de la concentración de azúcar en el néctar (volumen consumido (ml)): Kruskal-Wallis

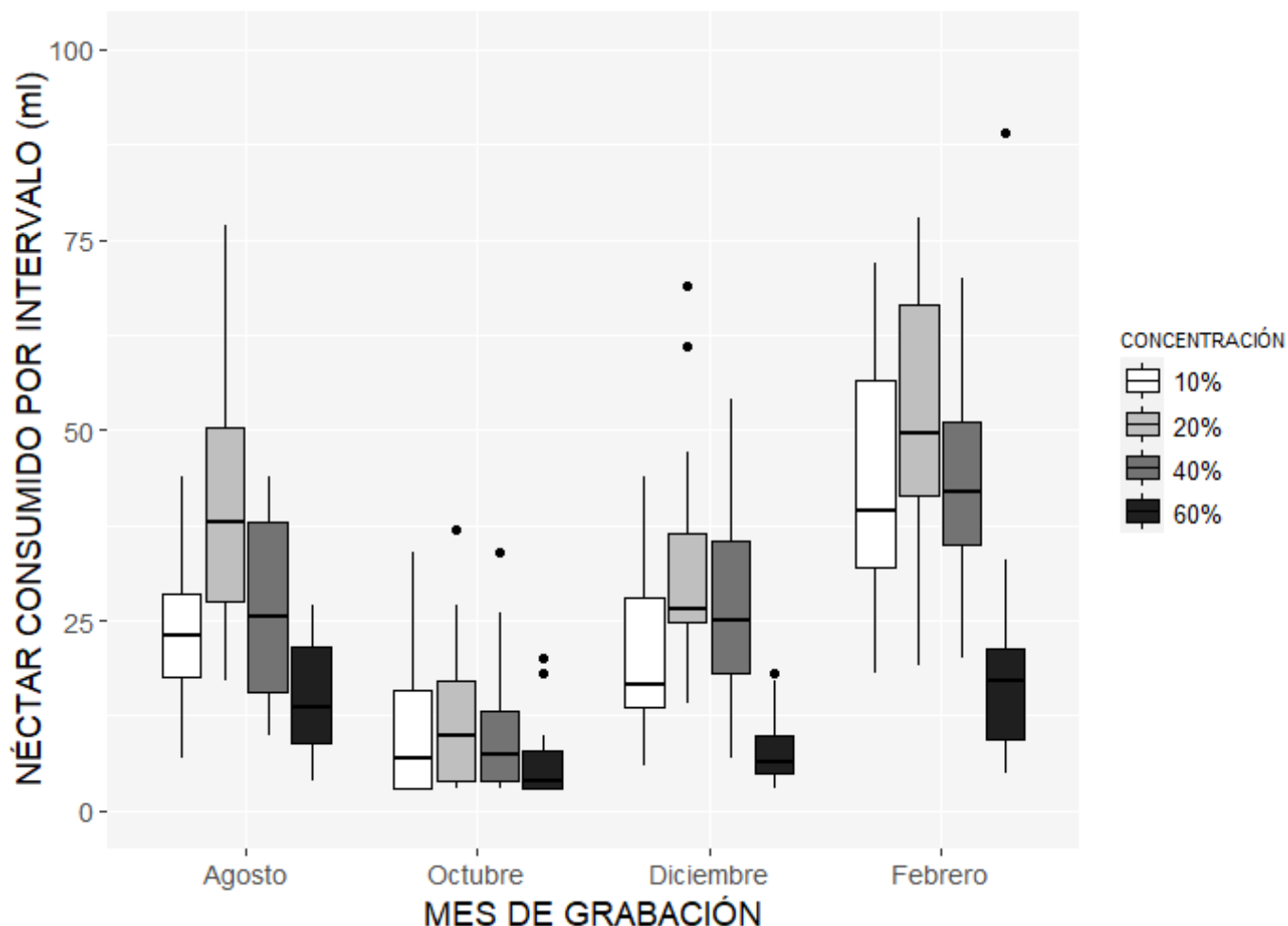


Figura 3. Consumo promedio volumétrico general (VEL - visita de escogencia libre y VIN- visita con interferencia, todas las especies) por intervalo y réplica diferenciando los meses de grabación y las distintas concentraciones de néctar. Se señala la mediana en cada elemento del box-plot. *Valores semejantes entre las muestras con néctar del 10% y 40% (Wilcoxon= 0,42). Entre los meses el consumo volumétrico varió significativamente en función de la concentración (Kruskal-Wallis $\chi^2=116,810$, $gl=3$, $P<0,001$).

$\chi^2=65,421$, $gl=3$, $P<0,001$; calorías consumidas (cal): Kruskal-Wallis $\chi^2=100,320$, $gl=3$, $P<0,001$). Todas las concentraciones difirieron entre sí en cuanto a volumen y calorías consumidas (Wilcoxon $<0,05$). Con respecto al volumen, la preferencia fue mayor en la concentración del 20% y menor en la del 60% y se presentaron valores semejantes entre las muestras con néctar del 10% y 40% (Fig. 3; Wilcoxon= 0,42). Sin embargo, al evaluar las calorías aportadas por la cantidad de néctar consumido, se presentó un consumo calórico mayor en la concentración de 40%, seguido por 20 y 60%, que no presentaron diferencias significativas (Wilcoxon= 0,87) y en último lugar la de 10% (Fig. 4).

Así mismo, entre los meses evaluados, el consumo

volumétrico varió significativamente en función de la concentración (Kruskal-Wallis $\chi^2=116,810$, $gl=3$, $P<0,001$; Fig. 3), tal como ocurrió con el consumo general calórico (Kruskal-Wallis $\chi^2=98,073$, $gl=3$, $P<0,001$; Fig. 4), siendo mayor en febrero y menor en octubre, aunque el comportamiento según la concentración se mantuvo constante entre meses. El número de visitas varió en función de cada concentración (Kruskal-Wallis $\chi^2=21,687$, $gl=3$, $P<0,001$), de igual forma, la concentración de 10% registró un menor aprovechamiento y se diferenció de las demás (Wilcoxon $<0,05$).

Tiempo de visita.- Considerando los datos de escogencia libre (VEL), el tiempo de visita de todas las especies-sexos en cada concentración fue

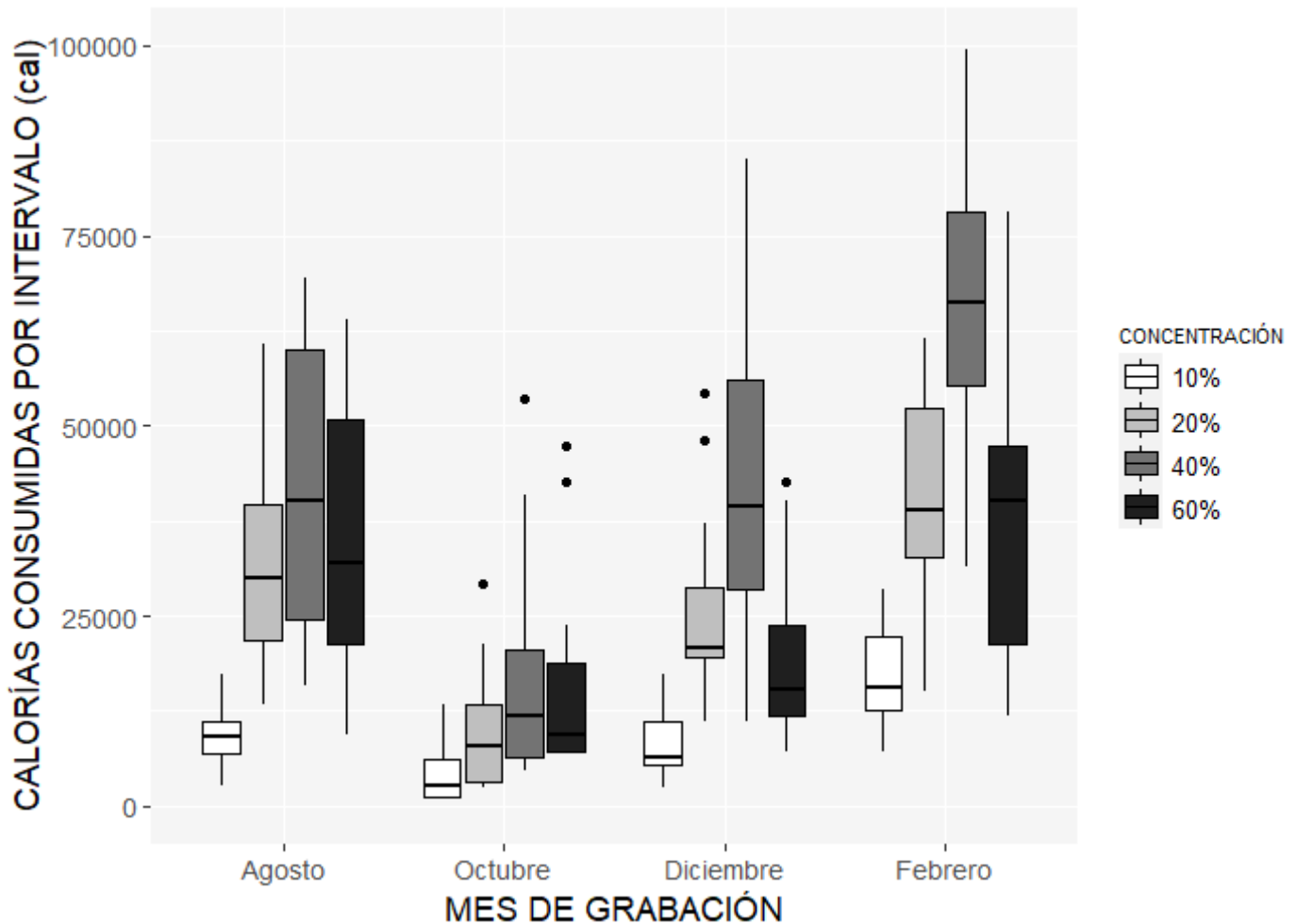


Figura 4. Calorías promedio consumidas (VEL - visita de escogencia libre y VIN- visita con interferencia, todas las especies) por intervalo diferenciando los meses de grabación y las distintas concentraciones de néctar. Se señala la mediana en cada elemento del box-plot. *Valores semejantes entre las muestras con néctar del 20% y 60% (Wilcoxon= 0,87). Entre los meses el consumo calórico varió significativamente en función de la concentración (Kruskal-Wallis $\chi^2=98,073$, $gl=3$, $P<0,001$).

significativamente diferente (Kruskal-Wallis $\chi^2=112,420$, $gl=3$, $P<0,001$). La concentración de 10% fue la que presentó menores tiempos de visitas (10%: $5,2 \pm 5,6$ s; 20%: $8,1 \pm 7,1$ s; 40%: $8,8 \pm 7,8$ s; 60%: $8,5 \pm 8,1$ s) y fue la única concentración que evidenció diferencias significativas con las otras tres (Wilcoxon $<0,001$). En cuanto a VIN, si bien la concentración también influyó en el tiempo de visita (Kruskal-Wallis $\chi^2=14,324$, $gl=3$, $P<0,01$), en todas las concentraciones la duración promedio de visita fue mayor que para VEL (10%: $9,7 \pm 9,2$ s; 20%: $11,3 \pm 8,6$ s; 40%: $12,6 \pm 9,6$ s; 60%: $14,3 \pm 12,3$ s) y sólo se presentaron diferencias entre la concentración de 10% y las dos mayores (40% y 60%; Wilcoxon $<0,01$).

De la misma forma, entre especies-sexos se presentaron diferencias significativas en la duración de

las visitas VEL (Kruskal-Wallis $\chi^2=54,106$, $gl=9$, $P<0,001$). Las hembras de *A. nigricollis* fueron el único grupo en presentar un promedio de tiempo de visita mayor a 10 segundos (11,7 segundos). Según la comparación pareada de Wilcoxon (Tabla 2), aquellas especies con tiempos de visita más semejantes fueron *S. cyanifrons* y los machos de *C. buffoni* (0,953); *C. cyanotus* con las dos especies anteriormente mencionadas y con *C. coruscans* (0,959); y *P. guy* con las hembras de *C. buffoni* y *C. delphinae* (cada una con valor de 0,959). Por el contrario, las especies-sexos con mayor grado de discrepancia en el tiempo de visita fueron *A. tzacatl* y las hembras de *A. nigricollis* (Wilcoxon $<0,001$), esta última también presentó un patrón significativamente diferente a varias de las especies registradas; *C. delphinae* aparte de diferir con *C. cyanotus* lo hace con la otra especie

Tabla 2. Análisis comparativo del tiempo de visita entre especies/sexos por medio de comparaciones pareadas de los valores de probabilidad de la prueba de suma de rangos de Wilcoxon (*Wilcoxon<0,05; ** Wilcoxon<0,01; y *** Wilcoxon<0,001). Se incluyen datos de visita de escogencia libre (VEL; matriz triangular inferior) y visita con interferencia (VIN; matriz triangular superior). Se muestra el promedio y mediana de cada grupo. Para los códigos (o abreviaturas) de especie y/o sexo, véase Tabla 1.

	SCY	ATZ	CCY	PGU	CBUh	CDE	CBUm	ANIH	ANIm	CCO	\bar{x} / Mediana	n
SCY	-	0,226	0,97	0,97	0,423	0,4	0,423	0	0,23	0,23	9,83 / 7,82	219
ATZ	0,241	-	0,62	0,97	0,623	0,97	0,995	0,29	0,97	1	12,20 / 11,50	69
CCY	0,959	0,673	-	0,97	0,623	0,62	0,623	0,23	0,62	0,62	10,69 / 5,78	27
PGU	0,235	0,112	0,32	-	0,623	0,97	0,974	0,62	0,97	0,97	10,36 / 12,05	4
CBUh	0,188	0,111	0,27	0,96	-	0,68	0,623	1	0,97	0,68	14,84 / 14,88	4
CDE	<0,001	<0,001	0,04	0,96	0,858	-	0,974	0,42	0,97	0,97	12,81 / 10,64	36
CBUm	0,953	0,709	0,96	0,27	0,23	<0,01	-	0,42	0,97	1	13,12 / 11,39	34
ANIH	<0,001	<0,001	0,02	0,46	0,858	0,24	<<0,05	-	0,62	0,42	17,19 / 14,61	54
ANIm	0,241	0,103	0,55	0,57	0,365	0,2	0,358	0,04	-	0,97	13,87 / 12,98	45
CCO	0,858	0,323	0,96	0,32	0,235	<0,01	0,86	<0,01	0,42	-	13,46 / 9,66	71
\bar{x} / Mediana	7,49 /	6,71 /	7,88 /	10,03 /	10,17 /	9,58 /	7,55 /	11,7 /	8,66 /	8,01 /		
	5,55	4,4	5,68	8,01	9,75	8,5	5,62	10,9	6,83	5,75	-	-
n	1103	420	58	24	20	170	99	58	113	293	-	-

del mismo género (*C. coruscans*), también con *S. cyanifrons*, *A. tzacatl* y con machos de *C. buffoni*.

En las visitas VIN, igualmente, el tiempo de visita varió en función de la especie-sexo (Kruskal-Wallis $\chi^2=25,579$, gl= 9, $P<0,01$). Sin embargo, en este set de datos únicamente se registraron diferencias significativas entre *S. cyanifrons* y las hembras de *A. nigricollis* (Wilcoxon<0,01); para el resto de especies la semejanza entre categorías fue bastante alta, donde la mayor semejanza se presentó entre *A. tzacatl*, *P. guy* y los machos de *A. nigricollis* (Tabla 2).

Complementariamente, el tiempo de visita varió levemente por influencia conjunta de la concentración y la especie-sexo (ANDEVAs dos vías), pero los resultados no son estadísticamente significativos ($F=1,422$; $P=0,074$. Anexo 1). En los datos VEL, algunas especies-sexo presentaron tiempos similares en todas las concentraciones, aunque con una ligera baja en el tiempo de visita en la concentración de 10%. Los individuos de *C. delphinae* y *C. cyanotus* registraron adicionalmente un bajo tiempo de visita de la

concentración más alta (promedio bajo aunque para la segunda especie los datos contaron con alta variación). Por otro lado, las hembras de *A. nigricollis* además de bajo tiempo de consumo en 10%, presentaron una alta duración de visita en la concentración de 40%. Los individuos de *P. guy* visitaron por más tiempo la concentración de 60% (el promedio de visita fue el más alto de todas las especies, aunque la variabilidad fue amplia). De manera contraria, las hembras de *C. buffoni* registraron tiempos elevados de visita en la concentración de 10% (con pocos datos) y 40%, con un bajo tiempo en la concentración de 20% (Anexo 1).

El mismo comportamiento se presentó en las visitas VIN, el tiempo de visita en *S. cyanifrons* aumentó por lo general gradualmente a medida que la concentración fue mayor, de igual manera ocurrió con las hembras de *A. nigricollis*, aunque la diferencia entre el tiempo de visita de 40% y 60% no fue significativa estadísticamente ($F=1,206$; $P=0,226$. Anexo 2). Además, *A. tzacatl* fue la única especie con tiempos de visita semejantes entre concentraciones.

Las hembras de *C. buffoni* e individuos de *P. guy* presentaron un consumo elevado de 10% y 20%. Por otro lado, *C. delphinae* y *C. cyanotus* se destacaron por el bajo tiempo de consumo en el alimento a 10%; y la otra especie del género, *C. coruscans*, por la preferencia en tiempo de visita por el néctar a 40%. Los machos de *A. nigricollis* presentaron elevado tiempo de consumo en 60%, seguida por la concentración de 10%; mientras tanto los machos de *C. buffoni* registraron mayor tiempo en el alimento a 20% y luego 60% (Anexo 2). Por otro lado, en ninguno de los ensayos el tiempo de visita fue susceptible a la temporalidad diaria (VEL: Kruskal-Wallis $\chi^2=3,821$, $gl=4$, $P=0,431$; VIN: Kruskal-Wallis $\chi^2=8,156$, $gl=4$, $P=0,086$).

Tomas.- El número de tomas VEL varió dependiendo de la concentración (Kruskal-Wallis $\chi^2=22,532$, $gl=3$, $P<0,001$). Se observó que en la concentración de 10% solo se presentó una toma por visita y difirió con respecto a las tres concentraciones restantes (dos tomas). Por otro lado, en el número de tomas VIN no se presentaron diferencias entre concentraciones (Kruskal-Wallis $\chi^2=4,670$, $gl=3$, $P=0,198$).

Entre especies también se presentaron diferencias en el número de tomas VEL (Kruskal-Wallis $\chi^2=53,947$, $gl=9$, $P<0,001$) y VIN (Kruskal-Wallis $\chi^2=28,676$, $gl=9$, $P<0,001$). Para el primer caso, los machos de *A. nigricollis* registraron un mayor número de tomas (Tabla 3), separándose del resto de especies-sexos, y no presentaron diferencias significativas con las hembras de su propia especie. La especie *C. coruscans* reportó variación respecto a la mayoría (5 de las 9 especies o sexos evaluados). Por el contrario, las especies-sexos que presentaron un patrón semejante en el número de tomas fueron las hembras de *C. buffoni* y *P. guy* (Wilcoxon=1,00), los machos de *C. buffoni* y *A. tzacatl*, *C. cyanotus* y *C. delphinae* (Wilcoxon=0,968), y el mismo *C. cyanotus* con hembras de *A. nigricollis* (Wilcoxon=0,912).

Complementariamente, entre intervalos de horas de grabación no se presentó variación del número de tomas VEL (Kruskal-Wallis $\chi^2=5,669$, $gl=4$, $P=0,225$), ni tampoco en las VIN (Kruskal-Wallis $\chi^2=10,382$, $gl=4$, $P<0,05$).

Discusión

Las decisiones de visita de un recurso se condicionan por la calidad y cantidad de la recompensa y la probabilidad de acceder al recurso (e.g., Pyke 1978); sin embargo, los colibríes también emplean recursos no óptimos. Por lo tanto, la preferencia de cada especie o individuo (Bateson & Kacelnik 1998), regula el patrón de forrajeo (o visita de los recursos). Igualmente, en el área intervenida del Centro de Investigación Colibrí Gorriazul y alrededores, las aves modifican sus comportamientos de alimentación y exploración (Marzluff *et al.* 2001).

Patrones de forrajeo.- Visitas, preferencia y consumo:

Se espera que al acceder a los recursos de alimentación los individuos prefieran el que ofrece mayor recompensa y beneficio neto (Roberts 1996, González-Gómez & Vásquez 2006, Bacon *et al.* 2010). En este estudio, el consumo general volumétrico y calórico del ensamblaje fue menor en 60% y 10% y mayor en las concentraciones intermedias, 20% en el análisis volumétrico y 40% en consumo calórico.

La preferencia general obtenida a partir del número total de visitas fue más alta en la concentración de 20%, tal como ocurre en otros estudios de ensamblajes de colibríes (Ruschi 1953, Teixeira *et al.* 2012), seguida luego por las concentraciones más altas y en último lugar por la más baja (10%), análogo a lo encontrado en nectarívoros paseriformes del género *Nectarinia* por Lotz & Nicolson (1996). Este resultado es consistente con el hecho de que concentraciones cercanas a 20% son las más frecuentes en las flores ornitófilas (Percival 1974, Baker 1975, Stiles & Freeman 1993, Leseigneur & Nicolson 2009); además, es acorde a que la calidad de néctar artificial es semejante a la ofrecida en el período previo al experimento y presente en los bebederos vecinos, por ende los colibríes pueden estar acostumbrados a consumir el recurso en esa concentración (Ruschi 1953, Bacon *et al.* 2010).

En este caso, a pesar de tener recursos con mayor concentración (40% y 60%), los individuos no siempre eligieron concentraciones de mejor calidad (contrario a Stiles 1976, Tamm & Gass 1986) y no consumieron

Tabla 3. Análisis comparativo del número de tomas entre especies/sexos por medio de comparaciones pareadas de los valores de probabilidad de la prueba de suma de rangos de Wilcoxon (*Wilcoxon<0,05; ** Wilcoxon<0,01; y *** Wilcoxon<0,001). Se incluyen datos de escogencia libre (VEL; matriz triangular inferior) y visita con interferencia (VIN; matriz triangular superior). Se muestra el promedio y mediana de cada grupo. Para los códigos (o abreviaturas) de especie y/o sexo, véase Tabla 1.

	SCY	ATZ	CCY	PGU	CBUh	CDE	CBUm	ANlh	ANlm	CCO	\bar{x} / Mediana	n
SCY	-	0,102	0,102	0,857	0,857	1	1	0,036	0,027	0,857	2,8 / 2	219
ATZ	0,075	-	0,79	0,611	0,857	0,3	0,3	0,424	0,274	0,133	3,1 / 3	69
CCY	0,81	0,328	-	0,469	0,857	0,172	0,177	0,857	0,857	0,103	3,7 / 3	27
PGU	0,452	0,857	0,424	-	0,857	0,857	0,857	0,469	0,388	0,926	2,3 / 2	4
CBUh	0,566	0,857	0,461	1	-	0,857	0,857	0,806	0,697	0,806	2,8 / 2,5	4
CDE	0,776	0,152	0,968	0,425	0,496	-	1	0,102	0,062	0,857	2,7 / 2	36
CBUm	0,438	0,968	0,436	0,857	0,857	0,424	-	0,102	0,062	0,857	2,6 / 3	34
ANlh	0,655	0,255	0,912	0,424	0,451	0,857	0,424	-	0,857	0,062	3,9 / 4	54
ANlm	<0,001	<0,001	0,05	<0,05	0,05	<0,01	<0,001	0,086	-	0,038	4,2 / 4	45
CCO	<0,001	0,217	0,045	0,857	0,857	<0,01	0,436	0,05	<0,001	-	2,7 / 2	71
\bar{x} / Mediana	1,8 / 1	1,7 / 1	1,8 / 1	1,4 / 1	1,6 / 1	1,9 / 1	1,7 / 1	2,0 / 1	2,7 / 2	1,8 / 1	-	-
n	1103	420	58	24	20	170	99	58	113	293	-	-

mayor volumen de estas. A partir de lo que se conoce hasta ahora sobre la mecánica de extracción de néctar por micro-bombeo no hay modelos matemáticos sobre la preferencia de néctar, pero se sugiere que las restricciones físicas sean las principales determinantes de la relación polinizador-concentración de néctar (Rico-Guevara *et al.* 2015). Pero también se espera que los colibríes no siempre prefieran las concentraciones más altas, sino aquella en la que se maximice la absorción de energía y en la cual el costo mecánico por obtenerla sea bajo (*e.g.*, Tamm & Gass 1986), buscando mantener un costo-beneficio entre lo que cuesta extraer el néctar y el retorno energético obtenido. La recompensa óptima puede no obtenerse cuando el colibrí consume el néctar más concentrado, pues algunas propiedades del líquido como la densidad, la viscosidad y el volumen pueden representar dificultades para moverlo mecánicamente tanto en la lengua como en el pico (Heyneman 1983, Rico-Guevara 2014), e incluso para procesarlo y digerirlo (Beuchat *et al.* 1990, McWhorter & Martínez del Rio 2000, Suarez & Gass 2002).

Tiempo en visita y tomas: Las características generales del patrón de forrajeo que se presentaron en esta investigación (duración de visita y número de tomas) presentaron alta variabilidad en los dos grupos de datos (VEL y VIN) como se muestra en las Tablas 2 y 3. Además, el tiempo de visita promedio general (VEL= 7,78 s; VIN= 12,08 s) de las especies estudiadas en vida libre fue mayor a lo reportado en estudios previos (Broom 1976, Pike 1978, Collins 2008), únicamente asemejándose a los resultados de Wolf & Hainsworth (1977) en experimentos en condiciones de laboratorio. La duración considerablemente alta encontrada pudo deberse parcialmente a la longitud corta del acceso al bebedero –análogo a una corola corta– haciendo más fácil el contacto con el néctar y por ende permite mayor ingesta (Temeles & Roberts 1993, Collins 2008), y a la elevada cantidad de néctar disponible para consumo (Montgomerie 1984), que a su vez está ligado a la recompensa total de azúcar (Fenster *et al.* 2006). En contraposición, el número de tomas halladas fue muy bajo respecto a lo encontrado en flores y bebederos por Broom (1976) y Bacon *et al.* (2010), la diferencia considerable con respecto a flores

puede explicarse parcialmente a que la recompensa volumétrica de néctar en bebederos tipo jeringa es mucho más alta que en las flores (Carpenter 1987), y por lo tanto el colibrí puede continuar ingiriendo sin necesidad de cambiar de punto de alimentación. En presencia de competidores, varias de las especies o sexos subordinados aumentaron en mayor proporción el número de tomas (*A. tzacatl*, *C. cyanotus* y las hembras de *A. nigricollis*), es probable que en cercanía de otro competidor el estado de alerta para evitar ser atacados conlleve a mayor cantidad de interrupciones (F.G Stiles, com. pers).

La preferencia general del ensamblaje por ciertas concentraciones se combina con métodos particulares de acceso al recurso y de aprovechamiento del recurso floral. Por ello, el tiempo de las visitas y las tomas no fueron homogéneas en todas las concentraciones, los bajos valores de duración de la visita en la concentración de 10% pudieron deberse a la baja recompensa energética que genera que los individuos la evadan para optimizar su forrajeo (Baum & Grant 2001). Aunque un tiempo de visita corto también pudo significar la extracción de gran volumen de néctar debido a su baja viscosidad (Baker 1975, Heyneman 1983), una concentración baja requiere tiempos largos y tomas repetidas para extraer una recompensa energética adecuada.

Variación de los patrones de forrajeo por especie-sexo: Los patrones de forrajeo pueden diferir entre especies-sexos inclusive en bebederos artificiales, como señalan Collins (2008), Avalos *et al.* (2012), estos patrones se condicionan por características morfológicas que controlan la habilidad de extraer néctar (*e.g.*, la longitud del pico; Wolf *et al.* 1975, Feinsinger & Colwell 1978) y los requerimientos energéticos, que son dependientes del tamaño corporal (Wolf *et al.* 1975, Wolf & Hainsworth 1977, Brown *et al.* 1978, Beuchat *et al.* 1990; o como proponen Feinsinger *et al.* 1979 del ala y la carga del disco). Dichas particularidades conllevan a tasas de extracción diferenciales de néctar y por ende se espera que variables como la cantidad de visitas, la duración de cada una y el número de tomas sean particulares de cada especie. La variación en la frecuencia de las visitas estuvo ligada a la abundancia

de individuos de cada especie: las especies *S. cyanifrons* y *A. tzacatl* presentaron mayor cantidad de visitas muy probablemente por presentar mayores abundancias en la zona de estudio (Tellez-Colmenares *et al.* en prep.); por el contrario *C. cyanotus* y *P. guy* fueron especies con baja cantidad de individuos, y además subordinadas en la jerarquía de dominancia (Tellez-Colmenares 2018), por lo cual con alta probabilidad fueron segregadas y resultaron probando menor cantidad de bebederos (Justino *et al.* 2012). Estas dos últimas especies pudieron optar por un comportamiento diferente, siendo *C. cyanotus* una especie oportunista, cuyo comportamiento agresivo es ocasional y depende de los contrincantes y del recurso. Por otro lado, *P. guy* como los ermitaños, tiene un comportamiento de "trapliner" o rutero (Colwell 1973, Feinsinger & Chaplin 1975, Gill 1988), en el cual sigue una ruta de forrajeo en un área extensa en búsqueda de recursos (Machado 2009) visitando flores no defendidas que contienen abundante cantidad de néctar de alta calidad (Feinsinger & Colwell 1978, Stiles & Wolf 1979).

En el caso de las especies con dicromatismo sexual evidente, en los datos VEL fueron más frecuentes las visitas de machos que de hembras (análogo a Chalcoff *et al.* 2008), esto pudo deberse a dos factores fundamentales, el primero de ellos que los machos fueran más abundantes en bebederos (Tellez-Colmenares 2018; A.M. Fernandes, com. pers) y por lo tanto, que su cantidad de llegadas a forrajear sea mayor, y/o segundo, que la dominancia competitiva mayor de los machos sobre las hembras pudiera llevar a la exclusión de éstas en presencia de competidores (Tellez-Colmenares 2018).

Especies de tamaño pequeño registraron corta duración de visitas, tal como reporta Broom (1976); además, la eficiencia de extracción de estas especies con pico corto no siempre es mayor en flores con corola corta (análogo a bebederos de acceso corto) por tener mayor cercanía al néctar (Wolf 1978, Temeles *et al.* 2002, Weinstein & Graham 2016, Dalsgaard *et al.* 2021). Las diferencias en el tiempo de consumo de estas especies pudieron también estar relacionadas con su comportamiento oportunista (Mendonca & Anjos 2005, Gómez-Rosas *et al.* 2013),

por medio del cual tratan de compensar el hecho que son frecuentemente atacadas por especies dominantes; por este motivo en los datos VIN, estas especies presentaron disminución en la proporción de visitas respecto a los datos sin competidores (VEL). Por el contrario, algunas especies de mayor tamaño corporal tendieron a visitar los bebederos durante más tiempo (*e.g.*, hembras de *A. nigracollis*, machos de *C. buffoni* y *C. delphinae*), la duración de consumo mayor en algunas especies de pico largo pudo estar sujeta a que estos colibríes tardan más en transportar el néctar en la sección intraoral, ya que el líquido atraviesa distancias superiores que en picos cortos (Rico-Guevara *et al.* 2023). Entre las especies de mayor tamaño, *A. nigracollis* y las especies del género *Colibri*, se presentaron diferencias en el tiempo de visita y cantidad de tomas, esto ocurre entre competidores con requerimientos semejantes, pues la competencia es más intensa (Lyon 1976, Araújo-Silva & Bessa 2010) y resulta conveniente optar por diferentes estrategias de forrajeo. La estrategia de forrajeo empleada también depende de la calidad del néctar (Wolf *et al.* 1972), por ello, entre especies se registraron cambios en la preferencia por determinadas concentraciones (Arizmendi 2001, Fleming *et al.* 2004) y de igual manera fueron afectadas en presencia de competidores. Sin embargo, es necesario tener en cuenta que en condiciones naturales según el tipo de flor varía la tasa de extracción de néctar (Wolf *et al.* 1972), la estandarización de los bebederos del montaje puede favorecer a ciertas especies sobre otras, por ejemplo, aquellas de picos cortos o medios con mayor eficiencia de extracción, lo cual hace que varíen los patrones respecto a condiciones naturales (*e.g.*, respecto a flores con corolas cortas; Stiles 1981).

Variación temporal.- El tiempo en visita y la cantidad de tomas no presentaron susceptibilidad a la hora del día. Esto es contrario a lo que ocurre en flores, donde los colibríes ajustan su forrajeo teniendo en cuenta la variación en la concentración y el volumen del néctar a lo largo del día (Ramírez-Burbano *et al.* 2021), debido al ciclo de producción de las plantas que no es homogéneo en el tiempo y a factores externos que regulan la dinámica de este líquido. En este caso, el patrón de consumo de los colibríes se mantuvo

constante a lo largo del día ya que la fuente de alimento era predecible e inexhaustible. Es importante considerar que los patrones de visita y forrajeo pueden ser ocasionalmente constantes entre individuos (González-Gómez & Vásquez 2006, Gómez-Rosas *et al.* 2013), pero no necesariamente entre especies y en el ensamblaje. Sin embargo, también hay que considerar la variación potencial entre individuos, cada colibrí presenta diferentes niveles energéticos, riesgo de inanición (Bacon *et al.* 2010) y motivación para alimentarse (Krebs 1982, Tobias 1997, Richards 2002), por lo tanto, dado que no se tienen individuos marcados, es imposible realizar aproximaciones en este estudio a partir de datos generales del ensamblaje.

La variación temporal a largo plazo de visitas de colibríes a sus recursos es frecuente en comunidades neotropicales (Gutiérrez *et al.* 2004), por lo general se relaciona con variación de recursos en el ambiente (Gutiérrez *et al.* 2004, Lasprilla & Sazima 2004, Rojas-Nossa 2013, Maglianesi *et al.* 2022), como los eventos de floración (Fraga *et al.* 1997, Machado 2009), época del año (Wolf 1970), que a su vez se relaciona con periodos lluviosos y secos que afectan la estacionalidad de las especies florales. En algunas comunidades altoandinas se ha registrado que el uso de recursos por parte de algunas especies incrementa durante los períodos de floración de las plantas con las cuáles tienen mejor acople (Gutiérrez-Zamora 2008) e incluso está ligado a otras condiciones fisiológicas de los individuos como la muda y la reproducción (Tolosa-Moreno *et al.* 2014). Para el Centro de Investigación Colibrí Gorriazul no se evaluó la floración, pero el consumo mensual de néctar más bajo en bebederos se registró en el período correspondiente a la época lluviosa (octubre–noviembre; Fig. 3). Adicionalmente, se realizó seguimiento a la cantidad de plantas florecidas en los alrededores de la zona de estudio en varias temporadas (N. Tellez, com. pers), y los datos sugieren que los bebederos pueden incrementar su concurrencia por falta de flores. Debido a lo anteriormente mencionado, se esperaría que en época lluviosa sean más abundantes las visitas de colibríes en flores, mientras que en temporada seca abundan más en bebederos (diciembre, febrero e

incluso agosto), sin embargo, estudios a fondo se requieren para corroborar estas hipótesis.

Afectación por competencia.- Se ha demostrado que la presencia de competidores afecta algunas variables de forrajeo, entre ellas la selectividad del alimento (Pimm *et al.* 1985, Sandlin 2000) y la efectividad del forrajeo debido a que se comparte información sobre el recurso (Smith *et al.* 1999, Fernández-Juricic *et al.* 2004). En este caso, el promedio de la duración de VIN, es decir en presencia de otro competidor, fue mayor para el primer individuo en llegar al grupo de bebederos, esto pudo generarse debido a que los dos o más visitantes simultáneos presentaron alta motivación para permanecer consumiendo (Baum & Grant 2001). La respuesta a la interferencia también pudo estar condicionada por las características del competidor, tamaño, jerarquía u otras variables, ya que las especies pueden calibrar sus respuestas de agresividad según sus similitudes o diferencias (Lyon 1976), aunque esto no fue contemplado en el presente estudio. También es probable que los colibríes interpreten la presencia de otros individuos en cercanía como una señal de competencia por explotación y de una posible limitación en los recursos (Stiles & Wolf 1970, Rousseau *et al.* 2014), y en consecuencia aumenten el consumo porque está comprometida una futura posibilidad de acceso. Por otro lado, la presencia del competidor (VIN) produjo mayor número de tomas, comportamiento que pudo ser desencadenado por un mayor estado de alerta y observación de los demás individuos, o debido a que la actividad de búsqueda del recurso por parte de los individuos aumenta a medida que la densidad de aves es mayor (Fernández-Juricic *et al.* 2004). Este aumento en las tomas también pudo ser ocasionado por el incremento de intentos de visita alternativos en varios bebederos, dado que, en presencia de competidores, los individuos disminuyen su eficiencia de forrajeo (Sandlin 2000), equivocándose en sus elecciones, resultando ser más importante el poder consumir cualquier recurso, más que elegir el de preferencia. Adicionalmente, debido a la alta cantidad de individuos, su proximidad en los bebederos y a que los colibríes son animales altamente visuales con aprendizaje por imitación (Altshuler & Nunn 2001), pudo presentarse mayor cantidad de visitas en un

bebedero específico por imitación de intentos anteriores de otros ejemplares.

Conclusiones y recomendaciones

Patrones de forrajeo en la comunidad y por especie.

La estabilidad de los recursos artificiales hace que el tipo de estrategia de los colibríes sea diferente, permitiendo aprovechar durante más tiempo los recursos (alta duración de las visitas se destaca en comparación con otros estudios previos) y cambiando o alejándose poco de la fuente de alimento (número de tomas fue muy bajo). Aun así, la concentración preferida fue cercana a la ofrecida en los demás bebederos de la zona y acorde con lo encontrado en flores ornitófilas (20%). Los patrones de forrajeo difirieron entre especies/sexos, las más abundantes presentaron mayor proporción de visitas (Fig. 2), mientras que las menos abundantes y/o con menor rango jerárquico (Téllez-Colmenares 2018) llegaron en menos ocasiones. Entre las especies de mayor tamaño se presentaron diferencias en el tiempo de visita (Tabla 2) y cantidad de tomas (Tabla 3), estas variaciones pudieron darse para reducir la competencia entre ellas.

Variación temporal.- Las estrategias de forrajeo (tiempo de visita y número de tomas) no cambiaron a lo largo del día, pero sí a largo plazo (entre meses; Figs. 3 y 4). Estos cambios a diferentes escalas sustentan la idea que, a pesar de la estabilidad del recurso artificial, los colibríes también se condicionan por la calidad y cantidad del alimento presente en la zona, por lo cual, pueden estar relacionados con patrones no evaluados como los eventos de floración y las épocas climáticas.

Afectación por competencia.- Así como ocurre en flores, la presencia de competidores altera el patrón de forrajeo, en este caso, llevando a un aumento del promedio de la duración de la visita y mayor número de tomas. Estos comportamientos pueden ser generados por un aumento de la presión por acceder al recurso, lo cual implica mayor motivación para consumir, acompañado de un mayor estado de alerta o disminución de la eficiencia de forrajeo.

Recomendaciones.- Los patrones de forrajeo en esta investigación fueron descritos a nivel del ensamblaje y por especie, sin embargo, se ha demostrado que son más estables a nivel individual, cada animal adopta comportamientos que mantiene a través del tiempo (Stiles 1976, González-Gómez & Vásquez 2006, Gómez-Rosas *et al.* 2013). A su vez estos patrones están regulados por los requerimientos energéticos de cada individuo (Wolf *et al.* 1975), las características morfológicas como el tamaño corporal y variables del pico que regulan el volumen extraído y la eficiencia de extracción (Temeles & Roberts 1993, Temeles 1996), por lo cual se hace necesario incluir estas variables en futuras investigaciones.

Los bebederos del presente experimento fueron modificados para que su semejanza con flores fuese mayor en cuanto a posición y accesos, además fueron estandarizados entre muestras y concentraciones para evitar la incidencia de limitaciones en la toma del recurso. Aun así, sería adecuado considerar otros factores externos que también se han demostrado influyentes en la actividad de forrajeo, es el caso de variables de la posición de los bebederos (Collias & Collias 1968, Miller & Miller 1971) y de su forma: consideraciones de la morfología floral (Hainsworth & Wolf 1972, Stiles 1975, Montgomerie 1984), la amplitud de la corola o diámetro interno (Temeles 1996, Fenster *et al.* 2006, Dudash *et al.* 2011), su longitud y curvatura (Stiles 1975, Temeles *et al.* 2002). Además, en condiciones naturales las características del arreglo floral y su calidad (Gass & Sutherland 1985, Dudash *et al.* 2011, Fenster *et al.* 2015), la disposición de las flores y cercanía entre sí (Fenster *et al.* 2015), la altura (Dudash *et al.* 2011, Fenster *et al.* 2015), entre otros (Wolf 1978), influyen en los patrones de forrajeo y han demostrado ser determinantes.

Por último, la grabación con cámaras de alta velocidad es un aspecto novedoso que permite realizar análisis a detalle y percibir variaciones sutiles en las características de forrajeo de los colibríes, y la posibilidad de contar con varias réplicas de los montajes permitió dar más solidez a los análisis estadísticos. Se recomienda emular experimentos equivalentes a los presentados aquí en flores y a una escala de grabación macro para poder medir

eficiencia de consumo de néctar a diferentes concentraciones y evaluar su efecto en las estrategias de forrajeo en condiciones silvestres.

Agradecimientos

Agradecemos a Gary Stiles por sus valiosos aportes al manuscrito y Kristina Hurme por apoyar en el desarrollo conceptual y metodológico de la presente investigación; a Fernando Ayerbe por compartir sus ilustraciones; a María Isabel Tellez y Leidy Ocampo por su colaboración en la organización de información en la fase de campo y laboratorio. A todos los colaboradores en el Centro de investigación Colibrí Gorriazul quienes brindaron su ayuda durante la toma de datos: Lorenzo Rico, Magdalena Guevara y toda su familia; sin duda también gracias al apoyo logístico proporcionado por Mary, Lucero y Parmenio. Al semillero del Laboratorio de Ecophysics en Colombia, especialmente a Ana Melisa Fernandes por compartir la evidencia colectada en campo que soporta nuestros datos cualitativos presentados, a colaboradores externos (Alejandro Pinto) y a los revisores anónimos, cuyas contribuciones ayudaron a mejorar el manuscrito.

Literatura citada

- ALTSHULER, D.L. & A.M. NUNN. 2001. Observational learning in hummingbirds. *The Auk* 118:795-799
- ARAÚJO, F.P., A.A.A. BARBOSA & P.E. OLIVEIRA. 2011. Floral resources and hummingbirds on an island of flooded forest in Central Brazil. *Flora* 206: 827-835. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.04.001>
- ARAÚJO-SILVA, L.E. & E. BESSA. 2010. Territorial behavior and dominance hierarchy of Vieillot 1817 (Aves: Trochilidae) on food resources. *Revista Brasileira de Ornitologia* 18: 89-96. <http://hdl.handle.net/11449/42482>
- ARIZMENDI, M.D.C. 2001. Multiple ecological interactions: nectar robbers and hummingbirds in a highland forest in Mexico. *Canadian Journal of Zoology* 79: 997-1006. <https://doi.org/10.1139/z01-066>
- ARIZMENDI, M.C., E. LÓPEZ-SAUT, C. MONTECUBIO-SOLÍS, L. JUÁREZ, I. FLORES-MORENO & C. RODRÍGUEZ-FLORES. 2008. Efecto de la presencia de bebederos artificiales sobre la diversidad y abundancia de los colibríes y el éxito reproductivo de dos especies de plantas en un parque suburbano de la ciudad de México. *Ornitología Neotropical* 19: 491-500.
- AYERBE-QUIÑONES, F. 2015. Colibríes de Colombia. Serie Avifauna Colombiana. Wildlife Conservation Society. Bogotá D.C., Colombia.
- AYERBE-QUIÑONES, F. 2022. Guía Ilustrada de la Avifauna Colombiana. Tercera Edición. Wildlife Conservation Society. Editorial Punto Aparte. Bogotá D.C., Colombia.

- AVALOS, G., A. SOTO & W. ALFARO. 2012. Effect of artificial feeders on pollen loads of the hummingbirds of Cerro de La Muerte, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 60: 65–73. <http://hdl.handle.net/10669/26464>
- BACON, I.E., T.A. HURLY & S. HEALY. 2010. Both the past and the present affect risk-sensitive decisions of foraging rufous hummingbirds. *Behavioral Ecology* 21: 626–632. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq031>
- BAKER, H.G. 1975. Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. *Biotropica* 7: 37–41. <https://doi.org/10.2307/2989798>
- BAKER, H.G., I. BAKER & S.A. HODGES. 1998. Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. *Biotropica* 30: 559–586. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1998.tb00097.x>
- BATESON, M. & A. KACELNIK. 1998. Risk-sensitive foraging: decision making in variable environments. Págs. 297–301 en: Dukas, R. (ed.). *Cognitive Ecology: the evolutionary ecology of information processing and decision making*. University of Chicago. Chicago, Illinois, USA.
- BAUM, K.A. & W.E. GRANT. 2001. Hummingbird foraging behavior in different patch types: simulation of alternatives strategies. *Ecological Modelling* 137: 201–209. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00436-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00436-1)
- BEGON, M., C.R. TOWNSEND & J.L. HARPER. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Reino Unido.
- BENJAMINI, Y. & Y. HOCHBERG. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society Series B* 57: 289–300. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>
- BEUCHAT, C.A., W.A. CALDER III & E.J. BRAUN. 1990. The integration of osmoregulation and energy balance in hummingbirds. *Physiological Zoology* 63: 1059–1081. <https://doi.org/10.1086/physzool.63.6.30152633>
- BILLERMAN, S.M., B.K. KEENEY, P.G. RODEWALD & T.S. SCHULENBERG (EDS). 2022. *Birds of the World* Cornell Laboratory of Ornithology. Disponible en: <https://birdsoftheworld.org/bow/home> [Consultado el 20 de marzo de 2023]
- BLEM, C.R., L.B. BLEM & C.C. COSGROVE. 1997. Field Studies of Rufous Hummingbird Sucrose Preference: Does Source Height Affect Test Results?. *Journal of Field Ornithology* 68: 245–252. <https://www.jstor.org/stable/4514222>
- BLEM, C.R., L.B. BLEM, J. FELIX & J. VAN-GELDER. 2000. Rufous hummingbird sucrose preference: precision of selection varies with concentration. *The Condor* 102: 235–238. <https://doi.org/10.1093/condor/102.1.235>
- BRODIN, A. & C.W. CLARK. 2007. Energy storage and expenditure. Págs. 221–272 en: Stephens, D.W., J.S. Brown, & R.C. Ydenberg. (eds). *Foraging: Behavior and Ecology*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- BROOM, D.M. 1976. Duration of feeding bouts and responses to salt solutions by hummingbirds at artificial feeders. *The Condor* 78: 135–138. <https://doi.org/10.2307/1366944>
- BROWN, G.S. & C.L. GASS. 1993. Spatial association learning by hummingbirds. *Animal Behaviour* 46: 487–497. <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1217>
- BROWN, J.H., W.A. CALDER III & A. KODRIC-BROWN. 1978. Correlates and consequences of body size in nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18: 687–738. <https://doi.org/10.1093/icb/18.4.687>
- CALDER, W.A., L.L. CALDER & T.D. FRAIZER. 1990. The hummingbird's restraint: a natural model for weight control. *Experientia* 46: 999–1002. <https://doi.org/10.1007/BF01940653>
- CAMFIELD, A.F. 2006. Resource value affects territorial defense by Broad-tailed and Rufous hummingbirds. *Journal of Field Ornithology* 77: 120–125. <https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2006.00031.x>
- CARPENTER, F.L. 1987. Food abundance and territoriality: to defend or not to defend?. *American Zoologist* 27: 387–399. <https://doi.org/10.1093/icb/27.2.387>
- CARPENTER, F.L., M.A. HIXON, A. HUNT & R.W. RUSSELL. 1991. Why hummingbirds have such large crops. *Evolutionary Ecology* 5: 405–414. <https://doi.org/10.1007/BF02214157>
- CHALCOFF, V.R., M.A. AIZEN & L. GALETTO. 2008. Sugar preferences of the green-backed firecrown hummingbird (*Sephanoides sephaniodes*): A field experiment. *The Auk* 125: 60–66. <https://doi.org/10.1525/auk.2008.125.1.60>
- COLLIAS, N.E. & E.C. COLLIAS. 1968. Anna's Hummingbirds trained to select different colors in feeding. *The Condor* 70: 273–275. <https://doi.org/10.2307/1366705>
- COLLINS, B.G. 2008. Nectar intake and foraging efficiency: responses of honeyeaters and hummingbirds to variations in floral environments. *The Auk* 125: 574–587. <https://doi.org/10.1525/auk.2008.07070>
- COLWELL, R.K. 1973. Competition and coexistence in a simple tropical community. *The American Naturalist* 107: 737–760. <https://doi.org/10.1086/282872>
- CORTES-CANO, J.S. 2018. Cambios en la interacción planta-colibrí con la presencia de bebederos artificiales: caso de estudio “Finca el Colibrí Gorriazul” (Fusagasugá). Tesis de grado. Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia.
- DALSGAARD, B., P.K. MARUYAMA, J. SONNE, K. HANSEN, T.B. ZANATA, S. ABRAHAMCZYK & A.M. MARTIN GONZÁLEZ. 2021. The influence of biogeographical and evolutionary histories on morphological trait-matching and resource specialization in mutualistic hummingbird-plant networks. *Functional Ecology* 35: 1120–1133. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13784>
- DEL HOYO, J., A. ELLIOTT & J. SARGATAL. 1999. *Handbook of the birds of the world, Volume 5, Barn-owls to Hummingbirds*. Lynx Edicions, Barcelona, España.
- DUDASH, M.R., C. HASSLER, P.M. STEVENS & C.B. FENSTER. 2011. Experimental floral and inflorescence trait manipulations affect pollinator preference and function in a hummingbird-pollinated plant. *American Journal of Botany* 98: 275–282. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000350>
- FEINSINGER, P. & R.K. COLWELL. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18: 779–795. <https://doi.org/10.1093/icb/18.4.779>
- FEINSINGER, P. & S.B. CHAPLIN. 1975. On the relationship between wing disc loading and foraging strategy in hummingbirds. *The American Naturalist* 109: 217–224. <https://doi.org/10.1086/282988>
- FEINSINGER, P., R.K. COLWELL, J. TERBORGH & S.B. CHAPLIN. 1979. Elevation and the morphology, flight energetics, and foraging ecology of tropical hummingbirds. *The American Naturalist* 113: 481–497. <https://doi.org/10.1086/283408>
- FENSTER, C.B., G. CHEELY, M.R. DUDASH & R.J. REYNOLDS. 2006. Nectar reward and advertisement in hummingbird-pollinated *Silene virginica* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany* 93: 1800–1807. <https://doi.org/10.3732/>

- ajb.93.12.1800
- FENSTER, C.B., R.J. REYNOLDS, C.W. WILLIAMS, R. MAKOWSKY & M.R. DUDASH. 2015. Quantifying hummingbird preference for floral trait combinations: the role of selection on trait interactions in the evolution of pollination syndromes. *Evolution* 69: 1113–1127. <https://doi.org/10.1111/evo.12639>
- FERNÁNDEZ-JURICIC, E., J.T. ERICHSEN & A. KACELNIK. 2004. Visual perception and social foraging in birds. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 25–31. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.003>
- FLEMING, P.A., B.H. BAKKEN, C.N. LOTZ & S.W. NICOLSON. 2004. Concentration and temperature effects on sugar intake and preferences in a sunbird and a hummingbird. *Functional Ecology* 18: 223–232. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2004.00818.x>
- FRAGA, R.M., A.E. RUFFINI & D. GRIGERA. 1997. Interacciones entre el picaflor rubí *Sephanoides sephanioides* y plantas del bosque subantártico en el Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *El Hornero* 14: 224–234. http://hdl.handle.net/20.500.12110/hornero_v014_n04_p224
- GASS, C.L. & G.D. SUTHERLAND. 1985. Specialization by territorial hummingbirds on experimentally enriched patches of flowers: energetic profitability and learning. *Canadian Journal of Zoology* 63: 2125–2133. <https://doi.org/10.1139/z85-313>
- GILL, F.B. 1988. Trapline foraging by hermit hummingbirds: competition for an undefended, renewable resource. *Ecology* 69: 1933–1942. <https://doi.org/10.2307/1941170>
- GÓMEZ-ROSAS, L., R. ORTIZ-PULIDO & C. LARA. 2013. Sensibilidad al riesgo durante el forrajeo en los colibríes *Hylocharis leucotis* y *Selasphorus platycercus*. *Huitzil* 14: 7–16. ISSN 1870-7459
- GONZÁLEZ-GÓMEZ, P.L. & R.A. VÁSQUEZ. 2006. A Field Study of Spatial Memory in Green-Backed Firecrown Hummingbirds (*Sephanoides sephanioides*). *Ethology* 112: 790–795. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01223.x>
- GREENBERG, R. 1984. Differences in feeding neophobia in the tropical migrant wood warblers *Dendroica castanea* and *D. pensylvanica*. *Journal of Comparative Psychology* 98: 131–136. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.98.2.131>
- GUTIÉRREZ-ZAMORA, A. 2008. Las interacciones ecológicas y estructura de una comunidad altoandina de colibríes y flores en la cordillera oriental de Colombia. *Ornitología Colombiana* 7: 17–42. <https://asociacioncolombianadeornitologia.org/ojs/index.php/roc/article/view/175>
- GUTIÉRREZ, A., S.V. ROJAS-NOSSA & F.G. STILES. 2004. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos. *Ornitología Neotropical* 15: 205–213.
- HAINSWORTH, F.R. & L.L. WOLF. 1972. Energetics of nectar extraction in a small, high altitude, tropical hummingbird, *Selasphorus flammula*. *Journal of Comparative Psychology* 80: 377–387. <https://doi.org/10.1007/BF00696435>
- HEYNEMAN, A.J. 1983. Optimal sugar concentrations of floral nectars-dependence on sugar intake efficiency and foraging costs. *Oecologia* 60: 198–213. <https://doi.org/10.1007/BF00379522>
- IRWIN, R.E. 2000. Hummingbird avoidance of nectar-robbled plants: spatial location or visual cues. *Oikos* 91: 499–506. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.910311.x>
- JOHNSON, S.D. & S.W. NICOLSON. 2008. Evolutionary associations between nectar properties and specificity in bird pollination systems. *Biology Letters* 4: 49–52. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0496>
- JONES, D. 2011. An appetite for connection: why we need to understand the effect and value of feeding wild birds. *Emu-Austral Ornithology*. 111: 1–7. https://doi.org/10.1071/MUv111n2_ED
- JUSTINO, D.G., P.K. MARUYAMA & P.E. OLIVEIRA. 2012. Floral resource availability and hummingbird territorial behaviour on a Neotropical savanna shrub. *Journal of Field Ornithology* 153: 189–197. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0726-x>
- KINGSOLVER, J.G. & T.L. DANIEL. 1983. Mechanical determinants of nectar-feeding strategy in hummingbirds: Energetics, tongue morphology, and licking behavior. *Oecologia* 60: 214–226. <https://doi.org/10.1007/BF00379523>
- KÖHLER, A., L. VERBURGT & S.W. NICOLSON. 2006. Short-term energy regulation of white-bellied sunbirds (*Nectarinia talatala*): effects of food concentration on feeding frequency and duration. *Journal of Experimental Biology* 209: 2880–2887. <https://doi.org/10.1242/jeb.02326>
- KREBS, J.R. 1982. Territorial defense in the great tit (*Parus major*): Do residents always win?. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 11: 185–194. <https://doi.org/10.1007/BF00300061>
- KUMMER, J. & E. BAYNE. 2015. Bird feeders and their effects on bird-window collisions at residential houses. *Avian Conservation and Ecology* 10: 6. <http://dx.doi.org/10.5751/ACE-00787-100206>
- LASPRILLA, L.R. & 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.
- LESEIGNEUR, C.D.C. & S.W. NICOLSON. 2009. Nectar concentration preferences and sugar intake in the White-bellied sunbird, *Cinnyris talatala* (Nectariniidae). *Journal of Comparative Physiology B* 179: 673–679. <https://doi.org/10.1007/s00360-009-0348-2>
- LOTZ, C.N. & S.W. NICOLSON. 1996. Sugar preferences of a nectarivorous passerine bird, the lesser double-collared Sunbird (*Nectarinia chalybea*). *Functional Ecology* 10: 360–365. <https://doi.org/10.2307/2390284>
- LYON, D.L. 1976. A montane hummingbird territorial system in Oaxaca, Mexico. *The Wilson Bulletin* 88: 80–299. <https://www.jstor.org/stable/4160743>
- MACHADO, C.G. 2009. Beija-flores (Aves: Trochilidae) e seus recursos florais em uma área de caatinga da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Zoologia* 26: 255–265. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702009000200008>
- MAGLIANESI, M.A., P.K. MARUYAMA, E.J. TEMELES, M. SCHLEUNING, T.B. ZANATA, M. SAZIMA & B. DALSGAARD. 2022. Behavioral and morphological traits influence sex-specific floral resource use by hummingbirds. *Journal of Animal Ecology* 91: 2171–2180. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13746>
- MANCINA, C.A., A. ARGUS, H.M. DÍAZ & L.G. HERRERA. 2017. Preferencias de azúcar en un nectarívoro generalista, *Cyanerpes cyaneus* (Aves: Thraupidae): evaluación del efecto de la concentración del néctar. *Revista Cubana de Ciencias Biológicas* 4: 101–106. ISSN: 2307-695X. <https://revistas.uh.cu/rccb/article/view/1564>
- MARTÍNEZ DEL RIO, C., J.E. SCHONDUPE, T.J. MCWHORTER & L.G. HERRERA. 2001. Intake responses in nectar feeding birds: digestive and metabolic causes, osmoregulatory consequences, and coevolutionary effects. *American*

- Zoologist 41: 902–915. <https://doi.org/10.1093/icb/41.4.902>
- MARZLUFF, J.M., R. BOWMAN & R. DONNELLY. (eds). 2001. Avian ecology and conservation in an urbanizing world. Kluwer Academic Publishers. Boston, USA
- MAST, D., N. NELSON, S. MC. CLUHGH, M. LYKE, T.K. JOVANA & P. LUNDBERG. 2003. Hummingbirds time-variant feeding and the effect of floral coloration. <https://woodrow.org/teach-ers/esi/1991/costarica/projects/group2/hum- ingbirds>
- MCCAFFREY, R.E. & S.M. WETHINGTON. 2008. How the presence of feeders affects the use of local floral resources by hummingbirds: A case study from southern Arizona. The Condor 110: 786–791. <https://doi.org/10.1525/cond.2008.8621>
- MCWHORTER, T.J. & C. MARTÍNEZ DEL RIO. 2000. Does gut function limit hummingbird food intake?. Physiological and Biochemical Zoology 73: 313–324. <https://doi.org/10.1086/316753>
- MENDONÇA, L.B. & L. DOS ANJOS. 2005. Beija-flores (Aves, Trochilidae) e seus recursos florais em uma área urbana do Sul do Brasil. Revista Brasileira de Zoologia 22: 51–59. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752005000100007>
- MILLER, R.S., S. TAMM, G.D. SUTHERLAND & C.L. GASS. 1985. Cues for orientation in hummingbird foraging: color and position. Canadian Journal of Zoology 63: 18–21. <https://doi.org/10.1139/z85-004>
- MILLER, R.S. & R.E. MILLER. 1971. Feeding activity and color preference of Ruby-throated Hummingbirds. The Condor 73: 309–313. <https://doi.org/10.2307/1365757>
- MONTGOMERIE, R.D. 1984. Nectar extraction by hummingbirds: response to different floral characters. Oecologia 63: 229–236. <https://doi.org/10.1007/BF00379882>
- NACHEV, V., K.P. STICH, C. WINTER, A. BOND, A. KAMIL & Y. WINTER. 2017. Cognition-mediated evolution of low-quality floral nectars. Science, 355: 75–78. <https://doi.org/10.1126/science.aah4219>
- NICOLSON, S.W. 2002. Pollination by passerine birds: why are the nectars so dilute?. Journal of Comparative Physiology B 131: 645–652. [https://doi.org/10.1016/S1096-4959\(02\)00014-3](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(02)00014-3)
- NICOLSON, S.W. 2007. Nectar consumers. Páginas 289–342 en: Nicolson, S.W., M. Nepi, & Ettore P. (eds). Nectaries and nectar. Springer, Dordrecht, Suiza. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5937-7>
- O'CONNOR, E. 2017. Hummingbird Foraging Preference: The Hierarchical Impacts of Color, Position, and Concentration on Visitation Frequency. Independent Study Project (ISP) Collection. Tesis de grado, Colgate University, New York, USA.
- PERCIVAL, M. 1974. Floral ecology of coastal scrub in southeast Jamaica. Biotropica 6: 104–129. <https://doi.org/10.2307/2989824>
- PIMM, S., M.L. ROSENZWEIG & W.A. MITCHELL. 1985. Competition and food selection: field tests of a theory. Ecology 66: 798–807. <https://doi.org/10.2307/1940541>
- PYKE, G.H. & N.M. WASER. 1981. The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeater flowers. Biotropica 13: 260–270. <https://doi.org/10.2307/2387804>
- PYKE, G.H. 1978. Optimal foraging in hummingbirds: testing the marginal value theorem. American Zoologist 18: 739–752. <https://doi.org/10.1093/icb/18.4.739>
- R CORE TEAM. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <https://www.R-project.org/> [Consultado el 10 de julio de 2021]
- RAMÍREZ-BURBANO, M., J.V. SANDOVAL-SIERRA & L.G. GÓMEZ-BERNAL. 2021. Uso de recursos florales por el Zamarrito Multicolor *Eriocnemis mirabilis* (Trochilidae) en el Parque Nacional Natural Munchique, Colombia. Ornitología Colombiana 5: 64–77. <https://asociacioncolombianadeornitologia.org/ojs/index.php/roc/article/view/144>
- RICHARDS, S.A. 2002. Temporal partitioning and aggression among foragers: modeling the effects of stochasticity and individual state. Behavioral Ecology 13: 427–438. <https://doi.org/10.1093/beheco/13.3.427>
- RICO-GUEVARA, A. & M.A. RUBEGA. 2011. The hummingbird tongue is a fluid trap, not a capillary tube. Proceedings of the National Academy of Sciences 108: 9356–9360. <https://doi.org/10.1073/pnas.1016944108>
- RICO-GUEVARA, A. 2014. Morphology and Function of the Drinking Apparatus in Hummingbirds. Tesis de Doctorado, University of Connecticut, Mansfield, USA.
- RICO-GUEVARA, A., K.J. HURME, M.A. RUBEGA & D. CUBAN. 2023. Nectar feeding beyond the tongue: hummingbirds drink using phase-shifted bill opening, flexible tongue flaps and wringing at the tips. Journal of Experimental Biology, 226: jeb245074. <https://doi.org/10.1242/jeb.245074>
- RICO-GUEVARA, A., M.A. RUBEGA, K.J. HURME & R. DUDLEY. 2019. Shifting paradigms in the mechanics of nectar extraction and hummingbird bill morphology. Integrative Organismal Biology 1: 1–15. <https://doi.org/10.1093/iob/oby006>
- RICO-GUEVARA, A., T.H. FAN & M.A. RUBEGA. 2015. Hummingbird tongues are elastic micropumps. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 282: 20151014. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1014>
- ROBERTS, W.M. 1996. Hummingbirds' nectar concentration preferences at low volume: the importance of time scale. Animal Behaviour 52: 361–370. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0180>
- ROJAS-NOSSA, S.V.R. 2013. Asociación entre el robo de néctar y las características florales en una comunidad montana de los Andes colombianos. Ecosistemas 22: 107–112.
- ROUSSEU, F., Y. CHARETTE & M. BÉLISLE. 2014. Resource defense and monopolization in a marked population of ruby-throated hummingbirds (*Archilochus colubris*). Ecology and evolution 4: 776–793. <https://doi.org/10.1002/ece3.972>
- RUSCHI, A. 1953. A cor preferida pelos beija-flores e a porcentagem de açúcar preferida pelos mesmos na solução de água açucarada. Boletim do Museu de Biologia 22: 1–5.
- SANDLIN, E.A. 2000. Cue use affects resource subdivision among three coexisting hummingbird species. Behavioral Ecology 11: 550–559. <https://doi.org/10.1093/beheco/11.5.550>
- SMITH, J. W., C.W. BENKMAN & K. COFFEY. 1999. The use and misuse of public information by foraging red crossbills. Behavioral Ecology 10: 54–62. <https://doi.org/10.1093/beheco/10.1.54>
- SNOW, B.K. & D. SNOW. 1988. Birds and Berries: A Study of an Ecological Interaction. Poyser Monographs, Londres, Reino Unido. <http://dx.doi.org/10.5040/9781472597076>

- STILES, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285–301. <https://doi.org/10.2307/1934961>
- STILES, F.G. 1976. Taste preferences, color preferences, and flower choice in hummingbirds. *The Condor* 78: 10–26. <https://doi.org/10.2307/1366912>
- STILES, F.G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68: 323–351. <https://doi.org/10.2307/2398801>
- STILES, F.G. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *The Condor* 97: 853–878. <https://doi.org/10.2307/1369527>
- STILES, F.G. & C.E. FREEMAN. 1993. Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. *Biotropica* 25: 191–205. <https://doi.org/10.2307/2389183>
- STILES, F.G. & L.L. WOLF. 1970. Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. *The Auk* 87: 467–491. <https://doi.org/10.2307/4083791>
- STILES, F.G. & L.L. WOLF. 1979. Ecology and evolution of lek mating behavior in the long-tailed hermit hummingbird. *Ornithological Monographs* 27: 1–78. <https://doi.org/10.2307/40166760>
- STROMBERG, M.R. & P.B. JOHNSEN. 1990. Hummingbird sweetness preferences: Taste or viscosity?. *The Condor* 92: 606–612. <https://doi.org/10.2307/1368680>
- SUAREZ, R.K. & C.L. GASS. 2002. Hummingbird foraging and the relation between bioenergetics and behaviour. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 133: 335–343. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(02\)00165-4](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(02)00165-4)
- TAMM, S. & C.L. GASS. 1986. Energy intake rates and nectar concentration preferences by hummingbirds. *Oecologia* 70: 20–23. <https://doi.org/10.1007/BF00377107>
- TEIXEIRA, J.G., M.A. ASSUNÇÃO & C. DE MELO. 2012. Efeito da introdução de bebedouros artificiais na partição de nicho entre apodiformes (Aves: Trochilidae) e passeriformes. *Horizonte Científico* 6: 1–20. <http://www.seer.ufu.br/index.php/horizontecientifico/article/view/14771>
- TELLEZ-COLMENARES, NICOLAS. 2018. Agresión y forrajeo de néctar en colibríes (Aves: Trochilidae) en comederos artificiales cerca de Fusagasugá, Colombia. Departamento de Biología. Tesis de maestría, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- TEMELES, E.J. 1996. A new dimension to hummingbird-flower relationships. *Oecologia* 105: 517–523. <https://doi.org/10.1007/BF00330015>
- 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. <https://doi.org/10.1007/BF00317307>
- TEMELES, E.J., Y.B. LINHART, M. MASONJONES & H.D. MASONJONES. 2002. The role of flower width in hummingbird bill length-flower length relationships. *Biotropica* 34: 68–80. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00243.x>
- TOBIAS, J. 1997. Asymmetric territorial contests in the European robin: the role of settlement costs. *Animal Behaviour* 54: 9–21. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0383>
- TOLOZA-MORENO, D.L., D.A. LEÓN-CAMARGO & L. ROSERO-LASPRILLA. 2014. El ciclo anual de una comunidad de colibríes (Trochilidae) en bosques altoandinos intactos y paramizados en la Cordillera Oriental de Colombia. *Ornitología Colombiana*. 14: 28–47. <https://asociacioncolombianadeornitologia.org/ojs/index.php/roc/article/view/325>
- WEINSTEIN, B.G., & C.H. GRAHAM. 2016. Evaluating broad scale patterns among related species using resource experiments in tropical hummingbirds. *Ecology* 97: 2085–2093. <https://doi.org/10.1890/15-0328.1>
- WICKHAM, H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York, USA.
- WICKHAM, H., R. FRANÇOIS, L. HENRY & K. MÜLLER. 2021. *dplyr: A Grammar of Data Manipulation*. R package version 1.0.6. Disponible en: <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr> [Consultado el 10 de julio de 2021]
- WOLF, L.L. 1970. The impact of seasonal flowering on the biology of some tropical hummingbirds. *The Condor* 72: 1–14. <https://doi.org/10.2307/1366469>
- WOLF, L.L. 1978. Aggressive social organization in nectarivorous birds. *American Zoologist* 18: 765–778. <https://doi.org/10.1093/icb/18.4.765>
- WOLF, L.L. & F.R. HAINSWORTH. 1977. Temporal patterning of feeding by hummingbirds. *Animal Behaviour* 25: 976–989. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(77\)90049-5](https://doi.org/10.1016/0003-3472(77)90049-5)
- WOLF, L.L., F.R. HAINSWORTH & F.B. GILL. 1975. Foraging Efficiencies and Time Budgets in Nectar-Feeding Birds. *Ecology* 56: 117–128. <https://doi.org/10.2307/1935304>
- WOLF, L.L., F.R. HAINSWORTH & F.G. STILES. 1972. Energetics of foraging: rate and efficiency of nectar extraction by hummingbirds. *Science* 176: 1351–1352. <https://doi.org/10.1126/science.176.4041.1351>

Anexo 1. Efecto de la especie y la concentración sobre el tiempo de visita en los datos de escogencia libre (VEL): A- Muestra los resultados gráficos de duración de las visitas y se muestra la mediana de cada grupo. Códigos de especies/sexos: SCY= *Saucerottia cyanifrons*; ATZ= *Amazilia tzacatl*; CCY= *Colibri cyanotus*; PGU= *Phaethornis guy*; CBUh= *Chalybura buffoni* Hembra; CDE= *Colibri delphinae*; CBUm= *Chalybura buffoni* Macho; ANIh= *Anthracothorax nigricollis* Hembra; ANIm= *Anthracothorax nigricollis* Macho; CCO= *Colibri coruscans*. B-Evidencia los resultados del ANDEVA de dos vías sobre el mismo grupo de datos. ([Descargue acá](#)).

Anexo 2. Efecto de la especie y la concentración sobre el tiempo de visita en los datos con interferencia (VIN): A- Muestra los resultados gráficos de duración de las visitas y se muestra la mediana de cada grupo. Códigos de especies/sexos: SCY= *Saucerottia cyanifrons*; ATZ= *Amazilia tzacatl*; CCY= *Colibri cyanotus*; PGU= *Phaethornis guy*; CBUh= *Chalybura buffoni* Hembra; CDE= *Colibri delphinae*; CBUm= *Chalybura buffoni* Macho; ANIh= *Anthracothorax nigricollis* Hembra; ANIm= *Anthracothorax nigricollis* Macho; CCO= *Colibri coruscans*. B-Evidencia los resultados del ANDEVA de dos vías sobre el mismo grupo de datos. ([Descargue acá](#)).