



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

Maestría en Ciencias en Biodiversidad y
Conservación

Efecto de la abundancia floral y la
calidad del néctar en la conducta y
tamaño de territorio en dos especies
de colibríes

TESIS

PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

Maestro en Ciencias en
Biodiversidad y Conservación

P R E S E N T A

UBALDO MÁRQUEZ LUNA

DIRECTOR DE TESIS

DR. RAÚL ORTIZ-PULIDO

Mineral de la Reforma, Hgo.



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
 Dirección

M. EN A. JULIO CESAR LEINES MEDÉCIGO
DIR. ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
P R E S E N T E

Por este conducto le comunico que, después de revisar el trabajo titulado "Efecto de la abundancia floral y la calidad del néctar en la conducta y tamaño de territorio en dos especies de colibríes", que presenta el alumno de la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación, **Biól. Ubaldo Márquez Luna**, el Comité Revisor de tesis ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Comité Revisor.

- PRESIDENTE:** Dra. Iriana L. Zuria Jordan
- SECRETARIO:** Dr. Carlos Lara
- VOCAL:** Dr. Raúl Ortiz Pulido
- PRIMER SUPLENTE:** M. en C. Jessica Bravo Cadena

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

ATENTAMENTE
"AMOR, ORDEN Y PROGRESO"
 Mineral de la Reforma, Hidalgo, el 18 de febrero del 2014.

DR. ORLANDO ÁVILA POZOS
DIRECTOR I.C.B.I.



Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería,
 Carretera Pachuca - Tulancingo Km. 4.5, Ciudad del Conocimiento,
 Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, C.P. 42184
 Tel. +52 771 7172000 exts 2230 y 2231, Fax 2109
 avilap@uah.edu.mx



DEDICATORIA

Dedicado a las personas que me apoyaron a lo largo del desarrollo de este proyecto y de toda mi vida, es para mí un orgullo y un honor contar con su confianza en cada decisión que he tomado.

A mis Padres Ubaldo Márquez Ruíz y Paula Luna Viazcán por el gran esfuerzo que han realizado y por la confianza que siempre me han brindado.

A mis hermanos Alejandra Aleli Márquez Luna y Oscar Márquez Luna por enseñarme lo que ignoro y por el ánimo que me dieron durante este proceso.

Finalmente a Isabel Herrera por decidir acompañarme en todos los sentidos en el camino que hemos escogido.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Raúl Ortiz-Pulido por todo lo aprendido en el laboratorio de ecología de poblaciones y por la guía de este proyecto.

A los investigadores miembros de mi comité, la Dra. Iriana Zuria Jordan, el Dr. Carlos Lara y la M. en C. Jessica Bravo Cadena por el tiempo invertido en la revisión del proyecto, sus comentarios y sugerencias moldearon este trabajo, agradezco su compromiso y la confianza que me otorgaron.

A la Dirección del Parque Nacional El Chico por las facilidades para realizar el trabajo de campo del Capítulo I.

Al CONACyT por el apoyo económico para la realización de mis estudios de maestría, mediante la beca número 26693.

A mis amigos del laboratorio de ecología de poblaciones Jorge, Vanesa, Leticia, Michelle, Saraí, Erika, Betty, Edgar y Luis, por los buenos momentos en el laboratorio, no serán olvidados.

A mis compañeros del CIB particularmente a mis amigos Aarón y Jorge.

Finalmente debo agradecer a mis Padres, Hermanos y a mi Novia, sin su apoyo simplemente esto no hubiera sido posible.

A todos ustedes Gracias.

ÍNDICE

<u>RESUMEN.....vi</u>	vi
<u>Introducción general.....1</u>	1
<u>CAPÍTULO I “Efecto de la abundancia de flores de <i>Salvia elegans</i> en la conducta y el tamaño de territorio del colibrí <i>Hylocharis leucotis</i>”.....4</u>	4
<u>Introducción.....5</u>	5
<u>Objetivos.....10</u>	10
Objetivo general.....10	10
Objetivos particulares.....10	10
<u>Método.....11</u>	11
Área de estudio.....11	11
Diseño experimental.....12	12
<u>Resultados.....15</u>	15
<u>Discusión.....23</u>	23
Tamaño del territorio.....23	23
Umbral energético de territorialidad.....25	25
Comportamiento de <i>H. leucotis</i>27	27
Intromisiones en el territorio.....28	28
<u>Conclusiones.....29</u>	29
<u>Literatura citada.....30</u>	30
<u>CAPÍTULO II “Efecto de la concentración de azúcar en el néctar en la conducta y el tamaño de territorio del colibrí <i>Calothorax lucifer</i>”.....35</u>	35
<u>Introducción.....36</u>	36
<u>Objetivos.....39</u>	39
Objetivo general.....39	39
Objetivos particulares.....39	39
<u>Método.....40</u>	40

Área de estudio.....	40
Colibríes.....	40
Plantas.....	40
Diseño experimental.....	41
<u>Resultados.....</u>	46
<u>Discusión.....</u>	54
Tamaño del territorio.....	54
Comportamiento territorial de <i>C. lucifer</i>	55
Tiempo de forrajeo.....	57
Tiempo de percha.....	59
Intromisiones en el territorio.....	60
Radio de expulsión de intrusos.....	61
<u>Conclusiones.....</u>	62
<u>Literatura citada.....</u>	63
<u>Discusión general.....</u>	67
<u>Literatura citada.....</u>	69
<u>Anexo I.....</u>	70
<u>Anexo II.....</u>	72

ÍNDICE DE CUADROS

CAPÍTULO I

Cuadro 1. Características de territorios de <i>Hylocharis leucotis</i> registrados en el PNEC, Hidalgo, México. Área, número de flores y producción energética diaria durante el inicio, mitad y final de la época de floración de <i>Salvia elegans</i>	17
--	----

CAPÍTULO II

Cuadro 1. Distancia y altura de las posibles perchas más cercanas al bebedero en un matorral xerófilo cercano a Pachuca, Hidalgo, México.....	46
Cuadro 2. Tamaño de los territorios de <i>Calothorax lucifer</i> establecidos en torno a bebederos artificiales conteniendo néctar con tres concentraciones distintas (10, 20 y 30 %).....	49

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO I

Figura 1. Relación entre el tamaño del territorio del colibrí <i>Selasphorus rufus</i> y el número de flores en dicho territorio.....	8
Figura 2. Representación esquemática del territorio de un macho de <i>Hylocharis leucotis</i> encontrado en el PNEC, Hidalgo, México.....	18
Figura 3. Umbrales energéticos de la territorialidad de <i>Hylocharis leucotis</i> . Relación entre producción energética diaria, tamaño y especies de flores ornitófilas dentro del territorio.....	19
Figura 4. Tamaño de los territorios de <i>Hylocharis leucotis</i> durante la época de floración de <i>Salvia elegans</i>	20
Figura 5. Tiempo invertido en percha, forrajeo, defensa activa y defensa pasiva por individuos de <i>Hylocharis leucotis</i> en territorios de forrajeo presentes en el PNEC, Hidalgo, México.....	21
Figura 6. Promedio de intromisiones totales, exitosas y no exitosas registradas por territorio de <i>Hylocharis leucotis</i> durante la época de floración de <i>Salvia elegans</i> en el PNEC.....	22

CAPÍTULO II

Figura 1. Bebedero colocado sobre pedestal de un metro de altura en el matorral xerófilo.....	42
Figura 2. Área de estudio y ubicación de los bebederos dispuestos en el matorral xerófilo.....	43
Figura 3. Representación esquemática del territorio de un macho de <i>Calothorax lucifer</i> en torno a un bebedero con néctar de alta calidad (30% de azúcar).....	48
Figura 4. Tamaño de los territorios de <i>Calothorax lucifer</i> formados en torno a los distintos tratamientos de calidad energética.....	50
Figura 5. Tiempo invertido en percha, forrajeo, defensa activa y defensa pasiva por individuos de <i>Calothorax lucifer</i> en territorios de forrajeo formados en torno a bebederos con néctar en concentraciones baja (10%), media (20%) y alta (30%) de azúcar.....	51
Figura 6. Intromisiones totales, exitosas y no exitosas registradas en los territorios de <i>Calothorax lucifer</i> formados en torno a bebederos con concentraciones baja (10%), media (20%) y alta (30%) de azúcar.....	52
Figura 7. Radio de expulsión de intrusos de <i>Calothorax lucifer</i> en territorios con concentraciones baja (10%), media (20%) y alta (30%) de azúcar.....	53

RESUMEN

La territorialidad es la monopolización y defensa de un área delimitada para obtener acceso exclusivo a sus recursos. Esa área recibe el nombre de territorio. La defensa de un territorio es costosa, por ello los colibríes territoriales deben garantizar que la energía dentro de sus territorios sea suficiente para sustentar el gasto energético que implica defenderlo. Se ha hipotetizado que los colibríes modifican su conducta de forrajeo y el tamaño de su territorio dependiendo de la energía disponible en forma de néctar en el ambiente. El presente estudio consta de dos capítulos en los cuales se puso a prueba esta hipótesis. El primer capítulo explora el efecto de la variación natural en la abundancia de flores de una especie de planta (*Salvia elegans*) en el tamaño de los territorios de forrajeo y conducta del colibrí *Hylocharis leucotis* en un bosque de oyamel. En el segundo capítulo se usaron bebederos artificiales para evaluar el efecto de la calidad del néctar sobre el tamaño de los territorios de forrajeo y la conducta del colibrí *Calothorax lucifer* en un matorral xerófilo. Para esto se usaron bebederos con néctar con tres niveles de concentración de azúcar: pobre (10%), media (20%) y alta (30%). Para ambas especies se calculó el área del territorio y se registró el tiempo que los colibríes invirtieron en perchar, forrajear y defenderlo, así como el número de intrusos que entraron en él. Los resultados obtenidos sugieren que el tamaño del territorio y la conducta territorial de *H. leucotis* y *C. lucifer* está relacionada con la abundancia y calidad del recurso néctar disponible en el ambiente.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La cognición se define como la forma en la que los organismos toman información del mundo que los rodea a través de sus sentidos, para procesarla y conservarla con el propósito de decidir realizar o no una acción (Shettleworth 2001). Las acciones que puede realizar un organismo son denominadas conductas (Shettleworth 2001), y una secuencia compleja de conductas o actividades recibe el nombre de comportamiento (Tinbergen 1963).

El comportamiento se puede dividir en “no cognitivo”, el cual está basado en reflejos, y “cognitivo”, que es más complejo y flexible que lo explicable sólo por reflejos o asociaciones (Shettleworth 2001). Los procesos cognitivos juegan un papel importante en comportamientos como la selección de pareja, el forrajeo, la detección de depredadores y competidores y la agresividad (Shettleworth 1988).

El comportamiento agresivo de un individuo puede ser un factor sujeto de selección natural cuando a través de este comportamiento los individuos maximizan su sobrevivencia individual y garantizan la reproducción (Brown 1964). Este comportamiento agresivo, se caracteriza por enfrentamientos que involucran despliegues y contacto físico en contra de adversarios (Brown 1964, Camfield 2006). La agresividad dentro de una población es generalmente empleada para la adquisición de una gran variedad de recursos como alimento, pareja, lugares de percha o incluso sitios de anidación (Hinde 1956). El mecanismo principal por el cual se incrementa la agresividad mediante la selección natural es la competencia por interferencia. Este tipo de competencia se caracteriza porque los organismos desplazan de forma agresiva a sus competidores para monopolizar algún recurso (Brown 1964).

Se considera como un recurso a cualquier sustancia o factor que permita incrementar el índice de crecimiento o éxito reproductivo del organismo que lo explota o consume (Tilman 1982). Si los recursos disputados se encuentran en un área relativamente fija y bien definida entonces podemos referirnos a dicha área como un territorio (Duca *et al.* 2006). La territorialidad es una de las formas más conspicuas que tienen los organismos para obtener acceso a recursos locales como alimento; incluso se puede ver como una situación donde muchos o todos los individuos de una población reclaman la propiedad de una pieza del espacio disponible para tener acceso exclusivo a los recursos que contiene (Hinsch y Komdeur 2010). Se ha hipotetizado que la intensidad de la

competencia entre individuos es directamente dependiente de la densidad poblacional e inversamente dependiente de la abundancia de los recursos disputados (Brown 1964).

El comportamiento territorial puede ser evolutivamente adaptativo si los costos son superados por los beneficios de la tenencia del territorio. Los beneficios son generados al explotar los recursos dentro del territorio y los costos al defender el área contra los intrusos. Usualmente se supone que los intrusos son individuos intentando adueñarse de un territorio o vecinos intentando extender los límites de su propio territorio (Hinsch y Komdeur 2010).

Debido a esto, en organismos territoriales la modificación del comportamiento y del tamaño del territorio trae consecuencias importantes para la demografía, regulación de la población y la ecología espacial de los organismos (Adams 2001). Se cree que la variación intraespecífica en el tamaño del territorio puede provocar una división inequitativa de los recursos entre competidores, con consecuencias en índices diferenciales de crecimiento, mortalidad y reproducción (Brown 1964, Adams 2001).

Algunas especies de colibríes forman territorios de forrajeo con el fin de monopolizar y explotar los recursos alimenticios dentro del área defendida (Feinsinger y Colwell 1978). El comportamiento territorial en colibríes ha sido estudiado intentando identificar qué factores determinan tanto el tamaño del territorio como el comportamiento agresivo de los colibríes. Se ha hipotetizado que algunos de estos factores son el número de flores (Kodric-Brown y Brown 1978), la presión de intrusos (Norton et al. 1984), la calidad del néctar (Pimm et al. 1985), la disponibilidad de alimento (Eberhard y Ewald 1994) o incluso el estado físico del colibrí (Németh y Moore 2012). De forma general se ha encontrado que los factores mencionados y otros más tienen un efecto sobre la conducta territorial de los colibríes, sin embargo no se ha estudiado el efecto de la variabilidad ambiental del recurso néctar sobre el comportamiento territorial en colibríes.

En este sentido Maher y Lott (2000) realizaron una revisión donde analizaron las variables ecológicas que se han indicado como determinantes en la territorialidad en los vertebrados. Ellos consideraron 20 variables asociadas al comportamiento territorial, mismas que agruparon en variables relacionadas con los recursos alimenticios (e.g. cantidad, distribución, calidad) y no alimenticios (e.g. parejas, espacio, refugios). Estos autores hipotetizan que la relación entre las variables ecológicas y la territorialidad puede ser expresada en forma de "U" invertida,

presentándose la territorialidad en niveles medios de los recursos, pero no en niveles bajos o altos. Si tomamos como ejemplo la cantidad de alimento, la territorialidad se presentará de forma más intensa en niveles medios del recurso y no lo hará cuando el alimento sea muy abundante o muy escaso. En colibríes probar esta hipótesis en un contexto de variabilidad ambiental de disponibilidad del recurso néctar, podría permitir comprender mejor las dinámicas ecológicas y conductuales de este grupo de aves.

En el presente trabajo se investigó el efecto de la variabilidad de los recursos alimenticios en el tamaño del territorio y el comportamiento de colibríes dueños de territorios. En el primer capítulo se trata el problema desde una perspectiva observacional en condiciones de variabilidad natural de los recursos florales usados por colibríes. En ese capítulo se usó como modelo al colibrí *Hylocharis leucotis*, mismo que fue estudiado durante la época de floración de la planta *Salvia elegans* (Lamiaceae) en un bosque templado. En el segundo capítulo el enfoque fue experimental, manipulando la concentración de azúcar en el néctar de bebederos y evaluando el efecto que esto tuvo sobre el comportamiento territorial del colibrí *Calothorax lucifer* en un matorral xerófilo. El objetivo general del segundo capítulo fue evaluar el comportamiento territorial de *C. lucifer* ante tres calidades de néctar (10, 20 y 30% de concentración de sacarosa) contenido en bebederos artificiales.

CAPÍTULO I

Efecto de la abundancia de flores de *Salvia elegans* en la conducta y el tamaño de territorio del colibrí *Hylocharis leucotis*

INTRODUCCIÓN

El estudio de las interacciones biológicas es fundamental en la comprensión de los sistemas biológicos. Un tipo de interacción que ha jugado un papel importante en la estructuración de las comunidades animales son las interacciones antagonistas, en particular la competencia (Adams 2001). Esta última puede dividirse en competencia por explotación y por interferencia. La competencia por explotación se define como aquella donde dos organismos utilizan el mismo recurso y uno de ellos lo explota de tal forma que al otro organismo le es imposible aprovecharlo. Por otro lado en la competencia por interferencia los individuos enfrentan de forma agresiva a sus competidores para monopolizar algún recurso evitando que sus competidores hagan uso de él, esto se hace comúnmente a través de la defensa de un territorio (Brown 1964).

Históricamente se ha definido el concepto de territorio como cualquier área defendida por un animal de otros competidores (Noble 1939, Nice 1941). La generalidad de la definición anterior permitía usar el término para cubrir una gran variedad de fenómenos e incluso ser usado como sinónimo de ámbito hogareño (Burt 1943). No obstante el concepto de territorio ha estado ligado a la reproducción de los animales. Esto último implicaba la búsqueda de pareja, cortejo, anidación y cuidado de las crías (Hinde 1956). Hoy se han definido varios tipos de territorios. Un ejemplo de su uso ha sido en ornitología, donde el concepto ha sido aplicado ampliamente.

La clasificación de territorios en aves se basa en las actividades que desarrollan estos organismos dentro del área defendida (Hinde 1956). Una de las primeras clasificaciones la brinda Mayr (1935). Dicha clasificación incluye tres tipos de territorio 1) de cortejo, 2) anidación y 3) forrajeo. Los territorios de forrajeo se pueden definir como el área en la cual el “dueño” del territorio obtiene la mayoría o todos sus recursos, sin importar si son para él o para sus crías (Schoener 1968). El recurso que las aves defienden más frecuentemente es el alimento.

En este sentido se ha sugerido que el objetivo de tener y mantener un territorio es adquirir los recursos necesarios para maximizar la sobrevivencia individual y garantizar la reproducción (Brown 1964). Para lograr lo anterior los recursos del área deben ser usados en gran medida por el “dueño” del territorio (Schoener 1968). Esto implica que el “dueño” debe tener un comportamiento agresivo hacia otros competidores (Brown 1964) y que el recurso sea defendible. Un recurso será defendible si se encuentra relativamente fijo en un área limitada y si el gasto

energético ocupado en defenderlo es cubierto por la energía que se gana al hacerlo (Brown 1964). Los recursos alimenticios de los colibríes cumplen con las características anteriores.

Los colibríes son aves nectarívoras y son un excelente modelo para estudiar territorialidad, en particular la relación entre su actividad y la disponibilidad de su recurso alimenticio (Kodric-Brown y Brown 1978, Copenhaver y Ewald 1980, Pimm 1985, Dearborn 1998, Cotton 2007, Ortiz-Pulido y Vargas-Licona 2008 y Ortiz-Pulido y Lara 2012). Esto es debido a que (1) la tasa metabólica de los colibríes es alta, (2) su tamaño corporal impide el almacenamiento de energía por largos periodos de tiempo (Altshuler *et al.* 2004, Cotton 2007) y (3) su principal recurso alimenticio, el néctar, es fácil de cuantificar y manipular en campo (Corbet 2003). Las características anteriores determinan que los colibríes sean aves fisiológicamente demandantes y dependientes de la energía que les brinda el néctar (Wagner 1946, Wolf *et al.* 1976 y Stiles 1995). Esto obliga a los colibríes a asegurar su alimento moviéndose temporalmente entre hábitats e incluso compitiendo por dicho recurso (Montgomerie y Gass 1981).

Los colibríes usan distintas estrategias de forrajeo. Dichas estrategias se pueden dividir en dos grandes grupos: el uso de rutas de forrajeo (que ocupan colibríes llamados rutereros) y la defensa de áreas de forrajeo (que establecen colibríes llamados territoriales). Los colibríes rutereros (trapliners) establecen un plan de vuelo y hacen su forrajeo haciendo visitas secuenciales y repetidas a diferentes localidades de alimentación (Ohashi y Thomson 2009). Los colibríes territoriales defienden un área bien delimitada para obtener acceso exclusivo al néctar (Hixon *et al.* 1983 y Dearborn 1998).

La defensa territorial en colibríes puede involucrar persecuciones, vocalizaciones, despliegues aéreos y ataques para expulsar intrusos fuera de los límites del territorio (Camfield 2006). Esta defensa no se limita a expulsar sólo a colibríes. Por ejemplo, Lara (2006) reporta que el colibrí *Hylocharis leucotis* muestra comportamiento agresivo al defender parches de flores de *Penstemon roseus* y *Salvia elegans* contra cualquier animal visitante, incluyendo mariposas, pájaros y otros colibríes.

La competencia por comida es frecuente en colibríes y juega un papel importante en la determinación de la estructura de sus comunidades (Montgomerie y Gass 1981). En muchas comunidades de colibríes se ha reportado una jerarquía inter e intraespecífica (Feinsinger y Colwell 1978). A esta jerarquía se le llama dominancia. La dominancia es la posición social de un

individuo, o especie, respecto a uno o más competidores, contra los que dicho individuo/especie tiende a ganar encuentros antagonistas (Ewald 1985). A los individuos/especies de rangos superiores se les llama dominantes, mientras que a los de rangos inferiores, subordinados. Un individuo/especie dominante tiende a desplazar a los subordinados para obtener acceso a los mejores sitios de alimentación, logrando así tener mayor calidad alimenticia y adquirir mayores reservas energéticas (Wiley 1991). La posición jerárquica es fundamental en colibríes, pues fisiológicamente están obligados a obtener energía del néctar que consumen.

Se ha hipotetizado que un colibrí requiere de 7.23 a 8.02 KJ por gramo de peso al día para sobrevivir (Montgomerie y Gass 1981, Ortiz-Pulido y Lara 2012). Bajo el contexto anterior, y recordando que el comportamiento territorial exige un gasto extra de energía para expulsar a los intrusos (Kodric-Brown y Brown 1978), se puede predecir que el territorio de un colibrí debería cubrir los gastos energéticos antes mencionados para ser económicamente defendible. Un territorio defendible se encontraría dentro de los umbrales energéticos que le permitirían al colibrí dueño sustentar un comportamiento territorial (Fig. 1). De esta forma, a lo largo de la época de floración, la energía ganada por un colibrí territorial debería ser al menos la mínima necesaria para sustentar el comportamiento territorial. Si ocurre una disminución estacional en la energía disponible en el ambiente, por la variación en el número de flores y del contenido energético que éstas tienen en su néctar, el colibrí dueño se vería obligado a modificar el tamaño de su territorio y su comportamiento de acuerdo a la abundancia floral o calidad energética del néctar en el ambiente.

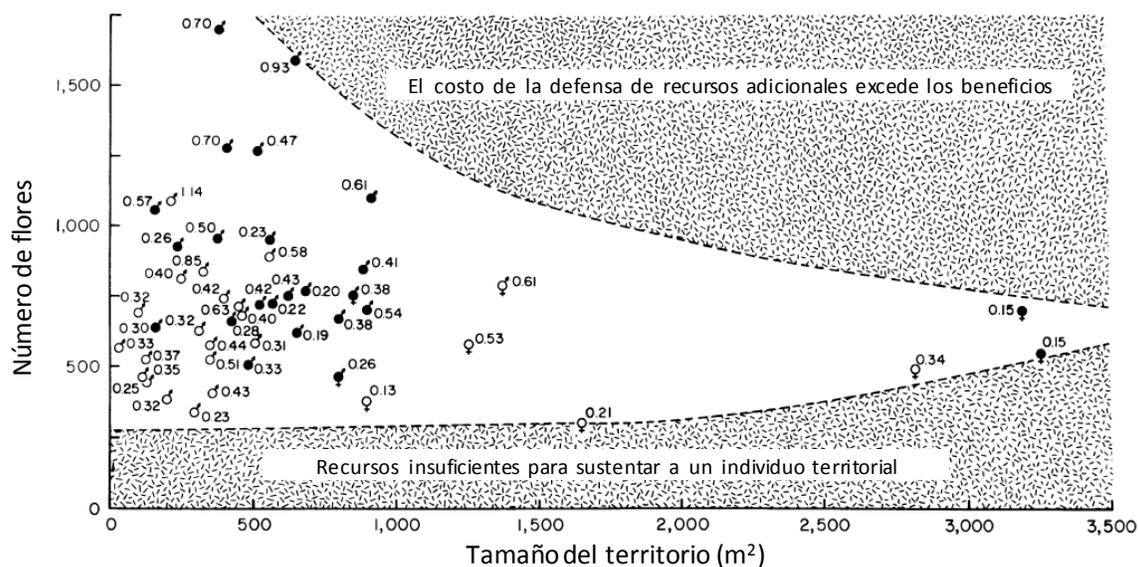


Figura 1. Relación entre el tamaño del territorio del colibrí *Selasphorus rufus* y el número de flores en dicho territorio (tomado de Kodric-Brown y Brown, 1978). Los símbolos en cada punto indican el género del individuo observado y la cantidad de sacarosa disponible por flor en el territorio. La zona sombreada inferior indica el espacio donde *S. rufus* no presentó territorios, teóricamente donde el número de flores por área no permitió alcanzar el mínimo de energía necesaria para establecer y defender un territorio. La zona sombreada superior representa los sitios donde no era conveniente una defensa territorial, pues la abundancia del recurso hacía innecesario seguir esta estrategia.

Es fundamental realizar trabajos de investigación que nos brinden información sobre la formación y mantenimiento de territorios de colibríes. Esto es debido en parte a que sus hábitats están sujetos a fragmentación o degradación, lo que puede ocasionar que estas especies se vean afectadas en varios aspectos de su historia de vida. Por ejemplo, en las zonas altas de México (>1500 msnm), muchos de los ambientes en que se encuentran colibríes residentes (i.e. que se reproducen y permanecen allí todo el año) funcionan como paradas intermedias (stopover) de especies de colibríes migratorias (i.e. que no se reproducen allí ni permanecen todo el año) que vuelan hacia otras partes de México o del sur del continente; en dichos ambientes los colibríes migratorios interactúan con las especies residentes, reabasteciéndose para continuar su viaje (Russell *et al.* 1994) y modificando en el proceso la estructura de la comunidad. Si estas aves, tanto migratorias como residentes, tienen dificultades para establecer sus territorios en dichos sitios esto puede condicionar que no completen sus requerimientos energéticos diarios y mueran. Por todo ello, la comprensión de cómo forman y mantienen estos territorios podría ayudar en su conservación.

En este capítulo describo la variación temporal de los territorios de forrajeo y el comportamiento del colibrí *Hylocharis leucotis* en un bosque de oyamel del Parque Nacional El Chico (de ahora en adelante PNEC), Hidalgo, México, durante la temporada de floración de *Salvia elegans* (Lamiaceae), una de las especies de plantas más visitadas por colibríes en la zona (Martínez-García 2008). Seleccioné esta especie de colibrí porque es territorial (Lara 2006) y está ampliamente distribuida en los ambientes templados mexicanos (Ortiz-Pulido et al. 2008), donde juega un papel fundamental en las redes de interacción colibrí-planta (Lara-Rodríguez et al. 2012). De esta forma, entender la conducta territorial y la formación de territorios en *H. leucotis* podría ayudar a comprender distintos aspectos de las comunidades de colibríes en las zonas templadas de México.

OBJETIVO GENERAL

Describir la variación temporal de la conducta territorial del colibrí *H. leucotis* en un bosque templado del PNEC, Hidalgo, México, con respecto a la abundancia de flores de la planta *Salvia elegans*.

OBJETIVOS PARTICULARES

Estimar el tamaño del territorio de forrajeo de *H. leucotis*.

Determinar los umbrales energéticos dentro de los cuales *H. leucotis* establece territorios de forrajeo.

Describir cuantitativamente las conductas (i.e., percha, forrajeo, defensa del territorio) realizadas por *H. leucotis* dentro de sus territorios de forrajeo.

MÉTODO

Área de estudio

El trabajo de campo se desarrolló en un bosque de oyamel localizado dentro del PNEC (98°43'52"O, 20°12'26"N; 2950 a 3030 msnm; CONANP 2005). El PNEC presenta un clima templado-subhúmedo con lluvias de verano. La temperatura media anual es menor a los 12°C y su precipitación media anual de es 800 mm (INEGI 1998). El trabajo de campo se llevó a cabo en el periodo de invierno, de enero a marzo del 2013.

Las especies arbóreas mejor representadas en el PNEC son *Abies religiosa*, *Pinus patula*, *P. montezumae*, *P. teocote* y *P. hartwegii* (Pinaceae), *Alnus jorullensis* (Betulaceae), *Juniperus monticola* (Cupressaceae), *Quercus laurina* (Fagaceae), *Arbutus xalapensis* (Ericaceae) y *Buddleia cordata* (Loganiaceae). Durante el periodo de estudio se encuentran con flores las siguientes plantas ornitófilas (i.e., plantas cuyas flores son visitadas por colibríes): *Salvia elegans* (Lamiaceae), *Senecio angulifolius* (Compositae), *Fuchsia microphylla* (Onagraceae), *Lonicera mexicana* (Caprifoliaceae) y *Lupinus angustifolius* (Fabaceae) (Arregui 2004). Durante dicho periodo la planta ornitófila más abundante es *S. elegans*; su época de floración ocurre entre noviembre-abril, presentándose en el mes de febrero el pico de abundancia de flores (Martínez-García 2008). La época de floración de *S. elegans* fue dividida en tres periodos: inicio, mitad y final. Dicha división se realizó en base a la abundancia floral de esta especie reportada por Martínez-García (2008), quien indica que *S. elegans* es abundante de noviembre a enero (inicio de la época de floración), muy abundante durante febrero (mitad de la floración) y rara en marzo y abril (final de la floración).

En el PNEC se han reportado siete especies de colibríes: *Colibrí thalassinus*, *Cyananthus latirostris*, *H. leucotis*, *Lampornis clemenciae*, *Eugenes fulgens*, *Selasphorus platycercus* y *S. rufus* (Ortiz-Pulido *et al.* 2008). Mientras que en zonas cercanas al parque se han reportado además individuos de *Calothorax lucifer*, *Stellula calliope* y *Archilochus colubris*. En estudios previos se ha reportado que *C. thalassinus* (Feinsinger y Chaplin 1975), *H. leucotis* (Rodríguez-Flores 2009), *S. platycercus* y *S. rufus* (Camfield 2006) establecen territorios de forrajeo.

Diseño experimental

Para determinar las características de los territorios de *H. leucotis* en el PNEC se realizaron búsquedas de territorios de esta especie. Las búsquedas se realizaron de enero a marzo del 2013. Para ubicar la presencia de un posible territorio se localizaron individuos perchando y vocalizando. Al encontrarlos se observó y registró el comportamiento del colibrí (de aquí en adelante llamado colibrí dueño) por una hora. Se consideró que el área observada era un territorio si se cumplían las siguientes características:

- 1) El colibrí dueño estaba dentro del territorio al menos el 50% del tiempo de observación.
- 2) El colibrí dueño forrajeaba dentro del territorio.
- 3) El colibrí dueño defendía el territorio de intrusos, ya sea mediante persecuciones (defensa activa) o vocalizaciones (defensa pasiva).

La limitación de esta aproximación es que los parámetros indicados pueden ser considerados siempre y cuando se registre el comportamiento del mismo individuo durante todo el periodo de observación. La mejor forma de asegurar lo anterior es marcando a los individuos en campo. Para dicho propósito la técnica más usada en el estudio de aves es el anillamiento (Fair *et al.* 2010). No obstante en el caso de colibríes dicha técnica no es fácil de usar en campo, porque el tamaño corporal y lo corto de los tarsos de los colibríes dificulta ver los anillos sin recapturar a los animales (Stiles y Wolf 1973). Tomando en cuenta lo anterior, en este estudio se consideró que era un mismo individuo aquel que usó los mismos sitios de percha y forrajeo durante la hora de observación, una aproximación usada en otros estudios (Kuban *et al.* 1985 y Camfield 2006).

Para establecer los límites de los territorios detectados se observó el comportamiento del colibrí dueño y en qué sitio realizaba las siguientes actividades: percha, forrajeo y defensa activa. La defensa pasiva (vocalización) no fue tomada en cuenta para la estimación de los límites del territorio, pero sí en otros aspectos (ver abajo), debido a que este comportamiento se da cuando el colibrí está perchado, lo que implica que un registro de percha y uno de defensa pasiva se sobrelaparían. Se consideró como un sitio de forrajeo aquel lugar donde el colibrí volando o perchando introdujo el pico dentro de una flor. Una percha fue aquella donde el colibrí se posó; una percha pudo ser cualquier elemento del paisaje. Finalmente la defensa del territorio fue dividida en activa y pasiva. La defensa activa ocurrió cuando un colibrí persiguió a un intruso. Se

determinó como intruso a cualquier organismo que el colibrí no tolerara dentro de su territorio. La defensa activa implica un gasto energético pues deben realizarse vuelos con giros rápidos en un contexto de combate. Por otro lado la defensa pasiva ocurrió cuando el colibrí marcó su territorio vocalmente. La defensa pasiva se define como un comportamiento de bajo costo energético, ya que se limita a llamados emitidos por el colibrí dueño al detectar a un intruso.

Para delimitar el área de cada territorio, una vez concluido el periodo de observación se tomaron las coordenadas “x” y “y” de los sitios donde ocurrieron los registros de cada actividad realizada por el “colibrí dueño”. La toma de coordenadas se realizó colocando cintas de 100 metros como ejes “x” y “y”. De esta forma los registros de actividad del colibrí dueño estuvieron representados en un sistema de coordenadas el cual se usó para el calcular el tamaño de territorio. Esto se hizo mediante el método del polígono mínimo convexo (MCP), empleando el software Biotas 2.0 Alpha (Ecological Software Solutions LLC 2004). El método MCP es un método no estadístico; calcula el tamaño del territorio uniendo los puntos de actividad más exteriores mediante líneas rectas, de esta forma crea un polígono y calcula el área que lo conforma (Duca *et al.* 2006). Se escogió este método porque para la formación del polígono se consideran todos los registros que se tengan del organismo, a diferencia de métodos que eliminan los registros más alejados de los centros de actividad (Herbinger *et al.* 2001).

Por otra parte se registró el tiempo que invirtió el colibrí dueño en cada uno de los comportamientos. Para ello se usaron cuatro cronómetros, uno para cada comportamiento (i.e., percha, forrajeo, defensa activa y defensa pasiva). Cuando se observó un evento de intromisión de otro colibrí en el territorio se registró el tipo de intruso determinando la especie y el sexo. Se clasificó a los intrusos en exitosos y no exitosos. Los intrusos exitosos fueron los que lograron forrajear dentro del territorio (i.e., introducir el pico dentro de una flor), aunque posteriormente fueran expulsados de la zona. Por otro lado, los intrusos no exitosos fueron aquellos expulsados antes de lograr forrajear dentro del territorio (*sensu* Paton y Carpenter 1984).

Con el propósito de estimar la energía diaria que producía un territorio se contabilizaron, por especie de planta, las flores abiertas y maduras dentro de los territorio (*sensu* Mauricio-López 2005, Díaz-Valenzuela 2008, Vargas-Licona 2010). Cabe resaltar que se cuantificaron todas las especies de flores ornitófilicas dentro del territorio, no sólo *S. elegans*. El total de flores maduras de cada especie de planta fue multiplicado por la energía diaria que produce una flor de cada especie (Kj/día). Los estimados de producción diaria de energía fueron obtenidos de estudios

previos para las plantas *S. elegans* = 0.0036 Kj/flor/día (Lara 2006) y *F. microphylla* = 0.0041 Kj/flor/día (Arizmendi 2001, Ortiz-Pulido y Lara 2012). Mientras que al no existir información para *S. angulifolius* su producción diaria se estimó en este estudio.

La producción diaria de energía de *S. angulifolius* se estimó mediante la cantidad (volumen) y calidad (concentración de azúcar en el néctar) diaria de néctar que produjo cada flor (Corbet 2003). Para esto se extrajo el néctar de 20 flores pertenecientes a 20 plantas distintas usando capilares calibrados a 80 μ l; una vez que la flor no tenía néctar se cubrió la inflorescencia con un saco de tela de malla para evitar la remoción de néctar de los polinizadores y se colocó Tanglefoot (The Tanglefoot Company, www.tanglefoot.com) en el pedicelo de la inflorescencia para evitar que otros insectos removieran el néctar. Después de 24 horas se volvió a medir el volumen de néctar producido usando capilares (ver arriba), mientras que la concentración de azúcar se determinó usando un refractómetro portátil (VEE GEE, modelo ABT-32). El estimado de producción energética diaria de *S. angulifolius* fue de 0.0044 ± 0.00015 Kj/flor/día ($n=20$).

La determinación de las especies de plantas se realizó en base a la información previa existente para el área (Arregui 2004, Martínez-García 2008, Ortiz-Pulido *et al.* 2008, Díaz-Valenzuela y Ortiz-Pulido 2011, Medrano-Hernández 2011).

Para evaluar si existieron diferencias en los parámetros evaluados (i.e., tamaño del territorio, intromisiones y conducta territorial) se determinó la normalidad de los datos, lo cual permitió usar pruebas de ANOVA de una vía, empleando como factor periodo de floración de *S. elegans* (con tres niveles: inicio, mitad y final). Cuando se encontraron diferencias significativas, se realizó una prueba de comparaciones múltiples de Tukey para determinar entre qué periodos se encontraron las diferencias. En todos los casos, salvo que se indique lo contrario, las medidas de tendencia central se dan en forma de media ± 1 error estándar. De igual manera, en todos los casos se consideró un alfa de 0.05 para determinar diferencias entre periodos de abundancia de flores.

RESULTADOS

Se encontraron y midieron 30 territorios de *H. leucotis* (Cuadro 1), 19 de los cuales pertenecen a machos y los restantes a hembras. El tamaño promedio de los territorios de forrajeo de *H. leucotis* fue de $129.83 \pm 13.79 \text{ m}^2$, siendo el territorio más grande de 293.52 m^2 y el más pequeño de 36.19 m^2 . El área promedio de territorio para machos fue de $124.19 \pm 17.04 \text{ m}^2$, mientras que para hembras fue de $139.60 \pm 24.21 \text{ m}^2$. No existieron diferencias significativas en el tamaño del territorio de *H. leucotis* entre sexos ($F=0.28$, g.l.=1,29, $P=0.59$). Por esta razón, los datos de hembras y machos fueron analizados en conjunto.

Todos los territorios de *H. leucotis* tuvieron al menos un registro de actividad de cada comportamiento de interés (i.e., percha, forrajeo, defensa activa y defensa pasiva). Un ejemplo del área de un territorio se presenta en la Fig. 2.

Los territorios contuvieron en su interior flores de *S. elegans*, *F. microphylla*, *S. angulifolius* y *C. ehrenbergii* en distintas combinaciones (Cuadro 1). La especie vegetal más abundante dentro de los territorios fue *S. elegans* (768.61 ± 100.63 flores; presente en 25 territorios), mientras que la menos común fue *C. ehrenbergii* (3 flores todas presentes en un territorio) (Cuadro 1). Además de esto el número de flores de *S. elegans* dentro de los territorios no presentó diferencias significativas durante los periodos de floración ($F=0.71$, g.l.=2, 25, $P=0.50$).

La producción energética diaria de los territorios de *H. leucotis* varió entre 1.12 y 8.64 KJ/día y tuvo un promedio de 3.94 ± 0.45 KJ/día (Cuadro 1; Fig. 3). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la energía producida por los territorios durante los tres periodos de floración de *S. elegans* ($F=2.78$, g.l.= 2,29, $P=0.08$).

Los territorios de *H. leucotis* fueron significativamente distintos en cuanto a tamaño entre los periodos de floración de *S. elegans* ($F= 3.43$, g.l= 2, 29, $P=0.04$; Fig. 4). Los territorios fueron significativamente más grandes al final de la época de floración que al principio ($Q=4.05$, $n=9,12$, $P=0.02$).

Las conductas donde se registraron diferencias significativas fueron relativas a la defensa del territorio, no en cuanto a tiempo de percha y forrajeo (Fig. 5). El tiempo invertido en perchar ($F=0.21$, g.l=2,29, $P=0.81$) y forrajear ($F<0.001$, g.l=2,29, $P=0.99$) no difirió significativamente entre los tres periodos de floración (Fig. 5). Sin embargo, la defensa del territorio activa ($F=4.93$, g.l= 2, 29, $P=0.01$) y la pasiva ($F=4.64$, g.l= 2, 29, $P=0.02$), fueron diferentes entre las tres épocas de

floración (Fig. 5). El tiempo invertido en la defensa del territorio (activa y pasiva) fue significativamente mayor a mitad de la floración que al inicio de ésta (Defensa activa inicio vs mitad $Q=1.56$, $n=9,12$, $P=0.02$; Defensa pasiva inicio vs mitad $Q=3.75$, $n=9,12$, $P=0.03$); además, se invirtió más tiempo en la defensa pasiva durante el periodo final que al inicio de la floración (inicio vs final $Q=3.79$, $n=9,9$, $P=0.03$).

La mayor parte de los intrusos fueron otros individuos de *H. leucotis*. La identidad de los intrusos registrados (especie y sexo) así como la frecuencia y el tipo de intromisión (exitosa y no exitosa) se reportan en el Anexo I. Se registraron diferencias en el número de intromisiones en todas las categorías: totales, exitosas y no exitosas (Fig. 6). En intromisiones totales hubo diferencias entre los periodos de la floración ($F=8.14$ $g.l=2,29$ $P<0.001$). Las intromisiones totales ocurrieron significativamente más durante la mitad y el final del periodo de floración que al inicio de la floración (inicio vs mitad $Q=3.87$, $n=9,12$, $P=0.02$; inicio vs final $Q=6.08$, $n=9,9$, $P<0.01$). El éxito de los intrusos al robar néctar también varió significativamente entre periodos ($F=4.29$ $g.l=2,29$ $P=0.02$): fue mayor al final del periodo de floración comparado con el inicio y mitad de la floración (inicio vs final $Q=4.29$, $n=9,9$, $P=0.01$; mitad vs final $Q=4.05$, $n=12,9$, $P=0.02$). Por último, hubo diferencias estadísticas entre periodos de floración en cuanto a intromisiones no exitosas ($F=5.03$ $g.l=2,29$ $P=0.01$). Hubo más intrusos expulsados durante la mitad de la floración que al inicio ($Q=4.10$, $n=12,9$, $P=0.01$; Fig. 6).

Cuadro 1. Características de territorios de *H. leucotis* registrados en el PNEC, Hidalgo, México. El orden de presentación de los territorios está dado en base a la época en que fueron registrados los territorios. Color blanco = inicio, gris = mitad y gris oscuro = final de la época de floración.

ID territorio	Sexo	Área (m ²)	Recursos florales dentro del territorio (n = número de flores)	Producción energética diaria (Kj)
1	♂	75.29	<i>S. elegans</i> (1052)	3.79
2	♂	100	<i>S. angulifolius</i> (694) <i>S. elegans</i> (54)	4.50
3	♀	118.3	<i>S. elegans</i> (397) <i>C. ehrenbergii</i> (3)	1.43
4	♂	60.48	<i>S. elegans</i> (677)	2.44
5	♀	94.32	<i>S. elegans</i> (950)	3.42
6	♂	164.28	<i>S. angulifolius</i> (874) <i>F. microphylla</i> (358)	7.62
7	♂	47.52	<i>S. elegans</i> (487) <i>S. angulifolius</i> (110)	2.44
8	♂	46.85	<i>S. elegans</i> (693)	2.49
9	♂	36.19	<i>S. angulifolius</i> (810)	5.02
10	♀	131	<i>S. elegans</i> (842)	3.03
11	♂	204.03	<i>S. elegans</i> (714)	2.57
12	♀	94.8	<i>S. angulifolius</i> (1540) <i>F. microphylla</i> (288)	10.73
13	♀	80.91	<i>S. angulifolius</i> (1424) <i>F. microphylla</i> (440)	10.63
14	♂	62.87	<i>S. elegans</i> (310)	1.12
15	♂	206.37	<i>S. elegans</i> (1341)	4.83
16	♀	197.51	<i>F. microphylla</i> (674) <i>S. elegans</i> (36)	2.89
17	♀	55.86	<i>F. microphylla</i> (547) <i>S. elegans</i> (197)	2.95
18	♂	65.63	<i>S. elegans</i> (1639)	5.90
19	♂	46.77	<i>F. microphylla</i> (587) <i>S. elegans</i> (305)	3.50
20	♂	196.84	<i>S. elegans</i> (937)	3.37
21	♂	142.68	<i>S. elegans</i> (2400)	8.64
22	♂	93.18	<i>S. elegans</i> (622)	2.24
23	♀	293.52	<i>S. elegans</i> (1394)	5.02
24	♂	273.87	<i>S. elegans</i> (470)	1.69
25	♀	269.24	<i>S. elegans</i> (831)	2.99
26	♂	133.58	<i>S. elegans</i> (688)	2.48
27	♂	158.14	<i>S. elegans</i> (918)	3.30
28	♀	64.83	<i>S. elegans</i> (822)	2.96
29	♀	135.27	<i>S. elegans</i> (782)	2.82
30	♂	244.99	<i>S. elegans</i> (426)	1.53

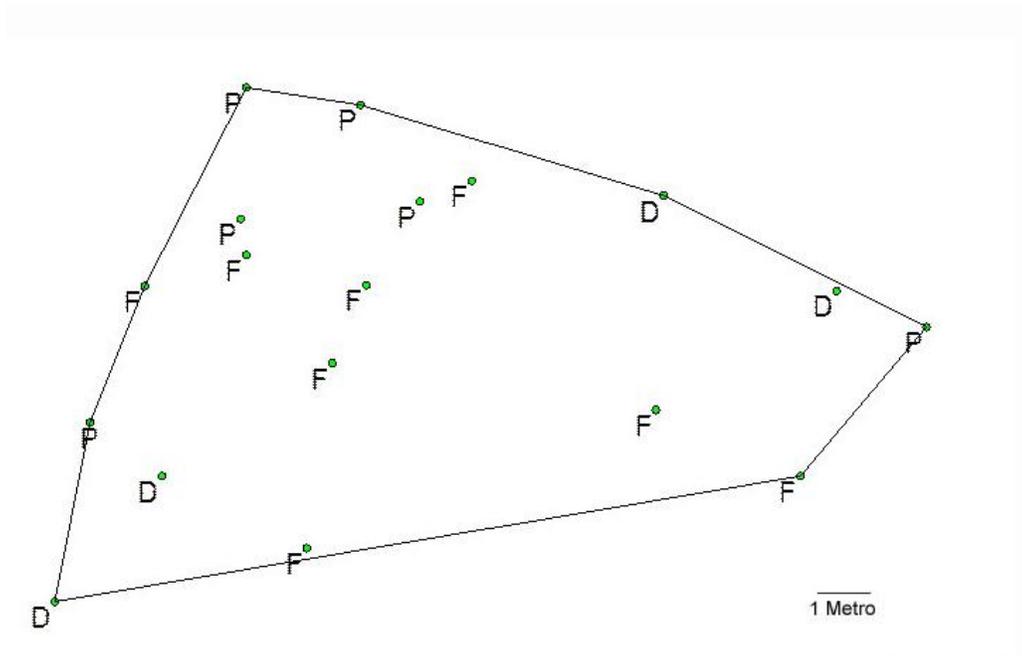


Figura 2. Representación esquemática del territorio de un macho de *H. leucotis* (territorio 1) encontrado en el PNEC, Hidalgo, México. Cada punto representa un registro de actividad durante el periodo de observación. Área de territorio=75.29 m². Las letras indican: P percha, D persecución y F forrajeo.

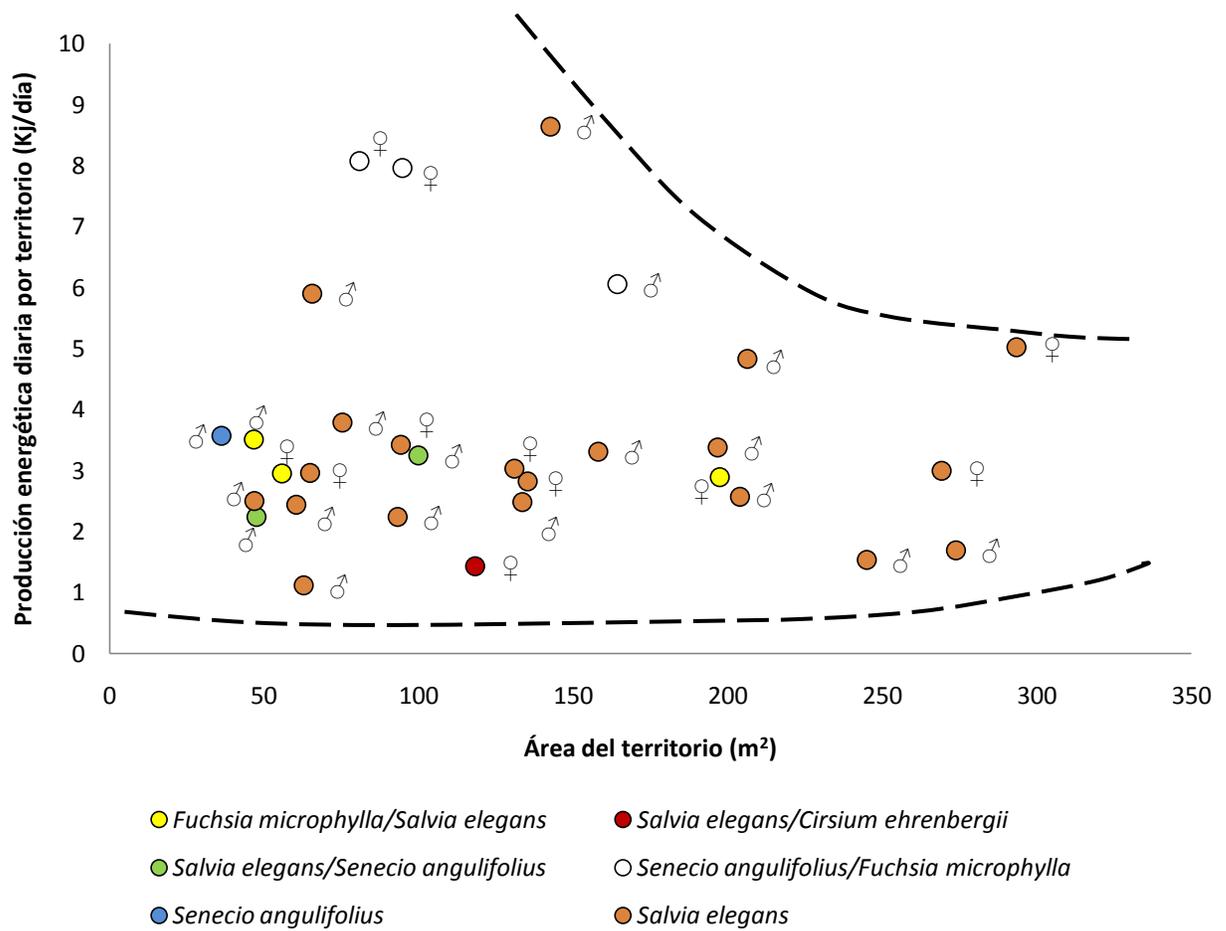


Figura 3. Relación entre producción energética diaria y tamaño de territorios de *H. leucotis*. Las líneas punteadas representan los umbrales energéticos dentro de los cuales *H. leucotis* presentó un comportamiento territorial. Los colores de los puntos representan las especies de flores ornitofílicas dentro del territorio. Para cada punto se indica si el territorio pertenecía a un macho o una hembra.

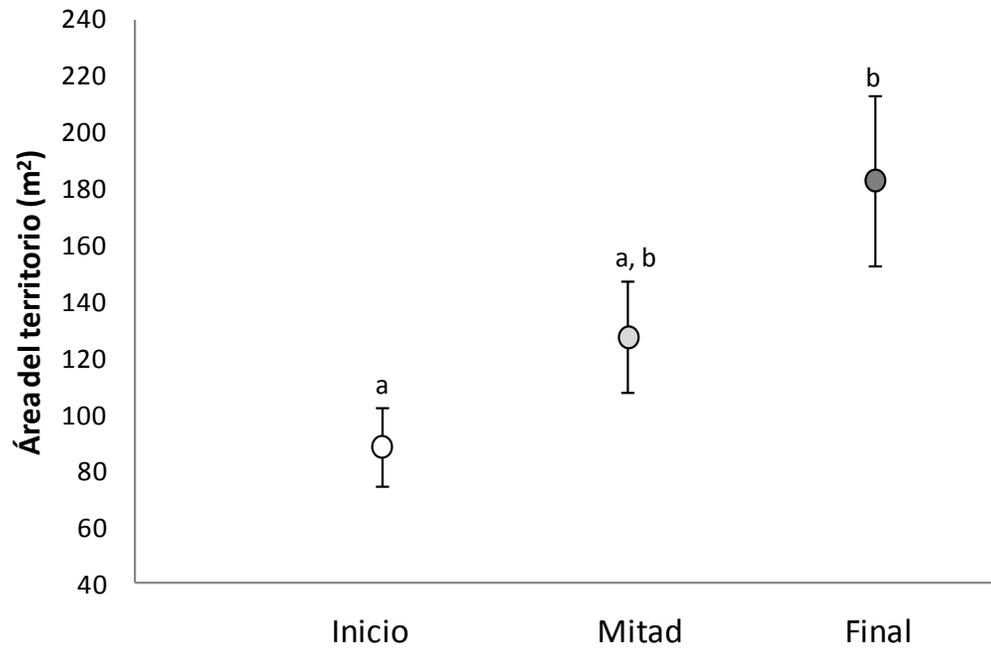


Figura 4. Tamaño de los territorios de *H. leucotis* durante la época de floración de *Salvia elegans*. Letras distintas entre tratamientos representan diferencias significativas. Los círculos representan la media y las barras el error estándar.

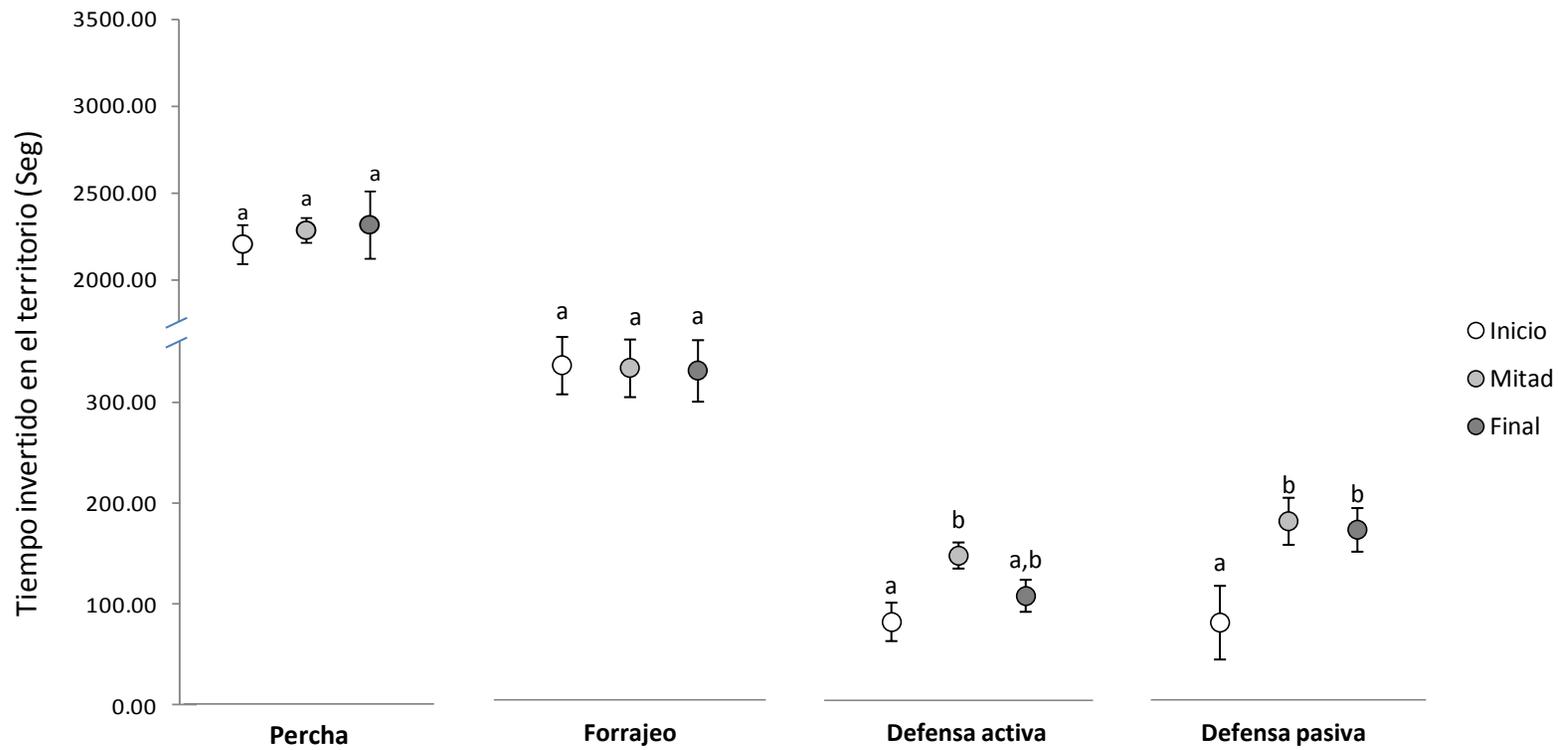


Figura 5. Tiempo invertido en cuatro actividades (percha, forrajeo, defensa activa y defensa pasiva) por individuos de *H. leucotis* en territorios de forrajeo presentes en el PNEC, Hidalgo, México, en tres periodos de floración de *Salvia elegans* (inicio, mitad y final), de enero a marzo del 2013. Letras distintas sobre las barras de un mismo comportamiento indican las diferencias estadísticamente significativas.

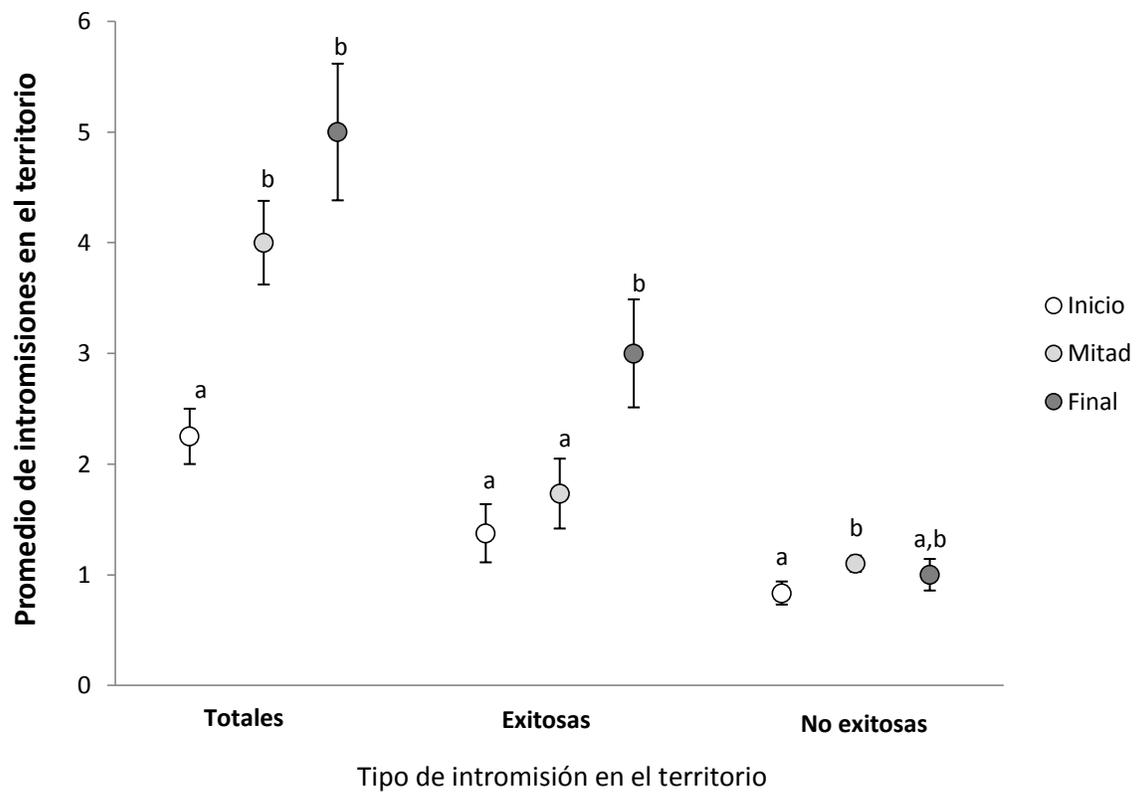


Figura 6. Promedio del número de intrusiones totales, exitosas y no exitosas registradas por territorio de *H. leucotis* durante la época de floración de *S. elegans* en el PNEC. El círculo indica la media y las líneas \pm un error estándar. El color del punto representa el periodo de floración. Letras distintas indican diferencias significativas entre periodos.

DISCUSIÓN

Los resultados indican que el tamaño de territorio y la conducta de *H. leucotis* están relacionados con el periodo de floración de *S. elegans* (Fig. 4 y Fig. 5); y que los umbrales energéticos dentro de los cuales el colibrí *H. leucotis* establece sus territorios de forrajeo en el PNEC van de los 1.12 a los 8.64 Kj/día. Esto cobra relevancia cuando se considera que la cantidad de energía producida y el número de flores de *S. elegans* por territorio no presentó diferencias significativas entre los periodos de floración, pero que el tamaño de los territorios se incrementó significativamente conforme avanzó la floración de *S. elegans* (Fig. 4).

Tamaño del territorio

El tamaño del territorio de *H. leucotis* se incrementó al final de la época de floración de *S. elegans*. Esto es semejante a lo encontrado por otros investigadores, por ejemplo, Kodric-Brown y Brown (1978) y Hixon *et al.* (1983) han presentado evidencia experimental que indica que al disminuir la cantidad de flores disponibles en los territorios del colibrí *S. rufus* éste responde incrementando el área que defiende. Ellos asumen que esto lo hace el colibrí con el fin de incluir un número de flores semejante al que tenía su territorio original. Los resultados del presente trabajo indican que *H. leucotis* modificó el tamaño de su territorio conforme avanzaba la época de floración de *S. elegans* en el PNEC. Es posible que la especie modifique el tamaño de su territorio para que éste siempre cubra el mínimo de sus requerimientos energéticos. Esto parece ser validado por el hecho de que no se detectaron diferencias estadísticas en número de flores y energía disponible por territorio entre periodos de floración.

El tamaño de los territorios de *H. leucotis* varió entre 36 y 293 m² (Cuadro 1). Este tamaño territorial difiere con lo reportado por otros autores. Kodric-Brown y Brown (1978) reportan que el colibrí *S. rufus* defiende áreas de 32 a 3263 m². Paton y Carpenter (1984) trabajando también con *S. rufus* postulan que el tamaño de territorio de este colibrí varía entre los 100 y los 1800 m². El intervalo de tamaño dentro del cual se encuentran los territorios de *H. leucotis* es pequeño en comparación al reportado para *S. rufus*. Algunas posibles explicaciones a estos resultados son mencionadas a continuación.

1) Que el tamaño de territorio sea afectado por la estructura ambiental. Los trabajos antes citados donde se estima el tamaño de territorio de *S. rufus* fueron realizados en las praderas de

Sierra Nevada, California (Paton y Carpenter 1984) y en una pradera de las White Mountains, Arizona (Kodric-Brown y Brown 1978). Los dos trabajos fueron realizados en praderas, lo que implica que la estructura vegetal de ambos sitios sea muy similar. Las plantas herbáceas y arbustivas son los elementos dominantes en estos tipos de vegetación. Lo anterior permite que los parches de flores ornitófilas vigilados sean más grandes, porque los colibríes pueden vigilar más área provocando que la defensa del territorio sea más efectiva. Ambientes como las praderas también brindan ventajas de observación a los investigadores, ya que pueden detectar más fácilmente dónde se encuentra el colibrí de interés; así la detección de los límites del territorio es más precisa. Algo contrario ocurre en los ambientes estructuralmente más complejos como el PNEC. El PNEC es un bosque de oyamel con árboles de 20 a 40 metros de altura (CONANP 2005), esto impide que los colibríes sean observados con facilidad y que el observador determine la posición del colibrí todo el tiempo (obs. pers.); además de lo anterior las especies vegetales compiten por recursos como la luz, el espacio y los nutrientes, lo que podría determinar que no existan parches de flores muy grandes.

2) Que existan diferencias en el tamaño del territorio debidas a condiciones climáticas. *Hylocharis leucotis* es residente en el PNEC, sin embargo, las temperaturas del bosque de oyamel llegan a ser muy bajas (e.g. -2°C en enero 2012 obs. pers.). La termorregulación en organismos pequeños exige un gasto energético grande (González-Gómez *et al.* 2011). Defender territorios más pequeños podría representar para *H. leucotis* un menor gasto energético comparado con el gasto generado por defender territorios más grandes en ambientes con temperaturas fluctuantes como el PNEC. Un ejemplo similar lo brinda González-Gómez *et al.* (2011) donde reportan que el colibrí *Sephanoides sephanoides* defiende territorios de alrededor de 200 m^2 en una localidad a las faldas de los Andes en Chile, donde las temperaturas varían de los 30°C en marzo a -5°C en agosto.

El tamaño de los territorios de *H. leucotis* es más pequeño que el reportado para otras especies de colibríes debido a que la estructura ambiental limita la capacidad del observador, la distribución espacial de los recursos y la efectividad del dueño para vigilar de forma efectiva su territorio, sin duda lo anterior afecta el tamaño de los territorios de *H. leucotis*. Por otro lado los efectos de la temperatura ambiental en colibríes han sido pobremente explorados (González-Gómez *et al.* 2011), por lo que en el futuro se recomienda evaluar las consecuencias de la temperatura ambiental en los aspectos de la biología de los colibríes.

Umbral energético de territorialidad

Los datos obtenidos en nuestro estudio mostraron que la cantidad de energía estimada se encuentra por debajo del rango de 26.02 a 28.9Kj que necesita diariamente un colibrí de 3.6 g de peso como *H. leucotis* para sobrevivir (*sensu* Montgomerie y Gass 1981). Algo semejante encontró Rodríguez-Flores (2009), quien estimó que la energía contenida dentro de los territorios de forrajeo de la misma especie se encontraban entre 7.02-12.30 Kj diarios, con un promedio de 9.66 \pm 2.63Kj (n=3). La falta de concordancia entre la energía cuantificada en los territorios de *H. leucotis* en el PNEC y la estimada para su sobrevivencia puede explicarse de distintas maneras, las cuales son discutidas a continuación.

Es posible que exista más energía en el territorio de la que fue contabilizada. En este trabajo se tomaron en cuenta como recurso alimenticio las flores ornitófilas abiertas y maduras que se encontraron dentro de los territorios. Sin embargo, aunque el principal recurso alimenticio de los colibríes es el néctar, estos organismos complementan su alimentación con insectos (Wagner 1946, Stiles 1995). Durante los periodos de observación no se registró a ningún individuo de *H. leucotis* forrajeando insectos, por el contrario, los dueños de los territorios mostraron una actitud intolerante hacia insectos nectarívoros como abejas, abejorros y mariposas expulsándolos de sus territorios. Ahora bien, se ha observado que los colibríes consumen insectos más pequeños (R. Ortiz-Pulido, com. pers.).

Por otra parte se ha reportado que algunas especies de colibríes como *Archilochus colubris* (Southwick y Southwick 1980), *Calypte anna* (Wheeler 1980), *S. rufus* (Sutherland et al. 1982) y *Sephanoides sephanooides* (Estades 2003) incorporan a su dieta savia obtenida a través de los orificios que hacen los pájaros carpinteros en distintas especies de árboles. Si bien dentro del PNEC existen varias especies de pájaros carpinteros, no se observó ningún individuo de *H. leucotis* forrajeando cerca de la corteza de los árboles. Ortiz-Pulido (com. pers.) reporta que ha visto a esta especie de colibrí comúnmente hacer movimientos de forrajeo en ramas y en la parte externa de árboles de los géneros *Pinus* y *Juniperus* en el PNEC y en el PN La Malinche. Se debe tomar en cuenta la posibilidad de que *H. leucotis* use savia. Desafortunadamente la altura de los árboles del bosque en el PNEC impidió la observación de colibríes en estratos altos durante este estudio.

Es factible que los colibríes puedan determinar la energía que producirá un territorio en el futuro. Esta posibilidad surge del estudio de Trombulak (1990), quien determinó los

requerimientos energéticos de *Amazilia saucerottei* (i.e. 34.14 Kj/día). Al evaluar si los territorios de esta especie cumplían dichos requerimientos el autor notó que la producción energética diaria estaba por debajo de la energía necesaria para que el colibrí sustentara un comportamiento territorial. Sin embargo, al evaluar posteriormente la producción energética diaria de los mismos territorios, éstos superaban los 34.14 Kj/día. Trombulak (1990) postuló que los colibríes pueden evaluar el número de inflorescencias en cualquier estado (botones o flores cerradas) que estén presentes en un lugar determinado como una medida del valor futuro de esa área y así decidir si establecer o no un territorio. Si esto es cierto un colibrí puede evaluar el valor potencial a largo plazo de un área independientemente de su valor actual. *Hylocharis leucotis* podría estar evaluando y escogiendo así de manera previa las áreas que defiende en el PNEC y por ello la diferencia entre la energía necesaria y disponible en el territorio.

Es posible que exista una variación temporal y espacial en la producción de néctar y que esto dificulte estimar adecuadamente la energía disponible en el ambiente en un momento dado. Los estimados de producción de néctar que se usaron en este trabajo fueron tomados de literatura (Arizmendi 2001, Lara 2006, Ortiz-Pulido y Lara 2012). Estos estimados fueron obtenidos en el laboratorio natural Las Joyas (Jalisco) y el Parque Nacional La Malinche (Tlaxcala) respectivamente. Sin embargo, la tasa de producción de néctar es altamente variable, tanto espacial como temporalmente. Los dos componentes del néctar (agua y azúcares) se ven expuestos a variación (McDade y Weeks 2004). La cantidad de azúcar en el néctar de una flor fluctúa a través del tiempo, pues puede que se incremente por secreción de la planta o que disminuya a causa del forrajeo o la reabsorción de la planta (Corbet 2003). Otro punto a considerar es el volumen de agua en el néctar, ya que éste puede aumentar debido a la condensación de la humedad del aire o por la precipitación y disminuir por la evaporación (Corbet 2003). Al no considerar esta variación en la producción local del néctar, los estimados de producción energética diaria podrían estar subestimando o sobrestimando la energía real dentro del territorio.

En síntesis, la energía cuantificada en forma de néctar dentro de los territorios de *H. leucotis* en el PNEC no alcanzarían para sustentar las actividades de los colibríes dueños. Ahora bien se sabe que un colibrí sólo establecerá un territorio de forrajeo en torno a un área que sustente el gasto energético que implica la tenencia de un territorio (Kodric-Brown y Brown 19178). Bajo el contexto anterior, los territorios de *H. leucotis* deben estar proporcionando la

energía necesaria para sustentar el comportamiento agresivo de este colibrí. En el futuro es conveniente explorar los factores que podrían explicar la presencia de esta especie en zonas templadas que aparentemente no tienen los recursos energéticos para sustentarlos diariamente. Además de incorporar en el estudio de la territorialidad la estructura tridimensional del ambiente, es decir, la delimitación vertical (altura de los diferentes estratos) y horizontal (distribución espacial de los recursos) del territorio, así como la forma de usar este volumen por los colibríes dueños de territorios.

Comportamiento de *H. leucotis*

La actividad en la que los dueños de territorios invirtieron mayor tiempo fue la percha. Este patrón ha sido reportado anteriormente por varios autores para otras especies (Paton y Carpenter 1984, Hixon y Carpenter 1988 Trombulak 1990). Una explicación a la gran cantidad del tiempo que los colibríes invierten en perchar es que dicho comportamiento les permite vigilar su territorio. Comúnmente en un territorio existe más de un sitio de percha, estos sitios generalmente están a una mayor altura que las flores presentes dentro del territorio (obs. pers.), brindando al colibrí dueño una buena perspectiva del territorio y sus límites. La estructura de la vegetación del PNEC permite a los colibríes dueños de territorios tener perchas más altas, sin embargo, la estructura de la vegetación puede ocasionar dificultades para detectar a los intrusos (pues hay muchos árboles y estratos que impiden una visibilidad total del área). Muchas especies que actúan como ladrones modifican su comportamiento para no ser descubiertos por los dueños de los territorios forrajeando cerca del suelo (Lima 1991) e incluso permanecen en silencio dentro del territorio (obs. pers.).

Dos componentes de la defensa del territorio, las persecuciones y las vocalizaciones, fueron los únicos comportamientos que se modificaron entre periodos de floración. El tiempo que invirtieron los colibríes dueños en la defensa activa y pasiva se incrementó significativamente durante el pico de abundancia floral de *S. elegans* en comparación al tiempo invertido al inicio del periodo de floración (Fig. 5). El incremento del tiempo invertido en la defensa puede explicarse mediante la relación entre el nivel de agresividad de los colibríes y el alimento disponible dentro de sus territorios. Powers y McKee (1994) mencionan que la exclusión de otros colibríes está relacionada con la cantidad de alimento disponible en el territorio. Dearborn (1998) comprobó experimentalmente que el colibrí *Amazilia tzacatl* modifica su comportamiento en base a la

percepción que el colibrí dueño tiene del área que defiende; expulsando una mayor cantidad de intrusos cuando existió más energía disponible en su territorio.

El mismo patrón se observó en este trabajo en la defensa pasiva del territorio (i.e., vocalizaciones). Goldberg y Ewald (1991) postulan que la vocalización en colibríes puede tener dos propósitos. El primero es un elemento defensivo que se emplea para expulsar a otros colibríes anunciando que ese territorio ya tiene dueño. No obstante estas vocalizaciones también tienen un elemento atrayente hacia otros colibríes, esto ocurre sobre todo en ambientes con un alto índice de establecimiento de nuevos territorios o cuando existe una alta tasa de recambio de dueños (despojamiento de territorio por otro individuo). En el caso de *H. leucotis* no se observó un aparente recambio de dueños de territorio durante los periodos de observación. Sin embargo, dada la imposibilidad de marcar a los colibríes durante el trabajo de campo, la identidad individual de los mismos no está comprobada. Todo esto sugiere que probablemente las vocalizaciones son usadas en esta especie como una fuente de información relativa a la tenencia del territorio hacia el resto de la comunidad de colibríes, y además, como un componente de la defensa del territorio.

Intromisiones en el territorio

Se ha hipotetizado que el tamaño del territorio de los colibríes es un resultado de la energía disponible y la presión que los intrusos ejercen sobre el territorio al intentar robar néctar (Eberhard y Ewald 1994). En el presente trabajo el éxito de los intrusos al robar néctar de los territorios se incrementó al final del periodo de floración de *S. elegans*. Lo anterior tiene una explicación si tomamos en cuenta que el tamaño de los territorios de *H. leucotis* se incrementó significativamente al avanzar la floración, alcanzando su tamaño máximo al final de la floración de *S. elegans*. Por ello es factible pensar que territorios grandes implican un gasto mayor en la defensa, lo que condiciona un número mayor de intromisiones exitosas en el territorio. Paton y Carpenter (1983) registraron un mayor número de intromisiones exitosas en la periferia de los territorios que en el núcleo. Otro ejemplo lo brinda Kodric-Brown y Brown (1978) donde las hembras defendieron territorios más grandes que los machos; los autores explican que los territorios más pequeños permiten a los machos invertir menos energía en la defensa del territorio y que ésta sea más exitosa.

En resumen el éxito de los intrusos al robar néctar de los territorios de *H. leucotis* se incrementó cuando el tamaño de los territorios aumentó, lo cual sugiere que para un colibrí

territorial es más eficiente defender un territorio pequeño que uno grande. Sin embargo, el tamaño del territorio de los colibríes es resultado de la interacción de múltiples factores, por ejemplo presión de intrusos, distribución espacial de los recursos, etc.

CONCLUSIONES

El tamaño de los territorios de *H. leucotis* se incrementa conforme avanza la época de floración de *S. elegans*, tal vez como una forma de compensar una densidad menor de flores.

Los umbrales energéticos dentro de los cuales se encontraron los territorios de forrajeo de *H. leucotis* (1.12 - 8.64 Kj/día) no sustentan el gasto energético de esta especie, por lo que los colibríes podrían tener una fuente adicional de energía no cuantificada en este estudio.

Hylocharis leucotis invierte significativamente más tiempo en la defensa (activa y pasiva) del territorio a la mitad de la época de floración, periodo que coincide con la mayor abundancia de recursos florales. Por lo tanto este patrón de defensa se presenta cuando hay mayor cantidad de energía disponible para que los colibríes defiendan sus territorios.

La efectividad de los colibríes intrusos al robar néctar de los territorios de *H. leucotis* se incrementó al final de la época de floración de *S. elegans*, tal vez porque en ese periodo se incrementa el tamaño del territorio, haciendo más costoso para el dueño defender exitosamente los límites del mismo.

LITERATURA CITADA

- Adams, E. S. 2001. Approaches to the study of territory size and shape. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:277-303.
- Altshuler, D. L., Stiles, F. G., y R. Dudley. 2004. Of Hummingbirds and Helicopters: Hovering Costs, Competitive Ability, and Foraging Strategies. *The American Naturalist* 163: 16-25.
- Arizmendi, M. C. 2001. Multiple ecological interactions: Nectar robbers and hummingbirds in a highland forest in Mexico. *Canadian Journal of Zoology* 79:997-1006.
- Arregui, A. L. 2004. ¿A qué nivel de la escala espacial seleccionan los colibríes su área de forrajeo? Tesis de Maestría, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, España. 28 pp.
- Biotas™.2004. Ecological Software Solutions LLC. Hegymagas, Hungary. Version 1.03.
- Brown, J. L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *The Wilson Bulletin* 76(2):160-169.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24(3):346-352.
- Camfield, A. F. 2006. Resource value affects territorial defense by Broad-tailed and Rufous hummingbirds. *Journal of Field Ornithology* 77(2):120-125.
- Carpenter, L. F., D.C. Paton y M. A. Hixon. 1983. Weight gain and adjustment of feeding territory size in migrant hummingbirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 80:7259-7263
- CONANP. 2005. Programa de conservación y manejo parque nacional el Chico. Dirección General de Manejo para la conservación. 236Pp.
- Copenhaver, C. y P. W. Ewald. 1980. Cost of Territory Establishment in Hummingbirds. *Oecologia* 46(2):155-160.
- Corbet, S. A. 2003. Nectar sugar content: estimating standing crop and secretion rate in the field. *Apidologie* 34:1-10.
- Cotton, P. A. 2007. Seasonal resource tracking by Amazonian hummingbirds. *Ibis* 149:135-142.
- Dearborn, D. C. 1998. Interspecific Territoriality by a Rufous-Tailed Hummingbird (*Amazilia tzacatl*): Effects of Intruder Size and Resource Value. *Biotropica* 30(2):306-313.
- Díaz-Valenzuela, R. y R. Ortiz-Pulido. 2011. Effects of a snowstorm event on the interactions between plants and hummingbirds: fast recovery of spatio-temporal patterns. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 82:1243-1248.

- Duca, C., T. J. Guerra y M. A. Marini. 2006. Territory size of three Antbirds (Aves, Passeriformes) in an Atlantic forest fragment in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoología* 23(3):692-698.
- Eberhard, J. R. y P. W. Ewald. 1994. Food availability, intrusion pressure and territory size: an experimental study of Anna's hummingbirds (*Calypte anna*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 34:11-18.
- Estades, C. F. 2003. Sap feeding by the green-backed firecrown (*Sephanoides sephanoides*). *Ornitologia Neotropical* 14:531-533.
- Ewald, P. W. 1985. Influence of asymmetries in resource quality and age on aggression and dominance in black-chinned hummingbird. *Animal Behaviour* 33:705-719.
- Fair, J., E. Paul, y J. Jones, Eds. 2010. *Guidelines to the Use of Wild Birds in Research*. Washington, D.C.: Ornithological Council.
- Feinsinger, P y S. B. Chaplin. 1975. On the relationship between wing disc loading and foraging strategy in hummingbirds. *The American Naturalist* 109:217-224.
- Feinsinger, P. y R. K. Colwell. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18:779-795.
- Goldberg, T. L. y P. W. Ewald. 1991. Territorial song in the Anna's hummingbird, *Calypte anna*: costs of attraction and benefits of deterrence. *Animal Behaviour* 42:221-226.
- González-Gómez, P, N. Ricote-Martínez, P. Razeto-Barry, I. S. Cotorás. 2011. Thermoregulatory cost affects territorial behavior in hummingbirds: a model and its application. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:2141-2148.
- Herbinger, I., C. Boesch y H. Rothe. 2001. Territory characteristics among three neighboring chimpanzee communities in the Tai National Park, Côte d'Ivoire. *International Journal of Primatology* 22(2):143-167.
- Hinde, R. A. 1956. The biological significance of the territories of birds. *Ibis* 98(3):340-369.
- Hinsch, M. y J. Komdeur. 2010. Defense intrusion and the evolutionary stability of territoriality. *Journal of Theoretical Biology* 266:606-613.
- Hixon, M, A. y F. L. Carpenter. 1988. Distinguishing energy maximizers from time minimizers: A comparative study of hummingbird species. *American Zoologist* 28:913-925.
- Hixon, M. A., F. L. Carpenter y D. C. Paton. 1983. Territory area, flower density, and time budgeting in hummingbirds: an experimental and theoretical analysis. *The American Naturalist* 122: 366-391.

- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 1998. Cartografía del Estado de Hidalgo.
- Kodric-Brown, A. y J. H. Brown. 1978. Influence of economics, interspecific competition and sexual dimorphism on territoriality of migrant rufous hummingbirds. *Ecology* 59(2): 285-296.
- Lara, C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* 13(1):23-29.
- Lara-Rodríguez, N. Z., R. Díaz-Valenzuela, V. Martínez-García, E. Mauricio-López, S. Anaid-Díaz, O. I. Valle, A. D. Fisher-de León, C. Lara y R. Ortiz-Pulido. 2012. Redes de interacción colibrí-planta del centro-este de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:569-577.
- Lima, S. L. 1991. Energy, predators and the behaviour of feeding hummingbirds. *Evolutionary Ecology* 5:220-230.
- Martínez-García, A. L. 2008. Disponibilidad floral de plantas ornitófilas en cuatro tipos de vegetación del centro-sur de Hidalgo, México. Tesis de licenciatura. Laboratorio de Ecología de Poblaciones. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pachuca pp. 67.
- Mauricio-López, E. 2005. Interacción Colibrí-Planta: Variación espacial en un matorral xerófito de Hidalgo, México. Tesis de licenciatura. Laboratorio de Ecología de Poblaciones. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pachuca pp. 58.
- McDade, L. A. y J. A. Weeks. 2004. Nectar in hummingbird-pollinated neotropical plants I: Patterns production and variability in 12 species. *Biotropica* 36:196-215.
- Medrano-Hernández, R. 2011. Sub-red de interacciones insecto-planta ornitófila en un bosque de oyamel en el Parque Nacional El Chico Hidalgo, México. Laboratorio de Ecología de Poblaciones. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pachuca pp. 36.
- Montgomerie, R. D. y C. L. Gass. 1981. Energy Limitation of Hummingbird Population in Tropical and Temperate Communities. *Oecologia* 50:162-165.
- Németh, Z y F. R. Moore. 2012. Differential timing of spring passage of Ruby-throated Hummingbirds along the northern coast of the Gulf of Mexico. *Journal of Field Ornithology* 83:26-31.
- Nice, M. M. 1941. The Role of territory in bird life. *American Midland Naturalist* 26(3):441-487.
- Noble, G. K. 1939. The Role of dominance in the social life of birds. *The Auk* 56(3):263-273.
- Norton, E. M., P. Arcese y P. W. Ewald. 1982. Effect of intrusion pressure on territory size in black-chinned hummingbirds (*Archilochus alexandri*). *The Auk* 99:761-764.
- Ohashi, K. y J. D. Thomson. 2009. Trapline foraging by pollinators: its ontogeny, economics and possible consequences for plants. *Annals of botany* 103(9):1365-1378.

- Ortiz-Pulido, R. y Vargas-Licona, G. 2008. Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores con escalamiento espacio-temporal. *Ornitología Tropical* 19:473-483.
- Ortiz-Pulido, R. y C. Lara-Rodríguez. 2012. Is energy in nectar a good predictor of hummingbird activity at landscape scale?, *Italian Journal of Zoology* 79: 100-104.
- Ortiz-Pulido, R., E. Mauricio-López, V. Martínez-García y J. Bravo. 2008. ¿Sabes quién vive en el Parque Nacional El Chico? Colibríes. UAEH, SEP y Dirección del Parque Nacional El Chico. Pachuca, Hidalgo, México. 20pp.
- Paton, D. C. y F. L. Carpenter. 1984. Peripheral foraging by territorial rufous hummingbirds: Defense by exploitation. *Ecology* 65(6):1808-1819.
- Pimm, S. L., M. L. Rosenzweig y W. Mitchell. 1985. Competition and food selection: field test of a theory. *Ecology* 66(3):798-807.
- Powers, D. R. y T. McKee. 1994. The effect of food availability on time and energy expenditures of territorial and non-territorial hummingbirds. *The Condor* 96:1064-1075.
- Rodríguez-Flores, C. I. 2009. Dinámica de las estrategias de forrajeo por néctar en colibríes (Aves: Trochilidae) en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (Jalisco, México). Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 89Pp.
- Russell, W. R., F. L. Carpenter, M. A. Hixon y D. C. Paton. 1994. The Impact of Variation in Stopover Habitat Quality on Migrant Rufous Hummingbirds. *Conservation Biology* 8(2):483-490.
- Schoener, T. W. 1968. Sizes of feeding territories among birds. *Ecology* 49(1):123-141.
- Shettleworth, S. J. 2001. Animal cognition and animal behaviour. *Animal Behaviour* 61:277-286.
- Shettleworth, S. J. 1988. Foraging as operant behavior and operant behavior as foraging: what have we learned? *Psychology of Learning and Motivation* 22: 1-49.
- Stiles, G. F. 1995. Behavioral, Ecological and Morphological Correlates of Foraging for Arthropods by the Hummingbirds of a Tropical Wet Forest. *The Condor* 97:853-878
- Stiles, F. G., y L. L. Wolf. 1973. Techniques for color-marking hummingbirds. *Condor* 75: 244-245.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press. 296 Pp.
- Tinbergen, N. 1963. On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 20:410-433
- Trombulak, S. C. 1990. Assessment of territory value by a tropical hummingbird (*Amazilia saucerrottei*). *Biotropica* 22:9-15.

Vargas-Licona, G. 2010. Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores con escalamiento espacio-temporal. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pachuca, Hidalgo, México.

Wagner, H. O. 1946. Food and Feeding Habits of Mexican Hummingbirds. *The Willson Bulletin* 58(2): 69-132.

Wiley, R. H. 1991. Both high and low-ranking white-throated sparrows find novel locations of food. *The Auk* 108:8-15.

Wheeler, T. G. 1980. Experiments in feeding behavior of the Anna hummingbird. *The Willson Bulletin* 92:53-62.

Wolf, L. L., F. G. Stiles y F. R. Hainsworth. 1976. Ecological Organization of a Tropical, Highland Hummingbird Community. *Journal of Animal Ecology* 45(2):349-379.

CAPÍTULO II

Efecto de la concentración de azúcar en el néctar en la conducta y el tamaño de territorio del colibrí *Calothorax lucifer*

INTRODUCCIÓN

El estudio del comportamiento territorial en colibríes no es sencillo, porque muchos factores influyen en él. Carpenter (1987) enlista algunos de los factores más importantes a considerar, entre los que destacan: el propósito del forrajeo del organismo, el tiempo que emplea en ello, las limitantes del organismo al forrajear (por ejemplo, en el manejo del alimento), el tiempo que invierte el organismo en patrullar o defender su territorio, la tasa de renovación del alimento, el área de detección de intrusos, el grado de exclusividad del territorio, la habilidad del dueño para detectar intrusos, la densidad de territorios y vecinos, el patrón de dispersión de los recursos, el área que ocupa el parche de recursos y la naturaleza de la variabilidad de los parámetros medidos (e. g., cíclicos, acíclicos).

Cada elemento previo puede afectar el comportamiento del colibrí dueño (i.e., el colibrí que tiene la tenencia del área y monopoliza los recursos dentro de ella) y el tamaño del territorio que establece. Además dicho efecto puede variar dependiendo del estado físico del colibrí, su género, su carga de disco alar, su tamaño corporal y, en general, la calidad de territorio (Kodric-Brown y Brown 1978, Carpenter 1983, Kuban *et al.* 1983, Dearborn 1998, Ornelas *et al.* 2002, Stiles *et al.* 2005, Németh y Moore 2012). El diseñar un experimento que incluya todos los factores y condiciones mencionadas es muy complicado. Tomando en cuenta lo anterior lo más factible es diseñar experimentos simples al estudiar el comportamiento en colibríes (i.e., considerando uno o dos factores).

En la investigación de la territorialidad en colibríes el uso de bebederos o flores artificiales ha resultado una herramienta útil que ha permitido a los investigadores controlar algunas variables, como la concentración del néctar, agregación del recurso (Norton *et al.* 1982, Pimm 1985) y las preferencias por un tipo de azúcar (Schondube y Martínez del Río 2003) o señales visuales (e.g. color; Hurly 1996). La efectividad de los bebederos como herramientas en la investigación de colibríes es posible debido a que la dieta de estas aves se compone principalmente del néctar que obtienen de las flores (Wagner 1946). Un bebedero puede ofrecer a los colibríes el equivalente energético de néctar que obtendrían después de visitar 2000 a 5000 flores (True 1993, Arizmendi *et al.* 2007). Además se ha demostrado que los colibríes aprenden a alimentarse de artefactos diseñados por el hombre (e.g., flores artificiales, bebederos). Por ejemplo, Healy y Hurly (2013) reportan que los colibríes requieren de un par de horas para aprender a forrajear en un elemento completamente nuevo. Se ha hipotetizado que dichas habilidades exploratorias, junto con la necesidad por asegurar su alimento, permiten que los

colibríes encuentren recursos a lo largo de una gran variedad de ambientes (e.g. durante la migración; Montgomerie y Gass 1981).

Considerando lo anterior no es difícil comprender que los bebederos han llegado a formar una fuente fundamental de recursos alimenticios para los colibríes en varios lugares. Copenhaver y Ewald (1980) reportan que la población de colibríes dentro del Tucker Wildlife Sanctuary en California es sustentada por los bebederos presentes en el área. Dicha población es de aproximadamente 150 colibríes, los cuales principalmente son individuos de la especie *Archilochus alexandri* y, ocasionalmente, de *Selasphorus sasin* durante la época de migración.

El establecimiento de un territorio en torno a una fuente agregada de recurso como un bebedero trae grandes ventajas para el colibrí dueño, algunas de las cuales incluyen un menor gasto energético, pues el colibrí dueño puede expulsar más fácilmente a los intrusos evitando así el robo de néctar. Además de esto el uso de bebederos permite la manipulación y cuantificación más certera de la energía contenida en un territorio.

Con la manipulación de los bebederos se puede modificar la calidad de un territorio (Camfield 2006). Esto es útil cuando se prueban hipótesis específicas. Por ejemplo, se ha sugerido que la percepción que el colibrí dueño tiene de la calidad de su territorio influye en su comportamiento, especialmente en el tiempo que pasa dentro del territorio y en el que invierte en la defensa del mismo (Kuban *et al.* 1983, Dearborn 1998, Camfield 2006, Capítulo I). Se ha visto que los colibríes defienden más agresivamente los territorios que contienen mayor cantidad de energía, desplazando a sitios más pobres a las especies de colibríes subordinadas. Pimm *et al.* (1985) obtuvieron evidencia experimental de este fenómeno usando bebederos con alta y baja concentración de azúcar en el néctar. Estos bebederos fueron ofrecidos a tres especies de colibríes, una dominante (*Lampornis clemenciae*) y dos subordinadas (*Eugenes fulgens* y *Archilochus alexandri*). *Lampornis clemenciae* mostró un comportamiento territorial caracterizado por pasar mucho tiempo perchando cerca del bebedero y defendiéndolo de otros colibríes, persiguiéndolos cuando éstos intentaron acercarse. De esta forma *L. clemenciae* confinó a los individuos de *E. fulgens* y *A. alexandri* a los bebederos con la más baja concentración de azúcar en el néctar.

En este capítulo analizo el efecto de la calidad del néctar (medida como concentración de azúcar en él) en el comportamiento territorial del colibrí *Calothorax lucifer* en un matorral xerófilo. Para este propósito usé bebederos con néctar artificial al 10, 20 y 30% de concentración de azúcar.

La especie *C. lucifer* fue elegida para este estudio por ser abundante en el área y porque presenta un comportamiento territorial (Kuban *et al.* 1983). El matorral xerófilo es un ambiente poco estudiado en cuanto a territorialidad de colibríes y es un tipo de vegetación ampliamente distribuido en México.

OBJETIVO GENERAL

Determinar si la calidad del néctar está relacionada con diferencias en el tamaño de los territorios de *Calothorax lucifer*.

OBJETIVOS PARTICULARES

Evaluar comportamiento territorial de *C. lucifer* ante tres calidades de néctar (10, 20 y 30% de concentración de sacarosa) contenido en bebederos artificiales.

Evaluar la efectividad de los intrusos al robar néctar en territorios de *C. lucifer* con diferente calidad de néctar.

Estimar el radio de expulsión de intrusos con diferente calidad de néctar.

MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio donde se realizó el trabajo de campo se localiza en el sitio conocido como El Gigante Dormido (98°46'00"-98°21'42"O y 20°09'28"-25°00'57" N; 2350–2500 msnm; INEGI 1998), localizado en la periferia de la ciudad de Pachuca, Hidalgo. En la zona predomina el matorral xerófilo. El sitio presenta una temperatura media anual de 14.7°C y una precipitación media anual de 378.9 mm (INEGI 1998). En la zona son abundantes las cactáceas (e.g., *Opuntia* y *Myrtillocactus*) y plantas anuales (Mauricio-López 2005, Díaz-Valenzuela 2008, Vargas-Licona 2010).

Colibríes

Se han reportado 10 especies de colibríes para la zona: *Colibri thalassinus*, *E. fulgens*, *L. clemenciae*, *C. lucifer*, *Archilochus colubris*, *Selasphorus platycercus*, *S. rufus*, *Cyananthus latirostris*, *Hylocharis leucotis* y *Stellula calliope* (Mauricio-López 2005, Díaz-Valenzuela 2008, Ortiz-Pulido et al. 2008, Vargas-Licona 2010). El trabajo de campo se desarrolló durante los meses de septiembre y octubre de 2012. Para dicho periodo se reporta la presencia de *C. lucifer*, *H. leucotis*, *E. fulgens*, *S. platycercus*, *S. rufus* y *A. colubris* en el área (Díaz-Valenzuela 2008).

Plantas

En el área de estudio la floración de plantas cuyas flores son visitadas por colibríes (i.e. plantas ornitófilas) inicia en el mes de marzo y concluye en el mes de noviembre (Díaz-Valenzuela 2008). Se han registrado 30 especies de plantas visitadas por colibríes: *Agave* sp. (Agavaceae), *Bouvardia longiflora*, *B. ternifolia* (Rubiaceae), *Castilleja tenuiflora* (Scrophulariaceae), *Cuphea procumbens* (Lythraceae), *Eysenhardtia polystachya* (Leguminosae), *Fuchsia microphylla*, *Oenothera* sp. (Onagraceae), *Ipomoea stans* (Convolvulaceae), *Lamourouxia dasyantha*, *L. multifida* (Scrophulariaceae), *Loeselia mexicana* (Polemoniaceae), *Macromeria pringlei* (Boraginaceae), *Nicotiana glauca* (Solanaceae), *Opuntia imbricata* (Cactaceae), *Penstemon barbatus*, *P. campanulatus*, *P. roseus* (Scrophulariaceae), *Prunella vulgaris*, *Salvia aurantiaca*, *S. chamaedryoides*, *S. elegans*, *S. laciniata*, *S. amarissima*, *S. microphylla*, *S. patens*, *S. prunelloides*, *Scutellaria caerulea*, *Stachys coccinea* (Lamiaceae) y *Spigelia longiflora* (Loganiaceae) (Mauricio-López 2005, Díaz-Valenzuela 2008, Ortiz-Pulido y Vargas-Licona 2008, Vargas-Licona 2010).

Durante los meses de este estudio se ha reportado la floración de 9-10 especies de plantas ornitófilas en la zona (Díaz-Valenzuela 2008). Sin embargo, 2012 fue un año seco y por ello diferente en cuanto a la floración, ya que en agosto del mismo año sólo se encontraron cuatro especies de plantas ornitófilas con flores (i.e., *B. ternifolia*, *C. tenuiflora*, *S. chamaedryoides* y *C. procumbens*), mismas que presentaron abundancias florales menores a las reportadas por Díaz-Valenzuela (2008). La baja disponibilidad natural de recursos florales facilitó el uso experimental de bebederos para colibrí.

Diseño experimental

En este trabajo se usaron bebederos para colibríes de color rojo con una capacidad de 200 ml. Cada bebedero presentó cuatro perchas asociadas con aberturas que simulaban flores artificiales con corola amarilla (Fig. 1). A través de dichas aberturas los colibríes tuvieron acceso al néctar artificial. El néctar artificial que se usó fue hecho mezclando azúcar de mesa (sacarosa) y agua. Para evitar la formación de bacterias y hongos se hirvió el agua, una vez en punto de ebullición se agregó el azúcar, dejando enfriar para ser vertido en los bebederos, mismos que fueron colocados sobre postes de un metro de alto en la zona de estudio (Fig. 1).

El néctar artificial tuvo tres calidades energéticas, las cuales fueron determinadas en base a la concentración de azúcar promedio que producen las plantas ornitófilas (i.e., entre el 22-26% de azúcar; McDade y Weeks 2004, Nicolson 2007). En el área de estudio la concentración del néctar producido por las plantas ornitófilas es en promedio de 22% (Vargas-Licona 2010). De acuerdo a lo anterior se consideró que el nivel de calidad intermedio tuviera una concentración de 20% de azúcar y $\pm 10\%$ para los niveles energéticos bajo y alto. Lo anterior con el fin de brindar un gradiente energético a los colibríes. Considerando lo anterior la calidad del néctar se presentó en las siguientes concentraciones: baja (10%), intermedia (20%) y alta (30%).



Figura 1. Bebedero colocado sobre pedestal de un metro de altura en el matorral xerófilo (izquierda). Detalle de un bebedero (derecha).

En la zona se ubicaron nueve bebederos en una cuadrícula de 300 x 300 m (Fig. 2). Los bebederos se separaron entre si por al menos 100 m. De dichos bebederos tres fueron asignados a cada tratamiento energético. Se realizaron mediciones de la vegetación circundante a los bebederos y de las posibles perchas donde podían posarse los colibríes para asegurarse de que estas variables no afectaran el tamaño del territorio.



Figura 2. Área de estudio con bebederos montados. Los círculos rojos muestran la ubicación de dos bebederos dispuestos en el matorral xerófilo.

En torno a cada bebedero se midió el tamaño del territorio establecido, el radio de expulsión de intrusos, las intromisiones de otros colibríes al territorio y el tiempo que el colibrí dueño invirtió en cada actividad. Se consideró el establecimiento de un territorio en torno a un bebedero cuando se cumplían las siguientes características:

- 1) El colibrí dueño estuvo dentro del territorio al menos el 50% del tiempo de observación (i.e., 15 min).
- 2) El colibrí dueño forrajó dentro del territorio.
- 3) El colibrí dueño defendió el territorio de intrusos, ya sea mediante persecuciones (defensa activa) ó vocalizaciones (defensa pasiva).

Bajo las condiciones previas, durante cada muestreo se pudieron establecer hasta 9 territorios simultáneos (en torno a los 9 bebederos).

Los límites del territorio fueron delimitados en base a los registros de actividad del colibrí dueño (sitio de percha y defensa activa) durante los periodos de observación (ver abajo). El colibrí dueño se definió como el colibrí que defendió y monopolizó el acceso al bebedero. Esta información se utilizó para estimar el tamaño del territorio mediante el método del polígono mínimo convexo con el software Biotas 2.0 Alpha tal cual se describe en el capítulo I.

El bebedero fue considerado como el centro del territorio, ya que fue la fuente principal de alimento dentro del territorio. Lo anterior permitió que se calculara el radio de expulsión de intrusos. Para esto se estimó la distancia a la cual el colibrí dueño expulsó intrusos; la estimación se realizó visualmente durante cada periodo de observación usando marcas de distancia, colocadas sobre el suelo cada 50 cm a lo largo de 3 m a partir del poste que sostenía cada bebedero, considerando para ello cuatro puntos cardinales (N, S, E y O).

Durante el periodo de observación se registraron las intromisiones de otros colibríes al territorio, determinando la especie y el sexo del intruso. Se clasificó a los intrusos en exitosos y no exitosos. Los intrusos exitosos fueron los que lograron forrajear dentro del territorio (i.e., introducir el pico dentro del bebedero), aunque posteriormente fueran expulsados de la zona. Por otro lado, los intrusos no exitosos fueron aquellos expulsados antes de lograr forrajear dentro del territorio (*sensu* Paton y Carpenter 1984).

El comportamiento de los colibríes se registró usando el método de muestreo focal (Altmann 1974). Este método consiste en enfocarse en un individuo registrando todas las acciones que ocurren durante un determinado periodo de tiempo o hasta que un comportamiento de interés ocurra una o varias veces. Para fines del trabajo se utilizó un tiempo fijo de 30 minutos por bebedero para realizar las observaciones de comportamiento.

El orden de muestreo de los bebederos fue determinado previamente al azar para evitar sesgos asociados a un muestreo sistemático (González-Gómez *et al.* 2011). El registro del comportamiento se realizó a una distancia de 5-8 metros de los bebederos; distancia reportada como efectiva para evitar la perturbación ocasionada por el observador en el comportamiento del colibrí (Pimm 1985, Camfield 2006). Durante cada periodo de observación se registró el sitio donde ocurrieron los siguientes comportamientos dentro del campo visual del observador: 1) Forrajeo, el colibrí introdujo el pico dentro del bebedero; 2) Percha, el colibrí se posó sobre algún elemento natural o artificial (incluso el bebedero); 3) Defensa activa, el colibrí persiguió o enfrentó

a otros organismos hasta expulsarlos del área, y 4) Defensa pasiva, el colibrí realizó vocalizaciones, teóricamente para anunciar su posesión del área. Además de lo anterior se registró el tiempo que invirtió el colibrí dueño en cada uno de los comportamientos mencionados. Para ello se usaron cuatro cronómetros, uno para cada comportamiento (i.e., percha, forrajeo, defensa activa y defensa pasiva).

Los supuestos de este trabajo fueron: 1) Todos los bebederos son iguales, salvo por la concentración de azúcar en el néctar que ofrecen, por lo que todos tienen la misma probabilidad de ser detectados por colibríes, 2) el colibrí no sabrá la calidad energética del bebedero hasta después de haber probado el contenido y 3) todos los individuos tienen la misma capacidad de reconocer los bebederos como un recurso alimenticio nuevo.

Análisis estadísticos

Con el fin de detectar diferencias entre concentraciones de néctar considerando las variables de respuesta (i.e., tiempo que invirtieron los colibríes en cada conducta [en segundos], radio de expulsión [m] y tamaño del territorio [m²]) se aplicaron pruebas de comparaciones múltiples de Kruskal-Wallis ya que los datos no presentaron normalidad. Mientras que para evaluar diferencias en los datos con distribución normal (i.e., el número de intromisiones totales, exitosas y no exitosas) se usó un ANOVA de una vía tomando como factor la concentración del azúcar en el néctar, con tres niveles: concentración baja (10%), media (20%) y alta (30%).

Cuando se detectaron diferencias significativas entre tratamientos se aplicó una prueba de Tukey para conocer entre que niveles ocurrieron las diferencias. En todos los casos se consideró un alfa de 0.05 para determinar diferencias entre tratamientos de calidad de néctar.

RESULTADOS

La vegetación en torno a los bebederos presentó características similares, no registrándose diferencias significativas en cuanto a la distancia ($H=1.42$, $n=9$, $P=0.49$) y altura ($H=1.06$, $n=9$, $P=0.58$) de las perchas más cercanas a cada bebedero (Cuadro 1).

Cuadro 1. Distancia y altura de las perchas más cercanas al bebedero

Concentración de azúcar en el néctar	Distancia a la posible percha más cercana	Altura de la posible percha más cercana
10	1.56±0.31 (n=3)	1.27±0.11 (n=3)
20	1.86±0.24 (n=3)	1.08±0.12 (n=3)
30	2.21±0.35 (n=3)	1.06±0.26 (n=3)

Se registraron 38 territorios de *C. lucifer* en torno a los bebederos. Veintinueve pertenecieron a hembras y nueve a machos. Un ejemplo de territorio mapeado se presenta en la Figura 3. El área de cada territorio, así como el sexo del colibrí dueño, se presenta en el Cuadro 2. El tamaño de los territorios varió en cada tratamiento energético (Cuadro 2; Fig. 4). Los tratamientos con mayor frecuencia de territorios fueron los que contenían calidad de néctar media ($n=15$) o alta ($n=17$). No existieron diferencias significativas en el tamaño de los territorios establecidos por machos y hembras de *C. lucifer* ($U=90$, $n=9,29$, $P=0.17$). Debido a esto, a partir de aquí, los datos fueron analizados sin considerar el género de los dueños de los territorios.

El tamaño de los territorios de *C. lucifer* difirió entre los tratamientos energéticos ($H=18.78$, $n=6,17$, $P<0.001$; Fig. 4). Se registraron diferencias significativas entre todos los tratamientos de concentración de néctar (10vs20 $H=10.69$, $n=6,15$, $P=0.001$; 20vs30 $H=7.08$, $n=15,17$, $P=0.007$, y; 10vs30 $H=12.26$, $n=17,6$, $P<0.001$), siendo mayores conforme aumentó la concentración del néctar.

Los individuos de *C. lucifer* invirtieron el tiempo de manera significativamente distinta dependiendo de la calidad energética del territorio (Fig. 7). Se registraron diferencias significativas en el tiempo invertido por los colibríes en la percha ($H=27.47$, $n=6,25$, $P<0.001$), forrajeo ($H=25.76$, $n=6,22$, $P<0.001$), defensa activa ($H=45.05$, $n=4,25$, $P<0.01$) y defensa pasiva ($H=10.39$, $n=4,15$, $P=0.001$; Fig. 7).

El tiempo invertido en perchar fue significativamente mayor en las concentraciones 20 y 30% que en la más baja (10%) (10vs20 $H=27.47$, $n=6,22$, $P<0.001$ y 10vs30 $H=27.47$, $n=6,25$, $P<0.001$). El mismo patrón significativo se observó en el tiempo que los individuos de *C. lucifer* dedicaron al forrajeo (10vs20 $H=25.76$, $n=6,22$, $P<0.001$; 10vs30, $H=25.76$, $n=6,21$, $P<0.001$; Fig.7).

El tiempo dedicado a la defensa activa se incrementó significativamente con la concentración del néctar (10vs20 $H=45.05$, $n=4,14$, $P=0.005$; 10vs30 $H=45.05$, $n=4,25$, $P<0.001$, y; 20vs30 $H=45.05$, $n=14,25$, $P<0.001$). El tiempo invertido en defensa pasiva del territorio tuvo una tendencia similar, aumentando con cada tratamiento energético (10vs20 $H=10.89$, $n=4,12$, $P=0.01$; 10vs30 $H=10.89$, $n=4,15$, $P<0.001$, y; 20vs30 $H=10.89$, $n=12,15$, $P=0.04$; Fig.7).

Se registraron 153 intromisiones en los territorios de *C. lucifer*. Siempre que el dueño detectó a un posible intruso este último fue expulsado del territorio; las intromisiones exitosas generalmente sucedieron en ausencia del dueño del territorio. Solamente en cinco ocasiones de 153 los colibríes dueños no lograron expulsar a los intrusos fuera del territorio; en esos cinco encuentros los intrusos fueron machos de *C. latirostris* contra hembras de *C. lucifer*.

Considerando las tres concentraciones del néctar se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el número de intromisiones totales ($F=11.27$, $gl=2,37$, $P<0.001$), exitosas ($F=4.13$, $gl=2,37$, $P=0.024$) y no exitosas ($F=9.58$, $gl=2,37$, $P<0.001$) (Fig.6). La cantidad de intromisiones totales a los territorios se incrementó con la concentración del néctar, registrando un aumento en la presión de los intrusos sobre los territorios conforme se incrementó la concentración de azúcar en el néctar (10% = $1.5 \pm 0.34/30$ min, 20% = $3.8 \pm 0.39/30$ min y 30%= $5.05 \pm 0.39/30$ min). De igual forma se encontraron diferencias significativas entre todas las concentraciones (10vs20 $Q=4.78$, $n=9,58$, $P=0.005$; 10vs30 $Q=7.18$, $n=9,86$, $P<0.001$ y 20vs30, $Q=3.25$, $n=58,86$, $P=0.03$; Fig. 6). En cuanto a intromisiones exitosas, se registraron más en territorios con néctar de media (20%) y alta calidad (30%) que en territorios de baja calidad (10%) (10vs30 $Q=4.37$, $n=9,86$, $P=0.011$ y 10vs20, $Q=3.56$, $n=9,86$, $P=0.04$; Fig. 6). En cuanto a intromisiones no exitosas, hubo significativamente más conforme aumentó la calidad del néctar defendido (10vs20 $Q=4.04$, $n=9,58$, $P=0.019$; 10vs30 $Q=6.56$, $n=9,86$, $P<0.001$ y 20vs30 $Q=3.03$, $n=58,86$, $P=0.04$; Fig. 6). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el radio de expulsión de intrusos considerando los tres tratamientos energéticos ($H=0.865$, $n=9,86$, $P=0.648$; Fig. 5).

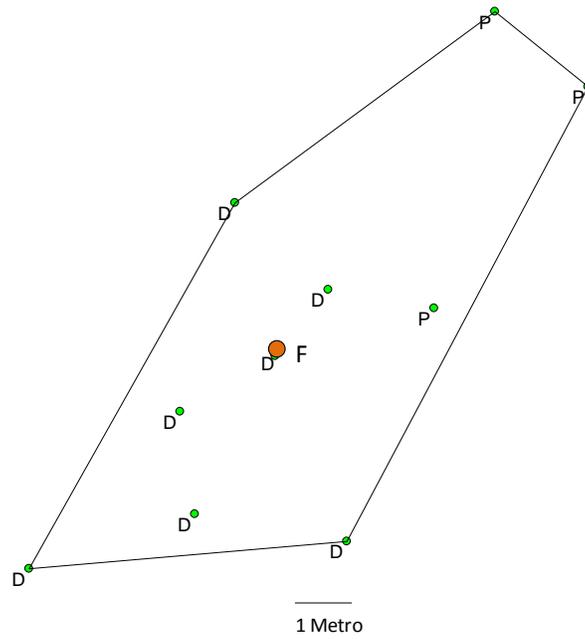


Figura 3. Representación esquemática del territorio de un macho de *C. lucifer* en torno a un bebedero con néctar de alta calidad (i.e., 30% de azúcar). La posición del bebedero está representada por el punto naranja. Cada punto representa un registro de actividad durante el periodo de observación en el mes de octubre del 2012. Área de territorio= 46.92m². Las letras significan: P=percha, D=persecución y F=forrajeo.

Cuadro 2. Tamaño del territorio (m²) de individuos de *C. lucifer* en bebederos artificiales conteniendo néctar con tres concentraciones distintas (10, 20 y 30 %) en un matorral xerófilo cercano a la ciudad de Pachuca en el año 2012.

Concentración	Sexo	Concentración	Sexo	Concentración	Sexo
10%		20%		30%	
0.05	♀	2.44	♀	24.97	♂
0.16	♀	9.41	♀	3.38	♀
3.3	♀	17.36	♀	1.4	♀
0.13	♀	10.21	♀	111.36	♀
0.39	♀	11.34	♂	7.14	♀
0.13	♀	5.5	♂	37.35	♂
		29.75	♀	25.11	♀
		11.29	♀	48.63	♂
		1.59	♀	33.52	♀
		1.84	♂	14.02	♀
		10.19	♂	50.42	♀
		35.34	♀	36.29	♂
		16.24	♀	32.66	♀
		3.36	♀	23.52	♀
		34.32	♀	26.94	♀
				44.08	♀
				46.92	♂

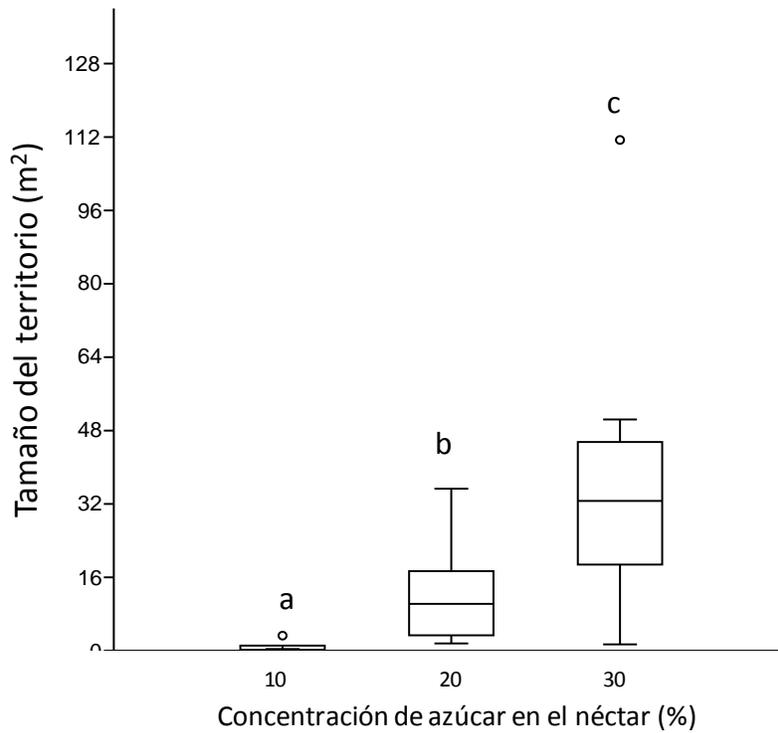


Figura 4. Tamaño de los territorios de *C. lucifer* formados en torno tres tratamientos de calidad energética (10, 20 y 30% de concentración de azúcar en el néctar). Las cajas representan los dos primeros cuartiles de la distribución de los datos, mientras que las barras los límites de los cuartiles más externos. Los puntos extremos representan los outliers de cada distribución. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre tratamientos que no comparten la misma letra.

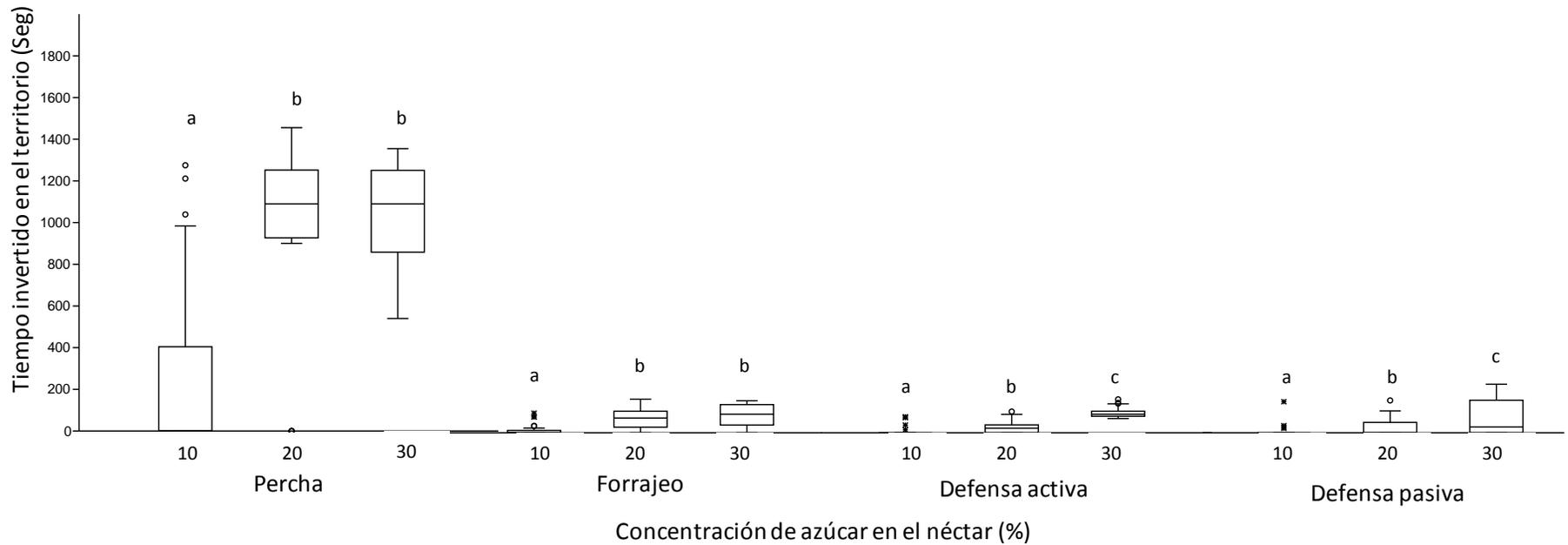


Figura 5. Tiempo invertido en diferentes conductas (percha, forrajeo y defensa activa y pasiva) por individuos de *C. lucifer* en territorios con diferente calidad energética (10, 20 y 30% de concentración) en un matorral xerófilo cercano a la ciudad de Pachuca, Hidalgo durante el año 2012. Todo lo anterior semejante a la Figura 4.

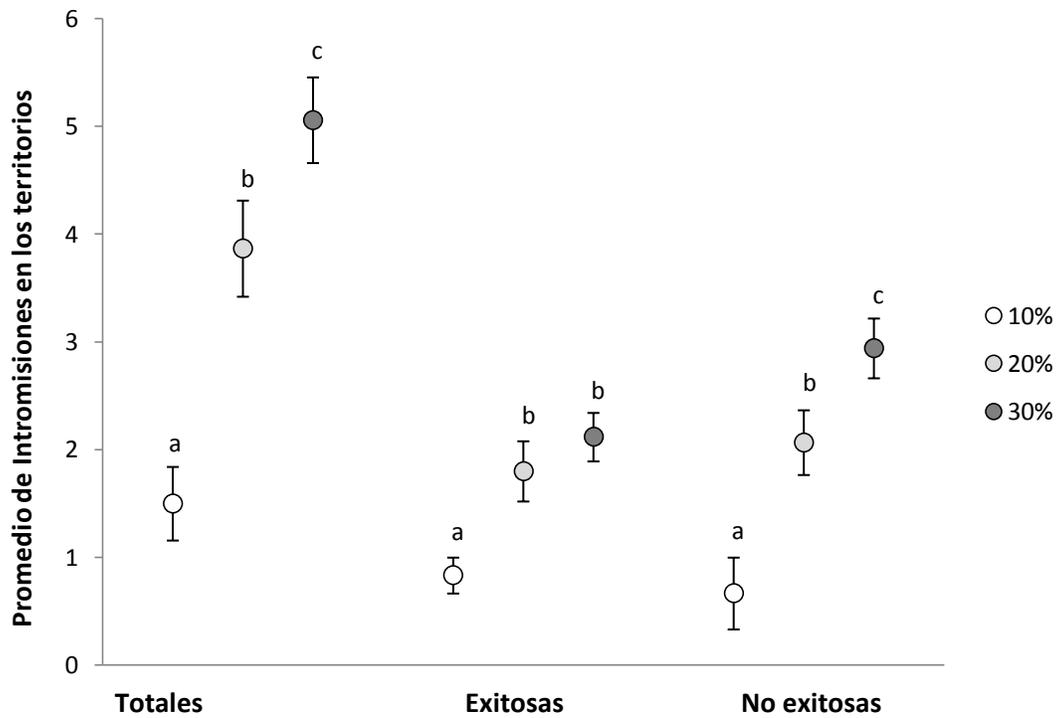


Figura 6. Intrusiones totales, exitosas y no exitosas registradas en los territorios de *C. lucifer* formados en torno a bebederos con concentraciones baja (10%), media (20%) y alta (30%) de azúcar. El círculo indica la media y las líneas \pm un error estándar alrededor de las medias. Letras distintas sobre cada bigote indican diferencias significativas al interior de cada categoría de intrusión (totales, exitosas y no exitosas).

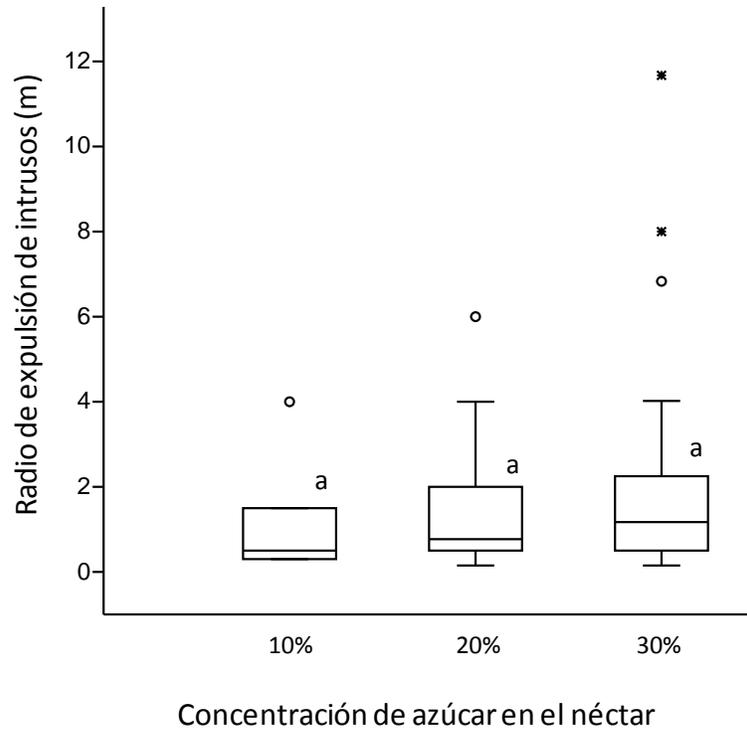


Figura 7. Radio de expulsión de intrusos en cada tratamiento energético. Todo lo demás igual que en la Figura 4.

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio indican que al aumentar la concentración del néctar en el territorio, *C. lucifer* aumenta el tamaño del mismo, invierte más tiempo en perchar y forrajear y defenderlo activa y pasivamente; asimismo, el territorio recibe mayor cantidad de intromisiones, pero éstas son menos exitosas. Por otra parte, no hubo diferencias en el radio de expulsión de intrusos entre diferentes calidades de territorio. A continuación se discuten las implicaciones de estos hallazgos.

Tamaño del territorio

En el presente estudio el tamaño del territorio de *C. lucifer* aumentó significativamente conforme se incrementó la calidad del mismo (Fig. 4). En la mayoría de los trabajos previos (e.g. (Kodric-Brown y Brown 1978, Norton *et al.* 1982, Hixon *et al.* 1983, Eberhard y Ewald 1994, Justino *et al.* 2012) se evalúa la calidad de los territorios a través del número de flores o la cantidad de néctar dentro del territorio. Sin embargo, se desconoce el efecto de la concentración de azúcar en el néctar sobre el tamaño del territorio de los colibríes.

Se han realizado experimentos usando bebederos con diferentes concentraciones de azúcar en el néctar (Tamm y Gass 1986, Blem *et al.* 2000) e incluso diferente composición de azúcares (Chalcoff, *et al.* 2008) para determinar las preferencias de los colibríes por una u otra opción de recompensa. Por otro lado Camfield (2003, 2006) usó bebederos con tres niveles energéticos de néctar (i.e., pobre, medio y alto) para evaluar aspectos del comportamiento territorial de los colibríes *S. platycercus* y *S. rufus*, como la dominancia de una especie sobre la otra, el número de persecuciones, y el tiempo de permanencia. Sin embargo, en ninguno de los trabajos mencionados se ha estimado el tamaño del territorio que los colibríes defienden en torno a los bebederos con diferentes calidades de néctar. Los resultados del presente trabajo sugieren que no solamente la abundancia de recursos y productividad del área juegan un papel importante en la determinación del tamaño de territorio sino también la concentración de azúcar en el néctar; ya que el exceso de energía puede permitir al colibrí dueño expandir las fronteras de su territorio.

Comportamiento territorial de *C. lucifer*

Calothorax lucifer presentó un comportamiento territorial defendiendo los bebederos contra otros colibríes. En territorios formados en torno a bebederos con alta concentración de azúcar en el néctar *C. lucifer* invirtió mayor tiempo en la defensa (activa y pasiva) contra los intrusos respecto a territorios con baja y media concentración de azúcar en el néctar (Fig. 5). Además de lo anterior los dueños lograron detectar y expulsar a más intrusos antes de que éstos lograran robar néctar (intromisiones no exitosas; Fig. 6).

Lo anterior puede explicarse si consideramos que los territorios con una calidad energética alta permiten al dueño emplear una forma de defensa más costosa energéticamente que los territorios con calidad energética baja. Esto es debido a cuestiones energéticas de costo y beneficio (i.e., que el costo de tener un territorio no exceda el beneficio; Kodric-Brown y Brown 1978). Camfield (2006) reportó que el comportamiento defensivo de los colibríes *Selasphorus platycercus* y *Selasphorus rufus* se incrementó cuando defendieron territorios con alta concentración de azúcar en el néctar; ambas especies estudiadas por dicho autor incrementaron la duración de las persecuciones de intrusos, complementándolas con vocalizaciones, al aumentar la concentración del néctar. En ambos casos (este estudio y el de Camfield 2006) el aumento en el tiempo dedicado a la defensa contra intrusos puede deberse a: 1) que ocurre un incremento en la presión de los intrusos sobre el territorio; 2) que cambie la percepción del valor del territorio para el colibrí dueño, o; 3) que exista un recambio de dueños mayor en torno a territorios con alta concentración de azúcar en el néctar. Cada una de estas opciones se explora a continuación.

Incremento en presión de intrusos. Se ha reportado que la presión de los intrusos se intensifica en tratamientos con mayor cantidad de energía disponible (Marchesseault y Ewald 1991, Powers y McKee 1994, Camfield 2003, Camfield 2006). Los trabajos mencionados usaron a colibríes pertenecientes a las siguientes especies *C. anna*, *L. clemenciae*, *S. platycercus* y *S. rufus* respectivamente. Algunos de estos autores (Powers y McKee 1994, Camfield 2003) incluso reportan que colibríes machos realizaron despliegues dirigidos a las hembras que se encontraban en torno a los territorios con alta concentración de azúcar en el néctar. La situación anterior posiblemente determinó también un incremento en la presencia de intrusos y por lo tanto en la agresividad del colibrí dueño del territorio. En el presente trabajo no se observaron despliegues de machos hacia hembras en las inmediaciones de los territorios, sin embargo, el número de intromisiones aumentó significativamente conforme aumentó el nivel energético de néctar (Fig.

4). De esta forma la presión que ejercen los intrusos sobre el colibrí dueño pudo obligarlo a defender más agresivamente su territorio. Ahora bien, la presión de los intrusos pudo incrementarse sobre los bebederos debido a la escasez de flores en el ambiente. En estudios posteriores sería conveniente controlar la cantidad de flores ornitófilas en el ambiente y ver cómo afecta esto a la presión de los intrusos en los bebederos.

Los colibríes dueños cambian su percepción de la calidad del territorio. Esto es factible si los individuos que establecieron territorios en torno a los bebederos cubrieron dos condiciones: (1) probaron el néctar y (2) evaluaron que el sitio era defendible. Ahora bien, bajo el contexto de escasez de flores en el que se encontraba el área, perder la posesión del territorio y así el acceso exclusivo al bebedero con alta calidad energética, podía implicar que el colibrí tuviera que abandonar la zona en busca de sitios con mayor abundancia de recursos alimenticios o que permaneciera en ella como ladrón de néctar. Dearborn (1998) demostró que el colibrí *Amazilia tzacatl* expulsó una mayor proporción de intrusos de sus territorios después de que este investigador agregó néctar a las flores dentro del territorio. El autor concluye que los colibríes dueños de territorios evaluaron que la calidad energética de sus territorios había aumentado, sin embargo, no se registró un aumento en el número de intromisiones y aun así los colibríes dueños defendían más intensamente sus territorios.

Por último, en cuanto al recambio de dueños de territorios. Copenhaver y Ewald (1980) determinaron que cuando un colibrí estableció un nuevo territorio, el nuevo dueño invirtió más tiempo en su defensa. Ellos explican este fenómeno al considerar que si un recurso alimenticio no es defendido este será explotado libremente por otros individuos. Ahora bien, cuando un colibrí pretende monopolizar un recurso tendrá que enfrentarse a los miembros de la comunidad de colibríes que usaban el recurso libremente. Otra explicación a dicho patrón es que los colibríes dueños tardan un tiempo en aprender cómo defender su territorio de forma más efectiva. Así, durante el periodo de aprendizaje invierten más tiempo en la defensa. En el caso del presente estudio no se registró usurpación de los territorios de *C. lucifer* durante los periodos de observación, no obstante, no se tiene la certeza de que esto haya o no ocurrido ya que los dueños de los territorios no estaban marcados individualmente.

En aves el marcaje más comúnmente usado para identificar individuos en campo es el anillamiento de color (Fair, *et al.* 2010). Sin embargo, en colibríes no es posible usar anillos para este propósito, debido a su tamaño corporal y a que sus tarsos son muy cortos. Lo anterior hace

imposible ver los anillos en el campo (Stiles & Wolf 1972, Kapoor 2012). Debido a lo anterior se han desarrollado algunas técnicas alternativas para marcar colibríes y lograr identificarlos en campo, destacando las marcas de color en la espalda (Baltosser 1978, Kapoor 2012), las etiquetas colgantes colocadas en los tarsos (Stiles & Wolf 1972, Kapoor 2012) e incluso pintura sobre las plumas (Ewald y Carpenter 1978). No obstante las técnicas de marcaje deben operar bajo el supuesto de que la marca no afecta al individuo y que no produce alteraciones o efectos negativos en el comportamiento, fisiología o supervivencia del ave (Fair, *et al.* 2010), lo que es muy difícil de corroborar en condiciones naturales.

De las tres posibles explicaciones mencionadas, es posible que la presión de los intrusos explique el aumento en el tiempo de defensa. Esto es debido a que se cuenta con datos que sugieren que la presión de los intrusos se incrementó. Como se mencionó anteriormente, si se ofrece a los colibríes una serie de opciones de recompensa con concentraciones de azúcar variables, éstos preferirán forrajear en los sitios con mayor concentración de azúcar disponible (Tamm y Gass 1986, Blem *et al.* 2000, Camfield 2003, 2006). Si consideramos que la ubicación y calidad de néctar de los bebederos siempre fue la misma, los intrusos pudieron aprender la ubicación de los bebederos de mayor calidad energética, prefiriendo robar néctar de esos bebederos que en los otros, incrementando así la presión ejercida por los intrusos sobre los dueños de dichos territorios. Las otras dos explicaciones (la percepción del colibrí dueño del valor de su territorio y el recambio de dueño en los territorios) también son factibles, e incluso podrían actuar de forma sinérgica con la presión de los intrusos, pero desafortunadamente no se recabaron datos en campo para probar su efecto en los resultados de este estudio.

Tiempo de forrajeo

El tiempo que *C. lucifer* dedicó al forrajeo fue significativamente mayor en territorios con néctar al 30% de azúcar. Lo anterior puede explicarse considerando tres enfoques: (1) gasto energético del dueño, (2) preferencia por concentraciones altas de azúcar y (3) defensa por explotación. A continuación se explorará cada una de estas posibilidades.

Gasto energético del dueño. Al incrementarse el tiempo dedicado a la defensa del territorio es posible que los colibríes dueños deban compensar el gasto energético forrajando durante periodos más prolongados de tiempo. Es factible pensar que la inversión de energía extra

en la defensa genere la necesidad de ganar esa energía aumentando el tiempo dedicado al forrajeo, equilibrando energéticamente la defensa y el forrajeo (Schoener 1983).

Preferencia por altas concentraciones de azúcar. Se ha demostrado que las preferencias de azúcar de los colibríes, y otras aves nectarívoras, son dependientes de la concentración. Blem *et al.* (2000) probaron experimentalmente esto en *S. rufus*. Dichos autores ofrecieron a individuos de esta especie bebederos con néctar a siete distintas concentraciones (10% hasta 70% de azúcar). *Selasphorus rufus* incrementó el tiempo y la frecuencia de forrajeo conforme se aumentaba la concentración de azúcar en el néctar en el rango de 10-50%, sin embargo, no registraron diferencias significativas entre los niveles de concentración más altos de azúcar en el néctar (i.e., 60-70%). Tal vez lo anterior explique por qué *C. lucifer* formó más territorios en torno a bebederos con alta concentración de azúcar (30%) que en bebederos presentando menor concentración (10 y 20%) y por qué forrajeó significativamente más tiempo en bebederos con néctar al 20 y 30% que en los de 10%. Ahora bien, los colibríes parecen no solo responder a la concentración de azúcar, sino también al tipo de azúcar en el néctar. El néctar en la naturaleza es una solución diluida de diferentes azúcares (i.e., sacarosa, glucosa y fructosa) junto con pequeñas cantidades de aminoácidos y electrolitos (Baker y Baker 1977). Schondube y Martínez del Río (2003) determinaron que cuando el néctar tiene baja concentración de azúcar, el colibrí *E. fulgens* prefiere consumir hexosas (e.g. glucosa y fructuosa), mientras que a altas concentraciones prefiere sacarosa. Ellos sugieren que lo anterior se debe a que los colibríes fisiológicamente presentan niveles altos de sacarasa (i.e., la enzima que permite asimilar la sacarosa) en comparación con otras aves nectarívoras (e.g. *Diglossa baritula*), lo que determina que no sean capaces de asimilar energía eficientemente cuando se alimentan de néctar con baja concentración de este azúcar. Es factible pensar que bajo un escenario de néctar con baja concentración, los colibríes preferirán alimentarse de néctar con mezclas de glucosa y fructuosa, para incrementar así el índice de absorción intestinal de azúcar (McWhorter y Martínez del Río 2000). En el futuro sería interesante explorar si este patrón también ocurre en *C. lucifer*.

Por último, un mayor uso del bebedero como forma de defensa por explotación. La defensa por explotación se define como aquella donde dos organismos utilizan el mismo recurso y uno de ellos lo explota de tal forma que al otro organismo le es imposible aprovecharlo. Se ha sugerido que algunos colibríes podrían usar este tipo de defensa contra los robadores de néctar. Por ejemplo, Paton y Carpenter (1984) reportaron que posterior a una persecución los colibríes

dueños de territorios de la especie *S. rufus* regresaron a forrajear al sitio donde el intruso intentó robar néctar. El comportamiento anterior es interpretado por los autores como un mecanismo de defensa por explotación. La interpretación la realizaron dichos autores en un contexto de territorios naturales, donde los recursos florales (alimenticios) estaban dispersos en toda el área del territorio. Esto difiere con el experimento realizado en este capítulo, donde los recursos alimenticios se encontraron agregados al máximo en un bebedero. La percepción de lo que representó el bebedero para un colibrí dueño puede interpretarse como: una fuente de alimento permanente (Arizmendi *et al.* 2008) y prácticamente ilimitada (porque los bebederos siempre tuvieron néctar). En el caso de *C. lucifer* se registró que posterior a una intromisión, el colibrí dueño regresaba y forrajeara en el bebedero; sin embargo, es poco claro si este comportamiento se debe a un mecanismo de defensa por explotación. Esto es porque esta interpretación carece de sentido si la percepción que tiene el colibrí del bebedero es de una fuente ilimitada de alimento. Otra explicación es que el colibrí dueño forrajeara después de una persecución, para recuperar la energía invertida en la expulsión del intruso o como mensaje de tenencia del territorio a los posibles intrusos.

De las posibilidades mencionadas, los resultados indican que los colibríes prefieren las concentraciones intermedias y altas (i.e., 20 y 30%) de azúcar en el néctar, ya que en torno a muchos bebederos con néctar pobre (i.e., 10% de azúcar) no se formaron territorios y eran visitados muy poco frecuentemente por los colibríes. Por el contrario, los bebederos con calidad de néctar intermedia o alta casi siempre eran defendidos por un individuo que ahuyentaba a los intrusos para evitar que estos forrajearan del bebedero.

Tiempo de percha

Por otro lado, en este estudio la percha fue la actividad en la que los colibríes invirtieron mayor cantidad de tiempo, algo que ya ha sido reportado por otros autores (e. g. Paton y Carpenter 1984). Ahora bien, en este estudio se registró que los individuos con territorios pobres percharon menos tiempo que los colibríes con territorios intermedios y ricos. Éste es un resultado previamente no reportado en otros estudios, por lo cual no hay datos con los cuales comparar nuestros hallazgos, ni hipótesis propuestas que contrastar para explicar este resultado. La percha puede ser interpretada como un mecanismo de vigilancia contra los intrusos. Así, un colibrí que percha posiblemente este invirtiendo parte de ese tiempo en proteger su territorio. Si esto es

cierto, hipotéticamente se esperarían observar el comportamiento que registramos, es decir, más tiempo de percha en sitios más ricos energéticamente.

Intromisiones en el territorio

Se registraron más intromisiones a los territorios de *C. lucifer* conforme se incrementó la calidad energética del néctar disponible en el bebedero. En otros estudios se ha reportado algo semejante (e.g. Eberhard y Ewald 1994). De hecho se cree que la presión que pueden ejercer los intrusos sobre un territorio puede llegar a influenciar otras variables como el tamaño del territorio e incluso la permanencia del colibrí dueño en el área (Norton *et al.* 1982); y que la cantidad de intromisiones en un área dependerá de la abundancia de los recursos alimenticios y de la percepción que los intrusos tengan de los recursos defendidos por otro colibrí. Powers y McKee (1994) mencionan que la exclusión de otros colibríes está relacionada a la cantidad de alimento disponible en el territorio, mientras que Dearborn (1998) comprobó que si los intrusos no perciben el cambio en la calidad del territorio, no se incrementa el número de intromisiones. En este sentido Eberhard y Ewald (1994) hipotetizaron que los intrusos aprenden a distinguir los territorios pobres de los ricos, prefiriendo intentar robar néctar de los territorios con alta calidad energética. En el presente trabajo, la calidad del néctar y posición en campo de cada bebedero fue la misma a lo largo del proyecto; esto permitió crear la posibilidad de que los colibríes individuales presentes en el área, ubicaran los sitios más ricos energéticamente y prefirieran intentar robar néctar de los bebederos con mayor concentración de néctar.

Por otra parte, los intrusos tuvieron poco éxito al robar néctar de los territorios de *C. lucifer* (Fig. 6). El éxito reducido de los intrusos al robar néctar se puede explicar debido a la agregación del recurso néctar dentro del bebedero. En este sentido es interesante considerar lo reportado por Kodric-Brown y Brown (1978), quienes encontraron que los machos de *S. rufus* defienden parches de flores muy agregados, mientras que las hembras de la misma especie defienden parches de flores dispersas. Dichos autores indican que los machos de *S. rufus* monopolizan áreas con mayor agregación de flores, disminuyendo así el costo de la defensa y maximizando el beneficio de la tenencia del territorio, respecto a las hembras. Si algo similar ocurre en *C. lucifer*, la agregación del néctar dentro de los bebederos, permitiría que los intrusos estén en desventaja al intentar robar néctar, pues son fácilmente detectados por los colibríes dueños de los territorios.

Radio de expulsión de intrusos

En este estudio no se registraron diferencias estadísticas entre los diferentes tratamientos energéticos en cuanto al radio de expulsión de intrusos (Fig. 7). Eberhard y Ewald (1994), en un contexto de escasez de flores y agregación artificial de néctar, como el que se presentó en este estudio, consideran que las estimaciones convencionales del tamaño del territorio (e.g. polígono mínimo convexo) sobrestiman el área real que defienden los colibríes. Esto es porque, a diferencia de un territorio natural donde los recursos florales están dispersos en el ambiente (e.g. Capítulo I; Fig. 2 y donde el colibrí dueño debe defender muchos puntos en el espacio, en un territorio artificial el néctar se encuentra agregado en un bebedero, por lo cual el colibrí dueño del territorio defiende sólo un punto en el espacio (Fig. 3).

Eberhard y Ewald (1994) estimaron el tamaño del territorio del colibrí *Calypte anna* a través del radio de expulsión de intrusos, en parches de flores artificiales con distinta tasa de producción de néctar, bajo contextos de alta y baja presencia de intrusos. Los autores concluyen que el radio de expulsión de intrusos puede presentar un efecto positivo (aumento) o negativo (disminución) dependiendo del número de intromisiones, el cual a su vez es afectado por la productividad del parche de flores. De esta forma los autores concluyen que en un contexto de pocas intromisiones (10 intromisiones/hora) se presenta una expansión del radio de expulsión de intrusos en torno a territorios ricos. Mientras que al incrementarse la presión de los intrusos el radio de expulsión tiende a disminuir. En el presente estudio el número máximo de intromisiones (i.e., 5 intromisiones/30 min) se registró en torno a los bebederos con 30% de concentración, pero no detectamos diferencias significativas con los otros tratamientos. El nivel de intromisiones por hora es muy semejante en ambos estudios (este y el de Eberhard y Ewald, 1994) esto tal vez se deba a que el nivel de agregación de los recursos alimenticios es mayor en este trabajo y es el mismo en todos los tratamientos (i.e., dentro del bebedero).

CONCLUSIONES

El tamaño del territorio de *C. lucifer* se incrementa cuando aumenta la calidad del néctar disponible en el bebedero. Es posible que mientras mayor sea la calidad del néctar disponible en el territorio, el colibrí adquiera más energía y por lo tanto pueda monopolizar un área mayor y así incrementar los límites de su territorio.

El comportamiento de *C. lucifer* se ve modificado por la calidad del néctar. Cuando el néctar dentro de su territorio tiene mayor concentración de azúcar, el colibrí dueño incrementa el tiempo que invierte en el forrajeo y en la defensa del territorio (activa y pasiva). Lo anterior posiblemente se deba a que los colibríes son más eficientes al forrajear en néctar con mayor concentración de sacarosa.

Los intrusos tuvieron poco éxito al robar néctar de los territorios de *C. lucifer*. Es posible que la agregación del recurso néctar dentro de los bebederos brindara ventajas a los colibríes dueños para detectar a los intrusos antes de que éstos robaran néctar.

No se registraron diferencias en el radio de expulsión de intrusos en los diferentes tratamientos energéticos. Esto tal vez se explica porque la agregación del néctar (dentro de los bebederos) fue la misma en todos los territorios.

LITERATURA CITADA

- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49:227-267
- Arizmendi, M. C., C. Monterrubio-Solís, L. M. Juárez, I. Flores-Moreno, y E. López-Saut. 2007. Effect of the presence of nectar feeders on the breeding success of *Salvia mexicana* and *S. fulgens* in a suburban park near Mexico City. *Biological Conservation* 136: 155–158.
- Arizmendi, M. C., E. López-Saut, C. Monterrubio-Solís, L. M. Juárez, I. Flores-Moreno y 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 19:491-500.
- Baker, G. H. y I. Baker. 1977. Intraspecific Constancy of Floral Nectar Amino Acid Complements. *Botanical Gazette* 138(2): 183-191.
- Baltosser, W. H. 1978. New and Modified Methods for Color-Marking Hummingbirds. *Bird-Banding* 49(1): 47-49.
- Biotas™.2004. Ecological Software Solutions LLC. Hegymagas, Hungary. Version 1.03.
- Blem, C. R., L. B. Blem, J. Felix y J. Van Gelder. 2000. Rufous Hummingbird sucrose preference: Precision of selection varies with concentration. *The Condor* 102:235-238.
- Camfield, A. F. 2003. Quality of food source affects female visitation and display rates of male broad-tailed hummingbirds. *The Condor* 105:603-606.
- Camfield, A. F. 2006. Resource value affects territorial defense by Broad-tailed and Rufous hummingbirds. *Journal of Field Ornithology* 77:120-125.
- Carpenter, F. L. 1987. The study of territoriality: complexities and future directions. *American Zoologist* 27:401-409.
- Carpenter, F. L., D.C. Paton y M. A. Hixon. 1983. Weight Gain and Adjustment of Feeding Territory Size in Migrant Hummingbirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 80(23): 7259-7263.
- Chalcoff, V. R., M. A. Aizen y L. Galetto. 2008. Sugar preferences of the green-backed firecrown hummingbird (*Sephanoides sephanoides*): A field experiment. *The Auk* 125:60-66.
- Copenhaver, C. y P. W. Ewald. 1980. Cost of Territory Establishment in Hummingbirds. *Oecologia* 46(2):155-160.
- Dearborn, D. C. 1998. Interspecific Territoriality by a Rufous-Tailed Hummingbird (*Amazilia tzacatl*): Effects of Intruder Size and Resource Value. *Biotropica* 30(2):306-313.

- Díaz-Valenzuela, R. 2008. Análisis descriptivo del sistema colibrí-planta, en tres niveles de las escalas espacial, temporal y en la jerarquía ecológica en un paisaje mexicano. Tesis para obtener DEA. Universidad de Alicante. Alicante, España.
- Eberhard, J. R. y P. W. Ewald. 1994. Food availability, intrusion pressure and territory size: an experimental study of Anna's hummingbirds (*Calypte anna*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 34:11-18.
- Ewald, P. W. y L. F. Carpenter. 1978. Territorial Responses to Energy Manipulations in the Anna Hummingbird. *Oecologia* 31(3) 277-292.
- Fair, J., E. Paul y J. Jones, Eds. 2010. Guidelines to the Use of Wild Birds in Research. Washington, D.C.: Ornithological Council.
- González-Gómez, P. L., N. Ricote-Martinez., P. Razeto-Barry., I. S. Cotorás. y F. Bozinovic. 2011. Thermoregulatory cost affects territorial behavior in hummingbirds: a model and its application. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:2141-2148.
- Healy, D. S. y T. A. Hurly. 2013. What hummingbirds can tell us about cognition in the wild. *Comparative Cognition & Behavior Reviews* 8:13-28.
- Hurly, T. A. 1996. Spatial memory in rufous hummingbirds: memory for rewarded and non-rewarded sites. *Animal Behaviour* 51:177-183.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 1998. Cartografía del Estado de Hidalgo, México.
- Justino, D. G., P. K. Maryama y P. E. Oliveira. 2012. Floral resource availability and hummingbird territorial behaviour on a Neotropical savanna shrub. *Journal of Ornithology* 153:189-197.
- Kapoor, J. A. 2012. Improved methods for color-marking hummingbirds. *Journal of Field Ornithology* 83:186-191.
- Kodric-Brown, A. y J. H. Brown. 1978. Influence of economics, interspecific competition and sexual dimorphism on territoriality of migrant rufous hummingbirds. *Ecology* 59: 285-296
- Kuban, J. F., J. Lawley y R. L. Neill. 1983. The Partitioning of Flowering Century Plants by Black-Chinned and Lucifer Hummingbirds. *The Southwestern Naturalist* 28:143-148.
- Mauricio-López, E. 2005. Interacción Colibrí-Planta: Variación espacial en un matorral xerófito de Hidalgo, México. Tesis de licenciatura. Laboratorio de Ecología de Poblaciones. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pachuca pp. 58.
- Montgomerie, R. D. y C. L. Gass. 1981. Energy Limitation of Hummingbird Population in Tropical and Temperate Communities. *Oecologia* 50:162-165.

- McDade, L. A. y J. A. Weeks. 2004. Nectar in hummingbird-pollinated neotropical plants I: Patterns production and variability in 12 species. *Biotropica* 36:196-215.
- McWhorter, T. J. y Martínez del Rio, C. 2000. Does gut function limit hummingbird food intake? *Physiological and Biochemical Zoology* 73:313–324.
- Nicolson, S. W. 2007. Nectar consumers en Nectaries and Nectar. Eds. S. W. Nicolson, M. Nepi y E. Pacini. Springer 414 Pp.
- Norton, E. M., P. Arcese y P. W. Ewald. 1982. Effect of intrusion pressure on territory size in black-chinned hummingbirds (*Archilochus alexandri*). *The Auk* 99:761-764.
- Ornelas, J. F., M. Ordano, A. Hernández, J. C. López, L. Mendoza, y Y. Perroni. 2002. Nectar oasis produced by *Agave marmorata* Roehl. (Agavaceae) lead to spatial and temporal segregation among nectarivores in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments* 52: 37–51.
- Ortiz-Pulido, R., E. Mauricio-López, V. Martínez-García y J. Bravo. 2008. ¿Sabes quién vive en el Parque Nacional El Chico? Colibríes. UAEH, SEP y Dirección del Parque Nacional El Chico. Pachuca, Hidalgo, México. 20pp.
- Ortiz-Pulido, R. y G. Vargas-Licona. 2008. Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores con escalamiento espacio-temporal. *Ornitología Tropical* 19:473-483.
- Paton, D. C. y F. L. Carpenter. 1984. Peripheral foraging by territorial rufous hummingbirds: Defense by exploitation. *Ecology* 65:1808-1819.
- Pimm, S. L., M. L. Rosenzweig y W. Mitchell. 1985. Competition and food selection: field test of a theory. *Ecology* 66:798-807.
- Powers, D. R. y T. McKee. 1994. The effect of food availability on time and energy expenditures of territorial and non-territorial hummingbirds. *The Condor* 96:1064-1075.
- Schoener, T. W. 1983. Simple models of optimal feeding-territory size: a reconciliation. *The American Naturalist* 121:608-629.
- Schondube, J. E. y C. Martínez del Rio. 2003. Concentration-dependent sugar preferences in nectar-feeding birds: mechanisms and consequences. *Functional Ecology* 17:445-453.
- Stiles, F. G., y L. L. Wolf. 1973. Techniques for color-marking hummingbirds. *The Condor* 75: 244-245.
- Tamm, S. y C. L. Gass. 1986. Energy intake rates and nectar concentration preferences by hummingbirds. *Oecologia* 70:20-23.
- True, D. 1993. *Hummingbirds of North America: attracting, feeding and photographing*. University of New Mexico, Albuquerque.

Vargas-Licona, G. 2010. Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores con escalamiento espacio-temporal. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pachuca, Hidalgo, México.

DISCUSIÓN GENERAL

Los resultados obtenidos en los dos capítulos de este trabajo muestran los efectos de la abundancia y calidad del recurso néctar en la conducta de los colibríes *H. leucotis* y *C. lucifer*. En general las especies estudiadas incrementaron el tiempo invertido en la defensa de sus territorios en contextos de alta disponibilidad floral y mayor calidad de néctar, respectivamente. Dicho incremento en la defensa del territorio, tanto activa como pasiva, se reflejó en un menor éxito de los intrusos al robar néctar de los territorios.

Lo anterior pareciera ajustarse parcialmente al patrón de “U” invertida propuesto por Maher y Lott (2000) para la presencia de territorialidad en vertebrados (ver introducción general). Ya que en general a niveles medios y altos de disponibilidad floral y calidad de néctar se incrementaron significativamente varios factores analizados (e.g. tiempo invertido en defensa activa y pasiva, número de intromisiones, tamaño del territorio) respecto a niveles bajos. Lo anterior refuerza la idea de la existencia de umbrales energéticos dentro de los cuales se presenta la territorialidad en colibríes (Kodric-Brown y Brown 1978).

Al respecto Justino et al. (2012) encuentran patrones similares en una comunidad de colibríes presente en la sabana brasileña. Dentro de dicha comunidad solamente dos especies de colibríes presentaron un comportamiento territorial (i.e., *Eupetomena macroura* y *Amazilia fimbriata*) mismo que estuvo determinado por la cantidad de recursos florales. Los autores del trabajo indican que tras la reducción experimental del número de flores los colibríes dueños abandonaron el sitio y los intrusos redujeron sus visitas al parche. Por otro lado en parches donde incrementaron el número de flores la defensa de los territorios incluyó vocalizaciones, además en estos parches aumentó el número de intromisiones.

Los resultados reportados por Justino et al. (2012) concuerdan con el patrón de comportamiento descrito en el capítulo I para el colibrí *H. leucotis*, sin embargo, en el presente estudio las variaciones en el número de flores disponibles ocurrieron de forma natural a lo largo de la época de floración. Lo anterior indica que los colibríes poseen un dinamismo y flexibilidad conductual a corto (modificaciones experimentales, Justino et al. 2012) y largo plazo (época de floración, capítulo I). Por otro lado en el capítulo II los bebederos más visitados y en los cuales se

formaron más frecuentemente territorios fueron los que contenían néctar con mayor concentración de azúcar, de igual forma estos bebederos recibieron mayor cantidad de visitas por parte de los intrusos.

La evidencia indica que la territorialidad en colibríes es una conducta dinámica la cual se presenta y ajusta dentro de umbrales energéticos o de disponibilidad de recursos (Kodric-Brown y Brown 1978, Justino et al. 2012), no obstante, los recursos disponibles en un ambiente no son el único factor que podría afectar el comportamiento de los colibríes. González-Gómez et al. (2011) exploraron el efecto de la temperatura en el comportamiento territorial del colibrí *Sephanoides sephanoides* en las faldas de los Andes chilenos, en dicha localidad la temperatura ambiental varía de los 30°C en marzo a -5°C en agosto. Los autores concluyen que existe un umbral de temperatura dentro del cual se presenta el comportamiento territorial. Además de lo anterior la agresividad con la cual los colibríes defienden su territorio es mayor a niveles medios de temperatura (i.e., 15°C). Si bien en el presente estudio no se evaluó ningún factor ambiental, se debe considerar en investigaciones futuras la inclusión de la mayor cantidad de variables posibles para determinar la importancia de cada una de ellas en el comportamiento territorial de los colibríes.

Por otro lado el tamaño de los territorios establecidos por los colibríes dependen de diversos factores como la estructura ambiental (capítulo I), la agregación de los recursos (Hixon et al. 1983) y la presión que los intrusos ejercen sobre los límites del territorio (Norton et al. 1982). Debido a esto se debe considerar que el área del territorio defendido por un colibrí es resultado de la interacción de un sin número de factores. Lo anterior genera que el tamaño del territorio no es una característica fija o intrínseca a cada especie colibrí. Por el contrario los límites de los territorios son flexibles modificando el tamaño del mismo de forma dinámica. Este dinamismo así como la flexibilidad conductual de los colibríes permiten que estas aves se encuentren en un gran número de ambientes explotando una amplia serie de recursos.

Los resultados del presente estudio nos permiten conocer algunos de los factores que los colibríes utilizan para decidir que estrategia de forrajeo tomarán. La flexibilidad y dinámica conductual que tienen los colibríes pueden ser adaptaciones a la estacionalidad de su principal recurso alimenticio, el néctar floral. Debido a lo anterior en las estrategias de conservación de los colibríes es fundamental incluir la fenología de las plantas usadas por estos organismos. Lo

anterior no es sencillo, pues algunas especies de colibríes son migratorias, lo cual implica que los esfuerzos de conservación deben ser conjuntos entre Norte, Centro e incluso Sudamérica.

Finalmente el estudio de la conducta territorial de los colibríes y todo lo que implica genera las bases del conocimiento básico necesario para diseñar estrategias de conservación que logren proteger a todas las especies involucradas (e.g. colibríes, plantas, ácaros) y con esto mantener los procesos ambientales que polinizan eficazmente a nivel comunitario.

LITERATURA CITADA

- Adams, E. S. 2001. Approaches to the study of territory size and shape. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:277-303.
- Feinsinger, P. y R.K. Colwell. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18:779-795.
- González-Gómez, P. L., N. Ricote-Martínez, P. Razeto-Barry, I. S. Cotorás, y F. Bozinovic. 2011. Thermoregulatory cost affects territorial behavior in hummingbirds: a model and its application. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:2141-2148.
- Hixon, M. A., F. L. Carpenter y D. C. Paton. 1983. Territory area, flower density, and time budgeting in hummingbirds: an experimental and theoretical analysis. *The American Naturalist* 122: 366-391.
- Justino, D. G., P. K. Maruyama y P. E. Oliveira. 2012. Floral resource availability and hummingbird territorial behavior on a Neotropical savanna shrub. *Journal of Ornithology* 153:189-197.
- Kodric-Brown, A. y J. H. Brown. 1978. Influence of economics, interspecific competition and sexual dimorphism on territoriality of migrant rufous hummingbirds. *Ecology* 59: 285-296
- Maher, C. R. y D. F. Lott. 2000. A review of ecological determinants of territoriality within vertebrate species. *The American Midland Naturalist* 143:1-29.
- Norton, E. M., P. Arcese y P. W. Ewald. 1982. Effect of intrusion pressure on territory size in black-chinned hummingbirds (*Archilochus alexandri*). *The Auk* 99:761-764.

Anexo I. Identidad de los colibríes intrusos registrados en los territorios de *H. leucotis*. Se indica el número del territorio, el sexo del dueño; así como la especie, sexo y frecuencia de los intrusos exitosos y no exitosos.

ID territorio	Sexo del dueño	Identidad de los intrusos					
		Intrusos exitosos	Sexo	Frecuencia	Intrusos no exitosos	Sexo	Frecuencia
1	♂	<i>H. leucotis</i>	♂	4	<i>H. leucotis</i>	♀	1
2	♂	<i>H. leucotis</i>	♂	2	-----	-----	-----
3	♀	<i>H. leucotis</i>	♂	1	<i>H. leucotis</i>	♂	3
4	♂	<i>H. leucotis</i>	♂	1	<i>H. leucotis</i>	♂	2
		<i>H. leucotis</i>	♀	1			
5	♀	<i>H. leucotis</i>	♂	1	<i>H. leucotis</i>	♂	3
6	♂	<i>H. leucotis</i>	♂	2	<i>H. leucotis</i>	♂	1
7	♂	<i>C. thalassinus</i>	♂,♀	1	<i>H. leucotis</i>	♂	2
8	♂	<i>H. leucotis</i>	♂	4	<i>H. leucotis</i>	♀	2
		<i>H. leucotis</i>	♀	1			
9	♂	<i>H. leucotis</i>	♂	1	-----	-----	-----
10	♀	-----	-----	-----	<i>H. leucotis</i>	♂	1
11	♂	<i>H. leucotis</i>	♂	3	<i>H. leucotis</i>	♂	2
12	♀	<i>H. leucotis</i>	♂	1	<i>H. leucotis</i>	♂	3
		<i>H. leucotis</i>	♀	1			
13	♀	<i>H. leucotis</i>	♂	1	-----	-----	-----
14	♂	<i>H. leucotis</i>	♂	3	<i>H. leucotis</i>	♀	3
		<i>H. leucotis</i>	♀	2			
15	♂	<i>H. leucotis</i>	♂	3	-----	-----	-----

Anexo I. Continuación

16	♀	<i>H. leucotis</i>	♂	2	<i>E. fulgens</i>	♂	1
		<i>E. fulgens</i>	♂	1	<i>H. leucotis</i>	♂	1
17	♀	<i>H. leucotis</i>	♂	2	<i>H. leucotis</i>	♀	1
		<i>H. leucotis</i>	♀	1	<i>H. leucotis</i>	♂	1
18	♂	<i>H. leucotis</i>	♂	1	<i>E. fulgens</i>	♂	1
		<i>E. fulgens</i>	♂	1			
19	♂	<i>H. leucotis</i>	♂	1	----	----	----
20	♂	<i>H. leucotis</i>	♂	1	<i>H. leucotis</i>	♀	3
21	♂	<i>H. leucotis</i>	♂	2	<i>H. leucotis</i>	♂	1
22	♂	----	----	----	<i>H. leucotis</i>	♂	1
					<i>E. fulgens</i>	♂	1
23	♀	----	----	----	<i>C. thalassinus</i>	♂,♀	1
					<i>H. leucotis</i>	♂	1
24	♂	<i>H. leucotis</i>	♂	2	<i>H. leucotis</i>	♂	3
25	♀	<i>C. thalassinus</i>	♂,♀	1	<i>H. leucotis</i>	♂	3
26	♂	<i>H. leucotis</i>	♂	1	<i>E. fulgens</i>	♂	2
		<i>E. fulgens</i>	♂	1	<i>H. leucotis</i>	♂	1
27	♂	<i>H. leucotis</i>	♂	1	<i>H. leucotis</i>	♀	1
					<i>H. leucotis</i>	♀	2
28	♀	<i>H. leucotis</i>	♂	2	<i>E. fulgens</i>	♂	1
					<i>H. leucotis</i>	♂	1
29	♀	<i>C. lucifer</i>	♂	2	<i>H. leucotis</i>	♀	1
		<i>E. fulgens</i>	♂	1	<i>E. fulgens</i>	♂	1
30	♂	<i>H. leucotis</i>	♂	1	<i>E. fulgens</i>	♂	3

Anexo II. Identidad de los intrusos registrados en territorios de *C. lucifer* formados en torno a bebederos con diferente concentración de azúcar en el néctar (10, 20 y 30). Se indica la calidad del territorio, el sexo del dueño; así como la especie, sexo y frecuencia de los intrusos exitosos y no exitosos.

Concentración de azúcar en el néctar	Sexo del dueño	Identidad de los intrusos					
		Intrusos exitosos	Sexo	Frecuencia	Intrusos no exitosos	Sexo	Frecuencia
10	♀	<i>C. lucifer</i>	♀	1	----	----	----
	♀	<i>S. rufus</i>	♀	1	----	----	----
	♀	----	----	----	<i>C. lucifer</i>	♀	1
	♀	<i>S. platycercus</i>	♀	1	<i>C. lucifer</i>	♀	2
	♀	<i>C. lucifer</i>	♀	1	----	----	----
	♀	<i>C. lucifer</i>	♀	1	<i>S. platycercus</i>	♀	1
20	♀	----	----	----	<i>C.</i>	♀	1
	♀	----	----	----	<i>C. lucifer</i>	♂	1
	♀	<i>C. lucifer</i>	♂	1	<i>C. lucifer</i>	♀	2
	♀	<i>C. latirostris</i>	♂	2	<i>C. lucifer</i>	♀	3
	♂	<i>H. leucotis</i>	♂	2	<i>C. lucifer</i>	♂	2
	♂	<i>C. lucifer</i>	♀	2	<i>C. lucifer</i>	♀	1
	♂	<i>C. lucifer</i>	♀	1	<i>C. lucifer</i>	♀	3
	♀	<i>C. lucifer</i>	♀	1	<i>C. lucifer</i>	♀	1
	♀	<i>C. lucifer</i>	♂	1	<i>C. lucifer</i>	♀	1
	♀	<i>C. lucifer</i>	♀	2	<i>C. lucifer</i>	♀	2
	♀	<i>C. lucifer</i>	♀	2	<i>S. platycercus</i>	♀	1
	♀	<i>C. lucifer</i>	♂	1	<i>C. lucifer</i>	♀	1
	♂	<i>S. rufus</i>	♀	1	<i>C. lucifer</i>	♀	1

Anexo II. Continuación

30

♂	<i>C. lucifer</i>	♂	1	<i>C. lucifer</i>	♀	3
♀	<i>C. lucifer</i>	♀	3	<i>S. rufus</i>	♀	2
♀	<i>C. lucifer</i>	♀	2	<i>C. lucifer</i>	♀	3
♀	<i>C. lucifer</i>	♀	2	<i>S. rufus</i>	♀	1
♀	<i>E. fulgens</i>	♂	1	<i>S. rufus</i>	♀	1
♀	<i>C. lucifer</i>	♀	2			
♀	<i>C. lucifer</i>	♀	1	<i>C. lucifer</i>	♀	2
♀	<i>C. lucifer</i>	♂	1			
♂	<i>E. fulgens</i>	♂	1	<i>C. lucifer</i>	♀	1
♀	<i>C. lucifer</i>	♀	2	<i>C. lucifer</i>	♀	3
♀	<i>C. lucifer</i>	♀	1	<i>C. lucifer</i>	♀	2
♀	<i>E. fulgens</i>	♂	1	<i>C. lucifer</i>	♂	1
♀	<i>C. lucifer</i>	♀	2	<i>C. lucifer</i>	♀	2
♀	<i>C. lucifer</i>	♂	2	<i>C. lucifer</i>	♀	3
♀	<i>C. latirostris</i>	♂	1	<i>C. lucifer</i>	♀	2
♂	<i>C. lucifer</i>	♀	2	<i>E. fulgens</i>	♂	1
♀	<i>S. rufus</i>	♀	2	<i>A. colubris</i>	♂	1
♀	<i>S. rufus</i>	♀	1	<i>S. rufus</i>	♀	2
♀	<i>C. lucifer</i>	♀	2	<i>C. lucifer</i>	♀	2
♂	<i>E. fulgens</i>	♂	1	<i>C. lucifer</i>	♂	1
♀	<i>E. fulgens</i>	♂	1	<i>E. fulgens</i>	♂	1
♀	<i>C. latirostris</i>	♂	1	<i>C. lucifer</i>	♀	2
♀	<i>E. fulgens</i>	♂	2	<i>C. lucifer</i>	♀	3
♀	<i>C. lucifer</i>	♀	2	<i>C. lucifer</i>	♀	2
♀	<i>C. lucifer</i>	♀	2	<i>C. lucifer</i>	♀	3
♂	<i>C. lucifer</i>	♀	1			
♂	<i>E. fulgens</i>	♂	1	<i>E. fulgens</i>	♂	1

Anexo II. Continuación

♀	<i>C. lucifer</i>	♀	2	<i>C. lucifer</i>	♀	2
	<i>A. colubris</i>	♂	1	<i>C. lucifer</i>	♂	2
♀	<i>C. lucifer</i>	♀	2	<i>C. lucifer</i>	♀	2
♀	<i>C. latirostris</i>	♂	1	<i>C. lucifer</i>	♀	2
♀	<i>C. lucifer</i>	♀	2	<i>C. lucifer</i>	♀	3
	<i>C. lucifer</i>	♀	1	<i>C. lucifer</i>	♂	1
♂	<i>S. platycercus</i>	♂	1			
	<i>E. fulgens</i>	♂	1	<i>C. lucifer</i>	♀	3