

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA



Casa abierta al tiempo

**Evaluación del efecto de la residencia en la asimetría de contiendas:
observaciones y experimentos en dos ensambles de colibríes en el
Centro de México.**

TESIS

Que para obtener el grado de
Doctor en Ciencias Biológicas y de la Salud

PRESENTA

Verónica Mendiola Islas

Comité tutorial:

Cotutores

Dr. Pablo Corcuera Martínez del Río

Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez

Asesor

Dr. Pedro Luis Valverde Padilla

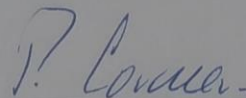
Octubre 2018

El Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Posgrados de Excelencia del CONACyT y además cuenta con apoyo del mismo Consejo, con el convenio PFP-20-93.

El jurado designado por las Divisiones de Ciencias Biológicas y de la Salud de las Unidades Cuajimalpa, Iztapalapa y Xochimilco aprobó la tesis que presentó.

Verónica Mendiola Islas el día 10 de octubre de 2018.

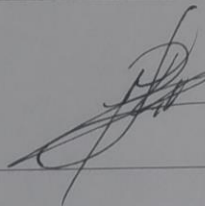
Dr. Pablo Corcuera Martínez del Río
PRESIDENTE



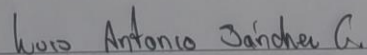
Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez
SECRETARIO



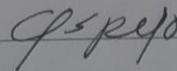
Dr. Pedro Luis Valverde Padilla
Vocal



Dr. Luis Antonio Sánchez González
Vocal



Dr. Mario Adolfo Espejo Serna
Vocal



A María y Pablo

A el lugar al que pertenezco

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Pablo Corcuera, Dr. Carlos Lara y Dr. Pedro Luis Valverde por su apoyo incondicional, su paciencia, por las enseñanzas, pero sobre todo por su calidad humana. Fue una grata experiencia recorrer este camino junto a ustedes.

A la Dra. Ma. del Coro Arizmendi y Dr. Luis Antonio Sánchez por el tiempo que dedicaron a este trabajo para mejorarlo.

A quienes me brindaron tiempo y ayuda en este proceso. Mónica Loya, Maya Pierce, Ubaldo Márquez, Norma Camacho, Marco A. Desales, Héctor Urueta, Alexander Peña, Jesús Palacios, Rosalba Godínez, Sara Dennis Pacheco, María y Pablo. Siempre he pensado que el mejor trabajo es el que se hace en compañía. Valoro infinitamente su ayuda.

A Jorge A. Mendiola, Verónica Islas, Jorge, Francisco, Ana Lucía y Maya por el cariño y apoyo incondicional que hemos recibido María, Pablo y yo durante nuestro andar.

A mis amigos que están cerca y a aquellos que a pesar del tiempo y la distancia siempre me acompañan. La ayuda en un proceso se manifiesta de diferentes maneras.

A quienes confiaron en mi cuando yo deje de hacerlo. ¡Gracias por no dejarme abandonar!

A quienes aportaron a mi vida nuevos aprendizajes y abrieron ante mí, caminos que difícilmente hubiera podido recorrer.

A Pablo y María. Por estar.

RESUMEN

La territorialidad animal juega un papel relevante como fuerza de presión selectiva y evolutiva solo en aquellos casos en los que da como resultado un aumento de la adecuación, por lo general al proporcionar acceso a los recursos limitantes (i.e. alimento, refugio, sitios de anidación, parejas receptivas). Una importante regla teórica en la ecología conductual, es que en sistemas territoriales el propietario (residente territorial) de un recurso usualmente gana las contiendas contra los intrusos que compiten por él. Esta regla generalmente se cumple sin la necesidad de disputas físicas. Tres hipótesis han sido propuestas para explicar este hecho. Dos de ellas consideran que es mayor la probabilidad de que los residentes ganen contiendas debido a que poseen a) una mayor habilidad intrínseca de pelea, o b) que ellos asignan un mayor valor al recurso disputado. La tercera, sugerida por la teoría evolutiva del juego, es que los contendientes territoriales pueden usar información con respecto a su propio papel o desempeño como una señal arbitraria que determina el resultado de la contienda. Esta hipótesis referida como “hipótesis de la asimetría no correlacionada”, propone que todos, o la mayoría, de los individuos en una población siguen un patrón arbitrario de “residentes ganan”, lo cual evita en mayor medida los combates potencialmente dañinos. El comportamiento territorial poniendo a prueba estas hipótesis ha sido extensamente estudiado en animales, específicamente en aves. Sin embargo, aún quedan vacíos en este campo. En la presente tesis realizamos una revisión de los trabajos en los que se evaluó el comportamiento territorial en aves (Capítulo 1), con la finalidad de resaltar la existencia de grupos particulares de aves donde este fenómeno ha sido abordado, y la limitada información en otros. Posteriormente, y debido a que el efecto de la residencia territorial no ha sido previamente evaluado a través de las asimetrías de contiendas en colibríes, pusimos a prueba esta hipótesis en dos comunidades

de colibríes en el Centro de México. Una de ellas ubicada en El Parque Nacional el Chico (PNEC), Hidalgo, en un bosque de pino-encino conservado, donde el colibrí oreja-blanca (*Hylocharis leucotis*) forma territorios en parches de *Salvia elegans* durante la temporada invernal (Capítulo 2). La otra comunidad de colibríes se presenta en la zona limítrofe del Parque Nacional la Malinche (PNLM), Tlaxcala, cuyas áreas muestran un alto grado de perturbación, y donde se da la floración de *Bouvardia ternifolia*, la principal fuente de alimento para colibríes durante el verano y donde forma territorios de alimentación el colibrí cola-ancha (*Selasphorus platycercus*) (Capítulo 3). En ambos sitios, observamos el comportamiento territorial de los residentes territoriales y de los intrusos. Evaluamos la calidad del territorio (no. de flores) y tamaño (área en m²), y solo para el PNLM también se agregó como factor la perturbación a la que estaban expuestos los territorios y la distancia al camino más cercano. La hipótesis de la “asimetría no correlacionada” parece cumplirse en las dos comunidades estudiadas, ya que ningún residente territorial fue expulsado de su territorio. Sin embargo, esta asimetría no explica por si sola las interacciones residente-intruso. Estas también están relacionadas con el tamaño del territorio, la calidad del recurso y principalmente la identidad del intruso. Esta última asimetría parece ser la de mayor importancia en ambas comunidades, puesto que todos los intrusos de mayor tamaño fueron perseguidos con menor frecuencia y podían hacer uso de los recursos dentro de los territorios sin que pudieran ser expulsados. Otro factor de gran importancia que determina el comportamiento del residente territorial es la perturbación. Esta afecta la defensa del territorio y el tiempo que el dueño del territorio dedica al forrajeo. En conclusión, en los sistemas estudiados, el comportamiento territorial parece ser flexible a los largo del tiempo y un solo factor no puede determinar las asimetrías residente-intruso.

ABSTRACT

Animal territoriality plays an important role as a selective and evolutionary pressure force only in those cases in which it results in an increase in fitness, usually by providing access to limited resources (i.e. food, shelter, nesting sites, receptive mates). An important theoretical rule in behavioral ecology is that in territorial systems, the owner (territorial resident) of a resource usually wins the contests against the intruders who compete for it. This rule is generally met without the need for physical disputes. Three hypotheses have been proposed to explain this fact. Two of them consider that residents are more likely to win contests because they have (a) a higher intrinsic fighting ability, or (b) that they assign a greater value to the disputed resource. The third, suggested by the evolutionary game theory, is that territorial contenders can use information regarding their own role or performance as an arbitrary signal that determines the outcome of the contest. This hypothesis, referred to as the "uncorrelated asymmetry", proposes that all (or most) of the individuals in a population follow an arbitrary pattern of "residents win", which avoids potentially harmful combats. Territorial behavior testing these hypotheses has been extensively studied in animals, specifically birds. However, there are still gaps in this field. This thesis seeks to highlight the existence of particular groups of birds where this phenomenon had been addressed, and the limited information in other groups scarcely studied, through a review of previous works in which territorial behavior was evaluated (Chapter 1). Territorial residence has not been previously evaluated through asymmetric contests in hummingbirds, therefore, we tested this hypothesis in two hummingbird communities in Central Mexico; El Chico National Park (PNEC), Hidalgo, in a conserved pine-oak forest, where the white-eared hummingbird (*Hylocharis leucotis*) forms territories in patches of *Salvia elegans* during the winter season (Chapter 2). The other hummingbird community occurs in the border area of La Malinche National Park (PNLM),

Tlaxcala, whose areas show a high degree of disturbance. Here, the shrub *Bouvardia ternifolia*, which is the main source of food for hummingbirds during the summer, flowers and the broad-tailed hummingbird (*Selasphorus platycercus*) forms feeding grounds (Chapter 3). In both sites, we observed the territorial behavior of residents and intruders. We evaluated the quality of the territory (number of flowers) and size (area in m²), and only for the PNLM was also added, as a factor, the disturbance to which territories were exposed and the distance to the nearest road. The hypothesis of "uncorrelated asymmetry" seems to be fulfilled in the two communities studied, since no territorial resident was expelled from its own territory. However, this asymmetry does not explain resident-intruder interactions by itself. Such interactions are also related to the size of the territory, the quality of the resources and the intruder's identity. This last asymmetry seems to be the most important in both communities, since all larger intruders were persecuted less frequently and could make use of resources within the territories without being expelled. Another factor of great importance that determines the behavior of the territorial resident is the disturbance. This affects both the defense of the territory and the time that the owner spends foraging. In conclusion, in the systems studied, territorial behavior seems to be flexible over time and resident-intruder asymmetries cannot be determined by a single factor.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
---------------------------	---

CAPÍTULO I

Asimetrías de contienda y su importancia en la dominancia territorial en aves

Introducción	7
Implicaciones de la territorialidad	8
Tipos de territorios en aves	10
Dominancia y asimetría de contiendas: Teoría general	11
Potencial de adquisición de recursos	12
Valor del recurso.....	15
Asimetría no correlacionada	16
Asimetrías de contienda en colibríes	18
Conclusiones	19

CAPÍTULO II

Residencia en el Colibrí oreja-blanca (*Hylocharis leucotis*) y su efecto en el resultado de las contiendas territoriales

Resumen	28
Introducción.....	29
Método	
Área de estudio.....	31
Marcaje de colibríes.....	32
Contiendas residente-intruso.....	33
Calidad y tamaño del territorio.....	34
Análisis de datos.....	35
Resultados	
Características de los territorios	35
Asimetrías residente-intruso	36
Efectos de las características del territorio y tipo de intruso	37
Discusión	38

CAPÍTULO III

El disturbio antropogénico influye en el comportamiento territorial el Colibrí cola-ancha (*Selasphorus platycercus*): un estudio de campo

Resumen	47
Introducción	48
Método	
Área de estudio	52
Características de los territorios.....	53
Calidad, tamaño del territorio	54
Efectos de la perturbación	55

Análisis de datos	55
Resultados	
Asimetrías residente-intruso	57
Efectos del tamaño y calidad del territorio, identidad del intruso y perturbación ...	58
Discusión.....	59

CAPÍTULO IV

DISCUSIÓN GENERAL

DISCUSIÓN DE RESULTADOS	73
CONCLUSIONES.....	79

LITERATURA CITADA	80
--------------------------------	-----------

GLOSARIO	101
-----------------------	------------

APÉNDICE

Tablas de las interacciones agonistas entre el dueño del territorio y los diferentes colibríes intrusos.....	106
Tabla de los individuos capturados con redes de niebla en el Parque Nacional el Chico.....	107
Residency in White-eared hummingbirds (<i>Hylocharis leucotis</i>) and its effect in territorial contest resolution.....	110

INTRODUCCIÓN GENERAL

El éxito en la sobrevivencia, crecimiento y reproducción de un individuo depende, en gran parte, de su comportamiento. Así, los individuos más eficientes en obtener alimento, evitar la depredación, aparearse y defender sus crías, se reproducen con más éxito y dejan mayor número de descendientes que el promedio de la población (Reboreda 2013). Sin embargo, en los ecosistemas existen múltiples factores que varían en el tiempo y espacio, que influyen en la conducta de los organismos como son la disponibilidad de recursos (e.g. alimento, agua, refugios), la depredación, la estructura de las comunidades y, en tiempos recientes, la perturbación antropogénica (Maher y Lott 2000, Prosser et al. 2006). Por lo tanto, la selección natural actúa al interior de las poblaciones favoreciendo aquellos comportamientos de los individuos que maximizan su adecuación los beneficios.

La agresión territorial es un comportamiento crucial que se presenta en todo el reino animal y su función es permitir el acceso a recursos limitados, como territorios de reproducción, alimentación y pareja (Brown 1964, Grant 1993, Davies y Sewall 2016). Además, es de gran importancia porque influye en la dinámica de las poblaciones (p. e. en la regulación de su densidad) y en el tamaño de los territorios (Scales 2009). La territorialidad es una forma de dominancia social, compuesta por dos tipos de individuos en la cual un individuo (subordinado) difiere de otro (dominante) en situación de contienda (Kaufman 1983). Por lo general, es ventajoso para ambos individuos reconocer y cumplir una relación dominante-subordinado establecida, que ahorra a los individuos tiempo, energía y el riesgo de lesiones de establecerse un combate entre ellos (Taylor y Elwood 2003). A menudo, la territorialidad es determinada por una evaluación mutua de la probabilidad de ganar una pelea

seria. La evaluación puede variar desde el simple reconocimiento de las diferencias de tamaño, edad, ornamentación, coloración, vocalizaciones, hasta exhibiciones ritualizadas o contiendas físicas (Petrie 1984, Brodsky y Montgomerie 1987, Jacobsson 1988). El enfoque de la teoría del juego para las contiendas animales reconoce la importancia de las asimetrías entre los contendientes para la resolución de una pelea (Maynard Smith 1974, 1982, Parker 1974, 1984, Maynard Smith y Parker 1976, Hammerstein 1981, Parker y Rubinstein 1981, Hines 1987). Estas asimetrías pueden relacionarse con la capacidad de lucha (poder de retención de recursos), el valor del recurso impugnado (e.g. Riechert 1978, Otronen 1984, Robinson 1985, Bjorklund 1989) o cualquier señal arbitraria, como la propiedad (Krebs 1982, Snell-Rood y Cristol 2005). Además, la intensidad de una pelea está relacionada con el grado de asimetría (Hammerstein 1981), por lo que entre mayor sea la asimetría menor será la intensidad de la contienda. Adicionalmente, estas asimetrías también pueden potencialmente ser afectadas por otro factor que ha sido considerado recientemente, la perturbación antropogénica, principalmente porque cambia el valor que los individuos le dan a los recursos.

La urbanización tiene un profundo impacto en los sistemas ecológicos (Gaston 2010) y en el comportamiento animal. En los hábitats perturbados los animales se enfrentan a un entorno nuevo, con todos sus desafíos y beneficios asociados a diferentes recursos alimenticios, nueva composición de especies, ruido y contaminación lumínica (Klausnitzer 1989). Dado que la pérdida sistemática y extensiva de los componentes naturales reduce la disponibilidad de los hábitats de buena calidad a diferentes escalas espaciales, la conducta de los animales (e.g., movimiento y forrajeo), las tasas demográficas de sus poblaciones (i.e., dispersión, mortalidad y reproducción) y sus interacciones con otras especies (e.g.,

depredación e interrelaciones planta-animal) se ven directamente afectadas. La magnitud y dirección de las respuestas individuales, poblacionales y de las comunidades a las perturbaciones antrópicas puede variar con los atributos inherentes a cada especie (e.g., historia de vida, conducta, fisiología), los cuales definen su grado de “sensibilidad” a estas transformaciones (Wey et al. 2008).

Desde la perspectiva del comportamiento territorial, una respuesta altamente agresiva puede aumentar la capacidad de los individuos para obtener acceso a los mejores sitios de anidación (Duckworth 2006), u otros recursos valiosos como los alimentos (Smith et al. 1980). Por lo tanto, es de gran importancia comprender la calidad del territorio o el valor que los contendientes dan a los recursos en los sistemas donde existe perturbación antropogénica. De esta forma, se puede analizar la variación en la agresión y determinar el costo-beneficio del comportamiento territorial bajo nuevos factores ambientales. En un mundo altamente urbanizado, es crucial entender cómo los animales hacen frente a los procesos de urbanización y las consecuencias de vivir en estos hábitats.

Diferentes estudios han evaluado el comportamiento territorial en animales (Maher y Lott 2000). Las aves en particular, han sido un grupo ampliamente estudiado por sus características (fáciles de observar y escuchar, se encuentran en todos los ambientes, etc). Sin embargo, aún existen importantes vacíos teóricos en el tema que impiden establecer generalidad en los resultados obtenidos en el grupo de las aves. Específicamente, pese a ser el segundo grupo de aves más diverso de América, las asimetrías de contienda han sido poco estudiadas en los colibríes. Es por esto que la presente tesis tuvo como objetivos: i) realizar una revisión de los estudios en los que se evalúa el comportamiento territorial en las aves,

resaltando la importancia de los estudios en colibríes que ponen a prueba las hipótesis de asimetrías de contienda, ii) evaluar del efecto de la residencia territorial en asimetrías de contienda en colibríes y, finalmente iii) evaluar la influencia de variable perturbación antropogénica en el comportamiento territorial de este grupo de aves.

Para lograr estos objetivos, estudiamos el comportamiento territorial en dos comunidades de colibríes en el centro de México (Parque Nacional El Chico y Parque Nacional La Malinche). Los colibríes (Trochilidae) son una familia diversa, con al menos 338 especies restringidas al continente americano (McGuire et al. 2014). Estas aves se caracterizan por el uso extensivo del néctar floral como principal fuente energética, y por una serie de características morfológicas, fisiológicas y conductuales, que han sido interpretadas como adaptaciones para la nectarivoría.

Las adaptaciones de los colibríes para alimentarse de néctar y de las plantas ornitofílicas para mediar la polinización, han hecho de esta interacción un modelo de estudio para la coevolución entre plantas y animales. La gran diversidad de colibríes y las plantas que polinizan, tanto en las zonas tropicales como templadas de América, ha estimulado un interés considerable en la estructura de las comunidades colibríes-plantas (Wolf et al. 1976, Feinsinger y Colwell 1978, Feinsinger et al. 1985, Arizmendi y Ornelas 1990, Lara 2006, Gutiérrez-Zamora 2008, Ortiz-Pulido y Vargas-Licona 2008). Asimismo, aspectos tales como el reducido tamaño corporal y su extrema capacidad de maniobras y velocidad de vuelo, asociados con la elevada tasa metabólica, han motivado estudios para determinar su capacidad de regulación energética en ambientes naturales, particularmente durante periodos de estrés energético tales como el anidamiento, migración o climas extremos (Hainsworth y Wolf 1978,

Carpenter et al. 1983, Tooze y Gass 1985, Gass et al. 1999, López-Calleja y Bozinovic 2003, Díaz-Valenzuela y Ortiz-Pulido 2011).

Aunque la regulación energética de un colibrí es en parte determinada por aspectos fisiológicos, el comportamiento influye tanto la tasa a la cual se pierde energía a través de gastos metabólicos, como la tasa a la cual se adquiere energía del recurso floral. Los gastos energéticos dependen inicialmente de los microclimas en los que las aves residen. La tasa a la cual las aves adquieren energía depende tanto de las estrategias de forrajeo empleadas, como de la distribución y abundancia del néctar. Aunque los colibríes pueden modificar el tiempo y la intensidad de las visitas (Pyke 1981, Montgomerie et al. 1984, Stephens y Paton 1986), la rentabilidad del ambiente para el forrajeo depende en buena parte de factores como la tasa de producción de néctar de las flores. A pesar de ello, las aves pueden influir en esta rentabilidad al defender estos recursos de néctar de sus competidores.

Los colibríes frecuentemente compiten agresivamente por su alimento con coespecíficos y heteroespecíficos. Los machos de muchas especies de colibríes defienden los territorios en los sitios de alimentación contra otros colibríes, independientemente de la especie o el sexo (Stiles y Wolf 1970). Habitan ambientes naturales pero también en aquellos con distintos grados de perturbación y a los cuales aparentemente se han adaptado. Aunque el comportamiento territorial ha sido evaluado anteriormente en este grupo de aves, los estudios mostrados en la presente tesis representan los primeros en evaluar el efecto de la residencia territorial en las asimetrías de contienda y los efectos de la perturbación antropogénica en el comportamiento territorial.

CAPÍTULO I

Asimetrías de contienda y su importancia en la dominancia territorial en aves

INTRODUCCIÓN

La primera publicación sobre la territorialidad en una especie de ave se remonta a un estudio realizado en Italia por G. P. Olini en 1622 (Alexander 1936, citado en Nice 1941). En ella, se describió el comportamiento de los machos del ruiseñor común (*Luscinia megarhynchos*), quienes impedían que otras parejas de la misma especie se establecieran en la cercanía de su área, sin una aparente explicación para este comportamiento. En 1868 el alemán Bernard Altum ofrece la primera teoría acerca del comportamiento territorial animal. Este autor señaló que la territorialidad tiene la finalidad de mantener un área exclusiva para cada pareja reproductora, la cual debe de tener abastecimiento de alimento adecuado para la pareja y sus descendientes. Altum también dijo que el tamaño de este territorio podía ser variable, dependiendo de la disponibilidad de recursos en el ambiente. En su libro “Territorio en la vida de las aves”, publicado en 1920, el ornitólogo Elliot Howard expuso sus ideas sobre el comportamiento territorial y trató de interpretar el valor prospectivo de este comportamiento y su mantenimiento en el reino animal. A partir de este trabajo, se generó una gran cantidad de estudios sobre territorialidad animal, la mayoría de ellos en aves. Algunos de los aspectos que se han abordado tienen que ver con la descripción del comportamiento agresivo, la evaluación de las condiciones bajo las cuales los territorios deben de ser defendidos, los efectos de la territorialidad en la adecuación del individuo y los mecanismos que determinan el tamaño del territorio (e.g. Hamilton et al. 1976, Verner 1977, Kodric-Brown y Brown 1978, Hixon 1980, Davies y Houston 1981, Carpenter et al. 1983, Hixon et al. 1983, Paton y Carpenter 1984). El interés teórico en los factores que influyen en la agresión y dominancia animal se originó a partir de los análisis de la teoría del juego realizados por Maynard Smith y Price (1973).

Trabajos como los de Parker (1974), Maynard Smith (1973, 1979) y Maynard Smith y Parker (1976), promovieron la generación de hipótesis y predicciones sobre los beneficios de la dominancia y territorialidad, así como de las reglas y señalizaciones que los contendientes en este tipo interacciones deberían mostrar tras ser moldeadas por la selección natural y sexual (Nelson 1984).

Debido a la importancia del comportamiento territorial en las interacciones inter e intraespecíficas y sus implicaciones ecológicas y evolutivas dentro de las comunidades de aves, la siguiente revisión tiene como objetivo general hacer una recopilación de estudios del tema hechos para este grupo animal, resaltando una de las explicaciones teóricas desarrolladas para entender los roles de los contendientes en una interacción territorial, la denominada hipótesis de las asimetrías de contienda (Leimar y Enquist 1984, Kokko et al. 2006). El conocimiento de estas ideas, la teoría relacionada, así como los trabajos descriptivos que las sustentan nos ayuda a entender cómo ha evolucionado y se mantiene este comportamiento entre las especies.

Implicaciones de la territorialidad

La territorialidad es una forma de dominancia relacionada con el espacio (Kaufman 1983, Renison et al. 2002). Brown (1964) propuso que un animal establece un territorio cuando los beneficios proporcionados por éste son mayores que los costos. Entre las ventajas de poseer un territorio se pueden destacar el acceso a los alimentos, el aumento en la posibilidad de conseguir pareja para la reproducción y la obtención de un sitio apropiado para la anidación y

protección de la descendencia. Sin embargo, también existen costos potenciales implicados de la territorialidad tales como el riesgo de sufrir algún daño en las disputas territoriales y el gasto de tiempo y energía en la defensa del territorio (Brown 1964, Adam 2001). Muchas poblaciones son, en última instancia, limitadas por los recursos, y la abundancia y distribución de éstos determinarán la capacidad de carga del ambiente. Cuando los recursos son limitantes, los individuos deben asegurar los recursos que contribuyen a su adecuación excluyendo a otros mediante la defensa del territorio (revisión en Stamps 1994; Adams 2001, López-Sepulcre y Kokko 2005).

Ecológicamente hablando, el comportamiento territorial puede tener efectos indirectos a distintos niveles. Por ejemplo, la territorialidad como modo de vida en la diversificación evolutiva en la morfología de la especie territorial, así como de las otras especies afectadas (Carpenter 1987). Así, las especies de colibríes territoriales tienen un menor tamaño de cuerda alar (tramo distal y más largo del ala de un ave) que las especies que establecen rutas de forrajeo, ya que la selección para la velocidad y la capacidad de maniobra en encuentros aéreos ha favorecido la evolución de las alas relativamente cortas en colibríes territoriales (Feisinger y Chaplin 1975, Kodric-Brown y Brown 1978; pero ver Altshuler 2006). A nivel poblacional, la territorialidad puede afectar las tasas de crecimiento ya que influye en el aumento de la reproducción o la mortalidad. El resultado depende del acceso y defensa del alimento, sitios de anidación y parejas por parte de los individuos dominantes de la población (ver revisión en Newton 1992, 1998; Renison et al. 2002, Brown 1969). A nivel de las comunidades, el impacto se manifiesta en las interacciones co- y heteroespecíficas resultantes, teniendo una consecuencia directa en la estructura de la comunidad (e.g., Murray Jr. 1971,

Kuban y Neill 1980, Maurer 1984, Brown y Bowers 1985, Arizmendi y Ornelas 1990). Es decir, la competencia intraespecífica puede forzar a los individuos subordinados a aceptar hábitats de poca calidad, mientras que la interespecífica puede resultar en la exclusión de las especies de sus hábitats óptimos y tener influencia en los patrones de ocupación espacial (Orians 2000).

Tipos de territorios en aves

Históricamente, las aves han sido un grupo modelo para el estudio de la territorialidad debido a que numerosas especies presentan este comportamiento tanto en la época reproductiva como en la no reproductiva. Con la información generada en estos estudios, se ha determinado que los territorios que defienden las aves pueden ser clasificados según el tipo de recurso que defienden (Tabla 1). El comportamiento territorial, por lo tanto, parece haberse mantenido durante la diversificación de este grupo animal.

Tabla 1. Tipos de territorios defendidos por las aves, sus características y ejemplos.

Tipo de territorio	Características	Ejemplo
Todo propósito	Apareamiento, anidación y alimentación	Aves canoras
Apareamiento y anidación	Actividades de reproducción	Tordo sargento, <i>Agelaius phoeniceus</i>
Anidación	Nido y una pequeña área a su alrededor	Aves coloniales acuáticas y marinas

Tipo de territorio	Características	Ejemplo
Formación de parejas y apareamientos	Machos se agrupan en un área y cada uno forma un pequeño territorio.	Aves que forman leks
Invierno	Áreas de alimentación y dormitorios	Chorlito gris, <i>Pluvialis squatarola</i>

Dominancia y asimetría de contiendas: Teoría general

Uno de los hallazgos más importantes para la ecología conductual es el hecho de que el dueño de un territorio usualmente gana las contiendas contra los intrusos (Rowher 1982, Alcock 2001), lo que en general se cumple sin la necesidad de disputas físicas (Tobias 1997). La teoría del juego, a través del uso de modelos de estrategias evolutivamente estables, plantea una serie de hipótesis de la evolución del conflicto de los animales a nivel individuo (Maynard Smith y Price 1973) y reconoce la importancia de las asimetrías entre los contendientes para la solución de las peleas (Parker 1974, Maynard Smith 1974, 1982, Maynard Smith y Parker 1976, 1984, Hammerstein 1981). Estos juegos pueden considerarse como discretos, juegos de halcón (agresivo) - paloma (evita agresión), o continuos (guerras de desgaste) (Maynard Smith y Parker 1976, Parker 1984). En cualquier caso, la elección de una estrategia depende de las asimetrías del valor de un recurso para los opositores, del potencial de adquisición de recursos (capacidad de combate) de los individuos, o de alguna condición como la propiedad, que no está correlacionada con el valor de los recursos o la capacidad de lucha (asimetría no correlacionada) (Parker 1974, Maynard-Smith y Parker 1976, Leimar y Enquist 1984). Cualquiera de estas asimetrías puede predecir las posibilidades de ganar al influir en los resultados de la contienda, duración o los niveles de escalada; (e.g., Maynard Smith 1972,

Krebs 1982, Hansen and Rohwer 1986, Beletsky y Orians 1987, Roskaft y Rohwer 1987, Jakobsson 1988, Jackson 1991, Tobias 1997, Pryke y Andersson 2003, Garamzsegi 2006).

Las asimetrías en la capacidad de lucha o el valor de los recursos que se disputan deben ser utilizadas por los individuos como un indicador del posible resultado antes o durante una contienda. Estas señalizaciones influyen en la decisión de evitar encuentros (evitando así una lesión) o en continuar luchando. Como consecuencia de ello, cuando las diferencias en la capacidad de lucha entre los contendientes son menores, la probabilidad de victoria para el animal territorial que recibe la afrenta por parte de su oponente debería disminuir, y con ello la duración de la lucha debería aumentar (Parker 1974, Enquist y Leimar 1987, Renison et al. 2002).

Hipótesis del potencial de adquisición de recursos

La hipótesis “potencial de adquisición de recursos” establece que los residentes (quienes establecen primero un territorio) adquieren territorios debido a que son de mayor calidad intrínseca que los intrusos (aquellos que no defienden un territorio). Su capacidad competitiva superior explica su dominio (Tobias 1997), ya que estos individuos suelen ser más grandes, más fuertes, más experimentados y obtienen un mayor número de victorias. Los modelos para la resolución de contiendas que supongan que las decisiones para retirarse se basan en las diferencias en el potencial de adquisición de recursos, predicen que la duración de las contiendas disminuirá a medida que las diferencias entre rivales incrementen, porque las asimetrías son más fáciles de detectar (Leimar y Enquist 1987, Taylor y Elwood 2003). La

evaluación mutua de las diferencias en el potencial de adquisición de recursos entre los rivales es una forma económica de resolución (pero ver Talyor y Elwood 2003).

En las aves, las diferencias de tamaño, las vocalizaciones y las señales visuales (e.g. ornamentación, color) se relacionan con la capacidad de lucha de los individuos (e.g. Hagelin 2002). Estas diferencias permiten que los individuos con capacidades de lucha distintas que compiten por un recurso no sufran daños o gasten energía evaluando a sus oponentes potenciales (Rohwer 1982, Senar 1999, Taylor y Elwood 2003).

Un ejemplo de estas señales visuales son los elaborados parches de color en el plumaje. La información más común proporcionada por estas señales es la capacidad superior de lucha (Senar 1999). Diversos estudios han puesto a prueba estas señales con respecto a la dominancia territorial (Otter et al. 1996). Pryke y Anderson (2003) estudiaron la relación entre el tamaño y el color del parche del ala y el establecimiento de territorios en el obispo abanico (*Euplectes axillaris*). Sus resultados mostraron que este rasgo estaba estrechamente relacionado con el status territorial o satélite (individuos generalmente juveniles que se aprovechan del territorio de otro individuo de su misma especie, usualmente sin defenderlo contra intrusos) del macho. Los machos que presentaban mayor tamaño e intensidad de color en esta señal eran quienes dominaban a los individuos no residentes o no territoriales. Sin embargo, estos rasgos no siempre están asociados a la calidad del individuo, por ejemplo, en el tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*), que también presenta este rasgo, no se encontraron diferencias entre machos territoriales y no territoriales, ya que esta especie necesita tanto de señales visuales como auditivas para demostrar su status de dominancia (Pryke y Andersson 2003).

Las contiendas entre aves por el acceso a recursos frecuentemente están caracterizadas por vocalizaciones que tiene como función reflejar la calidad del individuo que las produce (Otter et al. 1997). Cuando las señales son estructuralmente complejas y variables entre los individuos, surge la posibilidad de manipulación de un oponente. Por ejemplo, el carbonero cabecinegro (*Poecile atricapillus*) produce con frecuencia, en un contexto de interacciones agresivas con coespecíficos, un llamado breve y complejo denominado “gárgara” (Baker et al. 1991). En observaciones realizadas en alimentadores de aves se encontró que existe una fuerte relación entre el “gargareo” y el resultado de la contienda: en el 98% de los individuos que “gargareaban” desplazaba a aquellos coespecíficos que escuchaban esta señal auditiva (receptores), y dentro de una jerarquía de dominancia los individuos de más alto rango emitían más “gargareos” que los de menor rango (Ficken et al. 1978, Baker et al. 1991).

Otro indicador para establecer la asimetría de contienda es la diferencia de tamaño entre contendientes. El tamaño juega un papel muy importante en la resolución de contiendas puesto que son los individuos de mayor tamaño los que típicamente ganan las disputas, debido a que tienen mayor masa muscular y fuerza (e.g. Lyon 1976; pero ver Martin y Ghalambor 2014). Sin embargo, la asimetría en el potencial de adquisición de recursos no siempre explica la victoria en las disputas. La teoría del juego predice que la capacidad de pelea será más importante en el resultado de las contiendas cuando la recompensa por ganar sea la misma para ambos contendientes (e.g. Björklund, 1989; Renison 2002). Si el valor del recurso en disputa es diferente para cada oponente, esto afectará la disposición a aceptar un encuentro agresivo (contienda escalada) y las heridas potenciales de la contienda (si el recurso es de poco valor para uno de los contrincantes éste evitará la contienda escalada) (e.g. Nelson 1984,

Santos et al. 2009). Un ejemplo de ello son los pingüinos de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*), donde antes de la puesta de huevos, la diferencia de tamaño es un predictor importante para el resultado y duración de la pelea. Sin embargo, después de la puesta los residentes territoriales usualmente ganan las contiendas y el tamaño deja de ser un predictor sobre la identidad del ganador y la duración de la pelea (Renison 2002).

Hipótesis del valor del recurso

Durante una disputa, usualmente uno de los contendientes tiene más que perder en una derrota (o lo que es equivalente, más que ganar con una victoria). Por ejemplo, el residente territorial que ha invertido tiempo y energía en la exploración del mismo, estableciendo límites con los vecinos, construyendo un nido, etc., puede sufrir una gran pérdida en su adecuación en comparación con un intruso (Maynard Smith y Parker 1976). Esta idea ha sido indirectamente confirmada de varias formas, por ejemplo: a través de correlaciones entre el nivel de escalada y la aparente calidad de los recursos en disputa (e.g. Ewald y Orians 1983); por evidencias del incremento en el éxito de las contiendas por un territorio cuando la tenencia de éste aumenta y los costos de defensa disminuyen (Krebs 1982, Tobias 1997) y finalmente, por los efectos observados en la dominancia durante la privación de alimento y los cambios en las relaciones de dominancia interespecífica a medida que cambia el recurso (e.g. Wolf et al. 1976, Ewald 1985, Ewald y Rowher 1980, Powers y Mckee 1994, Dearborn 1998). Las tácticas empleadas en encuentros agresivos pueden cambiar en el transcurso de la temporada de reproducción como resultado de los cambios en el valor percibido de los recursos para los contendientes. Así, el valor del territorio debería aumentar para el propietario debido a la mayor probabilidad de que el intento de reproducción sea exitoso (e.g. Pierotti y Anette 1994, Renison 2002). Los

territorios también son valiosos, porque las vacantes disminuyen al avanzar la temporada. Una pareja que es desplazada al inicio del período reproductivo posiblemente podría obtener otro territorio de cría. Sin embargo, a medida que la temporada avanza, se hace más difícil de establecer un nuevo territorio por falta de tiempo (Mobley 1993). En contraste, el espacio de reproducción es más valioso para las aves que no se establecieron al inicio de la temporada, cuando todavía es posible completar el ciclo reproductivo. Después del pico de eclosión de polluelos, el espacio de reproducción disponible es de poco valor para las aves no establecidas durante esa temporada (Pierotti y Anette 1994).

Hipótesis de la asimetría no correlacionada

De todas las propuestas teóricas sugeridas para explicar que el residente territorial generalmente gana las contiendas contra los intrusos, la hipótesis de la “asimetría no correlacionada” es particularmente robusta y ha recibido mucho interés (Leimar y Enquist 1984). Se han investigado diversos modelos de conflictos en los cuales esta solución es estable a nivel evolutivo (Maynard Smith y Parker, 1976, Hammerstein 1981, Hammerstein y Parker 1982, Kokko et al. 2006), y se han llevado a cabo muchos estudios para verificar que este tipo de conflictos ocurren en la naturaleza (Tabla 2). Asimismo, se ha mostrado que el efecto de la residencia previa, donde los residentes tienden a dominar a los intrusos, ocurre en muchas especies de invertebrados, peces, anfibios, réptiles y mamíferos. En aves, esta hipótesis ha sido reconocida como una determinante en rangos de dominancia (Cistol et al. 1996).

Los modelos de la teoría del juego sugieren que el respeto de una regla convencional "residentes ganan" podría ser una estrategia evolutivamente estable en la resolución de conflictos cuando los beneficios de ganar una pelea son bajos en relación con los costos de combate (Maynard Smith y Parker 1976). A partir de estudios de animales territoriales, se hizo evidente que los propietarios son capaces de defender sus territorios por mucho tiempo, lo que implica una alta probabilidad de éxito para los propietarios en contiendas territoriales (Leimar y Enquist 1984). Algunos de estos resultados experimentales indican que el propietario gana más a menudo también cuando no hay diferencias en la capacidad de lucha entre los contendientes y dan un mismo valor al recurso en disputa (Yasukawa y Bick 1983).

Sin embargo, algunos trabajos teóricos sugieren que las estrategias basadas en “sentido común” predicen mejor la dominancia que las “asimetrías no correlacionadas”. Ejemplos de estas estrategias son la repetición de interacciones donde los ganadores de una contienda claman la propiedad del territorio (Mesterton-Gibbons 1992), errores en la toma de decisiones (Morrell y Kokko 2003), y correlaciones fisiológicas entre formas de responder a empates frente a pérdidas (Morrell y Kokko 2005). Pero al analizar detenidamente los resultados, se revela que estos casos siempre incluyen algún supuesto *a priori* que hace que los residentes territoriales tengan más probabilidades de ganar peleas (Kokko et al. 2006). Mesterton-Gibbons (1992) afirma que la propiedad por sí sola no funciona para predecir soluciones de sentido común y que algunas asimetrías correlacionadas son siempre necesarias, tal vez junto con los mecanismos cognitivos que permiten la evaluación de la fuerza del oponente para comprender el desenlace (Parker y Rubenstein 1981). En los trabajos analizados en el presente capítulo (Tabla 1) se encontró que uno de ellos esta solamente enfocado en la residencia

(Yasukawa y Bick 1983); todos los demás lo están hacia el valor del recurso y al potencial de adquisición de recursos.

Asimetrías de contienda en colibríes

A la fecha, no existen estudios sobre los efectos de la residencia en las asimetrías de contienda en los colibríes (Aves, Familia Trochilidae). Sin embargo, hay varios estudios sobre economía del territorio e interacciones intra e interespecíficas (Tabla 1). La territorialidad en la mayoría de los colibríes se centra en la fuente de alimento (Johnsgard 1997), y los territorios son defendidos vigorosamente por los propietarios que emplean comportamientos energéticamente costosos para excluir a los intrusos (Powers y Conley 1994).

Los colibríes son inusuales entre las aves debido a que la competencia por las fuentes de alimento con frecuencia se hace evidente a través de comportamientos agresivos entre individuos de diferentes especies (Stiles y Wolf 1970). Los machos de muchas especies de colibríes defienden los territorios en los que se alimentan, por medio de vocalizaciones, persecuciones, despliegues y ataques, de numerosos individuos, sin importar especie o sexo.. A medida que la calidad del territorio cambia, los individuos pueden cambiar su forma de defensa (Ewald y Carpenter 1978, Ewald y Brandsfield 1987, Dearborn 1998); mientras el territorio sea de buena calidad, el propietario empleará formas de defensa costosas siempre y cuando mantenga una ganancia energética neta (Camfield 2006).

La distribución de las flores en tiempo y espacio influye en el resultado de las contiendas (e.g. Kuban et al. 1983, Ewald y Orians 1983, Ewald 1985, Powers y Mckee 1994).

La territorialidad interespecífica puede resultar en la exclusión de las fuentes de alimento de aquellas especies menos agresivas, más pequeñas o con menor capacidad de lucha (Stiles y Wolf 1970). De esta forma, las comunidades de colibríes están parcialmente estructuradas por una jerarquía de dominancia que afecta el acceso al recurso néctar (e.g. Feisinger et al. 1979, Arizmendi y Ornelas 1990, Rodríguez-Flores y Arizmendi 2017, Lopez-Segoviano et al. 2018).

Como se ha mencionado, la particular dependencia del néctar floral como fuente primaria de alimentación, aunado al característico patrón de distribución espacial de las plantas que lo proveen (usualmente formando grupos compactos denominados parches de plantas), hacen que la territorialidad en colibríes sea fundamental como fuerza estructuradora de sus comunidades. Sin embargo, aspectos específicos relacionados a los mecanismos implicados en el resultado de las contiendas durante las afrentas territoriales aun requieren explicaciones alternativas con respecto a las diferencias en tamaño de los contendientes. Las ideas de las asimetrías de contienda abren una gama de posibilidades para realizarlo y requieren ser evaluadas en estudios futuros.

CONCLUSIONES

Las aves han sido un grupo importante para el estudio del comportamiento territorial. Debido a que este comportamiento es intrínseco, es posible conocer algunos de los mecanismos que lo explican siempre y cuando los factores extrínsecos sean medibles y cuantificables. Existen especies cuyos caracteres sexuales secundarios (e.g. plumaje) y tamaño corporal permiten

poner a prueba la pertinencia de la hipótesis del potencial de adquisición de recursos. Debido a su alta afinidad por aquellos recursos que pueden ser cuantificados tales como alimentación, área de anidación y parejas es posible detectar el valor del recurso asignado por los individuos. La fidelidad a sitios de anidación también ha hecho posible estudiar la importancia de la residencia territorial en su comportamiento intra e interespecífico. Asimismo, las asimetrías de contienda varían dependiendo la edad, sexo y el tipo de sistema de apareamiento de las distintas especies de aves, lo cual permite su análisis considerando todos estos factores. La flexibilidad observada en las tácticas sugiere que, aunque los primeros modelos proporcionan información útil, éstas no son fijas sino social y ambientalmente plásticas y se ajustan a circunstancias específicas, como la época del año, tipo y disponibilidad de recurso. Para posteriores estudios es necesario tomar en cuenta la relación que existe entre todas las asimetrías para entender bajo qué circunstancias se da la dominancia territorial.

Tabla 2. Estudios que evalúan el efecto de la residencia, del potencial de adquisición de recursos (PAR) y del valor del recurso en el resultado de contiendas en aves.

Especie	Tipo de estudio	Residencia	Valor del recurso	PAR	Tipo de Recurso	Fuente
Spheniscidae						
<i>Spheniscus magellanicus</i>	O	+	0	+	R	Renison et al. 2002
Odontophoridae						
<i>Callipepla gambellii</i>	E	0	0	+	R	Hagelin 2002
Phasianidae						
<i>Lagopus muta</i>	O	0	+	0	R	Brodsky y Montgomerie 1987
Phoenicopteriformes						
<i>Phoenicopterus ruber</i>	EO	0	0	+	A	Schmitz y Baldassarre 1992

Espece	Tipo de estudio	Residencia	Valor del recurso	PAR	Tipo de Recurso	Fuente
Alcidae						
<i>Cephus columba</i>	O	0	+	0	R	Nelson 1984
Laridae						
<i>Larus occidentalis</i>	O	+	0	+	R	Pierotti y Anette 1994
Trochilidae						
<i>Amazilia rutila</i> , <i>A. saucerotiei</i> , <i>Phaeochroa cuvieri</i>	O	0	+	+	A	Stiles y Wolf 1970
<i>Lampornis clemenciae</i>	E	0	+	+	A	Powers y McKee 1994
<i>Calypte anna</i> y <i>Archilochus alexandri</i>	E	0	+	0	A	Ewald y Rowher, 1980
<i>Calypte anna</i>	E	0	+	+	A	Ewald y Orians 1983
<i>Archilochus alexandri</i>	E	0	+	+	A	Ewald 1985

Espece	Tipo de estudio	Residencia	Valor del recurso	PAR	Tipo de Recurso	Fuente
<i>Selasphorus rufus</i>	E, O	0	+	+	A	Kodric-Brown y Brown 1978
<i>Amazilia tzacatl</i>	E, O	0	+	+	A	Dearborn 1998
<i>Archilochus alexandri</i> , <i>Calothorax lucifer</i>	O	0	+	+	A	Kuban et al. 1983
<i>Lampornis clemenciae</i> , <i>L. amethystinus</i> <i>Hylocharis leucotis</i> , <i>Eugenes fulgens</i> , <i>Atthis heloisa</i> , <i>Colibri thalassinus</i> ,	O	0	0	+	A	Lyon 1976
<i>Eulampis jugularis</i>	O	0	+	0	A	Temeles et al. 2005
<i>Eupetomena macroura</i> , <i>Colibri serrirostris</i> , <i>Phaethornis pretrei</i> , <i>Amazilia fimbriata</i> , <i>Chrysolampis mosquitus</i> , <i>Chlorostilbon lucidus</i> , <i>Calliphlox amethystina</i> , <i>Heliactin bilophus</i> .	E	0	+	+	A	Justino et al. 2012
<i>Hylocharis leucotis</i>	O	0	+	0	A	Márquez-Luna et al. 2014
<i>Campylopterus hemileucurus</i> , <i>Heliodoxa jacula</i> , <i>Colibri thalassinus</i> , <i>Phaethornis guy</i> , <i>Lampornis calolaema</i> , <i>Eupherusa eximia</i> , <i>Elvira cupreiseps</i> , <i>Calliphlox bryantae</i> , <i>Discosura coversii</i>	E	0	0	+	A	Peralta 2014

Especie	Tipo de estudio	Residencia	Valor del recurso	PAR	Tipo de Recurso	Fuente
<i>Amazilia beryllina</i> , <i>Amazilia violiceps</i> , <i>Atthis heloisa</i> , <i>Colibri thalassinus</i> , <i>Eugenes fulgens</i> , <i>Hylocharis leucotis</i> , <i>Lampornis amethystinus</i> , <i>Selasphorus calliope</i> , <i>Selasphorus platycercus</i> , <i>Selasphorus rufus</i> , <i>Tilmatura dupontii</i>	O	0	+	+	A	Rodríguez-Flores y Arizmendi 2016
<i>Amazilia versicolor</i> , <i>Chlorostilbon lucidus</i> , <i>Clytolaema rubricauda</i> , <i>Leucochloris albicollis</i> , <i>Phaethornis eurynome</i> , <i>Phaethornis spp.</i> , <i>Thalurania glaucopis</i>	E	0	+	0	A	Lanna et al. 2017
<i>Calothorax lucifer</i>	E	0	+	0	A	Márquez-Luna et al. 2017
<i>Eugenes fulgens</i> , <i>Lampornis clemenciae</i> , <i>Calypte costae</i> , <i>Colibri thalassinus</i> , <i>Amazilia violiceps</i> , <i>Amazilia beryllina</i> , <i>Selasphorus platycercus</i> , <i>Selasphorus rufus</i> , <i>Selasphorus calliope</i> , <i>Archilochus colubris</i> , <i>Hylocharis leucotis</i> , <i>Cynanthus latirostris</i> . <i>Atthis heloisa</i> ,	O	0	+	+	A	López-Segoviano et al. 2018
Paridae						
<i>Poecile atricapillus</i>	E	0	0	+	A	Baker et al. 1991
<i>Parus major</i>	E	+	+	0	A	Krebs 1982
<i>Parus major</i>	E	+ ^a	0	+	R	Sandell y Smith 1991

Espece	Tipo de estudio	Residencia	Valor del recurso	PAR	Tipo de Recurso	Fuente
<i>Parus major</i>	E	+ ^a	0	0	*	Wiley 1990
Muscicapidae						
<i>Ficedula albicilla</i>	E, O	0	0	+	R	Garamszegi et al. 2006
<i>Luscinia svecica</i>	E	0	0	+	A	Lindström et al. 1990
<i>Erithacus rubecula</i>	E	0	+	+	A	Tobias 1997
Fringillidae						
<i>Carpodacus erythrinus</i>	O	+	0	+	R	Björklund 1989
Ploceidae						
<i>Euplectes axillaris</i>	E	0	0	+	*	Pryke y Andersson 2003
Emberizidae						

Especie	Tipo de estudio	Residencia	Valor del recurso	PAR	Tipo de Recurso	Fuente
<i>Zonotrichia albicollis</i>	E	+ ^a	+	+	R	Snell-Rood y Cristol 2005
<i>Junco hyemalis</i>	E	+	0	0	*	Yasykawa y Bick 1983
<i>Junco hyemalis</i>	E	+ ^a	0	+	*	Holberton et al. 1990

Nota: El signo “+” indica una correlación positiva, “0” indica que no hay efecto. E= Estudio experimental; O= estudio observacional. “A” indica que es el recurso es alimenticio, “R” el recurso está relacionado con la reproducción (ej. nidos, parejas). El símbolo de asterisco (*) indica que el recurso no se especifica, el superíndice “a” indica Residencia previa.

CAPÍTULO II

Residencia en el Colibrí oreja-blanca (*Hylocharis leucotis*) y su efecto en el resultado de las contiendas territoriales

Publicado en *PeerJ* 4:e2588. <https://doi.org/10.7717/peerj.2588>

Resumen

Estudiamos el efecto de la residencia territorial en las asimetrías de contienda en el colibrí oreja-blanca (*Hylocharis leucotis*) en un bosque de oyamel en el centro de México. Veinte territorios pertenecientes a machos adultos del colibrí oreja-blanca fueron monitoreados durante una temporada invernal, registrando el comportamiento territorial del residente en contra de colibríes intrusos. De forma simultánea se caracterizó la calidad de cada territorio (número de flores, y producción de energía) para relacionarla con la probabilidad de victoria del residente para evitar el uso de las flores dentro del territorio por parte de un intruso. Inicialmente, la regla del residente siempre gana parece cumplirse, ya que ningún residente fue expulsado de su territorio durante el estudio. Sin embargo, las asimetrías residente-intruso a lo largo del día dependen de distintos factores como el tamaño del territorio, la calidad del recurso y principalmente de la identidad de los intrusos. Los residentes realizan un mayor número de conductas agonistas contra individuos de la misma especie, evitando en general que estos accedan al territorio para forrajear de sus flores. Por el contrario, cuando los intrusos eran de especies de colibríes de mayor talla tales como el colibrí magnifico (*Eugenes fulgens*) o el colibrí oreja violeta (*Colibri thalassinus*), las conductas agonistas disminuyeron y los intrusos usualmente accedieron al territorio para alimentarse. Nuestros resultados sugieren que los machos del colibrí oreja-blanca usan distintos criterios de información que determinan su probabilidad de victoria en las contiendas contra intrusos.

INTRODUCCIÓN

Los individuos que llegan primero a un área determinada y establecen un estatus de propiedad parecen tener una ventaja de esta “residencia previa” al competir por los recursos contra intrusos posteriores (Kokko et al. 2006). Este fenómeno conocido como “hipótesis de la asimetría no correlacionada” (Maynard Smith y Parker 1976, 1982), explica que todos (o la mayoría) de los individuos en una población siguen un patrón arbitrario de la regla “residentes ganan” (i.e. Krebs 1982, Tobias 1997, Kemp y Wiklund 2004). Aquellos individuos que llegan primero a un territorio potencial tienen más probabilidades de ganar peleas (i.e. Kemp y Wiklund 2004, Lefevre y Muehter 2004, Okada y Miyatake 2004) o alternativamente, la propiedad de los recursos no será disputada por los intrusos (i.e. Davies 1978). Esto evita en mayor medida los combates potencialmente dañinos. Varios estudios que incluyen a diversos taxa que van desde erizos de mar hasta mamíferos, han documentado el efecto de la residencia, lo cual ofrece una poderosa explicación de la resolución de contiendas territoriales (Kokko et al. 2006). Sin embargo, la ventaja en la propiedad inicial (desde aquí referida como residencia) de un recurso ha sido también atribuida a la aparente tendencia de los propietarios iniciales de un territorio a ser más persistentes y de mejor calidad que los intrusos, y/o al mejor conocimiento del valor de los recursos en disputa (Leimar y Enquist 1984, Enquist y Leimar 1987, Hack et al. 1997, Humphries et al. 2006). De esta manera, se espera que los residentes ganen más contiendas y que la duración de éstas sea en función de las diferencias en tamaño o calidad de los intrusos (Leimar y Enquist 1984).

Los colibríes (familia Trochilidae) han sido utilizados para el estudio de comportamiento territorial debido a su especializado hábito nectarívoro. Para garantizar una ingesta alta de energía, muchos colibríes defienden territorios de alimentación, lo cual implica el uso de perchas de vigilancia, y la exhibición de conductas agonistas tales como la persecución de intrusos y despliegues agresivos (Powers y McKee 1994). Estas aves son organismos modelo para dichos estudios porque sus territorios son pequeños, sus demandas energéticas son altas y sus fuentes de alimento son fáciles de cuantificar y manipular (Dearborn 1998). La gran mayoría de los trabajos hasta ahora realizados en el tema han utilizado las asimetrías en tamaño corporal y la calidad del recurso para explicar la dominancia territorial en colibríes (Stiles y Wolf 1970, Kodric-Brown y Brown 1978, Ewald y Rohwer 1980, Ewald 1985, Powers 1987, Tiebout 1993, Powers y McKee 1994, Dearborn 1996, Camfield 2006), sin embargo, la evaluación de la asimetría no correlacionada en sentido estricto no ha sido explorada en este grupo. Por el contrario, el único antecedente relacionado es el estudio de Ewald y Rohwer (1980), quienes mostraron que los machos adultos de *Calypte anna* y *Archilochus alexandri* siempre ganan sus contiendas territoriales en contra de los juveniles coespecíficos, explicando este patrón con base en diferencias en el costo energético durante el vuelo (los juveniles intrusos tienen mayor gasto que los adultos). Sin embargo, información sobre el posible papel del estatus previo de residencia de los individuos en contra de intrusos territoriales no ha sido incorporada hasta ahora en estudios con colibríes.

En este estudio, investigamos el efecto de la residencia territorial en la asimetría de contiendas en condiciones naturales, utilizando al colibrí oreja-blanca (*Hylocharis leucotis*) como modelo. Para ello, hicimos el seguimiento de territorios establecidos por machos de

esta especie y analizamos el papel de la residencia previa en la resolución de conflictos territoriales contra coespecíficos y heteroespecíficos. En estas situaciones, si los colibríes siguen la convención de que los residentes siempre ganan (es decir que ningún colibrí residente será excluido de su territorio), predecimos que la probabilidad de victoria ante las intrusiones subsecuentes de colibríes será afectada por el tamaño (área) y calidad (número de flores) del territorio. Adicionalmente, si las asimetrías en el tamaño de los contendientes reflejan el resultado de las peleas, esperamos que esta probabilidad de victoria sea diferente contra coespecíficos (similar tamaño corporal) y heteroespecíficos (distinto tamaño).

MÉTODO

Área de estudio

El trabajo de campo se llevó a cabo de diciembre del 2014 a abril del 2015 en un bosque de oyamel localizado dentro del Parque Nacional El Chico (desde aquí PNEC), en el estado de Hidalgo, México (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). 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). Para el PNEC se han reportado siete especies de colibríes: *Colibri thalassinus*, *Cyananthus latirostris*, *H. leucotis*, *Lampornis*

clemenciae, *Eugenes fulgens*, *Selasphorus platycercus* y *S. rufus* (Ortiz-Pulido y Vargas-Licona 2008).

Marcaje de colibríes

Con la finalidad de reconocer la identidad de los residentes evaluados y facilitar el registro de su conducta territorial, capturamos y marcamos individuos durante la temporada de floración invernal. Para ello, colocamos de 4 a 5 redes de niebla de 6 y 12 m de largo de 0900 a 1400hrs en los parches en floración en los que se harían las observaciones focales a lo largo del estudio. Se usaron marcas de plástico construidas por la fusión de cuentas de colores (Perler beads, Wilton Brands Inc., Woodridge, IL) que se adhirieron a la espalda de los individuos capturados con un pegamento no tóxico de secado rápido (Kola Loka, E. I. du Pont de Nemours and Company, Edo. de México). Este tipo de marcaje ha demostrado ser eficiente y no dañino para los colibríes, pues permite la identificación de los individuos durante varios meses sin afectar su vuelo o su conducta (Kapoor 2012). Los colibríes capturados fueron identificados, sexados, pesados y medidos. Cuando los individuos observados no estaban marcados se identificó al dueño del territorio por usar los mismos sitios de percha y forrajeo durante todo el periodo de observación (Kuban et al. 1985, Camfield 2006) y, en algunos casos, por determinadas características de su plumaje (ej. color del plumaje). Individuos marcados fueron observados defendiendo territorios durante varios días después de su manipulación; ninguna de estas aves desapareció o fue encontrada muerta durante el estudio. Cada individuo marcado tuvo una combinación de colores exclusiva para su posterior identificación. Fuimos capaces de localizar, identificar y

registrar las conductas de los machos territoriales marcados. El trabajo de campo aquí reportado fue presentado con la mínima manipulación de las aves y aprobado por el comité de la Universidad Autónoma Metropolitana; además de seguir la Guía para el Uso de Aves Silvestres en Investigación del Consejo de Ornitología (2010).

Contiendas residente-intruso

Después de marcar a los individuos, pudimos establecer y monitorear su comportamiento en 20 territorios pertenecientes a machos adultos del colibrí oreja-blanca (*Hylocharis leucotis*). Para que un territorio fuera considerado como tal, el colibrí residente debía de estar al menos 50% del tiempo dentro de él, forrajear dentro del mismo y defenderlo mediante persecuciones contra intrusos. En cada territorio identificado, se observó y registró el comportamiento del colibrí residente por cuatro horas continuas (de 09:00 a 13:00 hrs) durante dos días consecutivos. En total, el periodo de observación fue de ocho horas por cada territorio. Debido al tamaño de los territorios y a la densidad de la vegetación, hicimos las observaciones en distintos puntos a una distancia aproximada de 10 m del territorio. En cada periodo de observación, registramos la especie de los intrusos y el número de veces que fueron perseguidos. Debido a que los colibríes residentes siempre regresaron a sus perchas y forrajearon dentro de su territorio, se determinó como victorioso a aquél colibrí intruso que forrajeó dentro del territorio (i.e., introducir el pico dentro de una flor). Por el contrario, el residente fue determinado como victorioso cuando logró expulsar del territorio a un intruso sin que este se alimentara.

Calidad y tamaño de territorios

Con la finalidad de determinar si el estatus de residencia es afectado por aspectos asociados a la calidad de los territorios defendidos, evaluamos las características de los 20 territorios observados, cuantificando el número de flores contenidas en ellos. Asimismo, en cada territorio elegimos de 20 a 30 flores al azar de las distintas especies de plantas para medir el volumen néctar con microcapilares graduados y la concentración de azúcar con un refractómetro portátil (ATAGO, Master Refractometer 50 H, rango de concentración de 0°-50° escala BRIX). El volumen y la concentración del néctar fueron utilizados para cuantificar la variabilidad de energía dentro de cada territorio (kJ/flower). Tanto el volumen ($n = 20$; $r = 0.83$, $p < 0.05$) como la concentración ($n = 20$; $r = 0.76$, $p < 0.05$) estuvieron altamente correlacionados con el número de flores en el territorio. Por lo tanto, esta variable fue utilizada para determinar si el estatus de residencia fue afectado por la calidad del parche defendido.

Todos los territorios establecidos estuvieron conformados por *Salvia elegans* (1.007kJ/flower), con la incorporación de algunas plantas de *Lonicera mexicana* (0.4265 kJ/flower), *Senecio angulifolius* (0.044kJ/flower/día), y *Cestrum roseum* (0.1570 kJ/flower). El número de flores dentro de los territorios varió entre 359 y 4294 flores. La cantidad de energía producida en un territorio fue proporcional al número de flores.

Para establecer el área (tamaño) de los territorios monitoreados, observamos el comportamiento del colibrí residente y los sitios donde realizaba las actividades de percha, forrajeo y defensa activa (persecuciones). Para delimitar el área de cada territorio tomamos las coordenadas “x” y “y” de los sitios más externos donde ocurrieron los registros de cada

actividad realizada por el residente territorial. Calculamos el área del territorio usando el método del polígono mínimo convexo (PMC) utilizando el software Biota™ 2.0 Alpha (Ecological Software Solutions LLC, 2004).

Análisis de datos

Debido a que puede haber más de un predictor que afecte la probabilidad de que un residente gane las contiendas contra los intrusos, generamos varios modelos generalizados (modelos logísticos) describiendo las probabilidades de victoria de cada individuo residente registrado. De tal manera que probamos el ajuste de los modelos con diferentes combinaciones de las variables predictoras (tamaño del territorio, número de flores e identidad del intruso) y seleccionamos al modelo con el más pequeño sesgo en los valores corregidos bajo el criterio de información de Akaike (Burnham y Anderson 2002). Con el modelo obtenido pudimos determinar la probabilidad de que el residente territorial gane las contiendas o defienda mediante persecuciones (asumiendo que 1 = intrusos exitosos, 0 = intrusos no exitosos y 1 = persigue, 0 = no persigue; respectivamente). Todos los análisis estadísticos los realizamos utilizando el programa R (R Development Core Team 2008).

RESULTADOS

Características de los territorios

El área promedio y el número de flores en cada territorio fue de $374.6 \pm 44\text{m}^2$ (103 a 853 m^2) y $1,649.3 \pm 73.79$ flores (360 a 4,293 flores), respectivamente. Al finalizar la floración

de invierno, la gran mayoría de territorios (99%) fueron establecidos en parches de *Salvia elegans* (n= 400 flores; media±ES: volumen de néctar =1.59±0.29 µl; concentración de azúcares =16.64±1.29 BRIX; energía=0.092kJ/flor), y algunas plantas de *Lonicera mexicana* (n= 180 flores; media±ES: volumen de néctar =0.80±0.22 µl; concentración de azúcares=12.88±1.70 BRIX; energía=0.039 kJ/flor), *Senecio angulifolius* (n= 40 flores; media±ES: volumen de néctar =0.21±0.11 µl; concentración de azúcares=7.19±0.45 BRIX; energía=0.0044 kJ/flor/día), y *Cestrum roseum* (n= 40 flores; media±ES: volumen de néctar =0.94±0.44 µl; concentración de azúcares=2.56±0.06 BRIX; energía=0.004 kJ/flor). Por lo tanto, aquellos territorios con mayor número de flores tenían una mayor cantidad de energía.

Asimetrías residente-intruso

Registramos el comportamiento de residentes territoriales durante 160 horas. Obtuvimos 197 eventos de intrusión, de los cuales 110 fueron de coespecíficos (machos y hembras), y 87 de heteroespecíficos (*Eugenes fulgens* y *Colibri thalassinus*). De este total, registramos 55 eventos de persecución a intrusos coespecíficos y 32 a heteroespecíficos. Ninguno de los colibríes residentes seguidos a lo largo del estudio fue expulsado del territorio defendido. Por ello, los detalles a continuación enlistados se refieren al resultado de las asimetrías de las contiendas contra intrusos durante la defensa territorial. Aunque algunos intrusos forrajearon dentro de los territorios establecidos en las interacciones intraespecíficas, éstos fueron expulsados eventualmente. Por el contrario, en las interacciones interespecíficas el colibrí magnífico (*E. fulgens*) y el colibrí oreja violeta (*C. thalassinus*) utilizaron

generalmente los territorios de los residentes como sitios de alimentación y percha. Cuando el colibrí residente trató de expulsarlos los individuos de estas dos especies podían permanecer forrajeando, perchando y/o las persecuciones se prolongaron.

Efectos de las características del territorio y tipo de intruso

Generamos modelos con interacciones entre factores para evaluar si el tamaño del territorio (área), calidad (número de flores) y la identidad del intruso afectan la probabilidad de que un residente territorial gane contiendas persiguiendo a los intrusos o evitando intrusiones exitosas. Los modelos obtenidos muestran que la identidad del intruso es el mejor predictor para determinar si un intruso es perseguido o no (Tabla 1), mientras que las características evaluadas de los territorios defendidos no tienen un efecto significativo (Tabla 1). Es más probable que los residentes persigan a intrusos coespecíficos que a heteroespecíficos. Por lo tanto, las asimetrías en el tamaño del cuerpo entre contendientes, pero no las características del territorio, afectaron la probabilidad de que un residente persiga a un intruso.

Por otro lado, el modelo que incluyó la interacción entre el tamaño del territorio y la identidad del intruso mostró un fuerte soporte para explicar cuando un residente evita o no intrusiones exitosas (Tabla 1. Fig. 1). Los tres modelos con el menor AIC incluyeron el efecto de la identidad del intruso y la interacción entre el tamaño del territorio y la identidad del intruso y, finalmente, la interacción entre el tamaño y la calidad del territorio (Tabla 1). En general, los residentes tienen mayor probabilidad de victoria (evitando que el intruso haga uso del néctar dentro de su territorio) contra intrusos coespecíficos en

territorios de menor tamaño y de poca calidad, mientras que en las interacciones con heteroespecíficos, la probabilidad de éxito es menor en todos los casos.

DISCUSIÓN

Los machos del colibrí oreja-blanca (*H. leucotis*) parecen usar distintos criterios de información para determinar la victoria en las contiendas contra intrusos. Inicialmente, la regla del “residente siempre gana” parece cumplirse, ya que ningún residente fue expulsado de su territorio durante el estudio. Sin embargo, las asimetrías residente-intruso son evidentes al considerar aspectos relacionados al recurso defendido y a la identidad de los intrusos. De esta manera, hemos demostrado que el tamaño del área defendida, el número de flores que ésta contiene y la identidad de los intrusos (visto como diferencias en tamaño o peso entre contrincantes) son los principales factores que determinan el resultado de las contiendas en esta especie de colibrí durante su defensa territorial. A pesar de que un residente parece mostrar conductas agonistas (como la persecución) de manera indistinta al tipo de intruso e independientemente del tamaño y calidad defendida, la tolerancia para permitir el uso del recurso defendido fue diferencial.

La única especie que establece y defiende territorios durante periodos largos de tiempo (semanas) durante el invierno en el PNEC es el colibrí oreja-blanca. El colibrí magnífico y el colibrí oreja violeta, se comportan principalmente como ruterros (Mendiola-Islas obs.pers). Aparentemente, su tamaño les da una aparente ventaja al tratar de ser expulsados por los colibríes residentes. Se ha sugerido que el tamaño corporal es un factor importante en los sistemas de dominancia en colibríes (Dearborn 1998). Las especies de

mayor tamaño tienen requerimientos de energía más altos, reflejándose en típicos patrones de movimiento entre distintos hábitats (merodeando o a través de rutas de forrajeo) para buscar los recursos (Des Granges 1979). Por el contrario, generalmente aquellas especies de colibríes más pequeños son incapaces de perseguir a los más grandes y son forzados a obtener su alimento a través de forrajeo no territorial (Arizmendi y Ornelas 1990). Sin embargo, en el sistema que hemos estudiado encontramos que a pesar de su tamaño (el más pequeño de las tres especies en el sitio de estudio), el colibrí oreja-blanca establece y defiende territorios de alimentación, tanto de los individuos coespecíficos como heteroespecíficos. Sin importar la identidad del intruso, ninguno fue capaz de expulsarlo de su territorio. Cuando los individuos de las especies de mayor talla entraron a un territorio, el residente persiguió y vocalizó para tratar de expulsarlos, aunque después de varios segundos se alejó de ellos mientras estos utilizaron las flores dentro del territorio. Por el contrario, cuando los intrusos fueron de su misma especie, aunque algunas veces lograron alimentarse, fueron perseguidos y expulsados sin haber enfrentado al residente.

Encontramos que los propietarios de territorios pequeños (área en m^2) tendieron a evitar, en gran medida, el forrajeo de intrusos coespecíficos, mientras que los intrusos heteroespecíficos no lograron ser expulsados sin importar el tamaño del territorio. Por lo tanto, nuestros resultados son consistentes con estudios previos sobre economía del territorio que predicen que los colibríes parecen defender territorios más pequeños para minimizar el costo energético de la defensa del territorio y maximizar el tiempo de permanencia en su percha (Norton et al. 1982, Hixon et al. 1983, Powers 1987, Dearborn 1998, Cotton 1998). Las diferencias en la tasa de éxito de defensa contra intrusos de diferentes tamaños corporales pueden explicarse por (1) las asimetrías de tamaño entre los

contendientes y (2) la detectabilidad de los intrusos en relación con el tamaño del territorio. Se ha sugerido que los intrusos deben ser perseguidos / excluidos en función del costo potencial asociado a su participación en contiendas agresivas (Krebs y Davies 1983). Por lo tanto, la frecuencia de exclusión de los intrusos debería tener una relación inversa con su tamaño corporal (Dearborn 1998). Esta predicción es respaldada por nuestros resultados porque los intrusos de mayor tamaño (heteroespecíficos) tuvieron una menor tasa de exclusión que los intrusos de tamaño similar (coespecíficos) independientemente del tamaño del territorio. Los intrusos de menor tamaño deberían ser más difíciles de detectar para el propietario del territorio (Feinsinger y Colwell 1978). Sin embargo, fueron estos los que tuvieron más probabilidades de ser excluidos de territorios más pequeños que de territorios más grandes. Este resultado sugiere que los residentes territoriales fueron menos capaces de detectar intrusos coespecíficos a medida que aumentaba el tamaño del territorio.

Por lo anteriormente mencionado, podemos establecer que la respuesta del colibrí oreja-blanca residente a un intruso depende en gran parte de las diferencias en tamaño. Sin embargo, hay varios ejemplos en colibríes que dependen de la etapa del ciclo de vida (reproductiva / no reproductiva, etapas pre-migratorias), niveles de hormonas, modo de alimentación (territorial o rutero), sexo, factores abióticos (i.e, Stiles y Wolf 1970, Kodrick-Brown y Brown 1978, Ewald 1985, Cotton 1998, Sandlin 2000, González-Gómez et al. 2014), en los que el tamaño corporal entre las especies (heteroespecíficos) puede ser irrelevante como variable para explicar los resultados de las contiendas sobre la propiedad del territorio. Por el contrario, a nivel intraespecífico (coespecíficos), dentro del mismo sexo, el tamaño corporal puede ser un factor muy importante en el resultado de las luchas territoriales (Carpenter et al. 1993). La relación entre el tamaño y la probabilidad de ganar

encuentros agonísticos que han sido observados en diversas comunidades de colibríes (Stiles y Wolf 1970, Feisinger 1976, Lyon 1976, Feinsinger y Colwell 1978, Arizmendi y Ornelas 1990, Lara 2006). Recientemente se ha hipotetizado que en colibríes, la ventaja del tamaño grande declina conforme las especies son más distantes evolutivamente, promoviendo que las especies de menor tamaño tengan mayor probabilidad de ser dominantes en contextos agresivos cuando interactúan con especies filogenéticamente distantes (Martin y Ghalambor 2014). El colibrí oreja-blanca pertenece a un clado (“esmeraldas”) distinto y lejano a *E. fulgens* (“gemas de montaña”) y *C. thalassinus* (“mangos”), lo cual podría sugerir la imposibilidad de estos para expulsarlo de los territorios que defiende. El contexto evolutivo de estas interacciones aún requiere investigaciones adicionales.

La residencia territorial juega un papel importante en las asimetrías de contienda en el sistema estudiado, tal como ha sido mostrado en otros estudios tanto en condiciones de laboratorio como naturales (Krebs 1982, Figler y Einshorn 1993, Beletsky y Orians 1989, Deaborn y Wiley 1993, Tobias 1997, Umbers et al. 2012). Hemos mostrado que la ventaja de la residencia previa territorial en el colibrí oreja-blanca es dependiente de las asimetrías en área del recurso defendido y el tamaño de los contendientes. Como se ha mencionado, la particular dependencia del néctar floral como fuente primaria de alimentación, aunado al característico patrón de distribución espacial de las plantas que lo proveen (usualmente agregado), hacen que la territorialidad en colibríes sea fundamental como fuerza estructuradora de sus comunidades. Sin embargo, aspectos específicos implicados en el resultado de las contiendas durante las afrentas territoriales aun requieren explicaciones alternativas con respecto a las diferencias en tamaño de los contendientes y al valor del

recurso defendido. Este trabajo provee información adicional sobre un mecanismo nunca antes evaluado para la familia Trochilidae y que requiere ser evaluado en estudios futuros, bajo condiciones controladas.

Ninguna de las tres hipótesis principales formuladas para explicar el resultado en las contiendas puede explicar por sí sola el comportamiento territorial en diversos grupos animales. Las asimetrías varían dependiendo la edad, sexo y el sistema de apareamiento de las distintas especies de aves. La flexibilidad observada en tácticas sugiere que, aunque el valor de recurso, el potencial de adquisición de recursos y la asimetría no correlacionada proporcionan información útil, estas tácticas no son fijas sino socialmente plásticas y se ajustan a circunstancias específicas (i.e. tipo de recurso, época del año, hormonas). Para posteriores estudios es necesario tomar en cuenta la relación que existe entre todas las asimetrías para entender bajo qué circunstancias se da la dominancia territorial.

Tabla 1. Modelos logísticos describiendo la probabilidad de que un intruso sea (a) perseguido por el dueño territorial o (b) realice intrusiones exitosas en relación al tamaño del territorio (m^2), calidad del territorio (no. de flores) y la identidad del intruso (conspecífico o heteroespecífico).

(a) Persecuciones

Efecto	<i>AIC</i>	Δ_i	<i>df</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	Intercepto
Identidad del intruso	269.97	0	196	1.84	0.0628	-2.436
Tamaño del territorio × Id. intruso	270.95	0.98	196	-1.534	0.1251	1.439
Calidad del territorio	272.48	2.51	196	1.185	0.2362	-1.866
Calidad del territorio × Id. intruso	273.00	3.03	196	1.015	0.310	-1.531
Tamaño del territorio	274.38	4.41	196	-0.169	0.866	-0.500
Tamaño del territorio × Calidad del territorio × Id. intruso	274.66	4.69	196	0.719	0.472	0.944
Tamaño del territorio × Calidad del territorio	276.41	6.44	196	0.741	0.458	0.184

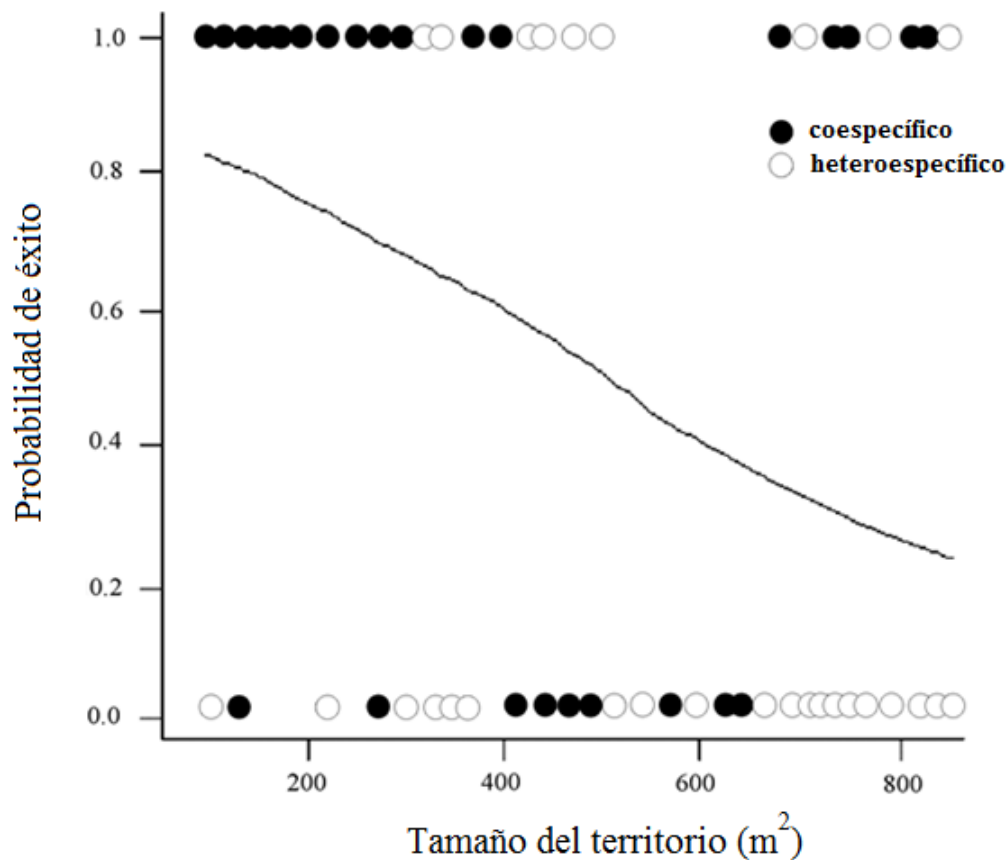
Los modelos están en orden ascendente de los valores *AIC*. Δ_i representa la diferencia entre los valores *AIC* del modelo *i* y los valores *AIC* del modelo más parsimonioso.

(b) Intrusiones exitosas

Efecto	<i>AIC</i>	Δ_i	<i>df</i>	<i>z</i>	<i>P</i>	Intercepto
Tamaño del territorio x Id. intruso	223.69	0	196	-2.41	0.0001	1.092
Calidad del territorio × Id. intruso	231.76	8.07	196	-1.32	0.0184	-1.313
Identidad del intruso	234.66	10.97	196	-4.67	0.0002	0.322
Tamaño del territorio × Calidad del territorio	239.07	15.38	196	-2.88	0.0039	-3.581
Tamaño del territorio	246.26	22.57	196	-0.605	0.5451	-1.266
Calidad del territorio	254.88	31.19	196	2.960	0.1844	-4.796

Los modelos están en orden ascendente de los valores *AIC*. Δ_i representa la diferencia entre los valores *AIC* del modelo *i* y los valores *AIC* del modelo más parsimonioso.

FIGURA 1. Probabilidad de victoria del macho residente colibrí oreja-blanca en relación al tamaño del territorio (área) y la identidad de los intrusos. Cada círculo ilustra cuando un intruso coespecífico o heteroespecífico fue expulsado del territorio sin forrajear (0) o forrajeando (1). Línea ajustada refleja la probabilidad de los intrusos de visitas territorios de distintos tamaños (m^2), mostrando que comparados con los intrusos heteroespecíficos, los coespecíficos tienen mayor probabilidad de ser expulsados de los territorios pequeños sin poder forrajear.



CAPÍTULO III

El disturbio antropogénico influye en el comportamiento territorial del Colibrí cola-ancha (*Selasphorus platycercus*): un estudio de campo

Resumen

La actividad antropogénica tiene un impacto directo e indirecto en el comportamiento de la fauna. En las aves se han documentado efectos de la perturbación sobre aspectos conductuales asociados a la búsqueda de recursos que incluyen alimento y parejas. Los ambientes antropizados usualmente afectan la distribución de estos recursos, causando un efecto potencial sobre aquellas especies que establecen territorios para defender los recursos que utilizan. Paradójicamente este fenómeno ha sido poco explorado. El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de la perturbación antropogénica en las asimetrías de contienda en territorios de alimentación defendidos por machos del colibrí cola-ancha (*Selasphorus platycercus*). En los límites del Parque Nacional La Malinche, en una zona con impacto agrícola, monitoreamos diecisiete territorios establecidos en parches florales del arbusto *Bouvardia ternifolia*, ubicados en zonas con distinto grado de perturbación antropogénica medida como distancia a caminos, presencia de humanos y ganado, y tránsito de vehículos. En cada territorio se registró el número de intrusos perseguidos o no por parte de los dueños, así como el tiempo invertido por el propietario para forrajear. Simultáneamente, se cuantificó el número de flores y la producción de energía de cada territorio, así como las variables asociadas al grado de perturbación. Encontramos que la cercanía a caminos y presencia de perturbación directa disminuye la defensa territorial, aumenta el éxito de intrusión de otros colibríes, además de que disminuye el tiempo invertido por el propietario para alimentarse dentro del territorio. Concluimos que aquellas variables asociadas con la perturbación antropogénica tiene un efecto negativo sobre la conducta territorial en colibríes, lo cual amerita su consideración en estudios sobre el tema.

INTRODUCCIÓN

La población humana ha aumentado vertiginosamente en las últimas décadas, provocando una aceleración en la demanda de recursos (Woodroffe et al. 2005). Esta demanda ha dado lugar a un creciente, y cada vez más intenso proceso de cambio en el uso del suelo y urbanización que extiende el alcance de los seres humanos a los hábitats de vida silvestre (Forman et al. 2003, Frair et al. 2008). En este proceso, la actividad humana tiene un impacto directo e indirecto en el comportamiento de la fauna, que a menudo es complejo y variable dependiendo de la especie animal afectada, y cuyo impacto puede variar tanto a escala espacial como temporal (Blumstein et al. 2005, Stankowich 2008, Ciuti et al. 2012).

El comportamiento comprende las respuestas internamente coordinadas (activas o pasivas) de todos los organismos vivos (individuos o grupos) a estímulos internos y/o externos (Levitis et al. 2009). Debido a que éste es una forma fundamental de interacción de los animales con su entorno (Frid y Dill 2008, Caro 2005), se espera que la capacidad de modificarlo en respuesta a los cambios en el medio ambiente tenga importantes consecuencias en su adecuación (Sol et al. 2013). Estudios en aves han encontrado diversas modificaciones conductuales por efectos de la perturbación antropogénica que incluyen la aparición de la conducta de evasión a lo largo de senderos con tránsito humano (Miller et al. 1998), cambio de ubicación de los sitios de anidación (Yeh et al. 2007), modificación de repertorios vocales (Brumm 2004, Wood y Yezerinac 2006), cambios en la selección de la pareja (Habib et al. 2007) y cambio de actividad espacial (i.e. uso de áreas alternativas para alimentarse, Vines 1992, Fernández-Juricic y Sallent 2003). El comportamiento territorial no es la excepción. Scales (2009) encontró que en el gorrión cantor (*Melospiza melodia*), tanto la agresión territorial como la audacia para explorar aumentan en zonas urbanizadas.

El autor argumenta que una de las posibles explicaciones para las diferencias conductuales encontradas es que establecer un territorio en la proximidad de los humanos da como resultado una mayor audacia. Ésta puede incrementar la oportunidad de reproducirse o ganar acceso a recursos, sin embargo, también aumentan los riesgos de daño o muerte (Smith y Blumstein 2008). Otra explicación a los resultados de Scales (2009) es que la urbanización puede resultar en un incremento de los recursos (mejor calidad del territorio), por lo tanto, es más probable encontrar individuos más agresivos dispuestos a ocupar y defender territorios en estas áreas más lucrativas. Si ese es el caso, la agresión es el elemento principal y la audacia es el efecto secundario debido a que existe una correlación entre ambos. Así, la evidencia disponible sugiere que el comportamiento en aves puede ser modificado en respuesta a las condiciones urbanas, particularmente respecto a la reproducción (Eeva et al. 2014) y forrajeo (Burger 1991) según los efectos (adversos o favorables) que éstas tengan en las distintas especies (e.g. Seress y Liker 2015).

La territorialidad tiene impacto en la adecuación y su aparición depende de varios factores tales como la distribución, predictibilidad y temporalidad de los recursos, lo que a su vez influye en la calidad de los territorios conformados y la capacidad y habilidad para defenderlos (Brown y Orians 1970, Courtene-Jones y Briffa 2014, Wise y Jaeger 2016). Los hábitats perturbados y naturales difieren en calidad, debido a varios aspectos. Por ejemplo, las áreas perturbadas pueden generar la aparición de nuevos riesgos, como lo son algunos depredadores exóticos (i.e. gatos y perros domésticos), contaminación ambiental y acústica, automóviles y otras formas de presiones selectivas que afectan la supervivencia de los individuos (Ibanez-Alamo y Soler, 2010). Sin embargo, las áreas perturbadas también tienen ventajas como mayor disponibilidad de recursos y refugios para algunas especies

(Fleischer et al. 2003, Prange et al. 2004, Kristan et al. 2004, Pintor et al. 2009, Scales 2009). Por ello, la perturbación antropogénica potencialmente promueve diferencias en la calidad del hábitat, lo que a su vez puede tener un efecto en la defensa de territorios.

Los colibríes (Trochilidae) han sido utilizados como modelo para el estudio de comportamiento territorial porque los beneficios energéticos obtenidos de la defensa del néctar y los costos energéticos de las actividades territoriales son cuantificables (Pearson 1950, Stiles 1971, Wolf y Hainsworth 1971, Gass et al. 1976, Kodric-Brown y Brown 1978). Esta perspectiva energética se ha aplicado con éxito al concepto de "defensa económica" (Brown 1964), que establece que un animal debe defender un territorio cuando los beneficios de tal comportamiento son mayores que los costos. Diversos estudios han mostrado que las características de los intrusos y la calidad del territorio afectan el comportamiento territorial en los colibríes. Por ejemplo, en un estudio realizado en machos territoriales del colibrí oreja-blanca (*Hylocharis leucotis*) se encontró que los residentes territoriales permiten el forrajeo de intrusos heteroespecíficos de mayor tamaño, pero defienden contra los coespecíficos de tamaño similar, evitando así un gasto excesivo de energía (Mendiola-Islas et al. 2016, ver Capítulo II). Asimismo, se ha demostrado que no solo el aumento de la calidad del territorio implica un aumento en su defensa (i.e. *Amazilia tzacatl*, Dearborn 1998), sino que una disminución en su calidad a través del tiempo también implica disminución en la conducta agresiva (i.e. *Calothorax lucifer*, Márquez-Luna et al. 2017). Por otro lado, se ha demostrado también que la regulación del tamaño del territorio también es afectada por los cambios en los requerimientos energéticos asociados con la edad de los propietarios (i.e. hembras y juveniles de *Selasphorus rufus*, Gass et al. 1976). Los estudios mencionados han resaltado la importancia de la economía energética en

el resultado del comportamiento territorial de los colibríes en relación con el tamaño y calidad del territorio, así como con el tamaño de los intrusos. Sin embargo, pese a que es bien conocido que los colibríes pueden aprovechar recursos resultantes de la actividad humana tales como jardines con plantas no nativas y/o bebederos, los posibles efectos de la perturbación antropogénica sobre el comportamiento territorial no han sido previamente evaluados en este grupo de aves.

En el presente estudio evaluamos el efecto de la perturbación antropogénica en el comportamiento territorial de un colibrí que forma territorios de alimentación en áreas perturbadas. Realizamos el monitoreo de territorios de machos adultos del colibrí cola-ancha (*Selasphorus platycercus*) en los límites del Parque Nacional La Malinche (PNLM), Tlaxcala, México. El colibrí cola-ancha es un migrante latitudinal que en los meses de verano establece territorios de alimentación en estas zonas con parches del arbusto *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae). A pesar de ser un área natural protegida, el PNLM sufre en sus límites, una fuerte presión antropogénica, en donde el cambio en el uso de suelo ha conllevado una histórica transformación de zonas boscosas de encino y pino, a campos agrícolas. Esta perturbación ha originado un paisaje con tierras de cultivo, generalmente rodeadas por áreas de vegetación secundaria en donde especies de plantas polinizadas por colibríes, tales como *B. ternifolia*, son abundantes a lo largo del año. Estas características nos permitieron poner a prueba dos preguntas específicas: a) determinar si el grado de perturbación al que están expuestos los colibríes residentes territoriales tiene un efecto en la intensidad de defensa contra intrusos; y b) establecer si este efecto depende también de la calidad energética y tamaño de los territorios defendidos.

MÉTODO

Área de estudio

El trabajo de campo se llevó a cabo de junio a agosto del 2016 en una zona limítrofe del Parque Nacional La Malinche (PNLM), Tlaxcala, México. El PNLM forma parte del Cinturón Volcánico Transmexicano, ubicado entre los estados de Puebla y Tlaxcala (19°14'N y 98°14'O). Comprende un área de 46,096 ha, con una altitud que va de los 2300 a los 4461 m.s.n.m. (López-Domínguez y Acosta Pérez 2005). La vegetación es un mosaico de bosque de pino (dominado por *Pinus montezuma*, *P. pseudostrobus*, *P. leiophylla* y *P. hartwegii*), y pastizales, pero en los límites del parque predomina la vegetación secundaria y tierras de cultivo con algunos parches de bosque de encino (Lara 2006, Martínez-García et al. 2013).

El acceso al PNLM desde las zonas antropizadas cuenta con una extensa red de caminos y senderos, los cuales varían en intensidad de tráfico humano, animal (ganado, perros) y mecánico (automóviles, tractores). En los límites del parque estos caminos forman un mosaico de parches en floración de distintos tamaños de *Bouvardia ternifolia*, una de las especies ornitófilas más importantes en esta zona durante los meses de verano y que está asociada a vegetación secundaria (Lara 2006). El colibrí cola-ancha (*Selasphorus platycercus*) es un migrante latitudinal de tamaño pequeño (entre 8-9 cm y 3-4 g de peso) con poblaciones residentes en México. Habita áreas abiertas con arbustos y matorrales en bosques de pino, pino-encino y pino-junípero (Arizmendi y Berlanga 2014), y en el área de estudio forma territorios de alimentación y anidación en parches florales de *B. ternifolia*. La comunidad de colibríes que utiliza esta especie de planta como principal fuente de néctar

está compuesta por cinco especies. Las especies residentes encontradas a lo largo del año en la región están, conformadas por el colibrí oreja-blanca *Hylocharis leucotis* (largo: 9-10 cm largo y peso: 3.2-3.6 g) y el colibrí magnífico *Eugenes fulgens* (11-14 cm y 7-8 g), los migratorios altitudinales representados por el colibrí oreja violeta *Colibri thalassinus* (10.5–11.5 cm y 4.8-5.7 g), el colibrí garganta azul *Lampornis clemenciae* (11-12 cm y 6.8 g) y el migratorio latitudinal el zumbador canelo *Selasphorus rufus* (7-9 cm y 2-5 g) (Lara 2006).

Características de territorios

Para detectar la presencia de un territorio ubicamos individuos perchando y vocalizando. Para que un área fuera considerada como un territorio, el colibrí dueño debía forrajear dentro de él y defenderlo mediante persecuciones o vocalizaciones. Diecisiete territorios de machos adultos de colibrí cola-ancha fueron monitoreados en un área aproximada de 50 hectáreas y cubriendo un gradiente altitudinal de los 2200 a 2300 m s.n.m. En cada territorio, observamos y registramos el comportamiento del colibrí propietario por 4 horas continuas (0800-1200 h). Debido al tamaño de los territorios, las observaciones utilizando binoculares, fueron realizadas desde distintos puntos a 10 m de distancia de los límites del territorio para no influir en el comportamiento del propietario. Registramos la especie de los colibríes intrusos, el número de persecuciones, el número de intrusos no perseguidos y el tiempo de forrajeo del propietario en su territorio durante todo el período de observación. Ya que los colibríes propietarios siempre regresaron a sus perchas y forrajearon dentro de su territorio, clasificamos a los intrusos en exitosos cuando lograron forrajear dentro del territorio (i.e., introducir el pico dentro de una flor), aunque posteriormente fueran

expulsados de la zona. Los intrusos no exitosos fueron aquellos que fueron expulsados antes de lograr forrajear dentro del territorio.

Calidad y tamaño del territorio

De forma simultánea a los registros observacionales, contabilizamos el número de flores abiertas de *B. ternifolia* contenidas en cada territorio. Adicionalmente, elegimos 20 flores abiertas de ~10 plantas dentro de cada territorio, para medir (de manera no destructiva) el volumen de néctar utilizando microcapilares calibrados (cosecha en pie). La concentración de azúcares (porcentaje de sucrosa), la estimamos utilizando un refractómetro portátil (ATAGO, Master Refractometer 50 H, rango de concentración 0°–50° escala BRIX). El volumen y la concentración de néctar fueron utilizados para cuantificar la variabilidad de energía en cada territorio (kJ/flower). Tras determinar la cantidad y calidad de néctar ($n = 360$ flores; media $\pm$ ES: volumen de néctar = $1.72 \pm 0.09 \mu\text{l}$; concentración de azúcares = 10.08 ± 0.53 BRIX; energía = 0.054kJ/flower), el contenido energético estimado estuvo altamente correlacionado con el número de flores en el territorio ($r = 0.852$, $p < 0.0001$). Por lo tanto, esta última variable la utilizamos para determinar la calidad del parche defendido, bajo la premisa de que parches conteniendo mayor número de flores representarán parches de mejor calidad (i.e. mayor contenido energético).

Para establecer el tamaño de los territorios (área), observamos el comportamiento del colibrí propietario y los sitios donde realizaba las siguientes actividades: percha, forrajeo, defensa activa (persecuciones) y pasiva (vocalizaciones). Para delimitar el área de cada territorio, una vez concluido el periodo de observación, con un GPS (Garmin) cubrimos el perímetro del territorio donde ocurrieron los registros de cada actividad

realizada por el propietario del territorio. Este dispositivo proporciona el área dentro del trazo recorrido.

Efectos de la perturbación

Definimos la perturbación como aquellas actividades de origen humano que tienen impacto en las comunidades naturales y que modifican de manera transitoria o permanente su funcionamiento. Para evaluar su posible efecto en el comportamiento territorial de los propietarios, medimos la distancia de cada territorio al camino más cercano con un distanciómetro láser (Bushnell® yardage Pro scout) que eventualmente se verificó con los datos del GPS y un mapa satelital. Asimismo, registramos el horario y tiempo de ocurrencia en el que vehículos, personas y/o ganado transitaban cerca (de 5-10 m del límite del territorio) o dentro del territorio durante el registro conductual del colibrí propietario. Con base en estos registros, y tras la finalización de los periodos de observación, categorizamos los territorios en dos tipos, aquellos que habían estado expuestos a algún tipo de perturbación (i.e. con perturbación) y aquellos que durante las observaciones no presentaron registros de perturbación (i.e. sin perturbación).

Análisis de datos

Debido a que más de un predictor puede afectar la probabilidad de que un propietario gane las contiendas contra los intrusos, generamos distintos modelos logísticos describiendo las probabilidades de victoria de cada individuo propietario registrado, de tal manera que

probamos el ajuste de los modelos con diferentes combinaciones de las variables predictoras (tamaño del territorio, número de flores, identidad del intruso, distancia al camino más cercano y perturbación). Con el modelo obtenido determinamos la probabilidad de que el propietario gane las contiendas o defienda mediante persecuciones (asumiendo que 1 = intrusos exitosos, 0 = intrusos no exitosos y 1 = persigue, 0 = no persigue; respectivamente). Adicionalmente, por medio de un modelo lineal generalizado, evaluamos si alguna de las variables predictoras (tamaño del territorio, número de flores, distancia al camino más cercano y perturbación) influyen en el tiempo que un propietario se dedica a forrajear dentro de su territorio. Seleccionamos como mejor modelo aquel con el criterio de información Akaike (AIC) más bajo (Burnham y Anderson 2002). Todos los análisis estadísticos los realizamos utilizando el programa R (R Development Core Team 2008).

RESULTADOS

Todos los territorios observados estuvieron formados en parches florales de *B. ternifolia*. El tamaño promedio de los territorios fue de $3928.3 \pm 831.37 \text{ m}^2$ (de 1136 a 12687 m^2) y el número promedio de flores fue de 3329 ± 578.9 flores (de 483 a 8295 flores), sin que existiera una relación significativa entre estas dos variables ($r = -0.022$, $p > 0.05$). Todos los territorios observados estuvieron ubicados en tierras de cultivo y las distancias al camino más cercano variaron entre los 0 y los 435 m. Ocho de los 17 territorios, estuvieron expuestos a perturbación (tránsito de vehículos, ganado, personas) durante el periodo de

observación. Registramos un total de 557 eventos de forrajeo de los propietarios territoriales con una duración total de 273.53 minutos.

Asimetrías propietario-intruso

Registramos el comportamiento de los propietarios territoriales durante un total de 68 horas. Observamos 319 intrusiones de las cuales 187 fueron de coespecíficos y 132 de intrusos heteroespecíficos (*Eugenes fulgens*, *Colibri thalassinus*, *Lampornis clemenciae*, *Hylocharis leucotis* y 6 intrusiones de *Selasphorus rufus*). Del total de intrusiones, 132 terminaron en persecuciones, 18 a individuos heteroespecíficos y 114 a coespecíficos. Cuando un intruso no fue perseguido, el propietario territorial se mantuvo en su percha y algunas veces forrajeó al mismo tiempo que el intruso. Aunque algunos intrusos coespecíficos forrajeaban dentro del territorio, siempre abandonaban el territorio ya sea al terminar de forrajear o después de una persecución. En cuanto a los intrusos heteroespecíficos, por lo general, forrajeaban dentro de los territorios sin ser perseguidos y muchas veces usaban perchas dentro de los territorios. Cuando el colibrí propietario trataba de expulsarlos, estos se mantuvieron forrajeando, se perchaban o las persecuciones se prolongaban.

Cuando los propietarios territoriales estuvieron expuestos directamente a perturbación de origen antropogénico tales como la presencia de transeúntes humanos o animales y vehículos, presentaron diversos comportamientos. Algunos propietarios sobrevolaban el territorio y después de pocos segundos regresaban a alguna de sus perchas o cambiaron de percha continuamente, volaban algunos segundos y regresaban a la misma percha o simplemente se mantenían en ella. Incluso algunos residentes territoriales

presentaron persecuciones y forrajeo aun durante estas perturbaciones. En los territorios situados junto a caminos podían mantenerse cerca de los humanos ya fuera perchando o forrajeando. En aquellos territorios más alejados de los caminos, los colibríes residentes se mantenían usualmente en su percha, y volando de una rama a otra constantemente.

Efectos del tamaño y calidad del territorio, identidad del intruso y perturbación

Generamos modelos con interacciones entre factores para evaluar si el tamaño del territorio (área), calidad (número de flores), la identidad del intruso (coespecífico o heteroespecífico), la distancia al camino más cercano y la perturbación afectaban la probabilidad de que un propietario territorial ganará contiendas persiguiendo intrusos o evitando intrusiones exitosas. De los modelos obtenidos, el más parsimonioso mostró que la interacción entre el tamaño del territorio, la identidad del intruso, la distancia al camino más cercano y la perturbación son los mejores predictores de que un intruso sea perseguido o no (Tabla 1a, Figura 1). En aquellos territorios de menor tamaño, más cercanos al camino y que presentan perturbación, los intrusos heteroespecíficos tienen menor probabilidad de ser perseguidos. Los otros cuatro modelos con los valores más bajos de AIC, incluyen el efecto de la interacción entre la distancia al camino con la identidad del intruso, identidad del intruso, tamaño del territorio con número de flores y la distancia al camino con perturbación. Tres de estos modelos incluyen variables de perturbación antropogénica.

Por otro lado, encontramos que la interacción entre la identidad del intruso y la distancia al camino es el modelo que mejor explica si el propietario territorial evita o no intrusiones exitosas (Tabla 1b, Figura 2). La probabilidad de que un intruso heteroespecífico tenga una intrusión exitosa (logre forrajear dentro del territorio) aumenta

ante la cercanía de caminos, mientras que los intrusos coespecíficos aumentan su probabilidad de una intrusión exitosa en territorios más alejados del camino. Otros modelos con los valores más bajos de AIC, incluyen la interacción de la perturbación con la identidad del intruso, la identidad del intruso, el número de flores y la interacción de la perturbación con la distancia al camino. Tres de los modelos más parsimoniosos incluyen variables de perturbación antropogénica.

Por último, el modelo que mejor explica el tiempo que un propietario territorial dedica al forrajeo es la interacción de la perturbación con el número de flores y la distancia al camino (Tabla 2, Figura 3). El tiempo que un propietario territorial dedica al forrajeo disminuye conforme los territorios tienen menor distancia al camino y es menor en aquellos territorios donde se registró perturbación. Todos los modelos con valores bajos de AIC incluyen ambas variables de perturbación.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos han mostrado que las variables evaluadas relacionadas con la perturbación antropogénica tienen efecto en el comportamiento del colibrí cola-ancha (*Selasphorus platycercus*), durante la defensa de sus territorios. La cercanía a caminos y presencia de perturbación directa tal como tránsito humano, de ganado y vehículos, disminuye la defensa territorial, aumentando el éxito de intrusión de otros colibríes y disminuyendo el tiempo invertido por el propietario para alimentarse dentro del territorio.

Selasphorus platycercus establece territorios de alimentación en parches de *Bouvardia ternifolia* en zonas perturbadas. Otras tres especies, el colibrí oreja-blanca

(*Hylocharis leucotis*), colibrí oreja violeta (*Colibri thalassinus*) y colibrí garganta azul (*Lampornis clemenciae*) también forman territorios en parches de esta especie, sin embargo, lo hacen cerca de grandes árboles que usan como perchas y en los límites de remanentes de bosque de encino. Cuando estas especies visitan parches de *B. ternifolia* en áreas perturbadas se comportan como rutereros, y en algunas ocasiones utilizan los territorios del colibrí cola-ancha para forrajear durante periodos cortos de tiempo. Aunque se sabe que el tamaño corporal es un factor importante en sistemas de dominancia en colibríes (Dearborn 1998, López-Segoviano et al. 2017, Márquez-Luna et al. 2018), en este sistema encontramos que una de las especies más pequeñas de las registradas defiende el mayor número de territorios. Este hallazgo es similar a lo encontrado en el Parque Nacional El Chico en Hidalgo, México, donde el colibrí oreja-blanca es la especie más pequeña registrada y la única que forma territorios de alimentación (Mendiola-Islas et al. 2016).

Aunque los colibríes propietarios usan distintos criterios para determinar la intensidad de defensa del territorio, tales como su tamaño (m^2) y el número de flores, cuando los territorios son establecidos en sitios con disturbios antropogénicos este patrón de defensa parece modificarse. Por ejemplo, en un estudio realizado en el colibrí oreja-blanca en áreas boscosas conservadas, se encontró que el tamaño del territorio y la identidad del intruso (sobre todo cuando hay diferencias de tamaño y peso como en el caso de intrusos heteroespecíficos), son los factores principales que determinan resultado de las contiendas, pero no la intensidad de defensa (Mendiola-Islas et al. 2016).

En nuestro estudio la probabilidad de que los intrusos heteroespecíficos sean perseguidos es diferencial según el tamaño del territorio, la perturbación y la distancia al

camino. Mientras que cuando se trata de intrusos coespecíficos se mantiene la misma intensidad de defensa a pesar de las diferencias en estas variables. Aquellos territorios cercanos a caminos y con perturbación directa mostraron afectar negativamente la intensidad de defensa contra intrusos y el forrajeo mismo de los propietarios. Aunque se sabe que las áreas expuestas a perturbación son de menor calidad que aquellas sin perturbación con respecto a la disponibilidad de recursos (Scales 2009), en el caso de los colibríes se requieren explicaciones alternativas sobre el costo de defensa de un territorio establecido en estas condiciones. Parches de flores de tamaño variable pueden ser defendidos en áreas con perturbación por los colibríes, sin embargo, la presencia constante de agentes potenciales de riesgo tales como el tránsito de personas, vehículos y ganado, afectó el tiempo invertido tanto en la defensa territorial como en su utilización para el forrajeo. Por el contrario, aquellos territorios donde los propietarios territoriales no están expuestos a estos disturbios, mostraron mayor intensidad de defensa de su territorio. La teoría predice que los individuos presentan comportamiento agresivo sólo cuando el valor del recurso es superior al costo (Maynard y Price 1973, Maynard y Parker 1976). Dado que los individuos pueden evaluar con precisión y responder a diferencias en la calidad del territorio, los individuos que poseen territorios de mayor calidad pueden ser más agresivos (Scales 2009). La presencia de los agentes de perturbación mencionados provoca que los colibríes propietarios de territorios paguen un costo asociado a una menor atención a la presencia de intrusos (particularmente heteroespecíficos), con respecto a los territorios establecidos en áreas alejadas a este tipo de perturbación. Esto sugiere que para los intrusos es más conveniente establecer sus rutas de forrajeo en estas zonas perturbadas, pues su

éxito de forrajeo será mayor. Estudios adicionales son necesarios para explorar esta predicción en otras comunidades de colibríes.

Se ha sugerido que los animales pueden no solo modificar sus patrones de vigilancia o de vocalizaciones en respuesta al disturbio frecuente, sino afectar potencialmente también su comportamiento de forrajeo (Lowry et al. 2012). Nuestro estudio parece sustentar esta propuesta, ya que en los territorios sin perturbación y más alejados de los caminos, el tiempo que un residente territorial del colibrí cola-ancha invirtió en forrajear fue mayor que en territorios expuestos a mayor grado de perturbación. Las variables relacionadas con el disturbio, como el tráfico vehicular o de personas, afectó negativamente la eficiencia de forrajeo en los territorios más perturbados. Este efecto negativo de las perturbaciones antropogénicas sobre la inversión en el forrajeo ha sido previamente demostrada en otros grupos de aves. Por ejemplo, Burger (1991) encontró que, en las áreas de actividad humana limitada, las aves playeras dedicaban casi el 70% de su tiempo a buscar alimento y el 30% de su tiempo evitando a las personas o a los depredadores. Sin embargo, cuando la población de personas aumentó, las aves limícolas forrajearon menos del 40% del tiempo. Por lo tanto, la frecuencia de disturbios humanos generalmente disminuye la frecuencia de uso de recursos por los animales (Fernández-Juricic y Sallent 2003). Explicaciones a este patrón conductual argumentan la percepción de riesgo o peligro por parte de los forrajeadores, sobre todo si se considera que las decisiones de forrajeo de un animal están fuertemente influenciadas por el riesgo de depredación percibido (Lima y Dill 1990). En este caso, se ha demostrado que los animales pueden compensar por el elevado riesgo de depredación adoptando comportamientos menos riesgosos durante el forrajeo, que incluyen menos eventos de alimentación y/o de menor duración (Hilton et al. 1999).

En los sistemas territoriales de colibríes, la calidad de un territorio en términos energéticos ha sido utilizada como el factor principal que explica la toma de decisiones de los propietarios (Hixon et al. 1983, Powers 1987, Dearborn 1998). Nuestro estudio sugiere que la perturbación influye en la percepción de la calidad de un territorio cuando se encuentra en una zona con disturbios antropogénicos. Adicionalmente, el tamaño corporal puede ser un factor importante para determinar la intensidad de defensa de un territorio bajo estas condiciones de perturbación.

Los resultados obtenidos en nuestro estudio muestran que, aunque los colibríes son tolerantes a la perturbación antropogénica, ésta tiene un potencial costo energético en los colibríes que defienden un territorio. La calidad de un territorio es difícil de cuantificar directamente, debido a que no siempre se conocen cuales variables ecológicas (disponibilidad de recursos, densidad de depredadores) son más importantes para ciertas especies (Scales 2009). En nuestro estudio, encontramos que el tránsito de vehículos, personas, animales domésticos (i.e. ganado y perros) y la contaminación acústica representa una disminución en la calidad de los territorios, más allá de la cantidad de energía que puedan contener. De esta manera, el costo en el tiempo que dedica un propietario al forrajeo y la defensa (persecuciones) de su territorio en estas condiciones de perturbación parecen ser apenas compensados por la calidad del territorio.

Aunque el efecto de la perturbación humana en el comportamiento de diversos grupos animales ha sido estudiando a lo largo de las últimas décadas, es necesario ampliar el estudio del efecto de diversos factores de perturbación antropogénica. En especies carismáticas como los colibríes, que además prestan servicios ambientales como la polinización, es necesario realizar estudios más detallados no solo en cuanto al

comportamiento territorial, sino a cómo la urbanización afecta la polinización. Por ejemplo, Francis et al. (2012) paradójicamente encontraron que *Archilochus alexandri* visitaba mayor número de flores en parches expuestos a ruido antropogénico, con un efecto indirecto positivo en la polinización. Sin embargo, es necesario ahondar en el estudio de los efectos de la urbanización el comportamiento e historia de vida a las especies de colibríes y las plantas a las que polinizan.

Tabla 1. Modelos logísticos describiendo la probabilidad de que un intruso sea perseguido por el dueño territorial o realice una intrusión exitosa en función al tamaño del territorio, número de flores, la identidad del intruso, la distancia al camino más cercano y la presencia/ausencia de perturbación (n = 321).

a) Persecuciones

Efecto	<i>AIC</i>	Δ_i	<i>df</i>	<i>z</i>	<i>p</i>
Tamaño x Perturbación x Id. Intruso x Distancia	353.58	0	15	-2.681	0.006
Distancia x Id. Intruso	355.03	1.45	3	-2.858	0.003
Id. Intruso	361.2	7.62	1	7.740	<0.001
Tamaño x Flores	412.11	58.53	3	4.105	<0.001
Distancia x Perturbación	431.36	77.78	1	-3.208	0.002

Los modelos están en orden ascendente de los valores *AIC*. Δ_i representa la diferencia entre los valores *AIC* del modelo *i* y los valores *AIC* del modelo más parsimonioso.

b) Intrusos exitosos

Efecto	<i>AIC</i>	Δ_i	<i>df</i>	<i>z</i>	<i>p</i>
Id. Intruso x Distancia	357.05	0	3	3.999	<0.001
Perturbación x Id. Intruso	368.12	11.07	3	-2.339	0.014
Intruso	371.72	14.67	1	-7.465	<0.001
Flores	421.71	64.66	1	3.894	<0.001
Perturbación x Distancia	431.72	74.67	3	-2.898	0.004

Los modelos están en orden ascendente de los valores *AIC*. Δ_i representa la diferencia entre los valores *AIC* del modelo *i* y los valores *AIC* del modelo más parsimonioso.

Tabla 2. Modelos lineales describiendo si el tiempo invertido por el residente territorial en el forrajeo está dado por el tamaño del territorio, número de flores, la distancia al camino más cercano y la presencia/ausencia de perturbación ($n = 557$).

Forrajeo

Efecto	<i>AIC</i>	Δ_i	<i>df</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
Perturbación x Flores x Distancia	4916.22	0	547	-3.131	0.002
Distancia x Perturbación x Tamaño	4925.38	9.16	547	3.606	0.0004
Distancia x Flores	4948.21	31.99	551	-4.066	0.0002
Perturbación x Flores	4951.67	35.45	551	2.556	0.0108
Distancia x Perturbación	4956.24	40.02	551	7.035	<0.001

Los modelos están en orden ascendente de los valores *AIC*. Δ_i representa la diferencia entre los valores *AIC* del modelo *i* y los valores *AIC* del modelo más parsimonioso.

.

LEYENDA DE FIGURAS

FIGURA 1. Probabilidad de que un intruso sea perseguido según su identidad en relación a la distancia al camino más cercano, el tamaño del territorio y si presenta perturbación o no. Aunque el modelo más parsimonioso es la interacción de estas variables, las variables continuas se muestran separadas para mostrar su efecto en las probabilidades de persecución.

FIGURA 2. Probabilidad de éxito de los intrusos según su identidad con relación a la distancia al camino más cercano.

FIGURA 3. Tiempo que dedica al forrajeo el residente territorial en función del número de flores, la distancia al camino más cercano y a la perturbación. Aunque el modelo más parsimonioso es la interacción de estas variables, las variables continuas se muestran separadas para mostrar su efecto en el tiempo de forrajeo.

FIGURA 1.

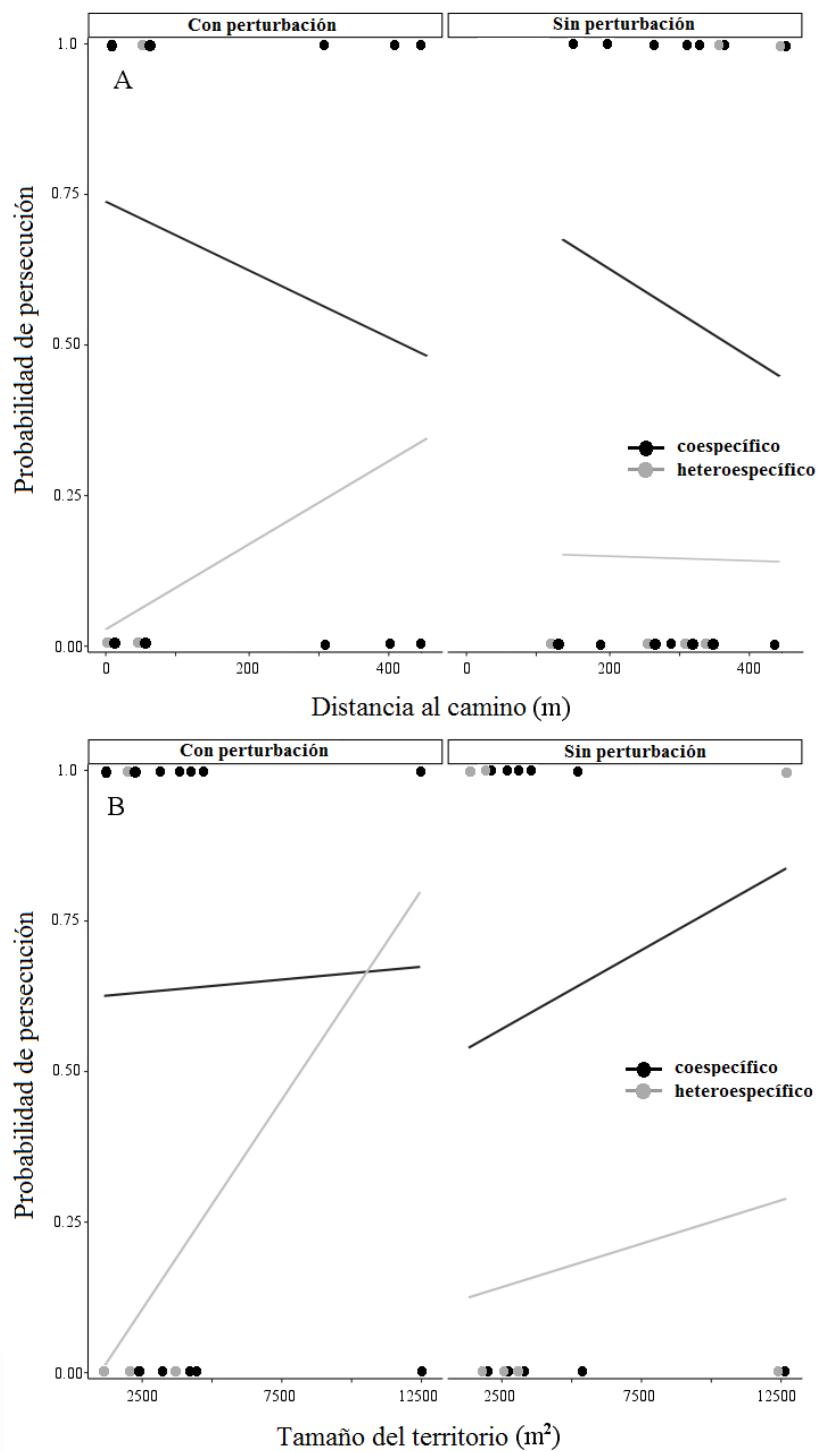


FIGURA 2.

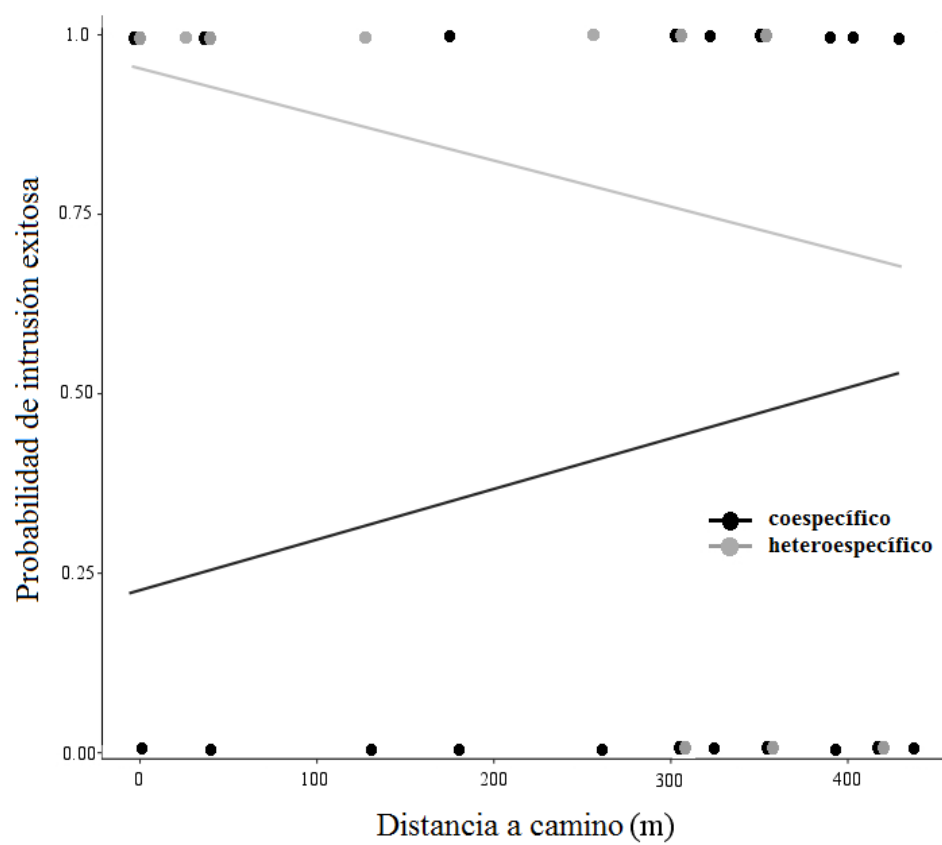
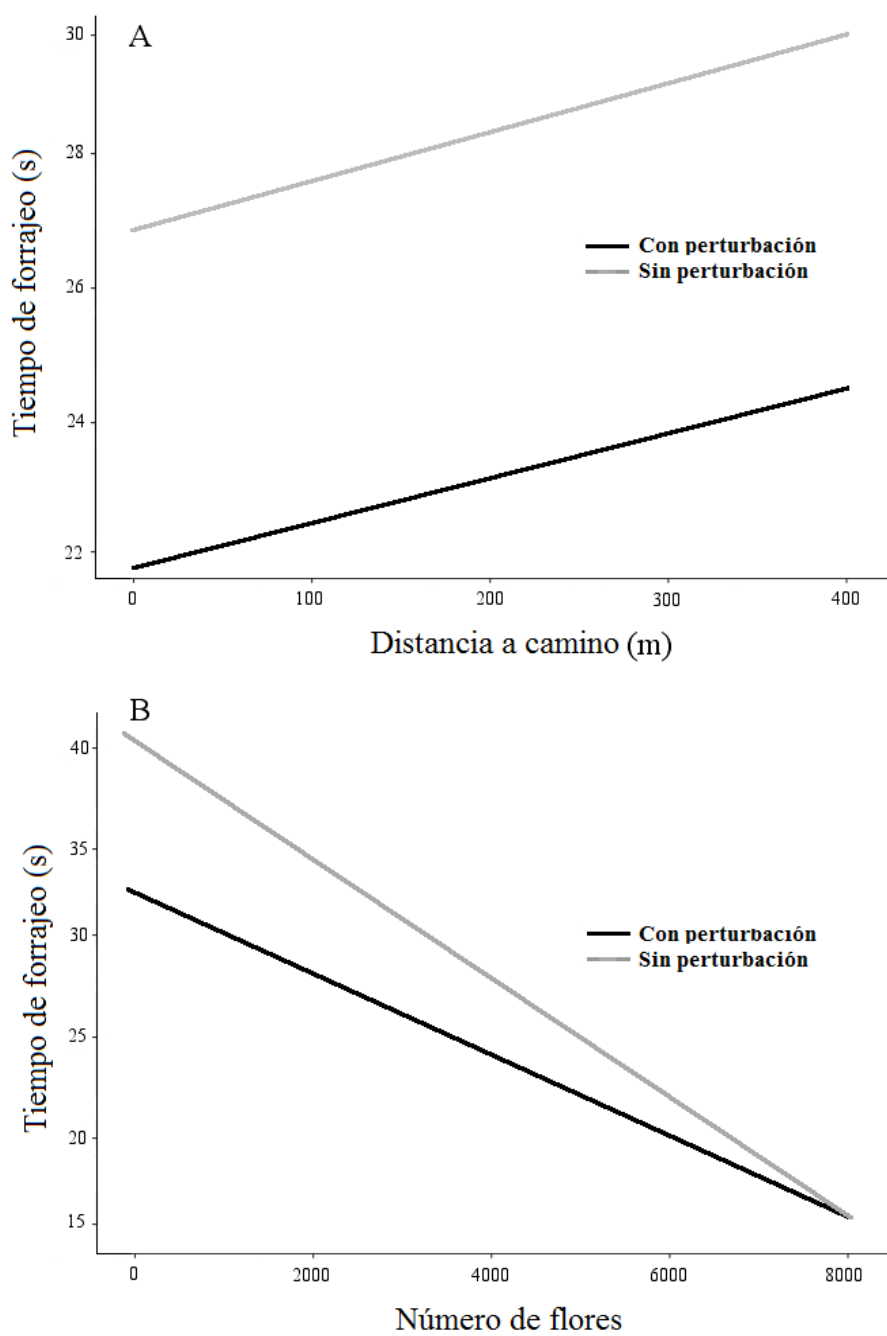


FIGURA 3.



CAPÍTULO IV

Discusión General

DISCUSIÓN DE RESULTADOS

Nuestros resultados sugieren que la residencia territorial es determinante en las asimetrías de contienda en los dos ensambles de colibríes estudiados en esta tesis, puesto que ningún residente territorial fue expulsado de su territorio durante las observaciones. Sin embargo, hemos demostrado que factores como el tamaño del territorio, la identidad del intruso (sobre todo cuando es de mayor talla), y la perturbación, influyen en la intensidad de defensa (persecuciones) del territorio. De acuerdo con la teoría económica, el costo energético de defender un territorio no debe ser mayor a la ganancia (Brown 1964). Por lo tanto, nuestros resultados sugieren que los residentes territoriales modifican su comportamiento en respuesta a los factores externos que pueden influir en el aumento del gasto energético.

La cantidad y calidad del recurso puede determinar cuándo defender o no un territorio, y algunos estudios lo han confirmado utilizando especies de colibríes como modelo de estudio. Por ejemplo, se ha demostrado un aumento en la defensa territorial cuando la fuente defendida tiene un aumento de la cantidad de recompensa ofrecida (i.e. *Amazilia tzacatl*, Deaborn 1998), pero también cuando la calidad de esta recompensa se incrementa (i.e. *Calothorax lucifer*, Márquez-Luna et al. 2017). Otros estudios en colibríes también han encontrado que la calidad del territorio determina el grado de defensa de un dueño territorial (Hixon et al. 1983, Powers 1987, Powers y McKee 1994, Camfield 2006), debido a que un territorio de mayor calidad permite al dueño emplear estrategias de defensa energéticamente costosas mientras mantiene la ganancia energética. Sin embargo, nuestros hallazgos difieren a lo observado en estos estudios. Por una parte, en los territorios del colibrí oreja-blanca (Capítulo 2), la intensidad de defensa no está determinada por la calidad del recurso defendido. De igual forma, nuestros

resultados indican que la calidad de los territorios (no. de flores) defendidos por el colibrí cola-ancha (Capítulo 3) no es un factor que determine el grado de defensa cuando comparamos la defensa de territorios establecidos en ambiente perturbados y sin perturbar. La diferencia de lo encontrado en este estudio puede radicar principalmente en la manipulación de la calidad del recurso. En los estudios mencionados el recurso defendido ocupa un espacio reducido, mientras que en condiciones naturales esa misma cantidad de recurso puede requerir territorios de gran tamaño, lo que implica un gran costo de defensa. Otra posible explicación es que cuando se manipula la cantidad y calidad del néctar, los dueños territoriales conocen con exactitud el recurso que defienden y pueden afrontar los gastos energéticos que resulta de la defensa del territorio. Sin embargo, en condiciones naturales la energía que ofrece un territorio puede variar por distintos factores intrínsecos a la planta y al ambiente. Por ejemplo, el volumen de néctar y la concentración de azúcar pueden ser afectados por la humedad y/o temperatura ambiental, lo cual influye en la tasa de evaporación. Sin embargo, estos atributos de la recompensa también son afectados por la capacidad de la planta para reabsorberlo y/o compensarlo, en respuesta a la historia de visita de sus flores por parte de los forrajeadores (Corbet 2003). Dadas las características del ambiente, es posible que los costos energéticos de un colibrí residente se mantengan estables a lo largo del tiempo.

El estudio de las comunidades de colibríes en las que se enfocó esta tesis, mostró que un factor de gran importancia para determinar la intensidad de defensa de los territorios evaluados, es la identidad de los intrusos. Los intrusos que registramos en nuestros estudios incluyen al colibrí magnífico (*Eugenes fulgens*) y el colibrí oreja violeta (*Colibri thalassinus*). Tanto en el PNEC como en el PNLM, estas especies forrajeaban y utilizaban las perchas

dentro de los territorios establecidos por el colibrí oreja-blanca y el colibrí cola-ancha. En el PNLM, el colibrí oreja-blanca y el colibrí garganta azul (*Lampornis clemenciae*), que se comportaron como rutereros, utilizaron perchas y forrajearon dentro de los territorios del colibrí cola-ancha sin poder ser expulsados en la mayoría de encuentros. En ambos sitios el mayor número de persecuciones fueron dirigidas a intrusos coespecíficos. El potencial de adquisición de recursos fue muy marcado e importante en la intensidad de defensa de este estudio. Por ejemplo, debido a que las especies de colibríes registradas como intrusas en nuestros estudios fueron de mayor tamaño corporal que los residentes territoriales, es posible inferir que estos últimos invierten menos energía en la defensa activa (persecuciones) por los costos asociados. Esta idea puede ser fundamentada por la hipótesis del “costo del combate” (Dearborn 1998), la cual argumenta que los intrusos deberían ser perseguidos de acuerdo a los costos potenciales asociados a participar en una contienda agresiva. Aunque los riesgos de lesiones son bajos, otros costos pueden estar relacionados con el tamaño del intruso. Cuando los intrusos son del mismo tamaño, las contiendas pueden prolongarse y exponerlos a riesgo de depredación y un alto costo energético (Dearborn 1998). La hipótesis del costo del combate, también predice que la frecuencia con la cual los intrusos son perseguidos es inversamente proporcional al tamaño de cuerpo del intruso. Al igual que lo encontrado por Dearborn (1998) en el colibrí cola-rufa, las respuestas de los residentes territoriales aquí estudiados (colibrí oreja-blanca y colibrí cola-ancha) dependen en gran parte del tamaño del intruso.

Nuestros hallazgos son consistentes con resultados reportados en otras comunidades de colibríes (Stiles y Wolf 1970, Feisinger 1976, Lyon 1976, Feinsinger y Colwell 1978, López-Segoviano et al. 2018) en los cuales el tamaño corporal es un factor importante en los sistemas

de dominancia (pero ver Martin y Ghalambor 2014), aunque con diferencias en el tipo de relación. En la comunidad de colibríes estudiada por Arizmendi y Ornelas (1990), los colibríes de tamaño mediano usualmente son quienes forman y defienden territorios. Por otro lado, Rodríguez-Flores y Arizmendi (2016) encontraron que el tamaño no siempre fue el mejor predictor para la dominancia y territorialidad en la comunidad que estudiaron, sino que se modifica durante el año y según la composición de especies de esta. Tanto en el PNLM como en el PNEC, las especies territoriales fueron las más pequeñas. Una posible explicación puede ser el tipo de recurso defendido. Por ejemplo, el colibrí oreja-blanca forma territorios de alimentación en parches florales de *Salvia elegans*, tanto en el área boscosa conservada del PNLM como en el PNEC. Sin embargo, en la temporada de floración de *Bouvardia ternifolia* en el PNLM se comporta como ruterero. Esto sucede también con los machos de *Lampornis amethystinus* quienes se comportan como rutereros en parches florales de *Moussonia deppeana* e *Ipomoea hederifolia*, pero en bosque secundario son territoriales y defienden parches florales de *Salvia mexicana*, *S. albocaerulea* y *Lobelia laxiflora* (Rodríguez-Flores y Arizmendi 2016). En los sistemas territoriales es de gran importancia el tamaño corporal, ya que implica que aquellos intrusos más pequeños o de igual tamaño que el residente territorial tienen más probabilidades de incrementar el gasto energético asociado a las persecuciones y a disminuir la tasa de forrajeo dentro de territorios establecidos, en comparación a las tallas grandes donde las persecuciones disminuyen y el éxito de forrajeo aumenta. Estas diferencias en tamaños se ven reflejadas en un costo energético adicional tanto para los individuos residentes como para los intrusos.

El tamaño del territorio tuvo distintos efectos en la intensidad de defensa por parte de los residentes en las dos comunidades de colibríes estudiadas. En el PNEC, el tamaño no estuvo relacionado ni con la calidad del territorio, ni con la intensidad de defensa, pero sí con las intrusiones exitosas, dependiendo de la identidad del intruso. Márquez-Luna (2014), en el mismo sitio de estudio, señala que el tamaño del territorio se relaciona con la calidad del recurso y que en aquellos territorios de mayor tamaño las intrusiones exitosas aumentan. El autor reporta que el tamaño promedio de los territorios fue de $129.83 \pm 13.79 \text{ m}^2$, mientras que para nuestro estudio el tamaño promedio fue de $374.6 \pm 44 \text{ m}^2$. Posibles explicaciones a estas diferencias incluyen el tiempo de observación. Aunque Márquez-Luna (2014) no especifica el tiempo de observación de los territorios, en nuestro estudio las observaciones tuvieron una duración de ocho horas, en las cuales los residentes no siempre se movían por todo el territorio. A pesar de que el tamaño promedio de los territorios es muy variable, en ambos estudios se encontró que en territorios de mayor tamaño la probabilidad de intrusiones exitosas aumenta. En el PNLM, el tamaño del territorio también tuvo efecto en la probabilidad de éxito de los intrusos y persecuciones, pero no como factor único, sino como resultado de la interacción con la distancia al camino más cercano, la presencia o no de perturbación y la identidad del intruso. Cuando hay más factores que afectan el gasto energético, adquiere más importancia el tamaño del territorio tanto para los intrusos como para el residente. Entre más grande sea el territorio, aumenta la probabilidad de intrusiones exitosas y disminuye la de ser perseguido. Esto puede deberse a que tener territorios grandes implica un mayor gasto energético en la defensa en comparación a tener territorios pequeños donde el gasto energético será menor; esto a su vez posiblemente condiciona que un número mayor de intromisiones sean exitosas en los territorios grandes que en los pequeños (Márquez-Luna 2014). En este

estudio, el tamaño del territorio no es un factor que por si solo influya en las asimetrías de contienda.

En el capítulo 3 pudimos determinar que el efecto de la perturbación tiene una gran importancia en el comportamiento territorial. En todos los modelos analizados encontramos como variable explicativa a la perturbación, ya sea como ausencia o presencia de ella (ganado, personas, perros) o medida como la cercanía a los caminos. Sin embargo, pese a que la defensa territorial puede verse afectada, los colibríes parecen tener un comportamiento audaz (pues se pueden encontrar incluso perchados o forrajeando cerca de una persona). Estas respuestas conductuales contrastantes ante la perturbación antropogénica son presentadas en el trabajo de Franci et al. (2016). Estos autores encontraron que el colibrí barbinegro (*Archilochus alexandri*) incrementa la visita a flores artificiales en sitios con un alto nivel de ruido. Sin embargo, en el contexto del comportamiento territorial, esta ambigüedad tiene efectos tanto para el residente territorial como para los intrusos pues marca una diferencia en el acceso a estos y aumenta el gasto energético. Asimismo, aunque los colibríes cola-ancha territoriales fueron audaces ante la perturbación, el comportamiento más agresivo (persecuciones) se dio en aquellos territorios con menor grado de perturbación. Adicionalmente, evidenciamos que la perturbación afecta el tiempo que el residente territorial invierte al estado de vigilia a expensas de forrajear en su territorio, un costo que ha sido reportado en otros estudios (e.g. Burger 1991, Shannon et al. 2014, Tarjuelo et al. 2015). De esta manera, los animales tienen que ajustar el forrajeo en el espacio y tiempo para garantizar sus demandas energéticas y nutricionales mientras que minimizan el riesgo de depredación (Brown y Kotler 2004, Verdolin 2006).

CONCLUSIONES

Las aves son un grupo utilizado para el estudio del comportamiento territorial. Con ellas se han puesto a prueba las tres hipótesis de asimetría de contienda, evaluando el potencial de adquisición de recursos, el valor que los contendientes dan al recurso y la asimetría no correlacionada. Sin embargo, esta última no había sido evaluada anteriormente en colibríes.

Ninguna de las tres hipótesis principales formuladas para determinar el resultado en las contiendas puede explicar por sí sola el comportamiento territorial en diversos grupos animales. Las asimetrías varían dependiendo de la edad, sexo y organización social de las distintas especies de aves. La flexibilidad observada en tácticas sugiere que, aunque los primeros modelos proporcionan información útil, estas tácticas no son fijas sino socialmente plásticas y se ajustan a circunstancias específicas (e.g. hora del día, época del año, tipo de recurso). Para posteriores estudios es necesario tomar en cuenta la relación que existe entre todas las asimetrías para entender bajo qué circunstancias se da la dominancia territorial.

La perturbación antropogénica influye en el comportamiento del colibrí cola-ancha durante la defensa de sus territorios. Aunque los colibríes propietarios usan distintos criterios para determinar la intensidad de defensa del territorio (tamaño y calidad), cuando los territorios son establecidos en sitios con disturbios antropogénicos este patrón de defensa parece modificarse. Más estudios sobre el impacto que tiene la perturbación antropogénica en las comunidades de colibríes dentro de distintos contextos son necesarios para determinar la generalidad de nuestros resultados.

LITERATURA CITADA

- Adams, E. S. 2001. Approaches to the study of territory size and shape. *Annual Review of Ecology and Systematics* 277-303.
- Alcock, J. 2001. *Animal behavior: an evolutionary approach*, 7th ed. Sunderland, MA: Sinauer.
- Altshuler, D.L. 2006. Flight performance and competitive displacement of hummingbirds across elevational gradients. *American Naturalist* 167: 216–229.
- Arizmendi, M. C. y H. Berlanga. 2014. *Colibríes de México y Norteamérica. Hummingbirds of Mexico and North America*. México, D.F.: CONABIO.
- Arizmendi, M.C. y J.F. Ornelas 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* 22:172-180.
- Baker, M. C., J.T. Boylan y C.A. Goulart. 1991. Effects of gargle vocalizations on behavior of black-capped chickadees. *Condor* 62-70.
- Beletsky, L. D. y G.H. Orians. 1989. Territoriality among male red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24(5):333-339.
- Björklund, M. 1989. Male Contests in the Scarlet Rosefinch (*Carpodacus erythrinus*) in Relation to Asymmetries in Resource Holding Power and Pairing Status. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25(2):137-140.
- Blumstein, D.T., E. Fernandez-Juricic, P.A. Zollner y S.C. Garity. 2005. Inter-specific variation in avian responses to human disturbance. *Journal of Applied Ecology* 42: 943–953.

- Brodsky, L. M. y R.D. Montgomerie. 1987. Asymmetrical Contests in defense of Rock Ptarmigan Territories. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 21(4):267-272.
- Brown, J. H. y M. A. Bowers. 1985. Community organization in hummingbirds: relationships between morphology and ecology. *The Auk* 251-269.
- Brown, J. L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *The Wilson Bulletin* 76:160-169.
- Brown, J. L. 1969. Territorial behavior and population regulation in birds: a review and re-evaluation. *The Wilson Bulletin* 293-329.
- Brown, J. S. y B.P. Kotler. 2004. Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecology Letters* 7, 999e1014.
- Brown, J.L. y G.H. Orians. 1970. Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 1: 239-262.
- Brumm, H. 2004. The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of Animal Ecology* 73:434-440.
- Burger, J. 1991. Foraging Behavior and the Effect of Human Disturbance on the Piping Plover (*Charadrius melodus*). *Journal of Coastal Research* 7(1):39-52.
- Burnham K,P. y D.R. Anderson . 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York.
- Camfield, A. F. 2006. Resource value affects territorial defense by Broad-tailed and Rufous hummingbirds. *Journal of Field Ornithology* 77(2): 120-125.

- Caro, T.M. 2005. Antipredator defenses in birds and mammals. Chicago: The University of Chicago Press.
- Carpenter, F. L., y R. E. MacMillen. 1976. Threshold model of feeding territoriality and test with a Hawaiian honeycreeper. *Science* 194:639-642.
- Carpenter, L.F. 1987. Introduction to the symposium: territoriality: conceptual advances in field and theoretical studies. *American Zoologist* 27(2):223-228.
- 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* 80:7259-7263.
- Ciuti, S., J.M. Northrup, T.B. Muhly, S. Simi, M. Musiani, J.A. Pitt y M.S. Boyce. 2012. Effects of humans on behaviour of wildlife exceed those of natural predators in a landscape of fear. *PLoS ONE* 7(11): e50611.
- CONANP. 2005. Programa de conservación y manejo parque nacional el Chico. Dirección General de Manejo para la Conservación.
- Cotton, P.A. 1998. Temporal partitioning of a floral resource by territorial hummingbirds. *Ibis* 140: 647–653.
- Courtene-Jones, W. y M. Briffa. 2014. Boldness and asymmetric contests: role- and outcome-dependent effects of fighting in hermit crabs. *Behavioral Ecology* 25: 1073-1082.
- Davies S y K.B. Sewall. 2016. Agonistic urban birds: elevated territorial aggression of urban song sparrows is individually consistent within a breeding period. *Biology Letters* 12: 20160315.

- Davies, N. B. 1978 Territorial defense in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*: the resident always wins. *Animal Behaviour* 26:138–147.
- Davies, N. B. y A.I. Houston. 198. Owners and satellites: the economics of territory defence in the pied wagtail, *Motacilla alba*. *The Journal of Animal Ecology* 157-180.
- Davies, N.B. y A.I. Houston. 1984. Territory economics. Pp. 148-169, in J. Krebs and N. Davies, eds. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, second edition. Blackwell Scientific, Oxford.
- Dearborn, D. C. y R.H. Wiley. 1993. Prior residence has a gradual influence on dominance in captive white-throated sparrows. *Animal Behaviour* 46(1):39-46.
- Dearborn, D.C. 1998. Interspecific territoriality by a rufous-tailed hummingbird (*Amazilia tzacatl*): effects of intruder size and resource value. *Biotropica* 30:306-313.
- Des Granges, J.L. 1979. Organization of a tropical nectar feeding bird guild in a variable environment. *The Living Bird* 17:199-236.
- 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.
- Duckworth, R.A. 2006. Aggressive behaviour affects selection on morphology by influencing settlement patterns in a passerine bird. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Science* 273:1789-1795.
- Eeva, T., M. Rainio, Å. Berglund, M. Kanevra, J. Stauffer, M. StÖwe y S. Ruuskanen. 2014. Experimental manipulation of dietary lead levels in great tit nestlings: limited effects on growth, physiology and survival. *Ecotoxicology* 23(5): 914–928.

- Enquist, M. y O. Leimar. 1987. Evolution of fighting behavior: the effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology* 127:187-205.
- Ewald, P.W. y R.J. Brandsfield. 1987. Territory quality and territorial behavior in two sympatric species of hummingbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20:285–293.
- Ewald, P.W. 1985. Influence of asymmetries in resource quality and age on aggression and dominance in black-chinned hummingbirds. *Animal Behaviour* 33:705-719.
- Ewald, P.W. y F.L. Carpenter. 1978. Territorial responses to energy manipulations in the Anna Hummingbird. *Oecologia* 31(3):277-292.
- Ewald, P.W. y G.H. Orians. 1983. Effects of resource depression on use of inexpensive and escalated aggressive behavior: experimental tests using Anna hummingbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12 (2): 95-101.
- Ewald, P.W. y S. Rohwer. 1980. Age, coloration and dominance in nonbreeding hummingbirds: a test of the asymmetry hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 7:273-279.
- Ewald, P.W. y S. Rohwer. 1980. Age, coloration and dominance in nonbreeding hummingbirds: a test of the asymmetry hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 7:273-279.
- Fair, J., E. Paul y J. Jones, Eds. 2010. *Guía para la Utilización de Aves Silvestres en Investigación*. Tercera Edición. Washington, D.C.: El Consejo de Ornitología.
- Feinsinger P. y S.B. Chaplin .1975. On the relationship between wing disc loading and foraging strategy in hummingbirds. *American Naturalist* 109: 217–224.

- Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs* 46: 257–291.
- Feinsinger, P., L. A. Swarm y J.A. Wolfe. 1985. Nectar-feeding birds on Trinidad and Tobago: comparisons of diverse and depauperate guilds. *Ecological Monographs*. 55:1-28.
- Feinsinger, P., R.K. Colwell, J. Terborgh y S.B. Chaplin. 1979. Elevation and the morphology, flight energetics, and foraging ecology of tropical hummingbirds. *American Naturalist* 481-497.
- Feinsinger, P. y R.K. Colwell. 1978. Community organization among neotropical nectar feeding birds. *American Zoologist* 18:779-795.
- Fernández-Juricic, E. y A. Sallent. 2003. Testing the risk-disturbance hypothesis in a fragmented landscape: nonlinear responses of house sparrows to humans. *Condor* 105: 316-326.
- Fickenm, S., R.W. Fickenm y S.R. Witkin. 1978. Vocal repertoire of the Black-capped Chickadee. *Auk* 95:34-48.
- Figler, M. H. y D.M. Einhorn. 1983. The territorial prior residence effect in convict cichlids (*Cichlasoma nigrofasciatum* Günther): temporal aspects of establishment and retention, and proximate mechanisms. *Behaviour* 85(1): 157-182.
- Fleischer Jr., A.L., R. Bowman y G.E. Woolfenden. 2003. Variation in foraging behavior, diet, and time of breeding of Florida scrub-jays in suburban and wildlife habitats. *Condor* 105:515–527.
- Forman, R.T.T., D. Sperling, J.A. Bissonette, A.P. Clevenger y C.D. Cutshall. 2003. *Road Ecology: Science and Solutions*. Washington D.C. Island Press. 504 p.

- Frair, J.L., E.H. Merrill, H.L. Beyer y J.L. Morales. 2008. Thresholds in landscape connectivity and mortality risks in response to growing road networks. *Journal of Applied Ecology* 45: 1504–1513.
- Francis, C.D., N.J. Kleist, C.P. Ortega y A. Cruz. 2012. Noise pollution alters ecological services: enhanced pollination and disrupted seed dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 279: 2727–2735.
- Frid, A. y L. Dill. 2002. Human-caused Disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservations Ecology* 6: 94–109.
- Garamszegi, L.Z., R.B. Rosivall, G. Hegyi, E. Szöllösi, J. Török y M. Eens. 2006. Determinants of Male Territorial Behavior in a Hungarian Collared Flycatcher Population: Plumage Traits of Residents and Challengers *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60(5):663-671.
- Gass, C.L., G. Angehr y J. Centa. 1976. Regulation of food supply by feeding territoriality in the rufous hummingbird. *Canadian Journal of Zoology* 54:2046-2054.
- Gaston, K.J. 2010. *Urban ecology*. Cambridge University Press.
- González-Gómez, P. L., W.S. Blakeslee, P. Razeto-Barry, R.M. Borthwell, S.M. Hiebert y J.C. Wingfield. 2014. Aggression, body condition, and seasonal changes in sex-steroids in four hummingbird species. *Journal of Ornithology* 155:1017–1025.
- Grant, J.W.A. 1993. Whether or not to defend? The influence of resource distribution. *Marine Behavior and Physiology* 23:137–153.

- Gutiérrez-Zamora, A. 2008. Las interacciones ecológicas y estructura de una comunidad altoandina de colibríes y flores en la cordillera oriental de Colombia. *Ornitología Colombiana* 7:17-42.
- Habib, L., E.M. Bayne y S. Boutin. 2007. Chronic industrial noise affects pairing success and age structure of ovenbirds *Seiurus aurocapilla*. *Journal of Applied Ecology* 44:176-184.
- Hack, M. A., D. J. Thompson y D. M. Fernandes. 1997. Fighting in males of the autumn spider, *Metellina segmentata*: effects of relative body size, prior residency and female value on contest outcome and duration. *Ethology* 103:488–498.
- Hagelin, J.C. 2002. The kinds of traits involved in male–male competition: a comparison of plumage, behavior, and body size in quail. *Behavioral Ecology* 13(1): 32–41.
- Hainsworth, F.R. y L. L. Wolf. 1978. Regulation of metabolism during torpor in “temperate” zone hummingbirds. *Auk* 95:197-199.
- Hammerstein, P. 1981. The role of asymmetries in animal contests. *Animal Behaviour* 29:193-205.
- Hansen, A.J. y S. Rohwer. 1986. Coverable badges and resource defence in birds. *Animal Behaviour* 34: 69-76.
- Hilton, G.M., G.D. Ruxton y W. Cresswell. 1999. Choice of foraging area with respect to predation risk in redshanks: the effects of weather and predator activity. *Oikos* 87(2): 295-302.
- Hixon, M.A. 1980. Food production and competitor density as the determinants of feeding territory size. *American Naturalist* 115:510-530.

- 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. *American Naturalist* 122:366-391.
- Holberton, R. L., R. Hanano y K.P. Able. 1990. Age-related dominance in male dark-eyed juncos: effects of plumage and prior residence. *Animal Behavior* 40:573-579.
- Howard, H. E. 1920. *Territory in bird life*. EP Dutton.
- Humphries, E.L., A.J. Hebblethwaite, T.P. Batchelor y I.C.W. Hardy. 2006. The importance of valuing resources: host weight and contender age as determinants of parasitoid wasp contest outcomes. *Animal Behaviour* 72:891–898.
- Ibanez-Alamo, J. D. y M. Soler. 2010. Does urbanization affect selective pressures and life-history strategies in the common blackbird (*Turdus merula* L.). *Biological Journal of the Linnean Society* 101:759–766.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 1998. *Cartografía del Estado de Hidalgo*.
- Jackson, W. M. 1991. Why do winners keep winning? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 271–276.
- Jakobsson, S. 1988. Territorial fidelity of willow warbler (*Phylloscopus trochilus*) males and success in competition over territories. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 22:79–84.
- Johnsgard, P.A. 1997. *The hummingbirds of North America*, 2nd ed. Christopher Helm Publishers Ltd., London, UK.

- Justino, D.G., P.K. Maruyama 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(2):186–191.
- Kaufmann, J.H. 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biological Reviews* 58(1): 1-20.
- Kemp, D. J. y C. Wiklund. 2004. Residency effects in animal contests. *Proceedings of the Royal Society of London B Bio.* 271: 1707-1712.
- Klausnitzer, B. 1989. *Verstadterung von Tieren*. A. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt.
- 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.
- Kokko, H., A. López-Sepulcre y L.J. Morrell. 2006. From Hawks and Doves to Self-Consistent Games of Territorial Behavior. *American Naturalist* 167(6): 901-912.
- Krebs, J.R. y N.B. Davies. 1993. *An introduction to behavioural ecology*. 3rd ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.
- Krebs, J.R. 1982. Territorial defence in the great tit *Parus major*: do residents always win? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 11:185-194.
- Kristan, W.B. III, W.I. Boarma y J.J. Crayon. 2004. Diet composition of common ravens across the urban-wildland interface of the West Mojave Desert. *Wildlife Society Bulletin* 32:244–253.

- Kuban, J.F. y R.L. Neill. 1980. Feeding ecology of hummingbirds in the highlands of the Chisos Mountains, Texas. *Condor* 82: 180-185.
- 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* 143-148.
- Lanna, L. L., C.S.D Azevedo, R.M. Claudino, R. Oliveira y Y. Antonini. 2017. Feeding behavior by hummingbirds (Aves: Trochilidae) in artificial food patches in an Atlantic Forest remnant in southeastern Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, 34.
- Lara, C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* 13: 23–29.
- Lefevre, K. L. y V. R. Muehter. 2004. Competition for mating resources in a territorial damselfly (Odonata: Calopterygidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 39:159–165.
- Leimar, O. y M. Enquist. 1984. Effects of asymmetries in owner-intruder conflicts. *Journal of Theoretical Biology* 111:475–491.
- Levitis, D. A., W.Z. Lidicker y G. Freund. 2009. Behavioural biologists do not agree on what constitutes behaviour. *Animal Behaviour* 78(1):103-110.
- Lima, S.L. y L.M. Dill. 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619-640.
- Lindström, A., D. Hasselquist, S. Bensch y M. Grahm. 1990. Asymmetric contests over resources for survival and migration: a field experiment with bluethroats. *Animal Behaviour* 40(3):453-461.
- López-Calleja M.V. y F. Bozinovic. 2003. Dynamic energy and time budgets in hummingbirds: a study in *Sephanoides sephaniodes*. *Comparative Biochemistry and*

- Physiology - Part A: Molecular and Integrative Physiology. Comparative Biochemistry and Physiology 134(2):283-95.
- López-Segoviano, G., R. Bribiesca y M.C. Arizmendi. 2018. The role of size and dominance in the feeding behaviour of coexisting hummingbirds. *Ibis* 160: 283-292.
- López-Sepulcre, A. y H. Kokko. 2005. Territorial defense, territory size, and population regulation. *American Naturalist* 166(3):317-325.
- Lowry, H., A. Lill y B.B.M. Wong. 2012. How noisy does a noisy miner have to be? Amplitude adjustments of alarm calls in an avian urban 'adapter'. *PLoS One* 7, e29960.
- Lyon, D.L. 1976. A montane hummingbird territorial system in Oaxaca, Mexico. *Wilson Bulletin* 88: 280–299.
- McGuire, J. A., C.C. Witt, J.V. Remsen, R. Dudley y D.L. Altshuler. 2009. A higher-level taxonomy for hummingbirds. *Journal of Ornithology* 150(1):155-165.
- Márquez-Luna, U., C. Lara y R. Ortiz-Pulido. 2014. La conducta territorial del Zafiro Oreja Blanca (*Hylocharis leucotis*) es afectada por la disponibilidad de energía. *Ornitología Neotropical* 26(1):13-23.
- Márquez-Luna, U., C. Lara y R. Ortiz-Pulido. 2017. La calidad del néctar afecta la conducta territorial y de forrajeo en hembras del colibrí lucifer (*Calothorax lucifer*): un experimento. *Ornitología Neotropical* 28: 67-75.
- Martin P.R. y C.K. Ghalambor. 2014. When David Beats Goliath: The Advantage of Large Size in Interspecific Aggressive Contests Declines over Evolutionary Time. *PLoS ONE* 9(9): e108741.

- Martínez-García V., C. Lara y J.F. Ornelas. 2013. Lek characteristics and the static male song of the green violet-ear (*Colibri thalassinus*) during a 3-year study in a temperate forest of central Mexico. *Ornitologia Neotropical* 24: 183–200.
- Maurer, B.A. 1984. Interference and exploitation in bird communities. *The Wilson Bulletin* 380-395.
- Maynard Smith, J. y G.A. Parker. 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* 24:159-175.
- Maynard Smith, J. 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology* 47:209-221.
- Maynard Smith, J. 1979. Game theory and the evolution of behaviour. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* 205(1161): 475-488.
- Maynard Smith, J. 1982 *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press.
- Maynard Smith, J. y G.R. Price. 1973. The logic of animal conflict. *Nature* 246:15-18.
- Mendiola-Islas, V., C. Lara, P. Corcuera, P.L. Valverde. 2016. Residency in white-eared hummingbirds (*Hylocharis leucotis*) and its effect in territorial contest resolution. *PeerJ* 4, e2588. Mesterton-Gibbos,
- M. 1992. Ecotypic variation in the asymmetric hawk-dove game: when is bourgeois an evolutionary stable strategy. *Evolutionary Ecology* 6:198-222.
- Miller, S.G, R.L. Knight y C.K. Miller. 1998. Influence of recreational trails on breeding bird communities. *Ecological Applications* 8:162–169.
- Mobley, J.1993. Multiple vs. single breeding attempts per season and the effects of time in life history evolution. Ph.D.diss., Univ. of Arkansas, Fayetteville

- Montgomerie, R.D., J.M. Eadie y L.D. Harder. 1984. What do foraging hummingbirds maximize? *Oecologia* 63:357-363.
- Morrell, L.J. y H. Kokko. 2003. Adaptive strategies of territory formation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54:385–395.
- Morrell, L.J., y H. Kokko. 2005. Bridging the gap between mechanistic and adaptive explanations of territory formation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27:381–390.
- Murray Jr, B.G. 1971. The ecological consequences of interspecific territorial behavior in birds. *Ecology* 414-423.
- Nelson, D.A. 1984. Communication of intentions in agonistic contests by the pigeon guillemot, *Cephus columba*. *Behaviour* 86:295–319.
- Newton, I. 1992. Experiments on the limitation of bird numbers by territorial behaviour. *Biology Reviews* 67:129–173.
- Newton, I. 1998. Population limitation in birds. London, Academic Press.
- Nice, M. M. 1941. The role of territory in bird life. *American Midland Naturalist* 26: 441-487.
- Okada, K., y T. Miyatake. 2004. Sexual dimorphism in mandibles and male aggressive behavior in the presence and absence of females in the beetle *Librodor japonicus* (Coleoptera: Nitidulidae). *Annals of the Entomological Society of America* 97:1342–1346.
- Ortiz-Pulido, R. y G. Vargas-Licona. 2008. Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores con escalamiento espaciotemporal. *Ornitología Neotropical* 19:473-484.

- Otronen, M. 1984. Male contests for territories and females in the fly *Dryomyza anilis*. *Animal Behaviour* 32:891-898.
- Otter, K., B. Chruszcz y L. Ratcliffe. 1997. Honest advertisement and song output during the dawn chorus of black-capped chickadees. *Behavioral Ecology* 8(2):167-173.
- Parker, G.A. 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology* 47:223-243.
- Parker, G.A. y D.I. Rubenstein. 1981. Role assessment, reserve strategy, and acquisition of information in asymmetric animal conflicts. *Animal Behaviour* 29:221-240.
- Paton D.C. y F.L. Carpenter. 1984. Peripheral foraging by territorial rufous hummingbirds: defense by exploitation. *Ecology* 65:1808-1819.
- Pearson, O.P. 1950. Metabolism of hummingbirds. *Condor* 52:145-152.
- Peralta Lobo, G. E. 2014. Influencia de la variación morfológica y aerodinámica en las estrategias de forrajeo de los colibríes del Bosque Nuboso de Monteverde, Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Costa Rica
- Petrie, M. 1984. Territory size in the Moorhen (*Gallinula chloropus*): an outcome of RHP asymmetry between neighbours. *Animal Behaviour* 32:861-870.
- Pierotti, R. y C. Annett. 1994. Patterns of aggression in gulls: asymmetries and tactics in different social categories. *Condor* 96:590–599.
- Pintor, L.M., A. Sih y J.L. Kerby. 2009. Behavioral correlations provide a mechanism for explaining high invader densities and increased impacts on native prey. *Ecology* 90(3):581-587.

- Powers, D. R. 1987. Effects of variation in food quality on the breeding territoriality of the male Anna's Hummingbird. *Condor* 89: 103–111.
- Powers, D.R. y T. McKee. 1994. The effect of food availability on time and energy expenditures of territorial and non territorial hummingbirds. *Condor* 96:1064–1075.
- Powers, D.R. y T.M. Conley. 1994. Field metabolic rate and food consumption of two sympatric hummingbird species in southeastern Arizona. *Condor* 96:141–150.
- Prange, S., S.D. Gehrt y E.P. Wiggers. 2004. Influences of anthropogenic resources on raccoon (*Procyon lotor*) movements and spatial distribution. *Journal of Mammalogy* 85 (3):483–490.
- Pryke, S.R. y S. Andersson. 2003. Carotenoid-based epaulettes reveal male competitive ability: experiments with resident and floater red-shouldered widowbirds. *Animal Behaviour* 66:217–224.
- Pyke, G. H. 1981. Why hummingbirds hover and honeyeaters perch. *Animal Behaviour* 29(3):861-867.
- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. www.R-project.org.
- Reboreda, J. C. 2013. La ecología del comportamiento animal. Asociación Civil Ciencia Hoy. *Ciencia Hoy* 23(135):51-54.
- Renison, D., D. Boersma y M.B. Martella. 2002. Winning and losing: causes for variability in outcome of fights in male Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*). *Behavioral Ecology* 4:462–446.

- Riechert, S.E. 1978. Games spiders play: behavioural variability in territorial disputes. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3:135-162.
- Riechert, S.E. 1979. Games spiders play: II. Resource assessment strategies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6:121-128.
- Robinson, S.K. 1985. Fighting and assessment in the Yellowrumped cacique (*Cacicus cela*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18:39-44.
- Rodríguez-Flores, C.I. y M.C. Arizmendi. 2016. The dynamics of hummingbird dominance and foraging strategies during the winter season in a highland community in Western Mexico. *Journal of Zoology* 299: 262–274.
- Rohwer, S. 1982. The evolution of reliable and unreliable badges of fighting ability. *American Zoologist* 22(3):531-546.
- Røskoft, E. y S. Rohwer. 1987. An experimental study of the function of the red epaulettes and black body colour of male red-winged blackbirds. *Animal Behaviour* 35:1070–1077.
- Sandell, M. y H.G. Smith. 1991. Dominance, prior occupancy, and winter residency in the great tit (*Parus major*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29:147–152.
- Sandlin, E.A. 2000. Foraging information affects the nature of competitive interactions. *Oikos* 91(1):18-28
- Scales, J., J. Hyman y M. Hughes. 2011. Behavioral Syndromes Break Down in Urban Song Sparrow Populations. *Ethology* 117(10): 887-895.
- Scales, J.M. 2009. Habitat effects on behavior in a wide-spread territorial song bird, *Melospiza melodia*. (Doctoral dissertation, College of Charleston).

- Schmitz, R.A. y G.A. Baldassarre. 1992. Contest asymmetry and multiple bird conflicts during foraging among nonbreeding American flamingos in Yucatan, Mexico. *The Condor* 94(1): 254-259.
- Senar, J.C. 1999. Plumage colouration as a signal of social status. In: *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress* (Ed.by N. J. Adams y R. H. Slotow), pp. 1669–1686. Durban: Birdlife South Africa.
- Seress, G. y A. Liker. 2015. Habitat urbanization and its effects on birds. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 61(4):373–408.
- Shannon, G., L.M. Angeloni, G. Wittemyer, K.M. Fristrup y K. R. Crooks. 2014. *Animal Behaviour* 94:135-141.
- Shutler, D. y P.J. Weatherhead. 1991. Owner and floater red-winged blackbirds: determinants of status. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28:245–241.
- Smith, B.R. y D.T. Blumstein. 2008. Fitness consequences of personality: a metaanalysis. *Behavioral Ecology* 19:448-455.
- Smith, J.N.M., R.D. Montgomerie, J. Taitt Mary y Y. Yom-Tov. 1980. A Winter Feeding Experiment on an Island Song Sparrow Population. *Oecologia* 47:164-170.
- Snell-Rood, E.C. y D.A. Cristol. 2005. Prior residence influences contest outcome in flocks of non-breeding birds. *Ethology* 11:441-454.
- Sol, D., O. Lapiedr, y C. González-Lagos. 2012. Behavioural adjustments for a life in the city. *Animal Behaviour* 85(5):1101-1112.
- Stamps, J. 1994. Territorial behavior: testing the assumptions. *Advances in the Study of Behaviour* 23:173–232.

- Stankowich, T. 2008: Ungulate flight response to human disturbance: a review and meta-analysis. *Biological Conservation* 14:2159–2173.
- Stephens, D.W. y S.R. Paton. 1986. How constant is the constant of risk-aversion? *Animal Behaviour* 34:1659-1667.
- Stiles, F.G. 1971. Time, energy and territoriality in the Anna hummingbird. *Science* 173:818-821.
- Stiles, F.G. y L.L. Wolf. 1970. Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. *The Auk* 87:467-491.
- Tarjuelo, R., I. Barja, M. B. Morales, J. Traba, A. Benítez-López, F. Casas, B. Arroyo, M.P. Delgado y F. Mougeotd. 2015. Effects of human activity on physiological and behavioral responses of an endangered steppe bird. *Behavioral Ecology* 26(3):828–838.
- Taylor, P.W. y R.W. Elwood. 2003. The mismeasure of animal contests. *Animal Behaviour* 65(6):1195-1202.
- Temeles, E.J., S.R. Goldman y A.U. Kudla. 2005. Foraging and territory economics of sexually dimorphic Purple-throated caribs (*Eulampis jugularis*) on three heliconia morphs. *The Auk* 122:187-204
- Tiebout, H. M. 1993. Mechanisms of competition in tropical hummingbirds: metabolic costs for winners and losers. *Ecology* 74: 405-418.
- Tobias, J. 1997. Asymmetric territorial contests in the European robin: the role of settlement costs. *Animal Behaviour* 54:9–21.
- Tooze, Z. J. y C.L. Gass. 1985. Responses of Rufous Hummingbirds to midday fasts. *Canadian Journal of Zoology* 63(10): 2249-2253.

- Umbers, K. D., L. Osborne y J.S. Keogh. 2012. The effects of residency and body size on contest initiation and outcome in the territorial dragon, *Ctenophorus decresii*. PLoS ONE 7(10): e47143.
- Verdolin, J. L. y C.N. Slobodchikoff. 2002 . Vigilance and predation risk in Gunnison's prairie dogs (*Cynomys gunnisoni*). Canadian Journal of Zoology 80:1197-1203.
- Verner, J. 1977. On the adaptive significance of territoriality. American Naturalist 769-775.
- Vines, G. 1992. Florida shorebird forced to flee. New Scientist 135:14.
- Wey, T., D.T Blumstein, W. Shen y J. Ferenc. 2008. Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality. Animal Behaviour 75 (2):333-344.
- Wiley, R.H.1990. Prior-residence and coat-tail effects in dominance relationships of male dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*. Animal Behaviour 40:587-596.
- Wise, S.E. y R. G. Jaeger. 2016. Seasonal and geographic variation in territorial conflicts by male red-backed salamanders. Behaviour 153 (2016) 187–207
- Wolf, L.L. y F.R. Hainsworth. 1971. Time and energy budgets of territorial hummingbirds. Ecology 52:980-988.
- 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.
- Wood, W.E. y S.M. Yezerinac. 2006. Song Sparrow (*Melospiza melodia*) Song Varies with Urban Noise. The Auk 123 (3):650-659.
- Woodroffe, R, S. Thirgood y A. Rabinowitz. 2005. People and wildlife: conflict or coexistence? Cambridge, UK: Cambridge University Press.

- Yasukawa, K. y E.I. Bick. 1983: Dominance hierarchies in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*): a test of a game-theory model. *Animal Behaviour* 31:439-448.
- Yeh, P. J., M. E. Hauber y T.D. Price. 2007. Alternative nesting behaviors following colonization of a novel environment by a passerine bird. *Oikos* 116:1473-1480.

GLOSARIO

Abundancia: número de individuos que presenta una comunidad por unidad de superficie o de volumen (densidad de la población)

Coespecífico: Perteneciente a la misma especie.

Competencia interespecífica: es la interacción que se produce cuando individuos de distintas especies se disputan los mismos recursos en un ecosistema (por ejemplo el alimento o el espacio vital).

Competencia intraespecífica: es la interacción que se produce cuando los miembros de la misma especie compiten por recursos limitados, lo que reduce la aptitud de todos los individuos.

Comportamiento: Mecanismos mediante los cuales los organismos se ajustan e interactúan con el medio y sus coespecíficos.

Conducta agonista: comportamiento social agresivo o defensivo, tal como pelear, huir o sumisión entre individuos generalmente de la misma especie.

Contienda: lucha, enfrentamiento.

Depredación: interacción biológica en la que un individuo de una especie animal (el predador o depredador) caza a otro individuo (la presa) para subsistir.

Despliegue: Es la unidad básica de comportamiento que transmite información intraespecífica.

Diversidad: se refiere a la variedad de especies que constituyen una comunidad.

Escalada: es una peculiaridad de los conflictos que implica un enlazamiento de actos de las partes en pugna, a través del cual una confrontación se agrava. Se basa en un mecanismo de acción-reacción, pero con un aumento de intensidad progresivo. A una amenaza pequeña se responde con una amenaza ligeramente superior, así indefinidamente hasta que llegar a una confrontación extrema.

Estrategias Evolutivamente Estables: conductas que aporta un éxito, y que no depende sólo del comportamiento (óptimo) sino del comportamiento o estrategia que adopten los demás miembros de la población; se trata de un éxito relativo. Suele definirse como una estrategia que no puede ser reemplazada ni mejorada al extenderse en una población.

Estructura de la comunidad: La estructura de una comunidad puede describirse mediante su riqueza, que es el número de especies presente, y su diversidad, que es una medida de la riqueza y la uniformidad de especies (porcentaje). La estructura de la comunidad se ve afectada por muchos factores, entre los que están los factores abióticos, las interacciones entre especies, el grado de perturbación y los sucesos aleatorios.

Forrajeo: todas aquellas conductas encaminadas a conseguir alimento, como la búsqueda, la exploración, la selección y la manipulación de alimento o sustrato.

Genética del comportamiento: influencia de los genes en los rasgos de conducta.

Heteroespecífico: perteneciente a una especie distinta.

Historia de vida: es el patrón de los sucesos de supervivencia y reproducción típicos de un miembro de una especie (básicamente, es su ciclo de vida). Los patrones de historia de vida evolucionan por selección natural y representan una "optimización" del costo-beneficio entre crecimiento, supervivencia y reproducción.

Intruso: ver No residente

Nectarívoro: cualquier animal que se alimenta del néctar de las flores.

No residentes: individuos que no poseen un territorio y que hacen uso de recursos en territorios establecidos.

Propietario: ver Residente territorial

Residente territorial: individuo que posee y defiende un territorio

Ruteros: colibríes que establecen una ruta de forrajeo haciendo visitas secuenciales a diferentes puntos de alimentación.

Sistema de apareamiento: conjunto de estrategias e interacciones sociales que ocurren entre los individuos de una población sexual y que forman el contexto dentro del cual tiene lugar la unión de los gametos se denomina sistema de apareamiento. Se reconocen tres tipos básicos de sistemas de apareamiento: monogamia, poligamia y promiscuidad. La monogamia es un sistema en el cual machos y hembras se aparean únicamente con un individuo del sexo opuesto durante al menos una estación de reproducción. Un sistema polígamo supone el apareamiento de un individuo con varios del sexo opuesto. Si los machos son los que se aparean con varias hembras se denomina poliginia y en caso contrario poliandria. La

promiscuidad se refiere a aquellos sistemas en los cuales cada individuo puede aparearse con varios del otro sexo y estos apareamientos ocurren de un modo más o menos aleatorio.

Sociedad en aves: las aves son animales muy sociales y desarrollan una organización social variada y compleja. Sólo existen tres tipos principales de individuos: machos, hembras y polluelos. Sin embargo, muestran todos los tipos básicos del comportamiento social propios de las formas desarrolladas y realizan considerables diferenciaciones del comportamiento con base en el aprendizaje y la experiencia. . La relación social más importante en la mayor parte de las aves es la relación macho-hembra o de apareamiento. Las señales vocales y visuales son mecanismos importantes en la organización social de las aves. El territorio es otra característica fundamental en la vida de las aves y se considera desde las grandes extensiones de terreno, para la crianza de aves, hasta el área restringida de un nido al cual se circunscriben las gaviotas y otras aves marinas coloniales. Otro proceso social muy importante es el de ligarse a cierto lugar u hogar, o simplemente a una determinada ubicación. Muchas especies de aves tienen dos hogares, uno durante la etapa de crianza y otro en una etapa posterior.

Territorio: área ocupada en forma más o menos exclusiva por uno o más organismos coespecíficos, mediante repulsión por defensa o advertencia. Área ocupada de forma más o menos exclusiva por un animal o grupo de ellos, mediante la repulsión a través de la defensa abierta o de la advertencia.

Territorios de buena calidad: aquellos territorios que contienen los recursos necesarios que permitan incrementar la adecuación de los individuos que los defienden sin que el costo asociado a defender estos recursos superé la ganancia del acceso a ellos. La calidad del

territorio puede ser difícil de cuantificar directamente debido a que no siempre se conocen las variables ecológicas (e.g. disponibilidad de recursos, densidad de depredadores) que son más importantes para cada especie.

Apéndice

Tablas de las interacciones agonistas entre el dueño del territorio y los diferentes colibríes intrusos. Se muestran las especies registradas como intrusos, cuando fue posible, el sexo de los individuos. Los intrusos exitosos fueron aquellos que forrajearon dentro del territorio antes de ser expulsados por el dueño. En el Parque Nacional el Chico los territorios observados fueron defendidos por machos adultos del colibrí oreja-blanca (*Hylocharis leucotis*), mientras que en el Parque Nacional la Malinche las observaciones se realizaron en territorios formados por machos adultos del colibrí cola-ancha (*Selasphorus platycercus*).

Parque Nacional El Chico

Espece intruso	No. de intrusos	Sexo	No. Persecuciones	Intrusos exitosos
<i>Hylocharis leucotis</i>	22	♀	1	16
	42	♂	18	15
	50	ND	30	18
<i>Eugenes fulgens</i>	19	♀	7	19
	15	♂	8	15
	7	ND	6	7
<i>Colibri thalassinus</i>	29	ND	5	29
No determinada	52	ND	37	12

Parque Nacional La Malinche

Especie intruso	No. de intrusos	Sexo	No. Persecuciones	Intrusos exitosos
<i>Selasphorus platycercus</i>	46	♀	6	41
	96	♂	64	25
	55	ND	7	1
<i>Colibri thalassinus</i>	10	ND	2	7
<i>Eugenes fulgens</i>	1	♀	0	1
	10	♂	0	10
<i>Hylocharis leucotis</i>	1	♀	0	1
	71	♂	9	62
	4	ND	1	2
<i>Lampornis clemenciae</i>	4	♀	0	2
	12	♂	0	12
	3	ND	0	1
<i>Selasphorus rufus</i>	4	♂	1	2
	2	ND	0	2
No determinada	33	ND	23	9

Tabla donde se muestran a los individuos capturados con redes de niebla en el Parque Nacional el Chico de diciembre del 2014 a marzo del 2015.

Especie	Fecha de captura	Sexo	Peso (grm)	Longitud Pico(mm)	Cuerda alar (mm)	Cola (mm)	Tarso (mm)
<i>H. leucotis</i>	27/12/2014	H	3	ND	ND	ND	ND
<i>H. leucotis</i>	27/12/2014	M	4	18.63	57.85	32.58	3.72
<i>H. leucotis</i>	27/12/2014	M	4	ND	43.16	ND	3.87
<i>H. leucotis</i>	27/12/2014	H	3.5	16.8	49.86	24.43	3.53
<i>H. leucotis</i>	27/12/2014	M	3.5	16.38	50.76	25.53	4.29
<i>H. leucotis</i>	30/12/2014	H	3	18.45	52.31	25.81	4.57
<i>H. leucotis</i>	30/12/2014	H	3	17.79	46.46	27.28	3.42
<i>H. leucotis</i>	30/12/2014	M	4.5	18.85	55.31	29.48	3.99
<i>H. leucotis</i>	30/12/2014	M	4.5	17.9	56.47	30.6	4.28
<i>H. leucotis</i>	30/12/2014	M	4	18.39	56.37	27.15	4.14
<i>H. leucotis</i>	30/12/2014	H	3.5	17.7	56.36	28.93	4.01
<i>E. fulgens</i>	04/01/2015	M	8.5	26.84	69.71	40.68	7.35
<i>H. leucotis</i>	04/01/2015	H	ND	18.88	50.45	25.88	5.87
<i>H. leucotis</i>	04/01/2015	M	4	16.96	57.26	29.47	4.39
<i>H. leucotis</i>	04/01/2015	M	3.5	16.83	54.36	26.73	4.51
<i>H. leucotis</i>	04/01/2015	H	4	18.9	49.89	31.05	4.72
<i>C. thalassinus</i>	04/01/2015	ND	5.5	22.59	65.58	36.44	5.11
<i>H. leucotis</i>	20/01/2015	M	3.5	ND	ND	ND	ND
<i>H. leucotis</i>	20/01/2015	M	3.5	ND	ND	ND	ND
<i>E. fulgens</i>	20/01/2015	M	8	ND	ND	ND	ND
<i>H. leucotis</i>	20/01/2015	H	3.5	ND	ND	ND	ND
<i>H. leucotis</i>	21/04/2015	M	3.5	ND	58.3	31.13	5.1
<i>H. leucotis</i>	21/04/2015	H	3	ND	50.89	31.59	4.62
<i>C. thalassinus</i>	21/04/2015	ND	4	ND	59.3	36.86	5.42
<i>E. fulgens</i>	21/04/2015	M	8	ND	71.39	44.68	5.74
<i>H. leucotis</i>	21/04/2015	H	3	ND	53.21	29.79	5.61
<i>E. fulgens</i>	25/04/2015	H	6.5	35.2	68.17	37.56	8.67
<i>H. leucotis</i>	25/04/2015	M	3.5	18.97	54.94	28.58	6.29
<i>H. leucotis</i>	25/04/2015	H	3	19.75	52.33	27.82	4.48
<i>H. leucotis</i>	25/04/2015	H	3.5	19.53	53.35	34.35	3.67
<i>H. leucotis</i>	25/04/2015	H	3	18.42	49.79	32.36	4.32
<i>H. leucotis</i>	25/04/2015	H	3	18.18	52.61	31.74	4

Especie	Fecha de captura	Sexo	Peso (gram)	Longitud Pico(mm)	Cuerda alar (mm)	Cola (mm)	Tarso (mm)
<i>E. fulgens</i>	31/04/2015	M	7.5	31.5	71.28	45.22	8.32
<i>H. leucotis</i>	31/04/2015	H	3.5	20.2	53.17	30.52	7.8
<i>H. leucotis</i>	31/04/2015	H	3	20.13	49.74	28.29	6.01
<i>H. leucotis</i>	31/04/2015	M	ND	19.91	58.8	32.15	8.37
<i>C. thalassinus</i>	31/04/2015	ND	5	22.16	65.28	35.57	8.58
<i>H. leucotis</i>	31/04/2015	H	3.25	52.72	18.5	27.25	4.34
<i>E. fulgens</i>	31/04/2015	H	7	33.84	67.79	36.07	7.41
<i>C. thalassinus</i>	31/04/2015	ND	4.25	21.4	61.32	35.01	5.87

Residency in white-eared hummingbirds (*Hylocharis leucotis*) and its effect in territorial contest resolution

Verónica Mendiola-Islas¹, Carlos Lara², Pablo Corcuera³ and Pedro Luis Valverde³

¹ Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México, D.F., México

² Centro de Investigaciones en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala, Tlaxcala, Mexico

³ Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Mexico, D.F., México

ABSTRACT

Background: Territory owners usually defeat intruders. One explanation for this observation is the uncorrelated asymmetry hypothesis which argues that contests might be settled by an arbitrary convention such as “owners win.” We studied the effect of territorial residency on contest asymmetries in the white-eared hummingbird (*Hylocharis leucotis*) in a fir forest from central Mexico.

Methods: Twenty white-eared male adult hummingbird territories were monitored during a winter season, recording the territorial behavior of the resident against intruding hummingbirds. The size and quality of the territory were related to the probability that the resident would allow the use of flowers by the intruder. Various generalized models (logistical models) were generated to describe the probabilities of victory for each individual resident depending on the different combinations of three predictor variables (territory size, territory quality, and intruder identity).

Results: In general, small and low quality territory owners tend to prevent conspecific intruders from foraging at a higher rate, while they frequently fail to exclude heterospecific intruders such as the magnificent hummingbird (*Eugenes fulgens*) or the green violetear hummingbird (*Colibri thalassinus*) on any territory size. Our results showed that the identity of the intruder and the size and quality of the territory determined the result of the contests, but not the intensity of defense.

Discussion: Initially, the rule that “the resident always wins” was supported, since no resident was expelled from its territory during the study. Nevertheless, the resident-intruder asymmetries during the course of a day depended on different factors, such as the size and quality of the territory and, mainly, the identity of the intruders. Our results showed that flexibility observed in contest tactics suggests that these tactics are not fixed but are socially plastic instead and they can be adjusted to specific circumstances.

Subjects Animal Behavior, Zoology

Keywords *Hylocharis leucotis*, Hummingbirds, Non-correlated asymmetry, Contest asymmetries, Prior residency, Territoriality

Submitted 15 May 2016
Accepted 20 September 2016
Published 19 October 2016

Corresponding author
Carlos Lara,
laracar@posgraduatx.com.mx

Academic editor
Ann Hedrick

Additional Information and
Declarations can be found on
page 10

DOI 10.7717/peerj.2588

© Copyright
2016 Mendiola-Islas et al.

Distributed under
Creative Commons CC-BY 4.0

OPEN ACCESS

How to cite this article Mendiola-Islas et al. (2016), Residency in white-eared hummingbirds (*Hylocharis leucotis*) and its effect in territorial contest resolution. *PeerJ* 4:e2588; DOI 10.7717/peerj.2588

INTRODUCTION

Individuals who arrive first and establish ownership status in a given area containing resources seem to have a competitive advantage known as “prior-residence” (Kokko, López-Sepulcre & Morrell, 2006). This phenomenon may be the result of an “uncorrelated asymmetry” (Smith & Parker, 1976; Smith, 1982), such that all (or the majority) of the individuals in a population follow the rule “residents win” (i.e. Krebs, 1982; Tobias, 1997; Kemp & Wiklund, 2004). Although this rule prevents potentially harmful fights, alternative explanations suggest that its stability depends on asymmetries in fighting ability or resource value. For example, the resource-holding power hypothesis predicts that residents win because they possess traits that increase fighting ability such as large body size, weaponry, strength or aggressiveness (Smith & Parker, 1976). Alternatively, residents often win contests regardless of their fighting ability, which might be equal to or even lower than that of the intruder (Johnsson, Carlsson & Sundström, 2000). This might be due to an increased motivation to fight driven by a better knowledge of the disputed resource value (Leimar & Enquist, 1984; Enquist & Leimar, 1987; Hack, Thompson & Fernandes, 1997; Humphries et al., 2006).

Under these alternative scenarios, residents seem likely to invest more resources defending a high-quality territory. However, an increase in territory value can cause an increased intrusion rate (i.e. intruders with high fighting ability), which in turn causes an increased owner defending costs (Johnsson, Carlsson & Sundström, 2000). If the cost of defending the territory exceeds its value, the resident must eventually leave (Smith, 1982). Thus, asymmetries in resident-intruder traits related to fighting ability (i.e. body size) and territory value can affect both the structure and outcome of resident-intruder conflicts.

Hummingbirds (Trochilidae) have been a model system for the study of territorial behavior because of their specialized nectarivorous habit, their small territories and their high energetic demands, in addition to the feasibility of quantifying and manipulating their food sources (Dearborn, 1998). To defend their feeding territory, they use perches to survey their territory and agonistic behaviors such as chasing intruders (Powers & McKee, 1994). Most studies to date have used asymmetries in body size and quality of resources to explain territorial dominance in hummingbirds (Stiles & Wolf, 1970; Kodric-Brown & Brown, 1978; Ewald & Rohwer, 1980; Ewald, 1985; Powers, 1987; Tiebout, 1993; Powers & McKee, 1994; Dearborn & Wiley, 1993; Camfield, 2006). On the other hand, the assessment of uncorrelated asymmetries in the strict sense is poorly understood in this bird group. Moreover, the only previously related study confirmed that male adults of *Calypte anna* and *Archilochus alexandri* always win their territory contests against juveniles. According to the authors, this pattern could be explained by differences in flight energetic costs; the intruding juveniles have a greater cost than adults (Ewald & Rohwer, 1980). However, to our knowledge information about the possible role of residence status against territory intruders has not been incorporated into the study of hummingbirds.

In this study, we investigated the effect of territory residence in contest asymmetries in natural conditions using the white-eared hummingbird (*Hylocharis leucotis*) as a model.

To achieve this goal, we followed the established territories of males and analyzed the role of prior-residence in the result of territory conflict against conspecific and heterospecific intruders. Specifically, we tested if asymmetries in body size among contenders and territory value would affect the outcome of resident-intruder conflicts. Thus, we predicted that larger birds (residents or intruders) will tend to win, and if this difference is large enough among contenders, it could outweigh ownership asymmetry. However, since the territory value is generally variable (in covered area and number of open flowers), it is possible to predict a differential investment in the owner's defense, depending not only on the intruder body size but also on the territory quality that matches the costs of its defense. Thus, we predicted that a reduction in the territory size and in the number of flowers (the smallest economical size), will favor exclusion of intruders similar in size to the resident (i.e. conspecifics), minimizing the cost of territory ownership (Dearborn, 1998). However, residents of large territories with a high number of open flowers will tend to invest more (by chasing and avoiding successful intrusions) in order to exclude larger body size intruders (i.e. heterospecific intruders).

METHODS

Study area

The fieldwork was carried out from December 2014 to April 2015 in a fir forest located at the National Park El Chico (hereafter referred as NPEC), in the state of Hidalgo, Mexico (98°43'52"O, 20°12'26"N; 2,950 a 3,030 msnm; *Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas*, 2005). The climate in the NPEC is temperate-sub humid with summer rains. The average yearly temperature is less than 12 °C and its annual yearly precipitation is 800 mm (*Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática*, 1998). The vegetation in the study area is a mosaic of a fir (*Abies religiosa*), pine forest (*Pinus patula*, *P. montezumae*, *P. teocote* and *P. hartwegii*), and second-growth vegetation.

Our study focused on three of the seven hummingbird species recorded in the NPEC (Ortiz-Pulido & Vargas-Licona, 2008), the white-eared hummingbird (*H. leucotis*), the magnificent hummingbird (*Eugenes fulgens*), and the green violet-ear (*Colibri thalassinus*), resident species in the study area. Throughout the winter season white-eared hummingbirds ($n = 20$ males, mean $\pm$ SE = 3.53 ± 0.75 g; $n = 20$ females, mean $\pm$ SE = 3.12 ± 0.21 g) mostly behave as territorial individuals, while magnificent ($n = 20$ males, mean $\pm$ SE = 7.25 ± 0.25 g; $n = 20$ females, mean $\pm$ SE = 7.03 ± 0.15 g) and green violet ear hummingbirds ($n = 20$ sex indistinguishable individuals, mean $\pm$ SE = 4.69 ± 0.34 g) behave rather as trapliners. Hummingbird reproductive activity has not previously been reported in the study area during the winter season (Márquez-Luna, Lara & Ortiz-Pulido, 2014), and although female white-eared hummingbirds may occasionally establish territories in this period, throughout the study the only territories found were male.

Marking of hummingbirds

To recognize the identity of the residents and facilitate the recording of their territorial behaviors, we captured and marked individuals as soon as the winter flowering season

began. For captures, we used 4–5 mist nets that were 6 and 12 m long which remained open from 09:00–14:00 h during two days in the flowering patches where the focal observations were being made. The captured individuals were marked with plastic markers made of melted colored beads (Perler beads, Wilton Brands Inc., Woodridge, IL, USA). These markers were then adhered to the back of the individuals with a quick-drying, non-toxic glue (Kola Loka, E. I. du Pont de Nemours and Company, Edo, de México). This marking technique is not harmful to hummingbirds and is known to be an efficient alternative for the visual identification of individuals in the field. Furthermore, it allows individual monitoring during several months without affecting their flight or behavior (Kapoor, 2012). Caught individuals were identified, sexed, weighed, and measured.

Marked individuals were observed defending feeding territories during various days after they were marked. None of these birds were found dead or missing during the study. Each marked individual had a color combination exclusively for its posterior identification. Thus, we were able to locate, identify, and record the behaviors of territorial males. The field research reported here was carried out with minimal bird manipulation using the required permits (SEMARNAT No. FAUT-0296) and followed the Guidelines for the Use of Wild Birds in Research by the North American Ornithological Council.

Intruder-resident contest

After completing the marking process of the individuals, we were able to identify and monitor 20 territories belonging to adult male white-eared hummingbirds (*Hylocharis leucotis*). Resident status in a territory was considered if the resident hummingbird foraged inside of it, and defended it against intruders for several consecutive days, without spending time away from it even after chases. The resident hummingbird behavior was observed and recorded from 09:00 to 13:00 h during two consecutive days in each of the identified territories. The observation period was eight hours for each territory. Due to the size and the vegetation density of the territories, the observations were done from different points, at a distance of approximately 10 meters from it. This did not modify the behavior of the hummingbird. In each observation period, we recorded the number and species of intruders and the frequency of chases against them. Because resident hummingbirds always returned to their perches and foraged inside their territory, If intruding hummingbirds foraged inside the territory (i.e. introducing the bill into a flower), it was stated as a “successful intrusion;” however, the victory for a resident would only be stated based on its ability to expel an intruder from the territory without allowing it to feed.

Territory quality and size

The number of flowers in each of the 20 territories was counted around the time that each owner was observed. In addition, we chose 20–30 flowers in the same condition of the plant species inside each territory to measure the nectar volume in a non-destructive way by using calibrated microcapillars (standing crop). Sugar concentration

(sucrose percentage) was measured with a pocket refractometer (ATAGO, Master Refractometer 50 H, range concentration 0°–50° BRIX scale) then, the volume and concentration of nectar were used to quantify the variability of energy within each territory (kJ/flower). Both the volume ($n = 20$; $r = 0.82$, $p < 0.05$) and concentration ($n = 20$; $r = 0.76$, $p < 0.05$) were highly correlated with the number of flowers in a territory. Thus, this variable was used to determine whether the resident status was affected by the quality of the defended patch.

To establish the area (size) of each territory, we first observed the behavior of the resident hummingbird and the sites where the perch, foraging, and defensive activity (chases) took place; then, we established the coordinates “x” and “y” of the most external sites where the recorded activity by the resident of the territory took place. We calculated the area of the territory by using the minimum convex polygon (MCP) method with the software Biota™ 2.0 Alpha (*Ecological Software Solutions LLC, 2004*).

Data analysis

Since there can be more than one predictor affecting the probability that a resident wins contests against the intruders, we generated various generalized models (logistic models involving a logit link and binomial error distribution) describing the probabilities of victory for each recorded individual resident. We adjusted the models with different combinations of the predictor variables (intruder type and two continuous variables included as covariates: territory size and territory quality). The model with the lowest Akaike information criterion (AIC) was selected as the best model (*Burnham & Anderson, 2002*); then, with the final model, we calculated the territorial resident probability of winning a contest against a conspecific or heterospecific intruder. These statistical analyses were performed using R (*R Development Core Team, 2008*).

RESULTS

Characteristics of the territories

The average area and number of flowers within the territories were $374.6 \pm 44 \text{ m}^2$ (range from 103 to 853 m^2) and $1,649.3 \pm 73.79$ flowers (range from 360 to 4,293 flowers), respectively. By the end of the winter flowering period, the vast majority of established territories (99%) consisted of *Salvia elegans* ($n = 400$ flowers; mean $\pm$ SE: nectar volume = $1.59 \pm 0.29 \text{ } \mu\text{l}$; sugar concentration = 16.64 ± 1.29 BRIX; energy = 0.092 kJ/flower), and some individual plants of *Lonicera mexicana* ($n = 180$ flowers; mean $\pm$ SE: nectar volume = $0.80 \pm 0.22 \text{ } \mu\text{l}$; sugar concentration = 12.88 ± 1.70 BRIX; energy = 0.039 kJ/flower), *Senecio angulifolius* ($n = 40$ flowers; mean $\pm$ SE: nectar volume = $0.21 \pm 0.11 \text{ } \mu\text{l}$; sugar concentration = 7.19 ± 0.45 BRIX; energy = $0.0044 \text{ kJ/flower/day}$), and *Cestrum roseum* ($n = 40$ flowers; mean $\pm$ SE: nectar volume = $0.94 \pm 0.44 \text{ } \mu\text{l}$; sugar concentration = 2.56 ± 0.06 BRIX; energy = 0.004 kJ/flower). Thus, territories containing more flowers represented a higher energy content.

Table 1 Summary of logistic models describing the probability that an intruder was (A) pursued by the resident male or (B) performed a successful intrusion in relation to territory size (m²), territory quality (number of flowers) and intruder identity (conspecific and heterospecific).

(A) Chases

Effect	AIC	Δ_i	df	z	p	Intercept
Intruder type	269.97	0	196	1.84	0.0628	-2.436
Territory size $\times$ intruder type	270.95	0.98	196	-1.534	0.1251	1.439
Territory quality	272.48	2.51	196	1.185	0.2362	-1.866
Territory quality $\times$ intruder type	273.00	3.03	196	1.015	0.310	-1.531
Territory size	274.38	4.41	196	-0.169	0.866	-0.500
Territory size $\times$ territory quality $\times$ intruder type	274.66	4.69	196	0.719	0.472	0.944
Territory size $\times$ territory quality	276.41	6.44	196	0.741	0.458	0.184

(B) Successful intrusions

Effect	AIC	Δ_i	df	z	p	Intercept
Territory size $\times$ intruder type	223.69	0	196	-2.41	0.0001	1.092
Territory quality $\times$ intruder type	231.76	8.07	196	-1.32	0.0184	-1.313
Intruder type	234.66	10.97	196	-4.67	0.0002	0.322
Territory size $\times$ territory quality	239.07	15.38	196	-2.88	0.0039	-3.581
Territory size	246.26	22.57	196	-0.605	0.5451	-1.266
Territory quality	254.88	31.19	196	2.960	0.1844	-4.796

Notes

Models ranked in increasing order of AIC values.

Δ_i represents the difference between the AIC value of model and the AIC value of the most parsimonious model.

Resident-intruder asymmetries

We registered the behavior of the territory residents over 160 h, obtaining 197 intrusive events of which, 110 were conspecific (males and females), and 87 were heterospecific (*Eugenes fulgens* and *Colibri thalassinus*). Of these we recorded 55 chase events with conspecific intruders and 32 heterospecific ones. In the event of an owner not chasing an intruder, it would remain perched emitting vocalizations. Although each territory was evaluated only during two consecutive days, some of the studied owners remained defending their feeding territories for several weeks. None of the resident hummingbirds followed during the study were expelled from the defended territory. Even though some individuals foraged inside the established territories during intraspecific interactions, intruders were eventually expelled. On the other hand, in interspecific interactions against individuals of *E. fulgens* and *C. thalassinus*, the intruder usually used the territory of the residents as perch and feeding sites. When the resident hummingbird tried to chase them, they would remain foraging, perching, and/or the chases would become prolonged.

Effects of territory size, territory quality, and intruder type

We generated models with interactions between factors to evaluate if the size (area), quality (number of flowers), and intruder type affected the probability that the territorial resident would win the contests by chasing intruders or avoiding successful intrusions. The obtained models showed that intruder type is the best predictor of whether an intruder is chased or not (Table 1), while the evaluated characteristics of the defended

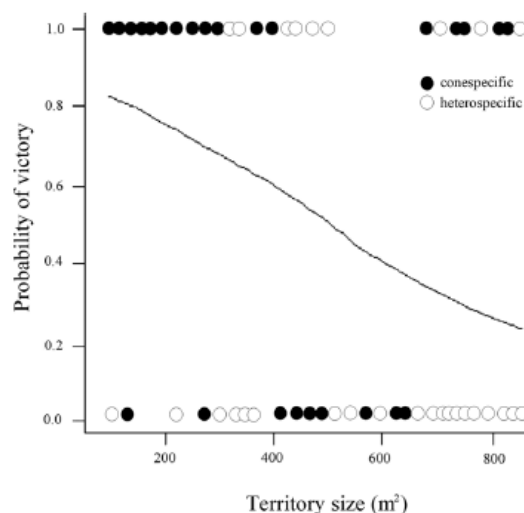


Figure 1 Probability of victory of resident male white-eared hummingbirds in relationship to the size (area) of the territory and the identity of the intruders. Each circle illustrates whether a conspecific or heterospecific intruder was expelled from the territory without (0) or allowing (1) it to feed (successful intrusion). The fitted line reflects the modeled probability of intruders visiting territories covering different areas (m^2), showing that compared with heterospecific intruders, conspecific intruders had a higher probability to be expelled from small territories without being able to feed.

territory had no significant effect (Table 1). Residents were more likely to chase conspecific than heterospecific intruders. Thus, asymmetries in body size among contenders, but not territory value, affected the probability of an owner chasing an intruder.

On the contrary, the model including territory size interacting with intruder type showed strong support to explain whether a resident avoided or not successful intrusions (Table 1; Fig. 1). Three more models with lower AIC values included the effect of intruder type, and the interaction between territory size and intruder type, and the interaction between size and quality of territory (Table 1). Overall, the residents have a higher probability of victory (avoiding intruder use of their nectar resources) against conspecific intruders in territories of smaller size and lower quality, while in the interspecific interactions, their probability of victory was less in all cases.

DISCUSSION

The male white-eared hummingbirds (*H. leucotis*) seem to use different criteria to determine victory in contests against intruders. In general terms, the rule of “the resident always wins” seemed to be true, since no resident was expelled from its feeding territory during the study. However, the resident-intruder asymmetries were important when considering the size and quality of defended resources, as well as the identity of the intruders (mainly when there are differences in size or weight). These aspects are the main factors to determine the result of the contests during the territorial defense of these hummingbird species. Even though residents tended to show agonistic

behaviors (such as the chasing) regardless of the type and size of the intruder and the quality of the defended territory, their tolerance for allowing the use of the defended flowers was differential.

The only species that establishes and defends feeding territories during long periods of time (weeks) through winter in the NPEC is the white-eared hummingbird. The magnificent hummingbird and the green violetear hummingbird behave mainly as trapliners (V. Mendiola-Islas, 2016, personal observation). Apparently, their size gives them an advantage when the resident hummingbirds are trying to expel them. It has been suggested that body size is an important factor of dominance systems in hummingbirds (Dearborn, 1998). The larger-sized species have higher energetic requirements, reflected in typical movement patterns to look for resources within different habitats (marauder or trapliner) (Des Granges, 1978). On the other hand, smaller hummingbirds generally are incapable of chasing the larger ones and are forced to obtain their food by non-territorial foraging (del Coro Arizmendi & Ornelas, 1990). However, in our study we found that in spite of their size (the smallest of the three species in the study site), the white-eared hummingbird establishes and defends food territories, from both conspecific and heterospecific individuals. The identity of the intruder was not enough to expel the owners from their territories. When the individuals of the larger-sized species entered a territory, the resident would expel them by chasing and vocalizing during a few seconds until the larger species would finally take over and use the flowers inside the territory. On the other hand, in the event of intruders belonging to the same species, they would feed successfully a few times, but then be chased and expelled without having confronted the resident.

We found that small territory owners (covered area in m^2) tend to prevent conspecific intruders from foraging at a higher rate, while they frequently fail to exclude heterospecific intruders on any territory size. Thus, our results are consistent with previous studies on territory economy predicting that hummingbirds appeared to be defending territories of the smallest economical size to minimize the cost of territory ownership and to maximize the time spent sitting (Hixon, Carpenter & Paton, 1983; Powers, 1987; Dearborn, 1998; Cotton, 1998). Differences in the success rate of defense against intruders of different body sizes can be explained by (1) the size asymmetries among contenders and (2) detectability of intruders in relation to the size of the territory. It has been suggested that intruders should be chased/excluded based on the potential cost associated with engaging them in aggressive contests (Krebs & Davies, 1993). Thus, intruders' exclusion frequency should have an inverse relationship with their body size (Dearborn, 1998). This prediction is supported by our results because larger sized intruders (heterospecifics) had a lower rate of exclusion than similar sized intruders (conspecifics) regardless of the territory quality. Interestingly, the outcome of disputes among similarly sized contenders would vary as the territory size increased. Small intruders should be more difficult for the territory owner to detect (Feinsinger & Colwell, 1978). However, the smallest ones were more likely to be excluded from smaller rather than from larger territories. This result suggests that resident birds were less able to detect conspecific intruders as territory size increased.

As previously mentioned, we can suggest that the response of the resident white-eared hummingbird to the intruder highly depends on the difference in body size. However, there are several examples in hummingbirds where depending on life history stage (breeding/non-breeding; pre-migratory stages), hormone levels, feeding mode (territorial or trapliners), sex, and abiotic factors (i.e. *Stiles & Wolf, 1970; Kodric-Brown & Brown, 1978; Ewald, 1985; Cotton, 1998; Sandlin, 2000; González-Gómez et al., 2014*), the body size among species (heterospecifics) can be irrelevant as a variable to explain the results of contests over territory ownership. Conversely, at the intra-specific level (conspecifics), within the same sex, body size can be a very important factor in the result of territorial fights (*Carpenter et al., 1993*). The relationship between body size and the probability of winning agonistic confrontations has been observed in diverse hummingbird communities (*Feinsinger, 1976; Lyon, 1976; Feinsinger & Colwell, 1978; del Coro Arizmendi & Ornelas, 1990; Lara, 2006*). Recently, it has been hypothesized that smaller species have a greater probability of being dominant in aggressive contexts when interacting with species that are evolutionarily distantly related (*Martin & Ghalambor, 2014*). The white-eared hummingbird belongs to a different (“Emeralds”) clade than *E. fulgens* (“Mountain Gems”) and *C. thalassinus* (“Mangos”). It is also distantly related to these species. This hypothetical prediction may partially explain why larger species did not expel the white-eared hummingbirds from the territories they defended. In an evolutionary context, these interactions still require additional research.

Territorial residence plays an important role in contested asymmetries in the studied systems, as has been shown both in the laboratory and natural conditions (*Krebs, 1982; Figler & Einhorn, 1983; Beletsky & Orians, 1989; Dearborn & Wiley, 1993; Tobias, 1997; Umbers, Osborne & Keogh, 2012*). We have shown that the advantage of residence in the white-eared hummingbird depends on the asymmetries in the size of defended resources and the size of the opponents. As it has been mentioned, the particular dependence on floral nectar as a primary food source, combined with the characteristic distribution pattern of the plants that provide it, causes territoriality in hummingbirds to be a fundamental structuring force of their communities. Our study provides additional information about a mechanism not previously evaluated in the Trochilidae, which deserves to be analyzed under controlled conditions.

None of the three principal hypotheses formulated to explain the result of the contests can explain the territorial behavior by themselves. Asymmetries vary depending on age, sex, and mating system of the different bird species. The flexibility observed in contest tactics suggests that, even though the first models provide useful information, these tactics are not fixed but are socially plastic instead and they can be adjusted to specific circumstances. In further studies, it is necessary to consider the relationship between all of the asymmetries in order to understand under what circumstances territorial dominance occurs.

ACKNOWLEDGEMENTS

We gratefully acknowledge Pablo Mendiola, Maria Mendiola, Héctor Urueta, Jesús Palacios and Ubaldo Márquez for field assistance and the staff of the El Chico National

Park for allowing the access to their facilities; Ann Hedrick, David Paton and two anonymous reviewers provided useful comments on previous versions of the manuscript. To Mónica Loya for the grammar revision. This work constitutes partial fulfillment of V.M.I.'s degree requirements at UAM.

ADDITIONAL INFORMATION AND DECLARATIONS

Funding

The Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT: 229888) provided the first author with financial support in the form of a scholarship. This project was partially funded by the program “Cuerpos Académicos (CA), Calidad y Productividad para su Internacionalización (CACyPI-UATX-2016),” granted to the “Cuerpo Académico Ecología de la Conducta,” Universidad Autónoma de Tlaxcala. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Grant Disclosures

The following grant information was disclosed by the authors:

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología: 229888.

Cuerpos Académicos (CA), Calidad y Productividad para su Internacionalización: CACyPI-UATX-2016.

Competing Interests

The authors declare that they have no competing interests.

Author Contributions

- Verónica Mendiola-Islas conceived and designed the experiments, performed the experiments, analyzed the data, contributed reagents/materials/analysis tools, wrote the paper, prepared figures and/or tables, reviewed drafts of the paper.
- Carlos Lara conceived and designed the experiments, performed the experiments, analyzed the data, contributed reagents/materials/analysis tools, wrote the paper, prepared figures and/or tables, reviewed drafts of the paper.
- Pablo Corcuera contributed reagents/materials/analysis tools, reviewed drafts of the paper.
- Pedro Luis Valverde contributed reagents/materials/analysis tools, reviewed drafts of the paper.

Animal Ethics

The following information was supplied relating to ethical approvals (i.e., approving body and any reference numbers):

The field research reported here was performed with minimal bird manipulation and followed the Guidelines for the Use of Wild Birds in Research by the North American Ornithological Council.

Field Study Permissions

The following information was supplied relating to field study approvals (i.e., approving body and any reference numbers):

The field research reported here was performed using the required permit (SEMARNAT No. FAUT-0296).

Data Deposition

The following information was supplied regarding data availability:

The raw data has been supplied as [Supplemental Dataset Files](#).

Supplemental Information

Supplemental information for this article can be found online at <http://dx.doi.org/10.7717/peerj.2588#supplemental-information>.

REFERENCES

- Beletsky LD, Orians GH. 1989. Territoriality among male red-winged blackbirds: III. Testing hypotheses of territorial dominance. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24(5):333–339 DOI 10.1007/BF00290910.
- Burnham KP, Anderson DR. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. New York: Springer.
- Camfield AF. 2006. Resource value affects territorial defense by Broad-tailed and Rufous hummingbirds. *Journal of Field Ornithology* 77(2):120–125 DOI 10.1111/j.1557-9263.2006.00031.x.
- Carpenter FL, Hixon MA, Russell RW, Paton DC, Temeles EJ. 1993. Interference asymmetries among age-sex classes of rufous hummingbirds during migratory stopovers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33(5):297–304 DOI 10.1007/BF00172927.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2005. *Programa de Conservación y Manejo Parque Nacional El Chico*. México: CONANP.
- Cotton PA. 1998. Temporal partitioning of a floral resource by territorial hummingbirds. *Ibis* 140(4):647–653 DOI 10.1111/j.1474-919X.1998.tb04710.x.
- Dearborn DC. 1998. Interspecific territoriality by a rufous-tailed hummingbird (*Amazilia tzacatl*): effects of intruder size and resource value. *Biotropica* 30(2):306–313 DOI 10.1111/j.1744-7429.1998.tb00064.x.
- Dearborn DC, Wiley RH. 1993. Prior residence has a gradual influence on dominance in captive white-throated sparrows. *Animal Behaviour* 46(1):39–46 DOI 10.1006/anbe.1993.1159.
- del Coro Arizmendi M, Ornelas JF. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* 22(2):172–180 DOI 10.2307/2388410.
- Des Granges JL. 1978. Organization of a tropical nectar feeding bird guild in a variable environment. *Living Bird* 17:199–236.
- Ecological Software Solutions LLC. 2004. Biotas™. Version 1.03. Hegymagas. Available at <http://www.ecostats.com>.
- Enquist M, Leimar O. 1987. Evolution of fighting behavior: the effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology* 127(2):187–205 DOI 10.1016/S0022-5193(87)80130-3.
- Ewald PW. 1985. Influence of asymmetries in resource quality and age on aggression and dominance in black-chinned hummingbirds. *Animal Behaviour* 33(3):705–719 DOI 10.1016/S0003-3472(85)80001-4.

- Ewald PW, Rohwer S. 1980. Age, coloration and dominance in nonbreeding hummingbirds: a test of the asymmetry hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 7(4):273–279 DOI 10.1007/BF00300667.
- Feinsinger P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs* 46(3):257–291 DOI 10.2307/1942255.
- Feinsinger P, Colwell RK. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18(4):779–795 DOI 10.1093/icb/18.4.779.
- Figler MH, Einhorn DM. 1983. The territorial prior residence effect in convict cichlids (*Cichlasoma nigrofasciatum* Günther): temporal aspects of establishment and retention, and proximate mechanisms. *Behaviour* 85(1):157–182 DOI 10.1163/156853983X00084.
- González-Gómez PL, Blakeslee WS, Razeto-Barry P, Borthwell RM, Hiebert SM, Wingfield JC. 2014. Aggression, body condition, and seasonal changes in sex-steroids in four hummingbird species. *Journal of Ornithology* 155(4):1017–1025 DOI 10.1007/s10336-014-1088-y.
- Hack MA, Thompson DJ, Fernandes DM. 1997. Fighting in males of the autumn spider, *Metellina segmentata*: effects of relative body size, prior residency and female value on contest outcome and duration. *Ethology* 103(6):488–498 DOI 10.1111/j.1439-0310.1997.tb00162.x.
- Hixon MA, Carpenter FL, Paton DC. 1983. Territory area, flower density, and time budgeting in hummingbirds: an experimental and theoretical analysis. *American Naturalist* 122(3):366–391 DOI 10.1086/284141.
- Humphries EL, Hebblethwaite AJ, Batchelor TP, Hardy ICW. 2006. The importance of valuing resources: host weight and contender age as determinants of parasitoid wasp contest outcomes. *Animal Behaviour* 72(4):891–898 DOI 10.1016/j.anbehav.2006.02.015.
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI). 1998. *Cartografía del Estado de Hidalgo*. Aguascalientes: INEGI.
- Johnsson JI, Carlsson M, Sundström LF. 2000. Habitat preference increases territorial defence in brown trout (*Salmo trutta*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48(5):373–377 DOI 10.1007/s0026500002445.
- Kapoor JA. 2012. Improved methods for color-marking hummingbirds. *Journal of Field Ornithology* 83(2):186–191 DOI 10.1111/j.1557-9263.2012.00368.x.
- Kemp DJ, Wiklund C. 2004. Residency effects in animal contests. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 271(1549):1707–1711 DOI 10.1098/rspb.2004.2775.
- Kodric-Brown A, Brown JH. 1978. Influence of economics, interspecific competition, and sexual dimorphism on territoriality of migrant Rufous Hummingbirds. *Ecology* 59(2):285–296 DOI 10.2307/1936374.
- Kokko H, López-Sepulcre A, Morrell J. 2006. From hawks and doves to self-consistent games of territorial behavior. *American Naturalist* 167(6):901–912 DOI 10.1086/504604.
- Krebs JR. 1982. Territorial defence in the great tit (*Parus major*): do residents always win? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 11(3):185–194 DOI 10.1007/BF00300061.
- Krebs JR, Davies NB. 1993. *An Introduction to Behavioural Ecology*. Third edition. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Lara C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* 13(1):23–29 DOI 10.2980/1195-6860(2006)13[23:TDOFUB]2.0.CO;2.
- Leimar O, Enquist M. 1984. Effects of asymmetries in owner-intruder conflicts. *Journal of Theoretical Biology* 111(3):475–491 DOI 10.1016/S0022-5193(84)80235-0.
- Lyon DL. 1976. A montane hummingbird territorial system in Oaxaca, Mexico. *Wilson Bulletin* 88(8):280–299.

- Márquez-Luna U, Lara C, Ortiz-Pulido R. 2014. La conducta territorial del Zafiro oreja blanca (*Hylocharis leucotis*) es afectada por la disponibilidad de energía. *Ornitología Neotropical* 25:433–443.
- Martin PR, Ghalambor CK. 2014. When David beats Goliath: the advantage of large size in interspecific aggressive contests declines over evolutionary time. *PLoS ONE* 9(9):e108741 DOI 10.1371/journal.pone.0108741.
- Ortiz-Pulido R, Vargas-Licona G. 2008. Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores con escalamiento espaciotemporal. *Ornitología Neotropical* 19:473–484.
- Powers DR. 1987. Effects of variation in food quality on the breeding territoriality of the male Anna's Hummingbird. *Condor* 89(1):103–111 DOI 10.2307/1368763.
- Powers DR, McKee T. 1994. The effect of food availability on time and energy expenditures of territorial and non territorial hummingbirds. *Condor* 96(4):1064–1075 DOI 10.2307/1369115.
- R Development Core Team. 2008. *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available at www.R-project.org.
- Sandlin EA. 2000. Foraging information affects the nature of competitive interactions. *Oikos* 91(1):18–28 DOI 10.1034/j.1600-0706.2000.910102.x.
- Smith JM. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Smith JM, Parker GA. 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* 24(1):159–175 DOI 10.1016/S0003-3472(76)80110-8.
- Stiles FG, Wolf LL. 1970. Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. *Auk* 87(3):467–491 DOI 10.2307/4083791.
- Tiebout HM. 1993. Mechanisms of competition in tropical hummingbirds: metabolic costs for losers and winners. *Ecology* 74(2):405–418 DOI 10.2307/1939302.
- Tobias J. 1997. Asymmetric territorial contests in the European robin: the role of settlement costs. *Animal Behaviour* 54(1):9–21 DOI 10.1006/anbe.1996.0383.
- Umbers KDL, Osborne L, Keogh JS. 2012. The effects of residency and body size on contest initiation and outcome in the territorial dragon, *Ctenophorus decresii*. *PLoS ONE* 7(10):e47143 DOI 10.1371/journal.pone.0047143.

EVALUACIÓN DEL EFECTO DE LA RESIDENCIA EN ASIMETRÍA DE CONTIENDAS: OBSERVACIONES Y EXPERIMENTOS EN DOS ENSAMBLES DE COLIBRÍES EN EL CENTRO DE MÉXICO.

En la Ciudad de México, se presentaron a las 11:00 horas del día 10 del mes de octubre del año 2018 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

DR. PABLO CORCUERA MARTINEZ DEL RIO
DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA
DR. LUIS ANTONIO SANCHEZ GONZALEZ
DR. MARIO ADOLFO ESPEJO SERNA
DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRIGUEZ



VERONICA MENDIOLA ISLAS
ALUMNA

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretario el último, se reunieron a la presentación de la Disertación Pública cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DE: VERONICA MENDIOLA ISLAS

y de acuerdo con el artículo 78 fracción IV del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

Aprobar

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó a la interesada el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.

REVISÓ

LIC. JULIO CÉSAR DE LARA ISASSI
DIRECTOR DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTORA DE LA DIVISIÓN DE CBS

DRA. SARA LUCÍA CAMARGO RICALDE

PRESIDENTE

DR. PABLO CORCUERA MARTINEZ DEL RIO

VOCAL

DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA

VOCAL

DR. LUIS ANTONIO SANCHEZ GONZALEZ

VOCAL

DR. MARIO ADOLFO ESPEJO SERNA

SECRETARIO

DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRIGUEZ