

LA CONDUCTA TERRITORIAL DEL ZAFIRO OREJA BLANCA (*HYLOCHARIS LEUCOTIS*) ES AFECTADA POR LA DISPONIBILIDAD DE ENERGÍA

Ubaldo Márquez-Luna¹, Carlos Lara², & Raúl Ortiz-Pulido^{1,3}

¹Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Km 4.5 Carretera Pachuca-Tulancingo, Mineral de la Reforma, Hidalgo, C.P. 42186, México.

²Centro de Investigación en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala, Km 10.5 Autopista Tlaxcala-San Martín Texmelucan, San Felipe Ixtacuixtla, 90120, Tlaxcala, México.

³Corresponding author. *E-mail*: raulortizpulido@yahoo.com

Abstract. – White-eared Hummingbird (*Hylocharis leucotis*) territorial behavior is affected by energy availability. – Territoriality is a costly-foraging strategy. As a result, territorial animals must ensure that the energy within their territories is sufficient to support the costs of its defense. Hummingbirds are territorial and depend on nectar-containing flowers as their main energy source. In this study, we hypothesized that White-eared hummingbirds (*Hylocharis leucotis*), depending on the amount of energy (nectar) available in the environment, modify four aspects of their behavior (i.e., time spent for perching, foraging, and actively and passively defending territory), as well as territory size and response to intrusions into their territory. We monitored 30 individual territories during the winter flowering season at El Chico National Park, Mexico, and did not detect a significant effect of the energy available on time spent for perching or foraging, respectively. However, White-eared hummingbirds invested significantly more time in active and passive defense when the intrusion pressure was higher, and successful intrusions increased when the territories were bigger. Moreover, although territory size increased or decreased, a similar amount of energy therein was maintained throughout the duration of the study. Our results indicate that in this hummingbird species energy availability determines the size of their territories and the time spent on its defense.

Resumen. – La territorialidad es una estrategia de forrajeo costosa. Debido a ello, los animales territoriales deben garantizar que la energía dentro de sus territorios sea suficiente para sustentar los costos de su defensa. Los colibríes son territoriales y dependen del néctar que contienen las flores como fuente de energía principal. En este estudio, hipotetizamos que los colibríes zafiro oreja blanca (*Hylocharis leucotis*), dependiendo de la cantidad de energía (néctar) disponible en el ambiente, modifican cuatro aspectos de su conducta (i.e., tiempo dedicado a percha, forrajeo y defensa activa y pasiva del territorio), así como el tamaño de su territorio y su respuesta a las intromisiones en su territorio. Nosotros monitoreamos 30 territorios durante la temporada invernal de floración en el Parque Nacional El Chico, México, y no detectamos un efecto significativo de la energía disponible en el tiempo de percha ni de forrajeo. Sin embargo, el zafiro oreja blanca invirtió significativamente más tiempo en defensa activa y pasiva cuando la presión de los intrusos fue mayor, y las intromisiones exitosas aumentaron cuando los territorios fueron más grandes. Además, aunque el tamaño del territorio aumentó o decreció, una cantidad de energía similar fue mantenida en ellos a lo largo del estudio. Nuestros resultados indican que en esta especie de colibrí la disponibilidad de energía determina el tamaño de sus territorios y el tiempo dedicado a su defensa.

Key words: Foraging territories, hummingbird-plant interactions, hummingbird territoriality, *Hylocharis leucotis*, *Salvia elegans*, territory size, White-eared Hummingbird.

Handling editor: André Weller; **Receipt:** 11 September 2014; **First decision:** 30 October 2014; **Final acceptance:** 19 December 2014.

INTRODUCCIÓN

La territorialidad es la delimitación y defensa de un área por parte de un individuo contra coespecíficos y heteroespecíficos para obtener acceso exclusivo a los recursos ahí presentes (i.e., comida, parejas, sitios de anidación, sitios de apareamiento; Brown 1964, Araújo-Silva & Bessa 2010). El tamaño y forma de un territorio puede variar de acuerdo a su propósito y temporada en que está funcionando, así como de la cantidad y calidad de los recursos que contiene, o la geografía del sitio (Adams 2001). Se ha sugerido, que el tamaño del territorio refleja usualmente un compromiso entre los recursos que necesita el organismo, los costos de la defensa del área, la presión de depredación y las necesidades reproductivas del propietario del territorio (Ydenberg & Krebs 1987, Stamps 1994, López-Sepulcre & Kokko 2005). Estas características provocan que el tamaño de un territorio generalmente tienda a no ser más grande de lo que un individuo necesita para sobrevivir y reproducirse, debido particularmente al riesgo de daño físico y los costos en tiempo y energía que implica su defensa. Por ello, la calidad del territorio (desde el punto de vista energético) juega un papel crucial para su establecimiento.

Los colibríes han sido utilizados como modelos para estudiar diferentes aspectos de la territorialidad (Kodric-Brown & Brown 1978, Copenhaver & Ewald 1980, Pimm *et al.* 1985, Dearborn 1998), particularmente debido a la relación que existe entre su actividad conductual y la disponibilidad de su principal recurso alimenticio, el néctar floral. La defensa territorial en colibríes es una estrategia de forrajeo energéticamente costosa pues involucra persecuciones, vocalizaciones, des-

pliegues aéreos y ataques para expulsar intrusos fuera de los límites del territorio (Camfield 2006). Por lo anterior, se ha postulado la existencia de límites de abundancia floral dentro de los cuales los colibríes mantienen una estrategia de forrajeo territorial que compense los costos implicados en su defensa (Kodric-Brown & Brown 1978, Justino *et al.* 2012). La abundancia floral es una medida comúnmente usada en estudios de colibríes (e.g., Kodric-Brown & Brown 1978, Hixon *et al.* 1983, Ortiz-Pulido & Vargas-Licona 2008, Ortiz-Pulido & Lara 2012), que en combinación con estimados de energía contenida por flor en forma de néctar, permite estimar la energía producida en forma de néctar en un sitio. Como la abundancia de flores varía estacionalmente, incluso entre semanas en un mismo sitio (e.g., Pimm *et al.* 1985, Díaz-Valenzuela & Ortiz-Pulido 2011), es posible pensar que esta variación puede ser usada para determinar como la disponibilidad de néctar afecta la conducta de los colibríes.

Considerando lo anterior, hipotetizamos que los colibríes territoriales tratarán de mantener dentro de sus territorios la misma cantidad de energía en forma de néctar a lo largo de la época de floración, y que para lograrlo los colibríes modificarán su conducta y el tamaño de sus territorios. En el presente trabajo evaluamos esta hipótesis en una especie territorial ampliamente distribuida en ambientes templados de México (Lara-Rodríguez *et al.* 2012), el colibrí zafiro oreja blanca (*Hylocharis leucotis*), a través del seguimiento de la variación temporal de su conducta territorial, así como del tamaño de su territorio y de la energía en forma de néctar contenidas en ellos. Para lograrlo monitoreamos territorios de forrajeo establecidos por esta especie en el

Parque Nacional El Chico, México. El presente estudio se desarrolló durante la época invernal de floración de plantas visitadas por colibríes en la zona, la cual fue dividida en tres periodos. Estos periodos fueron definidos dependiendo de la abundancia floral (ver abajo). En dichos periodos cuantificamos (1) la cantidad de energía contenida en forma de néctar en los territorios de dicha especie, (2) calculamos el tamaño de los territorios y, finalmente, (3) evaluamos variación en la conducta territorial en estos periodos.

MÉTODO

El trabajo de campo se desarrolló en un bosque de oyamel localizado dentro del Parque Nacional el Chico (PNEC), en el estado de Hidalgo, México (98°43'52"W, 20°12'26"N; 2950–3030 m s.n.m.; CONANP 2005), durante los meses de enero a marzo del 2013. Las especies arbóreas más abundantes en el PNEC son *Abies religiosa*, *Pinus patula*, *P. montezumae*, *P. teocote* y *P. hartwegii* (Pinaceae). Durante estos meses pueden encontrarse en floración especies ornitófilas tales como *Salvia elegans* (Lamiaceae), *Senecio angulifolius* (Compositae), *Fuchsia microphylla* (Onagraceae), *Lonicera mexicana* (Caprifoliaceae) y *Lupinus angustifolius* (Fabaceae) (Arregui 2004). De éstas, la especie más abundante en la zona de estudio es *S. elegans*, cuya época de floración ocurre entre noviembre–abril. Martínez-García (2008) indica que esta especie es abundante de noviembre a enero (inicio de la época de floración), muy abundante durante febrero (mitad de la floración) y rara en marzo y abril (final de la floración). Por ello, para fines de nuestro estudio y considerando que *S. elegans* produce más del 50% de las flores ornitófilas disponibles en invierno (Martínez-García 2008) categorizamos a la floración invernal en inicio, mitad y final. La comunidad de colibríes del PNEC se compone de siete especies: colibrí oreja violeta (*Colibrí thalassius*), colibrí pico ancho (*Cyananthus latirostris*), zafiro oreja blanca (*Hylocharis leucotis*), colibrí garganta azul (*Lampornis clemenciae*), colibrí magnífico (*Eugenes fulgens*), zumbador cola ancha (*Selasphorus platycercus*) y zumbador rufo (*S. rufus*), siendo el zafiro oreja blanca la especie más abundante en la zona (Ortiz-Pulido *et al.* 2008). Durante cinco años de estudios en la zona no se ha registrado cortejo ni anidación de zafiro oreja blanca en el periodo de floración invernal (ROP, observ. pers.), por lo que asumimos que los resultados de nuestro estudio no han sido afectados por la conducta reproductiva de especie.

Durante el periodo de floración invernal en el PNEC (enero a marzo) se realizaron búsquedas diarias de posibles territorios del zafiro oreja blanca. Una vez ubicados, se observó y registró el momento de la floración invernal (i.e., inicio, mitad o final) y el comportamiento del colibrí propietario del territorio por una hora. Debido a la dificultad que representa marcar individualmente a los colibríes para identificarlos en campo, en este estudio, se consideró que era un mismo individuo aquel que usó los mismos sitios de percha y forrajeo durante la hora de observación, una aproximación usada en otros estudios (Camfield 2006).

Se consideró que el área observada era un territorio si el colibrí propietario cumplía los siguientes criterios: (1) permaneció dentro de los límites del territorio al menos el 50% del tiempo de observación, (2) forrajeó dentro del territorio y (3) defendió el territorio de intrusos, ya sea mediante persecuciones (defensa activa) o vocalizaciones (defensa pasiva). Cuando un territorio cumplía dichos criterios, se georeferenció la localización del mismo dentro PNEC con el propósito de no medir el mismo territorio varias veces.

Los límites de los territorios se establecieron mediante la ubicación espacial de los registros de actividad del colibrí (i.e., sitios de percha, forrajeo y defensa activa). Si bien, la

complejidad estructural del PNEC dificulta el seguimiento de los colibríes, el observador cambió de ubicación cuando fue necesario con el fin de obtener una estimación de los límites del territorio lo más certera posible. El área del territorio se calculó usando el método del polígono mínimo convexo (MCP) empleando el software Biotas™ 2.0 Alpha (Ecological Software Solutions LLC 2004).

En los territorios localizados se registró el tiempo que invirtió el colibrí en cada uno de los siguientes comportamientos: percha, forrajeo, defensa activa y pasiva. Cuando se observó un evento de intromisión de otro colibrí en el territorio se registró la especie y sexo del intruso. Se clasificó a los intrusos en exitosos y no exitosos. Los intrusos exitosos fueron los que lograron forrajear dentro del territorio (i.e., introducir el pico dentro de una flor), aunque posteriormente fueran expulsados de la zona. Por otro lado, los intrusos no exitosos fueron aquellos que fueron expulsados antes de lograr forrajear dentro del territorio (*sensu* Paton & Carpenter 1984). Aunque las interacciones agonísticas registradas usualmente implican vuelos largos y rápidos, la diferenciación entre el intruso y el dueño original del territorio pudo en todos los casos ser hecha, al tener identificado al dueño del territorio por pequeñas marcas específicas de su plumaje (e.g., longitud de su línea postocular).

Para estimar la energía necesaria para el establecimiento de un territorio se contabilizó el número de flores de todas las especies ornitófilas presentes dentro de cada territorio identificado. Posteriormente, el número total de flores de cada especie se multiplicó por la energía que produce una flor por día (Kj/día). Los estimados de producción diaria de energía fueron obtenidos de estudios previos para las plantas *S. elegans* = 0,0036 Kj/flor/día (Lara 2006) y *F. microphylla* = 0,0041 Kj/flor/día (Arizmendi 2001, Ortiz-Pulido & Lara 2012). Mientras que al no existir información para *S. angulifolius* su producción diaria fue

estimada en el sitio de estudio. Para ello, el néctar de 20 flores (provenientes de 20 plantas) fue removido usando capilares calibrados a 80 μ l. Las flores fueron inmediatamente embolsadas con tela de malla para evitar la remoción de néctar por polinizadores. Después de 24 horas se volvió a medir el volumen de néctar producido, mientras que la concentración de azúcar se determinó usando un refractómetro portátil (VEE GEE, modelo ABT-32). El estimado de producción energética diaria de *S. angulifolius* fue de 0,0044 \pm 0,00015 Kj/flor/día (media \pm 1 ee).

Para evaluar si existieron diferencias en los parámetros evaluados (i.e., tamaño del territorio, intromisiones y conducta territorial) se usó una MANOVA empleando como factor el periodo de floración invernal (con tres niveles: inicio, mitad y final de la floración). El uso de esta prueba permitió usar solo un análisis estadístico en vez de los más de 10 necesarios si hubiéramos ocupado ANOVA's, por lo que no fue necesario hacer modificaciones (e.g., corrección de Holm) sobre la significancia de P. Los datos de los parámetros evaluados se distribuyeron normalmente (en todos los casos $\chi^2 < 2,71$, $P > 0,05$). Cuando se encontraron diferencias significativas, se realizó una prueba de comparaciones múltiples de Tukey para determinar entre qué periodos se encontraron las diferencias. En todos los casos, salvo que se indique lo contrario, se indica media \pm 1 error estándar. De igual manera, en todos los casos se consideró un alfa de 0,05 para determinar diferencias entre periodos de la floración invernal.

RESULTADOS

Se monitorearon treinta territorios del zafiro oreja blanca (8 territorios al inicio, 15 a la mitad y 7 al final de la época de floración), de los cuales diecinueve pertenecieron a machos y once a hembras. El tamaño promedio de los territorios de forrajeo fue de 129,83 \pm 13,79

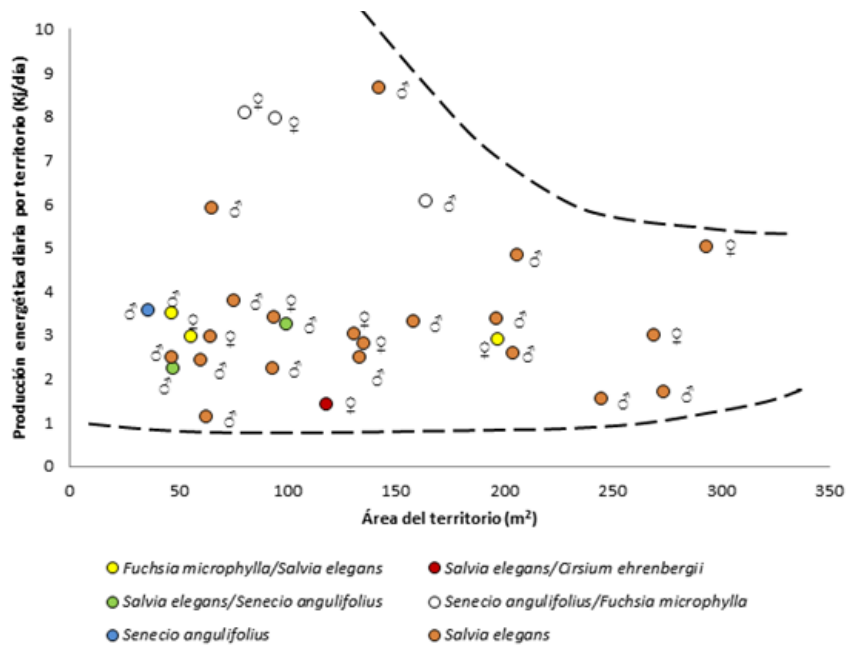


FIG. 1. Relación entre tamaño de territorios del zafiro oreja blanca y producción energética diaria en el mismo. Las líneas punteadas representan los umbrales energéticos dentro de los cuales el zafiro oreja blanca presentó un comportamiento territorial. Los colores de los puntos representan las combinaciones de especies de plantas ornitófilas dentro del territorio. Para cada punto se indica si el territorio pertenecía a un macho o una hembra.

m^2 , siendo el territorio más grande de $293,52 m^2$ y el más pequeño de $36,19 m^2$. El área promedio de territorio para machos fue de $124,19 \pm 17,04 m^2$, mientras que para hembras fue de $139,60 \pm 24,21 m^2$. No existieron diferencias significativas en el tamaño del territorio entre sexos ($F = 0,28$, $gl = 1, 29$, $P = 0,59$). Por esta razón, de aquí en adelante los datos de hembras y machos son analizados en conjunto.

La producción energética diaria de los territorios del zafiro oreja blanca varió en un rango de $1,12$ a $8,64$ Kj/día y tuvo un promedio de $3,94 \pm 0,45$ Kj/día (Fig. 1). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la energía producida por los territorios durante los tres periodos de floración invernal (Tabla 1), donde se obtuvo $3,52 \pm 0,68$ Kj/día, $4,83 \pm 0,77$ Kj/día y $2,54 \pm 0,26$ Kj/día, respectivamente para inicio,

mitad y final de la floración. Sin embargo, el tamaño de los territorios sí fue distinto entre estos periodos (Tabla 1, Fig. 2). Los territorios fueron significativamente más grandes al final de la época de floración invernal respecto a los territorios formados al inicio de la misma ($Q = 4,05$, $n = 9, 12$, $P = 0,02$).

Las variables conductuales medidas en este estudio, tomadas como conjunto, difieren significativamente entre distintos momentos de la floración invernal (inicio, mitad y final) (MANOVA, Tabla 1). Por ejemplo, el tiempo dedicado a la defensa del territorio varió entre los tres periodos de la floración invernal (Tabla 1, Fig. 3). El tiempo invertido en la defensa del territorio (activa y pasiva) fue significativamente mayor en la mitad de la floración que al inicio de ésta (Defensa activa inicio vs mitad $Q = 1,56$, $n = 9, 12$, $P = 0,02$;

TABLA 1. Resultados de ANOVA's parciales obtenidos con una ANOVA multivariada significativa (λ de Wilk = 0,174, $P = 0,001$, $p = 8$, $q = 27$). Se presenta el efecto de tres momentos (inicio, mitad y final) del periodo de floración invernal en nueve variables relacionadas con la territorialidad del colibrí zafiro oreja blanca. En todas las variables $gl = 2, 27$. El asterísco (*) indica varianza parcial multivariada.

Variable	F	P	n ^{2*}
Energía en el territorio	2,39	0,110	60,3
Tamaño territorio	3,43	0,047	53,9
Tiempo defensa activa	7,18	0,003	42,1
Tiempo defensa pasiva	4,28	0,024	59,2
Tiempo de percha	0,7	0,504	15,4
Tiempo forrajeo	0,81	0,454	28,7
Número de intromisiones totales	8,15	0,002	35,9
Número de intromisiones exitosas	4,29	0,024	58,7
Número de intromisiones NO exitosas	5,03	0,014	55,4

Defensa pasiva inicio vs mitad $Q = 3,75$, $n = 9, 12$, $P = 0,03$); además, se invirtió significativamente más tiempo en la defensa pasiva durante el periodo final que al inicio de la floración (inicio vs final $Q = 3,79$, $n = 9, 9$, $P = 0,03$).

Por otra parte, hubo variables que no presentaron diferencias significativas entre momentos de la floración invernal. Por ejemplo, aun cuando los colibríes invirtieron la mayor parte del tiempo en perchar y forrajear, el tiempo dedicado a dichas actividades no difirió significativamente entre los periodos de floración (Tabla 1, Fig. 3).

Los individuos que actuaron como intrusos fueron conespecíficos en su mayor parte (i.e., 84%), aunque se registraron también a colibrí oreja violeta, colibrí magnífico y colibrí lucifer (*Calothorax lucifer*). Hubo diferencias en el número de intromisiones en todas las categorías: totales, exitosas y no exitosas a lo largo de las etapas de la época de floración (Tabla 1, Fig. 4). El número total de intromisiones varió significativamente entre épocas de floración (Tabla 1), aumentando conforme avanzó la época de floración. Las intromisiones totales se incrementaron significativamente durante la mitad y el final de la época de floración en comparación con el inicio de la

misma (inicio vs mitad; $Q = 3,87$, $n = 9, 12$, $P = 0,02$, inicio vs final $Q = 6,08$, $n = 9, 9$, $P < 0,01$). El éxito de los intrusos al robar néctar también varió entre periodos (Tabla 1), siendo mayor al final comparado con el inicio y mitad de la época de floración (inicio vs final $Q = 4,29$, $n = 9, 9$, $P = 0,01$; mitad vs final $Q = 4,05$, $n = 12, 9$, $P = 0,02$). Por último, hubo diferencias estadísticas entre periodos de floración en cuanto a intromisiones no exitosas (Tabla 1). Más intrusos fueron expulsados durante la mitad de la floración que al inicio ($Q = 4,10$, $n = 12, 9$, $P = 0,01$; Fig. 4).

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos muestran que el tamaño de territorio, así como la defensa activa y pasiva de *H. leucotis*, están relacionados con la energía disponible en forma de néctar en el ambiente (Figs 1, 3). A continuación, discutiremos las principales implicaciones de esto, considerando para ello los datos de intromisiones en los territorios.

Tamaño del territorio. Nuestros resultados indican que el tamaño del territorio del zafiro oreja blanca varia entre periodos de floración,

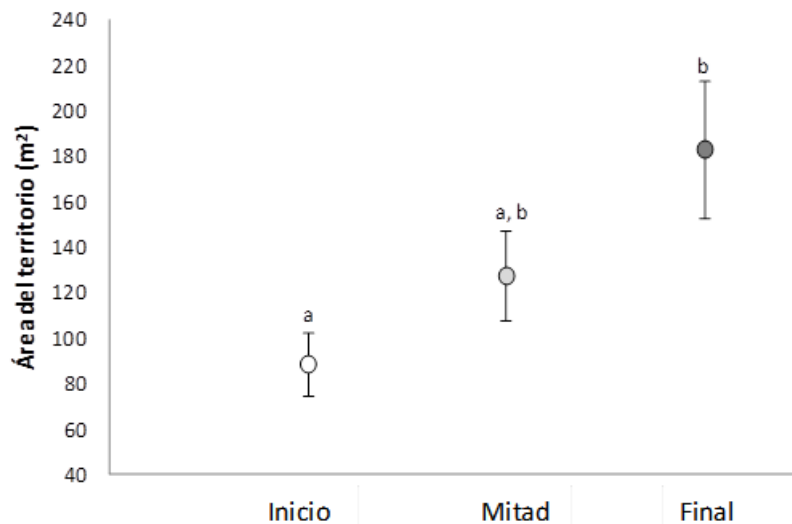


FIG. 2. Variación del tamaño de los territorios del zafiro oreja blanca durante tres momentos del periodo de floración invernala (inicio, mitad y final) en el Parque Nacional El Chico, México. Letras distintas entre tratamientos representan diferencias significativas. Los círculos representan la media y las barras un error estándar alrededor de la media.

incrementándose al disminuir la abundancia de néctar en el ambiente. También encontramos que la energía contenida en dichos territorios no varía entre periodos de floración. Esto nos indica que al incrementar el tamaño de su territorio, el zafiro oreja blanca puede mantener la misma disponibilidad de energía en él. Nuestros resultados son semejantes a los reportados por Kodric-Brown & Brown (1978) y Hixon *et al.* (1983) los cuales indican que al disminuir la cantidad de flores disponibles en los territorios del colibrí zumbador rufo éste responde incrementando el área que defiende. En el futuro sería interesante modificar experimentalmente la energía disponible en territorios de *H. leucotis*, para determinar si responde modificando el tamaño de su territorio.

Comportamiento. En este trabajo evaluamos también cómo cuatro conductas del zafiro oreja blanca son afectadas por la cantidad de energía disponible en el ambiente. Dos de

ellas, las defensas activa (i.e., persecuciones) y pasiva (i.e., vocalizaciones), fueron las únicas que se modificaron entre periodos de floración. En general, observamos que el tiempo dedicado a ambas defensas fue mayor durante la mitad y el final de la época de floración.

Lo anterior puede explicarse si consideramos que puede existir una relación entre el incremento de la cantidad de intromisiones, el tamaño del territorio y el tiempo invertido en la defensa del mismo. Esta relación ha sido reportada en otras investigaciones, por ejemplo Norton *et al.* (1982) determinan que la presión que pueden ejercer los intrusos sobre un territorio puede llegar a influenciar otras variables como el tamaño del territorio e incluso la permanencia del colibrí dueño en el área.

En el caso de defensa pasiva del territorio (i.e., vocalizaciones), Goldberg & Ewald (1991) postulan que la vocalización en colibríes puede tener el propósito de expulsión. En este caso la vocalización es un elemento

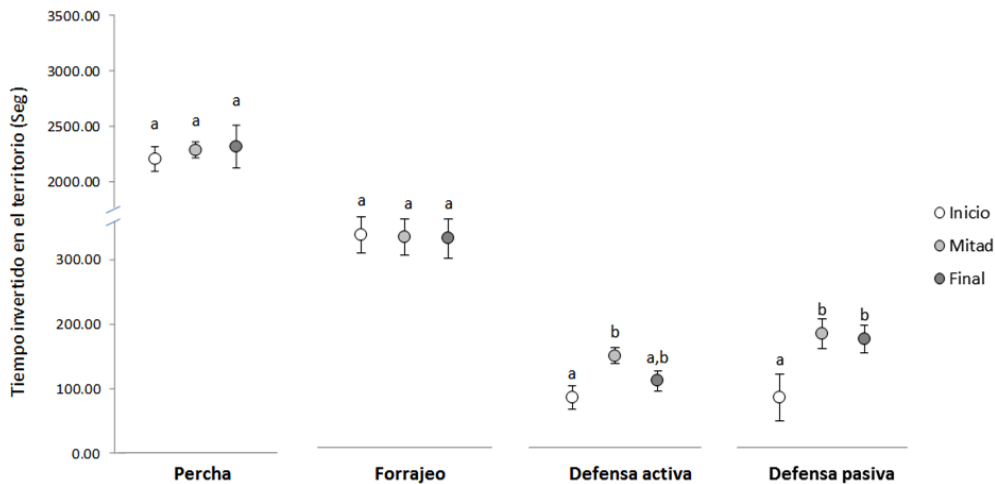


FIG. 3. Tiempo invertido en cuatro actividades (percha, forrajeo, defensa activa y defensa pasiva) por individuos del zafiro oreja blanca en los territorios de forrajeo evaluados durante tres momentos de la floración invernal en el Parque Nacional El Chico, México. El color del punto representa el periodo de floración. Letras distintas sobre las barras de un mismo comportamiento indican las diferencias estadísticamente significativas entre periodos.

defensivo que se emplea para expulsar a otros colibríes. Nuestros resultados sugieren que las vocalizaciones son usadas en el zafiro oreja blanca como una fuente de información relativa a la tenencia del territorio que va dirigida hacia el resto de la comunidad de colibríes, y que constituye un componente de la defensa del territorio.

Intrusiones en el territorio. El tamaño del territorio de los colibríes no solo es resultado de la disponibilidad de recursos, sino también de la presión de intrusos. En el último caso, se ha hipotetizado que el tamaño del territorio puede responder en parte a la presión que los intrusos ejercen sobre los límites del territorio al intentar robar néctar (Eberhard & Ewald 1994).

En el presente trabajo el éxito de los intrusos al robar néctar de los territorios se incrementó al final del periodo de floración invernal, justo cuando los territorios fueron

significativamente más grandes. Considerando esto, es factible pensar que en el zafiro oreja blanca 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 intrusiones sean exitosas en los territorios grandes que en los pequeños. Evidencia colateral de esto se ha encontrado en otros estudios. Por ejemplo, Paton & Carpenter (1984) registraron un mayor número de intrusiones exitosas en la periferia que en el núcleo del territorio. Por su parte Kodric-Brown & Brown (1978) reportaron que las hembras de zumbador rufo defendieron territorios más grandes que los machos, concluyendo que los machos defienden territorios más pequeños pues les permite invertir menos energía en la defensa y que ésta sea más exitosa. En nuestro caso el éxito de los intrusos al robar néctar de los territorios del

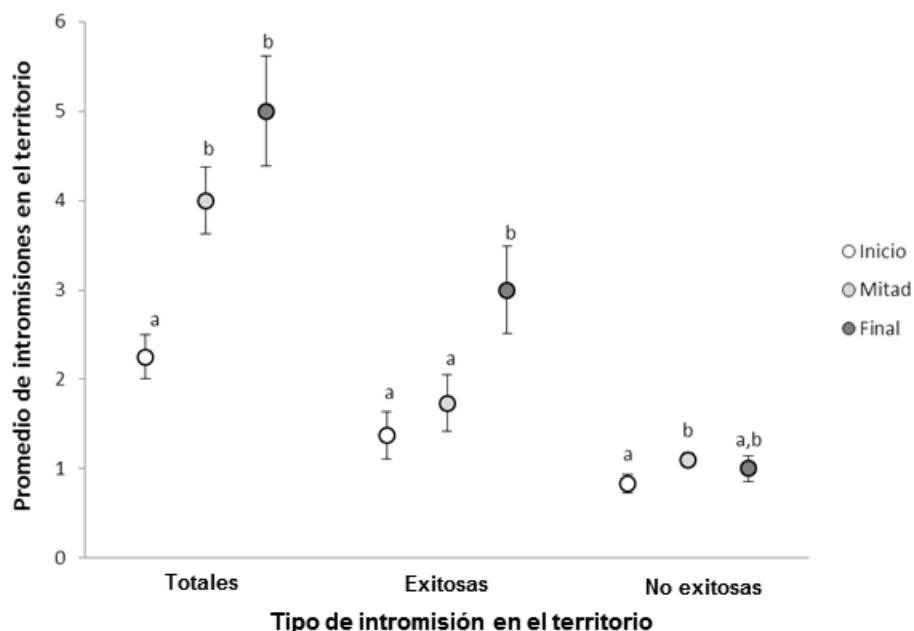


FIG. 4. Número de intrusiones totales, exitosas y no exitosas registradas en los territorios del zafiro oreja blanca durante la época de floración invernal en el Parque Nacional El Chico, México. Todo lo demás igual que en FIG. 3.

zafiro oreja blanca se incrementó cuando el tamaño de los territorios aumentó. Esto nos sugiere que en el caso del zafiro oreja blanca, cuando el néctar es abundante en el ambiente, conviene defender más un territorio pequeño que uno grande, mientras que si el néctar no es abundante, conviene más defender un territorio grande que uno pequeño, aun cuando parte del néctar sea robado por los intrusos. Esta hipótesis podría probarse experimentalmente en el futuro.

En conclusión, nuestros resultados indican que la energía disponible en forma de néctar en un territorio está relacionado con el tamaño del territorio y la conducta de defensa activa y pasiva del zafiro oreja blanca, pero no con el tiempo de percha ni de forrajeo. Aparentemente, el zafiro oreja blanca al modificar el tamaño de su territorio y sus conductas de expulsión de intrusos puede mantener el acceso a una cantidad constante de energía en

forma de néctar en su territorio, lo que le permiten sustentar sus necesidades energéticas diarias, a pesar de que la disponibilidad del néctar varíe estacionalmente en su ambiente.

AGRADECIMIENTOS

A Isabel Herrera por su apoyo en el trabajo de campo. A la dirección del PNEC por las facilidades para realizar el presente estudio. Al CONACyT por la beca otorgada a UML para estudios de maestría (26693). Al CONACyT y COCyTECH por el apoyo en infraestructura y equipo brindado mediante los proyectos 161702, “Mejoramiento y actualización de la infraestructura experimental para proporcionar soporte a los posgrados en Biodiversidad y Conservación de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo”, y 191908, “Biodiversidad del Estado de Hidalgo”.

REFERENCIAS

- Adams, E. S. 2001. Approaches to the study of territory size and shape. *Adv. Stud. Behav.* 32: 277–303.
- Araújo-Silva, L. E., & E. Bessa. 2010. Territorial behaviour and dominance hierarchy of *Anthracoceros nigricollis* Vieillot 1817 (Aves: Trochilidae) on food resources. *Rev. Bras. Ornitol.* 18: 89–96.
- Arizmendi, M. C. 2001. Multiple ecological interactions: nectar robbers and hummingbirds in a highland forest in Mexico. *Can. J. Zool.* 79: 997–1006.
- Arregui, A. L. 2004. ¿A qué nivel de la escala espacial seleccionan los colibríes su área de forrajeo? Tesis de maestría, Univ. Autónoma de Madrid, Madrid, España.
- Brown, J. L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bull.* 76: 160–169.
- Camfield, A. F. 2006. Resource value affects territorial defense by Broad-tailed and Rufous Hummingbirds. *J. Field Ornithol.* 77: 120–125.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2005. Programa de conservación y manejo del Parque Nacional el Chico. Dirección General de Manejo para la conservación, Gobierno de México, México, D.F.
- Copenhaver, C., & P. W. Ewald. 1980. Cost of territory establishment in hummingbirds. *Oecologia* 46: 155–160.
- Dearborn, D. C. 1998. Interspecific territoriality by a Rufous-Tailed Hummingbird (*Amazilia tzacatl*): effects of intruder size and resource value. *Biotropica* 30: 306–313.
- Díaz-Valenzuela, R., & R. Ortiz-Pulido. 2011. Effects of a snowstorm event on the interactions between plants and hummingbirds: fast recovery of spatio-temporal patterns. *Rev. Mex. Biodivers.* 82: 1243–1248.
- Ecological Software Solutions LLC. 2004. Biotas™ Version 1.03. Hegymagas, Hungary.
- Eberhard, J. R., & P. W. Ewald. 1994. Food availability, intrusion pressure and territory size: an experimental study of Anna's Hummingbirds (*Calypte anna*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 34: 11–18.
- Goldberg, T. L., & P. W. Ewald. 1991. Territorial song in the Anna's Hummingbird, *Calypte anna*: costs of attraction and benefits of deterrence. *Anim. Behav.* 42: 221–226.
- Hixon, M. A., F. L. Carpenter, & D. C. Paton. 1983. Territory area, flower density, and time budgeting in hummingbirds: an experimental and theoretical analysis. *Am. Nat.* 122: 366–391.
- Justino, D. G., P. K. Maruyama, & P. E. Oliveira. 2012. Floral resource availability and hummingbird territorial behavior on a Neotropical savanna shrub. *J. Ornithol.* 153: 189–197.
- Kodric-Brown, A., & J. H. Brown. 1978. Influence of economics, interspecific competition and sexual dimorphism on territoriality of migrant Rufous Hummingbirds. *Ecology* 59: 285–296.
- Lara, C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* 13: 23–29.
- Lara-Rodríguez, N. Z., R. Díaz-Valenzuela, V. Martínez-García, E. Mauricio-López, S. Anaíd-Díaz, O. I. Valle, A. D. Fisher-de León, C. Lara, & R. Ortiz-Pulido. 2012. Redes de interacción colibrí-planta del centro-este de México. *Rev. Mex. Biodivers.* 83: 569–577.
- Lopez-Sepulcre, A., & H. Kokko. 2005. Territorial defense, territory size, and population regulation. *Am. Nat.* 166: 318–329.
- Martínez-García, A. L. 2008. Disponibilidad floral de plantas ornitofílicas en cuatro tipos de vegetación del centro-sur de Hidalgo, México. Tesis de lic., Univ. Autónoma del Estado de Hidalgo. Pachuca, Hidalgo, México.
- Norton, E. M., P. Arcese & P. W. Ewald. 1982. Effect of intrusion pressure on territory size in black-chinned hummingbirds (*Archilochus alexandri*). *Auk* 99: 761–764.
- Ortiz-Pulido, R., E. Mauricio-López, V. Martínez-García, & J. Bravo. 2008. ¿Sabes quién vive en el Parque Nacional El Chico? Colibríes. UAEH, SEP y Dirección del Parque Nacional El Chico, Pachuca, Hidalgo, México.
- Ortiz-Pulido, R., & G. Vargas-Licona. 2008. Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores con escalamiento espacio-temporal. *Ornitol. Neotrop.* 19: 473–483.
- Ortiz-Pulido, R., & C. Lara. 2012. Is energy in nectar a good predictor of hummingbird activity at landscape scale? *Ital. J. Zool.* 79: 100–104.

- Paton, D. C., & F. L. Carpenter. 1984. Peripheral foraging by territorial Rufous Hummingbirds: defense by exploitation. *Ecology* 65: 1808–1819.
- Pimm, S. L., M. L. Rosenzweig, & W. Mitchell. 1985. Competition and food selection: field test of a theory. *Ecology* 66: 798–807.
- Powers, D. R., & T. McKee. 1994. The effect of food availability on time and energy expenditures of territorial and non-territorial hummingbirds. *Condor* 96: 1064–1075.
- Stamps, J. 1994. Territorial behavior: testing the assumptions. *Adv. Stud. Behav.* 23: 173–231.
- Ydenberg, R. C., & J. R. Krebs. 1987. The tradeoff between territorial defense and foraging in the Great Tit (*Parus major*). *Am. Zool.* 27: 337–346.

