



LA CALIDAD DEL NÉCTAR AFECTA LA CONDUCTA TERRITORIAL Y DE FORRAJEO EN HEMBRAS DEL COLIBRÍ LUCIFER (*CALOTHORAX LUCIFER*): UN EXPERIMENTO

Ubaldo Márquez-Luna^{1,2} · Carlos Lara² · Raúl Ortiz-Pulido¹

¹ Laboratorio 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.

² Laboratorio de Ecología de la Conducta, Centro de Investigación en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala, Km 10.5 Autopista Tlaxcala-San Martín Texmelucan, San Felipe Ixtacuixtla, C.P. 90120, Tlaxcala, México.

E-mail: Ubaldo Márquez-Luna · marquezubaldo@gmail.com

Resumen · Los colibríes para vivir dependen de la energía que les brinda el néctar floral, un recurso variable espacial y temporalmente. Por ello, deben recabar información sobre su cantidad y calidad en las flores que visitan. Esta información moldea la toma de decisiones durante el forrajeo en los colibríes. En el presente estudio analizamos el efecto de la exposición previa a una fuente de volumen constante de néctar pero de calidad variable, sobre el comportamiento de defensa contra intrusos durante el forrajeo de hembras del Colibrí Lucifer (*Calothorax lucifer*). Para probarlo realizamos experimentos de campo utilizando bebederos con tres calidades energéticas de néctar (baja, media y alta). Registramos la frecuencia de encuentros agonísticos contra intrusos a lo largo de treinta días de exposición a los bebederos y el éxito de forrajeo de los intrusos en los bebederos. A lo largo de los días la probabilidad de defensa aumentó en las hembras que establecieron territorios en torno a bebederos con néctar de media y alta calidad, pero disminuyó para los bebederos con néctar de baja calidad. Además, el número de intrusos no exitosos fue mayor en torno a los bebederos con néctar de media y alta calidad. Nuestros resultados sugieren que las hembras de *Calothorax lucifer* pueden modificar su conducta agonística y de forrajeo a lo largo del tiempo de acuerdo a la experiencia e información que reúnen sobre la calidad de los recursos presentes en el ambiente.

Abstract · Nectar quality affects foraging and territoriality in female Lucifer Hummingbirds (*Calothorax lucifer*): an experiment

Hummingbirds depend for survival on the energy contained in nectar, a resource that shows both spatial and temporal variation. Therefore, they should gather information on the quantity and quality of the flowers they visit, which should affect decision-making of hummingbirds during their foraging. In the present study, we analyzed the effect of prior exposure to a source of constant volume of nectar, but of varying quality (sugar concentration), on the territorial behavior against intruders of female Lucifer Hummingbirds (*Calothorax lucifer*) during foraging. We carried out field experiments using feeders containing three different qualities of nectar (low, medium, and high energy). We recorded the frequency of agonistic encounters with intruders over thirty days of exposure to the feeders and the foraging success of the intruders on feeders. Throughout the study the probability of defense against intruders increased in females, who established territories around nectar feeders with medium and high quality nectar, but decreased for those with territories around low quality nectar feeders. In addition, the number of unsuccessful intruders was greater around medium and high quality feeders. Our results suggest that females of *Calothorax lucifer* can modify their agonistic and foraging behavior throughout time in accordance to experience and gather information about the quality of resources present in the environment.

KEY WORDS: Agonistic behavior · *Calothorax lucifer* · Foraging decision · Hummingbird interactions · Learning · México · Nectar quality · Territoriality

INTRODUCCIÓN

La alta tasa metabólica y el pequeño tamaño corporal impiden a los colibríes (Aves: Trochiliformes) almacenar grandes cantidades de grasa a largo plazo (Cotton 2007). Debido a ello, dependen en gran medida de la energía

Receipt 22 September 2016 · First decision 19 January 2017 · Acceptance 8 June 2017 · Online publication 15 June 2017

Communicated by Kaspar Delhey © The Neotropical Ornithological Society

que obtienen del néctar floral. Sin embargo, su sobrevivencia se complica porque la calidad y disponibilidad de este recurso varía temporal y espacialmente (Corbet 2003, Ortiz-Pulido & Vargas-Licona 2008). Lo anterior promueve que los colibríes realicen movimientos de búsqueda asociados a los cambios de este recurso a través del día, e incluso desplazamientos migratorios, tanto altitudinales como latitudinales, para seguir la floración de las plantas de las cuales se alimentan (Montgomerie & Gass 1981, Díaz-Valenzuela & Ortiz-Pulido 2011).

En su búsqueda de néctar los colibríes deben recabar información en cada flor que visitan, la cual afectará la decisión de utilizar o no ese recurso en visitas subsecuentes (Bacon et al. 2010). Esta regla de decisión está basada en la naturaleza misma del recurso explotado. El néctar floral se encuentra contenido dentro de la corola, lo cual impide que los colibríes evalúen visualmente su volumen y calidad. Aunque se ha sugerido que la abundancia floral de un parche podría ser un estimador de la calidad energética del mismo (Justino et al. 2012), la concentración de azúcar en el néctar puede aumentar por la secreción de los nectarios o disminuir a causa del forrajeo de otros visitantes o la reabsorción de la planta; mientras que, el volumen de agua en el néctar puede aumentar por la humedad ambiental o disminuir por la evaporación (Corbet 2003).

Por todo lo arriba mencionado, la forma más directa de obtener información de recursos nuevos (i.e., no visitados previamente) es visitando las flores y probando el néctar que contienen (Valone 1992). De esta forma, los colibríes pueden evaluar los recursos presentes en el ambiente y recopilar información que utilizarán para decidir cuál les proporciona la mejor recompensa (Bacon et al. 2010). En este sentido, se ha comprobado experimentalmente que los colibríes tienen habilidades cognitivas y de aprendizaje que les permiten utilizar la información obtenida de los recursos nuevos e incorporarlos a su dieta; por ejemplo a través de la observación del forrajeo de conoespecíficos (Altshuler & Nunn 2001, Lara et al. 2009). Además, otras habilidades como el aprendizaje y memoria espacial han sido probadas en especies como el Zumbador Canelo (*Selasphorus rufus*) (Healy & Hurly 1995, Henderson et al. 2006), el Colibrí Austral (*Sephanoides sephanoides*) (González-Gómez et al. 2014), y el Zafiro Orejas Blancas (*Hylocharis leucotis*) (Pérez et al. 2011), los cuales son capaces de memorizar y recordar la ubicación de recursos alimenticios e incluso aprender cuando están disponibles. De esta manera, las capacidades de recopilar información sobre la calidad de los recursos en el ambiente junto con sus habilidades cognitivas pueden permitir a los colibríes modificar su conducta para maximizar su eficiencia de forrajeo mediante el establecimiento ya sea de una ruta de alimentación (*trapliners*) o un territorio de forrajeo dependiendo del tipo y disponibilidad de recursos presentes en el ambiente (Gill 1988, Dearborn 1998, Ohashi & Thomson 2009).

En colibríes las estrategias de forrajeo usualmente implican situaciones competitivas. Esta competencia en general se establece en base a los costos y beneficios de la explotación del recurso (Kodric-Brown & Brown 1978) y en las habilidades para reunir información del recurso y los competidores (Arnott & Elwood 2008). Por ello, en colibríes estas respuestas varían dependiendo de si los recursos explotados son o no defendidos. Cuando no lo son, la estrategia más utilizada es el establecimiento de rutas de forrajeo. Estas rutas o circuitos implican la visita secuenciada a diferentes localidades de alimentación (Ohashi & Thomson 2005). Los colibríes rutereros pueden decidir si ampliar el tiempo de visita entre cada flor para que aumente la cantidad de néctar disponible o regresar más frecuentemente a cada sitio para reducir la pérdida de néctar por el forrajeo de otros colibríes (Paton & Carpenter 1984, Gill 1988, Ohashi & Thomson 2005). Por el contrario, cuando el recurso es defendido, se espera que el territorio sea rentable para satisfacer los requerimientos básicos del propietario y recuperar la energía invertida en su defensa; si esto no ocurre se ha sugerido que la intensidad de defensa será disminuida hasta el abandono del territorio (Kodric-Brown & Brown 1978, Dearborn 1998, Justino et al. 2012). Lo anterior refuerza la idea de la existencia de umbrales energéticos dentro de los cuales los colibríes establecen y defienden territorios de forrajeo (Kodric-Brown & Brown 1978, Justino et al. 2012, Márquez-Luna et al. 2015).

Bajo estos escenarios, el desempeño en el forrajeo de un individuo parece estar determinado no solo por la calidad de los recursos explotados sino por la presencia de competidores. Sin embargo, ya sea que el recurso sea defendido o no, es necesario que el individuo acumule información sobre el recurso para moldear sus respuestas conductuales. Es por ello que en el presente estudio evaluamos el efecto de la exposición previa a fuentes de volumen constante de néctar (bebederos) y de calidad variable sobre el comportamiento de defensa de hembras del Colibrí Lucifer (*Calothorax lucifer*). Para ello usamos a colibríes en condiciones naturales expuestos a bebederos con distinta calidad de néctar y registramos la ocurrencia de eventos de defensa en torno a los bebederos a lo largo de los días. Con ello determinamos si las hembras de *C. lucifer* que establecen sus territorios en torno a bebederos de alta, media y baja calidad (1) presentan una respuesta de defensa distinta, y si (2) el tiempo de exposición a un recurso de calidad específica determina la probabilidad de defensa contra intrusos.

MÉTODOS

Sitio de estudio. El trabajo de campo se llevó a cabo durante treinta días seguidos del 22 de septiembre al 21 de octubre del 2012 en un matorral xerófilo ubicado en la periferia de la Ciudad de Pachuca, Hidalgo, México (20°09'28"–20°00'57"N, 98°46'00"–98°21'42"W, INE-GI 1998). En el área de estudio la

época de secas ocurre de septiembre a febrero (Díaz-Valenzuela 2008), y se eligió este periodo pues la probabilidad de precipitación es prácticamente nula por lo cual las condiciones abióticas se mantuvieron similares a lo largo del experimento. En el área de estudio han sido reportadas 11 especies de colibríes: Colibrí Lucifer (*Calothorax lucifer*; 2.9–3.5 g), Colibrí Orejas Violetas (*Colibri thalassinus*; 4.8–5.7 g), Colibrí Magnífico (*Eugenes fulgens*; 7.0–7.5 g), Colibrí Garganta Azul (*Lampornis clemenciae*; 6.5–8 g), Colibrí Garganta Rubí (*Archilochus colubris*; 3.0–3.3 g), Zumbador Cola Ancha (*Selasphorus platycercus*; 2.6–4.1 g), Zumbador Canelo (*S. rufus*; 2.9–3.9 g), Zumbador de Allen (*Selasphorus sasin*; 2.5–3.8 g), Colibrí Pico Ancho (*Cyananthus latirostris*; 3.2–4.4 g), Zafiro Orejas Blancas (*Hylocharis leucotis*; 3.2–3.6 g) y Zumbador Garganta Rayada (*Stellula calliope*; 2.3–4 g) (Díaz-Valenzuela 2008, Ortiz-Pulido et al. 2008, Ortiz-Pulido datos no publicados, masa corporal obtenida de Schuchmann 1999, nombres comunes obtenidos de Berlanga et al. 2015). De las cuales se ha observado a *S. platycercus*, *S. rufus* e *H. leucotis* establecer territorios de forrajeo en torno a parches florales (e.g., *Bouvardia ternifolia*, Rubiaceae; *Castilleja tenuiflora*, Scrophulariaceae) durante el pico de abundancia floral en la zona (i.e., julio; UM-L observ. pers.). El resto de las especies de colibríes forrajean sobre flores no defendidas o se alimentan de las flores de la periferia de los territorios. Las especies de gran tamaño corporal (*L. clemenciae*, *E. fulgens* y *C. thalassinus*) forrajean y defienden flores del género *Agave*, sin embargo, la baja abundancia de *Agaves* en el área de estudio hace muy poco frecuente esta conducta (UM-L observ. pers.). Durante nuestro estudio la especie más abundante fue *C. lucifer*.

Especie de estudio. *Calothorax lucifer* es una especie endémica de Norteamérica, se distribuye desde el sur de Estados Unidos hasta el sur de México (Arizmendi & Berlanga 2014). Esta especie utiliza un amplio rango altitudinal a lo largo del año (600–2500 m s.n.m.), anida en matorrales y hábitats semejantes (Howell & Webb 1995, Ortiz-Pulido & Martínez-García 2006). Su época de reproducción abarca de mayo a septiembre y posteriormente realiza movimientos migratorios altitudinales (Scott 1994). Se ha reportado que los machos de *C. lucifer* dominan a las hembras de su propia especie expulsándolas de sus territorios de forrajeo (Kuban et al. 1983) a pesar de que las hembras de esta especie suelen ser más grandes que los machos (Colwell 2000). Por otro lado, los machos migran al finalizar la época reproductiva (mayo–septiembre) y realizan este movimiento migratorio un mes antes que las hembras; periodo en el que las hembras y los machos jóvenes establecen y defienden territorios de forrajeo (Scott 1994). En el área de estudio este movimiento migratorio se encuentra asociado al final de la época de floración, la cual inicia en marzo y concluye en noviembre, siendo las especies florales más abundantes *Bouvardia ternifolia* y *Castilleja tenuiflora* (Díaz-Valenzuela

2008). El experimento de campo se desarrolló durante la etapa final de la época de floración para garantizar que los bebederos colocados en campo fueran el principal recurso alimenticio de los colibríes.

Diseño experimental. Los bebederos utilizados fueron contenedores comerciales de plástico con una capacidad de 200 ml. Cada bebedero presentó cuatro perchas, cada una próxima a una flor artificial de corola amarilla con un orificio a través del cual los colibríes tuvieron acceso al contenido del mismo. Cabe mencionar que en el área de estudio los colibríes no se alimentan de ninguna especie de planta con corola amarilla. Elegimos utilizar corolas de color amarillo para garantizar que los bebederos fueran un recurso nuevo y las preferencias de los colibríes por otras especies de plantas no afectaran los resultados del estudio. El néctar artificial contenido en los bebederos se realizó mezclando azúcar comercial (sacarina) y agua.

El néctar artificial tuvo tres calidades energéticas, las cuales fueron determinadas en base a la concentración de azúcar en el néctar producido por las plantas que se ha reportado utilizan los colibríes en la zona (en promedio 22%; Vargas-Licona 2010). De acuerdo a lo anterior, se consideró que el nivel de calidad intermedio del néctar tuviera una concentración de 20% de azúcar \pm 10% para los niveles energéticos bajo y alto. Lo anterior con el fin de brindar un gradiente energético a los colibríes. Considerando lo anterior, la calidad del néctar se presentó en las siguientes concentraciones: baja (10%), media (20%) y alta (30%). En la zona se ubicaron nueve bebederos en una cuadrícula de 300 x 300 m. Los bebederos se colocaron sobre postes de un metro de altura los cuales fueron enterrados en el suelo con una separación de al menos 100 m. Lo anterior se realizó para estandarizar la altura de todos los bebederos y así garantizar que la probabilidad de detección de todos los bebederos fuera similar, además de facilitar la observación de los bebederos en campo. Tres bebederos fueron asignados al azar a cada tratamiento energético. La distancia y altura de la posible percha natural más cercana a cada bebedero no varió significativamente entre bebederos (Kruskal-Wallis, $H = 1,42$, g.l. = 8, $P = 0,49$ para distancia y $H = 1,06$, g.l. = 8, $P = 0,58$ para altura), con lo cual se aseguró que las condiciones fueran lo más parecidas en torno a los bebederos y no afectaran la conducta de los colibríes.

Una vez que los bebederos fueron colocados en campo permanecieron en la misma posición y con la misma concentración de azúcar en el néctar a lo largo del experimento. Diariamente y antes de iniciar cada muestreo se sustituyó el néctar para evitar la proliferación de hongos y bacterias.

Registro conductual. El comportamiento de los colibríes se registró durante un periodo de 30 minutos por bebedero por día durante 30 días continuos.

Todos aquellos individuos que usaron repetidamente perchas específicas durante el estudio y que defendieran los bebederos fueron considerados como territoriales. Esta conducta del uso de perchas específicas ha sido previamente utilizada para identificar a individuos particulares durante eventos de defensa territorial (Camfield 2006, Márquez-Luna et al. 2015). Durante cada periodo de observación se registró la frecuencia con la cual los individuos territoriales defendían o no el bebedero contra otros colibríes intrusos que llegaron a visitarlo. En este estudio se consideró únicamente la defensa activa de los bebederos, es decir, las persecuciones o contacto contra colibríes intrusos. Lo anterior debido a que es la forma de defensa que demanda mayor gasto energético (Kodric-Brown & Brown 1978) y por lo tanto, es donde se podría evaluar de manera más clara el cambio conductual (asociado al costo-beneficio de la defensa de un territorio) derivado del tiempo de exposición a los bebederos. El orden de observación de los bebederos fue determinado al azar para evitar sesgos asociados a un muestreo sistemático (González-Gómez et al. 2011). El registro del comportamiento se realizó a una distancia de 5–8 metros de los bebederos utilizando binoculares 8 x 42 mm, iniciando las observaciones al amanecer y terminando 6–7 horas después.

Durante el periodo de observación se registraron las intromisiones a los territorios de las hembras de *C. lucifer*. Estas intromisiones fueron clasificadas como exitosas o no exitosas. Los intrusos exitosos fueron aquellos que lograron forrajear dentro del bebedero (i.e., introducir el pico dentro del bebedero), aunque posteriormente fueran expulsados del área. Por otro lado, los intrusos no exitosos fueron aquellos expulsados antes de lograr forrajear dentro del territorio (*sensu* Paton & Carpenter 1984).

Análisis estadísticos. Para analizar si la presencia de contiendas agonísticas en las hembras de *C. lucifer* está influenciada por el tiempo de exposición a bebederos y la calidad energética del néctar que contienen utilizamos un modelo lineal generalizado mixto. En el modelo se incluyeron como variables predictoras el tiempo de exposición a los bebederos (i.e., día 1 al 30) y la calidad del néctar con tres niveles (i.e., calidad baja, media y alta) y como variable de respuesta la presencia de contiendas agonísticas de las hembras de *C. lucifer*. Las conductas agonísticas en torno a los bebederos fueron codificadas como presencia de persecuciones (1) y ausencia de las mismas (0). Por lo cual usamos distribución binomial y función de enlace logit. Debido a la falta de independencia en las observaciones incluimos en el modelo la identidad de cada bebedero (i.e., 1–9) como un efecto aleatorio. Posteriormente realizamos una prueba de Tukey para detectar entre que tratamientos energéticos existieron diferencias significativas. La devianza residual indicó que los datos no presentaron sobredispersión. Para analizar si existieron diferencias en las intromisiones exitosas o no exitosas

entre los tratamientos energéticos realizamos pruebas de comparaciones múltiples de Kruskal-Wallis y en caso de encontrar diferencias utilizamos la prueba de Dunn para identificar entre que niveles existieron dichas diferencias. Los análisis estadísticos se realizaron en el programa R (R Core Team 2013) y el modelo lineal generalizado mixto mediante el paquete lme4 (Bates et al. 2015). Las pruebas de comparaciones múltiples se realizaron utilizando la función glht del paquete multcomp (Hothorn et al. 2008). Las gráficas se realizaron en el paquete ggplot2 (Wickham 2009).

RESULTADOS

A través del estudio los bebederos de todos los tipos de calidad de néctar fueron visitados y en todos ellos se registraron encuentros agonísticos entre los individuos territoriales e intrusos. Registramos 153 intromisiones a los territorios de hembras de *C. lucifer*, de las cuales 23 fueron exitosas y 127 resultaron no exitosas. No existieron diferencias significativas en el número de intromisiones exitosas entre los diferentes tratamientos energéticos (Kruskal-Wallis, $H = 3,741$, g.l. = 2, $P = 0,154$). Por el contrario, el número de intromisiones no exitosas (i.e., persecuciones a intrusos) difirió significativamente entre tratamientos energéticos (Kruskal-Wallis, $H = 36,951$, g.l. = 2, $P < 0,001$). Se registraron significativamente más persecuciones en torno a los bebederos con néctar de alta (prueba de Dunn, $Z = 5,510$, $P < 0,001$) y media calidad (prueba de Dunn, $Z = 4,977$, $P < 0,001$) respecto a los bebederos con baja concentración de azúcar en el néctar. Por otro lado, no se registraron diferencias significativas entre la cantidad de persecuciones registradas en torno a bebederos con néctar de media y alta calidad (prueba de Dunn, $Z = 0,533$, $P = 0,594$). La mayoría de estas interacciones agonísticas fueron intraespecíficas (104 encuentros), mientras que el resto fueron contra hembras y machos juveniles de *Selasphorus rufus* ($n = 9$) y *S. platycercus* ($n = 4$), machos de *Cyananthus latirostris* ($n = 5$), *Eugenes fulgens* ($n = 4$) y *Archilochus colubris* ($n = 1$).

La presencia de contiendas agonísticas cambió significativamente a lo largo de los días de exposición a los bebederos ($\chi^2 = 5,983$, g.l. = 1, $P < 0,001$; Figura 1) y en torno a los tratamientos energéticos ($\chi^2 = 7,596$, g.l. = 2, $P < 0,001$). Existieron diferencias significativas en la presencia de contiendas agonísticas entre bebederos de baja y alta calidad (Tukey = 4,287, g.l. = 2, $P < 0,001$; 30% vs 10%, Figura 1) y entre bebederos de baja y media calidad (Tukey = 3,963, g.l. = 2, $P < 0,001$; 20% vs 10%, Figura 1). Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas en la presencia de contiendas agonísticas entre bebederos de media y alta calidad (Tukey = 0,323, g.l. = 2, $P = 0,636$; 20% vs 30%, Figura 1). La identidad de los bebederos de cada nivel energético no tuvo efectos significativos en la presencia de contiendas agonísticas en torno a los bebederos ($\chi^2 = 0,055$, g.l. = 8, $P = 0,624$; Figura 1).

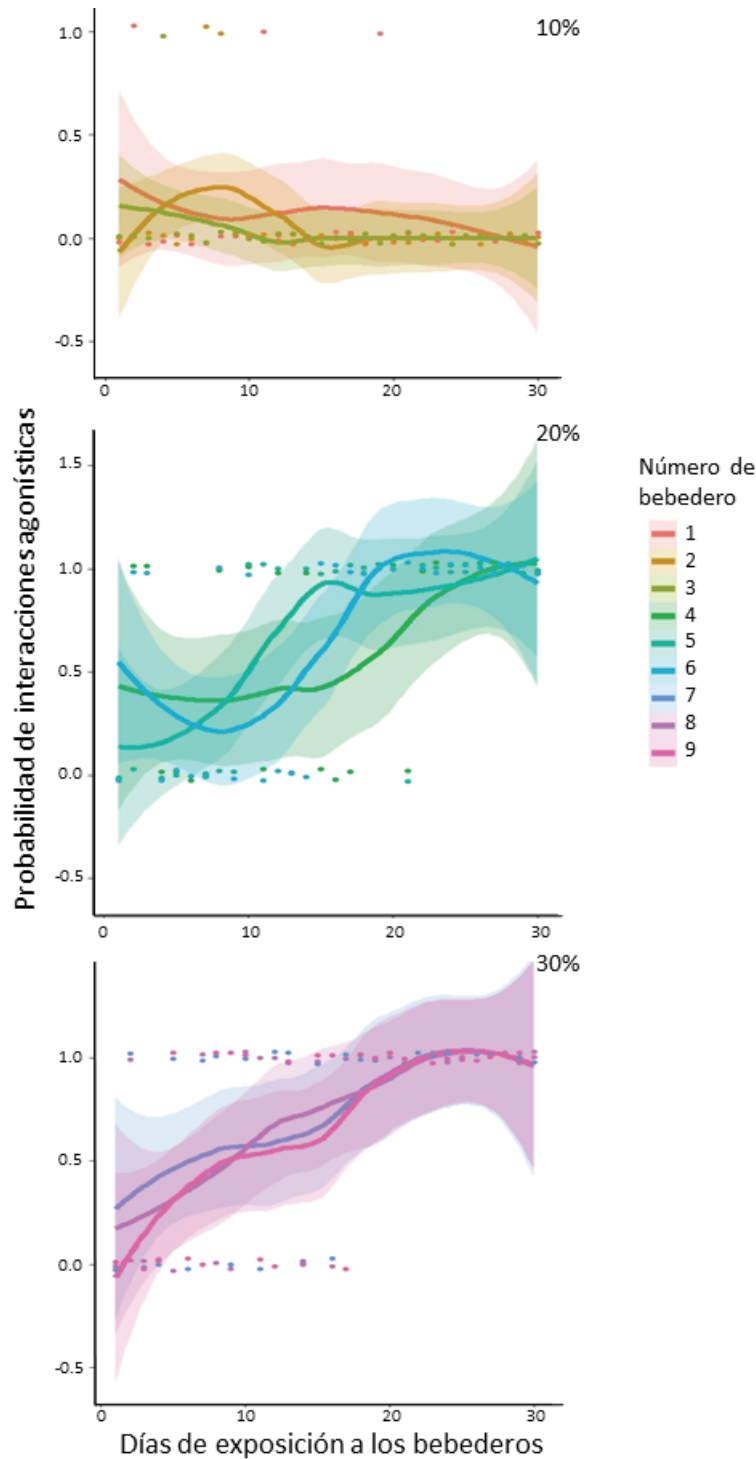


Figura 1. Encuentros agonísticos de las hembras de Colibrí Lucifer (*Calothorax lucifer*) a lo largo de treinta días de exposición a bebederos con concentraciones de azúcar baja (10%), media (20%) y alta (30%) en el néctar, en un matorral xerófilo de Pachuca, Hidalgo, México. Los puntos indican la ausencia (0) o presencia (1) de encuentros agonísticos. Las líneas de colores representan la probabilidad de ocurrencia de encuentros agonísticos estimada por el modelo lineal generalizado mixto en torno a los bebederos con concentraciones de azúcar baja (1, 2, 3), media (4, 5, 6) y alta (7, 8, 9) en el néctar. Las zonas sombreadas representan intervalos de confianza del 95%.

DISCUSIÓN

Los resultados del presente estudio sugieren que la experiencia que adquieren las hembras territoriales de *C. lucifer* al defender un recurso (en nuestro caso

bebederos con néctar) influye sobre su probabilidad de encuentros agonísticos y que esto está determinado por la calidad del néctar defendido. En nuestro trabajo registramos que al paso de los días las hembras territoriales en bebederos de néctar con baja

concentración de azúcar disminuyeron sus ataques contra intrusos hasta llegar a no defenderlos; por el contrario, la probabilidad de defensa fue en aumento en aquellas hembras que establecieron sus territorios en bebederos con néctar de media y alta concentración de azúcar.

El número de persecuciones de las hembras de *C. lucifer* hacia intrusos difirió entre los tratamientos energéticos, resultando mayor en torno a los bebederos con néctar de media y alta calidad. Posibles explicaciones a este patrón conductual implican la consideración del valor del recurso, la presión de los intrusos y la familiaridad entre el propietario del territorio y los intrusos. Se ha comprobado en diferentes estudios que los colibríes territoriales responden conductualmente a recursos con un alto valor energético incrementando la intensidad de su defensa (Dearborn 1998, Camfield 2006). El comportamiento territorial es una estrategia energéticamente costosa ya que el colibrí que monopoliza los recursos debe invertir energía en vigilar y expulsar a los intrusos, por lo cual, el recurso debe cubrir los gastos energéticos de su defensa (Brown 1964, Arnott & Elwood 2008). Bajo este contexto, la defensa de los bebederos con una concentración baja de azúcar en el néctar pudo resultar más costosa que el valor del propio recurso. Por otro lado, en torno a los bebederos de media y alta calidad que seguramente cubrían en mayor medida el gasto derivado de su defensa, se registraron más encuentros agonísticos al paso de los días.

Se ha encontrado que la presión que ejercen los intrusos aumenta en torno a recursos con mayor valor energético (Hixon et al. 1983). En el presente estudio los bebederos con néctar de baja, media y alta calidad estuvieron disponibles los treinta días de exposición. Debido a esto las hembras de *C. lucifer* y el resto de la comunidad de colibríes pudieron conocer la ubicación y calidad del néctar contenido en cada bebedero al visitarlo y probarlo. Lo anterior permitió a los individuos territoriales recabar información de cada bebedero y elegir cual defender. En el caso de los individuos no territoriales también pudieron recabar información de los mejores recursos durante los periodos de ausencia de las propietarias de los territorios de mayor calidad. Incluso individuos que establecieron territorios de forrajeo en torno a bebederos con néctar de calidad media pudieron aprovechar los momentos de ausencia de las propietarias de los bebederos de mayor calidad y actuar como intrusos en estos territorios aumentando la presión en torno a estos bebederos. Lo anterior pudo modificar la respuesta defensiva evaluada como la cantidad de encuentros registrados en torno a bebederos con media y alta calidad.

Marchesseault & Ewald (1991) postulan que la tasa de intrusión es influenciada por la familiaridad que tiene el intruso con el parche y con la conducta del propietario que lo defiende. Se ha reportado que los colibríes territoriales pasan tiempo fuera de los límites del área que defienden (Powers & McKee 1994). Estos periodos pueden ser aprovechados por

otros colibríes para robar néctar (Kuban et al. 1983). En nuestro estudio registramos que los individuos no territoriales de *C. lucifer* y otras especies llegaban a forrajear en los momentos donde la propietaria del territorio estaba fuera del mismo (i.e., intromisiones exitosas). Por ejemplo, *Eugenes fulgens* solo fue registrado forrajeando en bebederos de alta calidad y en ausencia de la propietaria del territorio. Esto tiene sentido si consideramos que el recurso se encontraba agregado dentro del bebedero, por lo cual era más difícil para los intrusos robar néctar en presencia de la propietaria del mismo (Marchesseault & Ewald 1991). Debido a lo mencionado anteriormente consideramos que en este estudio la mayor cantidad de persecuciones en torno a bebederos de media y alta calidad se debe a la información que lograron recabar los intrusos y los individuos territoriales acerca de la calidad del néctar de cada bebedero aumentando así la presión sobre los mejores recursos y con esto la frecuencia de persecuciones a intrusos, es decir la inversión de energía en la defensa de los bebederos.

Nuestros resultados indican que el tiempo de exposición a los bebederos de baja, media y alta calidad influyó en la probabilidad de que las hembras de *C. lucifer* tuvieran encuentros agonísticos contra intrusos. Una explicación a este comportamiento implica que las hembras territoriales requieren un tiempo determinado para acumular información sobre la rentabilidad del recurso para ser defendido. De esta manera, aunque la cantidad de cosecha en los bebederos fue ilimitada dado el continuo rellenado, su calidad también fue constante. Así, individuos defendiendo un recurso ilimitado en cantidad pero energéticamente pobre como los bebederos de baja calidad, requirieron varios días para presentar una disminución en la probabilidad de su defensa, ya que comenzaron a ser energéticamente poco redituables. Algo contrario ocurrió con las hembras territoriales expuestas a los bebederos de media y alta calidad, puesto que hicieron una mayor inversión en defensa pues su rentabilidad fue más predecible con el paso del tiempo. El comportamiento territorial es una estrategia energéticamente costosa ya que el colibrí que monopoliza los recursos debe invertir energía extra en expulsar a los competidores, por lo cual, el recurso debe ser defendible (Gass & Sutherland 1985). Un recurso será defendible si el gasto energético ocupado en defenderlo es cubierto por la energía que se gana al hacerlo (Brown 1964).

Muchos estudios han demostrado que los animales no cuentan con toda la información acerca de su ambiente. Para adquirir esta información los animales deben gastar energía y tiempo. A menudo, este costo ha sido discutido en términos de muestreo del ambiente (Krebs et al. 1978, Stephens & Charnov 1982, Lima 1985). Bajo este contexto, en el presente estudio el costo de la carencia de una información suficiente es encontrado en la inhabilidad de las hembras territoriales defendiendo bebederos de baja calidad, para disminuir el ataque contra intrusos durante los primeros días de exposición a este tipo de bebe-

deros. De esta manera, el costo es representado por el tiempo y energía sacrificados pero no compensados por el néctar obtenido.

Los animales viven en un mundo variable, y esta heterogeneidad puede implicar problemas para aquellos individuos que toman decisiones tales como dónde, cuándo y qué comer, pues introduce el factor incertidumbre. Esta falta de certeza incrementa la necesidad de capacidades que permitan a los individuos forrajeadores obtener información del ambiente. Por ello, los forrajeadores deberían de ser capaces de estimar la calidad de los recursos que explotan, sobre todo si estos están distribuidos de una forma dispersa y en parches, como el recurso néctar (Pyke 1978, Valone 1992). Inicialmente, esta información es obtenida a través del proceso de muestreo (Iwasa et al. 1981, Ydenberg 1984), y la experiencia previa a la explotación del parche. Esta información previa a explotar una fuente de energía permite a los individuos el control de un parche independientemente del proceso de muestreo (Valone 2006). Tres fuentes de información previa han sido sugeridas, ellas incluyen (1) que el forrajeador aprenda la distribución del tipo de recursos a explotar (los que siguen este patrón son conocidos como forrajeadores Bayesianos), (2) que obtenga una estimación del parche a través de una capacidad sensorial tal como el sabor, olor o apariencia del recurso, o (3) que recuerde los parches cuya calidad es temporalmente predecible (forrajeadores predictivos) (McNamara & Houston 1980). En nuestro estudio, hemos mostrado que las hembras de *C. lucifer* tienen un cambio entre ambos tipos de forrajeo a través del estudio. De esta manera, en los primeros días de exposición a los bebederos, las hembras territoriales se comportaron como forrajeadores Bayesianos, los cuales pueden sobre-estimar la calidad de parches relativamente pobres y subestimar la calidad de los parches ricos. Esto se refleja en una alta probabilidad de defensa entre los tres tipos de bebederos en los primeros días de exposición, denotando una inversión similar en esta conducta. Sin embargo, conforme pasaron los días de exposición las hembras en todos los tipos de bebederos se comportan como forrajeadores predictivos, pues fueron capaces de moldear la inversión en defensa con respecto a la calidad del recurso explotado.

Se debe considerar que los resultados del presente estudio se obtuvieron en un momento específico del año, donde la población de *C. lucifer* en el área de estudio está compuesta principalmente por hembras y algunos individuos jóvenes. La territorialidad en hembras de colibríes suele estar relacionada a la época reproductiva y la defensa de los nidos. Sin embargo, aunque es menos frecuente, existen reportes de hembras de diferentes especies que establecen y defienden territorios de forrajeo (Wolf 1975, Kodric-Brown & Brown 1978). En este estudio las hembras de *C. lucifer* solo establecieron territorios de forrajeo en un breve periodo de tiempo justo al final de la época reproductiva, la cual en el área de estudio

coincide con el final de la floración. El presente estudio se realizó bajo este contexto para garantizar que los bebederos fueran el principal recurso en el área. Sin embargo, consideramos que los resultados obtenidos no cambiarían significativamente por la inclusión de los machos de *C. lucifer*. Simplemente las hembras serían relegadas a defender territorios de menor calidad energética o actuar como intrusos (Kodric-Brown & Brown 1978).

Finalmente, los resultados del presente estudio podrían tener efectos sobre el flujo de polen y la reproducción de las plantas en sistemas naturales. En torno a bebederos con mayor calidad energética se registró un mayor número de persecuciones en contra de intrusos. Si se extrapola esta tendencia a un territorio natural, el parche floral defendido sería propenso a recibir mayor cantidad de su propio polen. Este patrón se ha reportado en sistemas naturales donde el establecimiento y defensa de territorios de forrajeo puede reducir el éxito reproductivo de las plantas al promover la auto polinización (Justin et al. 2012, Maruyama et al. 2016). Por este motivo, pautas conductuales como los periodos de ausencia del propietario del territorio o factores como la presión de los intrusos favorecen la polinización cruzada. En este experimento, el éxito de los intrusos al forrajear del bebedero fue bajo (i.e., 23 intromisiones exitosas vs 127 no exitosas). Sin embargo, se debe considerar que el bebedero representa una agregación de recursos que no ocurre en la naturaleza y que en ambientes naturales los intrusos regularmente pueden forrajear en la periferia de los parches florales defendidos (Paton & Carpenter 1984).

En resumen, nuestros resultados indican que las hembras de *C. lucifer* pueden modificar su conducta agonística y de forrajeo de acuerdo a la experiencia e información que reúnen de los recursos presentes en el ambiente a lo largo del tiempo. Esto podría permitirles explotar eficientemente un recurso tan variable espacial, temporal y energéticamente como el néctar.

AGRADECIMIENTOS

A Isabel Herrera Juárez por su ayuda durante el trabajo de campo. A Pietro Maruyama y un revisor anónimo por sus comentarios que ayudaron a mejorar la versión final del escrito. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada a UM-L para estudios de Maestría (número de becario = 266931, beca = 329353) y Doctorado (beca = 425674).

REFERENCIAS

- Arnott, G & RW Elwood (2008) Information gathering and decision making about resource value in animal contest. *Animal Behaviour* 76: 529–542.
- Altshuler, DL & AM Nunn (2001) Observational learning in Hummingbirds. *The Auk* 118: 795–799.

- Bacon, IE, TA Hurly & S Healy (2010) Both the past and the present affect risk-sensitive decisions of foraging Rufous Hummingbirds. *Behavioral Ecology* 21: 626–632.
- Bates, D, M Maechler, B Bolker & S Walker (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67(1): 1–48. doi:10.18637/jss.v067.i01
- Berlanga, H, H Gómez de Silva, VM Vargas-Canales, V Rodríguez-Contreras, LA Sánchez-González, R Ortega-Álvarez & R Calderón-Parra (2015) *Aves de México: Lista actualizada de especies y nombres comunes*. CONABIO, D.F., México.
- Brown, JL (1964) The evolution of diversity in avian territorial systems. *The Wilson Bulletin* 76: 160–169.
- Camfield, AF (2006) Resource value affects territorial defense by Broad-tailed and Rufous Hummingbirds. *Journal of Field Ornithology* 77: 120–125.
- Colwell, RK (2000) Rensch's rule crosses the line: convergent allometry of sexual size dimorphism in hummingbirds and flower mites. *The American Naturalist* 156: 495–510.
- Corbet, SA (2003) Nectar sugar content: estimating standing crop and secretion rate in the field. *Apidologie* 34: 1–10.
- Cotton, PA (2007) Seasonal resource tracking by Amazonian hummingbirds. *Ibis* 149: 135–142.
- Dearborn, DC (1998) Interspecific territoriality by a Rufous-tailed Hummingbird (*Amazilia tzacatl*): effects of intruder size and resource value. *Biotropica* 30: 306–313.
- Díaz-Valenzuela, R (2008) *Análisis descriptivo del sistema colibrí-planta, en tres niveles de las escalas espacial, temporal y en la jerarquía ecológica en un paisaje mexicano*. Memoria para obtener Diploma de Estudios Avanzados. Univ. de Alicante, Alicante, España.
- 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. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 1243–1248.
- Gass, CL & GD Sutherland (1985) Specialization by territorial hummingbirds on experimentally enriched patches of flowers: energetic profitability and learning. *Canadian Journal of Zoology* 63: 2125–2133.
- Gill, FB (1988). Trapline foraging by hermit hummingbirds: competition for an undefended, renewable resource. *Ecology* 69: 1933–1942.
- González-Gómez, PL, F Bozinovic & RA Vásquez (2011) Elements of episodic-like memory in free-living hummingbirds, energetic consequences. *Animal Behaviour* 81: 1257–1262.
- González-Gómez, PL., N Madrid-Lopez, JE Salazar, R Suárez, P Razeto-Barry, J Mpodozis, F Bozinovic & RA Vásquez (2014) Cognitive ecology in hummingbirds: The role of sexual dimorphism and its anatomical correlates on memory. *PLOS ONE* 9(3): e90165.
- Healy, SD & TA Hurly (1995) Spatial memory in Rufous Hummingbirds (*Selasphorus rufus*): a field test. *Animal Learning & Behavior* 23: 63–68.
- Healy, SD & TA Hurly (2013) What hummingbirds can tell us about cognition in the wild. *Comparative Cognition & Behavior Reviews* 8: 13–28.
- Henderson, J, TA Hurly, M Bateson & SD Healy (2006) Timing in free-living Rufous Hummingbirds, *Selasphorus rufus*. *Current Biology* 16: 512–515.
- Hixon, MA, FL Carpenter & DC Paton (1983) Territory area, flower density, and time budgeting in hummingbirds: an experimental and theoretical analysis. *The American Naturalist* 122: 366–391.
- Hothorn, T, F Bretz & P Westfall (2008) Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal* 50: 346–363.
- Howell, SNG & S Webb (1995) *A guide to the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford Univ. Press, New York, New York, USA.
- INEGI (1998) *Cartografía del Estado de Hidalgo, México*. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática, Pachuca, Hidalgo, México.
- Iwasa, Y, M Higashi & N Yamamura (1981) Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy. *American Naturalist* 117: 710–723.
- Justino, DG, PK Maruyama & PE Oliveira (2012) Floral resource availability and hummingbird territorial behaviour on a Neotropical savanna shrub. *Journal of Ornithology* 153: 189–197.
- Kodric-Brown, A & JH Brown (1978) Influence of economics, interspecific competition and sexual dimorphism on territoriality of migrant Rufous Hummingbirds. *Ecology* 59: 285–296.
- Krebs, JR, A Kacelnik & P Taylor (1978) Test of optimal sampling by foraging Great Tits. *Nature* 275: 27–31.
- Kuban, JF, J Lawley & RL Neill (1983) The partitioning of flowering century plants by Black-Chinned and Lucifer Hummingbirds. *The Southwestern Naturalist* 28: 143–148.
- Lara, C, JM González & R Hudson (2009) Observational learning in the White-Eared Hummingbird (*Hylocharis leucotis*): experimental evidence. *Ethology* 115: 872–878.
- Lima, SL (1985) Sampling behavior of Starlings in simple patchy environments. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 16: 135–142.
- Marchesseault, L & PW Ewald (1991) Effect of territory quality on intrusion rate in nonbreeding hummingbirds. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 28: 305–308.
- Márquez-Luna, U, C Lara & R Ortiz-Pulido (2015) La conducta territorial del Zafiro Oreja Blanca (*Hylocharis leucotis*) es afectada por la disponibilidad de energía. *Ornitología Neotropical* 26: 13–23.
- Maruyama, PK, DG Justino & PE Oliveira (2016) Does intraspecific behavioural variation of pollinator species influence pollination? A quantitative study with hummingbirds and a Neotropical shrub. *Plant Biology* 18: 913–919.
- McNamara, J & A Houston (1980) The application of statistical decision theory to animal behaviour. *Journal of Theoretical Biology* 85: 673–690.
- Montgomerie, RD & CL Gass (1981) Energy limitation of hummingbird population in tropical and temperate communities. *Oecologia* 50: 162–165.
- Ohashi, K & JD Thomson (2005) Efficient harvesting of renewing resources. *Behavioral Ecology* 16: 592–605.
- Ohashi, K & JD Thomson (2009) Trapline foraging by pollinators: its ontogeny, economics and possible consequences for plants. *Annals of Botany* 103: 1365–1378.
- Ortiz-Pulido, R, E Mauricio-Lopez, V Martínez-García & J Bravo-Cadena (2008) ¿Sabes quien vive en el Parque Nacional El Chico? Colibríes. Univ. Autónoma del Estado de Hidalgo/ Secretaría de Educación Pública Hidalgo/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. *Ornitología Neotropical* 19: 473–483.
- Ortiz-Pulido, R & V Martínez-García (2006) A female Lucifer Hummingbird (*Calothorax lucifer*) with iridescent chin feathers. *Journal of Field Ornithology* 77: 71–73.
- Paton, DC & FL Carpenter (1984) Peripheral foraging by territorial Rufous Hummingbirds: defense by exploitation. *Ecology* 65: 808–1819.
- Pérez, G, C Lara, J Viccon-Pale & M Signoret-Poillon (2011) Memory for location and visual cues in White-eared Hummingbirds *Hylocharis leucotis*. *Current Zoology* 57: 468–476.

- Powers, DR & T McKee (1994) The effect of food availability on time and energy expenditures of territorial and non-territorial hummingbirds. *The Condor* 96: 1064–1075.
- Pyke, GH (1978) Optimal foraging in hummingbirds: testing the marginal value theorem. *American Zoologist* 18: 739–752.
- R Core Team (2013) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from <https://www.R-project.org>.
- Scott, PE (1994) Lucifer Hummingbird (*Calothorax lucifer*). En Rodewald, PG (ed). *Birds of North America*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York, USA.
- Schuchmann, KL (1999) Family Trochilidae (hummingbirds). Pp 468–535 en del Hoyo, J, A Elliott & J Sargatal (eds). *Handbook of birds of the world. Volume 5: Barn-owls to hummingbirds*. Lynx Edicions, Barcelona, España.
- Stephens, DW & EL Charnov (1982) Optimal foraging: some simple stochastic models. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 10: 251–263.
- Valone, TJ (1992) Information for patch assessment: a field investigation with Black-chinned Hummingbirds. *Behavioural Ecology* 3: 211–222.
- Valone, TJ (2006) Are animals capable of Bayesian updating? An empirical review. *Oikos* 112: 252–259.
- Vargas-Licona, G (2010) *Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores con escalamiento espacio-temporal*. Tesis de lic., Univ. Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, México.
- Wickham, H (2009) *Ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer, New York, New York, USA.
- Wolf, LL (1975) Female territoriality in the Purple-throated-Carib. *The Auk* 3: 511–522.
- Ydenberg, RC (1984) Great Tits and giving-up times: decision rules for leaving patches. *Behaviour* 90: 1–24.

