



UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA

**Relaciones de dominancia interespecífica en colibríes (Aves,
Trochilidae) asociados a comederos artificiales**

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO

Presentado ante la ilustre
Universidad Central de Venezuela
por la Br. Ana Melisa Fernandes Fernandes
como requisito parcial para optar al título
de Licenciada en Biología.

Tutor: Jorge Luis Pérez Emán

Caracas, febrero 2018

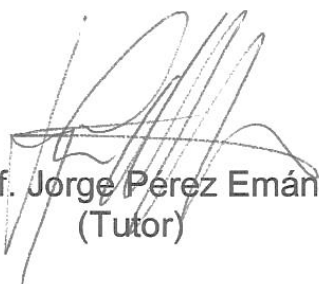
DEL EXAMEN PÚBLICO Y SOLEMNE DEL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO
DE LA BACHILLER ANA MELISA FERNANDES

Quienes suscribimos, miembros del jurado evaluador designado por el Consejo de la Escuela de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela, para examinar el trabajo especial de grado de la bachiller Ana Melisa Fernandes, portadora de la cédula de identidad V- 21377838, titulado:

“Relaciones de dominancia interespecífica en colibríes (Aves, Trochilidae) asociados a comederos artificiales.”

Considerando que dicho trabajo cumple con los requisitos exigidos en los reglamentos respectivos para optar al título de Licenciada en Biología, lo declaramos **APROBADO**.

Para dar fe de ello se levanta la presente acta en Caracas, a los veinte (20) días del mes de febrero del año dos mil dieciocho (2018), dejando constancia de ello los miembros del jurado.



Prof. Jorge Pérez Emán
(Tutor)



Prof. Diego Griffón
(Jurado)



Prof. Cristina Sainz
(Jurado)

Índice de contenidos

AGRADECIMIENTOS	1
RESUMEN.....	2
INTRODUCCIÓN.....	3
ANTECEDENTES.....	8
OBJETIVOS.....	15
MÉTODOS	16
Área de estudio.....	16
Composición y abundancia de especies de colibríes.....	19
Registro de las interacciones.....	19
Jerarquías de dominancia entre especies de colibríes y su transitividad.....	22
Redes de interacción como descriptor de interacciones entre especies.....	25
Efecto del peso corporal en las relaciones de dominancia.....	28
RESULTADOS	31
DISCUSIÓN	49
CONCLUSIONES	58
BIBLIOGRAFÍA.....	59
APÉNDICES.....	68

Índice de figuras

Fig. 1. Tipos de jerarquías de dominancia.....	5
Fig. 2. Ubicación geográfica de las tres localidades de estudio	17
Fig. 3. Diagrama de las tres localidades muestreadas en este estudio	17
Fig. 4: Esquema de algunas conductas observadas ante una posible amenaza de ataque.	37
Fig. 5: Correlación positiva entre el tiempo total de alimentación y el número total de interacciones agresivas.....	38
Fig. 6: Proporción de interacciones neutras entre pares de especies de colibríes que usan comederos.....	43
Fig. 7: Redes de interacciones agresivas entre especies de colibríes en las tres localidades de estudio durante el mes de febrero.....	46
Fig. 8: Redes de interacciones agresivas entre especies de colibríes en las tres localidades de estudio durante el mes de febrero.....	47
Fig. 9: Efecto del peso corporal sobre la dominancia en la matriz general, con información de la distancia genética entre las especies	48

Índice de tablas

Tabla 1. Abundancia de las especies de colibríes en cada localidad y mes.....	32
Tabla 2. Interacciones inter e intraespecíficas entre colibríes observadas en cada localidad y mes.....	33
Tabla 3. Interacciones intra e interespecíficas ganadas de todas las localidades y meses entre machos y hembras de tres especies de colibríes con dimorfismo sexual evidente....	33
Tabla 4. Matrices de interacción de los colibríes en los jardines Topotepuy para el mes de febrero y mayo.....	34
Tabla 5. Matrices de interacción de los colibríes en la casa de Tomás para el mes de febrero y mayo	35
Tabla 6. Matrices de interacción de los colibríes en la casa de Enma para el mes de febrero y mayo	36
Tabla 7. Índices de dominancia, linealidad de Landau y de transitividad para cada localidad en cada mes	41
Tabla 8. Índices de dominancia, linealidad de Landau y de transitividad para la matriz general	42
Tabla 9. Índices de dominancia, linealidad de Landau y de transitividad calculadas a partir de las redes de especies en común para cada localidad en cada mes	42
Tabla 10. Índices de densidad y reciprocidad asociados a los índices para cada localidad por mes y la matriz general	44
Tabla 11. Índices asociados a las redes de interacción. Índice de intermediación y el grado de cada nodo.	45

Índice de Apéndices

Apéndice 1. Listado de especies de colibríes presentes en las tres localidades y su peso.....	68
Apéndice 2. Descripción de conductas asociadas a comederos artificiales	69
Apéndice 3. Proporción de las interacciones neutras en cada especie, señalando las especies con las que tuvo estas interacciones en cada localidad y mes.....	73
Apéndice 4. Correlación entre tiempo alimentándose y el número de interacciones agresivas entre las especies de colibríes en cada localidad y mes.....	76
Apéndice 5. Red global de interacciones agresivas entre especies de colibríes	79
Apéndice 6: Índices de densidad y reciprocidad asociados a los índices para las redes de especies en común para cada localidad por mes y la matriz general.....	80
Apéndice 7: Índices de intermediación (B) y el grado de cada nodo (D) para las redes de especies en común para cada localidad por mes.....	80
Apéndice 8: Redes de interacciones agresivas entre especies de colibríes en común entre las tres localidades de estudio durante el mes de febrero y de mayo.....	81

AGRADECIMIENTOS

Volando juntos...



RESUMEN

Los colibríes (Trochilidae) pertenecen a una familia de aves muy diversa y abundante en el Neotrópico y se caracterizan por presentar conductas agresivas con otras especies por el uso de alimento. Aunque muchos estudios han descrito la conducta de los colibríes en la naturaleza alrededor de árboles y/o arbustos en flor, pocos estudios han utilizado comederos artificiales para el estudio de patrones de dominancia entre especies. Adicionalmente, pocos han analizado el efecto de la variación espacio-temporal en composición de especies sobre estas relaciones de dominancia. Los ensambles de colibríes en estas localidades varían en su riqueza de especies, tanto espacial como temporalmente, permitiendo comparar las relaciones de dominancia entre las especies, así como su variabilidad espacial y temporal. El objetivo de este estudio fue describir las relaciones de dominancia entre varias especies de colibríes, las cuales utilizan un recurso común (comederos artificiales), en tres localidades de estudio durante los meses de febrero y mayo. Se registraron las interacciones agresivas en los comederos (suplantación, persecución y pelea) definiendo como ganador al que inicia la interacción y logra suplantar al otro individuo y quedarse con el recurso. Los patrones observados se compararon con base en índices de dominancia (DS y I&IS), linealidad (h'), transitividad (Ttri), así como el uso de redes de interacción. También se evaluó el potencial efecto del peso corporal de las especies en la posición jerárquica. *Colibri coruscans* y *C. delphinae* fueron las especies más dominantes para las tres localidades en los dos meses, mientras que *Amazilia tobaci* y *Chrysuronia oenone* fueron las especies subordinadas. Las comunidades de colibríes estudiadas no siguen una jerarquía de dominancia lineal. Sin embargo, la dominancia de las especies estuvo relacionada con el peso corporal, en el que las especies de mayor peso corporal dominaron sobre las pequeñas.

Palabras claves: Dominancia, jerarquías de dominancia, Trochilidae, comederos artificiales.

INTRODUCCIÓN

El estudio de las interacciones agresivas entre individuos y/o especies ha ocupado un lugar importante en el desarrollo de la ecología del comportamiento, así como de la ecología de poblaciones y comunidades. Identificar quién pierde o gana en una interacción determinada permite definir patrones de dominancia en grupos sociales o en ensambles/comunidades de especies. La dominancia puede ser definida como la habilidad de un individuo en un grupo para asegurar, sobre otros, la adquisición (o prioridad de acceso) de un recurso o cualquier otro factor limitante con efecto sobre su adecuación o *fitness* (Wilson, 1975; Drews, 1993). Dado su efecto sobre el acceso a recursos (ej. alimento, pareja, refugio), los patrones de dominancia han sido utilizados para realizar inferencias sobre el papel de la competencia, en particular la competencia por interferencia, en la estructura y/o organización de grupos sociales y comunidades de especies.

La dominancia es considerada un mecanismo de interferencia competitiva. La competencia suele ser dividida, principalmente, en competencia por explotación y por interferencia. Mientras la primera resulta de la habilidad diferencial de las especies en localizar y utilizar el recurso en detrimento de otros individuos/especies, la segunda implica el uso diferencial de recursos como consecuencia de enfrentamientos, demostraciones agresivas o, incluso, producción de toxinas (Schoener, 1983; Maurer, 1984). Sin embargo, la competencia por interferencia puede diferenciarse, según la exclusividad del uso del recurso, en competencia por territorialidad, la cual es definida como el uso exclusivo de un recurso a través de su defensa, la cual puede ser química (como marcaje de límites), por demostraciones visuales, cantos o por encuentros agresivos, y sin territorialidad, cuando los individuos se enfrentan directamente por un recurso ya sea por vía química, demostraciones agresivas o enfrentamientos (Alcock, 2001). En la territorialidad, los individuos pueden evitar interacciones agresivas con el residente (del

territorio) evadiendo las áreas donde éste se encuentre. Por otro lado, en ausencia de un territorio, los animales suelen formar relaciones estables entre dominantes y subordinados o jerarquías de dominancia, cuando los oponentes comparten un espacio o recurso particular (Stamps, 1999).

Las jerarquías de dominancia son un tipo de estructura social que se puede establecer en condiciones en las que los individuos tienen oportunidad de interactuar repetidamente (p.e. grupos estables). Estas jerarquías, basadas en las habilidades de los individuos en asegurar los recursos, resultan en individuos dominantes con mayor acceso a los mismos que los subordinados (Manning, 1979; Drews, 1993), observaciones que han sido utilizadas para tratar de inferir/explicar patrones de coexistencia de especies. Las interacciones agresivas, las cuales determinan la posición relativa de los individuos o las especies en las jerarquías, se definen como aquellos encuentros en donde se observan suplantaciones, amenazas o señales de que un ataque puede ocurrir e, inclusive, un ataque directo (Hand, 1986; Drews, 1993; Natoli y col., 2007). Según lo anterior, el individuo o especie dominante será el ganador del mayor número de enfrentamientos, mientras que el subordinado será el perdedor de la mayoría.

Las jerarquías de dominancia, producto de las relaciones de dominancia entre todos los pares de individuos/especies que interactúan por un recurso particular, pueden ser de diverso tipo de acuerdo a su estructura. Son lineales cuando la especie A domina a la especie B y B domina a la C ($A \rightarrow B \rightarrow C$), y son transitivas cuando, adicionalmente, A domina a C ($A \rightarrow C$); sin embargo, pueden ser circulares o intransitivas, cuando la especie A domina a B, B a C pero C domina a A ($A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow A$) (Appleby, 1983). En su mayoría, las jerarquías de dominancia son lineales o cercanas a la linealidad en grupos de vertebrados (Drews, 1993), pero se han observado relaciones de competencia intransitivas en otros organismos (ej. especies de corales y esponjas en arrecifes; Buss y Jackson, 1979). Igualmente, existen jerarquías

despóticas cuando una especie es dominante y las demás son subordinadas, o corporativas donde existe una jerarquía, pero algunas especies poseen un rango similar en dicha jerarquía y no son dominantes entre sí (Fig. 1; Fushing y col., 2011; Miller y col., 2017).

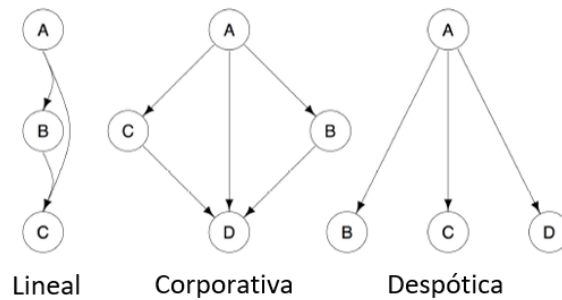


Figura 1: Tipos de jerarquías de dominancia. Modificado de Miller y col. (2017).

La familia Trochilidae, endémica del continente americano, es una de las familias de aves más diversas del Nuevo Mundo con 340 especies reconocidas actualmente (McGuire y col., 2014), encontrándose en gran diversidad de hábitats, y con su mayor diversidad y abundancia en el Neotrópico (Schuchmann, 1999; Hilty, 2003). Los colibríes se caracterizan por ser aves pequeñas (5-22cm), nectarívoras (aunque su alimentación incluye igualmente polen y artrópodos; Stiles (1981); Remsen y col. (1986), con gran variedad de formas de picos delgados (cortos hasta extremadamente largos, rectos hasta muy curvos), y variedad de patrones de coloración llamativos e iridiscentes.

La dominancia es un comportamiento frecuente en varias especies de colibríes. En general, los machos establecen territorios en áreas con presencia de flores (Alcock, 2001), lo que les permite cubrir sus necesidades energéticas diarias (Schuchmann, 1999). Estos territorios son defendidos usualmente posándose en perchas altas y medianamente expuestas (Lyon, 1976). La conducta agresiva en estos organismos es común en la mayoría de los individuos durante la mayor parte del tiempo, tanto así que se pueden observar conductas agresivas hacia

las hembras cuando estas entran por primera vez a un territorio de un macho durante la temporada reproductiva (Pitelka, 1942). Por otro lado, la dominancia entre especies de colibríes ha sido relacionada a características intrínsecas de los individuos o especies, tales como el tamaño corporal y otras variables morfológicas, como el largo del ala, el área del disco alar (relación entre el peso corporal y el área cubierta por las alas) y el largo del pico. Especies con mayor peso corporal, mayor largo del pico (el cual puede ser potencialmente usado como arma en combates), y mayor largo del pico (el cual puede ser potencialmente usado como arma en combates), suelen ser las especies dominantes en las comunidades (Carpenter y col., 1993; Daily y Ehrlich, 1994; Rico- Guevara y Araya- Salas, 2014).

Los comederos artificiales representan un recurso superabundante y predecible de soluciones azucaradas, cuya disponibilidad no decrece en el tiempo como el néctar las flores que polinizan los colibríes. Como consecuencia, la colocación o uso de estas herramientas provoca el encuentro de varias especies de colibríes en un espacio restringido, en donde las interacciones agresivas probablemente son más frecuentes que en la naturaleza (Avalos y col., 2013). Los comederos artificiales son construidos con base en el tipo de flores a las que los colibríes son atraídos, siendo en su mayoría rojas y tubulares (Pimm y col., 1985; Hilty, 2003). No sólo se imita la morfología de las flores que usan los colibríes, sino que se usa una concentración de sacarosa similar a la observada en la naturaleza (25% de sacarosa; Baker, 1975).

En el presente trabajo estudiamos las interacciones interespecíficas entre colibríes que usan los comederos artificiales presentes en tres localidades del Municipio El Hatillo, estado Miranda. En estas localidades se ha observado una gran riqueza de especies de colibríes (hasta 14 especies) interactuando entre sí mientras usan estos comederos (E. Pescador y T. Fernández, com. pers.). Aunque hay gran cantidad de trabajos realizados con colibríes en comederos

artificiales o condiciones naturales todavía es poco lo que se conoce acerca de las interacciones interespecíficas entre estos organismos. Más importante aún, estudios sobre jerarquías de dominancia carecen, en su mayoría, del componente de variación espacio-temporal que permita evaluar cuán estables son estas estructuras a diferentes escalas (Miller y col., 2017; Stuble y col., 2017). Como consecuencia, en este trabajo describimos cómo son las interacciones agresivas entre especies de colibríes que usan los comederos artificiales presentes en estas tres localidades y exploramos cómo las conductas de dominancia relativa en colibríes varían espacial y temporalmente dependiendo de los cambios en la riqueza y composición de especies de cada una de estas comunidades.

ANTECEDENTES

Los colibríes representan un grupo muy diverso de aves en el cual la territorialidad y la dominancia son característicos y, por lo tanto, representan un sistema ideal para estudiar relaciones de dominancia. Los colibríes suelen defender territorios los cuales, una vez establecidos, son anunciados por los residentes vocalizando, usualmente mientras están perchados (Wolf, 1969). Pitelka (1942) señala que, para muchas de las especies de colibríes del norte de América, el primer método de defensa de territorio es a través de demostraciones visuales y/o vocales mientras están posados en perchas relativamente expuestas (Lyon, 1976). Además, los machos persiguen a otros individuos y frecuentemente esta conducta viene seguida por un ataque directo al vuelo en los límites del territorio que fue invadido (Pitelka, 1942). La defensa del territorio no sólo es por los machos; en algunas especies se han observado a las hembras defendiendo territorios pequeños durante la época no reproductiva, especialmente en aquellas especies en que no hay dimorfismo sexual aparente (Pitelka, 1942; Wolf, 1969).

La conducta de defensa se observa cuando el recurso es abundante y medianamente concentrado. Este patrón resulta como consecuencia de que los individuos pueden gastar relativamente poca energía en defender el parche de recursos y obtener rápidamente la energía necesaria para reemplazar el gasto energético (Maurer, 1984). Sin embargo, la capacidad de un residente para monopolizar un recurso es limitada, y depende del área del parche y de la calidad de los recursos (MacNally y Timewell, 2005). Cuando las diferencias en recursos son amplias y el área del parche es pequeña, la defensa del parche puede ser posible y efectiva ya que el individuo puede recuperar la energía gastada y ser capaz de vigilar o patrullar y defender todo el parche. Sin embargo, la defensa de estos territorios puede estar determinada por niveles umbrales de disponibilidad de recursos (Justino y col., 2012) o la complejidad del hábitat (Rousseu y col., 2014), la cual puede afectar la capacidad de defender territorios al

comprometer la visibilidad de posibles intrusos (impidiendo que el residente los desplace) o porque, en espacios abiertos, hay un aumento del riesgo de depredación o disminución de la disponibilidad de perchas asociadas a los potenciales territorios (Rousseu y col., 2014). En el caso de los recursos, si la diferencia en calidad de éstos entre parches es pequeña, es probable que el beneficio de monopolizar dichos recursos sea bajo; asimismo, si la extensión del parche rico en recursos es muy grande no hay posibilidades para el dominante de eliminar a los subordinados a través de conductas agresivas, ya que no será capaz de defender todo el parche (MacNally y Timewell, 2005). En estos casos, aún en ausencia de territorios bien definidos, se pueden generar jerarquías de dominancia que estructuran el acceso a los recursos de manera diferencial.

Las jerarquías de dominancia se describen inicialmente para estudios de interacciones en grupos sociales a nivel intraespecífico. Estas jerarquías se establecen entre individuos del mismo o de distinto sexo y edad de la misma especie y han sido ampliamente estudiadas en varios grupos de vertebrados (Nakano, 1995; Gartlan, 1968; Wittig y Boesch, 2003; Schneider, 1984). El primer autor en describir la dominancia (antes llamada “*peck-order*” u orden de picoteo) y establecer jerarquías de dominancia fue Schjelderup-Ebbe (1922 en Drews, 1993), a través del orden en que las aves de corral (*Gallus gallus domesticus*) se atacaban con el pico para acceder al alimento, logrando establecer jerarquías de dominancia lineales entre los individuos (Appleby, 1983; Drews, 1993). El hecho de que estas jerarquías puedan ser estables en el tiempo (como en bandadas de *Poecile atricapillus*, una especie de ave en Norte América (Hartzler, 1970)) sugiere reconocimiento individual, un papel para las experiencias de interacciones agresivas previas u otras características propias del individuo (Drews, 1993).

La mayoría de los estudios de jerarquías intraespecíficas se enfocan en el papel que juega la edad, el sexo y el tamaño corporal en la dominancia de individuos que compiten por

un mismo recurso, así como el beneficio que genera el acceso a dicho recurso. En chimpancés (*Pan troglodytes verus*), Wittig y Boesch (2003) estudiaron las jerarquías de dominancia entre hembras y determinaron que eran lineales e independientes de la edad. Estas jerarquías generaron un acceso desigual a los recursos, por lo que ser dominante podría otorgar prioridad de acceso a mayor calidad y cantidad de recurso alimentario. En otro primate, el babuino amarillo (*Papio cynocephalus*), las jerarquías de dominancia entre hembras estuvieron asociadas con la posición en la jerarquía de la madre, así como la edad de la madre y la diferencia de edades entre hermanas (Hausfater y col., 1982). Sin embargo, en ambos estudios de primates, los patrones de dominancia pueden verse influenciados por la disponibilidad de recursos y el riesgo de depredación. En peces, Nakano (1995) estudió las jerarquías de dominancia entre individuos de una especie de salmón (*Oncorhynchus masou ishikawai*) presentes en un mismo cuerpo de agua. Este autor observó que los peces que eran más dominantes tuvieron un incremento de tamaño diario mayor que los subordinados (lo cual puede acentuar la asimetría en tamaño de los individuos), consecuencia potencial de que los dominantes ocupaban puntos específicos en las entradas de las lagunas y obtenían el acceso prioritario al alimento, además de consumir presas de mayor tamaño que los subordinados. En aves, Wallace y Temple (1987) estudiaron la dominancia entre especies pertenecientes al gremio de los carroñeros, y determinaron que la dominancia estuvo influenciada por el tamaño, el sexo y la edad. Estos autores observaron que los cóndores machos juveniles eran sumisos ante hembras adultas, incluso cuando pesaban un tercio más que las hembras, por lo que la dominancia puede tener un componente de aprendizaje, es decir, experiencia, que es independiente de la ventaja conferida por el tamaño (Carpenter y col., 1993).

El establecimiento o estudio de las jerarquías de dominancia a nivel interespecífico ha sido incorporado como herramienta para interpretar o inferir la estructura y organización de ensambles y/o comunidades de especies. A menudo, los estudios de dominancia incluyen

información acerca de cuán frecuentemente la partición del nicho es lograda a través de interacciones agresivas y de la evasión de la especie dominante por parte de la especie subordinada (Morse, 1974). Es importante tener en cuenta, sin embargo, que el establecimiento de jerarquías de dominancia no guarda necesariamente relación con aquellos factores que las explican a nivel individual (ej. identidad individual, experiencias pasadas entre individuos del grupo social) sino que debe asociarse a atributos específicos de las especies que interactúan (Drews, 1993). En varios grupos de vertebrados se ha observado que el tamaño de la especie, frecuentemente medida como el peso corporal, está relacionado con la dominancia (Feinsinger y Colwell, 1978; Fellers, 1987; Wallace y Temple, 1987; Antunes, 2003; French y Smith, 2005). Los individuos son más agresivos entre sí en especies de peso similar y el peso, más que la especialización en la dieta (p.e. frugívoro, nectarívoro), es importante en la dominancia (French y Smith, 2005).

La dominancia interespecífica ha sido asociado con cambios en la estructura de las comunidades de colibríes, ya sea en la riqueza de especies como en la diferenciación de nichos entre especies dominantes y subordinadas. Stiles y Wolf (1970) observaron jerarquías de dominancia lineales entre tres especies de colibríes que se alimentaban de los árboles de *Genipa* (Rubiaceae) y señalaron que el número de especies que pueden convivir en una misma localidad depende de las abundancias de las especies, la agresividad de los individuos y de la cantidad y diversidad de recursos disponibles. La disminución en la diversidad de recursos (p.e. diversidad de flores) puede generar una disminución en la diversidad de consumidores en la comunidad, a pesar de que los recursos sean abundantes. Feinsinger (1976) observó que en especies del género *Amazilia* el ancho de nicho trófico disminuye cuando la abundancia de recurso decae, y que cuando aumenta la diversidad de recurso el ancho de nicho aumenta. En colibríes, los machos generalmente dominan sobre las hembras, resultando potencialmente en la separación

ecológica ya sea de sexos o especies (picos adaptados a distintas flores) (Lyon, 1976; Stiles y Wolf, 1970).

Estudios sobre jerarquías de dominancia en colibríes sugieren una asociación con variables morfológicas. El tamaño del pico ha sido correlacionado, de manera positiva, con la dominancia (Feinsinger y Colwell, 1978; Daily y Ehrlich, 1994), sugiriendo que la posible ventaja del tamaño del pico largo viene dada por la apertura del pico como señal de dominancia durante los enfrentamientos (Daily y Ehrlich, 1994); adicionalmente, el pico puede tener un papel en la dominancia por su uso como arma en combates entre individuos (Araújo-Silva y Bessa, 2010; Rico-Guevara y Araya-Salar, 2014). Por otra parte, en muchos estudios de dominancia de colibríes se ha mencionado la importancia del área de disco alar (*wing disc loading*) (Feinsinger y Chaplin, 1975; Feinsinger y Colwell, 1978; Carpenter y col., 1993; Altshuler y col., 2004; Altshuler, 2006). Una mayor área de disco alar se cree que aumenta la agilidad al vuelo y puede asociarse a una mayor habilidad al defender los recursos (Feinsinger y Chaplin, 1975; Feinsinger y Colwell, 1978). Carpenter y col. (1993) estudiaron la dominancia entre sexos y edades de una especie de colibrí y evaluaron la relación del área de disco alar sobre la dominancia. Estos autores observaron que los machos de *Selasphorus rufus*, tanto adultos como juveniles, dominaban sobre las hembras adultas y juveniles y que esto se correlacionaba con lo esperado por el área de disco alar. Sin embargo, Altshuler y col. (2004) no encontraron evidencias de que mayor área de disco alar confiere mayor habilidad competitiva o que las especies dominantes tienen mayor área de disco alar que las sumisas.

El tamaño o peso corporal ha sido la variable más correlacionada con los patrones de dominancia observados en colibríes. Las-Casas y col. (2012) estudiaron la comunidad de colibríes en un área de Caatinga y observaron que *Chlorostilbon lucidus* y *Eupetomena macroura* estuvieron involucrados en la mayoría de los encuentros agresivos entre cinco

especies de colibríes, mostrando que las especies de mayor tamaño dominaban a las más pequeñas, un patrón similar encontrado en otros estudios (Lyon, 1976; Mac Nally y Timewell, 2005; López-Segoviano y col., 2017). Sin embargo, Martin y Ghalambor (2014) compilaron datos de especies de distintas familias de aves y evaluaron la hipótesis de que la evolución de rasgos fenotípicos (p.e. habilidad al vuelo) puede permitir superar la desventaja competitiva que representa un menor tamaño corporal en las interacciones agresivas interespecíficas. Estos autores observaron que las especies más grandes dominaban sobre las más pequeñas en las interacciones agresivas, pero que la ventaja de un mayor tamaño corporal disminuía a medida que aumentaba la distancia evolutiva en zamuros (Cathartidae y Accipitridae), trepatroncos (Thamnophilidae y Dendrocolaptidae), y colibríes (Trochilidae) (Martin y Ghalambor, 2014).

Los comederos artificiales representan un recurso abundante, permanente y concentrado que atrae gran cantidad de especies. Las aves, en particular, se concentran en gran densidad en estos comederos resultando en una gran cantidad de interacciones, tanto intra como interespecíficas, permitiendo estudiar los patrones de dominancia entre especies que utilizan estos recursos (Miller y col., 2017). Igualmente, los comederos artificiales pueden permitir abordar preguntas asociadas con otro tipo de interacciones, como lo es el efecto potencial que pueden tener los depredadores sobre el uso del recurso (Levin y col., 2000; Sainz-Borgo y Levin, 2012). Uno de los estudios más recientes y ambiciosos realizados en comederos artificiales es el de Miller y col. (2017), quienes estudiaron las interacciones interespecíficas entre especies de aves que utilizan comederos a todo lo largo de Estados Unidos y Canadá bajo el marco del proyecto de ciencia ciudadana FeederWatch (<https://feederwatch.org>). Estos autores encontraron que la jerarquía de dominancia entre más de 136 especies que usaron estos comederos fue cercana a la linealidad y más transitiva que lo esperado por azar. Igualmente, la jerarquía estuvo relacionada con el peso, siendo las especies más pesadas las más dominantes.

Estudios realizados en comederos artificiales han permitido generar información sobre las jerarquías de dominancia en colibríes. Avalos y col. (2013) estudiaron la dominancia entre 18 especies de colibríes que se alimentaban de un comedero artificial y evaluaron su asociación con variables aerodinámicas (relacionadas con la forma del ala). Los autores concluyeron que estas medidas no estaban relacionadas con la dominancia. Lanna y col. (2017) encontraron que las jerarquías de dominancia en colibríes, usando comederos ubicados en un fragmento boscoso de la Mata Atlántica de Brasil, estuvieron determinadas por el peso corporal. Igualmente, estos autores observaron que un mayor número de interacciones agresivas estuvo correlacionado positivamente con el tiempo de alimentación en el comedero. Estos estudios muestran patrones similares a los encontrados en la naturaleza. Sin embargo, poca información existe en relación a la variación espacio-temporal de estos patrones de dominancia, aunque algunos datos sugieren que las mismas pueden cambiar a lo largo del tiempo como consecuencia de los cambios temporales en composición y abundancia de especies (Avalos y col., 2012; Rodríguez-Flores y Arizmendi, 2016).

OBJETIVO GENERAL

Caracterizar las relaciones de dominancia interespecíficas en especies de colibríes asociados a comederos artificiales.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Establecer jerarquías de dominancia entre especies de colibríes.
2. Comparar las relaciones de dominancia entre colibríes en tres localidades con diferente riqueza y composición de especies.
3. Caracterizar el efecto del cambio temporal de la composición de especies de colibríes en cada localidad sobre las relaciones de dominancia entre colibríes.
4. Establecer si existe un efecto del peso corporal en las relaciones de dominancia entre especies de colibríes.

MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio se realizó mediante observaciones de interacciones entre colibríes que usan comederos artificiales ubicados en jardines presentes en tres localidades: los jardines ecológicos Topotepuy y los jardines de dos casas particulares, pertenecientes a Enma Pescador y Tomás Fernández, respectivamente. Estas localidades se encuentran ubicadas en el Municipio el Hatillo, a una distancia máxima de 6 km entre localidades, en regiones cercanas a bosques, y a diferentes altitudes (Figs. 2 y 3).

Los jardines de las tres localidades están compuestos por especies de plantas que suelen ser visitadas por colibríes, como el cepillo rojo (*Callistemon citrinus*), cariaquito (*Lantana camara*), bastón de emperador (*Etilingera elatior*), *Pachystachys lutea*, *Agapanthus* sp., *Amaryllis* sp., mermelada (*Streptosolen jamesonii*), así como varias especies de bromelias y orquídeas. Muchas de estas especies han sido plantadas con el objetivo de atraer colibríes dado que, desde hace 15 años en los jardines ecológicos Topotepuy, siete años en la casa de Tomás Fernández y seis años en la casa de Enma Pescador, se realizan actividades de observación de estas especies de aves en todas las localidades.

Los jardines ecológicos Topotepuy están ubicados en el Cerro El Volcán (10° 25' 03" N, 66° 51' 04" O), punto más alto del municipio el Hatillo (1450 m s.n.m.), en el estado Miranda. El jardín está compuesto por una hectárea de bosque nublado y tres hectáreas de distintos tipos de jardines (xerófitos, aráceas, rosas, acuáticos y bromelias). La casa de Tomás Fernández, con un jardín de unos 64 m² de superficie, aproximadamente, está ubicado en la urbanización Oripoto, municipio el Hatillo en el estado Miranda (10° 24' 49"N, 66° 50' 21"O) a unos 1400 m s.n.m., mientras que la casa de Enma Pescador, con un jardín de 120 m² de superficie,

aproximadamente, está ubicado en la urbanización La Lagunita, Municipio el Hatillo en el Estado Miranda (10° 25' 59" N, 66° 47' 50" O), a unos 1050 m s.n.m.

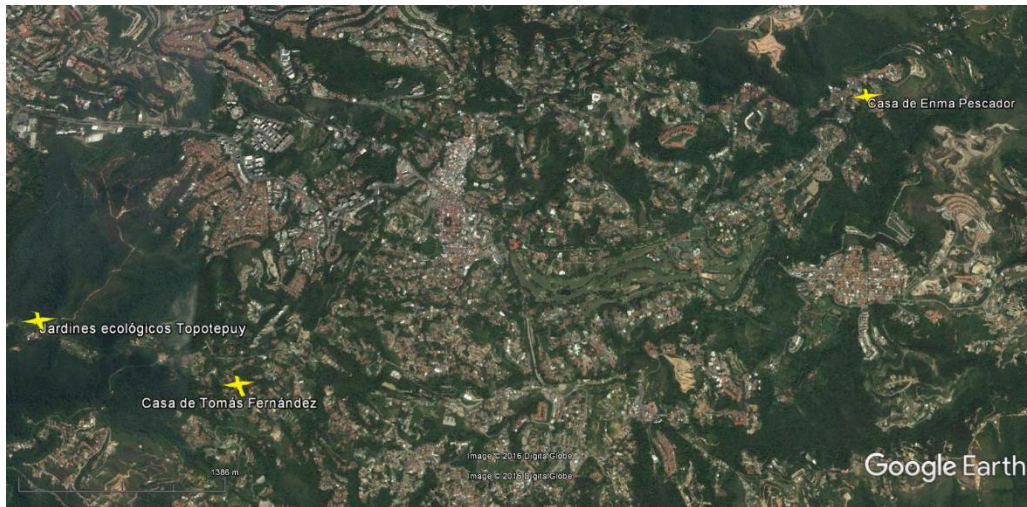


Figura 2. Mapa geográfico de los jardines ecológicos Topotepuy, de la casa de Enma Pescador y de la casa de Tomás Fernández. Se aprecian zonas boscosas en las cercanías de las localidades. Imagen tomada de Google Earth. Los colibríes amarillos indican la ubicación de las localidades.

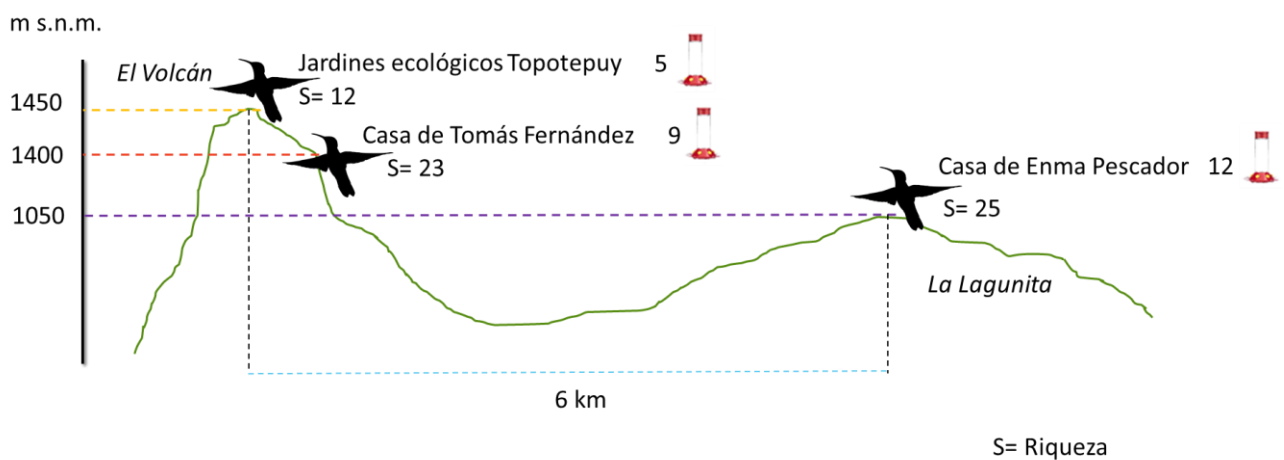


Figura 3. Diagrama de las tres localidades incluidas en este estudio. Se observan las altitudes de cada localidad, la riqueza de especies (S), el número de comederos y las distancia en línea recta entre las dos localidades más alejadas.

Las localidades presentan ciertas diferencias en el número y ubicación de comederos artificiales. Los jardines ecológicos Topotepuy utilizan cinco comederos separados entre sí, mientras que en la casa de Tomás Fernández se colocan nueve comederos y, doce en la de Enma Pescador. Aunque estas diferencias pudieran potencialmente afectar el número de interacciones

observadas entre localidades, éstas no debieran resultar en cambios significativos en el resultado de las interacciones, así como en el comportamiento de las especies presentes en ellas.

Los comederos son lavados y llenados todas las noches, excepto en los jardines ecológicos Topotepuy donde son llenados en las mañanas, lo que puede afectar la hora de llegada de los colibríes a los comederos. Sin embargo, el horario en que se realizaron las observaciones (ver abajo) no fue afectado por este factor. En las tres localidades utilizan una solución de sacarosa al 25% (P/V) y los comederos suelen ser llenados más de una vez al día cuando se vacían, lo cual depende del número de individuos que los visiten. En las localidades utilizan comederos que difieren en la presencia de perchas, ancho y alto del envase del comedero. El primer factor puede influir sobre el tiempo en que los colibríes permanecen en los comederos, aunque esto no fue observado en nuestro estudio, mientras que el segundo y tercer factor influyen en la cantidad de néctar disponible para los colibríes, efecto que fue mínimo dado que los mismos se llenaron de manera continua durante el día.

En las casas de Tomás Fernández y Enma Pescador se utilizaron todos los comederos disponibles, los cuales se ubican de manera espaciada a lo largo del jardín, unos más cercanos que otros, pero relativamente cercanos entre sí en general. Sin embargo, en los jardines ecológicos Topotepuy se seleccionaron tres comederos con base en un estudio previo (A. M. Fernandes, datos no publicados) y tomando en cuenta su ubicación en zonas de poco tránsito y perturbación por parte de visitantes y trabajadores, con el fin de evitar interferencias durante la realización de este estudio. Los comederos, los cuales reciben nombres específicos, se caracterizan de la siguiente manera: El del Caney, en el que se observó la mayor abundancia de individuos durante un estudio previo, se encuentra ubicado en una de las entradas al bosque nublado y al jardín de bromelias; el del Bosque se encuentra en el mirador del bosque nublado, una zona boscosa húmeda cercana a los viveros, y el Zen se encuentra cercano al bosque. En el

Caney hay dos comederos que están muy cercanos entre sí, y las interacciones que pasan en un comedero afectan las que ocurren en el otro, por lo que fueron considerados como uno sólo durante la realización de este estudio.

Composición y abundancia de especies de colibríes.

Cada una de las localidades de estudio tiene una larga tradición de reportar cuales especies de colibríes se observan en sus comederos. Estos registros indican la presencia de un total de 12 especies de colibríes para los jardines ecológicos Topotepuy, 23 especies para el jardín de Tomás Fernández y 25 especies para el de Enma Pescador (Apéndice 1, Fig. 3). Sin embargo, muchas de estas especies son raras y no necesariamente se observan todos los años o durante todos los períodos de observación. Adicionalmente, dado que en zonas montañas hay patrones de variación temporal en su composición de especies, así como su abundancia (Blake y Loiselle, 1991; Loiselle y Blake, 1991), identificamos cada una de las especies que utilizó el recurso del comedero artificial y estimamos su abundancia. Como estimado de abundancia, debido al gran número de individuos presentes en los comederos, todos los días de muestreo, cada 20 minutos durante el período de observación (ver abajo), se contó el máximo número de individuos de cada especie que se observó en un mismo momento en el área de los comederos haciendo un barrido rápido de todos los comederos y perchas cercanas (Sonne y col., 2015). En los jardines Topotepuy se realizaron conteos en el área de cada comedero el día en que se grababa en el mismo. De las cinco (5) veces que se realizaron estos conteos por día se tomó el número máximo de individuos observado por especie para ese día. Para comparaciones de abundancia por período de muestreo (mes) se tomó el número máximo de individuos observados en esa localidad para el mes.

Registro y análisis de las interacciones.

Las observaciones y registro de interacciones se realizaron durante los meses de febrero y mayo, dos días por semana por localidad. Los días de la semana que se escogieron para realizar los muestreos se eligieron de tal forma de no realizar observaciones dos días consecutivos en una misma localidad. El total de días de observación fue de ocho (8) por localidad en ambos meses, con excepción de la casa de Enma Pescador en mayo, mes donde sólo se pudo realizar observaciones durante cuatro (4) días. Los meses de observación se escogieron en función de los cambios potenciales en composición y abundancia que ocurren en los ensambles de colibríes que visitan estos comederos (Tomás Fernández y Enma Pescador, com. pers.). Las observaciones se realizaron desde las 9:00 am hasta las 12:00 m debido a que observaciones preliminares en las tres localidades de estudio indicaron que la actividad de los colibríes era alta a estas horas y producía un número adecuado de interacciones por día para el estudio (hasta 126 interacciones en dos horas y media de grabación).

Las interacciones entre los colibríes fueron registradas mediante una cámara Canon EOS Rebel T3i con un lente de 18-55 mm y un trípode marca Sony. Las grabaciones se realizaron con la cámara a una distancia de los comederos de 1,5 m, aproximadamente, ya que a esta distancia no observamos interferencia en el comportamiento de los colibríes debido al uso de la cámara. Las grabaciones se realizaron en videos de aproximadamente 12 minutos de forma consecutiva, debido a que la cámara utilizada no puede grabar de forma continua videos de mayor duración. Cada video de 12 minutos se hizo en un comedero seleccionado al azar (sin reemplazo) para cada una de las localidades, con lo que pudimos registrar interacciones entre colibríes en 10 comederos diferentes por día de muestreo. En el caso que el número de comederos fuese menor a 10, se seleccionó nuevamente al azar otro comedero hasta llegar a 10, por lo que se grabó más de una vez algún comedero. Cada día se registró 130 minutos de

grabación, aproximadamente, para un total de 1040 minutos por localidad por mes, a excepción de la casa de Enma Pescador en el mes de mayo cuando solo se grabaron 520 minutos.

Las interacciones agresivas entre especies que ocurrieron en los comederos se describieron y contabilizaron durante todo el tiempo de cada grabación (doce minutos por video). Se identificó el sexo y la edad de los individuos por especie (en los casos que fue posible según los patrones de plumaje descritos en Hilty (2003)). Adicionalmente, se contabilizaron las interacciones agresivas a nivel intraespecífico con el fin de comparar el comportamiento de una especie con respecto a individuos de su misma u otra especie. Las interacciones agresivas incluyeron: suplantación, en el que un individuo desplaza y ocupa el lugar de otro individuo; peleas, en el que ambos individuos se enfrentan y ocurre contacto físico; y persecuciones, en el que un individuo desplaza a otro y lo persigue al vuelo. Se tomó en cuenta sólo aquellos enfrentamientos en los que existió claramente un ganador, es decir, se logró identificar que un individuo inició el enfrentamiento o desplazó, persiguió o enfrentó al otro. Cada evento de interacción se definió para un individuo observado, mientras estuviese presente en la grabación. Registros adicionales (individuos que aparecen en la grabación) fueron considerados de manera independiente (otro individuo), aunque no hay certeza de que se tratase del mismo individuo (por falta de marcas o anillos que permitiesen identificar a cada individuo). Como consecuencia, es posible que haya cierto grado de pseudoreplicación en el estudio; sin embargo, consideramos que la gran cantidad de individuos por especie observados, usando e interactuando en los comederos, garantiza que haya cierto grado de confianza en la generalidad de los resultados aquí obtenidos (al menos para las especies más abundantes y con mayor número de interacciones).

Adicionalmente, se contabilizaron las visitas a los comederos durante un minuto de grabación (seleccionado al azar) por cada video de 12 minutos. Definimos una visita como la

llegada y salida de un individuo al comedero, ya sea que el mismo se alimente o solo se perche en el comedero. Se consideró si durante la visita estuvieron presentes otras especies, si interactuaron, si el individuo se alimentó durante la visita y el tiempo de permanencia en el comedero. Las diferencias en tiempo analizado de grabación (visitas, 1 min vs. interacciones, 12 min) obedeció a la mayor cantidad de eventos (y su dificultad para registrarlos) en el caso de las visitas en comparación a las interacciones agresivas. Con la información obtenida de las visitas (80 minutos por localidad por mes) realizamos un análisis de correlación, mediante el coeficiente de correlación de Spearman, entre el tiempo invertido en alimentación en el comedero y el número de interacciones asociadas con cada especie. Igualmente, con estos mismos datos examinamos la frecuencia en que los diferentes pares de especies de colibríes usaron el comedero simultáneamente sin interactuar de manera agresiva (número de interacciones neutras / (número de interacciones neutras + número de interacciones agresivas)) (Stuble y col., 2017). El coeficiente de correlación de Spearman se calculó utilizando el paquete básico de R “*stat*” y con la función “*cor.test*”.

Jerarquías de dominancia entre especies de colibríes y su transitividad.

Para caracterizar cada una de las especies en términos de su dominancia dentro de cada ensamble (localidad) se construyó una matriz de dominancia colocando en filas y columnas a las especies. Esta matriz se llenó de izquierda a derecha con el número de interacciones ganadas por cada especie (De Vries, 1995), en el que la diagonal correspondió a las interacciones intraespecíficas y el resto de la matriz a interacciones interespecíficas.

La estimación de jerarquías de dominancia ha sido un tema de gran debate, en particular el encontrar índices o métodos que mejor reflejen la dominancia entre diferentes individuos o

especies (Miller y col., 2017; Sánchez-Tójar y col., 2017; Stuble y col., 2017). Uno pudiera estimar relaciones de dominancia con base al número de encuentros ganados por una especie o su proporción. Sin embargo, estos cálculos no consideran el hecho de que muchas interacciones entre pares de especies no se observan o simplemente no ocurren o, igualmente importante, no se considera el rango en la jerarquía de dominancia de la especie a la que se vence o contra la que se pierde en una interacción agresiva. En este estudio escogimos dos índices de dominancia ampliamente utilizados en la literatura, y que se construyen de diferente manera, el índice I&IS (De Vries, 1998) y el de David (DS por sus siglas en inglés; David, 1987). El primer índice busca encontrar un orden en el rango de dominancia de especies que sea consistente con una jerarquía de dominancia lineal y transitiva, minimizando el número e intensidad de las inconsistencias (especies de bajo rango dominando sobre especies de alto rango en la jerarquía); el índice de David, por otra parte, es un método que busca generar un valor del éxito global de una especie en las interacciones con otras especies (de Vries y Appleby, 2000).

El índice I&IS (De Vries, 1998) utiliza las díadas, relaciones entre pares de especies, como unidad de análisis. Estas díadas pueden ser bien definidas: ganador, con valor 1, y perdedor, con valor 0; empates, igual número de interacciones ganadas y perdidas; y díadas en las que no se observaron interacciones. Como se dijo antes, este método busca minimizar la presencia de inconsistencias, o cuando el orden en el que está una especie en una jerarquía no es consistente en su dominancia, es decir, si j domina a la especie i y j está por debajo de i en la matriz de interacciones. Para aplicar este método, primero se encuentra un orden de las especies tal que el número de inconsistencias (I) sea mínimo. Si existen tríadas circulares (A domina a B, B domina a C y C domina a A) en la matriz de interacciones, entonces no todas las inconsistencias podrán ser solventadas, ya que en cualquier orden que se encuentren las especies al menos una de esas díadas generará una inconsistencia. Las inconsistencias son solventadas cambiando las posiciones de las especies de cada díada, hasta que se reduzca al mínimo el

número de inconsistencias. El segundo paso consiste en hallar un orden en el que la intensidad de las inconsistencias sea mínima luego de que las inconsistencias hayan sido minimizadas, sujeto a la condición de que las inconsistencias no aumenten. La intensidad de las inconsistencias es la diferencia entre los rangos (o puestos en las jerarquías) de dos especies que estén involucradas en una inconsistencia (De Vries, 1998).

El único requisito para aplicar el método I&IS, o para considerar válido el ordenamiento de las especies por sus relaciones de dominancia, es que la linealidad de la jerarquía de dominancia sea estadísticamente significativa (de Vries y Appleby, 2000). Por lo tanto, para determinar la linealidad de las jerarquías de dominancia se calculó el índice de linealidad de Landau mejorado (h'). En su formulación original, este índice busca determinar que las relaciones de dominancia entre especies sean transitivas y, por lo tanto, pone a prueba el hecho de que el número de tríadas (interacciones entre tres especies) circulares (en lugar de aquellas transitivas) son menores que lo que se esperaría encontrar al azar (Appleby, 1983). En este caso, los llamados cero estructurales (falta de interacción u observación de la interacción entre dos especies) son sustituidos por un valor de 0.5 lo que lleva a estimaciones de linealidad incorrectas (de Vries, 1995). El índice mejorado por De Vries (1995) utiliza el índice anterior, pero sustituye estos ceros por 1 o 0 (vence o pierde) y, a través de varias réplicas de este proceso, genera el valor del índice, como un promedio de los valores obtenidos. La comparación de este índice con aquel obtenido aleatorizando los valores de las díadas de la matriz original (por 10000 réplicas) genera una distribución de frecuencia de valores que permite asignar una significancia estadística al resultado. El índice de Landau mejorado toma valores que van desde cero (completa igualdad entre las especies) hasta uno (completa linealidad) (De Vries, 1995).

El índice de David (DS, David, 1987) es una buena alternativa al método I&IS ya que está diseñado para operar con matrices de interacción incompletas (presencia de ceros

estructurales) calculando el éxito general de una especie con base en su dominancia entre las especies con las que interactúa. El índice se calcula de la siguiente forma,

$$Ds = w + w2 - l - l2$$

donde w y l representan el número de victorias y derrotas de la especie, y $w2$ y $l2$ representan el número de victorias y derrotas de las especies a las que la especie derrota o con las cuales pierde (David, 1987). Por lo tanto, si el individuo gana mayor número de interacciones contra un individuo dominante, este tiene mayor puntaje que al derrotar un individuo subordinado (De Vries y col., 2006). Este índice no está acotado, entre mayor sea su valor más dominante es la especie. La jerarquía de dominancia se construye ordenando de mayor a menor los valores de este índice para cada una de las especies. Tanto el índice I&IS, el índice de David, como el de linealidad de Landau mejorado se calcularon con el paquete de Excel DomiCalc (Schmid y De Vries, 2013).

Adicionalmente, incorporamos una medida adicional de transitividad llamada el índice de transitividad triangular (*triangle transitivity*, $Ttri$). Este índice consiste en calcular la proporción de triángulos transitivos entre el número de triángulos totales en la red, donde por triángulo nos referimos a las diferentes tríadas presentes en la matriz de dominancia (Shizuka y McDonald, 2012). En las jerarquías estrictamente lineales, las relaciones de dominancia entre tres especies (tríadas) son transitivas (A domina a B, B a C y, a su vez A domina a C), por lo que este índice toma como medida de transitividad el número de triángulos transitivos entre los totales. Valores más cercanos a 1 indican que la jerarquía de dominancia es más transitiva. Este índice complementa el índice de Landau (mejorado) previamente calculado ya que la aleatorización en díadas no observadas lleva a subestimaciones de la linealidad presente en las jerarquías de dominancia (Shizuka y McDonald, 2012). Se calcula de la siguiente forma:

$$Ttri = 4(Pt - 0.75)$$

Donde:

$$Pt = \frac{N_{\text{triángulo transitivos}}}{N_{\text{triángulo transitivos}} + N_{\text{triángulo cíclicos}}}$$

La significancia estadística se realiza de manera similar al índice de Landau mejorado, pero generando el valor de transitividad con base en matrices donde se simulan relaciones de dominancia donde todos los individuos tienen la misma probabilidad de salir vencedor. Este índice se calculó utilizando el paquete *statnet* (Handcock y col., 2003) y el código de R publicado por Shizuka y McDonalds (2012).

Redes de interacción como descriptor de interacciones entre especies.

La descripción de jerarquías de dominancia basada en los índices previamente discutidos tiende a simplificar la complejidad inherente en estos patrones de dominancia. No solo las matrices de interacción reflejan interacciones no observadas, sino que la distribución del número de interacciones entre todos los pares de especies es bien desigual y las victorias de especies subordinadas sobre las dominantes (eventos no transitivos) no son consideradas en estos índices (si una especie gana más eventos sobre otra se considera dominante sobre ella) (Sánchez-Tójar y col., 2017; Stuble y col., 2017). Como consecuencia, usamos la metodología de redes, en este caso de interacciones agresivas, para complementar el estudio descriptivo de las interacciones entre estas especies de colibríes. Para ello, elaboramos redes por localidad y período de estudio (mes) y calculamos una serie de índices asociados con el uso de estas redes: dos medidas globales, densidad y reciprocidad de la red, y dos medidas locales, el grado de cada nodo y su grado de intermediación (*betweenness*). Los dos últimos índices, conocidos como medidas de centralidad, identifican nodos importantes por su conectividad mostrada en la red.

La densidad del grafo se define como la relación de enlaces presentes en el grafo con respecto al máximo de enlaces posibles ($g(g-1)/2$) (Wasserman y Faust, 1994). Esta propiedad de la red permite ver cuántas interacciones entre especies se observan de las potencialmente esperables. La reciprocidad de cada grafo se define como la proporción de conexiones mutuas ($\#mutuas/(\#mutuas+\#asimétricas)$). En palabras sencillas, la reciprocidad es el número de interacciones observadas en ambos sentidos (A afecta a B y B afecta a A) sobre el número posible de interacciones. El grado de cada nodo se define como el número de enlaces que inciden en ese nodo sin importar la dirección, es decir, el número de nodos adyacentes. Toma valores de 0, si no hay ningún nodo adyacente, hasta el número total de nodos menos el analizado ($g-1$). En este sentido, el grado nos permite determinar qué especies interactúan con más especies en las redes (Wasserman y Faust, 1994).

El grado de intermediación (*betweenness*) de un nodo está definido como el número de distancias geodésicas (distancia más corta) que pasan a través de ese nodo. Básicamente, la intermediación es el número de veces que un nodo sirve como puente en la ruta más corta entre dos nodos. En redes de interacción agresivas, como nuestro caso, un alto grado de intermediación lo tendría una especie que pierde con una especie dominante, pero le gana a otra especie subordinada. Matemáticamente, dadas dos especies j y k , el número de distancias geodésicas (en nodos) para que estas dos especies interactúen es g_{jk} , y si todas estas rutas tienen la misma probabilidad de suceder entonces la probabilidad de que interactúen por cualquiera de ellas es igual a $1/g_{jk}$. Considerando la posibilidad de que una tercera especie i sea parte de la interacción entre j y k , entonces $g_{jk}(n_i)$ será el número de distancias geodésicas que conectan a j y k en las que está involucrada i . Entonces, la probabilidad de que se use esa distancia geodésica es de $g_{jk}n_i/g_{jk}$, asumiendo que todas las rutas geodésicas tienen la misma probabilidad de ser elegidas (Freeman, 1977). Este índice obtiene un valor mínimo de cero cuando n_i no cae

en ninguna distancia geodésica, y un valor máximo de $(g-1)(g-2)/2$, el cual es el número de pares de especies sin incluir a n_i (Wasserman y Faust, 1994).

Adicionalmente, con el objetivo de identificar las especies dominantes y subordinadas, calculamos los *hubs* (centros de actividad) y *authorities* (páginas autorizadas), los primeros originalmente definidos como aquellas páginas web que tienen enlaces salientes a los segundos, representados por múltiples páginas autorizadas. En una analogía con publicaciones científicas, las autoridades serían documentos altamente citados y los centros de actividad serían artículos de síntesis o revisiones de un tema (Albornoz y Alfaraz, 2006). Los centros de actividad se calculan como el autovector principal de $A*t(A)$, donde A es la matriz de adyacencia del grafo y $t(A)$ es la transpuesta a esa matriz (Kleinberg, 1998). En nuestro caso los centros de actividad representan a las especies dominantes, ya que ellas son las que realizan el mayor número de interacciones agresivas (enlaces) con las especies subordinadas (*authorities*). Las autoridades (*authorities*) serían aquellas especies que tienen muchos enlaces entrantes desde los centros de actividad y se definen como el autovector principal de $t(A)*A$ (Kleinberg, 1998).

La generación de las redes y el cálculo de sus atributos asociados fueron realizados en R 3.3.2 (Blüthgen y col., 2006) con el paquete “*igraph*” (Csardi y Nepusz, 2006). Utilizamos la función “*edge_density()*” para calcular la densidad de cada grafo, la función “*reciprocity()*” para calcular la reciprocidad, la función “*degree()*” para calcular el grado de cada nodo, y la función “*betweenness()*” para calcular el grado de intermediación. Los *hubs* y *authorities* los calculamos utilizando las funciones “*hub_score()*” y “*authority_score()*”.

La posición de cada especie de colibrí en la jerarquía de dominancia, así como la linealidad y transitividad de estas jerarquías, fue comparada cualitativamente entre localidades y entre períodos de estudio (mes). De la misma manera, la información de las redes de interacción permitió comparar estos ensambles de colibríes de acuerdo a sus interacciones

agresivas. Dado que las localidades difieren en su composición por la presencia, en su mayoría de especies poco abundantes, se realizaron análisis incluyendo solo las especies comunes por localidad y mes para evaluar, primero, el efecto de las especies con escasa representación en la caracterización de las jerarquías y redes de interacción y, segundo, explorar de manera más directa las similitudes o diferencias entre estos ensambles (considerando las especies comunes).

Efecto del peso corporal en las relaciones de dominancia entre especies de colibríes.

El efecto del peso corporal en los patrones de dominancia de las especies de colibríes fue evaluado de manera general (incluyendo información de las tres localidades) con el objetivo de realizar un análisis más robusto (mayor tamaño muestral). Las medidas de peso corporal de las especies de colibríes presentes en este estudio fueron tomadas de Hilty (2003) (Apéndice 1). Este análisis requirió tener información sobre relaciones de dominancia por díadas, así como la diferencia en peso corporal entre las especies interactuantes. Para la dominancia usamos el siguiente índice

$$Dominancia = \log \sqrt{\frac{Ganadas\ por\ la\ sp.\ A + 1}{Ganadas\ por\ la\ sp.\ B + 1}}$$

en el que A representa a la especie ganadora de la mayoría de los enfrentamientos contra una especie B, y transformamos el índice ($\log\sqrt{\quad}$) de tal forma que siguiera una distribución normal (Martin y Ghalambor, 2014). La diferencia de peso se calculó entre cada par de especies (en este caso, entre A y B), por lo que si la especie dominante (en este caso la especie A) era de menor peso corporal que la subordinada (especie B) la diferencia de peso fue negativa (Martin y Ghalambor, 2014).

Para determinar si el peso estaba correlacionado con el índice de dominancia calculado para los diferentes pares de especies de colibríes que interactuaron en nuestro estudio, se realizó

una regresión lineal simple entre estas variables. Adicionalmente, y para evaluar si la importancia del peso corporal en las relaciones de dominancia disminuye a medida que las especies son más divergentes evolutivamente (como fue sugerido por Martin y Ghalambor, 2014), realizamos una regresión lineal simple entre la dominancia y la diferencia de peso, usando como covariable la distancia genética entre especies. Para esto utilizamos secuencias genéticas de dos genes mitocondriales (nd2 y nd4) y cuatro nucleares (ak1, musk, betafib y odc) para todas las especies en las que se observaron interacciones agresivas en este estudio (M. A. Castro-Farías, com. pers.) y se calcularon las distancias genéticas (asumiendo un modelo de sustitución molecular Tamura-Nei) utilizando el programa MEGA5 (Tamura y col., 2011). La regresión lineal simple la realizamos en R 3.3.2 (Blüthgen y col., 2006) con el paquete básico “stats” y la función “lm ()”. Para diferenciar pares de especies en grupos con divergencia genética alta o baja, obtuvimos el promedio de divergencia genética entre pares de especies (en nuestro estudio fue de 0.149, o casi 15%) y definimos aquellos con valores más bajos que el promedio como "especies con distancia genética baja" y aquellos con valores más altos que el promedio como "especies con distancia genética alta" (*sensu* Martin y Ghalambor, 2014). Finalmente, para determinar si la dominancia tiene correlación filogenética (por ejemplo, las especies dominantes son las de mayor peso corporal pero no como resultado de esta característica sino porque todas están emparentadas filogenéticamente), utilizamos el método de *lambda* de Pagel (Pagel, 1999) y correlacionamos el índice de dominancia DS, así como el peso corporal, con las relaciones filogenéticas entre las especies de colibríes observadas (M. A. Castro-Farías, com. pers.). Este análisis lo realizamos en R 3.3.2 (Blüthgen y col., 2006) con el paquete “phytools” y la función “phylosig” (Revell, 2012).

RESULTADOS

Dieciseis (16) especies de colibríes utilizaron los comederos artificiales al considerar todas las localidades estudiadas. El número de especies varió desde seis (6) en los jardines ecológicos Topotepuy en febrero hasta 13 en los jardines de la casa de Enma Pescador (EP) en mayo, con la mayor riqueza de especies observadas en las casas de Tomás Fernández (TF) y Enma Pescador (Tabla 1, Apéndice 1). Seis especies fueron comunes para todas las localidades, cuatro de mayor peso corporal que las otras dos: *Colibri delphinae*, *C. coruscans*, *Heliodoxa leadbeateri* y *Antracothorax nigricollis*, siendo las más pequeñas *Amazilia tobaci* y *Chrysuronia oenone*. Adicionalmente, *Colibri cyanotus* estuvo presente en las tres localidades, pero solo durante el mes de mayo. Otras tres especies fueron comunes en los jardines de TF y EP pero estuvieron ausentes en los jardines de Topotepuy: *Antracothorax prevostii*, *Amazilia fimbriata* y *Chalybura buffonii*. El resto de las especies fueron escasas o presentes en una sola localidad o período de muestreo: *Florisuga mellivora*, *Chrysolampis mosquitus*, *Adelomyia melanogenys* y los ermitaños *Phaethornis antophilus*, *Ph. augusti* y *Glaucis hirsuta* (Tabla 1, Apéndice 1).

La abundancia de las especies de colibríes varió tanto por localidad como por mes de muestreo. En particular, *C. delphinae* y *C. coruscans* fueron más abundantes en los jardines de TF, *A. nigricollis*, *A. tobaci*, *A. fimbriata* y *Ch. buffonii* en los jardines de EP y *H. leadbeateri* en los jardines de Topotepuy. Igualmente, *C. delphinae*, *C. coruscans* y *A. tobaci* incrementaron su abundancia en el mes de mayo, mes en el que aparecieron *Ch. mosquitus* y *C. cyanotus* en dos o tres de las localidades, respectivamente (Tabla 1). Por otro lado, *H. leadbeateri* disminuyó su abundancia en mayo, así como *Ch. oenone*, observándose para esta última especie un mayor porcentaje de machos que hembras en los jardines de TM y EP para el mes de febrero. La

abundancia total de individuos utilizando los comederos (en los censos) no varió temporalmente para ninguna de las localidades (Tabla 1).

Tabla 1. Número máximo de individuos de colibríes observado durante los censos realizados en los comederos. Los colores más oscuros se refieren al valor más alto de abundancia de colibríes en esa localidad en ese mes. M = macho; H = hembra. Las especies están arregladas en el orden que permite visualizar cuáles fueron las especies compartidas entre localidades y períodos de estudio (mes).

	Topotepuy		Tomás		Enma	
	Febrero	Mayo	Febrero	Mayo	Febrero	Mayo
<i>Heliodoxa leadbeateri</i> M	4	5	3	2	1	1
<i>Colibri coruscans</i>	3	6	4	10	5	9
<i>Colibri delphinae</i>	3	4	10	13	1	3
<i>Chrysuronia oneone</i> M	9	7	17	7	19	7
<i>Chrysuronia oneone</i> H	11	4	6	6	5	3
<i>Amazilia tobaci</i>	1	5	6	10	21	35
<i>Heliodoxa leadbeateri</i> H	12	5	2	2	2	
<i>Anthracothorax nigricollis</i>		1	7	9	16	15
<i>Amazilia fimbriata</i>			2	1	6	4
<i>Chalybura buffonii</i> M			2	1	1	3
<i>Anthracothorax prevostii</i>			3	2	3	5
<i>Colibri cyanotus</i>		2		2		1
<i>Chalybura buffonii</i> H					5	1
<i>Phaethornis anthophilus</i>			1		2	1
<i>Phaethornis augusti</i>					1	1
<i>Chrysolampis mosquitus</i>				1		1
<i>Adelomyia melanogenys</i>	1					
<i>Florisuga mellivora</i>					1	
<i>Glaucis hirsuta</i>			1			
Número total de individuos	44	39	64	66	89	90

Interacciones agresivas entre colibríes.

Observamos un total de 4826 interacciones agresivas tomando en cuenta interacciones intra e interespecíficas. En promedio, un 60% de estas interacciones fueron interespecíficas, variando entre un 60 y 70% por localidad y mes, con excepción de las observaciones realizadas en los jardines de Topotepuy en el mes de febrero, donde las interacciones intraespecíficas

fueron las más comunes (59.7%, aunque 85% de las mismas se observó entre individuos de *H. leadbeateri*) (Tablas 2 y 3). En el mes de mayo el número total de interacciones observadas disminuyó entre un 60 y 70%, a pesar de que el número de individuos y especies se mantuvo muy similar entre ambos meses por localidad (Tabla 1; Tablas 4-6). *Chrysuronia oenone* fue la especie con el mayor número de interacciones intraespecíficas en comparación a interacciones con otras especies, independientemente de la localidad y el mes. Las únicas dos especies con un patrón similar fueron *H. leadbeateri* y *A. tobaci*, pero solo para el mes de febrero en Topotepuy y el mes de mayo en casa de EP, respectivamente, meses en los cuales presentaron sus valores más altos de abundancia para todo el período de estudio (Tabla 1). La dominancia entre sexos en aquellas especies que difieren en la coloración de plumaje y el peso corporal (*H. leadbeateri* y *C. oenone*) fue mayor que en *A. nigricollis*, especie en la cual los sexos presentan un peso corporal similar (Tabla 3; Apéndice 1).

Tabla 2. Interacciones intra e interespecíficas entre colibríes observadas en cada localidad y mes.

	<i>Jardines Topotepuy</i>		<i>Casa de Tomás</i>		<i>Casa de Enma</i>	
	Febrero	Mayo	Febrero	Mayo	Febrero	Mayo
<i>Intraespecíficas</i>	872	171	398	88	307	89
<i>Interespecíficas</i>	480	377	733	246	762	194
Total	1352	548	1131	334	1069	283

Tabla 3. Interacciones intra e interespecíficas ganadas por tres especies de colibríes con dimorfismo sexual evidente. HL: *H. leadbeateri*, AN: *A. nigricollis*, CO: *C. oenone*. Se incluye información para todas las localidades y meses.

	Intraespecíficas macho	Intraespecíficas hembra	Interespecíficas
HL macho	187	414	1215
HL hembra	7	190	268
AN macho	61	24	256
AN hembra	20	18	89
CO macho	255	235	365
CO hembra	7	24	98

Tabla 4. Matrices de interacciones agresivas entre colibríes observadas en los Jardines Topotepuy en los meses de febrero (arriba) y mayo (abajo). CD: *C. delphinae*, CC: *C. coruscans*, HL: *H. leadbeateri*, CCy: *C. cyanotus*, AN: *A. nigricollis*, AT: *Amazilia tobaci*, CO: *Ch. oenone*, AM: *A. melanogenys*. La diagonal corresponde a las interacciones intraespecíficas, el resto de la matriz a las interacciones interespecíficas. Las filas son interacciones agresivas ganadas y las columnas las perdidas.

	CD	CC	HL	AT	CO	AM
CD	3	4	54	0	44	0
CC	0	0	4	0	10	0
HL	6	7	659	1	340	0
AT	0	0	0	0	0	0
CO	0	0	9	0	210	0
AM	0	0	0	0	1	0

	CD	CC	HL	CCy	AN	AT	CO
CD	11	14	34	2	0	15	15
CC	1	10	42	5	1	16	19
HL	17	27	108	3	1	67	54
CCy	0	0	1	0	0	7	1
AN	0	0	0	0	0	0	1
AT	0	0	3	0	0	26	31
CO	0	0	0	0	0	0	16

Tabla 5. Matrices de interacciones agresivas observadas en casa de Tomás en los meses de febrero (arriba) y mayo (abajo). CD: *C. delphinae*, CC: *C. coruscans*, CB: *Ch. buffonii*, CCy: *C. cyanotus*, HL: *H. leadbeateri*, AP: *A. prevostii*, AF: *A. fimbriata*, PAn: *Ph. anthophylus*, AN: *A. nigricollis*, GH: *G. hirsuta*, AT: *Amazilia tobaci*, CO: *Ch. oenone*. La diagonal corresponde a las interacciones intraespecíficas, el resto de la matriz a las interacciones interespecíficas. Las filas son interacciones agresivas ganadas y las columnas las perdidas.

	CD	CC	CB	HL	AP	AF	PAn	AN	GH	AT	CO
CD	38	23	4	16	0	3	0	14	0	35	160
CC	2	16	1	10	2	0	1	14	1	15	82
CB	0	0	0	1	0	0	0	2	0	3	18
HL	0	6	0	36	0	0	0	8	3	4	62
AP	0	0	0	0	0	0	0	3	0	1	7
AF	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	6
PAn	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
AN	0	0	1	2	1	0	0	17	0	6	35
GH	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
AT	1	0	0	0	0	1	0	0	0	33	162
CO	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	258

	CC	CD	CCy	CB	HL	AN	AT	CO
CC	14	10	2	0	3	11	22	18
CD	4	11	0	0	4	12	36	35
CCy	0	0	0	0	0	0	1	1
CB	0	0	0	0	0	0	0	1
HL	0	0	0	0	1	0	0	6
AN	0	0	0	0	0	2	8	8
AT	0	0	0	0	0	0	56	64
CO	0	0	0	0	0	0	0	4

Tabla 6. Matrices de interacciones agresivas observadas en casa de Enma en febrero (primera tabla) y en mayo (segunda tabla). en los meses de febrero (arriba) y mayo (abajo). CD: *C. delphinae*, CC: *C. coruscans*, CB: *Ch. buffonii*, HL: *H. leadbeateri*, AP: *A. prevostii*, AF: *A. fimbriata*, PAn: *Ph. anthophylus*, AN: *A. nigricollis*, FM: *F. mellivora*, CM: *Ch. mosquitos*, PAu: *Ph. augusti*, AT: *Amazilia tobaci*, CO: *Ch. oenone*. La diagonal corresponde a las interacciones intraespecíficas, el resto de la matriz a las interacciones interespecíficas. Las filas son interacciones agresivas ganadas y las columnas las perdidas.

	CC	CB	CD	HL	AN	AF	Pau	AP	FM	Pan	AT	CO
CC	4	3	0	2	19	5	0	1	0	0	19	15
CB	1	14	0	4	14	8	1	0	1	0	51	55
CD	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
HL	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	7	5
AN	1	8	0	2	89	22	0	0	0	1	89	88
AF	1	5	0	0	13	9	0	2	0	1	80	50
Pau	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3
AP	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0
FM	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Pan	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2
AT	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	121	149
CO	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	12	70

	CC	CD	AN	CB	AP	AF	CM	CO	AT
CC	17	0	32	0	1	2	0	8	50
CD	5	0	2	0	0	0	0	0	4
AN	0	1	15	0	0	0	2	6	40
CB	0	0	0	0	0	0	0	0	1
AP	0	0	0	0	0	0	0	0	1
AF	0	0	0	0	0	0	0	0	5
CM	0	0	0	0	0	0	0	0	5
CO	0	0	0	0	0	0	0	5	2
AT	0	0	0	0	0	0	0	27	52

Diversas conductas agresivas fueron observadas en los colibríes que visitaban los comederos artificiales. Algunos individuos de *C. coruscans*, *C. delphinae*, *H. leadbeateri* y *A. fimbriata* monopolizaron el uso de algunos comederos posándose sobre el mismo o en una percha muy cercana, vocalizando y desplazando a cualquier individuo que se acercara al comedero. Otras conductas agresivas observadas fueron aperturas del pico, de las alas y de la cola, en especial por parte de las especies de menor peso corporal (*A. fimbriata*, *A. tobaci* y *C. oenone*, Fig. 4), el despliegue de las plumas auriculares por parte de *C. delphinae* y *C. coruscans*, y vocalizaciones al aproximarse al comedero, en especial para las especies *Ch. buffonii* y *C. coruscans* (Apéndice 2). En general, un mayor tiempo de alimentación en los comederos estuvo correlacionado positivamente con el número de interacciones agresivas asociadas con cada especie ($r=0.89$, $p=8.4 \times 10^{-6}$, Fig. 5, Apéndice 3).

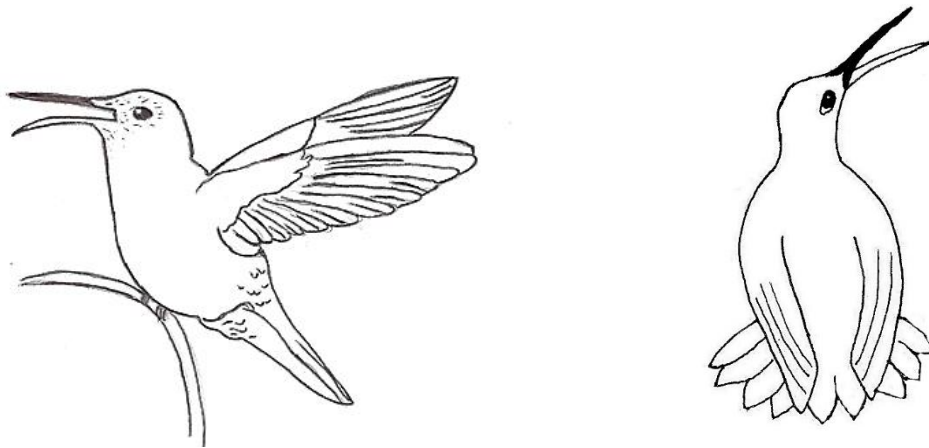


Figura 4. Esquema de dos conductas observadas para *C. oenone* y *A. fimbriata* ante una posible amenaza de ataque.

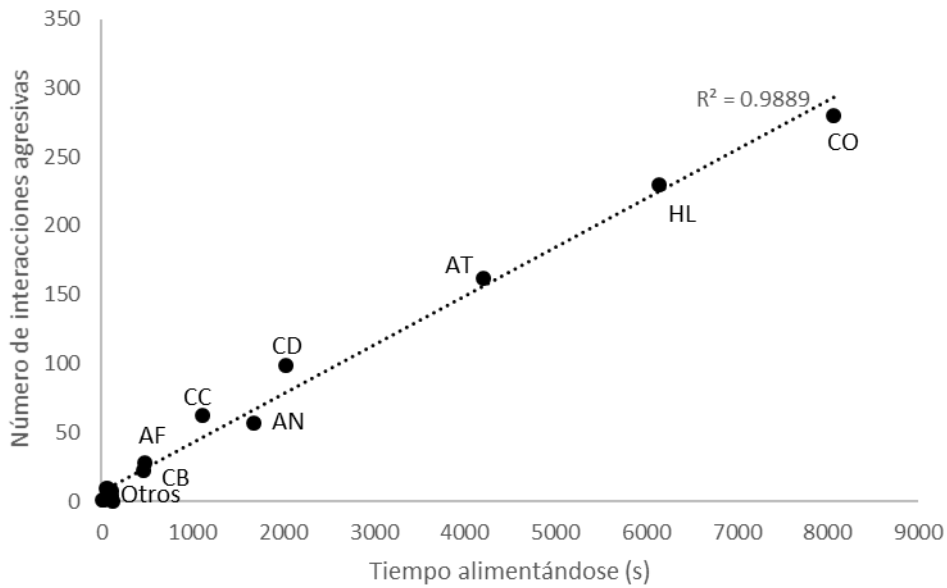


Figura 5: Correlación positiva entre el tiempo total de alimentación de las especies de colibríes en los comederos y el número total de interacciones agresivas que incluyen a cada especie. Esta correlación está basada en la matriz total de datos obtenidos en este estudio (patrones por localidad y mes en Apéndice 3). AF: *Amazilia fimbriata*, AT: *Amazilia tobaci*, AN: *Anthracothorax nigricollis*, CB: *Chalybura buffonii*, CC: *Colibri coruscans*, CD: *Colibri delphinae*, CO: *C. oenone*, HL: *Heliodoxa leadbeateri*, CM: *Ch. mosquitus*, Otros: *Colibri cyanotus*, *Florisuga mellivora*, *Phaethornis augusti*, *Ph. anthophilus*, *Glaucis hirsuta*, *A. melanogenys*, *Anthracothorax prevostii*.

Jerarquías de dominancia en colibríes utilizando comederos artificiales.

El número de interacciones agresivas varió entre pares de especies. Las especies dominantes fueron especies grandes, en particular, *Colibri delphinae* y *C. coruscans*, especies que ocuparon generalmente el tope de la jerarquía en ambos meses para todas las localidades (Tabla 7). Sin embargo, en casa de EP en el mes de febrero, *Chalybura buffonii* ocupó el segundo puesto en la jerarquía dada la baja abundancia (o poco número de interacciones) de *C. delphinae* durante ese mes en dicha localidad. Igualmente, *H. leadbeateri* dominó sobre *C. coruscans* durante el mes febrero en Topotepuy, cuando fue la especie más abundante luego de *Ch. oenone* (Tablas 1, 4-6). Las especies subordinadas fueron las más pequeñas, *Amazilia tobaci* y *Chrysuronia oenone*, con la primera dominando consistentemente a la segunda, la cual

ganó muy pocas interacciones cuando se enfrentaron; las pocas observaciones de *Ch. mosquito* en casa de EP en mayo sugieren que esta especie, igual de pequeño tamaño, es dominante sobre *A. tobaci* y *Ch. oenone* (Tablas 4-6). Especies con valores intermedios de dominancia o rangos intermedios en la jerarquía fueron igualmente especies grandes, *Ch. buffonii*, *H. leadbeateri*, *A. nigricollis* y *C. cyanotus* (Tabla 7; pesos en Apéndice 1), las cuales mostraron este orden en la jerarquía de dominancia según el resultado de sus interacciones (Tablas 4-6). *Amazilia fimbriata* fue una especie muy agresiva, pero, a pesar de ganar gran cantidad de interacciones, fue desplazada por estas especies en una mayor cantidad de oportunidades (Tabla 6).

Muchos pares de especies no se observaron interactuando entre sí (la cámara no registró la presencia de estas especies). Este patrón probablemente esté asociado con la baja abundancia de muchas de las especies (ver gran cantidad de ceros o valores bajos en Tabla 1). Las inconsistencias observadas entre las jerarquías obtenidas con ambos índices (DS y I&IS) está probablemente asociada con muchas de estas especies (comparar Tabla 7 con valores en Tablas 4-6). Por ejemplo, especies como *A. melanogenys* y *Ph. antophilus* ocuparon rangos altos en las jerarquías de dominancia (en las localidades en las que estuvieron presentes), a pesar de que escasamente interactuaron con las otras especies de colibríes, quizás reflejando limitaciones de estos índices en el manejo de la falta de información de interacciones entre pares de especies (ver discusión).

Tabla 7. Jerarquías de dominancia identificadas en este estudio por localidad y mes. Se colocan las especies en el orden identificado por el índice de David (DS). Valores mayores de este índice indican una mayor dominancia. Los valores de I&IS no son necesariamente congruentes con los de DS y un mayor número representa una posición más alta en la jerarquía. Se muestran los valores para los índices de linealidad de Landau mejorado (h') y de transitividad (Ttri) ** $p < 0.05$, ***: $p < 0.01$. Jardines Topotepuy, febrero y mayo (A y B); la casa de Tomás (C y D); casa de Enma (E y F). En el caso del análisis del método I&IS, para la casa de Enma en mayo se eliminó la especie *C. buffonii* por falta de información suficiente en la matriz de interacciones.

A			B		
ID	DS	I&IS $h': 0.66, Ttri: 1$	ID	DS	I&IS $h': 0.875^{**}, Ttri: 1^*$
<i>C. delphinae</i>	6.5	6	<i>C. delphinae</i>	13.94	7
<i>H. leadbeateri</i>	1.8	4	<i>C. coruscans</i>	9.66	6
<i>A. melanogenys</i>	1.0	5	<i>H. leadbeateri</i>	8.20	5
<i>C. coruscans</i>	-0.2	3	<i>C. cyanotus</i>	-1.25	4
<i>A. tobaci</i>	-2.3	2	<i>A. nigricollis</i>	-3.86	3
<i>C. oenone</i>	-6.9	1	<i>A. tobaci</i>	-8.70	2
			<i>C. oenone</i>	-18.00	1

C			D		
ID	DS	I&IS $h': 0.61^{***}, Ttri: 0.69$	ID	DS	I&IS $h': 0.91^{**}, Ttri: 1$
<i>C. delphinae</i>	27.13	11	<i>C. coruscans</i>	15.29	8
<i>C. coruscans</i>	20.90	10	<i>C. delphinae</i>	10.00	6
<i>C. buffonii</i>	5.78	8	<i>C. cyanotus</i>	1.71	5
<i>H. leadbeateri</i>	4.42	6	<i>C. buffonii</i>	1.00	7
<i>A. prevostii</i>	2.50	9	<i>A. nigricollis</i>	0.00	4
<i>A. fimbriata</i>	0.11	7	<i>H. leadbeateri</i>	0.00	3
<i>P. anthophilus</i>	-1.27	5	<i>A. tobaci</i>	-10.00	2
<i>A. nigricollis</i>	-3.44	3	<i>C. oenone</i>	-18.00	1
<i>G. hirsuta</i>	-5.12	4			
<i>A. tobaci</i>	-18.18	2			
<i>C. oenone</i>	-32.84	1			

E			F		
ID	DS	I&IS $h': 0.5^{**}, Ttri: 0.2$	ID	DS	I&IS $h': 0.6, Ttri: 0.8$
<i>C. coruscans</i>	23.508	12	<i>C. coruscans</i>	10.00	7
<i>C. buffonii</i>	16.381	10	<i>C. delphinae</i>	9.93	8
<i>C. delphinae</i>	8.487	11	<i>A. nigricollis</i>	3.33	6
<i>H. leadbeateri</i>	5.000	8	<i>C. buffonii</i>	1.93	-
<i>A. nigricollis</i>	4.425	7	<i>A. fimbriata</i>	-0.07	4
<i>A. fimbriata</i>	1.493	3	<i>A. prevostii</i>	-0.07	4
<i>P. augusti</i>	0.631	9	<i>C. mosquitos</i>	-0.74	4
<i>A. prevostii</i>	0.335	5	<i>C. oenone</i>	-12.05	1
<i>F. mellivora</i>	-0.533	5	<i>A. tobaci</i>	-12.28	2
<i>P. anthophilus</i>	-3.438	5			
<i>A. tobaci</i>	-24.854	2			
<i>C. oenone</i>	-31.435	1			

La linealidad de las jerarquías de dominancia fue baja o nula. Aunque cuatro de las jerarquías fueron lineales significativamente, solo la matriz de interacciones de mayo en los jardines Topotepuy mostró significancia para su transitividad (Tabla 7). Incluyendo todas las interacciones en una matriz global para el uso de comederos por todas estas especies resultó en patrones de jerarquías de dominancia similares (incluyendo las inconsistencias en las especies con baja abundancia o ausencia de observaciones para pares de especies), caracterizados por falta de linealidad y transitividad (Tabla 8). Estos patrones fueron incluso similares cuando solo se analizan, de manera comparativa, las interacciones entre especies que fueron comunes para todas las localidades durante cada mes, aunque aquí las jerarquías fueron más consistentes entre ambos índices (Tabla 9; ver también los resultados de redes en Apéndices 6, 7 y 8)

La presencia de especies muy dominantes y agresivas como, por ejemplo, *C. coruscans*, *C. delphinae* o *H. leadbeateri*, no resulta en el rechazo absoluto de especies subordinadas. La probabilidad de interactuar agresivamente (el complemento a la proporción de encuentros que no generaron respuesta agresiva) varió por especie y, más importante aún, la frecuencia de encuentros en la que pares de especies compartieron el comedero sin rechazarse varió entre un 60 a 85% entre las diferentes especies que interactuaron de manera regular en este estudio (Fig. 6, Apéndice 4).

Tabla 8. Jerarquías de dominancia identificadas en este estudio para la matriz general de interacciones. Se colocan las especies en el orden identificado por el índice de David (DS). Valores mayores de este índice indican una mayor dominancia. Los valores de I&IS no son necesariamente congruentes con los de DS y un mayor número representa una posición más alta en la jerarquía. Se muestran los valores para los índices de linealidad de Landau mejorado (h') y de transitividad (Ttri) ** p < 0.05, ***: p < 0.01.

Especie	DS	I&IS
		h': 0.43, Ttri: 0.13
<i>C. delphinae</i>	36.62	16
<i>C. coruscans</i>	28.75	14
<i>C. buffonii</i>	13.96	11
<i>H. leadbeateri</i>	10.36	11
<i>G. hirsuta</i>	1.49	7.5
<i>P. augusti</i>	0.88	12
<i>A. nigricollis</i>	0.8	7.5
<i>A. prevostii</i>	0.05	10
<i>A. fimbriata</i>	-0.81	4
<i>P. anthophilus</i>	-1.99	3
<i>C. mosquitus</i>	-2.18	7.5
<i>A. melanogenys</i>	-2.21	15
<i>F. mellivora</i>	-2.35	7.5
<i>C. cyanotus</i>	-2.37	5
<i>A. tobaci</i>	-33.42	2
<i>C. oenone</i>	-47.6	1

Tabla 9. Jerarquías de dominancia estimadas considerando solo aquellas especies en común para cada localidad por mes. Se colocan las especies en el orden identificado por el índice de David (DS). Valores mayores de este índice indican una mayor dominancia. Los valores de I&IS no son necesariamente congruentes con los de DS y un mayor número representa una posición más alta en la jerarquía. Se muestran los valores para los índices de linealidad de Landau mejorado (h') y de transitividad (Ttri) ** p < 0.05, ***: p < 0.01.

Especie	Jardines Topotepuy				Casa de Tomás				Casa de Enma			
	Febrero		Mayo		Febrero		Mayo		Febrero		Mayo	
	DS	I&IS	DS	I&IS	DS	I&IS	DS	I&IS	DS	I&IS	DS	I&IS
<i>C. delphinae</i>	6.3	5	6.66	5	9.46	5	6.49	5	-0.100	4	6.70	5
<i>H. leadbeateri</i>	1.3	4			1.79	3			2.656	3		
<i>C. coruscans</i>	-0.3	3	3.51	4	3.45	4	8.50	4	5.440	5	5.05	4
<i>A. tobaci</i>	-1.1	2	-2.00	2	-4.79	2	-4.99	2	-2.110	2	-5.15	2
<i>C. oenone</i>	-6.1	1	-7.25	1	-9.90	1	-9.99	1	-5.890	1	-8.16	1
<i>A. nigricollis</i>			-0.93	3			-0.02	3			1.55	3

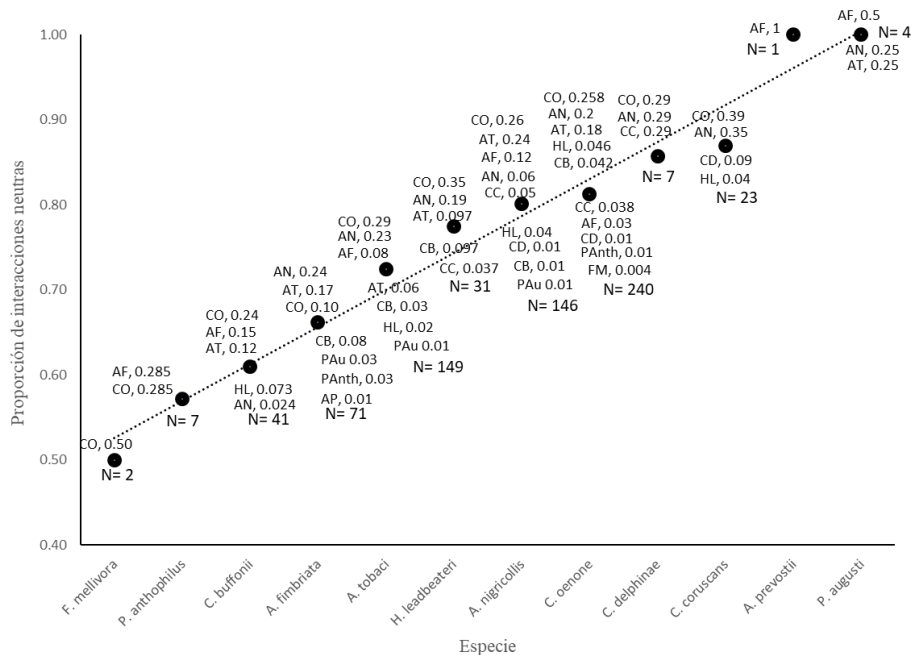


Figura 6: Proporción de interacciones neutras (neutras/(interacciones agresivas + neutras)) entre pares de especies de colibríes que usan comederos. Como ejemplo se representan las diferentes especies presentes en casa de Enma para el mes de febrero (ver Apéndice 4 para otras localidades y meses). Los códigos y números representan la proporción del porcentaje mostrado en la que contribuye cada especie con la que estuvo presente en esa interacción neutral. N= Número total de interacciones (interacciones agresivas + neutras), AF: *Amazilia fimbriata*, AT: *Amazilia tobaci*, AN: *Anthracothorax nigricollis*, AP: *Anthracothorax prevostii*, CB: *Chalybura buffonii*, CC: *Colibri coruscans*, CD: *Colibri delphinae*, CO: *C. oenone*, HL: *Heliodoxa leadbeateri*, FM: *Florisuga mellivora*, PAu: *Phaethornis augusti*.

Redes de interacción de colibríes asociados a comederos artificiales.

Las redes de interacción mostraron variabilidad en sus atributos dependiendo de la localidad y el mes de muestreo. A pesar de presentar una densidad similar para febrero ($\Delta = 0.37$), las redes se diferenciaron en densidad para el mes de mayo, con la mayor densidad para los jardines de Topotepuy y la menor para la casa de EP (sin embargo, en esta localidad solo se pudieron realizar cuatro días de trabajo en lugar de los ocho establecidos para cada localidad por mes) (Tabla 10). El número de especies que interactuaron en los comederos (no el observado en los censos; Tabla 1) varió, entre febrero y mayo, de 6 a 7 en Topotepuy, 11 a 8 en casa de TF y de 12 a 9 en casa de EP (Tablas 4-6). Los valores de reciprocidad sugieren entre un 40 y 60% de interacciones mutuas en febrero para casi todas las localidades, pero los

valores disminuyeron para las redes de mayo, siendo los menores valores los registrados para casas de TF y EP (11 y 22%, respectivamente; Tabla 10). Estos valores globales de las redes sugieren que la proporción de pares de especies que interactuaron agresivamente pasó de ser similar entre las tres localidades en febrero a presentar diferencias en conectividad, siendo la red de interacciones en casa de EP la que presentó la menor cantidad de pares de especies interactuando que lo esperado dada la riqueza de especies presentes. La reciprocidad, por su parte, también disminuyó en el mes de mayo indicando que las interacciones pasaron a ser más asimétricas durante este mes (más transitivas).

Tabla 10. Índices de densidad y reciprocidad asociados a las redes de interacción agresiva entre colibríes para cada localidad por mes.

	<i>Jardines Topotepuy</i>		<i>Casa de Tomás</i>		<i>Casa de Enma</i>	
	Febrero	Mayo	Febrero	Mayo	Febrero	Mayo
<i>Densidad</i>	0.37	0.55	0.37	0.37	0.37	0.25
<i>Reciprocidad</i>	0.55	0.43	0.39	0.11	0.57	0.22

Los grados de los diferentes nodos fueron mayores para las redes de febrero en comparación a las redes de mayo, con excepción de las redes asociadas a Topotepuy. En número de enlaces promedios (interacciones) de cada especie disminuyó de 6.5 a 4.5 en casa de TF y de 8.2 a 4 en casa de EP, mientras que incrementó de 3.7 a 7.2 en Topotepuy (Tabla 11). El grado de intermediación también disminuyó en mayo, para todas las localidades, asociado con el menor número de interacciones entre pares de especies observado para este mes en todas las localidades (comparar Tabla 11 con Tablas 4-6). Ambos índices indican un patrón de mayor conectividad en las redes de interacción durante el mes de febrero (Figs. 7 y 8). Durante este mes (donde el patrón se observó más claramente), las especies con mayor intermediación fueron *H. leadbeateri* y *Ch. oenone* en Topotepuy, *A. tobaci* y *C. delphinae* en casa de TF y *A. fimbriata*, *A. nigricollis* y *Ch. buffonii* en casa de EP (Tabla 11).

Los patrones de los centros de actividad (*hubs*) y autoridades (*authorities*) de las redes de interacción muestran la diferenciación de estas redes de acuerdo a los patrones de dominancia de las especies. Las localidades difieren en la identidad de las especies más dominantes que, además de incluir a *C. delphinae* y *C. coruscans*, incluyen *H. leadbeateri*, *A. nigricollis*, *Ch. buffonii* y *A. fimbriata*; algunas especies, como es el caso de *A. nigricollis* para el mes de mayo, presentan valores de *hubs* y *authorities* similares, lo que nos indica que esta especie gana enfrentamientos, pero también los pierde, lo que lo coloca en un nivel de dominancia medio (Figs. 7 y 8). Una mayor heterogeneidad en el patrón de dominancia de las especies (y más especies dominantes) caracteriza las redes en el mes de febrero en comparación con el mes de mayo, notándose una diferencia más clara entre especies dominantes y subordinadas en el mes mayo. Las incongruencias en jerarquías de dominancia observadas con los diferentes índices de dominancia no se presentan aquí, ya que las especies asociadas con estas incongruencias tienen una baja contribución (diámetro menor) tanto en los centros de actividad como en las autoridades (Figs. 7 y 8). Una red global construida con todas las interacciones observadas en este estudio mostró estos mismos patrones (Apéndice 5).

Tabla 11. Grado (D) e intermediación (B) para cada nodo (especie) en las redes de interacción agresiva entre colibríes para cada localidad por mes y para la matriz general.

Especie	Jardines Topotepuy				Casa de Tomás				Casa de Enma				Matriz Total	
	Febrero		Mayo		Febrero		Mayo		Febrero		Mayo		D	B
	D	B	D	B	D	B	D	B	D	B	D	B		
<i>H. leadbeateri</i>	7	9	10	7.5	9	10.5	3	0	7	0			13	8.9
<i>Ch. oneone</i>	5	4	6	0	11	18	7	0	13	9.83	4	0	17	43.3
<i>C. coruscans</i>	4	0	8	0.5	11	16	7	1	11	5.2	6	4.33	17	33.5
<i>C. delphinae</i>	4	0	7	0	9	34.5	6	0	2	0	4	3	12	8.05
<i>A. tobaci</i>	1	0	6	0	11	42	5	0	12	12.967	9	4.33	17	40
<i>A. melanogenys</i>	1	0											1	0
<i>C. cyanotus</i>			6	0			3	0					6	0
<i>A. nigricollis</i>					10	9	4	0	14	21.6	6	3.33	18	42
<i>Ch. buffonii</i>					7	0	1	0	11	20.73	1	0	12	28.4
<i>A. prevostii</i>					5	0			4	0	2	0	6	0
<i>Ph. augusti</i>									3	0	2	0	3	0
<i>A. fimbriata</i>					4	0			15	28.67			15	25.8
<i>Ph. anthophilus</i>					2	0			4	0			5	0
<i>G. hirsuta</i>					3	0							2	0
<i>Ch. mosquitus</i>											2	0	2	0
<i>F. mellivora</i>									2	0			2	0

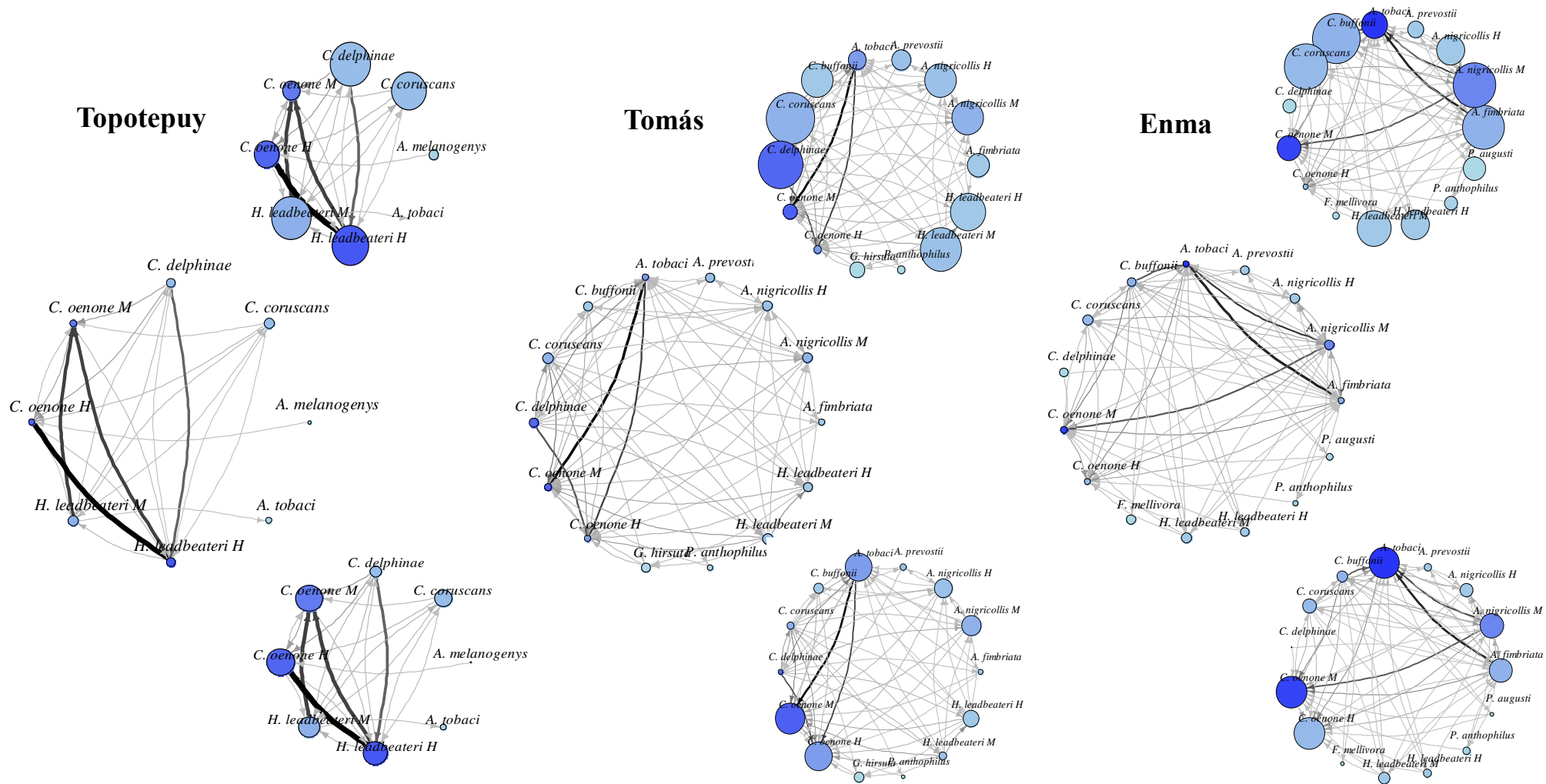


Figura 7: Redes de interacciones agresivas entre especies de colibríes en las tres localidades de estudio durante el mes de febrero. Grosor y color de los enlaces corresponde a mayor número de interacciones entre las especies, azul más oscuro de los nodos corresponde a la especie más abundante en esa localidad y tamaño del nodo al peso corporal de la especie. En las especies en las que se identificó el sexo está la letra H para hembra y M para macho. Se incluyen los centros de actividad (*hubs*, arriba) y autoridades (*authorities*, abajo) de las redes; el tamaño del nodo corresponde a un mayor valor de *hub* o *authority* según sea el caso, el color del nodo y ancho y color de los enlaces tienen el mismo significado que en las redes de interacción.

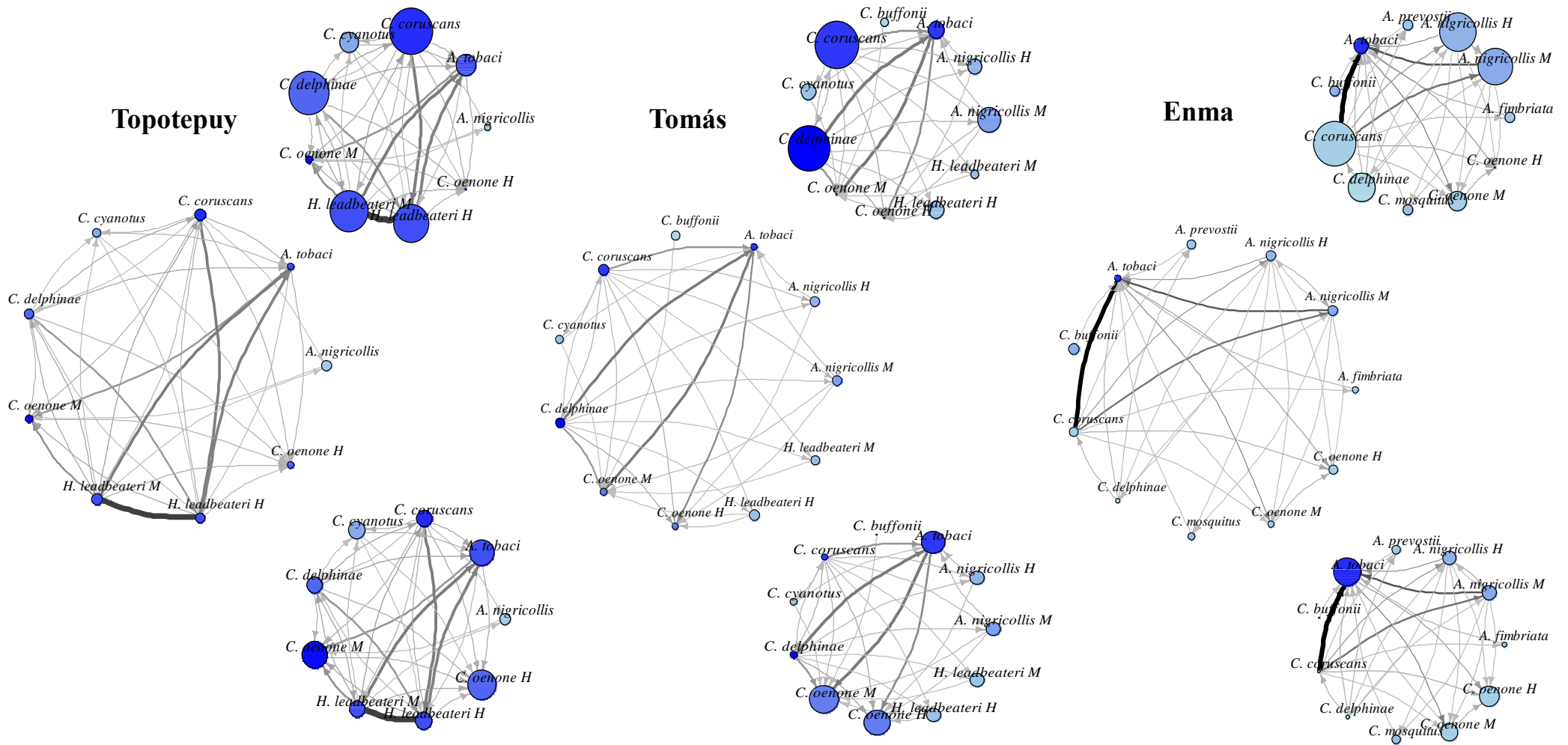


Figura 8: Redes de interacciones agresivas entre especies de colibríes en las tres localidades de estudio durante el mes de mayo. Grosor y color de los enlaces corresponde a mayor número de interacciones entre las especies, azul más oscuro de los nodos corresponde a la especie más abundante en esa localidad y tamaño del nodo al peso corporal de la especie. En las especies en las que se identificó el sexo está la letra H para hembra y M para macho. Se incluyen los centros de actividad (*hubs*, arriba) y autoridades (*authorities*, abajo) de las redes; el tamaño del nodo corresponde a un mayor valor de *hub* o *authority* según sea el caso, el color del nodo y ancho y color de los enlaces tienen el mismo significado que en las redes de interacción.

Efecto del peso corporal en las relaciones de dominancia entre especies de colibríes.

El peso corporal tuvo un efecto sobre la dominancia de especies de colibríes. Sin embargo, aunque se observó un efecto significativo del peso, el porcentaje de variación en la dominancia explicado por esta variable fue de alrededor de un 10% (Fig. 9; $R^2= 0.102$, $p = 0.021$). No se detectó señal filogenética en la dominancia ($\lambda= 0.015$, $p= 0.976$) o en el peso corporal de las especies ($\lambda= 6.61e-05$, $p= 1$). Sin embargo, la correlación entre un mayor peso corporal y la dominancia en interacciones agresivas parece ser más acentuada entre individuos con una divergencia genética alta que entre las especies más cercanas evolutivamente (Fig. 9; $R^2=0.143$, $p = 0.056$).

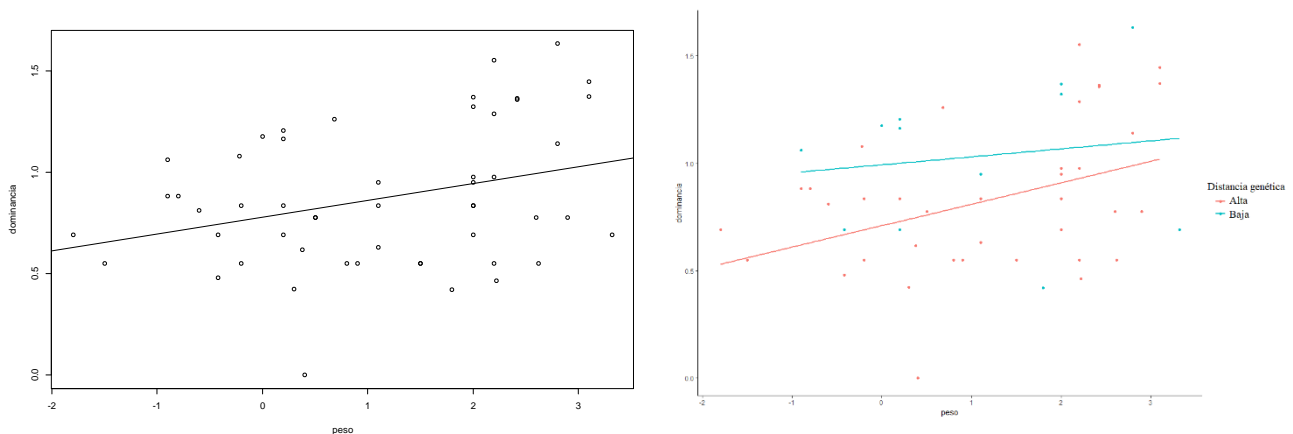


Figura 9: Efecto de la diferencia de peso corporal sobre la dominancia considerando la matriz total de interacciones entre pares de especies observadas en este estudio (izquierda). El mismo efecto del peso corporal se muestra en la figura de la derecha, pero incluyendo información de la distancia genética entre las especies. Se incluyen las líneas de tendencia para pares de especies caracterizados por una baja (5.8 a 11.8%) o alta divergencia genética (11.9 a 16.7%).

DISCUSIÓN

Los patrones de dominancia entre especies de colibríes observados en este estudio mostraron una asociación con el tamaño corporal. La dominancia por parte de las especies de mayor peso corporal ha sido reportada en muchas comunidades de colibríes (Lyon, 1976; Rodrigues y Araujo, 2011; Las-Casas y col., 2012; López-Segoviano y col., 2017). *Colibri coruscans* y *C. delphinae*, de las especies más grandes observadas (Apéndice 1), fueron las especies con mayor rango en las jerarquías de dominancia entre colibríes en prácticamente todas las localidades y meses estudiados. Estas especies fueron observadas monopolizando los comederos, mientras vocalizaban perchadas muy cerca de los mismos (incluso sobre ellos) y ganaron la mayor cantidad de encuentros entre especies de tamaño similar. Otras especies grandes que ocuparon rangos altos en las jerarquías de dominancia fueron *Heliodoxa leadbeateri*, *Chalybura buffonii* y *Antracothorax nigricollis*. De estas, *H. leadbeateri* mostró ser una especie bien agresiva, ganando varios de sus enfrentamientos, incluso con las especies dominantes, y monopolizando comederos. Estas especies de gran peso corporal suelen defender territorios por lo que su conducta agresiva ante una fuente rica e inagotable de néctar se puede ver más acentuada.

La defensa de recursos, a pesar de ser abundantes, representa un gasto metabólico alto. La defensa de un parche con flores por parte de colibríes se mantiene mientras el balance entre costo de defensa y la ganancia por ingesta del recurso sea positivo (Cotton, 1998). En este estudio observamos que cuando un individuo pretende monopolizar un comedero permanece la mayor parte del tiempo posado, vocalizando, o desplazando a otros individuos que visitan al comedero, por lo que su ingesta de néctar disminuye. Cuando la monopolización fue por parte de las especies de mayor peso corporal (*C. delphinae*, *C. coruscans* y macho de *H. leadbeateri*),

y el individuo se encontraba en alguna persecución, el comedero era descuidado y las hembras y especies de pequeño tamaño (*A. tobaci* y *C. oenone*) aprovechaban para beneficiarse del comedero de manera oportunista. Por lo tanto, este tipo de conducta territorial no asegura el uso exclusivo de este recurso.

El patrón de dominancia asociado al tamaño corporal no determinó que las especies más pequeñas (*A. tobaci* y *Ch. oenone*) obtuvieran acceso a los recursos. A pesar de que estas especies son las que pierden el mayor número de interacciones en los comederos, éstas logran de igual forma alimentarse por más tiempo, incluso en presencia de otras especies, como lo muestra el número de interacciones sin respuesta agresiva (neutras) por parte de las especies dominantes hacia estas especies. Este patrón debe obedecer a la característica de recurso inagotable del comedero y a la imposibilidad de defender este "parche de recurso" por largos períodos de tiempo. De hecho, estas especies fueron las más abundantes en nuestro estudio y su uso continuo del comedero contribuye a la asociación encontrada entre el tiempo de uso (alimentación) en el comedero y el número de interacciones agresivas observados entre las diferentes especies.

La defensa de un recurso debe ser más intensa entre individuos de una misma especie que entre individuos de especies diferentes. Este patrón se explica por el uso de recursos y estrategias de alimentación más similares entre individuos de una misma especie (Feinsinger, 1976). Sin embargo, la mayoría de las especies de colibríes observadas en este estudio fueron principalmente agresivos con individuos de otras especies. Al ser el comedero una fuente de recursos de alta calidad y accesible a todas las especies (no hay restricciones morfológicas como lo puede ser la forma y tamaño de la flor), cada individuo que lo usa, independientemente de la especie a la que pertenece, representa un competidor potencial. Por lo tanto, si hay más individuos de otras especies, en comparación a individuos de la misma especie, uno esperaría

encontrar el patrón observado, mayor número de interacciones interespecíficas que intraespecíficas (en el caso de especies de tamaño más o menos similar). Cuando una de las especies fue muy abundante (*H. leadbeateri* en febrero en Topotepuy; *A. tobaci* en mayo en casa de EP; y *Ch. oenone* en todas las localidades), el número de interacciones intraespecíficas fue mayor al de las interespecíficas, como consecuencia de que es más probable encontrar un individuo de la misma especie que de otra especie.

En este estudio observamos tres especies con dimorfismo sexual evidente, *Ch. oenone*, *H. leadbeateri* y *A. nigricollis*. Las dos primeras especies no sólo se diferencian en plumaje sino en peso corporal a diferencia de *A. nigricollis*, cuyos sexos solo difieren en el color del plumaje. En *Ch. oenone* y *H. leadbeateri* observamos diferencias en la dominancia entre los sexos, siendo el macho dominante sobre la hembra y ganando más enfrentamientos que esta última (incluso en interacciones con otras especies). Sin embargo, en *A. nigricollis* ambos sexos fueron igualmente agresivos. Este es un resultado interesante porque refuerza la importancia del tamaño corporal en los patrones de dominancia entre colibríes.

Jerarquías de dominancia en colibríes.

Los patrones de jerarquías de dominancia sugieren patrones lineales y transitivos, pero no quedan claramente establecidos. Estos ensambles de colibríes se caracterizaron por poseer un grupo claramente dominante, compuesto por *C. coruscans* y *C. delphinae*, y un grupo claramente subordinado, compuesto por *A. tobaci* y *C. oenone*, patrón más o menos general para todas las localidades y meses estudiados. Estas especies, a pesar de que varían en abundancia durante el año en estas localidades, estuvieron siempre presentes, a diferencia de las especies ubicadas en el centro de la jerarquía de dominancia. Por ejemplo, *A. nigricollis* y *A. prevostii* se han observado desde enero hasta octubre, *C. buffonii* y *A. fimbriata* de octubre a mayo, *C. cyanotus* y *C. mosquitus* de mayo a junio, y los ermitaños de noviembre a mayo (*A.*

M. Fernandes, obs. pers.). La baja abundancia de especies y la falta o escaso número de interacciones observado entre pares de estas especies no permite establecer claramente cuál de estas especies domina sobre la otra y, sin lugar a dudas, afectó claramente la eficacia de los índices utilizados para determinar una clara jerarquía de dominancia.

Cuatro de los ensambles de colibríes estudiados mostraron jerarquías lineales de dominancia. Efectivamente, el índice de Landau fue significativo para las jerarquías de dominancia entre colibríes observados en las casas de TF y EP en el mes de febrero y en los jardines Topotepuy y la casa de TF en mayo. Sin embargo, la única jerarquía significativamente transitiva fue la de los jardines Topotepuy en mayo (aunque varios de los índices de transitividad para mayo presentaron el valor máximo ($T_{tri}=1$)). Este patrón es claramente inconsistente dado que una jerarquía es lineal si es transitiva. La falta de linealidad y transitividad también caracterizó la matriz general de interacciones agresivas entre colibríes. Sin embargo, los atributos de las redes de interacción sugieren, cuando se compara el mes de mayo con febrero, que la reducción en número de especies (principalmente para las casas de TF y EP) estuvo asociada con un mayor número de interacciones por especie y menor reciprocidad, así como menor intermediación de los nodos, características que sugieren que las redes se hacen más asimétricas o lineales (menos intransitivas). ¿Qué puede estar pasando entonces con la eficiencia de estos índices para determinar patrones claros de dominancia?

La sensibilidad de los distintos índices de dominancia (I&IS y DS) ante la ausencia de información de relaciones de dominancia (ceros estructurales) parece ser muy alta. El algoritmo de reducción de inconsistencias del método I&IS claramente se ve afectado por falta de información de díadas en la matriz de dominancia porque manipula la posición de la especie para lograr la menor incongruencia en la jerarquía de dominancia resultante. En nuestro caso, un claro ejemplo de la falla de este método es la posición de *A. melanogenys* en la jerarquía de

Topotepuy para el mes de febrero. Esta especie solo se observó interactuando en una oportunidad, la cual resultó en una victoria sobre *Ch. oenone*. Aún con falta de información, el método I&IS ubicó a esta especie como la segunda más dominante luego de *C. delphinae* y por encima de *C. coruscans* y *H. leadbeateri* debido a que *Ch. oenone* desplazó en nueve oportunidades a *H. leadbeateri* y esta especie dominó en algunos encuentros a *C. coruscans*. El mismo problema se presenta con el índice de David (DS) ya que *A. melanogenys* obtiene un valor mayor que las otras especies (con excepción de *H. leadbeateri*) porque *C. coruscans* pierde en más oportunidades con especies más dominantes (como *C. delphinae*). Por otro lado, la significancia de los índices de linealidad y transitividad es muy sensible a la presencia de díadas nulas (pares de especies sin interacción) y número de especies en la matriz (tamaño de la red). El algoritmo de aleatorización empleado por de Vries (1995) para eliminar la presencia de díadas nulas (ceros estructurales) crea interacciones que no existen en la matriz original y tienen a generar redes menos lineales. Igualmente, el intervalo de confianza de estos índices aumenta con la disminución en el número de especies y el aumento en la proporción de díadas nulas, por lo que jerarquías perfectamente lineales pueden aparecer por azar en grupos pequeños (p.e. grupos de 5 especies; Shizuka y McDonald, 2012). Las matrices de interacciones agresivas obtenidas en este estudio se caracterizaron por un gran porcentaje de díadas nulas (26 y 36% en mayo para las casas de EP y TF, respectivamente), incluso superior al 26% encontrado por Shizuka y McDonald (2012) analizando 55 redes de interacción de la literatura. Sin embargo, este sería el patrón esperado en comunidades o ensamblajes de especies en el trópico donde gran cantidad de especies se caracterizan por su baja abundancia.

El uso de redes ofrece una mejor aproximación al análisis de los patrones de dominancia entre especies. Asumir e imponer patrones de jerarquía lineales (como en el método I&IS) claramente ignora una serie de patrones observados en este estudio, la mayoría de los cuales son evidentes mediante el uso de redes. Aunque hay una clara dominancia entre varias especies

si tomamos en cuenta qué especie ganó más encuentros que otra, la realidad es que en muchas oportunidades hay un porcentaje importante de victorias para la especie perdedora en una díada específica (Ej. *H. leadbeateri* vs. *C. coruscans* en Topotepuy). Por lo tanto, este nivel de intransitividad no es considerado en estos análisis. Otro patrón importante es que hay una serie de especies, a nivel intermedio de la jerarquía, donde la certeza de quién es dominante sobre quién no es clara. Esto sucede con muchas especies de tamaño corporal grande o intermedio (Ej. *A. nigricollis*, *Ch. buffonii*, *A. fimbriata*) y puede indicar que no hay una clara dominancia entre estas especies, un patrón similar a lo sugerido por Fushing y col. (2011) en su concepto de redes corporativas, donde hay una especie dominante sobre otras entre las cuales no hay relaciones de dominancia. Finalmente, la proporción de encuentros que no llevan a interacciones agresivas (interacciones neutras), incluso entre especies dominantes y subordinadas, requiere evaluar críticamente el concepto de dominancia y sus implicaciones para la coexistencia de especies en comunidades (Stuble y col., 2017).

Patrones de variación espacio-temporal en las jerarquías de dominancia de colibríes.

Las redes de interacción agresiva observadas en este estudio reflejan el efecto potencial de cambios espacio-temporales en la composición y abundancia de especies por localidad y mes. Los ensambles de las diferentes localidades difieren en el número de especies presentes, en particular cuando se comparan las casas de TF y EP con Topotepuy. Sin embargo, prácticamente la totalidad de especies presentes en Topotepuy (con excepción de *A. melanogenys*, la cual no interactuó realmente con las otras especies) se observaron en las otras localidades. Por lo tanto, la principal diferencia es la presencia de otras especies, las cuales ocuparon posiciones intermedias en la jerarquía de dominancia. Las comparaciones por mes entre localidad, así como los cambios temporales por localidad nos permiten entender la

dinámica de estas redes de interacción. En general, las redes de interacción muestran una disminución en la conectividad de la red (menor número de interacciones) y la presencia de interacciones más asimétricas, patrones potencialmente asociados con la disminución en el número y abundancia de especies, algunas de ellas con alto valor de intermediación (importantes en la conectividad de la red; Ej. *H. leadbeateri*).

Las jerarquías de dominancia presentaron diferencias dependiendo de las especies presentes y su abundancia. Los cambios más claros se observan cuando se comparan las relaciones de dominancia entre las especies más dominantes de la jerarquía. En Topotepuy, en el mes de febrero, la especie dominante fue *C. delphinae*, pero *H. leadbeateri* fue la segunda especie más dominante sobre *C. coruscans*. En este mes, *H. leadbeateri* fue la especie (de tamaño corporal grande) más abundante y los encuentros con *C. coruscans* tuvieron un balance positivo. Para mayo, *C. coruscans* aumenta su abundancia y *H. leadbeateri* disminuye, al mismo tiempo que la relación de dominancia entre estas especies se invierte. Para febrero, en la casa de TF, la especie dominante es *C. delphinae* y *C. coruscans* domina sobre *H. leadbeateri*. Sin embargo, una especie adicional, *Ch. buffonii*, no presente en la red de Topotepuy, domina sobre *H. leadbeateri*. Para mayo, la abundancia de *H. leadbeateri* disminuye y *C. coruscans* pasa a ser la especie dominante sobre *C. delphinae*. Para la casa de EP, en febrero, *C. delphinae* es escaso y *C. coruscans* es la especie más dominante, por sobre *Ch. buffonii* que domina a *H. leadbeateri*. En mayo, sin embargo, cuando la abundancia de *H. leadbeateri* baja, *C. delphinae* es dominante sobre *C. coruscans*. Estos cambios sugieren que la abundancia de una especie, y no solo su presencia, puede alterar su posición en la jerarquía de dominancia entre estas especies. En el caso de *H. leadbeateri*, esta especie es bastante agresiva y gana gran cantidad de encuentros, especialmente contra *C. coruscans*. Una superioridad numérica puede bajar la probabilidad de ganar un encuentro o acceder al recurso al ser más costoso defender el recurso a nivel energético (Lyon, 1976). Cambios en abundancia en las

especies de *Colibri*, los cuales fueron mayores para *C. coruscans* que *C. delphinae* en mayo, también pueden estar asociados con este cambio en los patrones de dominancia. Estos patrones intransitivos sugieren la existencia de factores que influyen en los patrones de coexistencia de estas especies similares en tamaño corporal y muy dominantes. La importancia de las interacciones intransitivas ha sido discutida recientemente dado su posible papel en la coexistencia de especies que compiten por un mismo recurso y no necesariamente se segregan en el uso del recurso (Laird y Schamp, 2006, 2008; Solivares y col., 2015). Adicionalmente, los cambios en abundancia sugieren un papel en la interacción de individuos residentes y no residentes de una misma especie, así como sus encuentros agresivos con otras especies. Dado que individuos de especies de colibríes residentes pueden tener más éxito en defender sus territorios (Mendiola-Islas y col., 2016), o que los individuos pueden diferir en su nivel de agresividad, potencialmente asociado a la presencia de hormonas (González-Gómez y col., 2014), el análisis de las relaciones de dominancia considerando al individuo y no la especie como unidad de análisis puede ser una línea de investigación que genere información adicional sobre las jerarquías de dominancia en colibríes y su dinámica espacio-temporal.

Relación del peso en las relaciones de dominancia.

En este estudio, como en otros realizados en comederos artificiales o en condiciones naturales (Cotton, 1998; Miller y col., 2017), se observó una correlación positiva entre el peso corporal y la dominancia de una especie. Sin embargo, en nuestro estudio el peso corporal explicó no más de un 15% en la variación en dominancia entre pares de especies estudiados. Esto sugiere que hay otra serie de factores que están influyendo en los patrones de dominancia observados. De hecho, *C. delphinae* no es la especie más grande ni del género ni del ensamble de especies en el que se vio interactuando. Igualmente, *A. fimbriata*, una especie más pequeña (5g), es una especie bien agresiva que ganó varias interacciones con especies de mayor tamaño

e, incluso, monopolizó algunos comederos. Otros rasgos, como la agresividad de la especie pueden ser determinantes en las relaciones de dominancia y en el establecimiento de jerarquías de dominancia.

Martin y Ghalambor (2014) encontraron que las especies de mayor peso corporal fueron dominantes sobre las especies más pequeñas durante las interacciones agresivas por un recurso compartido, pero que la ventaja de un mayor peso corporal declinaba a medida que aumentada la distancia genética entre las especies. Estudios que muestran la defensa del territorio por *Amazilia rutila* e *Hylocharis leucotis* (Coro-Arizmendi y Ornelas, 1990; Mendiola-Islas y col., 2016), incluso siendo dominante sobre especies de mayor tamaño, son congruentes con estos resultados y con la idea de que el rasgo de una mayor agresividad, que puede estar relacionado con la dinámica hormonal de estos organismos, pueden eliminar o reducir la ventaja de un mayor tamaño corporal para desplazar a otra especie. Sin embargo, en el caso de *Hylocharis leucotis*, esta especie no pudo evitar el uso del recurso por parte de la especie invasora (de mayor peso corporal) aunque no fue desplazada de su territorio (Mendiola-Islas y col., 2016). En nuestro estudio, la ventaja del peso corporal fue mayor para especies que divergen más evolutivamente, un patrón opuesto al sugerido por Martin y Ghalambor (2014). La presencia de un gran número de especies grandes y pocas pequeñas en este estudio puede influir en la detección de este patrón, pero es claro que hay una gran cantidad de interacciones que fueron asimétricas e incluyeron especies pequeñas. Por ejemplo, *A. fimbriata*, en febrero en la casa de EP, desplazó a *C. coruscans* (1), *Ch. buffonii* (5), *A. nigricollis* (13) y *A. prevostii* (2) pero, en balance, resultó desplazada por cada una de estas especies. Si el patrón sugerido por Martin y Ghalambor (2014) es robusto y no producto de la comparación de estudios que incluyen patrones de dominancia puntuales o asociado con aspectos metodológicos (criterios para definir cuando una especie gana o pierde) es una pregunta que tendrá que esperar la acumulación de información adicional.

CONCLUSIONES

1. Las comunidades de colibríes estudiadas no presentan una jerarquía lineal de dominancia.
2. Las relaciones de dominancia se ven afectadas por los cambios en composición y abundancia de especies.
3. Las relaciones de dominancia en estas comunidades son dinámicas en el tiempo.
4. Las relaciones de dominancia entre especies de colibríes están relacionadas parcialmente con el peso corporal, siendo las especies más grandes las dominantes sobre las especies de pequeño peso corporal.

BIBLIOGRAFÍA

- Albornoz, M. y Alfaraz, C. 2006. Redes de conocimiento. Construcción, Dinámica y Gestión. Buenos Aires: Red Iberoamericana de Indicadores de Ciencia y Tecnología (RICYT).
- Alcock, J. 2005. *Animal Behavior*. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts, Estados Unidos.
- Altshuler, D. 2006. Flight performance and competitive displacement of hummingbirds across elevational gradients. *Am. Nat.* **167**: 216–229.
- Altshuler, D., Stiles, F. y Dudley, R. 2004. Of hummingbirds and helicopters: hovering costs, competitive ability, and foraging strategies. *Am. Nat.* **163**: 16–25.
- Antunes, A. 2003. Partilha de néctar de *Eucalyptus* spp., territorialidade e hierarquia de dominância em beija-flores (Aves: Trochilidae) no sudeste do Brasil. *Ararajuba* **11**: 39-44.
- Appleby, M. C. 1983. The probability of linearity in hierarchies. *Anim. Behav.* **31**: 600–608.
- Araújo-Silva, L.E. y Bessa, E. 2010. Territorial behavior and dominance hierarchy of *Anthracothorax nigricollis* Vieillot 1817 (Aves: Trochilidae) on food resources. *Rev Bras Ornitol* **18**: 89- 96.
- Arizmendi, M. C., Berlanga, H., Rodríguez-Flores, C., Vargas-Canales, V., Montes-Leyva, L. y Lira, R. 2016. Hummingbird conservation in Mexico: the natural protected areas system. *Natural Areas Journal* **36**: 366-376.
- Avalos, G., Lee, G. y Soto, A. Influence of aerodynamics on the dominance hierarchy of a hummingbird assemblage in Costa Rica. 2013. Poster presentado en la ATBC en Costa Rica.

- Avalos, G., Soto, A. y Alfaro, W. 2012. Effect of artificial feeders on pollen loads of the hummingbirds of Cerro de La Muerte, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* **60**: 65-73.
- Baker, H. G. 1975. Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. *Biotropica* **7**: 37-41
- Blake, J. G. y Loiselle, B. A. 1991. Variation in resource abundance affects capture rates of birds in three lowland habitats in Costa Rica. *Auk* **108**: 114-130.
- Blüthgen, N., Menzel F. y Blüthgen N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology* **6**:1:9.
- Buss, L. W. y Jackson, J. B. C. 1979. Competitive networks: nontransitive competitive relationships in cryptic coral reef environments. *Amer. Nat.* **113**: 223-234.
- Carpenter, F. L., Hixon, M. A., Russell, R. W., Paton, D. C. y Temeles, E. J. 1993. Interference asymmetries among age-sex classes of rufous hummingbirds during migratory stopovers. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **33**: 297-304.
- Coro-Arizmendi, M. y Ornelas, J. F. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica*, **22**: 172-180.
- Csardi, G. y Nepusz, T. 2006. The igraph software package for complex network research. *InterJournal* **1695**: 1-9.
- Daily, G. C. y Ehrlich, P. R. 1994. Influence of social status on individual foraging and community structure in a bird guild. *Oecologia* **100**: 153-165.
- David, H. A. 1987. Ranking from unbalanced paired- comparison data. *Biometrika* **74**: 432- 436.
- De Vries, H. 1995. An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Anim. Behav.* **50**: 1375- 1389.
- De Vries, H. 1998. Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Anim. Behav.* **55**: 827- 843.

- De Vries, H. y Appleby, M. C. 2000. Finding an appropriate order for a hierarchy: a comparison of the I&SI and the BBS methods. *Anim. Behav.* **59**: 239-245.
- De Vries, H., Stevens, J. M. y Vervaecke, H. 2006. Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Anim. Behav.* **71**: 585-592.
- Drews, C. 1993. The concept and definition of dominance in animal behavior. *Behaviour* **125**: 283-313.
- Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecol. Monogr.* **46**: 257- 291.
- Feinsinger, P. y Chaplin, S. B. 1975. On the relationship between wing disc loading and foraging strategy in hummingbirds. *Am. Nat.* **109**: 217-224.
- Feinsinger, P. y Colwell, R. K. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *Amer. Zool.* **18**: 779-795.
- Fellers, J. 1987. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology* **68**: 1466- 1478.
- Freeman, L. C. 1977. A set of measures of centrality based on betweenness. *Sociometry* **40**: 35-41.
- French, A. R. y Smith, T. B. 2005. Importance of body size in determining dominance hierarchies among diverse tropical frugivores. *Biotropica* **37**: 96-101.
- Fushing, H., McAssey M. P., Beisner B. y McCowan, B. 2011. Ranking network of a captive Rhesus Macaque Society: A sophisticated corporative kingdom. *PloS ONE* **6**: e17817.
- Gartlan, J. S. 1968. Structure and function in primate society. *Folia Primat.* **8**: 89-120.
- Hand, J. 1986. Resolution of social conflicts: dominance, egalitarianism, spheres of dominance, and game theory. *Q. Rev. Biol.* **61**: 201–220.

- González-Gómez, P. L., Blakeslee, W. S., Razeto-Barry, P., Borthwell, R. M., Hiebert, S. M. y Wingfield, J. C. 2014. Aggression, body condition, and seasonal changes in sex-steroides in four hummingbird species. *J Ornithol* DOI 10.1007/s10336-014-1088-y.
- Handcock, M. S., Hunter, D. R., Butts, C. T., Goodreau, S. M. y Morris, M. 2008. statnet: Software tools for the representation, visualization, analysis and simulation of network data. *J Stat Soft* **24**: 1548.
- Hartzler, J. E. 1970. Winter dominance relationship in black-capped chickadees. *Wilson Bull.* **4**: 427-434.
- Hausfater, G. y Meade, B. J. 1982. Alternation of sleeping groves by yellow baboons (*Papio cynocephalus*) as a strategy for parasite avoidance. *Primates* **23**: 287-297.
- Hilty SL. 2003. Birds of Venezuela. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Justino, D. G., Maruyama, P. K. y Oliveira, P. E. 2012. Floral resource availability and hummingbird territorial behaviour on a Neotropical savanna shrub. *J. Ornithol.* **153**: 189-197.
- Kleinberg, J. M. 1999. Hubs, authorities, and communities. *ACM computing surveys (CSUR)*, 31(4es), 5.
- Laird, R. y Schamp, B. 2006. Competitive intransitivity promotes species coexistence. *Am. Nat.* **168**: 182-193.
- Laird, R. y Schamp, B. 2008. Does local competition increase the coexistence of species in intransitive networks?. *Ecology.* **89**: 237-247.
- Lanna, L. L., Azevedo, C. S., Claudino, R. M., Oliveira, R. y Antonini, Y. Feeding behavior by hummingbirds (Aves: Trochilidae) in artificial food patches in an Atlantic Forest remnant in southeastern Brazil. *Zoologia* **34**: e13228.

- Lara, C., Martínez-García, V y Ornelas J. F. 2015. Microgeographical variation in song repertoire and structure between the leks of Green Violetears *Colibri thalassinus* in central Mexico. *Acta Ornithol.* **50**: 23-32.
- Las-Casas, F., Azevedo, S. y Dias, M. 2012. The community of hummingbirds (Aves: Trochilidae) and the assemblage of flowers in a Caatinga vegetation. *Braz. J. Biol.* **72**: 51–8.
- Levin, L. E., Fajardo, L. y Ceballos N. 2000. Orden de llegada y agresiones en aves en una fuente de alimento controlada. *Ecotrópicos* **13**:75-80.
- Loiselle, B. A. y Blake, J. G. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* **72**: 180-193.
- López- Segoviano, G., Bribiesca, R. y Arizmendi, M.D.C. The role of size and dominance in the feeding behaviour of coexisting hummingbirds. *Ibis* doi: 10.1111/ibi.12543.
- Lyon, D. 1976. System territorial a montane hummingbird. *Wilson Bull.* **88**: 280–299.
- MacNally, R. y Timewell, C. 2005. Resource availability controls bird-assemblage composition through interspecific aggression. *Auk* **122**: 1097- 1111.
- Martin, P. y Ghalambor, C. 2014. When David beats Goliath: The advantage of large size in interspecific aggressive contests declines over evolutionary time. *PLoS ONE* **9**: e108741.
- Maurer, B. 1984. Interference and exploitation in bird communities. *Wilson Bull.* **96**: 380- 395.
- McGuire, J. A., Witt, C., Renssen Jr, J., Corl, A., Rabosky, D., Altshuler, D. y Dudley, R. 2014. Molecular Phylogenetics and the Diversification of Hummingbirds. *Curr. Biol.* **24**: 1-7.

- Mendiola-Islas, V., Lara, C., Corcuera, P. y Valverde, P. L. 2016. Residency in white-eared hummingbirds (*Hylocharis leucotis*) and its effect in territorial contest resolution. *PeerJ* **4**:e2588.
- Miller, E. T., Bonter, N. D., Eldermire, C., Freeman, B. G., Greig, E. I., Harmon, L. J., Lisle, C. y Hochachka, W. M. 2017. Fighting over food unites the birds of North America in a continental dominance hierarchy. *Behav. Ecol.* **28**: 1454–1463.
- Morse, D. 1974. Niche breadth as a function of social dominance. *Am. Nat.* **108**: 818-830.
- Nakano, S. 1995. Individual-differences in resource use, growth and emigration under the influence of a dominance hierarchy in fluvial red-spotted masu salmon in a natural habitat. *J. Anim. Ecol.* **64**: 75–84.
- Natoli, E., Schmid, M., Say, L. y Pontier, D. 2007. Male reproductive success in a social group of urban feral cats (*Felis catus* L.). *Ethology* **113**: 283–289.
- Pagel, M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* **401**: 877-884.
- Pimm, S., Rosenzweig, M. L. y Mitchell, W. 1985. Competition and food selection: field tests of a theory. *Ecology* **66**: 798- 807.
- Pitelka, F. 1942. Territoriality and related problems in North American hummingbirds. *Condor* **44**: 189–204.
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria; <http://www.Rproject.org/>. Accessed 2014.
- Remsen, J. V., Stiles, F. G. y Scott, P. E. 1986. Frequency of arthropods in stomachs of tropical hummingbirds. *Auk* **103**: 436-441.

- Revell, L. J. 2012. phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Meth Ecol and Evol* **3**: 217-223.
- Rico-Guevara, A. y Araya-Salas, M. 2014. Bills as daggers? A test for sexually dimorphic weapons in a lekking hummingbird. *Behav Ecol* **26**: 21-29.
- Rodríguez-Flores, C. I. y Arizmendi, M.C. 2016. The dynamics of hummingbird dominance and foraging strategies during the winter season in a highland community in Western Mexico. *J Zool* **299**: 262-274.
- Rousseu, F. Charette, Y. y Bélisle, M. Resource defense and monopolization in a marked population of ruby-throated hummingbirds (*Archilochus colubris*). *Ecol Evol* **4**: 776- 793.
- Sainz- Borgo, C. y Levin, L. 2012. Análisis experimental de la función antidepredadora del agrupamiento en aves que visitan una fuente de alimento. *Ecotropicos* **25**: 15-21.
- Sánchez-Tójar, A., Winney, I., Girndt, A., Simons, M. J., Nakagawa, S., Burke, T. y Schroeder, J. 2017. Winter territory prospecting is associated with life-history stage but not activity in a passerine. *J Avian Biol* **48**: 407-416.
- Schmid, V. S. y De Vries, H. 2013. Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: an improved algorithm for the I&SI method. *Anim. Behav.* **86**: 1097-1105.
- Schneider, K. 1984. Dominance, predation, and optimal foraging in white-throated sparrow flocks. *Ecology* **65**: 1820- 1827.
- Schoener, T. 1983. Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.* **122**: 240-285.
- Schuchmann, K. L. 1999. Family Trochilidae (Hummingbirds). Págs. 468-680 en: J.D. Hoyo, A. Elliott y D.A. Christie (eds.), Handbook of the Birds of the World Vol. 5 Barn-owls to Hummingbirds. Lynx Edicions, Barcelona, España.

- Shizuka, D. y McDonald, D. B. 2012. A social network perspective on measurements of dominance hierarchies. *Anim. Behav.* **83**: 925-934.
- Sonne, J., Kyvsgaard, P., Kiyoshi, P., Vizentin-Bugoni, J., Ollerton, J., Sazima, M., Rahbek, C. y Dalsgaard, B. 2015. Spatial effects of artificial feeders on hummingbird abundance, floral visitation and pollen deposition. *J. Ornithol.* **157**: 573-581.
- Soliveres, S., Maestre, F. T., Werner, U., Manning, P., Boch, S., Bowker, M. A., Prati, D., Delgado-Baquerizo, M, Quero, J. L., Shöning, I., Gallardo, A., Weisser, W., Müller, J., Socher, S., García-Gómez, M., Ochoa, V., Schulze, E., Fischer, M. y Allan, E. 2015. Intransitive competition is widespread in plant communities and maintains their species richness. *Ecol Lett* **18**: 790-798.
- Stamps, J. 1999. Dominance and territoriality. En: *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress, Durban* (Ed. by N. J. Adams & R. H. Slotow), pp. 1592–1605. Johannesburg: BirdLife.
- Stiles, F. G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Ann. Miss. Bot. Gard.* **68**: 323–351.
- Stiles, F. G. y Wolf, L. 1970. Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. *Auk* **87**: 467–491.
- Stuble, K. L., Cerdá, X. y Sanders, N. J. Dominance hierarchies are a dominant paradigm in ant ecology (Hymenoptera: Formicidae), but should they be? and what is a dominance hierarchy anyways?. *Myrmecol News* **24**: 71-81.
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M. y Kumar, S. 2011. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Mol. Biol. Evol.* **28**: 2731-2739.
- Wallace, M. P. y Temple, S. A. 1987. Competitive interactions within and between species in a guild of avian scavengers. *Auk* **104**: 290-295.

- Wasserman, S. y Faust, K. 1994. Social network analysis: Methods and applications. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Wittig, R. M. y Boesch, C. 2003. Food competition and linear dominance hierarchy among female chimpanzees of the Tai National Park. *Int. J. Primatol.* **24**: 847–867.
- Wolf, L. L. 1969. Female territoriality in a tropical hummingbird. *Auk* **86**: 490–504.

APÉNDICES

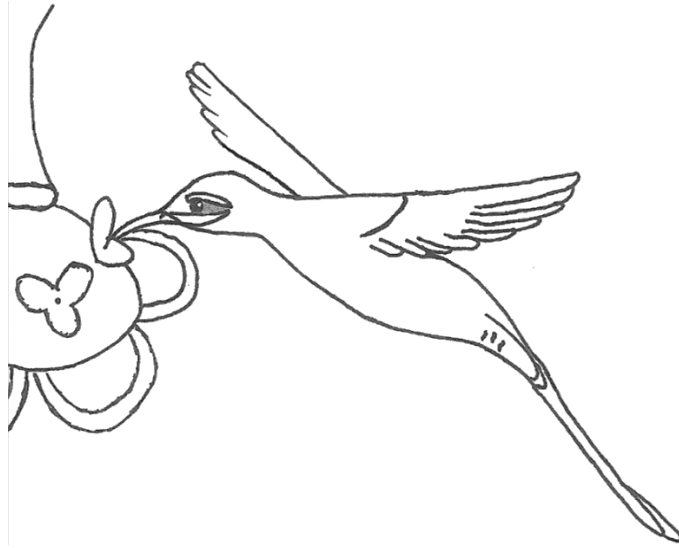
Apéndice 1. Listado de especies reportadas en las tres localidades indicando el peso corporal (por sexo si hay diferenciación) (Hilty, 2003). X = reportada para la localidad; F/M = observada en este estudio durante Febrero/Mayo. - = falta de información del peso de la especie.

Espece	Jardines Topotepuy	Casa de Enma	Casa de Tomás	Peso (g)
<i>Glaucis hirsuta</i>		X	X F	7
<i>Phaethornis anthophilus</i>		X F M	X F	4,6
<i>Phaethornis augusti</i>	X	X F M	X	5,3
<i>Phaethornis striigularis</i>		X	X	3
<i>Campylopterus falcatus</i>		X	X	7,6
<i>Florisuga mellivora</i>	X	X F	X	7,5
<i>Colibri delphinae</i>	X F M	X F M	X F M	7
<i>Colibri cyanotus</i>	X M	X M	X M	5,9
<i>Colibri coruscans</i>	X F M	X F M	X F M	7,9
<i>Anthracothorax prevostii</i>		X F M	X F M	6,8
<i>Anthracothorax nigricollis</i>	X M	X F M	X F M	7,2
<i>Chrysolampis mosquitus</i>	X	X M	X M	3,9
<i>Klais guimeti</i>			X	2,8
<i>Lophornis stictolophus</i>		X	X	-
<i>Chlorestes notata</i>		X	X	3,8
<i>Chlorostilbon alice</i>		X	X	-
<i>Chrysuronia oneone</i>	X F M	X F M	X F M	5,3-4,8
<i>Amazilia chionopectus</i>		X	X	4,7
<i>Amazilia brevirostris</i>		X		4,7
<i>Amazilia versicolor</i>		X		4,1
<i>Amazilia fimbriata</i>		X F M	X F M	5
<i>Amazilia tobaci</i>	X F M	X F M	X F M	4,7
<i>Chalybura buffonii</i>	X	X F M	X F M	6,8-6,4
<i>Adelomyia melanogenys</i>	X F			2,7-3,8
<i>Heliodoxa leadbeateri</i>	X F M	X F M	X F M	7,9-6,7
<i>Calliphlox amethystina</i>	X	X	X	2,7
<i>Chaetocercus jourdani</i>	X	X	X	?

Apéndice 2. Descripción de conductas de colibríes en este estudio.

Las relaciones de dominancia parecen ser momentáneamente afectadas por individuos altamente agresivos y territoriales, pero la duración de la monopolización de los recursos por parte de estos individuos es corta. Cuando el individuo que intenta monopolizar un recurso es de una especie pequeña en peso (*C. oenone* y *A. tobaci*) se observa que los mismos se posan en perchas relativamente lejanas al recurso (en los árboles cercanos), a diferencia de las especies de mayor tamaño (*C. delphinae*, *C. coruscans* y *H. leadbeateri*) que se observan posados sobre el comedero en perchas muy expuestas.

Los individuos de *Chrysuronia oenone*, *Amazilia tobaci*, *A. fimbriata*, *Heliodoxa leadbeateri*, *Colibri delphinae*, *C. coruscans*, *Chalybura buffonii*, *Chrysolampis mosquitus* y *Florisuga mellivora* suelen alimentarse en los comederos posados, raramente mientras vuelan; cuando los comederos carecen de percha por lo general sus visitas son cortas. Su estadía en los comederos se caracteriza por ser por largos períodos de tiempo, especialmente las cuatro primeras especies que mencionamos, y no necesariamente se están alimentando durante todo ese tiempo, por lo que se pueden observar posados limpiando el pico con la lengua. Por otro lado, los individuos de *Anthracothonax nigricollis* y *A. prevostii* se alimentan mientras están al vuelo, aunque también se observan posados; cuando es al vuelo suelen posarse por poco tiempo y luego continúan alimentándose mientras vuelan. Los individuos de *Phaethornis augusti* y *Ph. anthophilus* se alimentan siempre al vuelo, alimentándose por intervalos cortos.



Esquema de un individuo del género *Phaethornis* alimentándose al vuelo en un comedero.

Los individuos de *Chrysuronia oenone*, *Amazilia tobaci* y *A. fimbriata*, cuando se sienten amenazados por otros individuos (cuando otro individuo está muy cerca) suelen abrir el pico en dirección del otro individuo, dejando expuesto el color rosado de su mandíbula, acompañado o no de la apertura de las alas hacia atrás, de la apertura de las rectrices y puede que incline su cuerpo hacia la dirección del posible atacante. En el caso de *Chrysolampis mosquitus* se observó solo el despliegue de las rectrices. Estas especies suelen ser muy tolerantes, es decir, pueden estar alimentándose en presencia de otras especies, en especial de poco peso corporal (Ej. *A. tobaci*, *A. fimbriata* y *C. oenone*), aunque también se observaron con especies grandes (*C. coruscans* y *H. leadbeateri*) sin que ocurriese algún enfrentamiento. Los ermitaños (*Phaethornis augusti* y *Ph. anthophilus*) suelen desplegar las rectrices cuando están ante un posible ataque y mientras se alimentan.

Los machos de *Anthracothorax nigricollis* suelen vocalizar cuando se aproximan a los comederos, mientras que los machos de *Chalybura buffonii*, más comunes que las hembras, se acercan al comedero vocalizando “chirr... chirr... chirr”. *Colibri coruscans*

también suele vocalizar al aproximarse al comedero, lo que en algunas ocasiones provoca la salida del comedero por parte de otras especies (Ej. *C. oenone*).

Los individuos observados de *Amazilia fimbriata* se alimentaron posados en el comedero, suelen ser muy territoriales y se han observado monopolizando comederos y parches florales. Permanece por mucho tiempo alimentándose, desplaza a algún individuo que se acerque al comedero y regresa a una percha ubicada muy cerca del mismo.

Heliodoxa leadbeateri es muy veloz cuando llega al comedero y cuando desplaza a algún individuo. El desplazamiento por parte de esta especie suele dirigir al contrincante hacia abajo contra el suelo, y la llegada al comedero la hace desde abajo, no frontal, y de la misma forma se va del mismo. Cuando no hay donde posarse en el comedero, realizan visitas cortas y seguidas en las que se posa en una percha cercana.

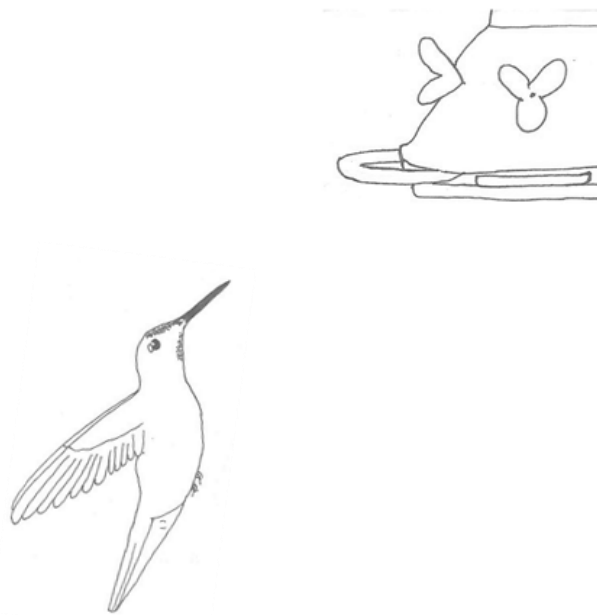
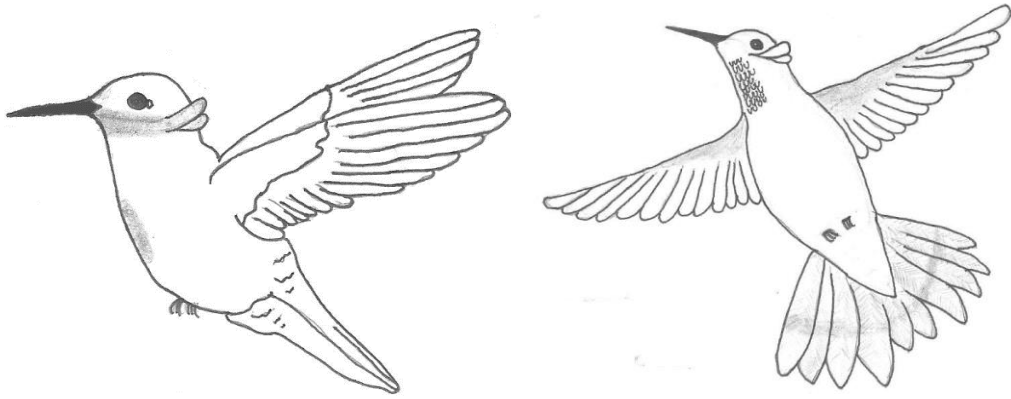


Diagrama del acercamiento al comedero por parte de *Heliodoxa leadbeateri*.

Colibri coruscans y *C. delphinae* suelen desplegar las plumas auriculares cuando se acerca algún individuo o cuando ocurre algún enfrentamiento, mientras observa al posible atacante acompañado del despliegue de las rectrices.

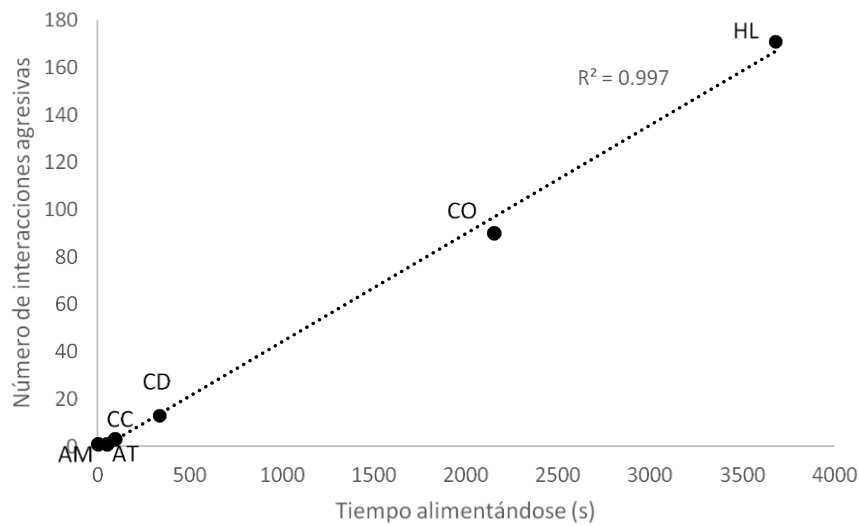


Esquema de las conductas observadas en las especies del género *Colibri*.

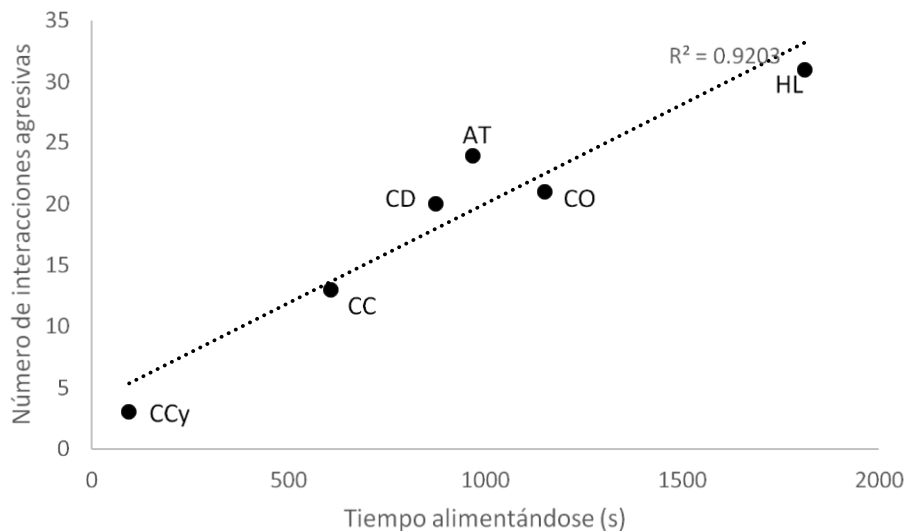
Apéndice 3. Correlación positiva entre el tiempo total de alimentación de las especies de colibríes en los comederos y el número total de interacciones agresivas que incluyen a cada especie. Esta correlación está basada en la matriz total de datos obtenidos en este estudio (patrones por localidad y mes en Apéndice 4). AF: *Amazilia fimbriata*, AT: *Amazilia tobaci*, AN: *Anthracothorax nigricollis*, CB: *Chalybura buffonii*, CC: *Colibri coruscans*, CD: *Colibri delphinae*, CO: *C. oenone*, HL: *Heliodoxa leadbeateri*, CM: *Ch. mosquitos*, CCy: *Colibri cyanotus*, FM: *Florisuga mellivora*, PAu: *Phaethornis augusti*, PAnth: *Ph. anthophilus*, GH: *Glaucis hirsuta*, AM: *A. melanogenys*, AP: *Anthracothorax prevostii*

Jardines Topotepuy

Febrero

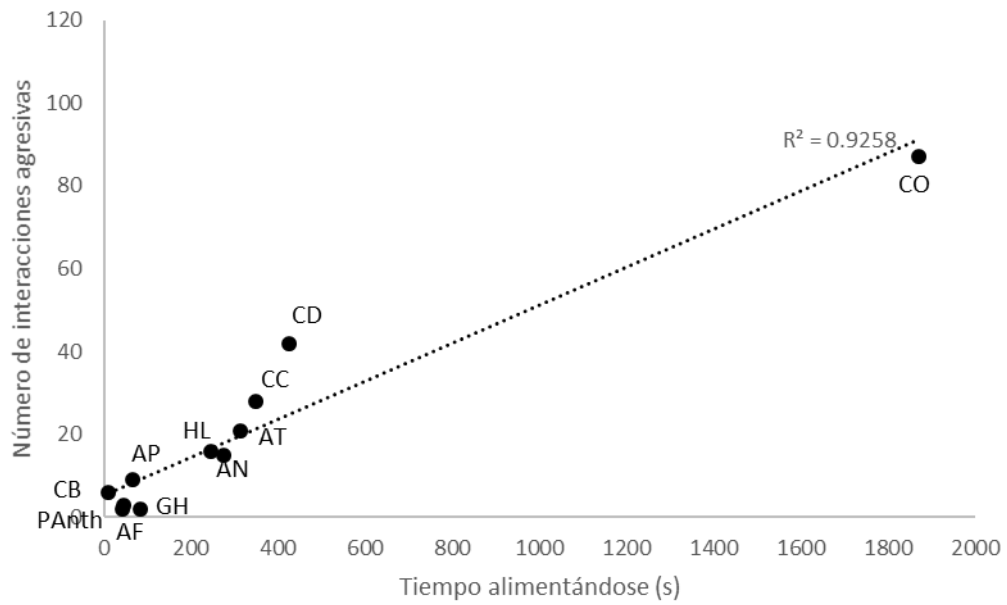


Mayo

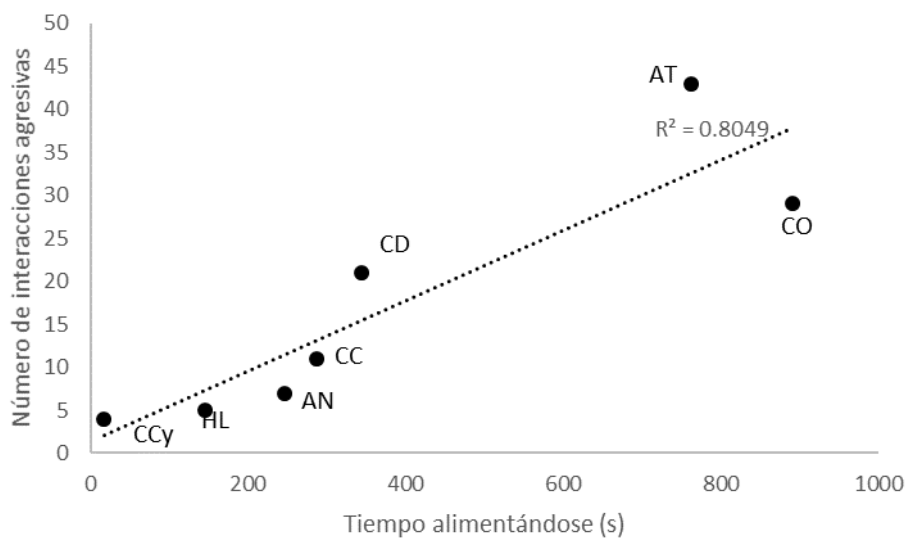


Casa de Tomás

Febrero

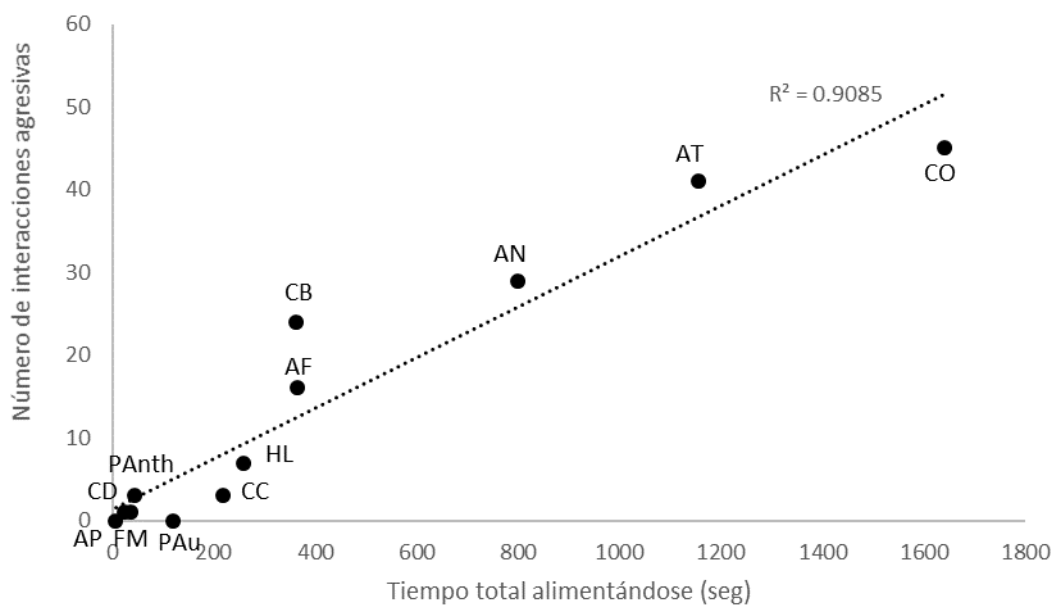


Mayo

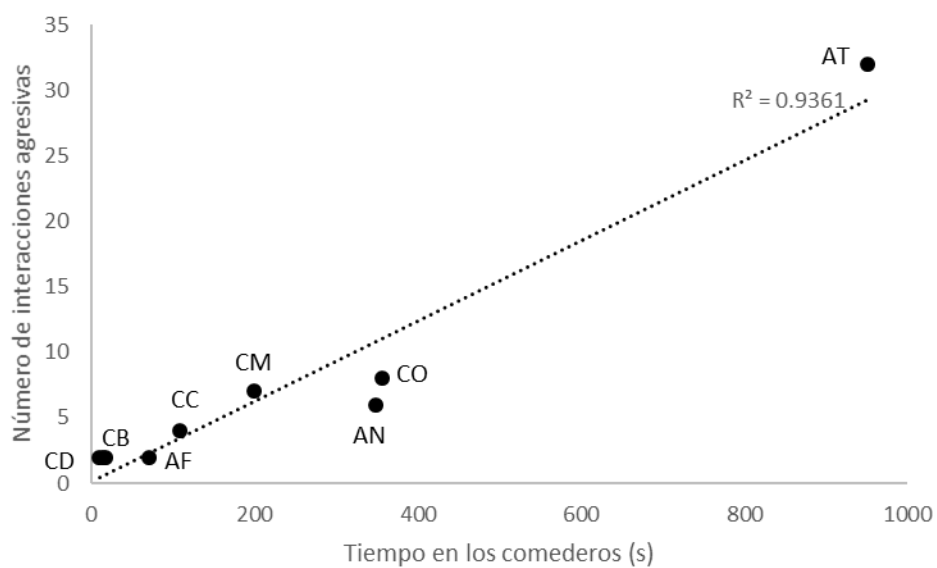


Casa de Enma

Febrero



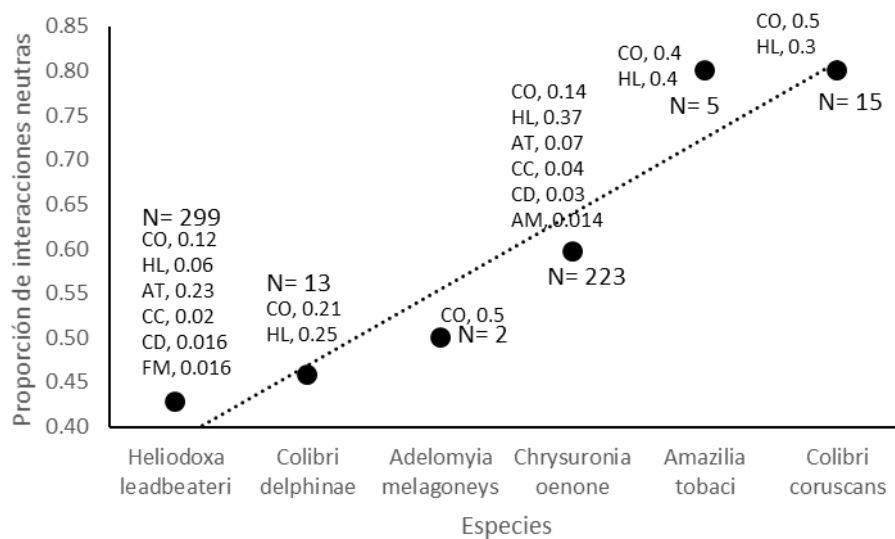
Mayo



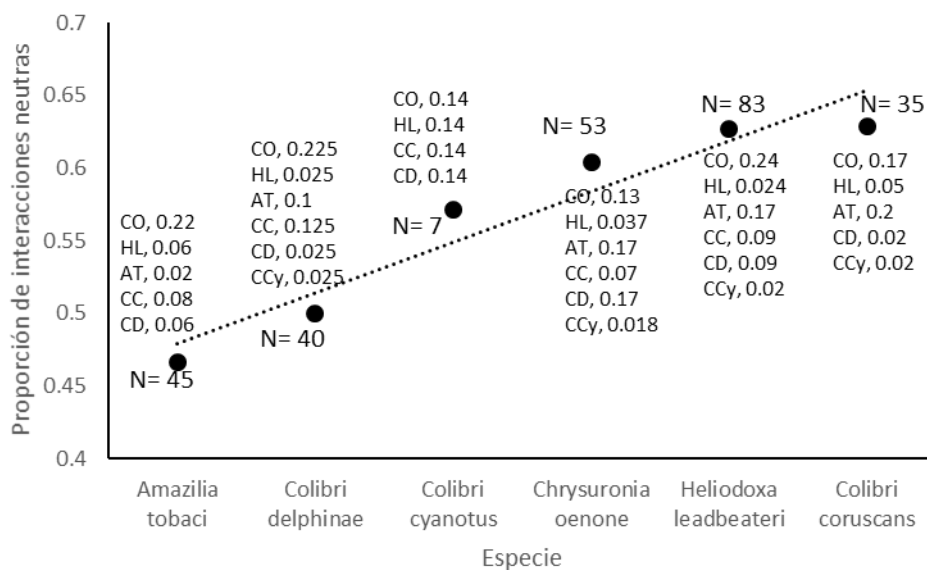
Apéndice 4. Proporción de interacciones neutras (neutras/interacciones agresivas + neutras) entre pares de especies de colibríes que usan comederos. Los códigos y números representan la proporción del porcentaje mostrado en la que contribuye cada especie con la que estuvo presente en esa interacción neutral. N= Número total de interacciones (interacciones agresivas + neutras), AF: *A. fimbriata*, AT: *A. tobaci*, AN: *A. nigricollis*, AP: *A. prevostii*, AM: *A. melanogenys*, CB: *C. buffonii*, GH: *G. hirsuta*, CC: *C. coruscans*, CCy: *C. cyanotus*, CD: *C. delphinae*, CO: *C. oenone*, HL: *H. leadbeateri*, FM: *F. mellivora*, PAnt: *Ph. anthophilus*, PAu: *Ph. augusti*.

Jardines Topotepuy

Febrero

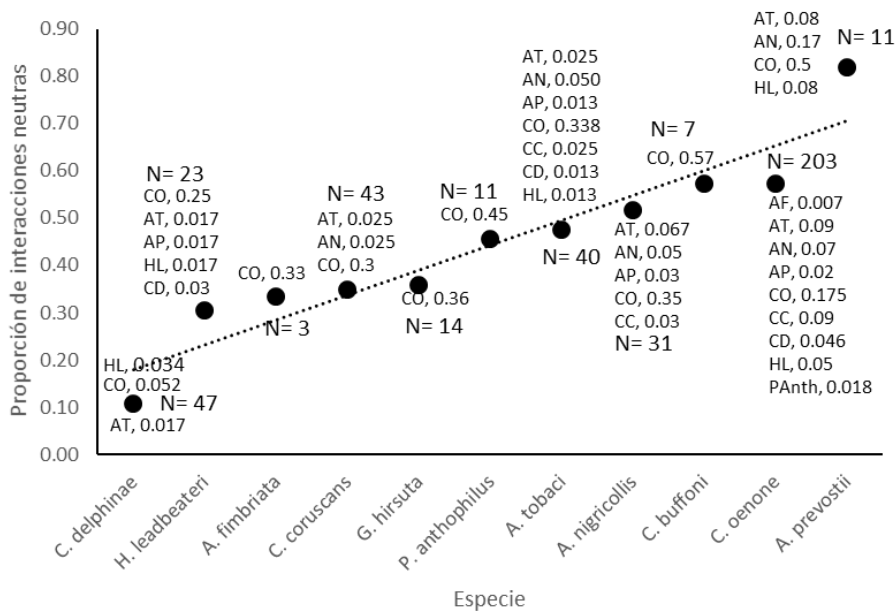


Mayo

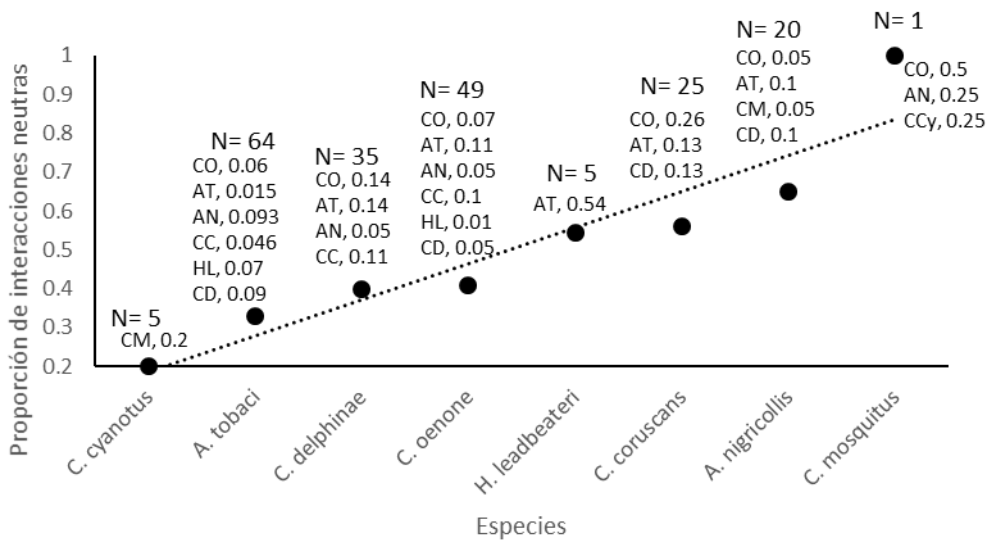


Casa de Tomás

Febrero

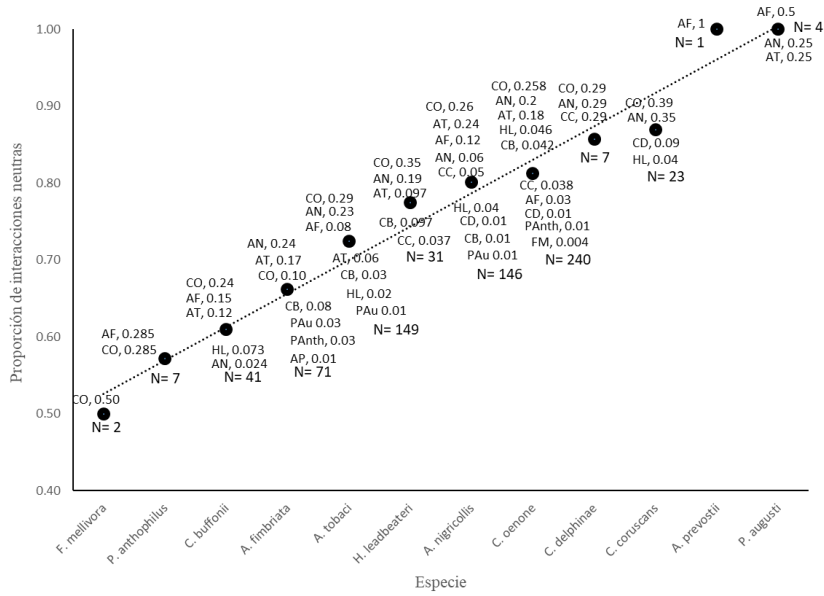


Mayo

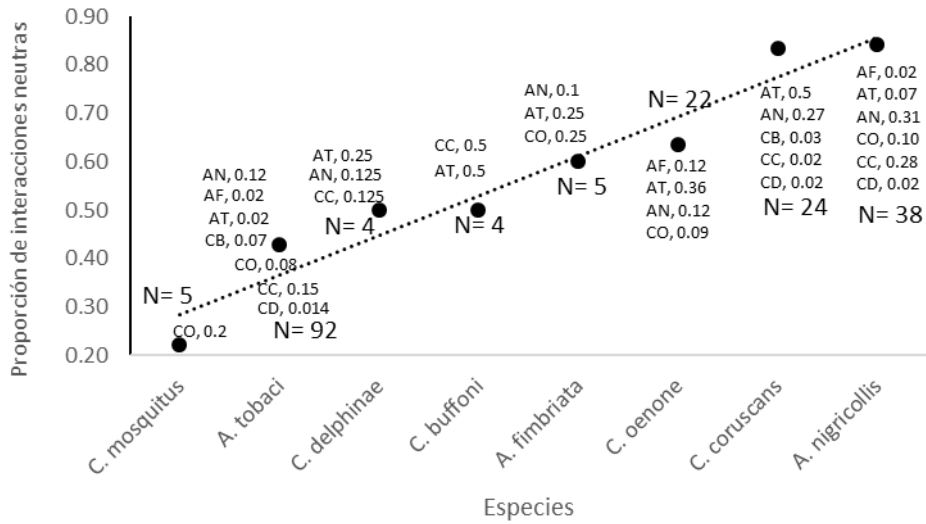


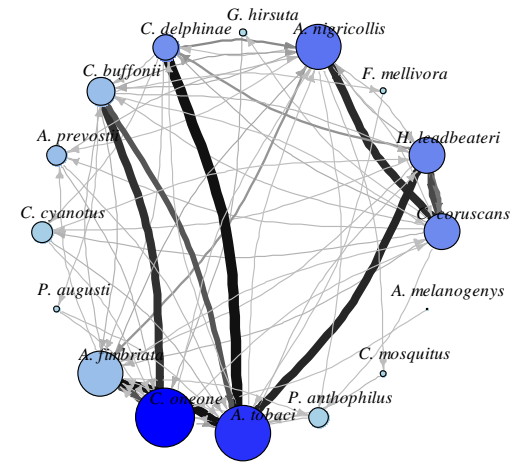
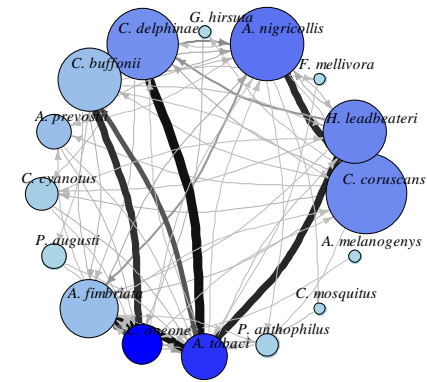
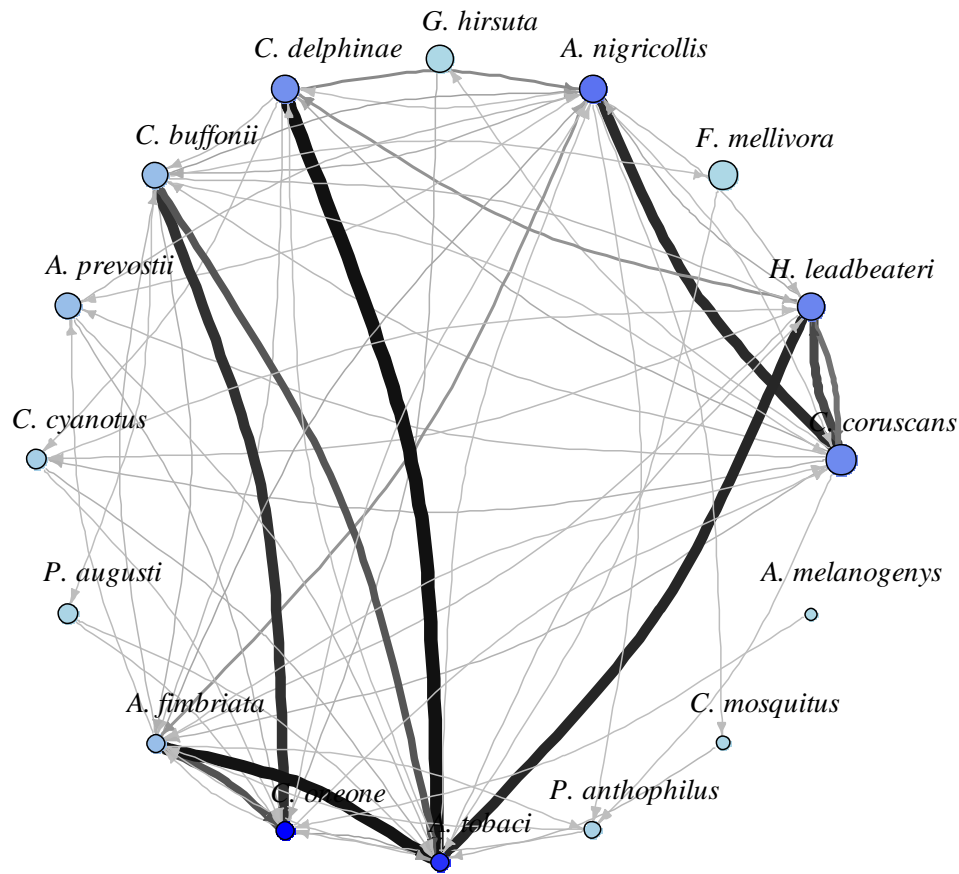
Casa de Enma

Febrero



Mayo





Apéndice 5: Red global de interacciones agresivas entre especies de colibríes considerando todas las localidades y meses de estudio. Grosor y color de los enlaces corresponde a mayor número de interacciones entre las especies, azul más oscuro de los nodos corresponde a las especies más abundantes y tamaño del nodo al peso corporal de la especie. Se incluyen los centros de actividad (*hubs*, arriba) y autoridades (*authorities*, abajo) de las redes; el tamaño del nodo corresponde a un mayor valor de *hub* o *authority* según sea el caso; el color del nodo y ancho y color de los enlaces tienen el mismo significado que en las redes de interacción.

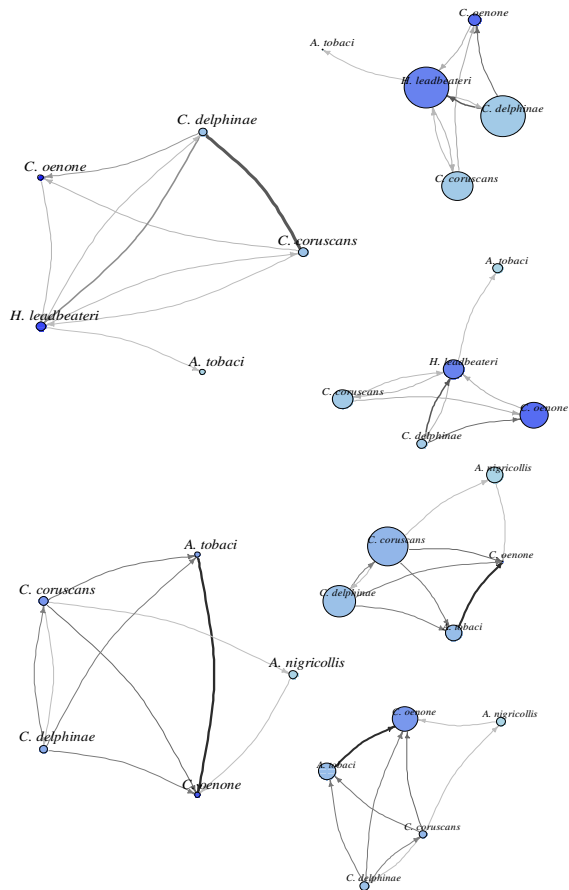
Apéndice 6. Índices de densidad y reciprocidad asociados a las redes de interacción agresiva entre colibríes para las redes de especies en común para cada localidad por mes y la matriz general.

	Jardines Topotepuy		Casa de Tomás		Casa de Enma		Matriz general
	Febrero	Mayo	Febrero	Mayo	Febrero	Mayo	
Densidad	0.5	0.45	0.7	0.55	0.45	0.55	0.31
Reciprocidad	0.6	0.22	0.57	0.18	0.44	0.36	0.59

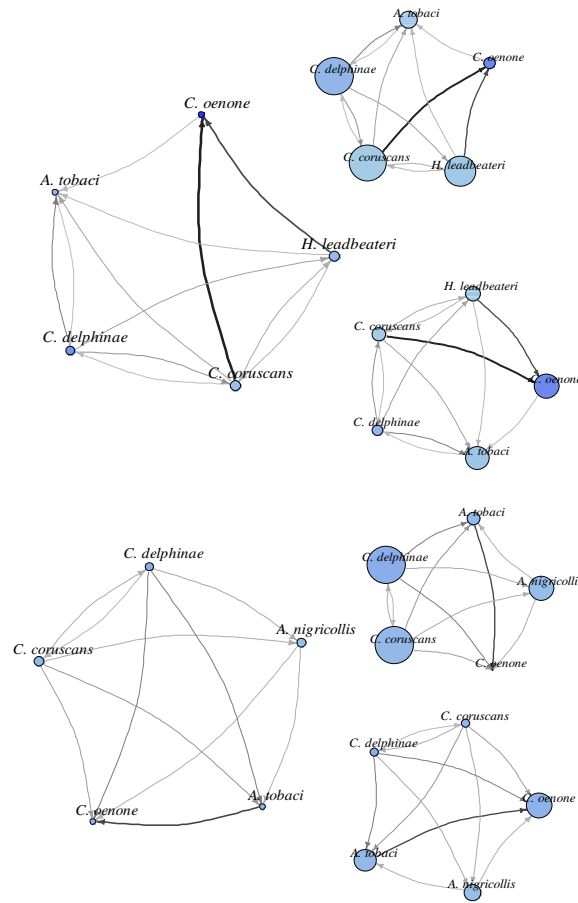
Apéndice 7. Grado (D) e intermediación (B) para cada nodo (especie) en las redes de especies en común para cada localidad por mes.

Especie	Jardines Topotepuy				Casa de Tomás				Casa de Enma			
	Febrero		Mayo		Febrero		Mayo		Febrero		Mayo	
	D	B	D	B	D	B	D	B	D	B	D	B
<i>Ch. oneone</i>	4	0	4	0	5	0	4	0	6	6	4	0
<i>C. coruscans</i>	4	0	5	1	6	0.5	5	0	4	3	4	0.33
<i>C. delphinae</i>	4	0	4	0	6	4	5	0	1	0	4	1
<i>A. tobaci</i>	1	0	3	0	6	3.5	4	0	4	0	5	0.3
<i>H. leadbeateri</i>	7	6			5	0			3	0		
<i>A. nigricollis</i>			2	0			4	0			5	1.3

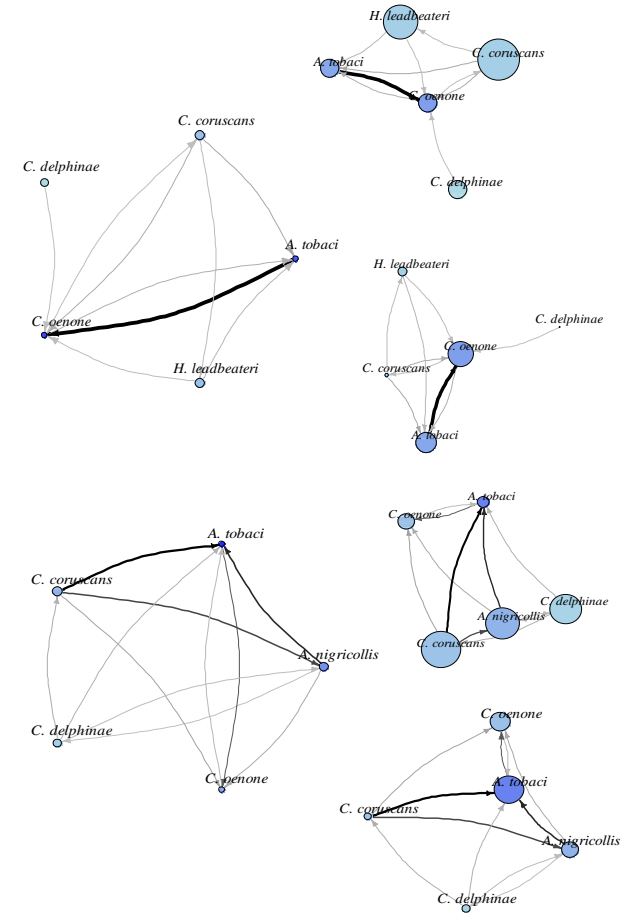
Topotepuy



Tomás



Enma



Apéndice 8: Redes de interacciones agresivas entre especies de colibríes en común entre las tres localidades de estudio durante el mes de febrero (arriba) y de mayo (abajo). Grosor y color de los enlaces corresponde a mayor número de interacciones entre las especies, azul más oscuro de los nodos corresponde a la especie más abundante en esa localidad y tamaño del nodo al peso corporal de la especie. En las especies en las que se identificó el sexo está la letra H para hembra y M para macho. Se incluyen los centros de actividad (*hubs*, arriba) y autoridades (*authorities*, abajo) de las redes; el tamaño del nodo corresponde a un mayor valor de *hub* o *authority* según sea el caso, el color del nodo y ancho y color de los enlaces tienen el mismo significado que en las redes de interacción.

