

VCH-FC  
Doc- ebe  
L432  
Co-1

**Expansión o extinción: el rol de la competencia  
en la tendencia poblacional de *Eulidia yarrellii*  
y *Thaumastura cora*.**

**Tesis entregada a la Universidad de Chile en cumplimiento  
parcial de los requisitos para optar al grado de**

**Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología  
Evolutiva Facultad de Ciencias**

**Por**

***Ilenia Lazzoni Traversaro***



**Director de Tesis**

***Dr. Cristián Fernando Estades Marfán***

**SANTIAGO 2015**

**FACULTAD DE CIENCIAS**  
**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**INFORME DE APROBACION**  
**TESIS DE DOCTORADO**

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por la candidata.

**Ilenia Lazzoni Traversaro**

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 20 de octubre 2014.

**Director de Tesis:**

Dr. Cristian Estades Marfán

**Comisión de Evaluación de la Tesis**

Dr. Ramiro Bustamante

Dr. Javier Simonetti

Dr. Mauricio Soto-Gamboa

Dr. Rodrigo A. Vásquez



The image shows four handwritten signatures in blue ink, each written over a horizontal line. To the right of the signatures is a circular stamp with the text "FACULTAD DE CIENCIAS", "BIBLIOTECA CENTRAL", and "U. DE CHILE" around the perimeter, with two small stars at the bottom.

*A mi mamá, mi papá y mi hermana  
Al mio piccolo germoglio Filippo Leone  
Al desierto y sus secretos  
A los Picaflores, mis pequeños maestros de Vida*

## RESUMEN BIOGRÁFICO



Ilenia nació en Italia y estudió Licenciatura en Ciencias Naturales en la Universidad de los estudios de Pisa (2000-2005). Sus primeras investigaciones sobre aves se desarrollaron en el Sur de Italia en la desembocadura del río Cavone con la golondrina (*Hirundo rustica*) y de allí después de una traición con los mamíferos por su tesis de Maestría en la Universidad de Florencia (2006-2007) regresó a los estudios de los pájaros en Chile, trabajando en el laboratorio de Ecología Terrestre en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile. Tuvo la oportunidad de recorrer todo Chile desde los 54° de latitud sur hasta llegar al extremo norte, fue en este último lugar donde tuve la oportunidad de conocer y enamorarse de los picaflores que viven en ese desierto.

Después de un periodo de inquietud personal se gestó la idea de realizar un doctorado en ecología de aves con el apoyo del Dr. Rodrigo Vásquez y bajo la dirección del Dr. Cristian Estades, ingresando al programa de Ecología y Biología Evolutiva en el año 2010 y al LEVS, Laboratorio de Ecología de Vida Silvestre, Facultad de Ciencias Forestales y Conservación de la Naturaleza, Universidad de Chile.

## AGRADECIMIENTOS

Muchas personas son las que me han acompañado en esta etapa de mi vida llamada "DOTTORATO".

En primer lugar, quiero agradecer a mi querido tutor Dr. Cristián Estades, que me dio todo su apoyo profesional y humano para llevar a cabo esta tesis en el extremo Norte de este maravilloso país. Gracias por tu infinita paciencia!!!

A los profesores Dr. Ramiro Bustamante; Dr. Rodrigo Vásquez, Dr. Javier Simonetti y Dr. Mauricio Soto Gamboa que, como integrantes de la comisión evaluadora, realizaron valiosos aportes que contribuyeron a mejorar esta tesis; aunque me hicieron sufrir muchos al principio. A la secretaria Janet Guzmán por su cordialidad y eficiencia.

Quiero agradecer el Departamento Recursos Ambientales Facultad de Cs. Agronómicas Universidad de Tarapacá y en especial el Profesor Dante Bodabilla por la disponibilidad y la entrega de los animales embalsamados que ocupé para desarrollar parte de esta tesis.

Un agradecimiento muy especial a mi querido "post doc" Wouter van Dongen, amigo y mi otro tutor extra oficial, con el empecé a trabajar con los picaflores en el Norte y gracias a el aprendí muchísimo de cómo trabajar con ellos. THANKS por tu apoyo a la distancia por contestar siempre a mis largos mails lleno de dudas, preguntas y a nuestras citas por Skype.

A los dueños de las parcelas de los valles de Azapa y Chaca que me permitieron entrar en sus predios en busca de picaflores, probablemente considerándome una loca pero siempre con una sonrisa en la boca; a la Señora Marisa Cuito dueña de la Parcela Santa Helena donde pude hacer el seguimiento de la biología reproductiva del picaflor de Cora.

A todas las trabajadoras y los trabajadores de los campos de valle de Azapa que todos los días sin parar, bajos el sol del Norte recogen hortaliza y frutas para abastecer las mesas de gente que probablemente no sabe los sacrificio que hay detrás...gracias por el aprendizaje!!!

A Ross y el hostel Sunny day, mi segundo hogar en Arica, donde me alojé por muchos meses y donde me he sentido en casa.

A mi compañero de doctorado Claudio Quezada, empezamos juntos peleando con Conicyt y nos hicimos buenos amigos, gracias por tus consejos, conversaciones, compañía y apoyo.

A mi familia del Laboratorio de Ecología de Vida silvestre, LEVS, gracias por las horas agradables que compartimos juntos, horas de trabajos y de amistad, cada un@s de usted con sus sonrisas o sus palabras me ha permitido seguir adelante....un especial agradecimiento a las hermanas que encontré: María Angélica Vukasovic, Sandra Uribe, Romina Chiappe, Jimena Bustos, Sandra Escudero. Muchas Gracias a Paz Acuña por ayudarme a entender esa herramienta llamada GPS.

Gracias al Equipo Picaflores en especial a Juan Aguirre, Bojana Kuzmicic y Javiera Pantoja por ayudarme en el seguimiento de los nidos.

Gracias a mi compañero de revolución, tu presencia me ha apoyado muchísimo en un momento de mi vida muy complicado, donde estando tan cerca del final no tenía la fuerza para seguir.

Gracias a mi guru, maestro y amigo Ciro, sin nuestras conversaciones por Skype no sé si hubiera logrado todos eso; Infinita Gratitude; empecé como un niña asustada e terminé como un mujer (eso espero).

Quiero agradecer a todas las mujeres que he encontrados en este caminar en tierras lejanas de casa descubriendo mi ser mujer; un gracias especial a mi hermanas de camino Gloria Mabel y Alejandra Rodriguez.

Gracias a mi amiga te toda una vida, desde el jardín infantil nos conocemos y non obstante tu vive en Inglaterra y yo actualmente en Chile es como si estuviéramos siempre junta, thank Ilaria and family.

A todos aquello que transitaron en la buena y en la mala en esta etapa de mi vida y a los que no se quedaron, han sido maestros de vida aunque no siempre lo supe entender.

Gracias a mi tía Magaly por apoyarme siempre y por los lindos viajes que compartimos.

No hay palabra para expresar mí más profundo agradeciendo a mi maravillosa Familia, mi Mundo; mi Mundo lleno de Amor... Grazie mamma Nella, papá Aldino, sorella Romina, piccolo germoglio Filippo Leone e al mio cognatino Jacopo. Es gracias a Ellos que soy los que soy y que he podido seguir en esto con mucho amor y dedicación non obstante las dificultades y los malditos 12.000 km que nos separan.

Unas gracias desde el profundo de mi corazón a los picaflores, observándolo por horas y horas bajo el sol de desierto he aprendido muchos sobres ellos, de ellos, con ellos y de mí misma; han sido como una terapia para mí.

A todas y todos mis infinita gratitude, he aprendido muchísimo de cada uno de ustedes. Esto es el resultado de su apoyo incondicional. GRAZIEEEEEEEEEEEEEEEEE



## FINANCIAMIENTO

---

La realización de este doctorado, y la tesis final, fue posible gracias a la beca de manutención de CONICYT (2010-2014), beca de término de tesis (Res. Ex. 7582/2013) y beca de apoyo a la Realización de Tesis Doctoral (Gastos Operacionales CONICYT).

El proyecto del Ministerio del Medio Ambiente “Monitoreo poblacional de Picaflor de Arica e implementación de acción de conservación” (2011-2014) otorgado a la Unión de Ornitólogos de Chile (AvesChile) y el Laboratorio de Ecología de Vida Silvestre (LEVS) de la Universidad de Chile financiaron gran parte de esta tesis y aportaron gran parte de la estructura y equipos necesarios para su realización.

# ÍNDICE DE CONTENIDOS

---

AGRADECIMIENTOS	iv
FINANCIAMIENTO	vi
LISTA DE CUADROS	vii
LISTA DE FIGURAS	ix
RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
HIPÓTESIS	11
OBJETIVO GENERAL	12
CAPÍTULO 1. Biología reproductiva de <i>Thaumastura cora</i> en el Norte de Chile.	13
CAPÍTULO 2. Habilidad competitiva en machos territoriales de <i>Eulidia yarrellii</i> y <i>Thaumastura cora</i> .	32
CAPÍTULO 3. Existen evidencias de un desplazamiento del picaflor de Arica ( <i>Eulidia yarrellii</i> ) por parte del picaflor de Cora ( <i>Thaumastura cora</i> )?	54
CAPÍTULO 4. Exclusión competitiva de especies territoriales.	67
DISCUSIÓN GENERAL	82
BIBLIOGRAFÍA	88
ANEXO I. Sitios de estudio.	97
ANEXO II. Diagramas territorios de los machos de <i>Eulidia yarrellii</i> y <i>Thaumastura cora</i> .	107
ANEXO III. Duración período nidificación de picaflores en ambientes tropicales y templados.	110



# LISTA DE CUADROS

---

## CAPÍTULO 1

- Cuadro 1.** Características de los territorios: tamaño (m<sup>2</sup>), distancia entre territorios contiguos (m); cantidad y altura (cm) de percha principales (PP) y secundarias (PS) y % de cobertura vegetal para *T. cora* y *E. yarrellii* para el año 2012 y 2013. 21
- Cuadro 2.** Características de los nidos de *T. cora* comparados con los de *E. yarrellii*. Los datos de *E. yarrellii* son de autoría de Estados & Aguirre. 26
- Cuadro 3.** Resumen general de la temporada reproductiva (período territorialidad de los machos + nidificación hembras) en meses y los diferentes períodos del ciclo reproductivo (en días) de *T. cora* y *E. yarrellii*. 26
- Cuadro 4.** Índice de Mayfield obtenidos para *T. cora* y *E. yarrellii*. 27

## CAPÍTULO 2

- Cuadro 1.** Índice de agresividad (IA); códigos y caracterizaciones de las conductas que los definen. 40
- Cuadro 2.** Resultado de los análisis de comparación de los porcentajes de suelo desnudo, cobertura de Chilca, Brea y Chañar, en los territorios de *T. cora* y *E. yarrellii*. 45
- Cuadro 3.** Resultados de los análisis de comparación de los tiempos asignados por las dos especies a las variables de respuesta predefinidas para el año 2012 (las variables en negrita son aquellas que tuvieron un  $p < 0,05$ ). Los valores de la media y el error estándar de *T. cora* y *E. yarrellii* representan % de tiempo. 46
- Cuadro 4.** Resultados de los análisis de las variables conductuales para el año 2012. 48
- Cuadro 5.** Resultados de los análisis de las variables conductuales para el año 2013. 48
- Cuadro 6.** Resultados de los análisis para el año 2012 y 2013 de las 4 conductas expresadas en términos de la cantidad de veces que el animal la efectúa, para *T. cora* y *E. yarrellii*. 49

## CAPÍTULO 3

- Cuadro 1.** Tasa de colonización y extinción de las dos especies, calculada a partir de la base de datos originada desde los conteos primaverales desde el año 2006 hasta el 2014. 62
- Cuadro 2.** Resultados del mejor modelo lineal obtenido. 64

## CAPÍTULO 4

- Cuadro 1.** Esquema de los diferentes escenarios de simulación; por cada escenario están los valores correspondientes de cada parámetro poblacional para la especie 1 y la especie 2. 73

# LISTA DE FIGURAS

---

## INTRODUCCIÓN

- Figura 1.** Macho y hembra del picaflor de Cora y del picaflor de Arica (dibujos Daniel Martínez, La aves de Chile, nueva guía de campo; nueva edición aún no publicada). 7
- Figura 2.** Tendencias poblacionales de las dos especies de picaflores desde el año 2003 hasta el 2014. 8

## CAPÍTULO 1

- Figura 1.** Temporada reproductiva a) de *T. cora* en el valle de Azapa; b) de *E. yarrellii* en el valle de Vitor (Chaca) y de Camarones. 20
- Figura 2.** Macho adulto de *T. cora* en la típica postura de percha-vigilancia del territorio. 22
- Figura 3.** Resumen de la dinámica del lek Pampa Gobernador para el año 2013. En gris oscuro se representan los machos territoriales adulto, y en gris claro, los machos juveniles que al final de la temporada reproductiva empiezan a circular en la zona sin tener territorio. 23
- Figura 4.** Nido de *T. cora* con pequeñas flores en la cubierta externa, característica típica de la especie. 24

## CAPÍTULO 3

- Figura 1.** a) hipótesis de las tendencias poblacionales en largo plazo de las dos especies, después de la llegada de *T. cora* en el Norte de Chile. b) Tendencias poblacionales de las dos especies de picaflores obtenidas de las campañas de conteos desde el año 2003 hasta el 2014. 56
- Figura 2.** Estaciones de muestreo (rombos negros) distribuidas en el valle de Azapa. 58
- Figura 3.** Gráficos de las frecuencias generadas por las 10.000 réplicas de la de simulación del modelo nulo. Los valores reales obtenidos (evidenciados en los círculos negros) caen en los rangos generados por azar, es decir, no hay diferencia significativa de estos valores con los generados en el modelo nulo ( $p > 0,05$ ). 63

## CAPÍTULO 4

- Figura 1.** Trayectoria poblacional las dos especies simuladas con los mismos parámetros, (Cuadro 1). 75
- Figura 2.** Trayectoria poblacional de las dos especies simuladas, donde la especie 2 cambia su habilidad competitiva (HCOMP=1; 1,1; 1,5 y 2) mientras que la especie 1 se mantiene estable (HCOMP=1), (Cuadro 1). 75
- Figura 3.** Trayectoria poblacional de las dos especies simuladas, donde la especie 2 cambia su capacidad reproductiva (REPR=0,4; 0,45; 0,6 y 0,8) mientras que la especie 1 se mantiene estable (REPR=0,4), (Cuadro 1). 76

**Figura 4.** Trayectoria poblacional de las dos especies simuladas, donde la especie 2 cambia su capacidad reproductiva (REPR=0,4; 0,6 y 0,8) mientras que la especie 1 cambia su habilidad competitiva (HCOMP=1; 1,5 y 2), (Cuadro 1). 76

**Figura 5.** Efecto de la interacción entre los parámetros habilidad competitiva y tasa reproductiva (HCOMP y REPR) sobre la coexistencia o desplazamiento de las especies simuladas. Se representa el espacio en que se produce la coexistencia de la especie 1 y especie 2 (lila), la especie 1 desplaza a la especie 2 (azul) y en que la especie 2 desplaza a la especie 1 (rojo). 77

**Figura 6.** Trayectoria poblacional de las 9 diferentes simulaciones generadas para las dos especies de picaflores. En todas las simulaciones REPR. *E. yarrellii* = 0,4 REPR. *T. cora* = 0,9. 78

## ANEXO I

**Figura 1.** Mapa general de la ubicación de los valles de estudios en la región de Arica y Parinacota. 97

**Figura 2.** Foto aérea de los sitios de estudio en el valle de Azapa: en celeste esta demarcada el área que constituye el lek de machos de *T. cora* (Pampa Gobernador) en amarillo la parcela "Santa Helena" sitio de nidificación. 100

**Figura 3.** Foto aérea de la parcela #45, sitio de estudio en el valle de Azapa para *E. yarrellii*. 101

**Figura 4.** Foto aérea de los sitios de estudio el valle de Vitor - localidad Chaca en azul esta demarcada la área de agregación de los machos de *E. yarrellii* y en amarillo los sitios de nidificación identificado a lo largo de los años de estudios de esta especie (Estades & Aguirre en preparación). 103

**Figura 5.** Foto aérea de los sitios de nidificaciones de *E. yarrellii* (en color amarillo) encontrados en el valle de Camarones, en la zona de Taltape se pudo identificar un lek de machos (en azul). 105

## ANEXO II

**Figura 1.** Vista aérea de los territorios de *T. cora* (delimitados en negro) en el predio Pampa del Gobernador (valle de Azapa, 18° 34' S; 69° 59' O) en la primavera 2012 (A) y en la primavera 2013 (B). Las líneas negras conectan los sitios de percha principal ocupados por el macho residente en el territorio. La zona delimitada es defendida activamente por los machos. 106

**Figura 2.** Vista aérea de los territorios de *E. yarrellii* (delimitados en negro) en el valle de Vitor-localidad Chaca (18° 48' S; 70° 10' O) primavera 2012 (A); primavera 2013 (B). Las líneas negras conectan los sitios de percha principal ocupado por el macho residente en el territorio, la zona delimitada es defendida activamente desde la intrusión de otros machos. 107

**Figura 3.** Vista aérea de los territorios de *E. yarrellii* (delimitados en negro) en la Parcela #45, valle de Azapa (18° 34' S; 69° 56' O) en la primavera 2012 (A) y, en la primavera 2013 (B). Las líneas negras conectan los sitios de percha principal ocupados por el macho

residente en el territorio. La zona delimitada es defendida activamente de la intrusión de otros machos.

108

**Figura 4.** Vista aérea de los territorios de *E. yarrellii* (delimitados en negro) perteneciente a un lek descubierto en la primavera 2013; localidad Chaca-valle de Vitor ( $18^{\circ} 49'S$ ;  $70^{\circ} 8' O$ ). Las líneas negras conectan los sitios de percha principal ocupado por el macho residente en el territorio, la zona delimitada es defendida activamente de la intrusión de otros machos.

109

## **RESUMEN**

---

El picaflor de Arica (*Eulidia yarrellii*) y el picaflor de Cora (*Thaumastura cora*) son dos especies de colibríes que coexisten desde la década de los '70 en los valles del Norte de Chile. Durante estas décadas la tendencias poblacional de estas especies ha sido opuesta y algunos autores han postulado que el incremento poblacional del picaflor de Cora podría estar ejerciendo un efecto negativo sobre la abundancia del picaflor de Arica.

El presente trabajo de tesis pretende estudiar las interacciones competitivas entre el picaflor de Arica y el recientemente arribado picaflor de Cora, mediadas por la competencia por los territorios, con el fin de establecer si existen evidencias de que el aumento poblacional de esta última especie pudiera ser responsable de parte de la declinación de la primera.

Se plantea la hipótesis de que deben existir rasgos asociados a la agresividad y/o a una diferente capacidad reproductiva que expliquen la diferencia en la dinámica de las poblaciones de estas dos especies de picaflores.

Aunque persisten dudas en relación a varios de los aspectos tratados en esta tesis, en su conjunto, los resultados de este trabajo sugieren que el picaflor de Cora puede estar contribuyendo a la disminución de la población del picaflor de Arica, no a través de una mayor habilidad competitiva, sino que, probablemente, a través de una mayor capacidad reproductiva y una mayor eficiencia de sus estrategias de defensa territorial.

## ABSTRACT

---

The Chilean Woodstar (*Eulidia yarrellii*) and the Peruvian Sheartail (*Thaumastura cora*), are two hummingbird species that coexist in the valleys of northern Chile since 1970. During these decades these species have experienced opposite population trends, and some authors have suggested that the population increase of Peruvian Sheartail could have a negative effect on the abundance of Chilean Woodstars.

This thesis aimed at studying the competitive interactions between the Chilean Woodstar and the Peruvian Sheartail mediated by competition for territories, in order to establish whether there is evidence for an effect of the population growth of the latter species on the decline of the first one.

This study's hypothesis is that there exist features related to aggressiveness and/or different reproductive capacity is raised, that can explain the difference in the population dynamics of these two species of hummingbirds.

Although there are still uncertainties regarding several aspects discussed in this work, as a whole, the results of this study suggest that the Peruvian Sheartail may contribute to the decline in the population of Chilean Woodstar, not through a greater competitive ability, but probably through a higher reproductive capacity and efficiency of its territorial defense strategy.

## INTRODUCCIÓN

---

La territorialidad es reconocida como un mecanismo de competencia por interferencia (Schoner 1983) que se define como la restricción del uso de un recurso potencialmente limitado en un área espacialmente fija, para satisfacer las necesidades biológicas del individuo que defiende el recurso (Pitelka 1959; Rand 1967; Wolf 1969; Maher 1995, 2000).

Establecer y mantener un territorio generalmente implica costos asociados a los esfuerzos de defensa, tales como estar alerta para detectar y expulsar a los intrusos. Por lo tanto debe entregar una recompensa clara para el residente en el territorio, tal como una mayor supervivencia y/o éxito reproductivo (Hahn & Bauer 2008).

En muchas aves, y particularmente en las nectarívoras, la competencia por interferencia y la territorialidad implican interacciones agresivas, cuyo resultado está normalmente determinado por las relaciones de dominancia de los individuos (Gass 1978; Kodric-Brown & Brown 1978; Ewald & Orians 1983).

Aunque la competencia suele ser más intensa entre individuos similares (i.e. de la misma especie, Darwin 1869; Robinson & Terborgh 1995; Houle 1997; Edmands 2002; MacDougall et al. 2009), la territorialidad interespecífica es, también muy común en la naturaleza (por ejemplo, Sorjonen 1986; Robinson & Terborgh 1995; Nomakuchi & Higashi 1996; Griffis & Jaeger 1998, Marvin 1998; Genneret et al. 1999). Así, individuos territoriales de muchas especies son agresivos no sólo contra congéneres, sino también contra heteroespecíficos, dando lugar a una situación en la que los individuos de dos o más especies tienen territorios mutuamente excluyentes. Por lo tanto, la territorialidad interespecífica puede afectar negativamente la adecuación biológica de la partes involucradas (Tynkynen et al. 2006), particularmente la de aquellos taxa que

conductualmente se vean subordinados a especies más agresivas (Tynkynen et al. 2006). Por lo tanto, este rasgo conductual podría afectar la dinámica poblacional de la especie menos agresiva, quitándole los territorios y por ende, disminuyendo su capacidad de reproducirse. Las interacciones conductuales entre individuos pueden influir en los procesos demográficos, puesto que muchos de los mecanismos ecológicos que determinan el tamaño o la dinámica de la población son explícitamente conductuales (Levin et al. 2000; Morgan 2014). Así, para entender completamente algunos fenómenos ecológicos como interacciones depredador-presa, competencia por interferencia, dispersión, patrones de uso de hábitat, entre otros, a menudo se requiere del conocimiento de las interacciones conductuales que ocurren entre los individuos (Hassel & May 1985; Smith & Sibly 1985; Mangel & Clark 1988; Sutherland 1996; Fryxellan & Lundberg 1998).

#### *Territorialidad en colibríes*

Los colibríes pertenecen a la familia Trochilidae, un grupo monofilético que contiene más de 100 géneros y 300 especies, y que se distribuye ampliamente en el Nuevo Mundo, alcanzando su mayor diversidad en las latitudes tropicales. Los colibríes están especializados en alimentarse de néctar floral y comparten un conjunto de características como picos largos y delgados, patas diminutas, y alas adaptadas para el vuelo estacionario (Brown & Bowers 1985; Long 1997).

Debido a su alto grado de especialización alimenticia, el nectar es un recurso potencialmente limitante para los colibríes (Lyon 1974; Justino et al. 2012), y normalmente los machos de colibríes compiten por estos recursos florales principalmente por medio de agresión y territorialidad. Los territorios son defendidos fuertemente por los residentes que emplean comportamientos energéticamente costosos para excluir a los intrusos (Powers &



Conley 1994), incluyendo persecuciones, vocalizaciones, despliegues y ataques (Powers 1987). Por esta razón, los colibríes son sujetos frecuentes de estudios sobre competencia y territorialidad (por ejemplo, Feinsinger & Colwell 1978; Copenhaver & Ewald 1980; Kuban & Neill 1980; Boiden 1978; Power & MacKee 1994; Dearbon 1998; Temeles et al. 2005; Altshuler 2006; Justino et al. 2012.)

Aunque la actividad territorial en los picaflores suele estar centrada en las fuentes alimenticias, en la mayoría de los casos el apareamiento ocurre en el mismo territorio de alimentación, por lo que éste podría servir secundariamente como una estación de apareamiento (Pitelka 1942; Armstrong 1987; Hurley et al. 2001; Clark 2006).

Por otro lado, en algunas especies de picaflores los territorios de los machos no están necesariamente relacionados con el recurso alimenticio en sí, sino que dan a los machos una posición favorable para ser ubicados por las hembras y, de esta forma, tener la posibilidad de apareamiento. En la mayoría de estos casos estos territorios tienden a agruparse formando leks dispersos (Powers 1987; Armstrong 1987; Pizo 2012; Hutto 2014).

Puesto que los territorios de los picaflores machos pueden servir para aumentar su éxito reproductivo atrayendo a las hembras (Wolf & Stiles 1970; Stiles 1973), la competencia intraespecífica entre los machos sirve a las hembras conespecíficas para evaluar el estado de éstos y seleccionar a sus parejas sexuales (Andersson 1994). Sin embargo, la competencia interespecífica entre machos puede representar un costo para las hembras puesto que si el macho de su especie resulta desalojado del territorio, éstas perderán oportunidades de aparearse (Temeles & Kress 2010). Por lo tanto, si dos especies compiten por el mismo territorio y una de ellas es más agresiva puede desplazar a la otra especie afectando su posibilidad de reproducirse (adecuación biológica) y por ende su dinámica poblacional (por

ejemplo, Kodric-Brown & Brown 1978; Brown & Bowers 1985; Power & Conley 1994; Fleming et al. 1996; Cotton 1998; Sandlin 2000; Camfield 2006; Lara et al. 2011).

#### *Situación del picaflor de Arica y picaflor de Cora*

El picaflor de Arica (*Eulidia yarrellii*) y el picaflor de Cora (*Thaumastura cora*) son dos especies de colibríes que coexisten en los valles agrícolas del Norte de Chile. Morfológicamente son muy similares (Figura 1) siendo la principal diferencia el largo y forma de la cola de los machos (picaflor de Arica largo total 8-9 cm y picaflor de Cora largo total 12-13 cm). Las diferencias en el plumaje de las hembras de las dos especies son muy sutiles (Jaramillo et al. 2003). Por otro lado, existen diferencias en la estructura de las vocalizaciones de los machos y de las hembras de estas dos especies (Clark et al. 2013).

Según la revisión filogenética de McGuire y colaboradores (2009, 2014), estas dos especies pertenecen a un clado denominado colibríes “abejas” (bee hummingbirds). Resultados de análisis genéticos (van Dongen et al. 2012) sugieren que las especies están estrechamente relacionadas, encontrando una mayor similitud genética entre sí que el nivel medio de similitud entre especies del clado de los denominados colibríes abejas.

En contraste con las semejanzas descritas anteriormente, estas dos especies han mostrado tendencias poblacionales muy distintas. En primer lugar, en las últimas seis décadas, el picaflor de Arica, endémico de los valles del desierto del Norte de Chile, pasó de ser el colibrí más abundante de la región a ser el más raro y considerado oficialmente una especie en peligro de extinción (BirdLife International 2008. *Eulidia yarrellii*. In: IUCN 2011). Estimaciones poblacionales indican que en 2003 existían más de 1500 individuos, mientras que la estimación de octubre de 2014 arrojó una población de, aproximadamente, 500 individuos (AvesChile 2014; véase Figura 2).

**Picaflor de Cora (*Thaumastura cora*)**



**Picaflor de Arica (*Eulidia yarrellii*)**



Figura 1. Macho y hembra del picaflor de Cora y del picaflor de Arica (dibujos Daniel Martínez, Las aves de Chile, nueva guía de campo; nueva edición aún no publicada).

Por el contrario, el picaflor de Cora no existía en Chile en la década de los 60'. En la década de los 70' colonizó el área de forma espontánea desde el Sur de Perú y, desde entonces, se expandió por la región (Estades et al. 2007; AvesChile 2014; véase Figura 2).

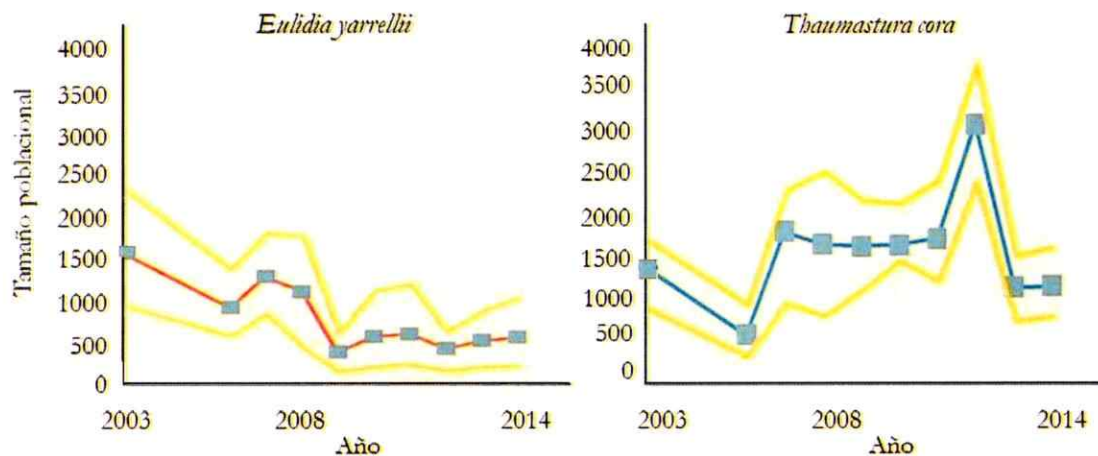


Figura 2. Tendencias poblacionales de las dos especies de picaflores desde el año 2003 hasta el 2014.

Ninguna de estas posibles causas ha sido formalmente demostrada aunque existen evidencias sugerentes. Por ejemplo, existen numerosos registros de territorios de picaflor de Arica que han desaparecido después de la transformación de parches de vegetación nativa en cultivos agrícolas (Estades & Lazzoni, observaciones personales). Por otro lado, el hecho de que los picaflores comúnmente visitan flores de especies agrícolas como tomates, pepino, porotos, entre otros sumado a los registros de picaflores muertos después de la aplicación de pesticidas, permiten suponer que este factor debe representar un riesgo para estas aves (Estades et al. 2007; van Dongen & Lazzoni, observaciones personales).

La hipótesis de la competencia como causante de la declinación del picaflor de Arica se basa en evidencias de tipo indirecto. Estades y colaboradores (2007) encontraron que el mejor modelo para describir la abundancia del picaflor de Arica en el valle de Azapa incluía la cobertura arbórea ( $p=0,003$ ,  $n= 88$ ), y la abundancia de picaflor de Cora ( $p= 0,057$ ,  $n= 88$ ) con un coeficiente negativo, sugiriendo un patrón de segregación espacial. Además, existen registros de que territorios de picaflor de Arica han sido usurpados por machos de la otra

especie, mientras que lo opuesto nunca ha sido observado (Estades, observaciones personales).

Por otro lado, observaciones sobre comportamiento territorial interespecífico muestran que existen frecuentes agresiones entre las dos especies y un solapamiento moderado del nicho trófico (van Dongen et al. 2013).

Los machos de ambas especies utilizan los mismos ambientes para establecer sus territorios (van Dongen & Lazzoni, observaciones personales). Normalmente las hembras tienen acceso a estos territorios sólo para aparearse, ya que los machos no les permiten usar los recursos florales existentes. En ambas especies, las zonas de nidificación siempre están en la cercanía de los territorios de los machos (van Dongen & Lazzoni, observaciones personales; Lazzoni et al. en preparación) que constituirían un lek disperso.

La necesidad de que exista una combinación de dos tipos de ambiente (áreas abiertas para leks y zonas con árboles para sitios de nidificación) hace que la disponibilidad potencial de sitios idóneos para estas especies sea limitada, particularmente considerando el grado de alteración de estos ambientes. Esta escasez relativa podría estar forzando la competencia entre las dos especies.

Sin embargo, la simple existencia de competencia entre el picaflor de Cora y el picaflor de Arica no es condición suficiente para explicar el posible efecto del primero sobre la declinación del segundo. Para que una especie pueda desplazar a otra a través de la competencia es necesario que ésta tenga, además, una mayor habilidad competitiva (mayor agresividad y/o eficiencia en la defensa del territorio) y/o una mayor tasa de crecimiento poblacional (Crombie 1947; DeBach 1966; Reitz & Trumble 2002).

Por lo tanto, es posible postular que el picaflor de Cora podría ejercer un efecto negativo sobre la abundancia del picaflor de Arica mediante estos dos mecanismos no excluyentes: 1) a través de una mayor tasa de crecimiento, y/o 2) a través de una mayor habilidad competitiva, dada por una mayor agresividad o eficiencia en la defensa del territorio. Ambos mecanismos afectan la adecuación biológica de los individuos y, por lo tanto, la tasa de crecimiento de sus poblaciones.

Los territorios de los picaflores machos son fundamentales para la atracción de las hembras (Wolf & Stiles 1970; Stiles 1973). Si un macho no defiende un territorio no tiene posibilidad de aparearse. Por lo tanto si los machos de dos especies compiten por los mismos territorios, y una especie desplaza a la otra puede reducir las probabilidades de apareamiento de esta última y, por lo tanto, disminuir su tasa de crecimiento poblacional.

La posibilidad de mantener un territorio por parte de un macho se refleja en su capacidad de establecerse en el mismo y permanecer en él, lo que está íntimamente asociado a su capacidad de defenderlo y, por lo tanto, a su agresividad (Copenhaver & Ewald 1980; Ewald & Orians 1983; Morgan 2014). Sin embargo, no sólo es importante la agresividad de las aves territoriales si no también la eficiencia en la defensa del territorio. Observaciones preliminares de van Dongen y colaboradores (2013) indican que gran parte de la actividad territorial del picaflor de Cora está dada por cambios de postura y vocalización, mientras que el picaflor de Arica utilizaría más los despliegues aéreos. Así, es posible suponer que los machos de picaflor de Arica podrían gastar más energía en la defensa de los territorios que los machos de picaflor de Cora, siendo, de esta manera, menos eficientes. Estas asimetrías energéticas pueden contribuir a una relación de dominancia entre especies (Ewald & Bransfield 1987).

Un factor que puede modificar el resultado de la competencia interespecífica es el número de heteroespecíficos con los que un individuo debe competir (Tynkynen et al. 2006). Así, es factible que un individuo de una especie superior desde el punto de vista competitivo (más agresivo y/o eficiente en la defensa del territorio) pudiera perder su territorio si los heteroespecíficos lo superan largamente en número. Por esta razón, una mayor tasa reproductiva del heteroespecífico podría representar una desventaja competitiva para la especie.

Así, la presente tesis pretende estudiar la territorialidad interespecífica entre el picaflor de Arica y el recientemente arribado picaflor de Cora, con el fin de establecer si existen evidencias de que el aumento poblacional de esta última especie pudiera ser responsable de parte de la declinación de la primera.

## HIPÓTESIS

Hipótesis general: Diferencias en rasgos conductuales asociados a la territorialidad (agresividad) y de historia de vida (capacidad reproductiva) permiten explicar cómo dos especies aparentemente tan similares como el picaflor de Arica y el picaflor de Cora tienen tendencias poblacionales opuestas.

De esta hipótesis se plantean las siguientes predicciones:

- Predicción 1. El picaflor de Cora tiene una tasa reproductiva mayor que el picaflor de Arica, dada por una mayor cantidad de puestas por año y/o un mayor éxito de las nidadas.
- Predicción 2. Los machos de picaflor de Cora son más hábiles competitivamente en la defensa del territorio que los machos del picaflor de Arica. Esto debería reflejarse

en diferencias significativas en la agresividad y en los presupuestos de tiempos asociados a la actividad territorial.

- Predicción 3. Existe un desplazamiento del picaflor de Arica por parte del picaflor de Cora. Esto se traduce en que la tasa de reemplazos de territorios de picaflor de Arica por territorios de picaflor de Cora es significativamente mayor que la tasa inversa (reemplazo direccional).

El objetivo de esta tesis es establecer si el aumento de la población del picaflor de Cora tiene un efecto negativo sobre las poblaciones de picaflor de Arica mediado por la competencia por los territorios entre estas dos especies.

#### Objetivos específicos

- Evaluar si el picaflor de Cora puede influir en el estado poblacional del picaflor de Arica a través de una mayor capacidad reproductiva (Capítulo 1).
- Evaluar si el picaflor de Cora puede influir en el estado poblacional del picaflor de Arica mediante competencia interespecífica por territorios, a través de una mayor capacidad competitiva dada por una mayor agresividad y/o una mayor eficiencia en la defensa de los territorios (Capítulo 2).
- Establecer cuantitativamente la existencia de desplazamiento de picaflor de Arica por picaflor de Cora (Capítulo 3).
- Mediante un modelo de simulación poblacional basado en individuos, establecer las condiciones de coexistencia de dos especies territoriales que compiten por espacio (Capítulo 4.)





## CAPÍTULO 1

---

### Biología reproductiva de *Thaumastura cora* en el Norte de Chile.

#### INTRODUCCIÓN

La capacidad reproductiva de una especie de ave puede influir de manera significativa en su tasa de reclutamiento poblacional, y por lo tanto afectar su crecimiento en el largo plazo (Newton 1998). Así, es esperable que de existir diferencias consistentes entre la fecundidad de dos especies, éstas se pudieran traducir en diferencias en sus tendencias poblacionales. Al respecto, Bennett & Owens (1997) mostraron que la capacidad de reclutamiento (expresada por el tamaño promedio de la nidada) puede explicar parte del riesgo de extinción de diferentes especies de aves, independientemente del nivel filogenético de análisis.

Puesto que las hembras de la familia Trochilidae ponen invariablemente dos huevos (Snow 1978), la variabilidad interespecífica en el éxito reproductivo en colibríes se basa en gran medida en el largo del período reproductivo y en la posibilidad de las hembras de poner más de una puesta durante una temporada (Long 1997).

El picaflor de Cora (*Thaumastura cora*) es un colibrí originario de Perú que colonizó espontáneamente los valles del Norte de Chile en los años 70<sup>l</sup>. Desde entonces esta especie ha aumentado de manera significativa su población en la región (Howell & Webb 1995; Estades et al. 2007), al mismo tiempo que la población del picaflor de Arica (*Eulidia yarrellii*), una especie endémica del Norte de Chile, ha declinado ostensiblemente (Estades et al. 2007; AvesChile 2014).

Una explicación para esta diferencia en las tendencias poblacionales de dos especies relativamente similares (van Dongen et al. 2012) podría radicar en posibles diferencias en la fecundidad de estas dos especies. Sin embargo, un factor adicional de interés es que en el caso de existir competencia entre estas dos especies, una mayor tasa de crecimiento poblacional de una podría favorecer el desplazamiento de la otra (Crombie 1947; DeBach 1966; Reitz & Trumble 2002).

Un factor que puede modificar el resultado de la competencia interespecífica es el número de heteroespecíficos con los que un individuo debe competir. Así, es incluso factible que un individuo de una especie superior desde el punto de vista competitivo (más agresivo y/o eficiente en la defensa del territorio) pudiera perder su territorio si los heteroespecíficos lo superan largamente en número (Tynkynen et al. 2006; Capítulo 4 de esta tesis). Por esta razón, una mayor tasa reproductiva del heteroespecífico, dada por una mayor cantidad de puestas por año y/o un mayor éxito de las nidadas, podría representar una desventaja competitiva para la otra especie.

Estades y colaboradores (2007) postularon que el picaflor de Cora podría ejercer un efecto negativo sobre la abundancia del picaflor de Arica. Uno de los posibles mecanismos para lo anterior sería la existencia de una mayor tasa de reproductiva en el picaflor de Cora, dada por una mayor cantidad de puestas por año y/o un mayor éxito de las nidadas. Estades & Aguirre (en preparación) estudiaron diferentes parámetros reproductivos del picaflor de Arica. Sin embargo, no existe ningún antecedente sobre el comportamiento reproductivo del picaflor de Cora, ni en el Perú, ni menos en Chile.

Por lo anterior, se llevó a cabo un estudio para generar los primeros antecedentes sobre la biología reproductiva del picaflor de Cora en el Norte de Chile, y de esa forma contribuir a

la determinación del posible impacto de la presencia de esta especie sobre la disminución de las poblaciones del picaflor de Arica. De existir una mayor fecundidad de la especie colonizadora (i.e. mayor cantidad de puestas y/o éxito de las nidadas), esto apoyaría la hipótesis de un rol de ésta sobre la declinación poblacional de la especie endémica (Capítulo 4 de esta tesis).

Con el fin de comparar los parámetros reproductivos de las dos especies, adicionalmente a los datos colectados sobre el picaflor de Cora, se utilizaron los datos colectados por Estados & Aguirre (en preparación) para el picaflor de Arica, complementados con otros obtenidos por la autora para esta última especie.

## **METODOLOGÍA**

### **Biología reproductiva *Thaumastura cora*.**

Aunque existen registros ocasionales de la especie en otros valles, la mayor parte de la población del picaflor de Cora está concentrada en el valle de Azapa, razón por la cual el estudio de la reproducción de la especie se centró en este valle. Así, entre el 2011 y el 2014 se recorrió el valle en busca de signos de actividad reproductiva de esta especie en diferentes épocas del año.

El trabajo se dividió en dos partes: la caracterización general del proceso reproductivo de la especie y la estimación del éxito de las nidadas.

#### 1) Caracterización general del proceso reproductivo.

Para la descripción del proceso reproductivo se realizaron observaciones y seguimiento sistemático del comportamiento de hembras y machos de la especie.

### *Nidificación.*

Se compilaron todos los registros de nidos obtenidos por la autora, más algunos aportados por colaboradores (ver agradecimientos), para caracterizar el tipo de nido, el microhábitat de nidificación y la extensión del período de nidificación. Para la comparación con el picaflor de Arica, se usaron los datos de Estades & Aguirre (en preparación), complementados por observaciones de la autora en los valles de Chaca, Azapa y Camarones (ver Anexo 1. Sitios de estudio).

### *Territorios de los machos.*

En el caso de los machos, el esfuerzo de observación se centró en la descripción del comportamiento territorial, caracterizando la forma, tamaño y tipo de territorio, así como su distribución espacial, y la extensión temporal de este comportamiento. Aunque se realizaron observaciones en diferentes zonas del valle de Azapa, la mayor parte de los registros se llevaron a cabo en el sector de Pampa Gobernador (ver Anexo 1. Sitios de estudio) donde existe una importante concentración de territorios. Durante los años 2012 y 2013 se recorrió el predio haciendo un mapeo de cada territorio defendido por un macho, siguiendo la metodología propuesta por Bibby y colaboradores (1992). Una vez localizado un individuo se realizaron observaciones de su conducta y algunas características morfológicas, por ejemplo el largo de la cola para estar seguro de seguir al mismo individuo. Se identificaron los lugares de percha y persecuciones de los individuos para establecer el límite probable del territorio. Se ubicaron los individuos con GPS y se marcaron los avistamientos usando los códigos propuesto por Bibby y colaboradores para después referenciar las posiciones en un mapa y poder lograr establecer los territorios (ver Anexo II para distribución de los territorios en el lek). Se evaluaron las características de los territorios por

medio de porcentajes de vegetación y de suelo desnudo (área abierta desprovista de vegetación). Los lugares de percha se registraron y clasificaron de acuerdo a su frecuencia de uso (Powers 1987); se identificaron las perchas principales (PP) y perchas secundarias (PS) y en el año 2013 se midieron las alturas de éstas.

## 2) Estimación del éxito de las nidadas.

Para la determinación del porcentaje de éxito de la nidada se utilizó el índice de Mayfield (Mayfield 1975) que se basa en el seguimiento de nidos por el mayor período de tiempo para establecer, de manera insesgada, la probabilidad de un nido de producir polluelos al final del período de nidificación. Para este fin se seleccionó un sitio cercano (450 m) a Pampa Gobernador, denominado parcela Santa Helena (ver Anexo 1. Sitios de estudio; Figura 2).

Desde agosto de 2011 hasta febrero de 2014 se realizaron visitas mensuales a esta parcela para establecer el período de incubación y de polluelos en los nidos.

Se recorrió la parcela caminando alrededor de cada árbol en búsqueda de los nidos. Cada nido fue georreferenciado (GPS, Garmin eTrex Legend), y se registró el estadio en el cual se encontraba (puesta de huevos, incubación, o cría de pichones), la altura, la exposición, la especie de árbol y la fecha de encuentro. Los nidos se revisaron a intervalos de 1-2 días durante la primavera 2012, hasta que el nido fuera abandonado/depredado o produjera pichones volantones, para poder establecer con exactitud el período de incubación y tiempo de permanencia de los polluelos en el nido (días entre la eclosión del primer polluelo y el abandono del nido del último polluelo). En el año 2013 el monitoreo de los nidos se llevó a cabo cada 3 o 4 días. En cada visita se registró la eventual desaparición de huevos o pichones, la presencia de adultos cerca de los nidos y cualquier otra actividad relevante.

Se consideró la tasa diaria de supervivencia para el ciclo del nido de manera conjunta (puesta, incubación y empollamiento) ya que en especies altriciales la diferencia en la mortalidad en estos períodos no es significativa (Mayfield 1975).

Los intentos de nidificación fueron considerados exitosos cuando al menos se produjo un pichón volantón, mientras que fueron considerados abandonos si, entre dos revisiones consecutivas, los huevos o pichones permanecían desatendidos sin aparente daño. Aquellos nidos en que todos los huevos o pichones desaparecieran entre dos visitas consecutivas fueron considerados depredados.

Para comparar los parámetros de la actividad territorial del picaflor de Cora con los del picaflor de Arica, en adición a los datos obtenidos por Estades & Aguirre (en preparación), durante las temporadas reproductivas de 2012 y 2013 la autora llevó a cabo un mapeo de territorios y monitoreo de la actividad territorial de picaflor de Arica en dos sitios del valle de Chaca (ver Anexo 1. Sitios de estudio; Figura 4). Para este fin, se utilizó la misma metodología que en el caso de la especie focal.

Para la comparación de los parámetros reproductivos de las dos especies se realizaron pruebas de comparación de medias (U de Mann-Whitney o t Student dependiendo de la normalidad de los datos). Para poder comparar el éxito reproductivo de las dos especies se generaron varios valores de índice de Mayfield a través de un remuestreo sin reemplazo (Efron 1982). Para este fin se juntaron por cada especie los datos de ambos años ya que no se observó evidencia de variación de la supervivencia de los nidos entre ellos. Se generaron de esta forma varias muestras, de cada una de las cuales se calculó el correspondiente índice de Mayfield. Al fin se compararon éstos para las dos especies de picaflores usando un test de U Mann-Withney.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS 13.0 para Windows (SPSS Inc. 2007).

## RESULTADOS

### Biología reproductiva de *Thaumastura cora*

Los datos colectados entre agosto de 2011 y febrero de 2014, más los registros previos aportados por colaboradores muestran que, en el Norte de Chile, el picaflor de Cora tiene una temporada reproductiva (período territorialidad machos + nidificación hembras) de aproximadamente 9 meses, iniciándose en marzo y finalizando en noviembre (Figura 1a).

Existe sincronía entre la actividad territorial de los machos y la temporada de nidificación de las hembras como en otras especies de colibríes (por ejemplo, Calder & Calder 1994; Schuchmann 1999; Belton 2003), aunque los machos empiezan a establecer sus territorios algunas semanas antes de los primeros cortejos y cópulas (Figura 1a). Lo anterior contrasta con la situación del picaflor de Arica, para el que la duración del período reproductivo es de sólo 3 meses, aunque existe una importante variación en su inicio entre el valle de Chaca y el de Camarones (Figura 1b).

### *Sistema de apareamiento*

Los machos del picaflor de Cora defienden territorios estables a lo largo de la temporada reproductiva, los que tienden a agruparse espacialmente formando Leks dispersos (“exploded lek”, sensu Gilliard 1969; Emlen & Oring 1977). Las evidencias en este sentido se basan en el alto grado de agregación de los registros de la especie (Índice de Morisita,  $p < 0,0001$ , Krebs 1999), y la coincidencia de estas agregaciones entre años. El sitio muestreado en esta tesis corresponde a una de estas agrupaciones.

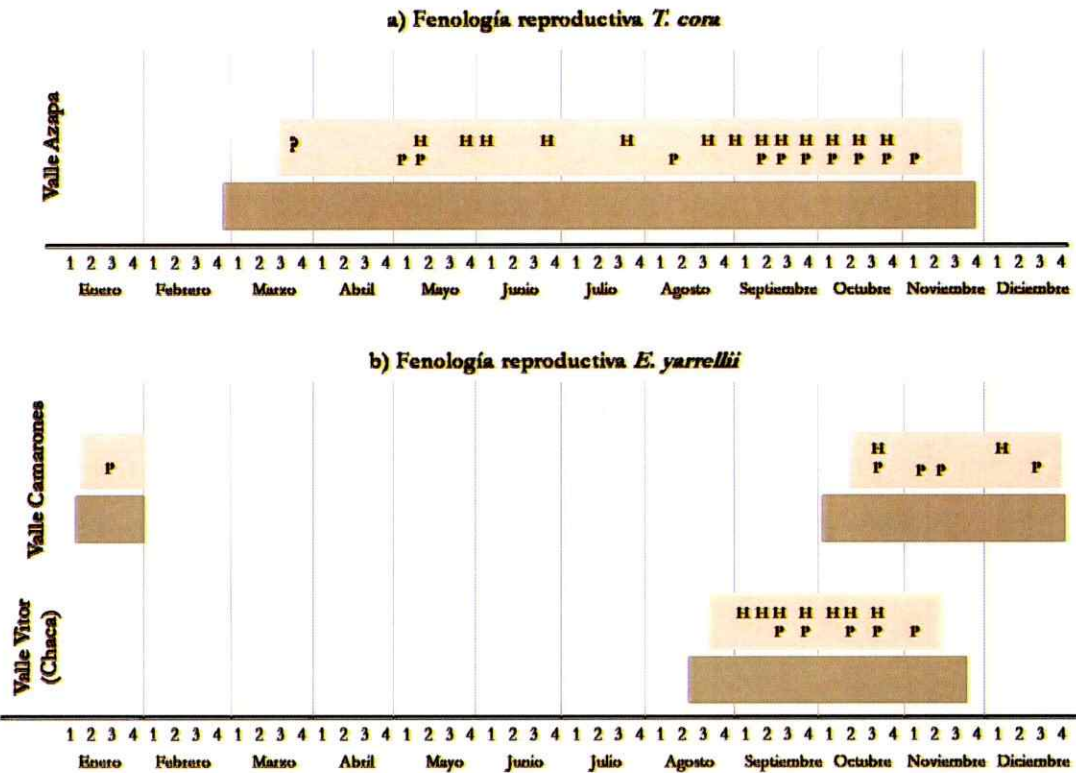


Figura 1. Temporada reproductiva a) de *T. cora* en el valle de Azapa; b) de *E. yarrellii* en el valle de Vitor (Chaca) y de Camarones; en rosado se representa el período de nidificación de las hembras (H=nido hallado cuyo contenido eran huevos; P=nido hallado cuyo contenido eran polluelos); en gris se representa la duración de la temporada de territorialidad de los machos; el signo de interrogación para *T. cora* representa un período de incertidumbre, donde no se encontraron nidos activos pero sí hay registros de observaciones de cortejo de macho a hembra.

Otra característica que apoya la existencia de estos Leks, es que en éstos los territorios no tienen necesariamente recursos florales. Por ejemplo, algunos contienen sólo algunas ramas y árboles secos, y otros pueden presentar plantas con flores en diferentes porcentajes, pero cuya floración no se mantiene durante todo el período en que el macho defiende su territorio. Por esta razón es frecuente que los machos deban abandonar el territorio para alimentarse en otro lugar. El Cuadro 1 muestra las características de los territorios de los machos de picaflor de Cora comparados con los de picaflor de Arica.



Cuadro 1. Características de los territorios: tamaño (m<sup>2</sup>), distancia entre territorios contiguos (m); cantidad y altura (cm) de percha principales (PP) y secundarias (PS) y % de cobertura vegetal para *T. cora* y *E. yarrellii* para los años 2012 y 2013.

Características territorios	año 2012			año 2013		
	p	MEDIA(E.E) <i>T. cora</i>	MEDIA(E.E) <i>E. yarrellii</i>	p	MEDIA(E.E) <i>T. cora</i>	MEDIA(E.E) <i>E. yarrellii</i>
Tamaño (m <sup>2</sup> )	0,135	462,5(68,4)	299,8(46,6)	0,152	458,6(54,26)	353,0(40,91)
Distancia entre territorio (m)	-	65,69(26,9)	55,66(19,2)	-	71,42(37,3)	72(28,11)
Cantidad PP	-	-	-	-	2,84(0,80)	2,68(0,79)
Cantidad PS	-	-	-	-	2(0,82)	1,1(0,40)
Altura PP (cm)	-	-	-	0,000*	317,2(21,6)	608,3(38,2)
Altura PS (cm)	-	-	-	-	245,8(70,95)	323,3(93,3)
SD (%)	0,185	50,83(4,83)	39,29(8,69)	0,004*	59,46(3,62)	41,53(4,61)
Plucheá (%)	0,310	17,17(2,23)	30,00(11,19)	0,166	15,62(2,24)	23,85(4,26)
Brea (%)	0,711	5,92(2,13)	3,57(1,66)	0,310	9,38(2,80)	5,85(2,27)
Chañar (%)	0,001*	2,50(1,79)	16,86(5,58)	0,000*	1,54(1,53)	11,38(2,56)

El lek comienza a establecerse en febrero cuando los primeros machos empiezan a demarcar sus territorios. Aunque no se pudo identificar de forma inequívoca a los individuos estudiados, el hecho de que en los dos años de estudio los límites de los territorios así como las perchas principales coincidieran casi en un 100% (ver Anexo 2) sugiere que existiría un alto nivel de fidelidad al territorio.

Al momento del establecimiento de los territorios la mayor parte de los machos presenta un plumaje reproductivo recién mudado, con cola larga con rectrices del mismo tamaño y puntas redondas con puntos negros (Figura 2); parche en la garganta completamente desarrollado y canto.



Figura 2. Macho adulto de *T. cora*, con plumaje reproductivo recién mudado, en la típica postura de percha-vigilancia del territorio.

Durante el mes de marzo las hembras empiezan a visitar el lek en busca de apareamiento, situación que se mantiene por varios meses. En los primeros días de noviembre algunos machos abandonan el lek, situación que es, aparentemente aprovechada por machos juveniles (individuos sin cola o parche bajo la garganta, y con canto incompleto) para ingresar al área, pero sin un intento evidente de usurpar los territorios desocupados. A finales de diciembre ya todos los machos han abandonado el área. La Figura 3 resume la dinámica del lek de Pampa Gobernador para el año 2013.

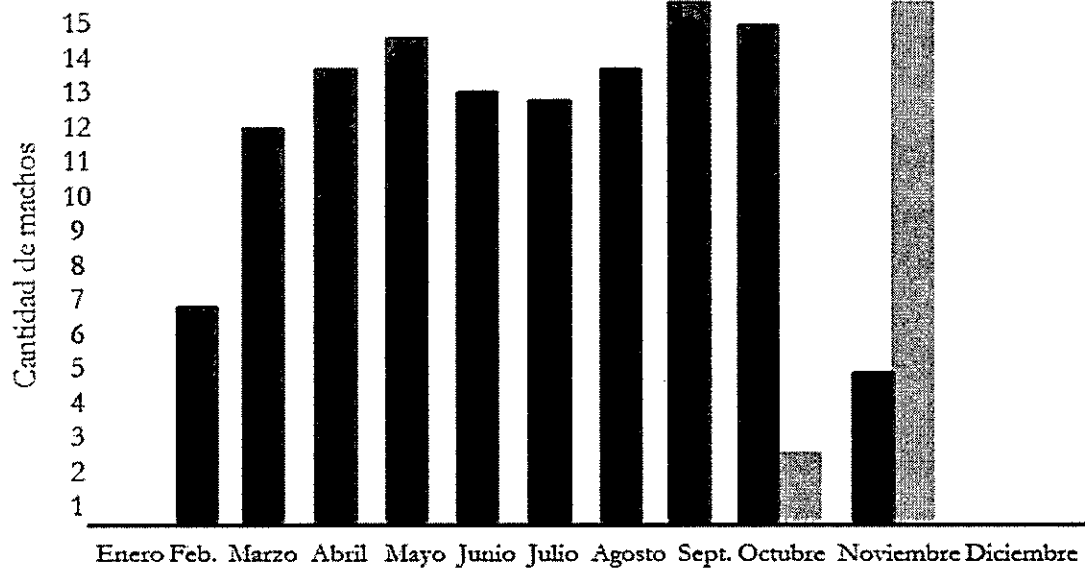


Figura 3. Resumen de la dinámica del lek Pampa Gobernador para el año 2013. En gris oscuro se representan los machos territoriales adultos, y en gris claro, los machos juveniles que al final de la temporada reproductiva empiezan a circular en la zona sin tener territorio.

No fue posible observar cópulas de la especie, pero sí las conductas previas al apareamiento. Estas se inician cuando la hembra ingresa en un territorio, percha entre arbustos y se queda quieta mientras el macho empieza la secuencia de cortejo: primero flota en el aire encima del sitio donde se encuentra la hembra y de allí empieza a bajar muy lentamente cantando; cuando se aproxima a la misma empieza a abrir la cola separando las dos larga rectrices y a moverse rápidamente encima de ella.

### *Nidificación*

Normalmente, las hembras del picaflor de Cora eligen un sitio apartado del lek para nidificar. El sitio estudiado (Parcela Santa Helena, ver Anexo 1) es el lugar más cercano a Pampa Gobernador (450 m de distancia) donde se registró la nidificación de la especie. Aunque no es posible argumentar que las hembras de este sitio se hayan apareado con los

machos estudiados, la cercanía relativa y la observación de algunos movimientos de hembras en la ruta que une los dos sitios, sugieren que esto es altamente probable.

Como ocurre con todos los picaflores, las actividades de nidificación del picaflor de Cora son realizadas exclusivamente por las hembras, las que construyen el nido con la forma de copa típica de todos los Trochilidae.

Los principales materiales de construcción del nido son lana de oveja, fibras vegetales indeterminadas y telas de araña. Normalmente las hembras “adornan” la cubierta externa del nido con pequeñas flores (Figura 4), característica que permite distinguirlo de los nidos del picaflor de Arica.



Figura 4. Nido de *T. cora* con pequeñas flores en la cubierta externa, característica típica de la especie.

Todos los nidos son colocados en ramas externas descendentes de árboles a una altura promedio de 191 cm (rango 65- 400 cm n= 50) en las diferentes especies de plantas presentes en el predio. El 63% de los nidos observados estaban ubicados en olivos, el 27% naranjos, el 8% en limones, y el 2 % paltos. El Cuadro 2 resume las características de los nidos y huevos de la especie en contraste con los del picaflor de Arica.

La observación de hasta tres nidos (dos viejos y uno activo) en un árbol y algunos registros de nidos dobles sugiere que algunas hembras pueden seleccionar el mismo sitio durante varias temporadas.

En un solo caso se observó la ocupación del mismo nido en la misma temporada después de 10 días del abandono del nido por parte de los volantones, aunque no se pudo establecer fehacientemente que se tratara de la misma hembra.

El tiempo exacto de construcción del nido hasta la puesta de los huevos se pudo establecer solamente para dos nidos y fue de 8 y 13 días, respectivamente.

La duración media del período de incubación es de 17 días (rango 16-18; n=8). Este período comienza después de la puesta del segundo huevo, que normalmente es producido dos días después de la puesta del primero.

El período de estadía de los polluelos en el nido es de 25 días (rango 24-26; n=6) y finaliza con el abandono del nido por los volantones. El Cuadro 3 resume las principales etapas de la nidificación del picaflor de Cora en comparación con el picaflor de Arica.

El abandono del nido por los pichones en algunos casos fue asincrónico, pudiendo variar durante las 24 h. Los pichones, una vez abandonado el nido permanecen durante algunos días la mayor parte del tiempo perchados cerca del nido, siendo alimentados frecuentemente por la hembra.

Cuadro 2. Características de los nidos de picaflor de *T. cora* comparados con los de *E. yarrellii*. Los datos de *E. yarrellii* son de autoría de Estades & Aguirre. Los parámetros de eclosión son de los nidos exitosos.

VARIABLE	N	MEDIA(E.E) <i>T. cora</i>	N	MEDIA(E.E) <i>E. yarrellii</i>	P
Altura copa-nido (mm)	8	38,4(1,7)	11	42,2(1,9)	-
Diámetro externo nido (mm)	8	38,9(0,7)	11	39,2(0,08)	-
Diámetro interno nido (mm)	8	22,7(0,9)	11	39,2(0,08)	-
Tamaño huevo (mm)	9	12,4x8,1	16	11,2x6,3	-
Altura nido desde el suelo (cm)	24	167,5(11,6)	18	206,16(15,01)	0,05*
# Huevos	24	1,96(0,04)	80	1,95(0,02)	0,868
# Huevos eclosionados	24	1,38(0,15)	42	1,67(0,09)	0,063
Probabilidad de eclosión	24	0,68(0,04)	42	0,86(0,04)	0,028*
Numero Volantones	22	1,27(0,17)	48	1,63(0,08)	0,71

Cuadro 3. Resumen general de la temporada reproductiva (período territorialidad de los machos + nidificación hembras) en meses y los diferentes períodos del ciclo reproductivo (en días) de *T. cora* y *E. yarrellii*.

Especie	Temporada reproductiva	Periodo incubación (rango)	Periodo crianza (rango)	Periodo total
<i>E. yarrellii</i>	3-4 meses	17,3 (16-19)	31 (27-35)	48
<i>T. cora</i>	9 meses	17 (16-18)	25,1 (24-26)	42

### *Éxito reproductivo*

Durante los años 2012 y 2013 se logró monitorear un total de 11 y 13 nidos, respectivamente. El cuadro 4 resume los datos obtenidos de este monitoreo, que arrojaron una estimación de un 51% de éxito de los nidos para el año 2012 y de 79% para el año 2013. Considerando la totalidad de los nidos, el éxito de la nidada del picaflor de Cora resultó significativamente mayor que la registrada por Estades & Aguirre (en preparación) para el picaflor de Arica (Cuadro 4).

Cuadro 4. Índice de Mayfield obtenidos para *T. cora* y *E. yarrellii*.

Año	Índice de Mayfield <i>T. cora</i>	Índice de Mayfield <i>E. yarrellii</i>	p
2006	-	0,21	-
2008	-	0,44	-
2012	0,51	-	-
2013	0,79	-	-
Totalidad de los nidos	0,68	0,38	0,000

Las causas de fracaso analizadas para 24 nidos fueron las siguientes: en dos (33%) eclosionó sólo 1 huevo y el pollo nacido fue encontrado muerto por probable abandono; dos (33%) nidos fueron destruidos; en uno (17%) los huevos eran aparentemente infértiles, y en un nido (17%) no se pudo establecer la causa del fracaso.

No existe información sobre posibles depredadores de nidos aunque, debido a la posición de éstos, el acceso de animales no voladores es bajo. El hecho de que los nidos estaban en

un huerto frutal con presencia de trabajadores permite suponer que parte de los fracasos sea de origen antrópico.

En la primavera 2013 no todos los nidos produjeron dos polluelos, y se estimó que cuatro (26%) de 15 nidos "exitosos" tenían un huevo infértil.

## DISCUSIÓN

Los datos aportados representan el primer intento formal de caracterización del proceso reproductivo del picaflor de Cora. Por esta razón no es posible establecer si la conducta reproductiva de la especie en el Norte de Chile es similar a la manifestada en su rango de distribución original o si, por el contrario, muestra algún tipo de adaptación a las condiciones locales del valle de Azapa.

Al respecto llama la atención la gran extensión del período reproductivo del picaflor de Cora, que prácticamente triplica la duración de la temporada reproductiva del picaflor de Arica. Así, para el picaflor de Cora, una temporada reproductiva de 8 meses (240 días) permitiría la realización de hasta 5,7 ( $240/42$ ) puestas de 42 días de duración. Por el contrario, para el caso del picaflor de Arica, para una temporada reproductiva de tres meses (90 días) y un período de nidificación de 48 días, sólo se podrían alcanzar 1,9 ( $90/48$ ) posibles puestas exitosas. Esto coincide con la conclusión de Estades & Aguirre (en preparación) de que las posibilidades de dos nidadas por temporada para esta especie son escasas. Una revisión de la literatura sobre la duración de la temporada reproductiva de picaflores (véase Anexo III) muestra que en ambientes tropicales ésta tiene una duración promedio de 6,2 meses, mientras que en zonas templadas el promedio es de 4,2 meses. Esto evidencia que la duración del período reproductivo del picaflor de Cora (8 meses) sobrepasa



el promedio de la especies con distribución tropical y que la duración del período reproductivo del picaflor de Arica (3 meses) tiene un valor bajo el promedio de las especies con distribución templada.

Adicionalmente, los resultados del índice de Mayfield muestran que no sólo el picaflor de Cora se reproduce durante más tiempo que el picaflor de Arica, sino que presenta también un mayor éxito de la nidada (aunque tiene una menor probabilidad de eclosión).

Por lo tanto, estos resultados indican que uno de los mecanismos necesarios para que el picaflor de Cora potencialmente pudiera desplazar al picaflor de Arica, una mayor capacidad reproductiva, sí existe, y que éste podría ser parte de la explicación de la diferencia en las tendencias poblacionales registradas (Capítulo 4).

El comportamiento territorial reproductivo de los machos del picaflor de Cora y picaflor de Arica es muy similar y se acerca a satisfacer los cuatro criterios establecidos por Bradbury (1981) para definir un sistema tipo lek: (1) ausencia de cuidado parental por parte de los machos; (2) los territorios contienen pocos o ningún recurso alimenticio necesario para las hembras; (3) los machos están agregados en un sitio, el lek o arena, para mostrarse a las hembras; y (4) las hembras eligen entre los machos para el apareamiento y pueden optar por no aparearse. En particular para estas especies, debido a la distancia que existe entre los machos más cercanos se puede hablar de lek disperso ("exploded lek" Gillard 1969; Emlen & Oring 1977; Höglund & Alatalo 1995).

La formación de leks ha sido reportada en muchas especies de colibríes (por ejemplo, Johnsgard 1994; Höglund & Alatalo 1995, Pizo & Silva 2001; Hutto 2014) donde se ha desarrollado de forma independiente en varios linajes (Bleiweiss 1998) y con variación

interespecífica en la estructura y dinámica de los mismos leks (Höglund & Alatano 1995, Ramjohn et al. 2003).

Una de las muchas propiedades interesantes de los sistemas de apareamiento tipo lek es el uso estable de los sitios de agregación en el tiempo (por ejemplo, Bradbury et al. 1989; Hogan-Warburg 1966; Wiley 1991; McDonald & Potts 1994) y en varias especies se ha reportado el uso del mismo sitio de lek durante décadas (por ejemplo, Buechner & Roth 1974; Kruijt & de Vos 1988; Höglund & Robertson 1990). El uso estable de ciertos sitios de lek se combina invariablemente con una fidelidad de los individuos (Wegge & Rolstad 1986; Apollonio et al 1989; Höglund & Robertson 1990; They 1992), por lo que este uso puede ser considerado como “tradicional”. Los machos exitosos en atraer a las hembras rara vez cambian sus territorios dentro de una temporada de cría (Kruijt et al. 1972; Gibson & Bradbury 1987; Kruijt & de Vos 1988) y con frecuencia vuelven al mismo territorio en los años siguientes.

La existencia de leks de machos impone un desafío importante para la conservación de las especies, debido a que la condición lugares tradicionales de agregación los hace más sensibles a las perturbaciones (por ejemplo, Alonso et al. 2000; Morales et al. 2000). Por ejemplo, Alonso y colaboradores (2004) mostraron que, como consecuencia de la desaparición de un lek debido a pérdida de hábitat, las avutardas (*Otis tarda*) no forman un nuevo lek en potenciales sitios idóneos, sino que, por el contrario, se unen a otro lek ya existente. El resultado es una concentración de la población y, consecuentemente, una gran vulnerabilidad de la especie a catástrofes locales; así como un gran riesgo de pérdida de variabilidad genética que podría conducir a la extinción de los leks pequeños y más periféricos (Alonso et al. 2004). En el caso del picaflor de Arica, Estades y colaboradores

(2012) indican que tras la destrucción (quema) del área donde existía un lek en el valle de Camarones, no se detectó actividad de nidificación en los alrededores.

La conservación de las especies de aves depende de un conocimiento adecuado de la biología reproductiva, su distribución e historia natural (Juiña et al. 2010). La información aportada en este capítulo tiene una clara utilidad para entender el potencial rol del picaflor de Cora en la reducción poblacional del picaflor de Arica, así como para delinear posibles acciones de conservación.

## CAPÍTULO 2

---

### Capacidad competitiva en machos territoriales de *Eulidia yarrellii* y *Thaumastura cora*.

#### INTRODUCCIÓN

Las interacciones interespecíficas como la competencia pueden afectar la supervivencia de los individuos (Begon 1995). En general, la coexistencia de dos o más especies que compiten por un recurso común limitado requiere de la existencia de diferencias en los patrones de actividad temporal, en el uso del hábitat, en el comportamiento de forrajeo, entre otras, y la intensidad de la competencia será mayor entre organismos que tienen demandas similares (Darwin 1869; Robinson & Terborgh 1995; Houle 1997; Edmands 2002; MacDougall et al. 2009). La competencia entre especies puede ser asimétrica y si un competidor superior invade el hábitat de una especie inferior, ésta será desplazada (Gause 1934; Hardin 1960; DeBach 1966; Robinson & Terborgh 1995; Pianka 2000; Reiz & Trumble 2001; Webb et al. 2002).

Para que una especie pueda desplazar a otra a través de la competencia es necesario que ésta tenga, además, una mayor habilidad competitiva (mayor agresividad y/o eficiencia en la defensa del territorio) y/o una mayor tasa de crecimiento poblacional (Crombie 1947; DeBach 1966; Reitz & Trumble 2002).

La territorialidad es un mecanismo de competencia por interferencia (Schoner 1983) que se define como la restricción del uso de un recurso potencialmente limitado en un área espacialmente fija para satisfacer las necesidades biológicas del individuo que lo defiende

(Pitelka 1959; Rand 1967; Wolf 1969). El territorio es defendido vigorosamente por parte del residente, el que emplea comportamientos energéticamente costosos para excluir los intrusos (Powers & Conley 1994).

Aunque la competencia suele ser más intensa entre individuos similares (i.e. de la misma especie), la territorialidad interespecífica es muy frecuente en la naturaleza (por ejemplo, Murray 1971, 1981, 1988; Sorjonen 1986; Singer 1989; Robinson & Terborgh 1995; Nomakuchi & Higashi 1996; Griffis & Jaeger 1998; Marvin 1998; Genner et al 1999). En ésta, los individuos territoriales son agresivos no sólo contra sus congéneres sino también contra heteroespecíficos, conduciendo a una situación en la que los individuos de dos o más especies tienen territorios mutuamente excluyentes. Este patrón se potencia en el caso de especies ecológicamente similares (por ejemplo, Reed 1982; Catchpole & Leisler 1988; Genner et al. 1999, Murray 1971, 1981, 1988; Nishikawa 1987; Robinson & Terborgh 1995).

Las conductas agresivas que median las interacciones competitivas como la territorialidad son un posible mecanismo de desplazamiento de una especie por parte de otra (Murray 1981; Loyn et al. 1983; Peiman & Robinson 2010). Por ejemplo, este ha ocurrido en varias especies invasoras (Holway & Suárez 1999; Mack et al. 2000; Amarasekare 2002; Koenig 2003).

Las aves que se alimentan de néctar como los picaflores o colibríes son conocidas por su agresividad durante la defensa de sus recursos alimenticios (Pitelka 1951; Carpenter 1978; Wolf 1978; Murray 1981). Por otro lado, en muchas especies de colibríes, los machos forman leks (por ejemplo, Johnsgard 1994; Höglund & Alatalo 1995, Pizo & Silva 2001; Hutto 2014); por lo que, más que fuentes de alimento, éstos suelen defender como principal

recurso las opciones de exposición a las hembras y, por lo tanto, a la reproducción (Pitelka 1942; Armstrong 1987). La defensa de territorios por parte de los picaflores incluye persecuciones, vocalizaciones, despliegue y ataque (Camfield 2006).

Independientemente del tipo de recursos defendido por picaflores territoriales, el desplazamiento de especies subordinadas por parte de especies dominantes está bien documentado en la literatura (Bent 1940; Pitelka 1942; Skutch 1961, Kodric-Brown & Brown 1978, Power & Conley 1994, Fleming et al. 1996; Sandlin 2000; Lara et al. 2011).

Establecer y mantener un territorio generalmente implica costos para los individuos en cuanto a los esfuerzos de defensa, tales como estar alerta para detectar y expulsar a los intrusos, y debe, por lo tanto, dar una recompensa clara para los residentes del territorio, tal como una mayor supervivencia y/o éxito reproductivo (van Noordwijk & van Schaik 1999; Maher & Lott 2000; Hahn & Bauer 2008).

Para los picaflores machos el éxito en la defensa de sus territorios no sólo radica en su agresividad (Lara et al. 2011), sino también en los patrones de asignación de tiempo y energía a las diferentes actividades diarias que conllevan defender un territorio (Wolf & Hainsworth 1971; Ewald & Bransfield 1987; Hahn & Bauer 2008). Diferencias en las conductas de defensa de los territorios de dos especies que compiten por los mismos territorios podrían ser claves para entender posibles relaciones de dominancia entre ellas (Ewald & Carpenter 1978; Ewald & Bransfield 1987).

El picaflor de Arica (*Eulidia yarrellii*) y el picaflor de Cora (*Thaumastura cora*) son dos especies de colibríes que coexisten desde la década de los '70 en los valles del Norte de Chile. Durante estas décadas la tendencia poblacional de estas especies ha sido opuesta (Capítulo 3 de esta tesis), y algunos autores (Estades et al. 2007) han postulado que el incremento

poblacional del picaflor de Cora podría estar ejerciendo un efecto negativo sobre la abundancia del picaflor de Arica.

El potencial efecto negativo del picaflor de Cora sobre el picaflor de Arica podría darse a través de dos mecanismos no excluyentes: 1) a través de una mayor tasa de crecimiento (Capítulo 1 de esta tesis) y/o 2) a través de una mayor habilidad competitiva, dada por una mayor agresividad y/o una mayor eficiencia en la defensa de los recursos.

Los machos de ambas especies son territoriales durante el período reproductivo (van Dongen et al. 2012), congregándose en lugares específicos que constituyen leks dispersos donde cada macho defiende un territorio (Capítulo 1 de esta tesis).

La principal actividad de los machos es de vigilancia del territorio, y sólo de vez en cuando se alejan de sus perchas para alimentarse, ya sea dentro o fuera de sus territorios.

Observaciones preliminares sobre conductas territoriales (Estades & Lazzoni observaciones personales; van Dongen et al 2013) indican que existen frecuentes agresiones entre las dos especies y aparentes diferencias en la estrategia de defensa de los territorio por parte de las dos especies.

Un posible mecanismo mediante el cual el picaflor de Cora podría ejercer un efecto negativo sobre la abundancia del picaflor de Arica es una mayor habilidad competitiva, dada por una mayor agresividad en la defensa del territorio. En este caso se esperaría que los machos del picaflor de Cora fueran más agresivos que los machos del picaflor de Arica.

Por otro lado, se ha observado que gran parte de la actividad territorial del picaflor de Cora está dada por cambios de postura y vocalización, mientras que el picaflor de Arica utilizaría más los despliegues aéreos (Estades & Lazzoni observaciones personales). Es, por lo tanto, posible suponer que los machos del picaflor de Arica podrían gastar más energía en la

defensa de los territorios que los machos del picaflor de Cora, siendo, de esta manera, menos eficientes. Estas asimetrías energéticas pueden contribuir a una relación de dominancia entre especies (Ewald & Bransfield 1987). Según la literatura, los despliegues son considerados más dispendiosos que cambios de postura o canto (Tamm 1985) y esto podría reflejarse en diferencias en la eficiencia en la defensa del territorio.

Por lo tanto diferencias en el presupuesto de tiempo en la defensa del territorio de estas dos especies de picaflores podrían ser relevantes para entender si el picaflor de Cora ha tenido un efecto en la disminución del Picaflor de Arica. De ser así, se esperaría encontrar que los machos del picaflor de Cora son más eficientes en la defensa de los territorios que los machos del picaflor de Arica.

## **METODOLOGIA.**

### **Área de estudio**

Los experimentos para evaluar la agresividad y analizar los presupuestos de tiempo se llevaron a cabo en el valle de Azapa (pampa Gobernador para el picaflor de Cora y parcela #45 para el picaflor de Arica) y en el valle de Vitor, localidad Chaca, para el picaflor de Arica. Para mayor detalle sobre los sitios de estudio véase Anexo I.

### **Protocolo general**

Con el fin de seleccionar los sujetos de estudio se recorrieron a pie diferentes zonas de los valles de Azapa y Vitor en búsqueda de los lugares de agregaciones de los machos. Una vez ubicado un individuo y su territorio se realizaron observaciones de su conducta y algunas características morfológicas (por ejemplo la coloración completa o incompleta de las plumas



iridiscentes de la garganta, largo y forma de la cola) para establecer un criterio de identificación individual inequívoco.

En cada caso se identificaron los lugares de percha y persecuciones de los individuos para establecer los probables límites del territorio. Se ubicaron los individuos con GPS y se marcaron los avistamientos usando los códigos propuestos por Bibby y colaboradores (1992) para después referenciar las posiciones en un mapa y poder lograr establecer los límites de territorios y sus superficies. Para esto último se georreferenciaron los límites de cada territorio con el GPS y se ingresaron dichas coordenadas en Google Earth para obtener los polígonos que representan los territorios, estos fueron ingresado en el programa <http://www.freemaptools.com/area-calculator.htm> que permitió calcular el área de cada uno en metros cuadrados.

Los lugares de percha (primarios y secundarios) se registraron, midieron y clasificaron de acuerdo a su frecuencia de uso (Powers 1987).

Se evaluaron las características de los territorios en base a los porcentajes de cobertura de los distintos tipos de especies vegetales, de los recursos florales presentes y la intensidad de la competencia potencial (dada por la densidad de vecinos de cada territorio).

#### Experimento de simulación de intrusiones territoriales (STI)

Para poner a prueba la hipótesis de que los machos territoriales de picaflor de Cora son más agresivos que los de picaflor de Arica se llevaron a cabo experimentos con modelos taxidermizados.

Los ensayos de simulación de intrusos (STI) se realizaron durante las primaveras del 2012 y 2013 en el valle de Azapa y en el valle de Vitor, localidad Chaca. Se realizó un total de 9 STI

en el 2012 y 17 STI en el 2013 para machos del picaflor de Arica; mientras que para machos del picaflor de Cora se realizaron 12 y 14 STI en 2012 y 2013, respectivamente.

La agresividad fue medida como la respuesta de los machos territoriales a la presencia de un intruso conespecífico y uno heteroespecífico. Para esto se usaron animales embalsamados junto con la vocalización respectiva de cada especie. Cada experimento STI constó de los siguientes tratamientos:

- se presentó un macho embalsamado de picaflor de Cora en territorios de machos conespecíficos;
- se presentó un macho picaflor de Cora en territorios de machos de picaflor de Arica;
- se presentó un macho embalsamado de picaflor de Arica en territorios de machos conespecíficos;
- se presentó un macho picaflor de Arica en territorios de machos de picaflor de Cora.

Los experimentos se llevaron a cabo durante dos días consecutivos en los meses de septiembre y octubre del 2012 y 2013, desde las 8.00 hasta las 11.45 horas. En cada caso, el orden de presentación de los dos modelos fue aleatorio.

Los modelos se colocaron en posición típica de canto sobre una rama prominente de la zona central del territorio cerca de una de las perchas principales previamente identificadas. Aproximadamente 50 cm más abajo, se dispuso un parlante que emitió las vocalizaciones de la especie.

Durante 10 minutos se observaron y grabaron las reacciones del macho residente del territorio (Stiles 1982). Para este fin se definió como área experimental la superficie incluida en un radio de 5 metros alrededor del modelo del animal embalsamado. Todas las observaciones fueron realizadas dentro de este círculo. Todos los experimentos se llevaron a cabo con la presencia del macho territorial desde el principio de la simulación de intrusión.

La totalidad de las reacciones del macho focal durante los experimentos fueron grabadas con una grabadora de audio digital (SONY ICD-P630F). Para realizar las observaciones, la autora se ubicó en una posición que minimizara su visibilidad por parte de los picaflores.

#### *Cuantificación de la agresividad*

Durante cada período de observación de 10 minutos se registraron las siguientes variables:

- Tiempo en que el individuo focal se demora en interactuar con el modelo por primera vez
- Tiempo en que se demora en atacar al modelo por primera vez
- Tiempo total en que el individuo focal permanece en el área experimental (presente)
- Tiempo de vuelo (vuelo cercano a una distancia menor de 2 metros desde el modelo y vuelo lejano a una distancia mayor de los 2 metros)
- Tiempo perchado en la zona experimental
- Tiempo dedicado a la vocalización
- Tasa de ataque. Número de picoteos (en vuelo y arriba del modelo) en 10 minutos
- Tasa de ataque en vuelo. Números de veces que el individuo picotea el modelo en vuelo en un período de 10 minutos

- Tasa de despliegue. Números de veces que el individuo se despliega frente al modelo, en 10 minutos.

Sobre la base de los comportamientos observados, a cada sujeto experimental se le asignó un índice de agresividad (IA) correspondiente a su respuesta agresiva (para los códigos y caracterizaciones, véase Cuadro 1).

Cuadro 1. Índice de agresividad (IA); códigos y caracterizaciones de las conductas que los definen.

IA	Descripción conducta
0	No ingresa al área experimental
1	Ingresar al área experimental pero no interactúa con el modelo
2	Ingresar al área experimental y se acerca al modelo sin contacto físico
3	Despliegue aéreo sin contacto
4	Ataque aéreo (ataca repetidamente el modelo en vuelo $\leq 10$ veces)
5	Ataque aéreo (ataca repetidamente el modelo en vuelo $> 10$ veces)
6	Ataque aéreo $\leq 30$ + ataque encima del modelo (por ej. detrás en la espalda) $\leq 10$
7	Ataque aéreo $> 30$ + ataque encima del modelo (por ej. detrás en la espalda) $> 10$

### Presupuesto de tiempo

Una vez identificados los territorios de los machos de las dos especies, se hicieron observaciones de la conducta territorial para establecer el presupuesto de tiempo de cada especie.

Por cada individuo con su territorio se hicieron 2 observaciones de conducta de 45 minutos en la mañana, hora de mayor actividad de defensa en dos días consecutivos (entre las 8.00 y las 12.30 hrs). Las observaciones se hicieron desde un lugar fijo, lo más camuflado posible.

Las diferentes conductas predefinidas fueron registradas con la ayuda de una grabadora de audio digital (SONY ICD-P630F).

Las actividades observadas dentro del cada territorio se categorizaron de la siguiente manera:

- Presente: presencia del macho en el territorio
- Ausente: ausencia del macho del territorio o falta de visibilidad del macho residente por parte del observador
- Percha
- Acicalamiento: tiempo que el animal dedica a limpiarse el cuerpo con el uso del pico o de la pata
- Despliegues (conducta en la cual los picaflones vuelan haciendo una “U” en el aire)
- Alimentación
- Persecuciones hacia picaflones intrusos
- Vocalizaciones
- Vuelo con desplazamiento
- Vuelo suspendido (hovering).

Muchas de las conductas expresadas no son excluyentes: Por ejemplo, el animal puede cantar cuando está perchado, volando, haciendo el despliegue o persiguiendo a un intruso.

### **Análisis de datos**

#### *Experimento de simulación de intrusiones territoriales (STI)*

Las grabaciones de los comportamientos de los machos focales frente a la intrusión simulada se procesaron con la ayuda del software JWatcher (Blumstein et al. 2000), con el

que se generaron los etogramas (secuencia de los comportamientos registrados durante los 10 minutos del experimento en el área experimental).

Mediante una regresión ordinal (McKelvey & Zavoina 1975) se evaluó si existen diferencias en IA de los machos territoriales de las dos especies de picaflores (usando la especie como factor). Debido a la escasa respuesta a los modelos heteroespecíficos por parte de ambas especies (ver resultados) este análisis se hizo solamente para el tratamiento con el modelo conespecífico.

Los tiempos asignados por las dos especies a las distintas respuestas predefinidas fueron convertidos a porcentaje, y mediante una transformación angular (Bliss 1935), fueron transformados para poder ser comparados mediante un análisis de t de Student. Esto se realizó sólo para los datos de 2012; ya que en 2013 sólo un individuo del picaflor de Arica reaccionó a la simulación de intrusión.

Se compararon los tamaños de los territorios de los machos en las dos especies por medio de un test t de Student de manera independiente para el año 2012 y 2013. Además, para establecer si la variabilidad de la respuesta agresiva del picaflor de Cora hacia el modelo de conespecífico tiene relación con el tamaño de los territorios se hizo un análisis de regresión ordinal entre estas dos variables.

Los experimentos de simulaciones se analizaron por separado para los dos años de estudio en el fin de evitar el riesgo de pseudoréplica, ya que existe una alta probabilidad de que algunos de los individuos observados en el 2013 sean los mismos del 2012.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS 13.0 para Windows (SPSS Inc. 2007).

### Presupuesto de tiempo

Las grabaciones de las conductas observadas se procesaron con la ayuda del software JWatcher (Blumstein et al. 2000) para extraer los datos y obtener los etogramas (secuencia de los comportamientos registrados durante los 45 minutos de la observación).

Por cada territorio observado se calculó el promedio de las dos observaciones. Al fin se compararon los porcentajes de tiempo que cada individuo dedica a las distintas actividades para ver si hay diferencias significativas en la asignación de tiempos por parte de las dos especies.

Se compararon los tiempos asignados por las dos especies a las nueve actividades predefinidas de forma independiente para el año 2012 y 2013. Estas variables fueron convertidas a porcentaje, y mediante una transformación angular (Bliss 1935) fueron transformadas para poder ser analizadas mediante un análisis de t de Student.

Para algunas variables conductuales no sólo se compararon los tiempos que los individuos dedicaron a las conductas sino la cantidad de veces que repitieron una determinada conducta como en el caso de acicalamiento, vocalización, despliegue, persecuciones. Para éstos se ocupó análisis no paramétrico de Mann-Whitney (Mann & Whitney 1947).

Se compararon los diferentes atributos de los territorios de las dos especies usando una transformación angular (Bliss 1935) para las variables porcentuales, seguida por un análisis de t-Student. No se compararon los recursos florales por la extrema temporalidad de los mismos. También se compararon las alturas de la percha principal por medio de un test Mann-Whitney debido a la naturaleza de los datos.

Como medida indirecta de la intensidad de la competencia se estimó la densidad de vecinos para cada territorio estudiado, cuantificando la presencia de otros machos territoriales, en un radio de 50 metros del centro del territorio.

Mediante una regresión múltiple se analizó si el tiempo que los machos estaban presentes en el territorio y el que dedican a las persecuciones son explicados por atributos del territorio como su área y % de suelo desnudo y de la cantidad de competencia (cantidad de vecinos)

Al igual que en el experimento anterior, las observaciones llevadas a cabo en estos dos años de estudios se analizaron por separado para evitar el riesgo de pseudoréplica. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS 13.0 para Windows (SPSS Inc. 2007).

Las observaciones de presupuesto de tiempo y los experimentos de intrusiones se realizaron en momento distinto y más específicamente primero se hicieron todas las observaciones conductuales y al final los experimentos para que estos no afectaran la observación en estado natural.

## **RESULTADOS**

### *Mapeo y caracterización de los territorios*

El Anexo II contiene los mapas con la delimitación de todos los territorios analizados en esta tesis.

Los territorios del picaflor de Cora tuvieron un tamaño promedio ( $X \pm EE$ ) de  $462,5 \pm 68,4$  m<sup>2</sup> en 2012 y  $458,6 \pm 54,3$  m<sup>2</sup> en 2013, mientras que los del picaflor de Arica fueron de  $299,8 \pm 46,6$  m<sup>2</sup> en 2012 y  $353,0 \pm 40,9$  m<sup>2</sup> en 2013, aunque las diferencias entre especies no fueron significativas ( $p=0,67$  y  $p=0,13$ , respectivamente). En algunos territorios los límites



fueron estimados desde cierta distancia por la imposibilidad de llegar a marcar algunos bordes debido a la densidad de la vegetación.

El Cuadro 2 resume las características de los territorios de las dos especies para ambos años de estudio. Entre éstas destaca la mayor cobertura de chañar (*Geoffroea decorticans*) en territorios del picaflor de Arica y un mayor porcentaje de suelo desnudo para el picaflor de Cora.

La altura de la percha principal resultó significativamente mayor ( $p < 0,0001$ ) en los territorios del picaflor de Arica (608,3 cm) que en los del picaflor de Cora (317,2 cm).

Cuadro 2. Resultado de los análisis de comparación de los porcentajes de suelo desnudo, cobertura de Chilca, Brea, Visa-visa y Chañar, en los territorios de *T. cora* (n=12 para el año 2012; n=13 para el año 2013) y *E. yarrellii* (n=7 para el año 2012; n=13 para el año 2013).

Característica territorios	año 2012			año 2013		
	p	MEDIA (EE) <i>T. cora</i>	MEDIA(EE) <i>E. yarrellii</i>	p	MEDIA(EE) <i>T. cora</i>	MEDIA (EE) <i>E. yarrellii</i>
Suelo desnudo	0,185	50,83(4,83)	39,29(8,69)	0,004*	59,46(3,62)	41,53(4,61)
Chilca	0,510	17,17(2,23)	30,00(11,19)	0,166	15,62(2,24)	23,85(4,26)
Brea	0,711	5,92(2,13)	3,57(1,66)	0,310	9,38(2,80)	5,85(2,27)
Chañar	0,001*	2,50(1,79)	16,86(5,58)	0,000*	1,54(1,53)	11,38(2,56)
Arboles secos	0,024*	0,09(0,03)	0,03(0,02)	0,035*	0,06(0,01)	0,05(0,02)
Chuve	0,000*	0,09(0,01)	0	0,003*	0,04(0,01)	0
Visa-visa	0,055	0,005(0,002)	0	0,001*	0,01(0,006)	0

#### Experimento de simulación de intrusiones territoriales (STI)

El picaflor de Cora y el de Arica no difirieron en sus respuestas agresivas hacia el modelo heteroespecífico. Así, durante la temporada 2012 ninguna de las dos especies reaccionó a la

intrusión de modelos de la otra especie mientras que en el 2013 en un solo caso por especie (6,25 % Arica, 7,1% Cora) hubo una reacción, la que fue bastante agresiva (IA = 7 y 6, respectivamente).

Por el contrario, las respuestas hacia el modelo conespecífico fueron mucho más fuertes en ambas especies. Los machos del picaflor de Cora resultaron ser más agresivos que los machos del picaflor de Arica en relación a la cantidad de sujetos que reaccionaron ( $p < 0,0001$ ) y en términos de la intensidad de la respuesta agresiva ( $p < 0,0001$ , IA =  $5.17 \pm 1.149$  versus  $1.88 \pm 3.182$ , y  $2.57 \pm 2.409$  versus  $0.41 \pm 1.228$ , en 2012 y 2013, respectivamente).

Los machos del picaflor de Cora que defendieron territorios más grandes mostraron una mayor respuesta agresiva (IA,  $p = 0,032$  y  $p = 0,008$ , 2012 y 2013, respectivamente).

El Cuadro 3 muestra que para la mayoría de los criterios analizados el picaflor de Cora es más agresivo hacia su conspecíficos que el picaflor de Arica.

Cuadro 3. Resultados de los análisis de comparación de los tiempos asignados por las dos especies a las variables de respuesta predefinidas para el año 2012 (las variables en negrita son aquellas que tuvieron un  $p < 0,05$ ). Los valores de la media y el error estándar de *T. cora* y *E. yarrellii* representan un % de tiempo.

<b>Variables Conductuales</b>	<b>P</b>	<b>Media(EE) <i>T. cora</i> (%)</b>	<b>Media(EE) <i>E. yarrellii</i> (%)</b>
Tiempo presente	0,000*	82,11(3,42)	15,16(10,07)
Tiempo vuelo < 2mtr	0,001*	35,67(4,27)	8,09(5,15)
Tiempo vuelo > 2mtr	0,001*	12,68(2,59)	2,51(1,54)
Tiempo arriba modelo	0,464	3,41(1,75)	1,6(1,12)
Tiempo en percha	0,000*	28,25(4,62)	2,66(1,70)
Tiempo canto	0,033 *	13,10(7,28)	0,76(0,71)

### Presupuesto de tiempo

Se realizó un total de 1.710 minutos de observaciones sobre conducta territorial en la primavera de 2012 (picaflor de Arica  $n=7$ ; picaflor de Cora  $n=12$ ) y 2.385 minutos en la primavera de 2013 (picaflor de Arica  $n=14$ ; picaflor de Cora  $n=14$ ).

Durante el año 2012, en tres de las nueve actividades evaluadas existieron diferencias significativas. Así, el picaflor de Cora estuvo presente más tiempo en el territorio ( $p=0,019$ ) y realizó más persecuciones ( $p=0,002$ ) que el picaflor de Arica, mientras que esta última especie destinó significativamente más tiempo a los despliegues ( $p=0,003$ ), (Cuadro 4). En el año 2013 los picaflores de Cora pasaron más tiempo presentes en territorio ( $p=0,044$ ) y alimentándose ( $p=0,027$ ) que los picaflores de Arica, los que, por su parte destinaron más tiempo a los despliegues ( $p<0,001$ ) y al acicalamiento ( $p=0,043$ ), (Cuadro 5).

Por otro lado, los picaflores de Cora realizaron persecuciones con mayor frecuencia que el picaflor de Arica ( $p=0,001$  para el 2012;  $p=0,019$  para el 2013), mientras que esta última especie realizó muchos más despliegues que la primera ( $p=0,003$  para el 2012;  $p<0,001$  para el 2013), (Cuadro 6). El análisis de regresión múltiple entre el tiempo de persecuciones, y el tamaño del territorio, el porcentaje de suelo desnudo y la densidad de vecinos, no arrojó efectos significativos ni para el picaflor de Cora ( $p=0,594$  año 2012;  $p=0,765$  año 2013); ni para el picaflor de Arica ( $p=0,258$  año 2012;  $p=0,116$  año 2013). Similar resultado se obtuvo para el tiempo de permanencia en el territorio (picaflor de Cora  $p=0,513$  año 2012;  $p=0,315$  año 2013; picaflor de Arica  $p=0,30$  año 2012,  $p=0,087$  año 2013).

Cuadro 4. Resultados de los análisis de las variables conductuales para el año 2012 (las variables en negrita son aquellas que tuvieron un  $p < 0,05$ ). Los valores de la media y el error de *T. cora* y *E. yarrellii* están en minutos y en % de tiempo.

VARIABLES conductuales	P	MEDIA(E.E) <i>T. cora</i> (%)	MEDIA(E.E) <i>T. cora</i> (minutos)	MEDIA(E.E) <i>E. yarrellii</i> (%)	MEDIA(E.E) <i>E. yarrellii</i> (minutos)
<b>Presente</b>	0,019*	81,90(1,99)	36,85(0,89)	69,62(5,06)	31,33(2,27)
<b>Despliegue</b>	0,003*	0,34(0,17)	0,12(0,05)	1,25(0,24)	0,38(0,06)
Alimenta	0,171	1,81(0,80)	0,69(0,31)	0,45(0,18)	0,13(0,05)
<b>Persecuciones</b>	0,002*	1,21(0,29)	0,43(0,09)	0,21(0,04)	0,07(0,01)
Vuelo suspendido	0,680	2,04(1,18)	0,32(0,07)	1,33(0,58)	0,36(0,13)
Percha	0,706	86,33(1,30)	31,85(1,03)	85,52(1,76)	26,88(2,18)
Canta	0,979	2,81(0,73)	0,99(0,24)	2,56(0,52)	0,77(0,13)
Acicalamiento	0,921	2,78(0,66)	1,01(0,24)	2,67(1,24)	0,78(0,30)
Vuela	0,198	8,42(0,73)	3,29(0,19)	9,91(0,74)	3,10(0,34)

Cuadro 5. Resultados de los análisis de las variables conductuales para el año 2013 (las variables en negrita son aquellas que estuvieron un  $p < 0,05$ ). Los valores de la media y el error estándar de *T. cora* y *E. yarrellii* están en minutos y en % de tiempo.

VARIABLES conductuales	P	MEDIA(E.E) <i>T. cora</i> (%)	MEDIA(E.E) <i>T. cora</i> (minutos)	MEDIA(E.E) <i>E. yarrellii</i> (%)	MEDIA(E.E) <i>E. yarrellii</i> (minutos)
<b>Presente</b>	0,044 *	79,40(1,28)	35,73(0,57)	72,05(3,06)	32,426(1,37)
Percha	0,939	88,49(1,29)	31,56(0,44)	88,70(1,15)	28,846(1,38)
<b>Despliegue</b>	0,000*	0,21(0,05)	0,07(0,02)	1,82(0,39)	0,583(0,14)
<b>Alimenta</b>	0,027**	3,09(1,06)	1,13(0,41)	0,68(0,32)	0,237(0,11)
Persecuciones	0,069	1,45(0,18)	0,52(0,06)	1,01(0,27)	0,307(0,07)
Vuelo suspendido	0,639	1,03(0,59)	0,36(0,20)	1,27(0,29)	0,421(0,10)
<b>Acicalamiento</b>	0,043*	16,06(0,78)	2,79(0,26)	13,57(0,79)	1,79(0,16)
Vuela	0,540	10,85(1,25)	3,91(0,48)	9,73(0,94)	3,062(0,26)
Canta	0,131	9,86(0,62)	1,09(0,12)	8,42(0,62)	0,77(0,12)

Cuadro 6. Resultados de los análisis para el año 2012 y 2013 de las 4 conductas expresadas en términos de la cantidad de veces que el animal la efectúa, para *T. cora* y *E. yarrellii*.

Variables conductuales	año 2012			año 2013		
	p	MEDIA(EE) <i>T. cora</i>	MEDIA(EE) <i>E. yarrellii</i>	p	MEDIA(EE) <i>T. cora</i>	MEDIA(EE) <i>E. yarrellii</i>
Acicalamiento	0,821	22,6(4,38)	24,5(7,87)	1,0	14(3,92)	11,2(3,27)
Persecuciones	0,001*	7,4(1,43)	1,2(0,41)	0,019*	8,5(1,24)	5,5(1,57)
Despliegue	0,003**	1,6(0,85)	7,2(1,02)	0,000**	1,6(0,46)	12,4(2,90)
Canta	0,149	52,3(9,55)	49,5(7,58)	0,120	76,8(11,93)	53,5(6,09)

## DISCUSIÓN

En este estudio se puso a prueba la predicción de que los machos territoriales de picaflor de Cora son más agresivos que los de picaflor de Arica y más eficientes en defender su territorio. De ser así, esto apoyaría la hipótesis de que el picaflor de Cora podría estar influyendo en la disminución poblacional de la última especie.

El experimento de simulación de intrusión realizado sigue un protocolo común en la exploración de respuestas agresivas heteroespecíficas, el que se basa en la utilización del sonido de la especie y/o de un modelo de la misma (Järvi et al. 1968; Král & Bicík 1992; Martin & Martin 2001; Krist 2004). En este estudio se recurrió a esta aproximación debido a la escasez de las especies involucradas y su alto grado de segregación espacial actual. Esto hace que los casos reales de interacciones entre estas dos especies sean pocos, transformándose en una limitante desde el punto de vista muestral.

Los datos muestran una mayor frecuencia e intensidad de respuestas agresivas del picaflor de Cora, las cuales ocurrieron exclusivamente en el caso de interacciones intraespecíficas (simuladas).

A diferencia de la falta de reacción de las dos especies de picaflores hacia los modelos heteroespecíficos, los experimentos con modelos conespecíficos evidenciaron una diferencia significativa en el grado de agresividad de las dos especies. Así, los machos del picaflor de Cora reaccionaron en mayor cantidad y más rápidamente al modelo embalsamado conespecífico que los machos del picaflor de Arica, interactuando y acercándose más y generando en algunos casos verdaderas peleas. Lo anterior podría deberse a un menor grado de agresividad del picaflor de Arica y, por lo tanto, una estrategia diferente en el establecimiento y mantención de los territorios. Una evidencia de lo anterior son observaciones de cierto nivel de tolerancia entre machos de la especie, donde se han registrado dos individuos perchando en el mismo territorio, sin agresión, despliegue o persecuciones (Lazzoni, observación personal), situación impensable para los machos del picaflor de Cora.

Los resultados de los experimentos con intrusos simulados plantean la pregunta de si la aparente mayor agresividad intraespecífica del picaflor de Cora es una indicación de que en casos de contactos reales interespecíficos, esta especie puede ser también más agresiva. Experimentos previos de van Dongen y colaboradores (2012), quienes observaron una mayor cantidad de persecuciones de picaflor de Arica a picaflor de Cora, sugieren que la respuesta es no.

Alternativamente, el mecanismo mediante el cual el picaflor de Cora podría usurpar los territorios de picaflor de Arica es a través de una mayor eficiencia en la defensa de los

territorios. El picaflor de Cora y el picaflor de Arica están perchados más de 85% del tiempo en que están presentes en sus territorios. Ésta es una característica común a otras especies de colibríes (con un promedio de 80% del tiempo en percha, Stiles 1981; Powers & McKee 1994; Temeles et al. 2005), probablemente debido al alto costo del vuelo de estas especies. Debido a la baja cantidad de recursos alimenticios presentes en los territorios estudiados, los machos de las dos especies deben ausentarse entre un 20 y un 30% del tiempo. Esto implica que estos territorios quedan temporalmente desprotegidos, lo que puede facilitar la intrusión de otros machos y estimulando las interacciones agresivas. Las dos especies estudiadas presentaron diferencias significativas en el uso de conductas energéticamente costosas como despliegues y persecuciones. Si bien los machos no las realizan con muchas frecuencias estas son clave a la hora de defender o mostrarse en los territorios, por lo que son un buen reflejo de los esfuerzos de defensa del territorio (Tamm 1985; Camfield 2006). El picaflor de Arica dedica significativamente más tiempo a los despliegues que el picaflor de Cora, especie en la que este tipo de comportamiento tiene una connotación casi exclusivamente reproductiva, (i.e. normalmente esta conducta está dirigida a las hembras que entran en los territorios). Por el contrario, los despliegues en forma de U típicos del picaflor de Arica (Clark et al. 2013) son realizados no sólo hacia hembras, sino que también hacia otros individuos conespecíficos, heteroespecíficos, incluyendo passerinos que entran en los territorios.

El despliegue aéreo es la conducta más dispendiosa (Tamm 1985) que pueden realizar las aves. Aunque no se hizo una estimación del costo energético efectivo de estos despliegues, los resultados sugieren que los machos del picaflor de Arica gastan más energía en la defensa de los territorios que los machos de picaflor de Cora, siendo, potencialmente,

menos eficientes. Esta asimetría energética podría contribuir a una relación de dominancia entre estas dos especies (Ewald & Bransfield 1987).

A diferencia del patrón observado en relación a los despliegues aéreos, los picaflores de Cora realizaron una mayor cantidad de persecuciones (a conespecíficos) que los picaflores de Arica. Aparte de posibles diferencias conductuales entre las especies, no es posible descartar que tal diferencia se deba, en parte, a que el lek bajo estudio del picaflor de Cora tiene una mayor concentración de machos que los de picaflor de Arica.

No se encontraron evidencias de una correlación entre el tiempo que los individuos permanecen en el territorio o a la persecución de intrusos y variables asociadas a la calidad del territorio. De esta forma se pudo confirmar que el rol de territorio no está relacionado con características propias del mismo sino por el valor que tiene en el sistema lek, representado por las oportunidades de apareamiento (Bradbury et al. 1989).

Aunque se encontraron diferencias significativas en las características de los territorios de las dos especies, estos resultados deben ser utilizados con cautela, ya que alto grado de segregación espacial de sus poblaciones puede influir de manera importante en este patrón. Así, el hecho de que los territorios de picaflor de Cora tuvieran una mayor cobertura de suelo desnudo podría sugerir que esta especie es más tolerante al deterioro de la vegetación. Sin embargo, el sitio de Pampa Gobernador (Anexo I) donde se hicieron las observaciones de esta especie, también tenía una población de picaflor de Arica en el pasado. Aunque no hay un seguimiento formal en el área, en el año 2003 existían territorios de ambas especies. Sin embargo, paulatinamente los números de machos de picaflor de Arica fueron disminuyendo hasta 2011, cuando ya no se registró la especie en el área (Estades comunicación personal).



Las observaciones sobre la conducta territorial del picaflor de Cora y el picaflor de Arica no apoyan claramente la hipótesis de que la especie invasora pudiera estar desplazando a la endémica a través de un comportamiento más agresivo. Por el contrario, diferentes evidencias apuntan a que el impacto del picaflor de Cora sobre el picaflor de Arica puede ser más sutil, mediado por el costo de la defensa de los territorios frente a una población creciente de competidores (con una mayor capacidad reproductiva, Capítulo 1 de esta tesis).

## CAPÍTULO 3

---

### ¿Existen evidencias de un desplazamiento del picaflor de Arica (*Eulidia yarrellii*) por parte del picaflor de Cora (*Thaumastura cora*)?

#### INTRODUCCIÓN

La expansión natural o antrópica de especies en áreas fuera de su distribución natural es una importante amenaza para la conservación de la biodiversidad (Strayer et al. 2006). Una especie recién llegada pueden amenazar a las especies nativas a través de diversos procesos, entre ellos la competencia por recursos limitados o interferencia reproductiva (Byers 2000; Fox 2002; Allen et al. 2004; Strayer et al. 2006; Muñoz-Fuentes et al. 2007; Steeves et al. 2010; Vogel & Pechmann 2010). La probabilidad de que una especie recién llegada tenga un impacto negativo en una especie nativa (y viceversa) se incrementa cuando las especies están estrechamente relacionadas y/o ocupan nichos ecológicos similares (por ejemplo, Petren & Caso 1996; Byers 2000; Edmands 2002; Fox 2002; MacDougall et al 2009; Vogel & Pechmann 2010). Por otra parte los efectos negativos son exacerbados cuando las especies nativas ya están amenazadas por otras actividades humanas (Allendorf et al. 2001).

Durante mucho tiempo los procesos que generan jerarquías de dominancia entre las especies han sido de interés de la ecología y la biología de la conservación (por ejemplo, Preston 1948; McNaughton & Wolf 1970; MacDougall et al 2009). La teoría sugiere que especies recién llegadas pueden dominar a las especies nativas, ya sea porque desplazan las especies nativas subordinadas, o porque son menos sensibles a las perturbaciones ambientales locales que limitan la expansión de las especies locales (MacDougall & Turkington 2005).

Alternativamente, el aparente predominio numérico de una especie sobre otra puede no estar relacionado con interacciones directas entre éstas, sino que con factores que pudieran afectar diferencialmente sus abundancias (por ejemplo un cambio ambiental que favorece la expansión de una especie, pero suprime la abundancia de la segunda especie, ver MacDougall & Turkington 2005; King & Tschinkel 2006).

El picaflor de Arica (*Eulidia yarrellii*) y el picaflor de Cora (*Thaumastura cora*) son dos especies de colibríes que coexisten en los valles agrícolas del Norte de Chile. Morfológicamente son muy similares, siendo la principal diferencia el largo y forma de la cola de los machos (picaflor de Arica largo total 8-9 cm y picaflor de Cora largo total 12-13 cm). Las diferencias en el plumaje de las hembras de las dos especies son muy sutiles (Jaramillo et al. 2003). Sí existen diferencias en la estructura de las vocalizaciones de los machos y de las hembras (Clark et al. 2013). Además, resultados de análisis genéticos (van Dongen et al. 2012) sugieren que las dos especies están estrechamente relacionadas.

En contraste con las semejanzas descritas, estas dos especies han presentado tendencias poblacionales muy distintas en las últimas décadas. El picaflor de Cora estaba ausente en los valles de Norte de Chile en los años '60 y ya en el año 2003 se había convertido en la segunda especie de Trochilidae más abundante en esta zona del país. Por el contrario, en las últimas seis décadas, el picaflor de Arica pasó de ser el colibrí más numeroso de la región a ser el más raro y considerado oficialmente una especie en peligro de extinción (BirdLife International 2008. *Eulidia yarrellii*. In: IUCN 2011). En la Figura 1a) se reportan las tendencias hipotetizadas para estas dos especies en las últimas cincos décadas, mientras que en la Figura 1b), se reportan la tendencias poblacionales (evaluadas en terreno) desde el año 2003 hasta el 2014.

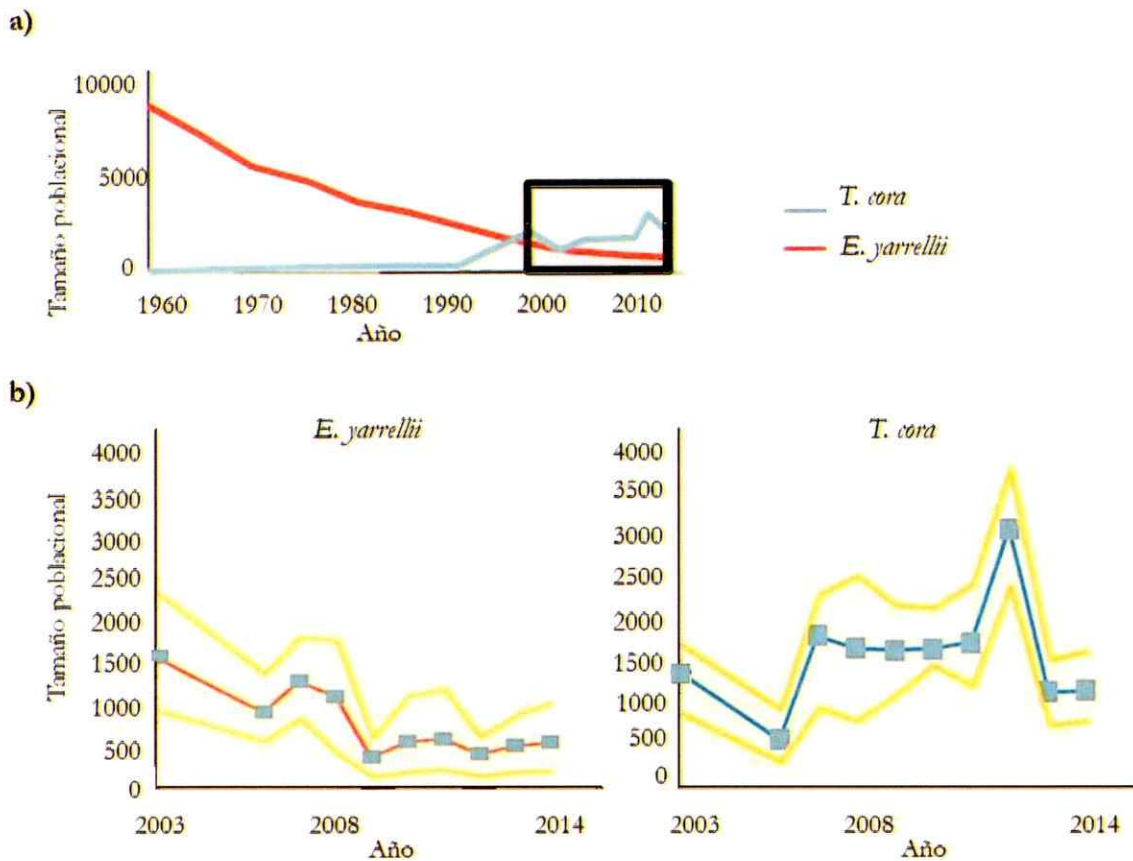


Figura 1. a) hipótesis de las tendencias poblacionales en largo plazo de las dos especies, después de la llegada de *T. cora* en el Norte de Chile. b) Tendencias poblacionales de *E. yarrellii* (izquierda) y de *T. cora* (derecha) obtenidas de las campañas de conteos desde el año 2003 hasta el 2014.

Estades y colaboradores (2007) plantearon como hipótesis que una de las razones de la reducción poblacional del picaflor de Arica es la potencial competencia con el picaflor de Cora. Lo anterior se basa principalmente en evidencias de tipo indirecto como la gran cercanía filogenética y la similitud morfológica entre las dos especies (McGuire et al. 2009, 2014; van Dongen et al. 2012), evidencias de segregación espacial (Estades et al. 2007), y observaciones varias sobre uso de recursos y disputas territoriales (Estades & Lazzoni, observaciones personales; Van Dongen et al. 2012).

Finalmente, existen varios registros de territorios de picaflor de Arica que han sido aparentemente usurpados por machos de picaflor de Cora, mientras que lo opuesto no ha sido observado nunca (Estades & Lazzoni, observaciones personales).

Todas estas observaciones hacen suponer que la tendencia opuesta en las abundancias de las dos especies, podría deberse a un desplazamiento del picaflor de Arica por parte del picaflor de Cora. El objetivo de este capítulo es establecer cuantitativamente la existencia de un desplazamiento del picaflor de Arica por picaflor de Cora, para poner a prueba la hipótesis de que la declinación de la población del picaflor de Arica ha sido causada (al menos en parte) por el aumento de la población del picaflor de Cora.

De ser así, se esperaría que la tasa de reemplazos de territorios de picaflor de Arica por territorios de picaflor de Cora sea significativamente, mayor que la tasa inversa (reemplazo direccional) y mayor que la esperada por simple azar.

## **METODOLOGÍA**

Para poner a prueba la hipótesis de que la irrupción del picaflor de Cora en el Norte de Chile ha tenido alguna influencia en la declinación del picaflor de Arica, se utilizó una serie de tiempo de 9 años (2006-2014) de conteos de estas dos especies en el valle de Azapa. Los datos corresponden a registros obtenidos durante la temporada reproductiva de los años mencionados en un total de entre 90 y 115 estaciones de muestreo distribuidas a lo largo del valle (Figura 2).

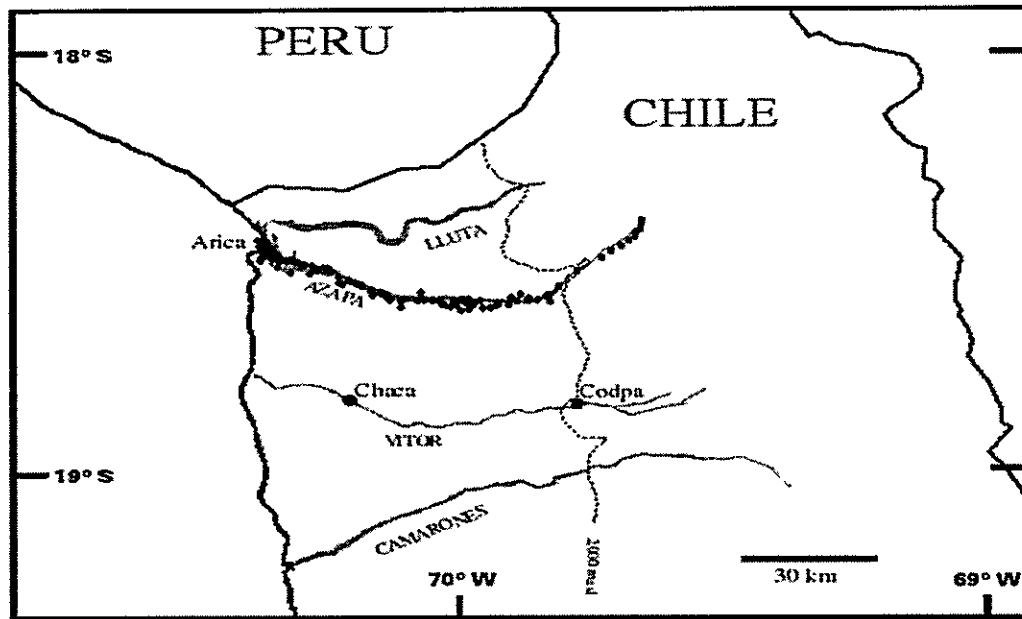


Figura 2. Estaciones de muestreo (rombos negros) distribuidas en el valle de Azapa.

En cada una de estas estaciones se estimó la abundancia de estas especies a través de seis puntos de conteo en dos bandas (Bibby et al. 1992). En cada punto se registraron todos los individuos vistos u oídos dentro y fuera de un radio de 30 m durante un período de 3 minutos. Todos los picaflores vistos volando al inicio del conteo fueron asignados al área correspondiente. Si éstos fueron observados algunos momentos después de iniciado el conteo se asumió que venían desde fuera y fueron registrados de esa forma. Las observaciones de fuera de los 30 metros se usan para corregir las estimaciones por el efecto de la detectabilidad (Bibby et al. 1992), aunque en el presente análisis no se realizó tal corrección. La distancia y tiempo de muestreo fueron establecidos en un estudio piloto realizado en 2003, y se basaron en la visibilidad promedio de los tipos de vegetación presente y en el comportamiento de la especie. Para más detalles sobre el método utilizado véase Estades y colaboradores (2007).

Para los fines de este análisis, los datos sobre abundancia de las dos especies en cada estación de muestreo y año fueron expresados como presencia/ausencia. Por esta razón, en cada caso se usaron tanto los registros dentro como los de fuera del punto para definir la presencia de las especies, y, obviamente, no se realizó una corrección por detectabilidad.

Para establecer cuantitativamente la existencia de un posible desplazamiento de picaflor de Arica por picaflor de Cora se utilizaron dos tipos de aproximaciones:

1) Modelo nulo.

Para explorar si existe algún grado de causalidad entre el aumento de la población del picaflor de Cora y la disminución del picaflor de Arica, se utilizó un modelo nulo (Gotelli & Graves 1996) donde se evaluó la probabilidad de que las tendencias poblacionales opuestas de estas dos especies sean posibles en ausencia de interacción entre éstas.

Con los datos de presencia/ausencia de las dos especies obtenidos en las distintas estaciones de muestreo (desde al año 2006 hasta el 2014) se calcularon los siguientes parámetros:

- Tasa de extinción. Se entiende por extinción la desaparición de la especie en un punto donde estaba presente el año anterior (presencia un año, seguida por una ausencia al año siguiente).

$$\text{Tasa de extinción} = \frac{\text{numero total de extinciones}}{\text{cantidad tot. de estaciones con presencia de la especie}}$$

- Tasa de colonización. Se entiende por colonización la presencia en un punto de una especie donde el año anterior no estaba presente (ausencia de la especie seguida por su presencia al año siguiente).

$$\text{Tasa de colonización} = \frac{\text{numero total de colonizaciones}}{\text{cantidad de estaciones que no estuvieron ocupadas por la especie} \\ (\text{suma estaciones totales}-\text{estaciones ocupadas por la especie})}$$

- Tasa de reemplazo entre especies. Se entiende el reemplazo como la extinción de una especie seguida de una colonización de la otra especie (una especie está presente un año y es reemplazada por la otra al año siguiente).

$$\text{Tasa de reemplazo de la SP1 por la SP2} = \frac{\text{número de reemplazos de SP1 por SP2}}{\text{total original de estaciones con SP1}}$$

- Coexistencia. Entendida como la presencia simultánea de ambas especies en una estación de conteos.

Con estos datos se parametrizó un modelo de tipo Montecarlo (Manly 1997), construido en Turbo BASIC (Roberts 1988), en el que se simuló la evolución en la presencia de ambas especies en las estaciones de muestreo disponibles. En este modelo, la probabilidad de extinción y colonización operaron de manera independiente para ambas especies constituyendo un modelo nulo (Gotelli & Graves 1996) en relación la hipótesis de la existencia de un efecto de la competencia entre las especies sobre sus tendencias poblacionales.

El modelo, se inició distribuyendo aleatoriamente entre las “estaciones de muestreo virtual” las dos especies en función del número de sitios con presencia de éstas durante el año 2006. Además, entre las estaciones de muestreo se descartaron del modelo todas aquellas en las nunca se registró alguna de las dos especies de picaflor durante los 8 años de muestreo. Así,



en el primer ciclo de la simulación se asignó aleatoriamente la presencia de picaflor de Arica y picaflor de Cora en 8 y 14 estaciones, respectivamente, en un total de 67 estaciones.

El proceso de simulación se desarrolló durante 8 transiciones entre años en los que se registró el número de reemplazos (picaflor de Arica por picaflor de Cora y viceversa) y coexistencias. Estos números fueron ordenados en una tabla de frecuencias en base a 10.000 repeticiones. Finalmente se comparó esta distribución de frecuencias con los datos de reemplazos y coexistencias obtenidos de la base de datos original para determinar si los valores observados caían dentro o fuera del rango esperado.

## 2) Modelo lineal generalizado.

Adicionalmente, se probó la hipótesis de que la presencia de picaflor de Arica en cada estación de muestreo es afectada negativamente por la presencia del picaflor de Cora en el sitio. Para este fin se utilizó un modelo lineal generalizado (GML; Nelder & Wedderburn 1972), considerando una distribución binomial e incluyendo un componente autoregresivo (Brockwell & Davis 1991). Así, el modelo consideró la presencia de picaflor de Arica como variable respuesta y, como predictores, incluyó la presencia de picaflor de Arica en el tiempo  $t-1$ , y la presencia de picaflor de Cora en los tiempos  $t$  y  $t-1$ . Adicionalmente, se incluyeron como covariables datos sobre porcentaje de cobertura de distintos tipos (suelo desnudo, cultivos, huertos frutales, árboles, matorral, jardines, construcciones e invernaderos y agua), y las coordenadas UTM del punto. Se eligió el mejor modelo mediante un procedimiento de selección de variables paso a paso.

Este análisis se realizó con la ayuda del programa SPSS 13.0 para Windows (SPSS Inc. 2007).

## RESULTADOS

### 1) Modelo nulo

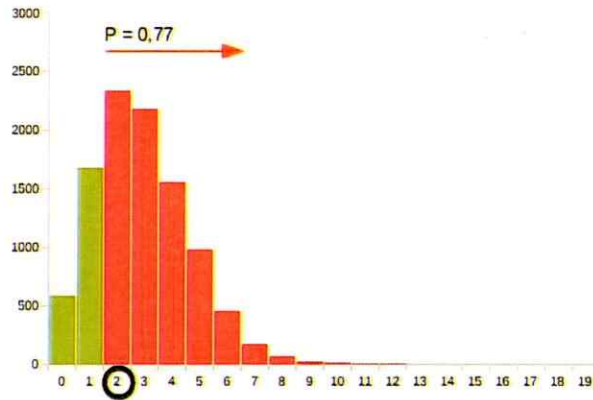
Los datos sobre presencia-ausencia de ambas especies de picaflores desde 2006 a 2014 muestran que el picaflor de Arica experimentó una mayor tasa de extinción y una menor tasa de colonización que el picaflor de Cora (Cuadro 1). Estos parámetros fueron utilizados como base para el modelo de simulación.

Cuadro 1. Tasa de colonización y extinción de sitios de muestreo para las dos especies, calculada a partir de conteos primaverales desde el año 2006 hasta el 2014.

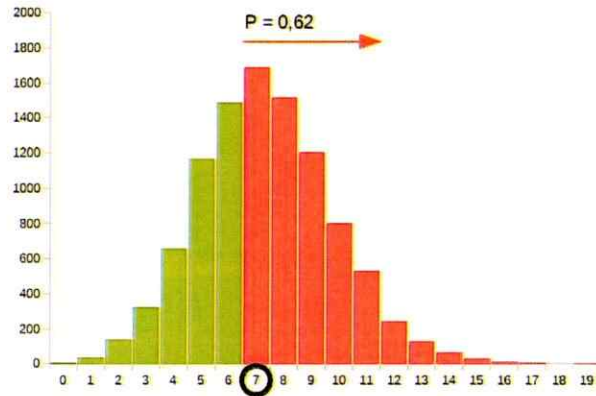
Especie	Tasa colonización	Tasa extinción
<i>E. yarrellii</i>	0,02	0,61
<i>T. cora</i>	0,31	0,47

La Figura 3 muestra la distribución de frecuencias ( $n=10.000$  réplicas) para la cantidad de reemplazos de picaflor de Cora por picaflor de Arica, picaflor de Arica por picaflor de Cora, y coexistencia de ambas especies, en un modelo que prescinde de cualquier tipo de interacción entre las especies. En esta figura se observa que aunque hubo una mayor cantidad de veces en que el picaflor de Cora reemplazó al picaflor de Arica que lo opuesto (7 vs 2 veces, respectivamente), estos eventos no se diferencian de lo esperado por azar ( $p=0,62$  y  $p=0,77$ , respectivamente). Tampoco la cantidad de casos en que ambas especies coexistieron en la misma estación se diferenció de lo esperado ( $p=0,41$ ).

### A. *Eulidia* reemplaza a *Thaumastura*



### B. *Thaumastura* reemplaza a *Eulidia*



### C. Coexisten ambas especies

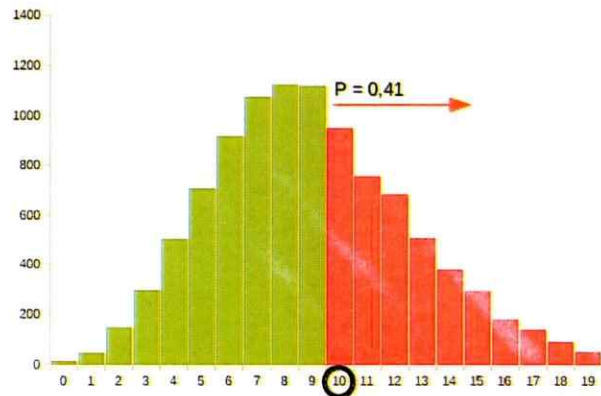


Figura 3. Gráficos de las frecuencias generadas por las 10.000 réplicas de la de simulación del modelo nulo. Los valores reales obtenidos (evidenciados en los círculos negros) caen en los rangos generados por azar, es decir, no hay diferencia significativa de estos valores con los generados en el modelo nulo ( $p > 0,05$ ).

## 2) Modelo lineal generalizado

El Cuadro 2 resume los resultados del mejor modelo lineal obtenido, y en el cual se observa que la presencia del picaflor de Arica no está influida por la presencia de picaflor de Cora. Los únicos predictores con un efecto significativo fueron el término autoregresivo (con un efecto positivo), la latitud (con un efecto positivo) y la cobertura de construcciones e invernaderos (con un efecto negativo).

Cuadro 2. Resultados del mejor modelo lineal obtenido.

	Predictores (EE)	z	P
Intercepto	2,603 (8,122)	3,208	0,001
P <i>E. yarrellii</i> T-anterior	2,523(4,961)	5,086	0,000
SD/construcciones/malla	-2.847(1,178)	-2,417	0,01
Coordenadas UTM	-3,281(1,022)	-3,210	0,01

## DISCUSIÓN

Para poner a prueba la hipótesis de que la declinación de la población del picaflor de Arica ha sido causada (al menos en parte) por el aumento de la población del picaflor de Cora, se utilizaron dos tipos de aproximaciones diferentes que no arrojaron un soporte estadístico a esta hipótesis.

Los resultados de estos análisis sugieren que el aumento de las poblaciones de picaflor de Cora y la disminución de las del picaflor de Arica podrían ser eventos independientes propiciados exclusivamente por reacciones diferenciales frente a factores como el cambio

del uso de la tierra. Sin embargo, esta conclusión debe ser tomada con cautela. El hecho de que muchas especies amenazadas (que por definición suelen ser escasas) lo están por más de una causa, hace que normalmente sea difícil aislar el efecto de los diferentes factores (Gurevitch & Padilla 2004).

En el caso del presente estudio, aunque el esfuerzo de muestreo es importante, la cantidad total de registros del picaflor de Arica es muy baja, lo que limitaría el poder estadístico de los análisis para detectar los efectos buscados. El hecho de que los primeros análisis realizados con datos de la primavera de 2003 mostraron un efecto negativo significativo del picaflor de Cora sobre la distribución del picaflor de Arica (Estades et al. 2007), sugiere que el desplazamiento postulado puede ser un proceso que haya sido más evidente en el pasado. Otro factor a considerar es que el modelo nulo propuesto tiene ciertas limitantes que dificultarían la detección del efecto buscado. En primer lugar, la estimación de las tasas de extinción y colonización se hizo en base a los datos de dos poblaciones que potencialmente estaban interactuando. Sin embargo éstos se asumieron como parámetros propios de poblaciones que se desarrollan de forma independiente (en ausencia de competencia, supuesto del modelo nulo). Esto evidentemente plantea un problema que podría traducirse en una mayor dificultad de detectar un efecto de las interacciones. Para generar una estimación insesgada de estos parámetros habría sido necesario obtener datos de poblaciones alopátricas, lo que resulta inviable ya que poblaciones de picaflor de Cora en ausencia de picaflor de Arica sólo existen en Perú, en condiciones ecológicas muy distintas. En segundo lugar, el modelo trabaja a una escala que, probablemente no es la más apropiada para hacer inferencias directas sobre las interacciones competitivas. Debido a que las estaciones de observación (200 metros de diámetro) son bastante más grandes que los

territorios, el significado de la presencia, ausencia o coexistencia de las especies en cada estación debe ser interpretado en la escala correcta.

A pesar de las limitaciones descritas para ambas aproximaciones los análisis desarrollados sugieren que la relación competitiva entre el picaflor de Cora y el picaflor de Arica puede no ser tan evidente y directa como se sospechaba anteriormente (Estades et al. 2007) y que, por lo tanto es necesario explorar diferentes maneras de interacción entre estas especies.

## CAPÍTULO 4

---

### Exclusión competitiva de especies territoriales.

#### INTRODUCCIÓN

Las interacciones interespecíficas como la competencia pueden afectar la supervivencia de los individuos (Begon 1995). En general, la coexistencia de dos o más especies que compiten por un recurso común limitado requiere de la existencia de diferencias en los patrones de actividad temporal, en el uso del hábitat, en el comportamiento de forrajeo, entre otras, y la intensidad de la competencia será mayor entre organismos que tienen demandas similares (Darwin 1869; Robinson & Terborgh 1995; Houle 1997; Edmands 2002; MacDougall et al. 2009).

La territorialidad ha sido reconocida como un mecanismo de competencia por interferencia (Schoner 1983), y se puede definir como la restricción del uso de un recurso potencialmente limitado en un área espacialmente fija para satisfacer las necesidades biológicas del individuo que lo defiende (Pitelka 1959; Rand 1967; Wolf 1969).

La mayor parte de la teoría sobre la competencia se fundamenta en modelos matemáticos como los desarrollados por Volterra (1931), Lotka (1932), y Gause (1934), quienes ampliaron la ecuación logística de crecimiento poblacional para incluir los efectos de la competencia interespecífica.

La mayor virtud del modelo de Lotka-Volterra es su capacidad de producir el rango completo de resultados posibles de la competencia en la naturaleza, desde la extinción de

una especie por parte de un competidor más fuerte hasta la coexistencia de las dos especies (Begon 1995).

Este modelo hace predicciones claras en relación a las condiciones que deben existir entre dos poblaciones competidoras para que sea posible la coexistencia. Específicamente, debe satisfacer la inecuación (1):

$$(1) \quad \alpha < \frac{K_1}{K_2} < \frac{1}{\beta}$$

en la que alfa y beta son los coeficientes de competencia, y K1 y K2 las capacidades de carga de las especies 1 y 2 respectivamente. En el caso particular en que dos especies compiten por un número limitado de territorios, la relación anterior tiene dos implicancias importantes.

En primer lugar, si cada especie tiene la misma cantidad de individuos por territorio (por ejemplo un territorio = un macho) y los territorios son similares, se esperaría que K1 y K2 fueran aproximadamente iguales. Por lo anterior se puede asumir que  $K_1/K_2 = 1$ . De lo anterior se deduce que, para que exista coexistencia de estas dos especies, alfa y beta deberían ser  $< 1$ . Esto implica que el impacto relativo de un heterospecífico debería ser menor que el de un conespecífico.

Sin embargo, la segunda implicancia es que, al tratarse de una competencia por un territorio, si éste es usurpado por un conespecífico o un heterospecífico debería dar lo mismo para el individuo afectado, por lo que, en la práctica,  $\alpha = \beta = 1$ . Esta situación violaría la inequidad descrita. Sin embargo, hay una condición de borde del modelo, en que aún existe la coexistencia si  $\alpha = \beta = K_1/K_2 = 1$  en (1).



Lo anterior permite hipotetizar que bajo las condiciones descritas, por definición, dos especies que compiten por el uso de territorios estarían al borde de la no coexistencia. Esto implica que factores distintos a los establecidos en la inecuación (1) (i.e. capacidad de carga y relaciones competitivas) podrían generar las condiciones para que una especie desplace a la otra.

En general, una especie puede desplazar a otra a través de una mayor tasa de crecimiento poblacional (Crombie 1947; DeBach 1966; Reitz & Trumble 2002). Cambios en la abundancia de una especie dominante (numéricamente y/o competitivamente) pueden tener un fuerte efecto en la estructura de la comunidad y en su diversidad (Valone & Brown 1995; Brady & Slade 2001). Sin embargo, las condiciones de coexistencia que se derivan del modelo de Lotka-Volterra no incluyen de forma explícita las tasas de crecimientos de las poblaciones interactuantes.

Por lo tanto, para explorar las condiciones en que una especie territorial (por ejemplo, un macho de colibrí) puede desplazar a otra sin mediar necesariamente una mayor habilidad competitiva, en este capítulo se construyó un modelo de simulación basado en individuos (Grimm et al. 2006).

Este modelo se desarrolló para contribuir al entendimiento de los mecanismos generales que pueden estar involucrados en la interacción entre dos organismos cuya relación principal es la competencia por un espacio llamado territorio. Un modelo basado en individuos permite capturar de mejor forma la variabilidad de los individuos y permite abordar de forma más explícita la competencia por espacio, cosa que el modelo de Lotka-Volterra no hace (Zavala et al. 2006).

La elaboración de un modelo de este tipo contribuiría a entender las interacciones entre dos especies de colibrí que cohabitan en el Norte de Chile desde la década del '70, el picaflor de Arica (*Eulidia yarrellii*) y el picaflor de Cora (*Thaumastura cora*). Se ha planteado que la llegada de esta última especie sea responsable de la declinación del picaflor de Arica, especie endémica de Chile y declarada oficialmente en peligro de extinción (BirdLife International 2008. *Eulidia yarrellii*. In: IUCN 2011).

## METODOLOGÍA

### *Modelo de simulación basado en individuos*

Con el fin de explorar la dinámica poblacional entre dos especies que compiten por espacios fijos (territorios) se desarrolló un modelo de simulación basado en individuos (Grimm et al. 2006). El modelo fue construido en Turbo Basic (Roberts 1988), utilizando como base un algoritmo general de competencia territorial intraespecífica desarrollado por Estades (2001), modificándolo para ajustarse a un caso de territorialidad interespecífica.

Este modelo simuló la existencia de dos poblaciones (especie 1 y especie 2) de individuos territoriales y de un número limitado de territorios. En cada momento un territorio puede contener como máximo un individuo de cada especie y al existir dos individuos se genera la competencia entre éstos. El resultado de esta competencia es que el individuo ganador permanece en el territorio mientras que el otro es forzado a abandonarlo.

Atributos de los individuos. Los individuos sólo tienen como atributo la especie a la que pertenecen y su posición (i.e. territorio). La pertenencia a una especie en particular define en cada individuo los siguientes parámetros:

1. REPR: Capacidad reproductiva (probabilidad entre 0 y 1 en un ciclo)

2. MORT: Tasa de mortalidad denso independiente (0,3 en un ciclo)

3. MORTPT: Tasa de mortalidad por pérdida de territorio (probabilidad entre 0 y 1 en un ciclo)

4. HCOMP: Habilidad competitiva (valor entre 1 y 2)

*Condiciones iniciales.* El modelo se inicia con la asignación aleatoria de los individuos en los territorios. Se consideró un total de 2000 territorios disponibles. En la primera asignación el modelo evita que dos individuos se asignen al mismo territorio.

*Ciclos.* Cada ciclo se inicia con la evaluación de la mortalidad denso independiente de todos los individuos. Para cada caso se compara el valor de MORT con un número aleatorio entre 0 y 1 y se define si el individuo sigue vivo o muere.

Posteriormente, en los territorios donde existen dos individuos se desarrolla la competencia. Ésta se produce de la siguiente manera. Para cada individuo se genera un valor aleatorio entre 0 y 1 (VA) el que se suma a HCOMP. Finalmente se compara  $VA_{\text{individuo1}} + HCOMP_{\text{individuo1}}$  con  $VA_{\text{individuo2}} + HCOMP_{\text{individuo2}}$  y aquel individuo con el mayor valor gana la competencia.

El individuo perdedor es sometido adicionalmente a una probabilidad de muerte por pérdida de territorio, al comparar un número aleatorio entre 0 y 1 con MORTPT. Si el individuo muere es eliminado del sistema y, si sobrevive, es incorporado a un grupo temporal de individuos que deben ser relocalizados.

El ciclo continúa con la reproducción de los individuos. De manera de simplificar el modelo se simuló individuos asexuales (Estades 2001) donde la reproducción ocurrió en cada ciclo sólo como función de la posesión del territorio y de la capacidad reproductiva de la especie (probabilística). Así, en esta etapa el programa compara para cada individuo el valor

de REPR con un número aleatorio entre 0 y 1, lo que define si el individuo se reproduce. De ser así, se produce un nuevo individuo de las mismas características del progenitor, el que es incluido en el grupo de individuos a ser relocalizados.

El ciclo finaliza con la relocalización de los individuos. Para esto los individuos desplazados (perdedores en un evento de competencia) son asignados aleatoriamente a sus nuevos territorios. En el caso de los individuos nuevos se generó una regla diferente en la que estos individuos buscan activamente un territorio vacante, pero si después de cinco intentos no lo logran son eliminados de la población. Con esto se evita que el sistema entre un bucle infinito cuando la población es muy grande y le da al modelo una condición de mayor realismo al simular la evitación de la competencia por parte de los individuos juveniles (Ewald & Rohwer 1980; Ewald 1985).

Variables respuesta. Para cada ciclo se registró el número de individuos de cada especie.

Escenarios. Se simularon diferentes escenarios en los que se modificaron los parámetros de las especies (Cuadro 1). Para cada escenario simuló un período de 200 ciclos con 5 réplicas cada uno.

El último escenario simulado (5, Cuadro 1) corresponde a uno en que se intentó representar la competencia entre machos del picaflor de Arica y del picaflor de Cora, dos especies de picaflores que interactúan en los valles del Norte de Chile desde la década de los 70's.

Cuadro 1. Esquema de los diferentes escenarios de simulación; por cada escenario están los valores correspondientes de cada parámetro poblacional para la especie 1 y la especie 2.

		N	REPR	HCOMP	MORTPT	Ph
		Número inicial	Tasa reproductiva	Habilidad competitiva	Mortalidad por pérdida territorio	Pérdida hábitat
Escenario 1 Igualdad de condiciones	Especie 1	50	0,4	1	0,1	0
	Especie 2	50	0,4	1	0,1	0
Escenario 2 Variando HCOMP	Especie 1	50	0,4	1	0,1	0
	Especie 2	50	0,4	1,1/1,5/2	0,1	0
Escenario 3 Variando REPR	Especie 1	50	0,4	1	0,1	0
	Especie 2	50	0,45/0,6/0,8	1	0,1	0
Escenario 4 Interacción entre HCOMP y REPR	Especie 1	50	0,35-1	0,5-1,9	0,1	0
	Especie 2	50	0,35-1	0,5-1,9	0,1	0
Escenario 5	<i>E. yarrellii</i>	1000	0,4	1/1,2	0,1/0,3	2
Escenario "realista"	<i>T. cora</i>	10	0,9	1/1,2	0,1/0,3	2

La información existente sobre la biología reproductiva de estas especies (Capítulo 1 de esta tesis) indica que el picaflor de Cora tiene una extensión de la temporada reproductiva mucho mayor que la especie endémica, así como también un mayor éxito reproductivo (Índice Mayfield 0,68 vs 0,38 respectivamente). Así, se usó una tasa reproductiva de 0,4 para *E. yarrellii* y de 0,9 para *T. cora*, aunque es posible que esta diferencia sea aún mayor.

Puesto que las observaciones y experimentos llevados a cabo en estos años de estudio no permiten establecer con claridad la existencia de diferencias en la habilidad competitiva (HCOMP) de las dos especies (Capítulo 2 de esta tesis), para este parámetro se simularon tres combinaciones de valores:

- Misma habilidad competitiva (HCOMP *E. yarrellii* = HCOMP *T. cora* = 1),
- HCOMP *E. yarrellii* (1,2) > HCOMP *T. cora* (1)
- HCOMP *E. yarrellii* (1) < HCOMP *T. cora* (1,2).

De igual forma, puesto que no existen antecedentes sobre la tasa de mortalidad por pérdida de territorio (MORTPT) para estas especies ni para ninguna similar, se utilizaron tres combinaciones diferentes de valores para este parámetro:

- Misma mortalidad por pérdida de territorio (MORTPT *E. yarrellii* = MORTPT *T. cora* = 0,1),
- MORTPT *E. yarrellii* (0,3) > MORTPT *T. cora* (0,1),
- MORTPT *E. yarrellii* (0,1) < MORTPT *T. cora* (0,3).

Con estos valores se generaron 9 diferentes escenarios. A cada uno de estos se le añadió un factor de pérdida de hábitat según los antecedentes que existen sobre destrucción de vegetación nativa en el valle de Azapa. Partiendo de una situación inicial de 2.000 territorios, en cada ciclo se eliminó un 2% de los territorios.

Las simulaciones empezaron con un número inicial de 1.000 individuos para el picaflor de Arica y de 10 individuos para el picaflor de Cora, para representar las diferencias relativas de abundancia que podrían haber existido en los primeros años de la invasión.

## RESULTADOS

El primer escenario (ambas especies con los mismos parámetros, véase Figura 1) representa una verificación de que el modelo funciona de manera insesgada para las dos especies y que, bajo las condiciones establecidas (Cuadro 1, Escenario 1), es posible la coexistencia de ambas. Se observa que la suma total de individuos de ambas especies supera el máximo de 2000 territorios por el hecho de que existen territorios con más de un individuos al momento del recuento.

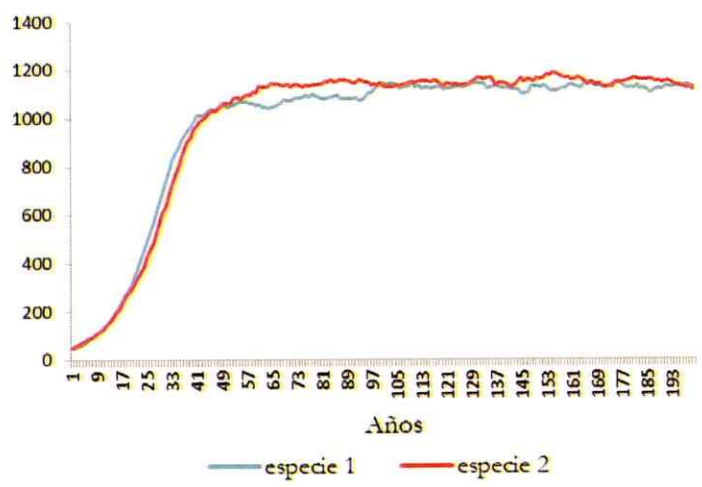


Figura 1. Trayectoria poblacional las dos especies simuladas con los mismos parámetros (Escenario 1, Cuadro 1).

Un aumento de la capacidad competitiva en la especie 2 produce un incremento en la población final de esta especie junto con una disminución de la especie 1, la que puede llegar a la extinción (Figura 2).

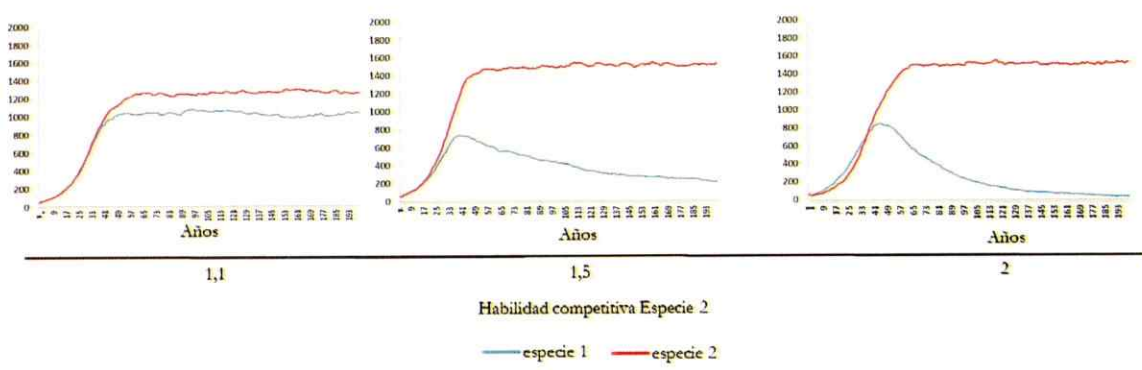


Figura 2. Trayectoria poblacional de las dos especies simuladas, donde la especie 2 cambia su habilidad competitiva ( $HCOMP=1; 1,1; 1,5$  y  $2$ ) mientras que la especie 1 se mantiene estable ( $HCOMP=1$ ). (Escenario 2, Cuadro 1).

En la Figura 3 se ve que un aumento en la capacidad reproductiva de la especie 2 también es capaz de disminuir el tamaño poblacional de la especie 1 llevándola a la extinción.

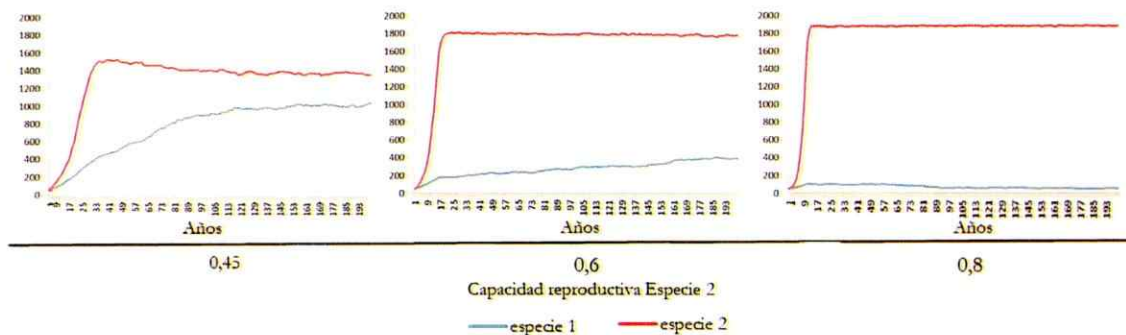


Figura 3. Trayectoria poblacional de las dos especies simuladas, donde la especie 2 cambia su capacidad reproductiva (REPR=0,45; 0,6 y 0,8) mientras que la especie 1 se mantiene estable (REPR=0,4). (Escenario 3, Cuadro 1).

En la figura 4 se aprecia cómo una menor tasa reproductiva puede ser compensada por una mayor habilidad competitiva (Figura 4).

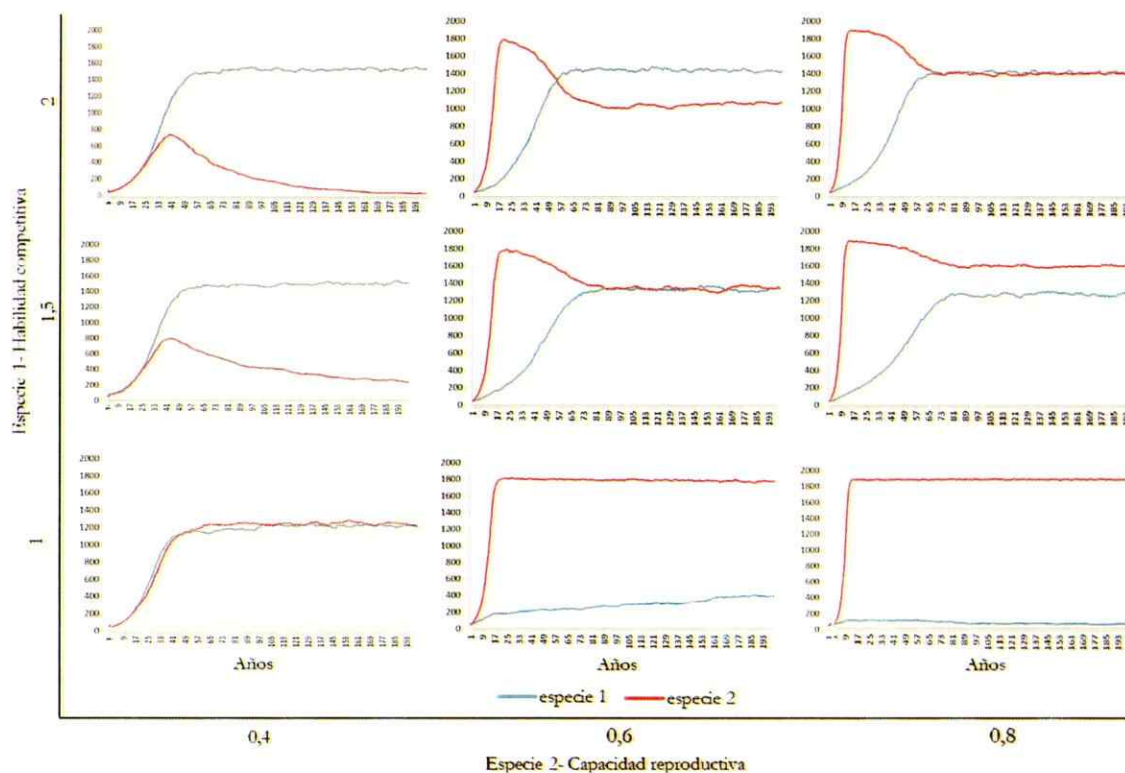


Figura 4. Trayectoria poblacional de las dos especies simuladas, donde la especie 2 cambia su capacidad reproductiva (REPR=0,4; 0,6 y 0,8) mientras que la especie 1 cambia su habilidad competitiva (HCOMP=1; 1,5 y 2). (Escenario 4, Cuadro 1).



La Figura 5 sintetiza esta interacción para un rango mayor de valores para estos parámetros, mostrando las condiciones en las que la especie 1 desplaza a la especie 2 (azul), en que la especie 2 desplaza a la especie 1 (rojo) y en que ambas especies coexisten (lila).

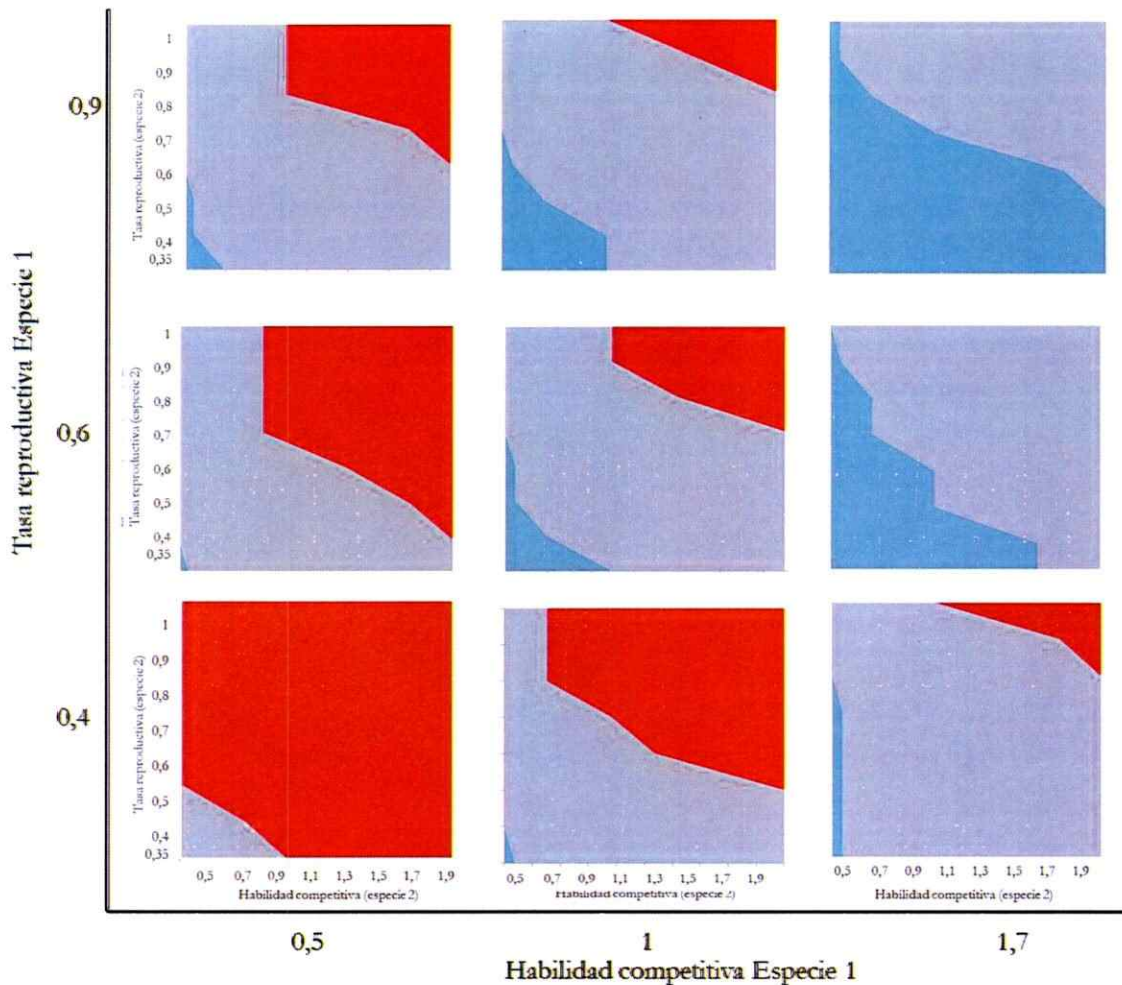


Figura 5. Efecto de la interacción entre los parámetros habilidad competitiva y tasa reproductiva (HCOMP y REPR), sobre la coexistencia o desplazamiento de las especies simuladas. Se representa el espacio en que se produce la coexistencia de las especies 1 y especie 2 (lila), la especie 1 desplaza a la especie 2 (azul) y en que la especie 2 desplaza a la especie 1 (rojo).

Finalmente, en la Figura 6 se muestran los resultados del Escenario 5 (“realista”). En la mayoría de los casos el picaflor de Cora desplaza al picaflor de Arica. Sólo cuando la

mortalidad por pérdida de territorio de la especie endémica es menor o igual que la del picaflor de Cora y su habilidad competitiva es mayor (figuras 6c y 6f) el picaflor de Arica no se extingue en el mediano plazo.

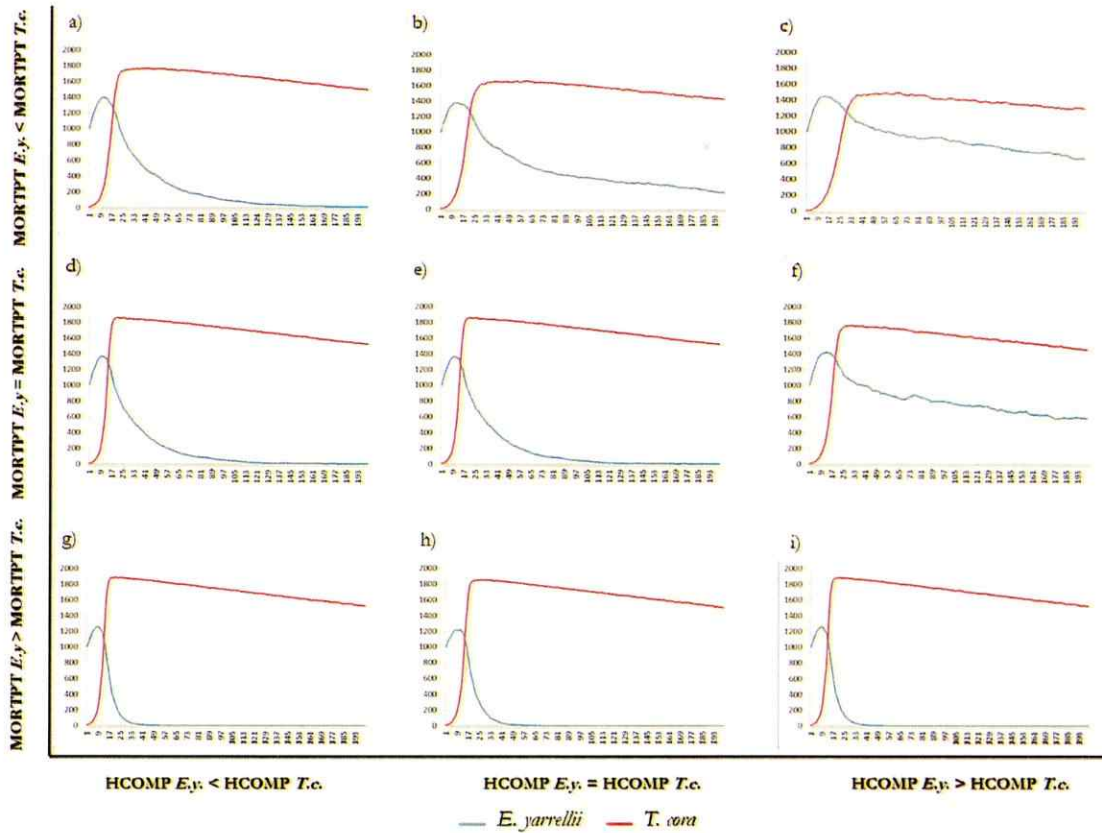


Figura 6. Trayectoria poblacional de las 9 diferentes simulaciones generadas para las dos especies de picaflores. En todas las simulaciones REPR. *E. yarrellii* = 0,4 REPR. *T. cora* = 0,9.

## DISCUSIÓN

La competencia entre dos especies es una de las interacciones más básicas de los sistemas ecológicos, aunque puede dar lugar a patrones complejos (Wangersky 1978). Uno de los posibles resultados de la competencia interespecífica es el desplazamiento de una especie por otra (Volterra 1931; Lotka 1932; Gause 1934; Hardin 1960; Pianka 2000; Webb et al. 2002) y para que esto ocurra es necesario que una especie tenga una mayor habilidad competitiva (mayor agresividad y/o eficiencia en la defensa del territorio) y/o una mayor tasa de crecimiento poblacional (Crombie 1947; DeBach 1966; Reitz & Trumble 2002).

En el modelo desarrollado en este capítulo se simuló la interacción entre dos especies en que los individuos compiten por un número limitado de territorios. El modelo de simulación indica que tanto diferencias en habilidad competitiva como en la tasa reproductiva pueden influir en que una especie desplace a otra. Este resultado parece contrastar con las condiciones de coexistencia derivadas del modelo de Lotka-Volterra, las que, explícitamente, no incorporan la tasa de crecimiento de las poblaciones (inecuación 1). Sin embargo, esta aparente diferencia no es tal si se considera que, por definición, la capacidad de carga  $K$  es función de la tasa potencial de crecimiento (Gotelli 2001).

De los diferentes escenarios simulados con el modelo propuesto, resulta evidente el rol relevante de la tasa reproductiva en la dinámica de las dos especies interactuantes. A paridad condiciones, como número inicial y habilidad competitiva, una diferencia en la tasa reproductiva hace que una especie pueda desplazar a la otra (Figura 3), situación que se exagera si existe destrucción de hábitat donde se puede llegar incluso a la extinción de la especie que se reproduce menos (Figura 6).

Los diferentes escenarios elaborados con este modelo contribuyen a dilucidar aspectos importantes de la dinámica poblacional de dos especies territoriales que comparten un mismo ambiente. En particular, en el caso de la interacción entre dos especies ecológica y filogenéticamente tan cercanas como el picaflor de Cora y el picaflor de Arica, el modelo analizado plantea un rango de condiciones bajo las cuales la primera especie podría desplazar a la segunda.

Así, una especie que no es más hábil competitivamente que otra puede desplazar a esta última sólo por el hecho de reproducirse más, y esto podría estar ocurriendo con las dos especies de picaflores en el Norte de Chile.

Si el picaflor de Arica y el picaflor de Cora tuvieran las mismas condiciones en términos de habilidad competitiva, bastaría una simple diferencia en la capacidad reproductiva para generar dinámicas poblacionales diferentes y esto podría explicar la situación actual de ambas especies. Los datos sobre reproducción de estas especies (Capítulo 1) sugieren que esta diferencia es bastante grande en favor del picaflor de Cora.

En el modelo desarrollado en este capítulo se incluyó un parámetro de mortalidad por pérdida de territorio (MORTPT), el que representa, en parte, el costo directo de la competencia (por ejemplo a través de costo de relocalización, etc). En el gráfico 6 se observa que en todos los escenarios analizados donde el picaflor de Arica tiene una mayor MORTPT que su competidor, se produce la extinción de la especie endémica en pocos ciclos. Aunque no existen datos sobre el valor de este parámetro para las especies estudiadas (ni para ninguna similar), observaciones diversas sobre la conducta territorial de estas especies, sugieren que los machos de picaflor de Arica muestran una mayor tenacidad al sitio que los picaflores de Cora (Estades, observaciones personales). Esto permitiría

hipotetizar que esta última especie tendría mayor flexibilidad para relocalizarse en caso de perder su territorio, lo que le entregaría una ventaja competitiva adicional sobre el picaflor de Arica.

## DISCUSIÓN GENERAL

---

La preocupante declinación poblacional del picaflor de Arica (*Eulidia yarrellii*) coincide con el aumento en la abundancia del picaflor de Cora (*Thaumastura cora*), especie que amplió naturalmente su área de distribución y que antiguamente se encontraba sólo en Perú (Estades et al. 2007, Capítulo 3 de esta tesis). Aunque esta tendencia inversa podría ser sólo una respuesta diferencial a los cambios en el hábitat, se ha planteado la hipótesis de que en esta relación podrían haber elementos de causalidad ya que, debido a su gran similitud morfológica y ecológica, el picaflor de Cora podría estar activamente desplazando al picaflor de Arica (Estades et al. 2007). El objetivo de esta tesis fue poner a prueba esta hipótesis, evaluando las evidencias en favor de la competencia como un potencial mecanismo detrás del patrón observado.

La campaña de evaluación poblacional de octubre de 2014 en el valle de Azapa (aproximadamente 50 km<sup>2</sup>), arrojó un valor estimado de 1.303 y 128 individuos de picaflor de Cora y picaflor de Arica, respectivamente (AvesChile 2014). Fuera de Azapa, la población estimada de picaflor de Cora es marginal. Estas estimaciones corresponden a proyecciones basadas en un muestreo intensivo (i.e. más de 500 conteos puntuales), pero donde el número efectivo de individuos observados de picaflor de Arica, más aquellos conocidos en puntos fuera de la muestra, no superan los 15 en total. Por lo tanto, las posibilidades de realizar observaciones sobre interacciones “reales” entre las dos especies son (cada vez más) escasas.

Este problema es parte de un dilema consustancial a la biología de la conservación, donde las posibilidades de hacer inferencias sobre los mecanismos que afectan a las especies amenazadas se ven reducidas por el bajo poder estadístico asociado a los escasos números

poblacionales de éstas. Por otro lado, el hecho que muchas especies suelen estar amenazadas por más de una causa, hace que normalmente sea difícil aislar el efecto de los diferentes factores (Gurevitch & Padilla 2004).

El modelo nulo aplicado sobre los números poblacionales de las dos especies en Azapa entre los años 2006 y 2014 no entregó evidencias estadísticas a favor de un rol del picaflor de Cora en las extinciones locales de picaflor de Arica. Sin embargo, limitantes en el tipo (escala) de los datos disponibles y la estimación de algunos parámetros, sugieren que estos resultados deben interpretarse con cautela. Tampoco el modelo lineal generalizado pudo establecer evidencia de interacción entre la presencia del picaflor de Arica y el picaflor de Cora.

En contraste con esta situación, durante el año 2003, Estades y colaboradores (2007) observaron un efecto negativo significativo de la abundancia de picaflor de Cora en la abundancia de picaflor de Arica. Sin embargo, en ese momento las poblaciones estimadas de picaflor de Arica y de Cora en Azapa eran 1099 y 1649 individuos (Estades & Aguirre 2004), respectivamente, lo que para la especie endémica representa casi 10 veces más que lo estimado en 2014. Esto refuerza la hipótesis de que el potencial efecto de la competencia entre estas dos especies es cada vez más difícil de detectar debido a la escasez creciente del picaflor de Arica.

Independientemente de la incapacidad de los dos modelos desarrollados de evidenciar un desplazamiento del picaflor de Arica por parte del picaflor de Cora, desde un punto de vista teórico, para que este tipo de fenómeno ocurra es necesario que una especie tenga una mayor habilidad competitiva (mayor agresividad y/o eficiencia en la defensa del territorio) y/o una mayor tasa de crecimiento poblacional (Crombie 1947; DeBach 1966; Reitz &

Trumble 2002). Así, en el modelo de simulación tipo Montecarlo desarrollado en el Capítulo 4 de esta tesis se mostró que, efectivamente, cuando dos especies en que los individuos compiten por territorios limitados, tanto las diferencias en habilidad competitiva como en la tasa reproductiva pueden influir en que una especie desplace a otra.

Si existiese una mayor habilidad competitiva del picaflor de Cora, ésta se debería expresar por medio de una mayor agresividad y/o eficiencia en la defensa del territorio. Los resultados de los experimentos de agresividad y conducta territorial (Capítulo 2), no permiten demostrar que el picaflor de Cora sea más agresivo que el picaflor de Arica ya que existen evidencias contradictorias. Sin embargo, sí sugieren que el costo de la defensa del territorio de esta última especie sería más alto, lo que podría contribuir a una relación de dominancia entre estas especies (Ewald & Bransfield 1987).

El hecho de que ambas especies tienen un sistema de apareamiento del tipo lek disperso, donde los machos defienden territorios cercanos el uno al otro sugeriría que la competencia interespecífica debería ser insignificante en comparación con la intraespecífica. Sin embargo, la mayoría de los machos no se agregan en leks de grandes dimensiones como los estudiados en esta tesis, sino que en pequeñas agrupaciones de 2-3 machos. En estas condiciones las interacciones interespecífica son potencialmente más frecuentes. De hecho, muchas de las observaciones anecdóticas que dieron origen a la hipótesis analizada en esta tesis, provienen de interacciones entre individuos territoriales de picaflor de Arica en pequeños leks en cuya cercanía se instalaron individuos de picaflor de Cora (Estades, observación personal). Lamentablemente, con la rápida declinación poblacional del picaflor de Arica, estas situaciones son cada vez más escasas, dificultando su evaluación formal. Un ejemplo de esta situación es el sitio de Pampa Gobernador (ver Anexo I) que actualmente



constituye un gran lek de picaflor de Cora, pero que cuando fue visitado por la primera vez en el año 2003 existían leks de las dos especies.

Una pregunta interesante es si el patrón de colonización que ha tenido el picaflor de Cora es independiente de la presencia del picaflor de Arica, o si ha ocurrido en un contexto de imitación-atracción (Sebastián-González 2010). Al menos los resultados del modelo nulo (Capítulo 3) indican que la tasa de coexistencia de las dos especies en el valle no es distinta a la esperada por azar. Sin embargo, por las limitantes metodológicas mencionadas previamente no es posible descartar completamente el que haya algún grado de atracción.

En esta tesis se optó por estudiar la competencia entre estas dos especies de picaflores trabajando solamente con los machos. Esto se sustenta en las evidencias de que es en ellos donde este mecanismo estaría actuando de manera más evidente (Lyon et al. 1977; Power 1987; Lazzoni & Estades, observaciones personales). Sin embargo no es posible excluir algún efecto de la competencia entre hembras por sitios de nidificación, aunque las evidencias disponibles a la fecha no lo sugieren.

El segundo mecanismo por el cual una especie puede desplazar a otra es a través de una mayor capacidad de crecimiento poblacional. Las observaciones realizadas sobre la biología reproductiva del picaflor de Cora (Capítulo 1 de esta tesis) indican que esta especie no sólo se reproduce por un período de tiempo mucho más largo (casi 3x) que el picaflor de Arica, sino que también tiene una mayor probabilidad de éxito de la nidada.

Aunque persisten dudas en relación a varios de los aspectos tratados en esta tesis, en su conjunto, los resultados de este trabajo sugieren que el picaflor de Cora puede estar contribuyendo a la disminución de la población del picaflor de Arica, no a través de una

mayor habilidad competitiva, sino que, probablemente, a través de una mayor capacidad reproductiva y una mayor eficiencia de sus estrategias de defensa territorial.

La conexión entre ambos mecanismos es también clara. Si como se postula, los picaflores de Cora afectan negativamente a los picaflores de Arica por el aumento en el gasto de defensa en que deben incurrir para evitar la usurpación de sus territorios, es esperable que este gasto aumente proporcionalmente con el incremento de la población de invasores. Por lo tanto existiría una relación indirecta entre el número de picaflores de Cora y factores que podrían mediar la sobrevivencia de los individuos territoriales de picaflor de Arica (por ejemplo menor tasa de obtención de recursos, mayor stress, etc). Adicionalmente, si de la muerte o migración de un individuo de picaflor de Arica se libera un territorio, al existir más picaflores de Cora en el área, aumenta la probabilidad de que el territorio sea conquistado por la especie colonizadora.

La presente tesis tiene el doble objetivo de avanzar en el conocimiento sobre los factores que pueden contribuir a que una especie desplace activamente a otra a través de la competencia y, por otro lado, aportar datos concretos sobre la importancia del picaflor de Cora como amenaza para el picaflor de Arica, una de las especies más amenazadas de la fauna de Chile.

El conocimiento de la ecología y biológica básica de las especies proporciona herramientas importantes para el diseño de estrategias de conservación y manejo (por ejemplo, Caro 1997; Juiña et al. 2010). En particular, el estudio de la estrategia reproductiva de las especies puede ser fundamental a la hora de determinar medidas efectivas de conservación (Jiguet et al. 1998). En el caso de estudio de esta tesis, resulta evidente que la alta capacidad

reproductiva del picaflor de Cora en comparación con el picaflor de Arica es un factor que el manejo deberá considerar en el futuro.

## BIBLIOGRAFÍA

---

- Allen, C.R., D.M. Epperson & A.S. Garmestani 2004. Red imported fire ant impacts on wildlife: a decade of research. *The American Midland Naturalist* 152: 88-103.
- Allendorf, F.W., R.F. Leary, P. Spruell & J.K. Wenburg 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 613-622.
- Alonso, J.C., C.A. Martín, J.A. Alonso, C. Palacín, M. Magaña & S.J. Lane 2004. Distribution dynamics of a great bustard metapopulation throughout a decade: influence of conspecific attraction and recruitment. *Biodiversity & Conservation* 9: 1659-1674.
- Alonso, J.C., M.B. Morales & J.A. Alonso 2000. Partial migration, and lek and nesting area fidelity in female great bustards. *The Condor* 102: 127-136.
- Altshuler, D. L. 2006. Flight performance and competitive displacement of hummingbirds across elevational gradients. *The American Naturalist* 167: 216-229.
- Amarasekare, P. 2002. Interference competition and species coexistence. *Proceeding of the Royal Society of London* 269: 2541-2550.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton NJ: Princeton University Press.
- Armstrong, D. 1987. Economics of Breeding Territoriality in Male Calliope Hummingbirds. *The Auk* 104: 242-253.
- Apollonio, M., M. Festa-Bianchet & F. Mari 1989. Effects of removal of successful males in a Fallow deer lek. *Ethology* 83: 320-325.
- AvesChile 2014. Estimación poblacional del Picaflor de Arica. Informe no publicado. Ministerio del Medio Ambiente.
- Begon, M., J.L. Harper & C.R. Townsend 1995. *Ecología*. Editorial Omega.
- Belton, W. 2003. *Aves do Rio Grande do Sul: distribuição e biologia*. Editora Unisinos. São Leopoldo, Brazil.
- Bennett, P.M. & I.P. Owens 1997. Variation in extinction risk among birds: chance or evolutionary predisposition? *Proceedings Royal Society of London B*. 264: 401-408.
- Bent, A.C. 1940. Life histories of North American cuckoos, goatsuckers, hummingbirds, and their allies. *U.S. Natl. Mus., Bull.* 176 Washington DC pp. 273-275.
- Bliss, C.I. 1935. The calculation of the dose-mortality curve. *Annals of Applied Biology* 22: 134-167.
- Bibby, C.J., N. Burges & H. Hill 1992. *Bird census techniques*. British trust for Ornithology/Royal Society for the protection of Birds. Academic Press.
- Birdlife International 2000. *Threatened birds of the world*. Barcelona and Cambridge, U.K.: Lynx Edicions and BirdLife International.
- Birdlife International 2008. *Eulidia yarrellii*. In: IUCN 2011. *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2011.2. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org) Downloaded on 11 June 2012.
- Bleiweiss, R. 1998. Phylogeny, body mass and genetic consequences of lek-mating behavior in hummingbirds. *Molecular Biology and Evolution* 15: 492-498.
- Blumstein, D.T., C. Evans & J.C. Daniel 2000. JWatcher TM 0.9 An introductory User's Guide. *in*. <http://galliform.psy.mq.edu.au/jwatcher/> Bradbury J.W. & R.M. Gibson 1983. Leks and mate choice. In: *Mate choice* (Bateson P, ed). Cambridge: Cambridge University Press; 109-138.
- Boyden, T.C. 1978. Territorial defense against hummingbirds and insects by tropical hummingbirds. *The Condor* 80: 216-221.

- Bradbury, J.W., R.M. Gibson, C.E. McCarthy & S.L. Vehrencam 1989. Dispersion of displaying male sage grouse. *Behavioral Ecology Behav Ecol Sociobiol* 24: 15-24.
- Brady, M.J. & N.A. Salde 2001. Diversity of a grassland rodent community at varying spatial scales: The role of ecologically dominant species. *Journal of Mammology* 82: 974-83.
- Brockwell, P.J. & R.A. Davis 1991. *Time Series and forecasting methods*. 2nd ed. Springer, New York, USA.
- Brown, B.J & M.A. Bowers 1985. Community organization in hummingbirds: relationships between morphology and ecology. *The Auk* 102: 251-269.
- Byers, J.E. 2000. Competition between two estuarine snails: implications for invasions of exotic species. *Ecology* 81: 1225-1239.
- Buechner, H.R. & H.D. Roth 1974. The lek system in the Uganda kob antelope. *The American Zoologist* 14: 59-63.
- Camfield, A.F. 2006. Resource value affects territorial defense by Broad-tailed and Rufous hummingbirds. *Journal of Field Ornithology* 77: 120-125.
- Carpenter, F.R.L. 1978. A spectrum of nectar eater communities. *American Zoologist* 18: 809-819.
- Catchpole, C.K. & B. Leisler 1988. Interspecific territoriality in *Acrocephalus*: a reply to Murray's critical review. *Ornis Scandinavica* 19: 314-316.
- Calder, W.A. & L.L. Calder 1994. Calliope Hummingbird (*Selasphorus calliope*). *The birds of North America*. Number 135.
- Clark, C.J 2006. Observations on the Vervain Hummingbird's (*Mellisuga minima*) display dive and territorial behavior. *Ornitologia Neotropical* 17: 403-408.
- Clark, C.J., T.J. Feo & W.F.D. van Dongen 2013. Sounds and courtship displays of Peruvian Sheartail, Chilean Woodstar, Oasis Hummingbird, and a Peruvian Sheartail × Chilean Woodstar hybrid. *The Condor* 115: 558-575.
- Copenhaver, C. & P.W. Ewald 1980. Cost of Territory Establishment in Hummingbirds. *Oecologia* 46: 155-160.
- Cotton, P.A. 1998. Temporal partitioning of a floral resource by territorial hummingbirds. *Ibis* 140: 647-653
- Crombie, A.C. 1947. Interspecific competition. *Journal of Animal Ecology* 16: 44-73.
- Darwin, C. 1869. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or, The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London: Murray. 502 pp.
- Dearborn, D.C. 1998. Interspecific Territoriality by a Rufous-Tailed Hummingbird (*Amazilia tzacatl*): effects of Intruder Size and Resource Value. *Biotropica* 30: 306-313.
- DeBach, P. 1966. The competitive displacement and coexistence principles. *Annu.Rev. Entomol.* 11: 183-212.
- Edmands, S. 2002. Does parental divergence predict reproductive compatibility? *Trends in Ecology & Evolution* 17: 520-527.
- Efron, B. 1982. The jackknife, the bootstrap and the other resampling plans. *REg. Conf. Ser. App. Math: n° 38*. Philadelphia, SIAM.
- Emlen, S.T. & L.W. Oring 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- Estades, C.F. 2001. The effect of breeding-habitat patch size on bird population density. *Landscape Ecology* 16: 161-173.

- Estades, C.F., J. Aguirre, M.A.H. Escobar, J. Tomasevic, M.A. Vukasovic & C. Tala 2007. Conservation status of the Chilean Woodstar, *Eulidia yarrellii*. *Bird Conservation International* 17: 163-175.
- Estades, C.F. & J. Aguirre 2004. Estimación poblacional del Picaflor de Arica. Informe no publicado. Ministerio del Medio Ambiente.
- Estades, C.F. & J. Aguirre 2012. Estimación poblacional del Picaflor de Arica. Informe no publicado. Ministerio del Medio Ambiente.
- Estades, C.F. & M.A. Vukasovic 2013. Monitoreo poblacional de Picaflor de Arica 2013 y acciones de conservación en la Autodestinación de Chaca. ID OC 612556-104-SE13. Informe de proyecto.
- Estades, C.F. & J. Aguirre (Sometido *Bird Conservation International*) Nesting Ecology of the Endangered Chilean Woodstar (*Eulidia yarrellii*).
- Ewlad, P.W. 1985. Influence of asymmetries in resource quality and age on aggression and dominance in black-chinned hummingbirds. *Animal Behavior* 33: 705-719.
- Ewald, P.W. & F.L. Carpenter 1978. Territorial Responses to Energy Manipulations in the Anna Hummingbird. *Oecologia* 31: 277-292.
- Ewald, P.W. & S. Rohwer 1980. Age, coloration and dominance in nonbreeding hummingbirds: a test of the asymmetry hypothesis. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 7: 273-279.
- Ewald, P.W. & G.H. Orians 1983. Effects of resource depression on use of inexpensive and escalated aggressive behaviour: Experimental tests using Anna Hummingbirds. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 12: 95-101.
- Ewald, P.W. & R.J. Bransfield 1987. Territory quality and territorial behavior in two sympatric species of hummingbirds. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 20: 285-293.
- Feinsinger, P. & R.K. Colwell 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *The American Zoologist* 18: 779-795.
- Fleming, T.H., M.D. Tuttle & M.A. Horner 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran desert columnar cacti. *Southwestern Naturalist* 41: 257-269.
- Fox, J.W. 2002. Testing a simple rule for dominance in resource competition. *The American Naturalist* 159: 305-319.
- Fryxell, J.M. & P. Lundberg 1998. Individual behavior and community dynamics. London: Chapman and Hall.
- Gajardo, R. 1994. Vegetación natural de Chile, Clasificación y distribución geográfica. Editorial Universitaria, Santiago. 165 pp
- Gass, C.L. 1978. Rufous Hummingbird feeding territoriality in a suboptimal habitat. *Canadian Journal of Zoology* 56: 1535-1539.
- Gause, G.F. 1934. The struggle for existence. Haefner.
- Genner, M.J., G.F. Turner & S.J. Hawkins 1999. Resource control by territorial male cichlid fish in Lake Malawi. *Journal of Animal Ecology* 68: 522-529.
- Gibson, R.M. & J.W. Bradbury 1987. Lek organization in sage grouse: variations on a territorial theme. *The Auk* 104: 77-84.
- Gilliard, E.T. 1969. Birds of Paradise and Bower Birds. Widenefeld and Nicholson, London, England.

- Gotelli, N. 2001 A Primer of Ecology. 3rd edn. Sinauer Associates, Inc, Sunderland, MA, U.S.A.
- Gotelli, N. & G. Graves 1996. Null models in ecology. Smithsonian Institution, Washington, D.C.
- Griffis, M.R. & R.G. Jaeger 1998. Competition Leads to an Extinction-Prone Species of Salamander: Interspecific Territoriality in a Metapopulation. *Ecology* 79: 2494-2502.
- Grimm, V., U. Berger, F. Bastiansen, S. Eliassen, V. Ginot, J. Giske J. et al. 2006. A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling* 198: 115-126.
- Gurevitch, J. & D.K. Padilla 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution* 19: 470-474.
- Hahn, S.M. & S. Bauer 2008. Dominance in feeding territories relates to foraging success and offspring growth in brown skuas *Catharacta antarctica lonnbergi*. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 62: 1149-1157.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131: 1292-1297.
- Hassell, M.P. & R.M. May 1985. From individual behaviour to populations dynamics. In: *Behavioral ecology* (Sibly RM, Smith RH eds). Oxford: Blackwell: 3-12.
- Hogan-Warburg, A.J. 1966. Social behavior of the ruff, *Philimachus pugnax* (L). *Ardea* 54: 109-229.
- Holway, D.A. & A.V. Suarez 1999. Animal behavior: an essential component of invasion biology. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 328-330.
- Höglund J. & R.V. Alatalo 1995. Leks. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Höglund, J. & J.G.M. Robertson 1990. Spacing of leks in relation to female home ranges, habitat requirements and male attractiveness in the great snipe (*Gallinago media*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26: 173-180.
- Houle, A. 1997. The role of phylogeny and behavioral competition in the evolution of coexistence among primates. *Canadian Journal of Zoology* 75: 827-846.
- Howell, S.N.G. & S. Webb 1995. Noteworthy bird observations from Chile. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 115: 57-66.
- Hurly, T.A., R.D Scott & S.D Healy 2001. The function of displays of male Rufous hummingbirds. *The Condor*. 103: 647-651.
- Hutto, R.L. 2014. Time Budgets of Male Calliope Hummingbirds on a Dispersed Lek. *The Wilson Journal of Ornithology* 126: 121-128.
- Jaramillo, A., P. Burke & D. Beadle 2003. Field guide to the birds of Chile. C. Helm., London, UK.
- Järvi, T., T. Radesäter & S. Jakobsson 1968. Aggressive responses of two hole-nesting passerines, *Parus major* and *Ficedula hypoleuca*, to the play-back of sympatric species song. *Ornis Fennica* 55: 154-157.
- Jiguet, F., F. Mougeot, B. Arroyo & V. Bretagnolle 1998. Research and conservation of the endangered little bustard *Tetrax tetrax* in France. *Ostrich* 69: 418.
- Johnsgard, P.A. 1994. The Hummingbirds of North America. Second edition. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Juíña, M.E., J. Berton, C. Harris, H.F. Greeney & B.R. Hickman 2010. Descripción del nido y cuidado parental de la estrellita esmeraldeña (*chaetocercus berlepschi*) en el occidente del Ecuador. *Ornitología neotropical* 21: 313-322.

- Justino, D.G., P.K. Maruyama & P.E. Oliveira 2012. Floral resource availability and hummingbird territorial behaviour on a Neotropical savanna shrub. *Journal of Ornithology* 153: 189-197.
- King, J.R. & W.R. Tschinkel 2006. Experimental evidence that the introduced fire ant, *Solenopsis invicta*, does not competitively suppress co-occurring ants in a disturbed habitat. *Journal of Animal Ecology* 75: 1370-1378.
- Kodric-Brown, A. & J.H. Brown 1978. Influence of economics, interspecific competition, and sexual dimorphism on territoriality of migrant Rufous Hummingbirds. *Ecology* 59: 285-296.
- Koenig, W.D. 2003. European Starlings and Their Effect on Native Cavity-Nesting Birds. *Conservation Biology* 17: 1134-1140.
- Král, M. & V. Bicík 1992. Nest defence by the Collared Fly-catcher (*Ficedula albicollis*) against the Great Tit (*Parus major*). *Folia Zoologica* 41: 263-269.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological Methodology*, 2nd Edition. Addison-Welsey Educational Publishers, Inc., Menlo Park.
- Krist, M. 2004. Importance of competition for food and nest-sites in aggressive behaviour of Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Bird Study* 51: 41-47.
- Kruijt, J.P. & G.J. de Vos 1988. Individual variation in reproductive success in male Black Grouse, *Tetrao tetrix* L. In: *Reproductive success* (Chitton- Broct TH, ed). Chicago: University of Chicago Press; 279-290.
- Kruijt, J.P., G.J. de Vos & I. Bossema 1972. The arena system of black grouse. In: *Proc XV Ornithol Congr. Leiden: EJ BriH*; 399-423.
- Kuban, J.F. & R.L. Neill 1980. Feeding ecology of hummingbirds in the highlands of the Chisos Mountains, Texas. *The Condor* 82: 180-185.
- Lara, C., V. Martínez-García, R. Ortiz-Pulido, J. Bravo-Cadena, S. Loranca & A. Córdoba-Aguilar 2011. Temporal-spatial segregation among hummingbirds foraging on honeydew in a temperate forest in Mexico. *Current Zoology* 57: 56-62.
- Levin, P.S., N. Tolimier, I.M. Nicklin & P.F. Sale 2000. Integrating individual behaviors and population ecology: the potencial for habitat- dependent population regulation in a reef fish. *Behavioral Ecology* 11: 565-571.
- Lyon, D.L. 1974. Territorial and feeding activity of Broad-tailed Hummingbirds (*Selasphorus platycercus*) in *Iris missouriensis*. *The Condor* 75: 346-349.
- Loyn, R.H., R.G. Runnalls, G.Y. Forward & J. Tyers 1983. Territorial Bell Miners and Other Birds Affecting Populations of Insect Prey. *Science* 221: 1411-1413.
- Lyon, D.L., J. Crandall & M. McKone 1977. A test of the adaptiveness of interspecific territoriality in the blue-throated hummingbird. *The Auk* 94: 448-454.
- Long, K. 1997. *Hummingbirds: A Wildlife Handbook*. Johnson Books, Boulder, Colorado
- Lotka, A.J. 1932. The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. *J Washington Acad Sci* 72: 461-469.
- Luebert, F & Pliscoff, P. 2006. *Sinopsis Bioclimática y Vegetacional de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- MacDougall, A.S., B. Gilbert & J.M. Levine 2009. Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology* 97: 609-615.
- Mack, R.N., D. Simberloff, W.M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout & F.A. Bazzaz 2000. Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control. *Ecological Applications* 10: 689-710.



- Maher, C.R. & D.F. Lott 2000. A review of ecological determinants of territoriality within vertebrate species. *American Midland Naturalist* 143: 1-29.
- Maher, C. R. and D. F. Lott. 1995. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Animal Behaviour* 49: 1581-1597.
- Mangel, M. & C.W. Clark 1988. *Dynamic modeling in behavioral ecology*. Princeton New Jersey:Princeton University Press.
- Manly, B.F.J. 1997. *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology*, Second Edition. Chapman and Hall/CRC.
- Mann, H.B. & D.R. Whitney 1947. On a Test of Whether one of Two Random Variables is Stochastically Larger than the Other. *Ann. Math. Statist.* 18: 50-60.
- Martin, P.R. & T.E. Martin 2001. Behavioral interactions between coexisting species: Song playback experiments with wood warblers. *Ecology* 82: 207-218.
- Marvin, G.A. 1998. Interspecific aggression and spatial relationships in the salamanders *Plethodon kentucki* and *Plethodon glutinosus*: evidence of interspecific interference competition. *Canadian Journal of Zoology* 76: 94-103.
- Mayfield, H. 1975. Suggestions for calculating nest success. *The Wilson Bulletin* 87: 456-466.
- MacDougall, A.S., B. Gilbert & J.M. Levine 2009. Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology* 97: 609-615.
- MacDougall, A.S. & R. Turkington 2005. Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology* 86: 42-55.
- McDonald, D.B. & W.K. Potts 1994. Cooperative display and relatedness among males in a lek-mating bird. *Science* 266: 1030-1032.
- McGuire, J.A., C.C. Witt, J.V. Remsen, Jr.A. Corl, D.L. Rabosky, D.L. Altshuler & R. Dudley 2014. Molecular Phylogenetics and the Diversification of Hummingbirds. *Current Biology* 24: 910-916.
- McGuire, J.A., C.C. Witt, J.V. Remsen, R. Dudley & D.L. Altshuler 2009. A higher-level taxonomy for hummingbirds. *Journal of Ornithology* 150: 155-165.
- McKelvey, R.D. & W. Zavoin-Mcnaughton 1975. A statistical model for the analysis of ordinal level dependent variables. *Journal of Mathematical Sociology* 4: 103-102.
- Mcnaughton, S.J. & L.L. Wolf 1973. *General ecology*. New York, Holt, Rinehart, and Winston, Inc.
- McNaughton, S.J. & L.L. Wolf 1970. Dominance and the niche in ecological systems. *Science* 167: 131-139.
- Morales, M.B., C. Alonso, J.A. Alonso & E.M.S. Martín 2000. Migration patterns in male great bustard (*Otis tarda*). *The Auk* 117: 493-498.
- Morgan, R.H & L. Siefferman 2014. Interspecific Competition Influences Fitness Benefits of Assortative Mating for Territorial Aggression in Eastern Bluebirds (*Sialia sialis*). *Plos One* 9: 1-5.
- Muñoz-Fuentes, V., C. Vila, A.J. Green, J.J. Negro & M.D. Sorenson 2007. Hybridization between white-headed ducks and introduced ruddy ducks in Spain. *Mol Ecol* 16: 629-638.
- Murray, B.G. Jr 1971. The ecological consequences of interspecific territorial behaviour in birds. *Ecology* 52: 414-423.
- Murray, B.G. Jr 1981. The origins of adaptive interspecific territorialism. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 56: 1-22.

- Murray, B.G. Jr 1988. Interspecific territoriality in *Acrocephalus*: a critical review. *Ornis Scandinavica* 19: 309-313.
- Nelder, J.A. & R.W.M. Wedderburn 1972. Generalized Linear Models. *Journal of the Royal Statistical Society. Series A (General)* 135: 370-384.
- Newton, I. 1998. Population limitation in birds. Academic Press Inc. San Diego, CA.
- Nishikawa, K.C. 1987. Interspecific aggressive behaviour in salamanders: species-specific interference or misidentification? *Animal Behaviour* 35: 263-270.
- Nomakuchi, S. & K. Higashi 1996. Competitive habitat utilization in the damselfly, *Mnais nawai* (Zygoptera: Calopterygidae) coexisting with a related species, *Mnais pruinosa*. *Researches on Population Ecology* 38: 41-50.
- Peiman, K.S. & B.W. Robinson 2010. Ecology and evolution of resource-related heterospecific aggression. *The Quarterly review of biology* 85: 133-158.
- Pianka, E.R. 2000. Evolutionary ecology. Benjamin-Cummings.
- Pitelka, F.A. 1942. Territoriality and related problems in North American humming birds. *The Condor* 44: 189-204.
- Pitelka, F.A. 1951. Breeding seasons of hummingbirds near Santa Barbara, California. *The Condor* 53: 198-201.
- Pitelka, F.A. 1959. Numbers, breeding schedule, and territoriality in Pectoral Sandpipers of northern Alaska. *The Condor* 61: 233-264.
- Pizo, M.A. & D.W.R. Silva 2001. The dawn lek of the Swallow-tailed Hummingbird. *Wilson Bulletin* 113: 388-397.
- Pizo, M.A. 2012. Lek Behavior of the Plovercrest (*Stephanoxis lalandi*, Trochilidae). *The Wilson Journal of Ornithology* 124: 106-112.
- Powers, D.R. 1987. Effects of variation in food quality on the breeding territoriality of the male Anna's hummingbird?. *The Condor* 89: 103-111.
- Powers, D.R. & T.M. Conley 1994. Field metabolic rate and food consumption of two sympatric hummingbird species in southeastern Arizona. *The Condor* 96: 141-150.
- Powers, D.R. & T. McKee 1994. The effect of food availability on time and energy expenditures of territorial and non-territorial hummingbirds. *The Condor* 96: 1064-1075.
- Preston, F. W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology* 29: 254-283.
- Rand, A.S. 1967. The adaptive significance of territoriality in Iguanid lizards. Pp. 106-115 in *Lizard ecology* (W. W. Milstead, Ed.). Columbia, Univ. Missouri Press.
- Ramjohn, C.L., F.B. Luca, F.E. Hayes, S.T. Ballah, N.C. Johnson & K.M. Garcia 2003. Lek mating behavior of the Sooty-capped Hermit (*Phaethornis augusti*) in the Paria Peninsula of Venezuela. *Journal of Field Ornithology* 74: 205-209.
- Reed, T.M. 1982. Interspecific territoriality in the chaffinch and great tit on islands and the mainland of Scotland: playback and removal experiments. *Animal Behaviour* 30: 171-181.
- Reitz, S.R. & J.T. Trumble 2002. Competitive displacement among insects and arachnids. *Annual Reviews Entomology* 47: 435-465.
- Robinson, S.K. & J. Terborgh 1995. Interspecific aggression and habitat selection by Amazonian birds. *Journal of Animal Ecology* 64: 1-11.
- Roberts, R. 1988. *Introducción al Turbo Basic*. McGraw W-Hill/Interamericana de España S.A, Madrid, España.

- Sandlin, E.A. 2000. Cue use affects resource subdivision among three coexisting hummingbird species. *Behavioral Ecology* 11: 550-559.
- Santoro, C. (1995) Late Prehistoric regional interaction and social change in a coastal valley of northern Chile. Ph.D. dissertation, University of Pittsburgh.
- Schuchmann, K.L. 1999. Family Trochilidae (Hummingbirds) in del Hoyo, J., Elliott, A., & Sargatal, J., eds. *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 5. Lynx Edicions, Barcelona.
- Schoener, T.W. 1983. Field Experiments on Interspecific Competition. *The American Naturalist* 122: 240-285.
- Sebastián-González, E., J.A. Sánchez-Zapata, F. Botella & O. Ovaskainen 2010. Testing the heterospecific attraction hypothesis with time-series data on species co-occurrence. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 277: 2983-2990.
- Skutch, A.F. 1961. Life history of the White-crested Coquette Hummingbird. *Wilson Bulletin* 73: 5-10.
- Singer, F. 1989. Interspecific aggression in *Leucorrhinia* dragonflies: a frequency-dependent discrimination threshold hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25: 421-427.
- Smith, R.H. & R. Sibly 1985. Behavioural ecology and population dynamics: towards a synthesis. In: *Behavioral ecology: ecological consequences of adaptive behaviour* (Sibly RM, Smith RH eds) Oxford Blackwell 577-594.
- Snow, D.W. 1978. The nest as a factor determining clutch-size in tropical birds. *Journal of Ornithology* 19: 227-230.
- Sorjonen, J. 1986. Mixed singing and interspecific territoriality: consequences of secondary contact of two ecologically and morphologically similar nightingale species in Europe. *Ornis Scandinavica* 17: 53-67.
- SPSS Inc. Released 2007. SPSS for Windows, Version 16.0. Chicago, SPSS Inc
- Steeves, T.E., R.F. Maloney, M.L. Hale, J.M. Tylanakis & N.J. Gemmell 2010. Genetic analyses reveal hybridization but no hybrid swarm in one of the world's rarest birds. *Molecular Ecology* 19: 5090-5100.
- Stiles, F.G. 1973. Food supply and the annual cycle of the Anna hummingbird. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 97: 1-109.
- Stiles, F.G. 1981. Geographical aspects of Bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, vol.68, p. 323-351.
- Stiles, F.G. 1982. Aggressive and courtship displays of the male Anna's Hummingbird. *The Condor* 84: 208-225.
- Strayer, D.L., V.T. Eviner, J.M. Jeschke & M.L. Pace 2006. Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 645-651.
- Sutherland, W.J. 1996. *From individual behaviour to population ecology*. Oxford: Blackwell.
- Tamm, S. 1985. Breeding territory quality and agonistic behavior: effects of energy availability and intruder pressure in hummingbirds. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 16: 203-207.
- Temeles, E.J. & W.J. Kress 2010. Mate choice and mate competition by tropical hummingbird at a floral resource. *Proceedings Biological Science* 22: 1607-1613.

- Temeles, E.J., R.S. Goldman & A.U. Kudla 2005. Foraging and territory economics of sexually dimorphic purple-throated caribs (*Eulampis jugularis*) on three *Heliconia* morphs. *The Auk* 122: 187-204.
- Thery, M. 1992. The evolution of leks through female choice: differential clustering and space utilization in six tympanic manakins. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30: 527-237.
- Tynkynen, K.J., Kotiahos, M.L., Ki & J. Suhonen 2006. Interspecific territoriality in *Calopteryx* damselflies: the role of secondary sexual characters. *Animal Behaviour* 71: 299-306.
- Valone T.J. & J.H. Brown 1995. Effects of competition, colonisation, and extinction on rodent species diversity. *Science* 267: 880-883.
- van Dongen, W.F.D., R.A. Vásquez & H. Winkler 2012. The use of microsatellite loci for accurate hybrid detection in a recent contact zone between an endangered and a recently-arrived hummingbird. *Journal of Ornithology* 153: 585-592.
- van Dongen, W.F.D., I. Lazzoni Traversaro, H. Winkler, R.A. Vásquez & C. Estades 2013. Reproductive interference and resource competition between an endangered and a recently-arrived hummingbird. *Biological Invasions* 15: 1155-1168.
- Van Noordwijk, M.A. & C.P. Van Schaik 1999. The effects of dominance rank and group size on female lifetime reproductive success in wild long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Primates* 40: 105-130.
- Vogel, L.S. & J.H.K. Pechmann 2010. Response of Fowler's toad (*Anaxyrus fowleri*) to competition and hydroperiod in the presence of the invasive coastal plain toad (*Incilius nebulifer*). *Journal of Herpetology* 44: 382-389.
- Volterra, V. 1931. Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together. In: Chapman RN (ed) *Animal ecology*. McGraw-Hill, pp 409-448.
- Wangersky, P.J. 1978. Lotka-Volterra population models 1978. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9: 189-218.
- Webb, C.O., D.D. Ackerly, M.A. McPeck & M.J. Donoghue 2002. Phylogenies and community ecology. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 33: 475-505.
- Wegge, P. & J. Rolstad 1986. Size and spacing of capercaillie leks in relation to social behavior and habitat. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19: 401-408.
- Wiley, R. 1991. Lekking in birds and mammals: behavioral and evolutionary issues. *Advances in the Study of Behavior* 20: 201-291.
- Wolf, L.L. 1969. Female territoriality in a tropical hummingbird. *The Auk* 86: 490-504.
- Wolf, L.L. 1978. Aggressive Social Organization in Nectarivorous Birds. *The American Zoologist* 18: 765-778.
- Wolf, L.L. & F.R. Hainsworth 1971. Time and energy budgets of territorial hummingbirds. *Ecology* 52: 980-988.
- Wolf, L.L. & F.G. Stiles 1970. Evolution of pair cooperation in a tropical hummingbird. *Evolution* 24: 759-773.
- Zavala et al. 2006. Modelos espacialmente explícitos. *Ecosistemas* 15: 88-99.

## ANEXO I

### Sitios de estudio

Los sitios de estudio se encuentran en los valles del desierto de Atacama en el Norte de Chile en la XV Región de Arica y Parinacota. El bioclima presente en esta zona corresponde al Tropical hiper desértico, situación que comprende las áreas bajas costeras e interiores del Norte de Chile entre el límite con Perú y los 27° S, con influencia del termotipo tropical (Luebert & Pliscoff 2006).

Los diferentes estudios se llevaron a cabo en los valles de Azapa (18°32'S, 70°10'O), Camarones (19°01'S, 69°52'O) y Vitor, (localidades de Chaca 18°49'S, 70°08'O) (Figura 1).

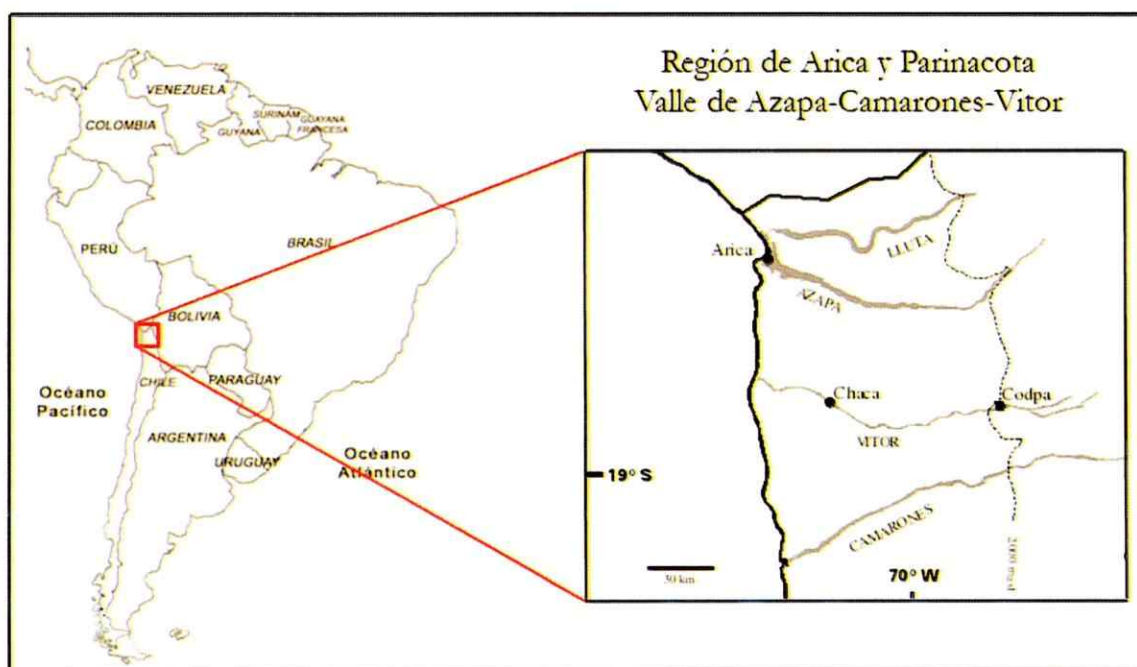


Figura 1 Mapa general de la ubicación de los valles de estudios en la región de Arica y Parinacota.

### Valle de Azapa (18°32'S, 70°10'O).

Se inicia a 3 km de la ciudad Arica, asociado a la cuenca del río San José. La casi total ausencia de agua en el curso de este río (canalizado en gran parte de su extensión) ha contribuido al deterioro de la vegetación nativa. La continua expansión de la actividad agrícola de este valle ha reemplazado la vegetación nativa por cultivos agrícolas, con dominancia de plantaciones de olivos y tomate (Santoro 1995; Estades et al. 2007).

En el valle quedan muy pocos parches de vegetación nativa, la que incluye especies características de los valles desérticos del norte de Chile como *Tessaria absinthioides* (brea), *Distichlis spicata* (grama salada), *Pluchea chingoyo* (chilca), *Tecoma fulva* (chuve), *Geoffroea decorticans* (chañar) y *Trixis cacalioides* (visa-visa), entre otras.

### Pampa Gobernador.

El sitio tiene un área de aproximadamente 7 ha y presenta evidentes intervenciones antrópicas las que incluyen: depósito de basura, algunos cultivos esporádicos, presencia de ganado y perros y la corta de vegetación nativa. Esto ha resultado en una estructura vegetacional deteriorada y fragmentada. Sin embargo, el sitio alberga algunas especies de plantas nativas de ribera y otras características de los valles desérticos del Norte de Chile como *Acacia macracantha* (yaro), *Tessaria absinthioides* (brea), *Pluchea chingoyo* (chilca), *Tecoma fulva* (chuve), *Geoffroea decorticans* (chañar) y *Trixis cacalioides*, (visa-visa), entre otras.

El sitio se encuentra en la cercanía (450 metros aprox.) de la parcela agrícola Santa Helena donde se hizo el monitoreo de la nidificación del picaflor de Cora (véase Figura 2).

### *Santa Elena.*

Este lugar de nidificación corresponde a una parcela agrícola de 2,8 ha aprox. llamada "Santa Helena" (parcela 14 en el sector Pan de Azúcar; km 39 del Valle de Azapa; Figura 2); constituida principalmente por arboles de olivos, limones, naranjas, paltos y zonas abiertas de cultivos de hortalizas como tomates, zapallitos italianos, berenjenas, porotos verdes y pimientos.

Durante la temporada de nidificación las hembras tienen recursos florales ofrecidos por dichas plantas, y también por plantas herbáceas como la papilla (*Pitraea cuneato-ovata*) y las flores de las hortalizas y tienen a disposición muchos mosquitos para alimentar los pollos.

### *Parcela #45.*

Las observaciones conductuales y los experimentos de simulación del picaflor de Arica se llevaron a cabo en un pequeño lek en el Km 45 de este valle en un parcela agrícola caracterizada por árboles frutales, hortaliza y un pequeño parche de vegetación nativa dominado por chilca (*Pluchea chingoyo*) (Figura 3).

Región de Arica y Parinacota,  
Sitios de estudio - Valle de Azapa

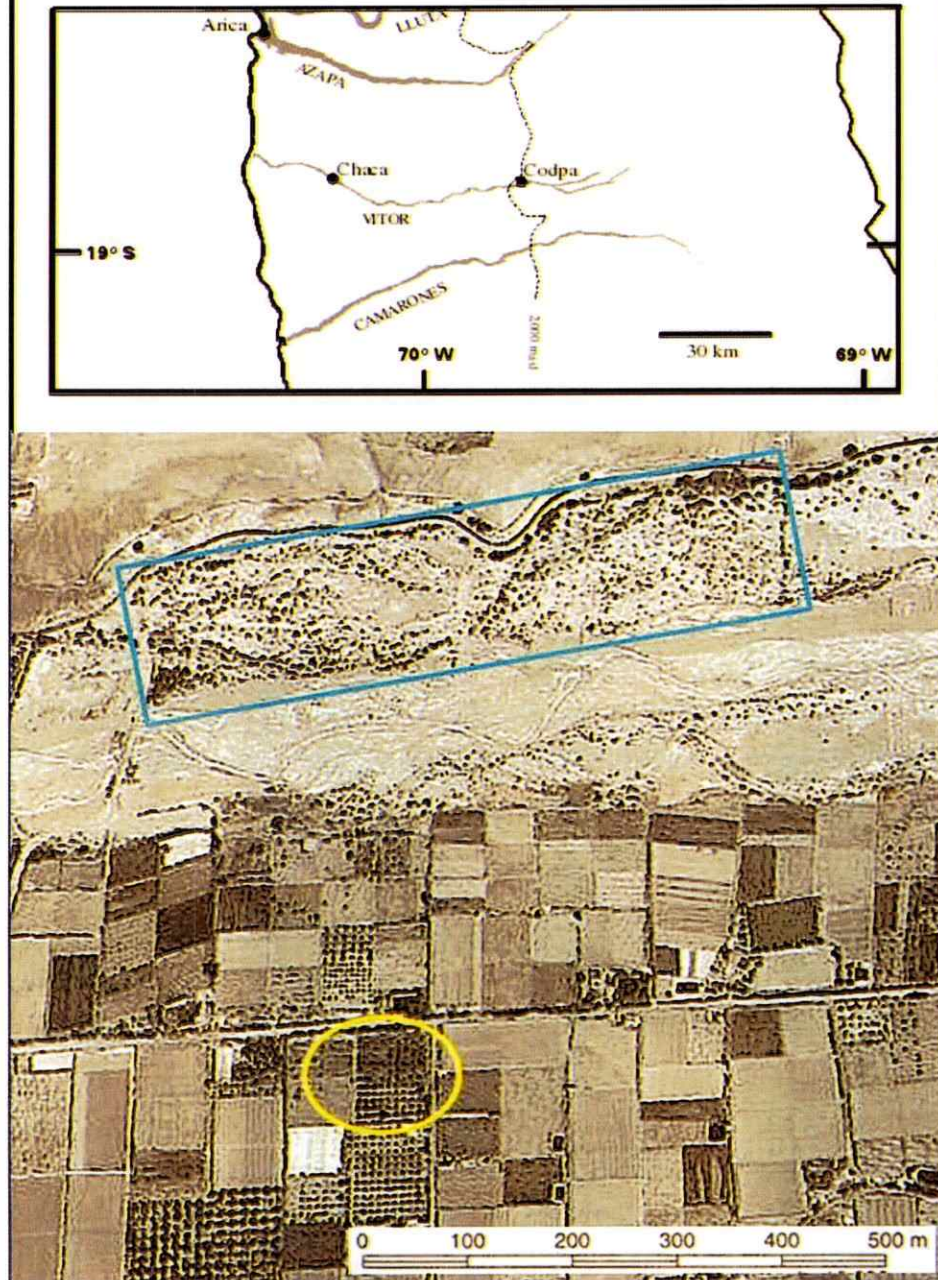


Figura 2. Foto aérea de los sitios de estudio en el valle de Azapa: en celeste (rectángulo) esta demarcada el área que constituye el del lek de machos de *T. cora* (Pampa Gobernador) en amarillo (círculo) la parcela “Santa Helena” sitio de nidificación.



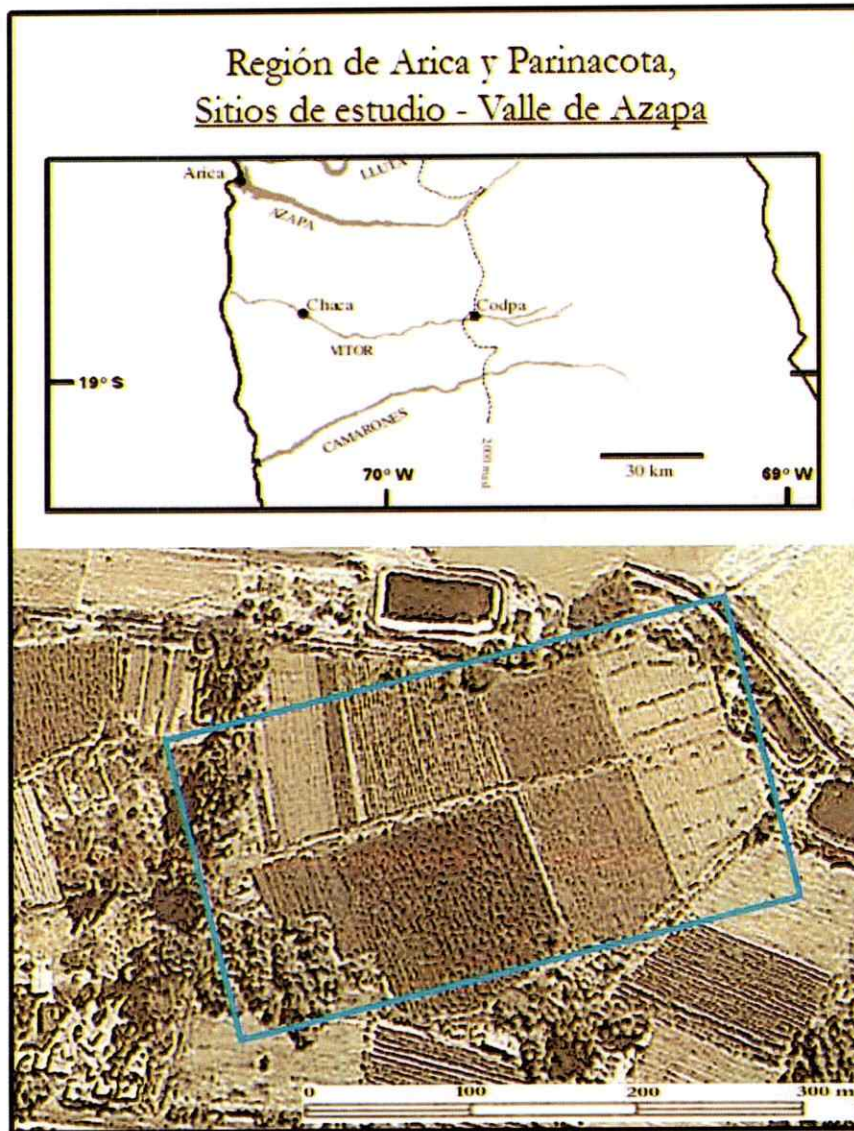


Figura 3. Foto aérea de la parcela #45, sitio de estudio en el valle de Azapa para *E. yarrellii*, el rectángulo delimita la zona de lek.

**Valle de Chaca** (18° 49'S-70° 08'O).

Valle ubicado 40 Km al sur de la ciudad de Arica, asociado a la cuenca del río Vitor. Este valle es la continuación de la quebrada de Codpa, y es irrigado por cursos de agua cordilleranos, desde el sector de Umirpa a 4500 m s.n.m. La disponibilidad de agua en este valle se rige por el fenómeno del invierno Boliviano (Gajardo 1994, Luebert & Pliscoff 2006).

En este ambiente se origina una formación vegetal denominada Matorral Ripario típica de quebradas y oasis, siendo la única formación de la región que no está protegida en áreas silvestres del territorio nacional. La vegetación nativa característica de esta zona está representada por algunos grupos aislados de árboles tales como *Geoffroea decorticans* (chañar), *Acacia macracantha* (yaro), *Schinus molle* (pimiento) *Prosopis tamarugo* (tamarugo), y algunos matorrales riparianos (Estades et al. 2007).

En la zona de Chaca existe un desarrollo agrícola menor que en Azapa lo que ha favorecido la mantención de algunos sitios con vegetación nativa. Además, lo anterior se asocia con una menor cantidad de pesticidas, los que, sin embargo, han ido aumentando en los últimos años, producto del alto precio de algunas hortalizas como los tomates (Estades et al. 2007).

Las observaciones conductuales y los experimentos de agresividad para los machos de picaflor de Arica se realizaron en este valle en dos sitios diferentes separados por aproximadamente 2,6 km (Figura 4).

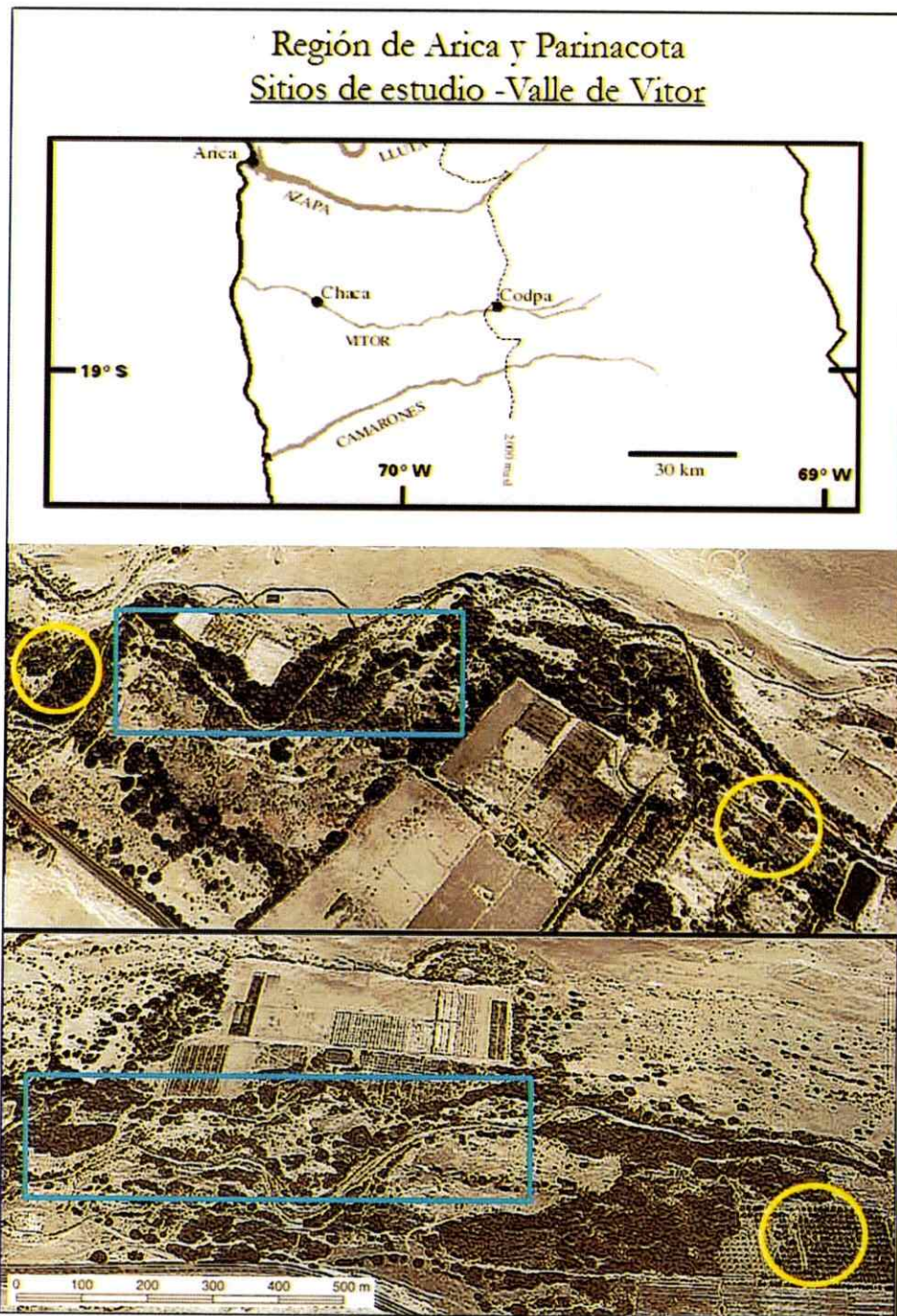


Figura 4. Foto aérea de los sitios de estudio el valle de Vitor - localidad Chaca en azul (rectángulos) esta demarcada la área de agregación de los machos de *E. yarrellii* y en amarillo (círculos) los sitios de nidificación identificado a lo largo de los años de estudios de esta especie (Estades & Aguirre en preparación).

## Valle de Camarones

Valle ubicado a 75 Km al sur de la ciudad de Arica asociado a la cuenca del río Camarones, que le da el nombre, caracterizado por la presencia de agua permanente en el río.

El desarrollo agrícola del este valle ha sido escaso, motivado especialmente por la mala calidad de sus suelos con altos niveles de salinidad, los pocos cultivos son principalmente de maíz, cebolla, ajo. Existe una superficie significativa de cultivos de alfalfa asociada a la presencia de área de pastoreo de ganado (Estades et al. 2007).

El valle está caracterizado por la presencia de matorral ribereño con *Prosopis tamarugo* (tamarugo) y *Prosopis alba* (algarrobo) como árboles dominantes (Gajardo 1994).

Los datos de nidificaciones del picaflor de Arica que se recolectaron durante las diferentes visitas a este valle se encuentran en dos zonas: la primera en localidad Taltape (sector medio-alto del valle) y la segunda en Cuya (sector bajo del valle) (Figura 5).

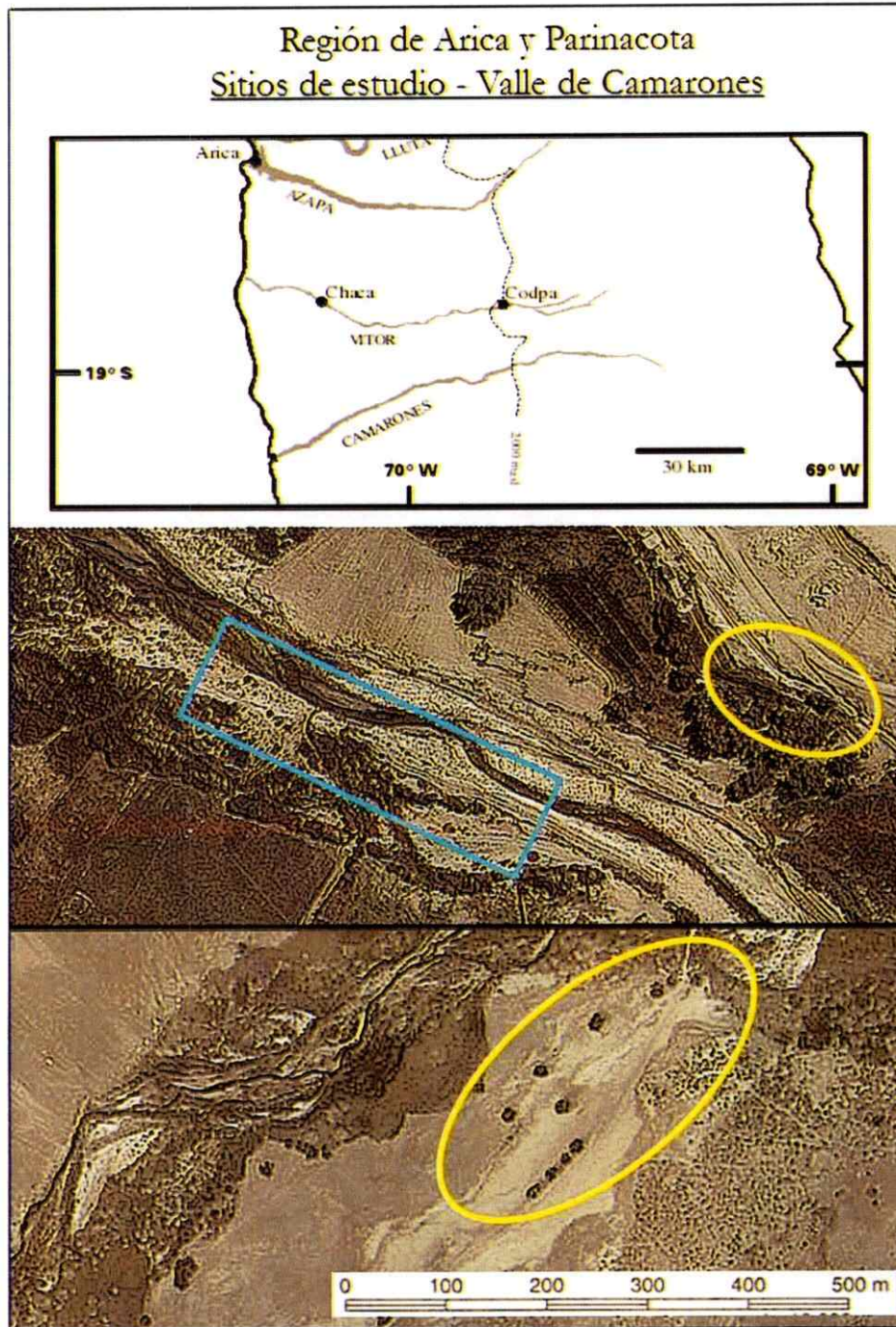


Figura 5. Foto aérea de los sitios de nidificaciones de *E. yarrellii* (los óvalos color amarillos) encontrados en el valle de Camarones, en la zona de Taltape se pudo identificar un lek de machos (el rectángulo azul).

## ANEXO II

### Diagramas de territorios de machos de *Eulidia yarrellii* y *Thaumastura cora*.

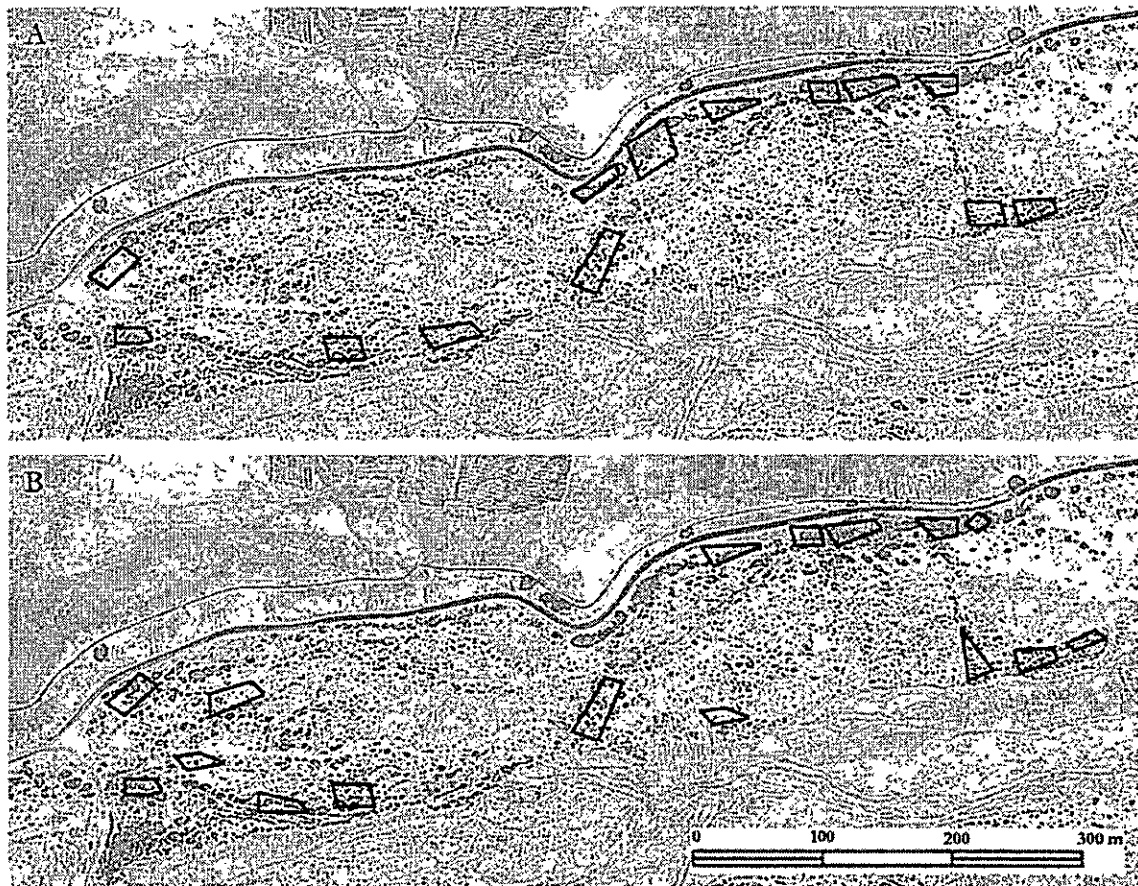


Figura 1. Vista aérea de los territorios de *T. cora* (delimitados en negro) en el predio Pampa del Gobernador (valle de Azapa, 18° 34' S; 69° 59' O) en la primavera 2012 (A) y en la primavera 2013 (B). Las líneas negras conectan los sitios de percha principal ocupados por el macho residente en el territorio. La zona delimitada es defendida activamente por los machos.

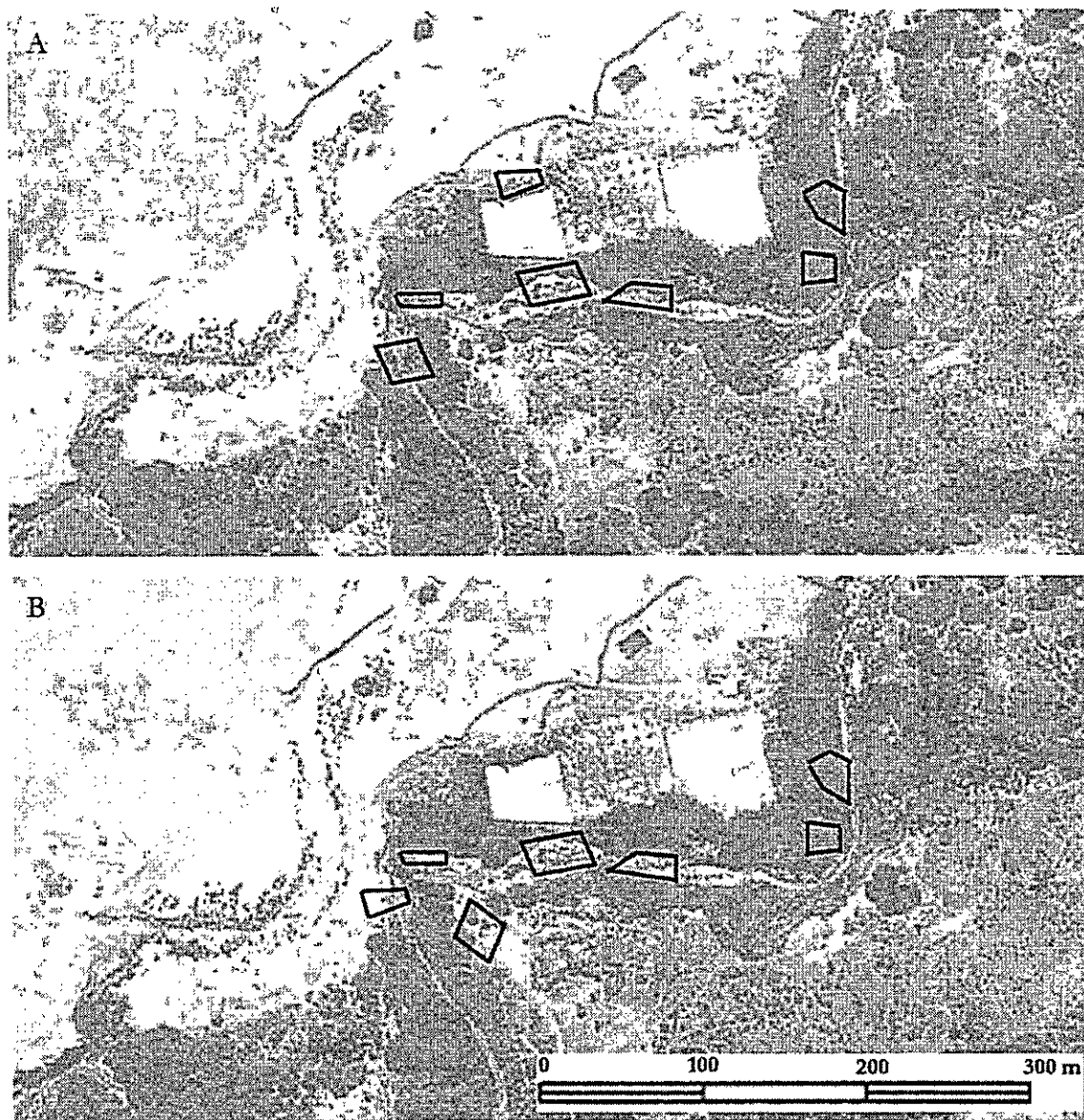


Figura 2. Vista aérea de los territorios de *E. yarrellii* (delimitados en negro) en el valle de Vitor-localidad Chaca ( $18^{\circ} 48' S$ ;  $70^{\circ} 10' O$ ) primavera 2012 (A); primavera 2013 (B). Las líneas negras conectan los sitios de percha principal ocupados por el macho residente en el territorio, la zona delimitada es defendida activamente desde la intrusión de otros machos.

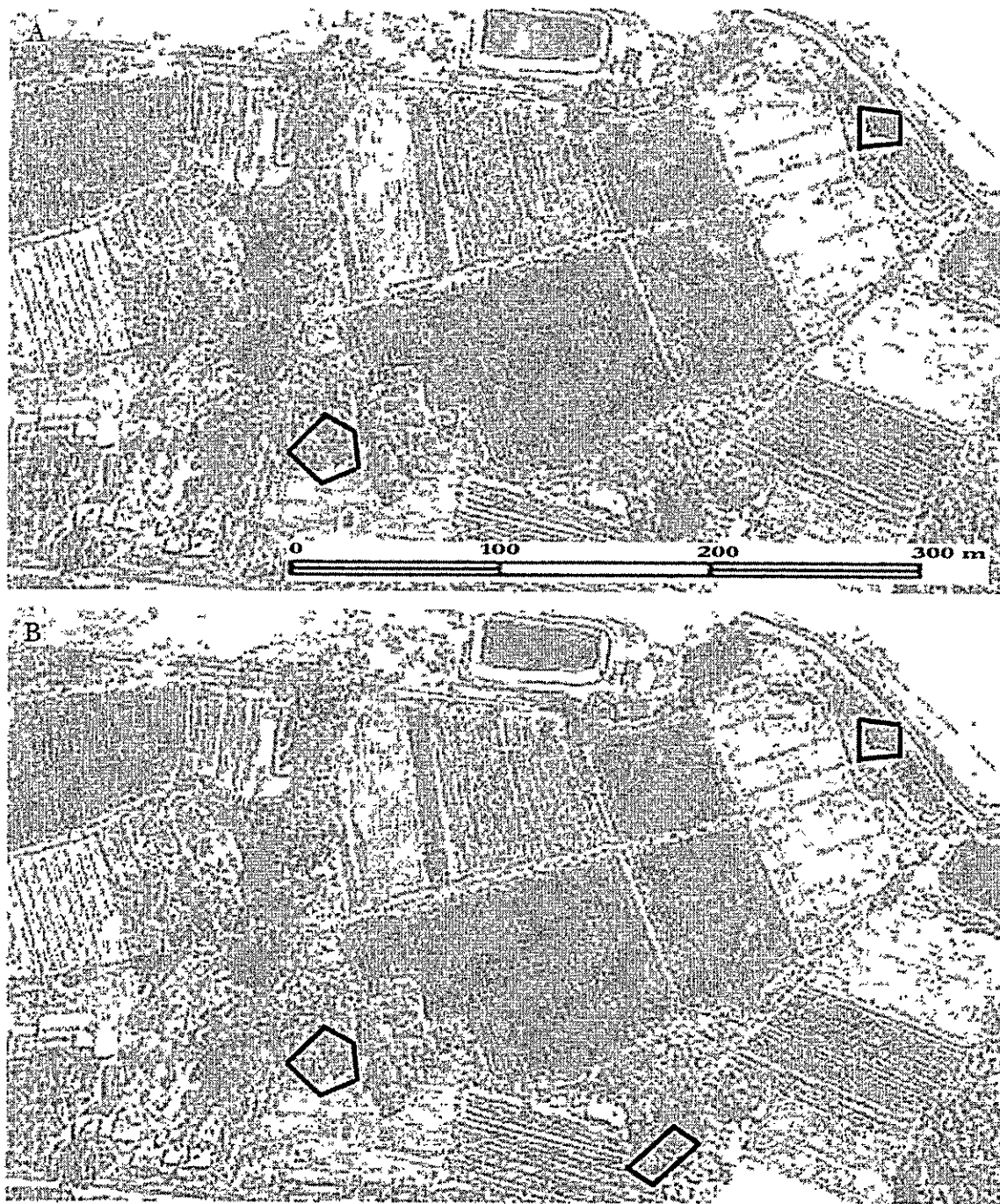


Figura 3. Vista aérea de los territorios de *E. yarellii* (delimitados en negro) en la Parcela #45, valle de Azapa ( $18^{\circ} 34' S$ ;  $69^{\circ} 56' O$ ) en la primavera 2012 (A); en la primavera 2013 (B). Las líneas negras conectan los sitios de percha principal ocupados por el macho residente en el territorio, la zona delimitada es defendida activamente desde la intrusión de otros machos.



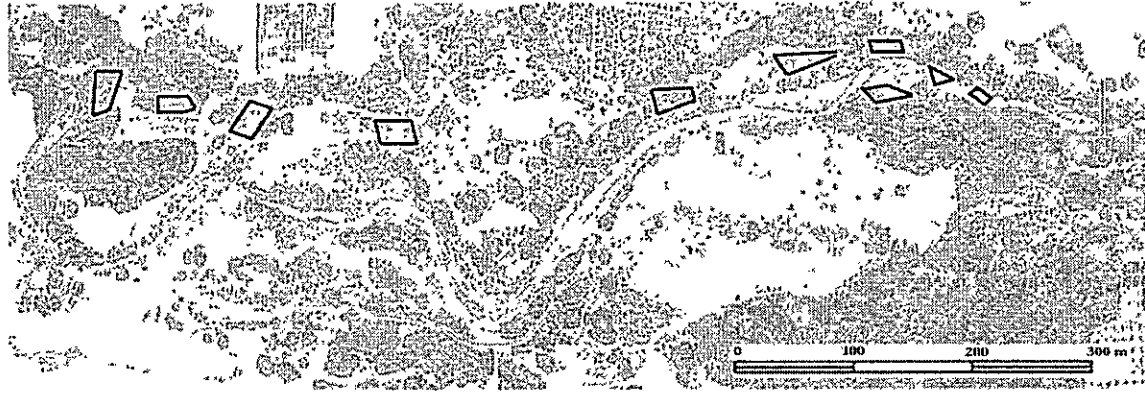


Figura 4. Vista aérea de los territorios de *E. yarrellii* (delimitados en negro) perteneciente a un lek descubierto en la primavera 2013; localidad Chaca-valle de Vitor ( $18^{\circ} 49'S$ ;  $70^{\circ} 8' O$ ). Las líneas negras conectan los sitios de percha principal ocupados por el macho residente en el territorio, la zona delimitada es defendida activamente desde la intrusión de otros machos.

## ANEXO III

### Duración período nidificación de picaflores en ambientes tropicales y templados.

Especie	ambiente	Lugar estudio	período nidificación	meses	Fuente
Black-chinned Hummingbird ( <i>Archilochus alexandri</i> )	Templado	USA occidental	abril-agosto	5	Stiles (1973)
Anna's hummingbirds ( <i>Calypte anna</i> )	Templado	California	diciembre-mitad junio	6,5	Pitelka (1951)
Costa's hummingbird ( <i>Calypte costae</i> )	Templado	California	mitad abril-mitad junio	3	Pitelka (1951)
Allen hummingbirds ( <i>Selaphorus satin</i> )	Templado	California	febrero-principio de junio	4	Pitelka (1951)
Black-chinned ( <i>Archilocus alexander</i> )	Templado	California	mitad abril-final junio	2,5	Pitelka (1951)
Violet-crowned Hummingbird ( <i>Amazilia violiceps</i> )	Templado	USA occidental	abril-agosto	5	Arizmendi et al. (2010)
Violet-chested hummingbird ( <i>Sternoclyta cyanopectu</i> )	Tropical	Venezuela	marzo-julio	5	Fierro-Calderón & Martin (2007)
Blue-tailed Emeralds ( <i>Chlorostilbon mellisugus</i> )	Tropical	Venezuela	agosto-enero	6	Thomas (1994)
Green-fronted lancebill ( <i>Doryfera ludovicae</i> )	Tropical	Ecuador	agosto-marzo	8	Greeney et al. (2006)
Estrella esmeraldiña ( <i>Chaetocercus berlepschi</i> )	Tropical	Ecuador	octubre-mayo	8	Juñña et al. (2010)
Long-tailed hermit ( <i>Phaethornis superciliosus</i> )	Tropical	Guyana, sur	enero-abril	4	Snow (1964)

Rufous-breasted hermit ( <i>Glaucis hirsuta</i> )	Tropical	Trinidad	primero 2 -3 meses temporada de lluvias	3	Snow (1964)
Swallow-tailed hummingbird ( <i>Eupetomena macroura</i> )	Tropical	Brasil (estado San Paolo)	octubre-julio	9,5	Oniki & WILLIS (2000)
Empress Brilliant ( <i>Heliodoxa imperatrix</i> )	Tropical	Colombia occidental	febrero-julio	6	Hilty & Brown (1986); Freeman & Arango (2012)
Vervain hummingbird ( <i>Mellisuga minima</i> )	Tropical	Haiti-Rep. Dominicana	diciembre- mitad agosto	8,5	Clark (2009)
Green Violetear ( <i>Colibri thalassinus</i> )	Tropical	Guatemala	septiembre- marzo	7	Hilty & Brown (1986)
Canivet's Emerald ( <i>Chlorostilbon canivetii</i> )	Tropical	Costa Rica	noviembre- abril	5	Stiles & Skutch (1989)
Berylline Hummingbird ( <i>Amazilia beryllina</i> )	Tropical	Mexico, Guatemala, El Salvador, Honduras	junio-octubre	5	Arizmendi et al. (2010)
Xantus's Hummingbird ( <i>Hylocharis xantusii</i> )	Tropical	Mexico	febrero- septiembre	8	Arizmendi et al. (2010)
Magnificent Hummingbird ( <i>Eugenes fulgens</i> )	Tropical	Mexico central	mayo-agosto	4	Howell & Webb (1995)
Black Inca ( <i>Coeligena prunellei</i> )	Tropical	Colombia	junio-octubre	5	Collar et al. (1992)
Streamertail ( <i>Trochilus polytmus</i> )	Tropical	Jamaica	todo el año con un peak en enero- mayo	12	Brokaw (2012)
Mexican Sheartail ( <i>Doricha eliza</i> )	Tropical	Yucatan	agosto-abril	9	Howell & Webb (1995)
White-bellied Emerald ( <i>Amazilia candida</i> )	Tropical	México oriental- Nicaragua	febrero – mayo	4	Arizmendi et al. (2013)
Mangrove Hummingbird ( <i>Amazilia</i>	Tropical	Costa Rica	octubre-	5	Luther (2009)

<i>bowcardi</i> )			febrero		
Azure-crowned Hummingbird ( <i>Amazilia cyanocephala</i> )	Tropical	Belize	febrero-julio	6	Arizmendi et al. (2013)
Long-tailed Hermit ( <i>Phaethornis superciliosus</i> )	Tropical	Costa Rica	diciembre-septiembre	9	Stiles (1992)

## REFERENCIAS

- Arizmendi, M.C., C. Rodríguez-Flores & C. Soberanes-González 2010. Violet-crowned Hummingbird (*Amazilia violiceps*), Neotropical Birds Online (T. S. Schulenberg, Editor). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; retrieved from Neotropical Birds Online:[http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p\\_p\\_spp=255896](http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p_p_spp=255896).
- Arizmendi, M.C., C. Rodríguez-Flores, C. Soberanes-González, & T. S. Schulenberg 2013. White-bellied Emerald (*Amazilia candida*), Neotropical Birds Online (T. S. Schulenberg, Editor). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; retrieved from Neotropical Birds Online: [http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p\\_p\\_spp=252571](http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p_p_spp=252571).
- Brokaw, J. 2012. Streamertail (*Trochilus polytmus*), Neotropical Birds Online (T. S. Schulenberg, Editor). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; retrieved from Neotropical Birds Online: [http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p\\_p\\_spp=251771](http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p_p_spp=251771)
- Clark, C.J. 2009. Vervain Hummingbird (*Mellisuga minima*), Neotropical Birds Online (T. S. Schulenberg, Editor). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; retrieved from Neotropical Birds Online: [http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p\\_p\\_spp=25694](http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p_p_spp=25694)
- Collar, N.J., L.P. Gonzaga, N. Krabbe, A. Madroño Nieto, L.G. Naranjo, T. A. Parker III, & D. C. Wege. 1992. Threatened birds of the Americas. The ICBP/IUCN Red Data Book. Third edition, part 2. International Council for Bird Preservation, Cambridge, United Kingdom.
- Fierro-Calderón, K. & T.E. Martin 2007. Reproductive biology of the Violet-Chested Hummingbird in Venezuela and comparisons with other tropical and temperate hummingbirds. *The Condor* 109: 680-685.
- Freeman, B.G. & J.A. Arango 2012. Notes on the nesting biology of the Empress Brilliant (*Heliodoxa imperatrix*) in western Colombia. *Boletín SAO*, 20: 67-71.
- Greeney, H.F., R.C. Dobbs, G.I. Diaz, S. Kerr & J.G. Hayhurst 2006. Breeding biology of the Green-fronted Lancebill (*Doryfera ludovicae*) in Eastern Ecuador. *Ornitol Neotrop* 17: 321-331.
- Hilty, S.L. & W.L. Brown 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.