

DINÁMICA ANUAL DE LA INTERACCIÓN COLIBRÍ-FLOR EN ECOSISTEMAS ALTOANDINOS

Aquiles Gutiérrez Z.¹, Sandra Victoria Rojas-Nossa¹, & F. Gary Stiles²

¹Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Ciudad Universitaria, AA.356884 Bogotá, Colombia. *E-mails:* eagutierrez@unal.edu.co & svrojasn@unal.edu.co

²Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Ciudad Universitaria, AA.7495 Bogotá, Colombia. *E-mail:* fgstiles@unal.edu.co

Abstract. – Annual dynamics of hummingbird-flower interactions in high Andean ecosystems. – We studied the relationship between the temporal distribution of reproduction, molt and population movements of hummingbirds and the patterns of energy available in the nectars of hummingbird-pollinated plants in high-Andean forest, ecotone and paramo. We identified the flower preferences of the hummingbirds by recording floral visits and analyzing pollen loads of captured birds. The community includes 13 hummingbird species; they are principal pollinators of 29 plants. We defined three hummingbird-flower subcommunities, according to overlaps in resources use. Flowers and calories available along the gradient were weakly correlated with the breeding or molting seasons at the level of the community, while within the subcommunities strong associations were found with the hummingbirds' energetic requirements. At this finer level, altitudinal migrations and morphological differentiation represent possible mechanisms for energetic maintenance of the community. This Andean community is more diverse, with more complex interactions, than in a similar system studied in Costa Rica. Nevertheless, each Andean hummingbird-plant subcommunity is represented there by at least one species; this suggests that the strong selective pressures on morphology, behavior and patterns of resources availability could be similar in different tropical high mountain hummingbird-flower communities.

Resumen. – Estudiamos durante un año la relación entre la distribución temporal de las épocas de reproducción, muda y movimientos poblacionales de colibríes con los patrones de oferta energética de las plantas visitadas por ellos en bosque altoandino, subpáramo y páramo. Identificamos las preferencias por recursos, registrando las visitas florales y analizando el polen transportado por las aves. La comunidad incluye 13 especies de colibríes, quienes son polinizadores principales de 29 plantas. Definimos tres subcomunidades colibrí-flor, de acuerdo a la afinidad en el uso de recursos. La oferta de flores y calorías se relacionó débilmente con las épocas de reproducción o muda de las especies a nivel de la comunidad, mientras que, al interior de las subcomunidades, se presentaron asociaciones fuertes con los requerimientos energéticos de los colibríes. A este nivel, se combinan migraciones altitudinales y diferenciación morfológica como posibles mecanismos para el mantenimiento energético de la comunidad. Tanto la diversidad como la complejidad de las interacciones son mayores en esta localidad andina que en un sistema de alta montaña en Costa Rica. No obstante, allí cada una de nuestras subcomunidades está representada por al menos una especie, lo cual sugiere que las presiones selectivas sobre la morfología, el comportamiento y los patrones de oferta de recursos, podrían ser similares en diferentes comunidades colibrí-flor en los ecosistemas tropicales de alta montaña. *Aceptado el 17 de Febrero de 2004.*

Key words: Hummingbirds, plant community, high-Andean birds, molt, reproduction, altitudinal migrations, energetic offer, resources selection.

INTRODUCCIÓN

La organización ecológica de las comunidades depende de los requerimientos energéticos específicos de las aves y del comportamiento inter- e intraespecífico de las especies. Los colibríes presentan ritmos estacionales de reproducción, muda y movimientos poblacionales (Stiles 1979, 1980 y 1985). Sin embargo no se han examinado estos parámetros en los Andes por arriba de 3000 m o cerca del ecuador terrestre. Varios trabajos realizados en Costa Rica sugieren que los movimientos poblacionales están relacionados con los patrones de floración en las plantas, pero nunca se estudiaron diferentes comunidades o gradientes ambientales al mismo tiempo (Wolf et. al. 1976, Feinsinger 1980, Stiles 1985).

Es difícil hacer generalizaciones a nivel regional, ya que el factor limitante en la organización de estas comunidades – la fenología de la floración en las plantas – presenta grandes variaciones de una comunidad a otra, debido a que la fenología de la floración en cada comunidad evolucionó como una unidad (Frankie et al. 1974, Stiles 1978): es decir, que los cambios ambientales y en la composición de especies generan patrones fenológicos particulares en diferentes localidades. En los Andes no se han documentado estos patrones en plantas polinizadas por aves, ni se ha evaluado su efecto en la dinámica de las comunidades de colibríes.

Debido a que los requerimientos energéticos de las poblaciones de colibríes son particularmente elevados en condiciones de alta montaña y dependen exclusivamente del néctar floral, se ha propuesto que la organización ecológica de estas comunidades se da entorno a un gradiente de eficiencia para explotar el mayor espectro de recursos florales, lo cual define el estado de las especies en la comunidad y puede definir rasgos importantes de las

poblaciones que la componen (Wolf et al. 1974).

Hemos sugerido que la variación morfológica entre los colibríes de pico recto (Trochilinae), puede ser uno de los factores importantes en el proceso de coexistencia y adaptación de las especies a ambientes de gran elevación (Gutiérrez & Rojas 2001). La interacción de los colibríes con los recursos de néctar y las características de los sistemas de polinización de las plantas en estos ecosistemas pueden haber jugado un papel importante en el éxito biológico de estas plantas y aves en condiciones ambientales adversas.

Monitoreamos la interacción colibrí-flor en un gradiente ambiental (altitudinal) en la región norte de los Andes en Colombia. Documentamos y relacionamos la distribución espacial y el ciclo anual de las poblaciones de colibríes con la fenología de la floración de las plantas visitadas y la oferta energética disponible para las aves. Identificamos y analizamos los patrones de selección de recursos florales en las aves, haciendo observaciones de campo y analizando las cargas de polen transportadas por los colibríes.

MÉTODOS

Realizamos este trabajo en el Santuario de Flora y Fauna Galeras (Colombia, Depto. Nariño, Mun. Pasto; 01°15'41.16"N, 77°26'28.73"W), entre 3300 y 3950 m. La precipitación promedio anual es de 784 mm, con picos máximos en Marzo-Abril y Octubre-Diciembre. La temperatura promedio oscila entre 10 y 15°C. Estudiamos la comunidad colibrí-flor en tres hábitat: bosque altoandino, subpáramo y páramo (Gutiérrez & Rojas 2001). Realizamos seis muestreos de 10 días consecutivos en cada hábitat a intervalos de 30 días, entre Junio de 1999 y Julio de 2000. Tomamos muestras botánicas para la identificación y caracterización morfológica de las

TABLA 1. Abundancia relativa, estatus en la comunidad y características morfológicas de los colibríes del volcán Galeras (3300–3950 m) en Colombia.

Especies	Estatus ¹	Abundancia relativa ²			Peso (g)	Longitud del culmen (mm)	Número de capturas
		Bosque altoandino	Subpáramo	Páramo			
<i>Eriocnemis mosquera</i>	Re	A	A	E	6,0	23,2	101
<i>Eriocnemis derbyi</i>	Re	A	–	–	5,2	23,8	50
<i>Chalcostigma herrani</i>	Re	E	A	A	5,6	17,1	31
<i>Metallura tyrianthina</i>	Re	C	E	–	3,6	15,0	53
<i>Rampbomicron microrhynchum</i>	Re	E	E	B	3,6	12,8	20
<i>Pterophanes cyanopterus</i>	Re	E	A	C	10,0	37,2	9
<i>Aglaeactis cupripennis</i>	Re	C	C	B	8,2	23,7	10
<i>Coeligena lutetiae</i>	Re	C	B	–	7,5	39,1	14
<i>Ensifera ensifera</i>	Nr	E	–	–	10,7	86,3	3
<i>Lafresnaya lafresnayi</i>	Re	C	B	–	5,6	33,5	9
<i>Colibri coruscans</i>	In	–	B	–	5,5	28,7	2
<i>Acestrura mulsant</i>	In	–	B	–	3,4	25,2	1
<i>Lesbia victoriae</i>	In	–	B	–	5,1	11,3	2

¹Re = residente, Nr = regular en época no reproductiva, In = Incidental.

²A = Abundante, C = Común, E = Escaso, B = Raro.

flores, y muestras de polen para elaborar una colección palinológica de referencia (Amaya 1991). Para estimar la oferta energética disponible para colibríes, en cada muestreo, contamos las flores disponibles en una banda de 10 m de ancho a lo largo de tres transectos de 1 km (uno en cada hábitat). Caracterizamos la producción diaria de néctar de cada especie y calculamos su valor calórico (Wolf *et al.* 1976, Bolten *et al.* 1979). Realizamos censos visuales de los colibríes a lo largo de cada transecto. Hicimos capturas con 10 redes de niebla, acumulando un esfuerzo total de 5400 h-red (300 h-red en cada uno de los seis muestreos por cada hábitat), con el fin de caracterizar morfológicamente cada especie de colibrí y documentar los cambios en su ciclo anual y abundancia. Para determinar su dieta, realizamos observaciones en campo y tomamos muestras del polen que las aves capturadas transportaban en su cuerpo. Usamos el índice de correlación de rangos de Spearman (r_s) (Zar 1996) para evaluar el grado de asociación

entre variables, y el análisis de componentes principales (Principal component analysis – PCA) para detectar el grado de sobreposición en el uso de recursos (néctar y polinizadores). Usamos el programa Statgraphics Plus 2.1 para todos los análisis.

RESULTADOS

La comunidad colibrí-flor está compuesta por 13 especies de colibríes, de ellas 9 conforman la comunidad nuclear (Tabla 1). En conjunto visitan flores de 42 especies de plantas y al menos 29 son polinizadas principalmente por ellas, ya que su polen presentó frecuencias altas de aparición en 251 cargas de polen analizadas. Los grupos de plantas importantes fueron las Ericaceae (arbustos), las Bromeliaceae (epifitas) y un árbol (Loranthaceae). El bosque altoandino presentó el mayor número de plantas visitadas, pero el mayor número de especies de colibríes se encontró en el subpáramo.

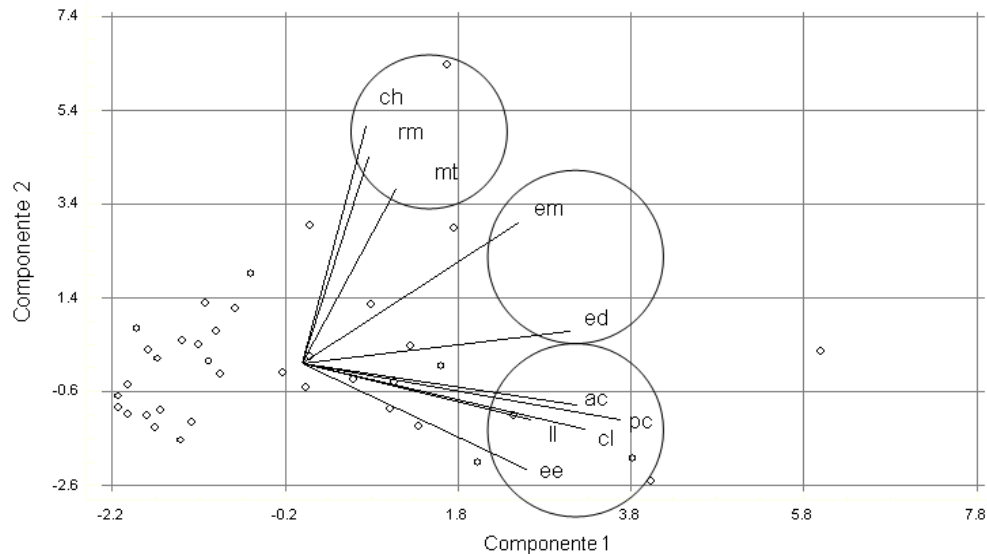


FIG. 1. Análisis de componentes principales para la frecuencia de aparición de polen de plantas en 10 especies de colibríes. Las especies de la comunidad fueron agrupadas en tres subcomunidades que reflejan las características intrínsecas de la interacción entre los miembros de la comunidad. Dos componentes con valores propios = 1, explican el 64,3% de la variabilidad de los datos. Significado de los símbolos: ch = *Chalcostigma berrani*, rm = *Rampbomicron microrhynchum*, mt = *Metallura tyrianthina*, em = *Eriocnemis mosquera*, ed = *Eriocnemis derbyi*, ac = *Agleaectis cupripennis*, ll = *Lafresnaya lafresnayi*, cl = *Coeligena lutetiae*, pc = *Pterophanes cyanopterus*, ee = *Ensifera ensifera*.

Las especies de colibríes presentaron preferencias marcadas hacia especies determinadas de plantas. Algunas características de las flores como la morfología de la corola o el rendimiento energético del néctar son importantes en la elección de las plantas, ya que afectan la eficiencia de extracción del néctar (observ. pers.).

De acuerdo a las preferencias por recursos florales (según el polen transportado) como criterio de organización ecológica, agrupamos las especies en tres subcomunidades colibrí-flor que explotan recursos comunes en forma similar (tanto flores en los colibríes, como vectores de polen en las plantas) (Fig. 1). Primero, hay una subcomunidad de picos y corolas cortos (menores de 17 mm): son colibríes de tamaño pequeño y patas fuertes, quienes visitan plantas de los géneros *Gaultheria*, *Dite-*

rigma y *Vaccinium* (Ericaceae) o *Brachyotum* (Melastomataceae), con flores de bajo rendimiento energético. Muchas de las plantas visitadas como *Epeletia* (Asteraceae) son polinizadas por insectos. Estos colibríes defendieron territorios de alimentación y con frecuencia se percharon al visitar las flores. Luego, hay una subcomunidad de picos y corola con tamaños medios (22–24 mm): agrupa a dos especies de colibríes del género *Eriocnemis* y plantas comunes de los géneros *Macleania* (Ericaceae), *Barnadesia* (Asteraceae), y *Desfontainea* (Desfontainaceae). Estas aves visitaron y polinizaron el mayor número de plantas, y defendieron territorios de alimentación en más del 50% del total de flores visitadas. Finalmente, reconocemos una subcomunidad de colibríes de pico largo y tallas grandes, quienes se alimentan de pocas especies de

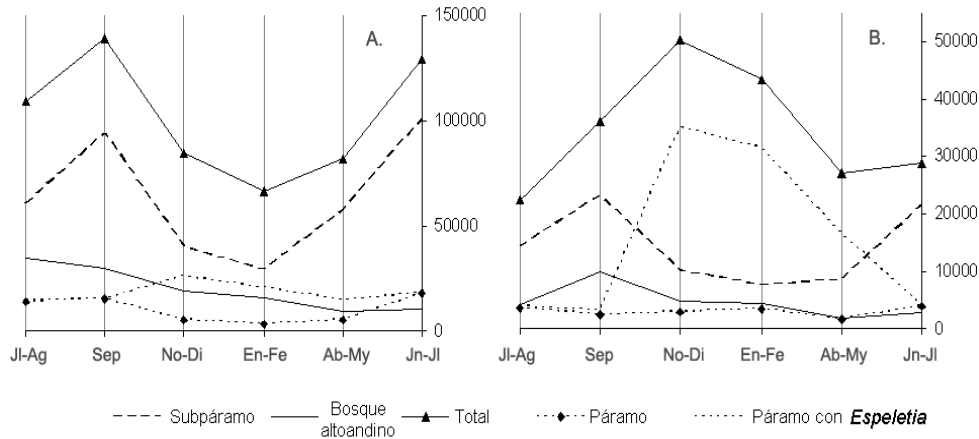


FIG. 2. Oferta de recursos para la comunidad de colibríes en los hábitat. A) Calorías por hectárea; B) Número de flores por hectárea.

plantas con flores largas y altos rendimientos energéticos. Las diferencias inter-específicas en la longitud y curvatura del pico de los colibríes de esta subcomunidad son importantes para disminuir la competencia por el néctar. En ella, encontramos a *Lafresnaya lafresnayi*, el único colibrí de pico curvo, y *Ensifera ensifera* con el pico muy largo y procurvado (mayor a 100 mm). Todos siguen rutas de forrajeo como estrategia de alimentación, excepto *Aglaeactis cupripennis*, el cual mostró un comportamiento territorial muy ocasional. Las plantas importantes son de los géneros *Fuchsia* (Onagraceae), *Siphocampylus* (Campanulaceae), *Tristerix* (Loranthaceae) y *Puya* (Bromeliaceae).

A nivel comunitario, la mayor oferta energética para las aves se presentó en el subpáramo, seguido del bosque altoandino (Fig. 2A). En el páramo, la oferta fue relativamente baja y constante durante todo el año con un incremento en Noviembre debido a la floración de *Espeletia* (Fig. 2B). La floración en el páramo se relacionó positivamente con las lluvias ($r_s = 0,89$); por el contrario, la oferta energética en otros hábitat tuvo tendencia a relacionarse negativamente con las lluvias ($r_s = -0,66$ ns).

Entre los colibríes de las subcomunidades pico-corola pequeños y medios, se presentaron altos niveles de competencia por los recursos florales. A este nivel, diferencias en la distribución espacial de la abundancia y migraciones altitudinales son factores que hacen posible su coexistencia (Fig. 3). *Chalcostigma herrani* se distribuye más densamente en el páramo y subpáramo, mientras que *Metallura tyrianthina* y *Ramphomicron microrhynchum* son abundantes en el bosque altoandino, donde esta última especie fue más frecuente en el dosel. La población de *Eriocnemis mosquera* fue la más abundante y con la mayor flexibilidad espacial. El mantenimiento energético de esta población dependió de movimientos entre el bosque altoandino y el subpáramo (Fig. 3), asociados con la floración de plantas como *Guzmania candelabrum* ($r_s = 0,86$) y *Vaccinium floribundum* ($r_s = 0,76$), y el total de flores por hectárea visitadas por la especie en el bosque ($r_s = 0,84$); en el subpáramo, se relacionó con la oferta floral de *Desfontainea spinosa* ($r_s = 1,0$). El periodo de migración de *E. mosquera* hacia las partes altas del volcán hizo posible un flujo de individuos

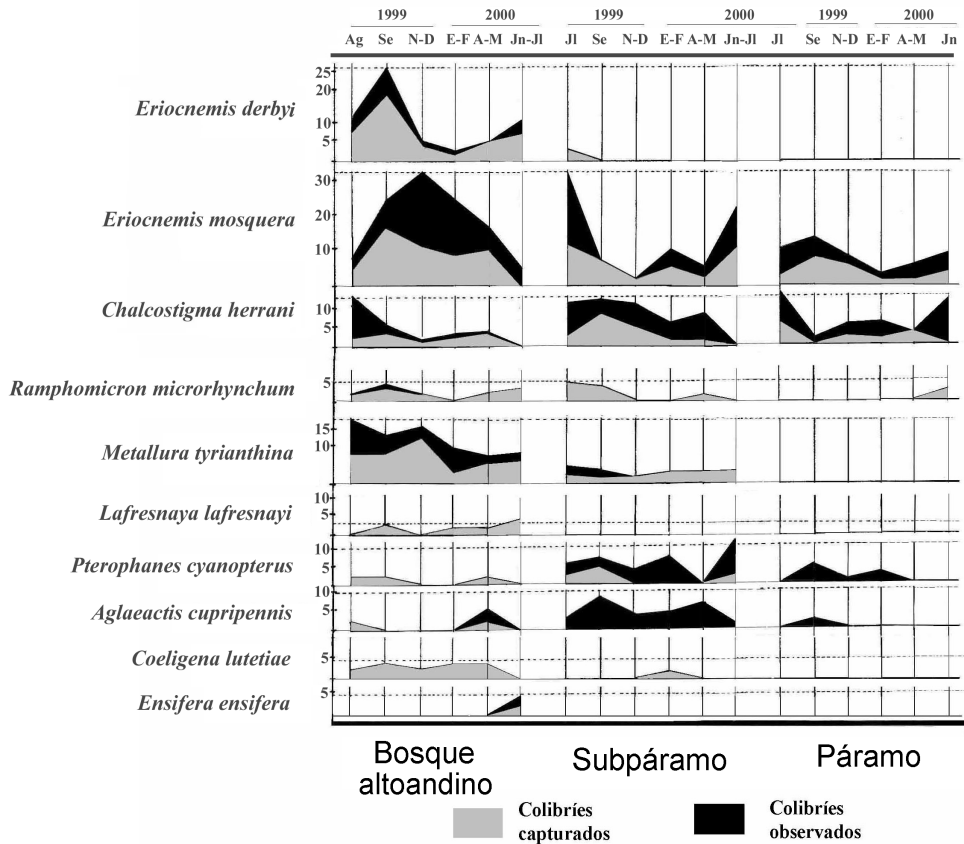


FIG. 3. Número de colibríes capturados y observados en los hábitat estudiados a lo largo de un año.

de *E. derbyi* desde otros ecosistemas hacia el bosque, coincidiendo con la floración de *Barnadesia spinosa* ($r_s = 0,76$) y *Guzmania* sp. ($r_s = 0,76$). El desplazamiento de la población de *C. herrani* hacia el páramo entre Junio y Agosto también coincidió con la invasión de *E. mosquera* al subpáramo (Fig. 3). La mayoría de los colibríes de pico largo y talla grande son más frecuentes en el bosque, en donde la llegada de *E. ensifera* esta asociada con la floración de *Passiflora mixta* ($r_s = 1,0$) y *Fuchsia corollata* ($r_s = 0,71$). El aumento de la frecuencia de aparición de *Pterophanes cyanopterus* en el páramo estuvo estrechamente

ligado a la floración de *Puya clava-berculis* ($r_s = 1$).

Los períodos de máxima reproducción, muda e “inactividad” (ninguno de los estados anteriores) a nivel de la comunidad fueron asincrónicos (Fig. 4). El número de especies en muda y la proporción de individuos mudando se relacionó con las flores disponibles para colibríes ($r_s = 0,88$ y $r_s = 0,94$, respectivamente) y con la oferta energética ($r_s = 0,88$ y $r_s = 0,93$). La reproducción ocurrió a lo largo del año con dos periodos de más reproducción intensa. Sin embargo, no registramos actividad reproductiva simultánea en todas las especies.

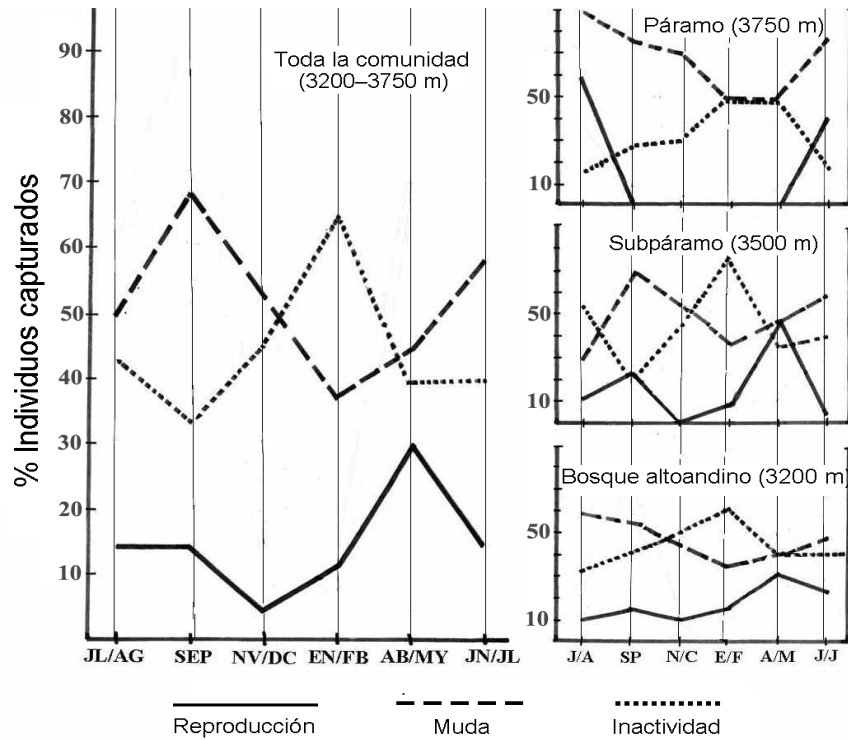


FIG. 4. Variación estacional en el porcentaje de los colibríes capturados en estado de reproducción, de muda, o de inactividad, a nivel de la comunidad global y de cada uno de los hábitat estudiados.

Los colibríes de picos medianos se reprodujeron en el primer periodo. Entre los colibríes de pico corto, *C. herrani* se reprodujo durante Abril–Agosto. *M. tyrianthina* y *R. microrhynchum* lo hicieron durante la primera mitad de Noviembre. Los colibríes de la subcomunidad de picos largos (*P. cyanopterus* y *Coeligena lutetiae*) mostraron la mayor actividad reproductiva alrededor de Septiembre. La especie de pico largo *C. lutetiae* y las especies de las subcomunidades de picos corto y mediano, especialmente los machos quienes comenzaron a mudar antes de finalizar la época reproductiva, mudaron después la reproducción. Las hembras de *M. tyrianthina*, *R. microrhynchum*, *E. mosquera* y *C. lutetiae* mostraron un patrón más difuso y mudaron después de los

machos y en pocos casos antes de la reproducción.

La muda se relacionó con un aumento en el peso corporal en *E. mosquera*, *E. derbyi*, *C. herrani* y *M. tyrianthina*. La época de menor actividad reproductiva o de muda en las poblaciones coincidió con bajos promedios de peso corporal y una disminución de la oferta energética para colibríes.

A nivel de la comunidad obtuvimos correlaciones entre el patrón general de oferta energética y la proporción de especies e individuos en muda activa ($r_s = 0,88$ y $0,94$ respectivamente).

Si bien el grado de sobreposición en el uso de recursos florales fue alto entre los colibríes de cada grupo, especialmente en las subcomunidades de picos cortos y medios, los requeri-

mientos en diferentes etapas del ciclo anual fueron sustentados en mayor medida por la floración de pocas plantas muy abundantes en casi todos los casos. Al considerar las relaciones entre especies particulares, es claro que a medida que aumentó la longitud del pico, las correlaciones con el patrón fenológico de plantas particulares fueron más comunes y cercanas a 1, reflejando que los colibríes de picos largos establecieron relaciones más estrechas con la floración de una o pocas plantas (especialistas), no siempre las más abundantes pero sí las más rentables energéticamente. A nivel de las subcomunidades colibrí-flor, detectamos asociaciones débiles entre la floración de las plantas y las demandas energéticas de los colibríes en forma general; esto puede deberse a las divergencias morfológicas y de uso del espacio entre colibríes de un mismo grupo.

DISCUSIÓN

La organización ecológica de las comunidades colibrí-flor en ecosistemas de montaña solo había sido documentada por Wolf *et al.* (1976) en el Cerro de la Muerte en Costa Rica, donde la diversidad y complejidad de las interacciones fueron menores que en los Andes. No obstante, la estructura en subcomunidades definida por nosotros puede identificarse allí con al menos una especie en cada grupo. Al igual que en Centroamérica, las características poblacionales de la especie dominante definieron algunos rasgos poblacionales de las especies coexistentes. Algunos mecanismos generales para minimizar el efecto de la competencia por recursos son plausibles en la región del volcán Galeras: 1) un amplio rango de variabilidad morfológica entre especies que generó diferencias marcadas en las preferencias por recursos (néctar y polinizadores) y que puede resumirse en una estructura en subcomunidades de colibríes y flores; 2) movimientos poblacionales entre las comuni-

dades vegetales adyacentes, siguiendo la floración de plantas con las que establecieron relaciones estrechas de consumo-polinización; 3) divergencia espacial entre las especies que hacen parte de una misma subcomunidad.

Al igual que en comunidades de selvas húmedas (Stiles 1985), existe una relación positiva entre la muda de los colibríes y la oferta energética neta disponible. En esta etapa del ciclo anual, los requerimientos energéticos aumentan debido tanto al cambio de plumaje como a los incrementos en las poblaciones inmediatamente después de la época de reproducción. No obstante la cercanía al ecuador terrestre, el ciclo anual de los colibríes puede considerarse marcadamente estacional como en otras comunidades a mayores latitudes. Esto se debe al comportamiento estacional de la floración en la comunidad de plantas, el cual está influenciado más por la estacionalidad en el régimen de lluvias que por variaciones anuales en el fotoperíodo. Sin embargo, los colibríes de tallas pequeñas y picos cortos presentaron indicios de reproducción o muda durante la mayor parte del año, lo cual sugiere una disminución en la estacionalidad del ciclo anual, no obstante siempre fue posible definir épocas de muda o reproducción más intensa.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Universidad Nacional de Colombia, a la Corporación ECOTONO, al S. F. F Galeras (UAESPNN), a EMPO-PASTO y la Alcaldía Municipal de Pasto.

REFERENCIAS

- Amaya, M. 1991. Análisis palinológico de la flora del parque Amacayacu (Amazonas) visitada por colibríes (Aves: Trochilidae). Tesis de grado, Univ. Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.

- Bolten, A. B., P. Feinsinger, H. G. Baker, & I. Baker. 1979. On the calculation of sugar concentration in flower nectar. *Oecologia (Berl.)* 41: 301–304.
- Feinsinger, P. 1980. Asynchronous migration patterns and the coexistence of tropical hummingbirds. Pp. 411–419 *in* Keast, A., & E. Morton (eds.). *Migrant bird in the Neotropics: ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Frankie, G., G. Baker, & P. Opler. 1974. Comparative phenological studies of threes in tropical wet and dry forests of Costa Rica. *J. Ecol.* 62: 881–919.
- Gutiérrez, A., & S. Rojas. 2001. *Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos del volcán Galeras, sur de Colombia*. Tesis de grado, Univ. Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Stiles, F. G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10: 194–210.
- Stiles, F. G. 1979. El ciclo anual de una comunidad coadaptada de colibríes y flores en el bosque tropical muy húmedo de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 27: 75–101.
- Stiles, F. G. 1980. The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis* 122: 322–343.
- Stiles, F. G. 1985. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornithol. Monogr.* 36: 757–787.
- Wolf, L., F. G. Stiles, & F. R. Hainsworth. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *J. Anim. Ecol.* 32: 349–379.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. 3rd ed. Prentice Hall, New Jersey.

