
**ESTRATEGIAS DE EXTRACCIÓN DE NÉCTAR POR PINCHAFLORES
(AVES: *DIGLOSSA* Y *DIGLOSSOPIS*) Y SUS EFECTOS SOBRE LA POLINIZACIÓN DE
PLANTAS DE LOS ALTOS ANDES**

**Strategies of nectar extraction by Flowerpiercers (Aves: *Diglossa* and *Diglossopsis*)
and their effects on the pollination of high Andean plants**

Sandra V. Rojas-Nossa

*Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
svrojasn@unal.edu.co, beijaflor_nossa@yahoo.com*

RESUMEN

Los pinchaflores (Aves: *Diglossa* y *Diglossopsis*) han sido considerados parásitos de las interacciones entre colibríes y flores, debido a que son robadores de néctar altamente especializados. Sin embargo, se han documentado casos en los cuales estas aves realizan visitas legítimas para tomar el néctar y se ha planteado su función como polinizadores de algunas plantas. En esta investigación estudié algunos aspectos ecológicos de estas dos estrategias de extracción de néctar por cuatro especies de pinchaflores en la Cordillera Oriental colombiana. Analicé diferentes características de las aves y las flores relevantes a la interacción, cuantifiqué la frecuencia de uso de las dos estrategias identificando las marcas dejadas por el pico de las aves en las corolas y analicé las cargas de polen que los pinchaflores transportaron en sus cuerpos. Las características más importantes para determinar la estrategia de extracción usada por las aves fueron la morfología del gancho maxilar, la disposición de la flor y la longitud de la corola. La especie de pico más corto y ganchudo (*Diglossa albilatera*) prefirió el robo de néctar, mientras que una de las especies de pico largo y gancho maxilar corto (*Diglossopsis cyanea*) usó ambas estrategias en igual proporción. Las flores de corolas tubulares largas y erectas, con alta producción calórica del néctar fueron robadas con mayor intensidad. Los pinchaflores transportaron abundante polen de plantas con corolas péndulas, medianas a cortas que visitaron legítimamente; pueden ser polinizadores importantes de plantas nativas e introducidas en los altos Andes como *Macleania rupestris*, *Brachyotum strigosum*, *Axinaea macrophylla*, *Eucalyptus globulus*, *Gaiadendron punctatum* y *Clusia multiflora*.

Palabras clave: bosque altoandino, *Diglossa*, *Diglossopsis*, pinchaflores, polinización, robo de néctar

ABSTRACT

The flowerpiercers (Aves: *Diglossa* and *Diglossopsis*) have been considered parasites of hummingbird-flower interactions because they are highly specialized nectar robbers. Nevertheless, there are documented cases where these birds realize legitimate visits to extract nectar and apparently function as pollinators of some plants. I studied some ecological aspects of these two strategies of nectar extraction by four species of flowerpiercers in the Colombian Eastern Andes. I analyzed different morphological characteristics of birds and flowers relevant to their interaction, quantified the frequency of use of both strategies by identifying the marks left by the bills on the corollas and analyzed pollen loads from the bodies of flowerpiercers. The morphology of the maxillary hook, the position of the flower and the length of the corolla were the most important characteristics determining the strategy of extraction used by the birds. The species with the shortest bill and the most strongly curved hook (*Diglossa albilatera*) preferred to rob the nectar while a species with long bill and less pronounced hook (*Diglossopsis cyanea*) used both strategies in equal proportions. Tubular and erect flowers with long corollas and a high caloric production were robbed with high intensity. The flowerpiercers transported pollen from plants

with pendant flowers and medium to short corollas that they visited legitimately. They could be important pollinators of native and introduced plants in high Andean ecosystems as *Macleania rуп-estris*, *Brachyotum strigosum*, *Axinaea macrophylla*, *Eucalyptus globulus*, *Gaiadendron punctatum* and *Clusia multiflora*.

Key words: *Diglossa*, *Diglossopsis*, flowerpiercers, high Andean forest, nectar robbing, pollination.

INTRODUCCIÓN

Las flores polinizadas por colibríes poseen altas tasas de producción de néctar de concentraciones bajas a medias, que las hacen un recurso energéticamente rentable para estas aves con elevados requerimientos energéticos (Pearson 1954, Hainsworth & Wolf 1976, Stiles 1976, 1978, 1981, Wells 1993, Gass et al. 1999, Navarro 1999, Gutiérrez & Rojas 2001, Suarez & Gass 2002, Schondube & Martínez del Río 2003b, Gutiérrez et al. 2004). Sin embargo, también constituyen un recurso alimenticio para otros animales nectarívoros, que en algunos casos han desarrollado diversas formas eficientes para evadir las restricciones morfológicas que imponen las flores a visitantes no polinizadores (Stiles 1981). Estos animales pueden incluir aves Passeriformes, abejas, mariposas, moscas, hormigas, coleópteros, ácaros, e incluso algunas especies de colibríes (Lyon & Chadek 1971, Colwell et al. 1974, McDade & Kinsman 1980, Roubik 1982, Inouye 1983, Ornelas 1994, Arizmendi et al. 1996, Irwin & Brody 1999, Navarro 1999, Maloof & Inouye 2000, García-Franco et al. 2001, Lara & Ornelas 2002, Schondube & Martínez del Río 2004, Kjonaas & Rengifo 2006).

Los robadores de néctar son visitantes florales que remueven el néctar de las flores a través de una perforación en la corola accediendo directamente a la cámara de néctar (Maloof & Inouye 2000). Éstos pueden realizar la perforación con sus estructuras bucales (robadores primarios), o usar una perforación hecha previamente por otro animal (robadores secundarios) (Inouye 1980). A diferencia, los organismos que visitan las flores “legítimamente” son aquellos que toman el néctar introduciendo su cuerpo (o parte de él) a través de la apertura distal de la flor, en la forma para la cual tanto flores como polinizadores parecen adaptados (Stiles et al. 1992).

Los pinchaflores (Aves: *Diglossa* y *Diglossopsis*) son considerados robadores de néctar altamente

especializados, ya que poseen una morfología especial del pico que les permite perforar flores de corolas tubulares para extraer el néctar (Skutch 1954, Colwell et al. 1974, Moynihan 1979, Stiles 1981, Bock 1985, Schondube & Martínez del Río 2003a). La evolución de este grupo de aves (Villeumier 1969, Hackett 1995) parece ir acompañada por una tendencia morfológica hacia el alargamiento del gancho maxilar, que ha favorecido la eficiencia en la extracción del néctar a través de perforaciones, pero que a su vez ha disminuido su capacidad de manipular y consumir frutos, constituyendo un fenómeno de compensación (o trade-off) evolutivo (Schondube & Martínez del Río 2003a).

Dado que los robadores acceden a la recompensa que ofrecen las plantas, aparentemente sin ningún servicio en retribución (polinización), han sido considerados “timadores” o “parásitos” de las relaciones mutualistas entre las plantas y sus polinizadores (Inouye 1980, Stiles 1981, Boucher et al. 1982, Thompson 1982, Bronstein 1994). Esto implica que el forrajeo de éstos animales tiene un efecto negativo en la reproducción de las plantas y por consiguiente en su éxito biológico (Roubik 1982, Irwin & Brody 1999, Maloof & Inouye 2000). Sin embargo, los robadores pueden contribuir directamente a la polinización de las plantas cuando sus cuerpos entran en contacto con los órganos sexuales de la flor durante la visita, bien sea porque la morfología floral promueve que el polen se adhiera a las aves durante el robo (Graves 1982, Navarro 2000, Arizmendi 2001), o porque las aves visitan las flores legítimamente (Stiles et al. 1992, Arizmendi 2001).

Maloof & Inouye (2000) encontraron efectos negativos, neutros y positivos en la producción de semillas de plantas sometidas a robo de néctar en 18 estudios realizados por varios investigadores. Esto les llevó a concluir que los efectos de los robadores son complejos y dependen de la identidad de los robadores y los polinizadores, de cuánto néctar remueven y de la

variedad de recursos florales disponibles en el ambiente. Los efectos que tienen los robadores sobre el éxito reproductivo de las plantas pueden generar selección influenciando la morfología floral, los patrones de producción de néctar e incluso la fenología de la floración, entre otros aspectos de su biología. Si el forrajeo afecta negativamente su éxito biológico, podría esperarse que con suficiente tiempo de interacción las plantas desarrollen algunos mecanismos que les permitan protegerse del robo de néctar, como cálices engrosados, inflorescencias densas, producción de látex, nectarios extraflorales o presencia de sustancias repelentes. Además, considerando que en todos los ecosistemas neotropicales se presentan robadores y que en algunas poblaciones de plantas se han documentado altos niveles de robo de néctar (Lyon & Chadek 1971, Barrows 1976, Hernández & Toledo 1979, Irwin & Brody 1999, Maloof & Inouye 2000, Navarro 2000, Arizmendi 2001), es necesario pensar en ellos como actores importantes en las interacciones de polinización. A pesar de ello, hasta ahora pocos estudios documentaron aspectos ecológicos del robo de néctar en especies simpátricas de pinchaflores presentes comunmente en los ecosistemas altoandinos (Kjonaas & Rengifo 2006). El objetivo de esta investigación fue estudiar las estrategias empleadas por los pinchaflores para extraer néctar floral de diferentes plantas con características contrastantes asociadas a la interacción con los polinizadores, estableciendo la relación entre la frecuencia de uso de las estrategias y la morfología del pico, y evaluar el papel de estas aves en el flujo de polen de algunas plantas en los ecosistemas altoandinos de la Cordillera Oriental colombiana.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO.- Realicé esta investigación en las veredas Torca y Yerbabuena (4° 49'N, 74° 01'O), ubicadas en los Cerros Orientales de la ciudad de Bogotá (Departamento de Cundinamarca, Colombia), entre 2700 y 3150 m de altitud. La temperatura media anual de la Sabana de Bogotá es de 14°C. La precipitación media anual en los Cerros Orientales es de 1038 mm, con dos épocas de mayor pluviosidad entre marzo y abril y entre octubre y noviembre (Fig 1). En las partes pendientes y más húmedas del área, la cobertura es de bosque altoandino con un dosel continuo y denso, formado por las copas de árboles de más de 12 m de altura, con un predominio de *Weinmannia tomentosa* y *Clusia multiflora*. Entre alturas de 3 y 12 m se

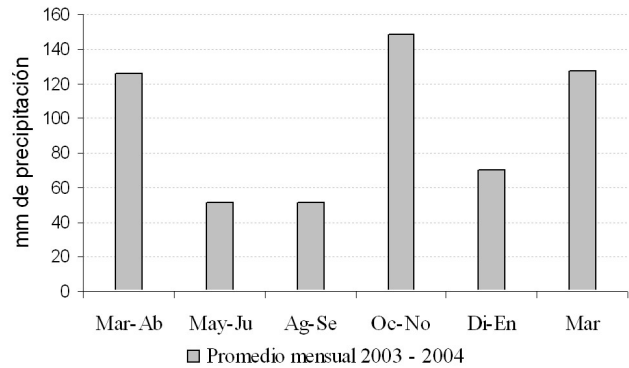


Figura 1. Promedio mensual de las precipitaciones en el área de estudio durante el año de muestreo (marzo de 2003 - marzo de 2004). Datos de la estación climatológica San Luis de la Empresa del Acueducto de Bogotá (1005380N y 1004130E), a 2600 m.

encuentra un estrato medio con una menor densidad del follaje, y en donde es importante la presencia de epífitas nectaríferas. El sotobosque es generalmente denso y está compuesto por la vegetación herbácea y arbustiva de no más de 3 m, en donde son comunes varias especies de *Palicourea*. En las cuchillas rocosas y la parte alta de los cerros se presenta una vegetación de subpáramo, achaparrada y densa, con predominio de ericáceas y compuestas arbustivas.

TRABAJO DE CAMPO.- Hice seis muestreos de 30 días cada uno entre el 17 de marzo de 2003 y el 30 de marzo de 2004. Ubiqué dos transectos que cubrieron la variación ambiental del área de estudio, uno en el bosque altoandino (de 1237 m) y el otro en el subpáramo (de 1744 m). A lo largo de éstos, observé el comportamiento de forrajeo de las especies de *Diglossa* y *Diglossopsis* usando binoculares Celestron (8x25) entre 06:00 y 10:00, durante 10 días en cada muestreo, en compañía de un auxiliar. Acumulé un total de 129 horas y 5 minutos de observación.

Capturé las aves usando 20 mallas ornitológicas de 12x4 m con ojo de malla de 30 mm, abiertas de 05:30 a 17:30 durante 3-5 días en cada hábitat en cada muestreo. Acumulé un total de 4171 horas/red, con un promedio de 347.6 horas/red por muestreo en cada hábitat. Tomé muestras de la carga de polen del cuerpo de las aves con gelatina coloreada (Amaya 1991). Pesé, medí, fotografié y marqué con anillos de aluminio coloreados a los individuos capturados antes de liberarlos. Las medidas que tomé en campo del pico de las aves fueron: culmen total, culmen expuesto, ancho de la boca o comisura y alto del pico a la altura de las narinas.

Para estimar la intensidad de robo en las plantas nectaríferas, examiné flores de 16 especies de plantas y conté el número de flores que presentaba marcas dejadas por el pico de los pinchaflores durante sus visitas. Caractericé algunos atributos de las plantas nectaríferas de la zona relevantes a la interacción con los visitantes florales. Estas fueron: largo de la corola total (medida de la base hasta la punta de la corola), y la corola efectiva (medida desde la boca de la flor hasta la cámara de néctar), tipo de corola (dialipétala o simpétala), color, orientación (erecta, horizontal o péndula), volumen de néctar producido (μl en 24 h) y su concentración (medida con un refractómetro de mano de 0-32°Brix). Para medir el volumen de néctar producido por día, saqué el néctar presente en 30 flores frescas de diferentes individuos de cada especie. Después cubrí las flores o inflorescencias con una bolsa de tul y 24 horas después extraje todo el néctar acumulado con micropipetas aforadas. Para calcular las calorías producidas por flor en 24 horas multipliqué el volumen producido por las calorías por mol presentes en el néctar de diferentes concentraciones, considerando el valor calórico de 1 μl de 1.0 molar de sacarosa = 1.35 calorías (Stiles 1976, Wolf et al. 1976, Bolten et al. 1979, Gutiérrez & Rojas 2001).

TRABAJO DE LABORATORIO.- A partir de las fotografías digitales de los individuos capturados medí la longitud y el ángulo del gancho maxilar del pico, usando el programa ImageJ (1.31v para Windows). Consideré la longitud del gancho como la distancia entre la primera serración (distal) y la punta del gancho maxilar. Medí el ángulo entre una línea imaginaria descrita entre la primera serración y la punta de la maxila (imaginándola como un lado), y la prolongación de la línea que describe la porción distal del tomio maxilar como el otro lado (Fig. 2).

Hice una colección palinológica de referencia tomando polen de anteras maduras de flores de diferentes individuos en gelatina coloreada (Amaya 1991, Gutiérrez & Rojas 2001), y con ayuda de un microscopio de luz caractericé morfológicamente los granos de polen de cada especie de planta. Posteriormente analicé 195 muestras de cargas de polen provenientes de las aves capturadas, identificando los palinomorfos por comparación con la colección palinológica de referencia. Estimé la abundancia del polen de cada planta presente en las cargas polínicas de las aves capturadas usando

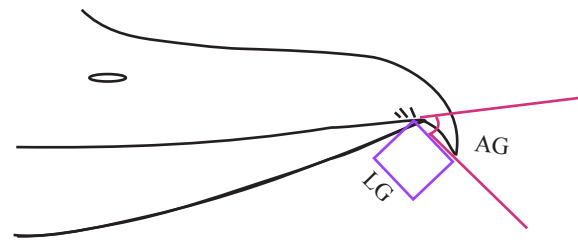


Figura 2. Medidas de la longitud (LG) y el ángulo del gancho (AG) maxilar de los pinchaflores.

una escala semicuantitativa así: raro (menos de 5 granos de polen), escaso (de 5-20 granos), abundante (de 20-100 granos) y muy abundante (más de 100 granos).

ANÁLISIS ESTADÍSTICO.- Usé la prueba de X^2 para analizar diferencias significativas en el uso de las técnicas de extracción de néctar por las especies de pinchaflores (Zar 1996). Con un Análisis de Componentes Principales (PCA) evalué la asociación entre las estrategias de extracción de néctar y las características morfológicas de los pinchaflores, así como también las características florales asociadas a la polinización de 16 especies de plantas. Calculé la Correlación ordenada de Spearman (r_s) para evaluar relaciones entre la frecuencia de robo o marcas de visitas legítimas y las variables evaluadas en las flores. Para realizar las dos últimas pruebas estadísticas usé el programa Statgraphics plus 5.0 para Windows.

RESULTADOS

MORFOLOGÍA DE LAS AVES Y ESTRATEGIAS DE EXTRACCIÓN.- Registré cinco especies de pinchaflores durante un año de muestreo: *Diglossopsis cyanea*, *Diglossopsis caerulescens*, *Diglossa albilatera*, *Diglossa humeralis* y *Diglossa lafresnayii*. Sin embargo ésta última no fue incluida para los análisis del presente artículo ya que prácticamente no me fue posible observarla consumiendo néctar (solamente 1 registro) debido a su furtivo comportamiento de forrajeo y a su baja abundancia en el área de estudio (Rojas 2005).

Las diferencias más notorias en la morfología del pico y el tamaño corporal de las aves (peso) se presentaron entre los dos géneros (Tabla 1). Las dos especies de *Diglossopsis* fueron más robustas y con el pico proporcionalmente más largo (culmen total y expuesto),

Tabla 1. Peso y morfometría del pico de cuatro especies de pinchaflores presentes en los ecosistemas altoandinos de Torca. Es reportado el promedio y la desviación estándar de las variables morfológicas. El peso es reportado en gramos (g) y las demás variables en mm. n= número de individuos medidos.

Especie	Peso	Cúlmen total	Cúlmen expuesto	Altura pico	Comisura	Largo gancho	Gancho/peso	Ángulo gancho	n
<i>Diglossopsis caerulescens</i>	14.7±0.8	15.8±1.1	12.9±0.6	5.2±1.3	7.2±1.6	0.9±0.2	0.39	17.6±4.6	19
<i>Diglossopsis cyanea</i>	19.6±1.9	17.1±1.8	13.4±0.9	5.9±1.3	7.2±1.6	1.3±0.3	0.49	33.4±6.6	49
<i>Diglossa humeralis</i>	12.2±0.9	14.3±1.2	10.3±0.7	4.9±0.9	6.8±3.2	1.5±0.2	0.67	50.8±6.8	130
<i>Diglossa albilatera</i>	9.6±0.9	12.8±0.9	9.5±0.6	5.1±0.6	6.3±1.6	1.7±0.3	0.82	50.7±8.2	44

Calculé la variable Gancho/peso dividiendo el largo del gancho sobre la raíz cúbica del peso.

alto y ancho (comisura). Sin embargo, presentaron ganchos maxilares cortos en relación a su tamaño y poco pronunciados (menor ángulo del gancho). Las especies del género *Diglossa* tuvieron el pico más corto, pero el gancho maxilar más largo y pronunciado. *D. albilatera* fue la especie de menor tamaño y representó un extremo en la morfología del pico entre los cuatro pinchaflores. Su pico fue corto, relativamente alto, de comisura estrecha y con el gancho maxilar más pronunciado (mayor ángulo del gancho) y largo en relación a su tamaño.

Todas las especies emplearon dos estrategias diferentes para extraer el néctar floral: el robo de néctar y las visitas legítimas. Para robar el néctar, el ave sujetó la flor con el gancho maxilar cerca de la cámara de néctar, mientras con la mandíbula puntiaguda perforó la corola e introdujo su lengua repetidamente para extraer el

néctar (Fig. 3a). A diferencia, cuando las aves visitaron legítimamente las flores, introdujeron la mandíbula y la lengua a través de la apertura distal de la flor mientras sostenían la corola con la maxila, extrayendo el néctar sin hacer perforaciones (Fig. 3b).

Observé a los pinchaflores visitando flores en 13 especies de plantas (Tabla 2). En términos generales, el robo fue la estrategia más empleada para extraer el néctar (con una frecuencia de 0.61 en 142 registros), aunque también fueron comunes las visitas legítimas (0.39 en 142 registros). Este patrón se repitió en cada una de las especies, con excepción de *D. cyanea*, quien extrajo néctar en idéntica proporción por las dos estrategias (5 robos y 5 visitas legítimas en 10 registros de observación). *D. albilatera* también robó néctar en la mayoría de las ocasiones (0.76 en 41 registros), y fue la única especie en la que se presentó una diferencia

a.



b.



Figura 3. Dos estrategias de forrajeo empleadas por los pinchaflores para extraer néctar floral. a) *Diglossa humeralis* robando néctar de una flor de *Cavendishia bracteata*. b) *Diglossopsis cyanea* visitando legítimamente una flor de *Macleania rupestris*.

Tabla 2. Registros de observación de dos estrategias de visitas florales: robo de néctar (R) y visitas legítimas (L), por cuatro especies de pinchaflores en 13 especies de plantas de ecosistemas altoandinos.

Especie de planta	<i>D. cyanea</i>		<i>D. caerulescens</i>		<i>D. humeralis</i>		<i>D. albilatera</i>		Σ		Total
	R	L	R	L	R	L	R	L	R	L	
<i>Bejaria resinosa</i>	5	0	9	0	19	0	24	0	57	0	57
<i>Clusia multiflora</i>	0	2	0	11	0	4	0	5	0	22	22
<i>Cavendishia bracteata</i>	0	2	8	1	4	0	0	0	12	3	15
<i>Macleania rupestris</i>	0	0	3	4	0	2	2	2	5	8	13
<i>Vallea stipularis</i>	0	0	0	2	0	5	0	3	0	10	10
<i>Symplocos theiformis</i>	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	8
<i>Fuchsia</i> sp.	0	0	0	0	1	0	4	0	5	0	5
<i>Passiflora molissima</i>	0	0	0	0	3	0	1	0	4	0	4
<i>Axinaea macrophylla</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2	2
<i>Bomarea caldasii</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	2
<i>Macrocarpaea glabra</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	2	0	2
<i>Cavendishia nitida</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Brachyotum strigosum</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Σ	5	5	22	19	28	22	31	10	86	56	142

estadísticamente significativa en la frecuencia de uso de ambas técnicas ($X^2= 9.76$, $gl= 1$, $0.005 > p > 0.001$).

Cuando analicé en conjunto las variables morfológicas de las aves y la frecuencia de uso de las dos estrategias de extracción de néctar, encontré un claro patrón de asociación (Fig. 4). Las especies con picos más ganchudos (*D. albilatera* y *D. humeralis*) presentaron una tendencia más marcada hacia el robo de néctar, mientras que los pinchaflores de mayor tamaño y pico más largo, ancho y alto (*D. caerulescens* y *D. cyanea*)

tendieron más al uso de las visitas legítimas como estrategia de extracción de néctar.

ESTRATEGIAS DE EXTRACCIÓN Y CARACTERÍSTICAS FLORALES.- Al examinar 3397 flores de las especies de plantas nectaríferas encontré que los pinchaflores dejaron dos tipos diferentes de marcas sobre las corolas. A partir de éstas fue fácil inferir cuál de las dos estrategias empleó el ave para extraer el néctar, pero no fue posible diferenciar la especie de pinchaflores que las dejó. Como resultado del robo, las flores presentaron

Tabla 3. Número de flores con marcas dejadas por los pinchaflores durante el robo de néctar y las visitas legítimas (Marca "V") en 16 especies de plantas. (Ver Fig 4).

Planta	Robo	Marca "V"	Sin marcas	n
<i>Bejaria resinosa</i> (Br)	363	0	103	466
<i>Macrocarpaea glabra</i> (Mg)	66	0	36	102
<i>Siphocampylus colimnae</i> (Sc)	49	0	75	124
<i>Cavendishia bracteata</i> (Cb)	47	0	130	177
<i>Castilleja integrifolia</i> (Ci)	3	0	13	16
<i>Palicourea</i> sp.1 (P1)	4	0	303	307
<i>Palicourea</i> sp.2 (P2)	9	0	128	137
<i>Palicourea</i> sp.3 (P3)	4	0	73	77
<i>Gaultheria erecta</i> (Ge)	1	0	73	74
<i>Cavendishia nitida</i> (Cn)	37	2	511	550
<i>Vaccinium floribundum</i> (Vf)	31	10	122	163
<i>Gailussacia buxifolia</i> (Gb)	34	132	370	536
<i>Macleania rupestris</i> (Mr)	24	109	255	388
<i>Brachyotum strigosum</i> (Bs)	6	16	65	87
<i>Pernettya prostata</i> (Pp)	1	2	178	181
<i>Bomarea</i> sp. (B.sp)	0	2	11	13

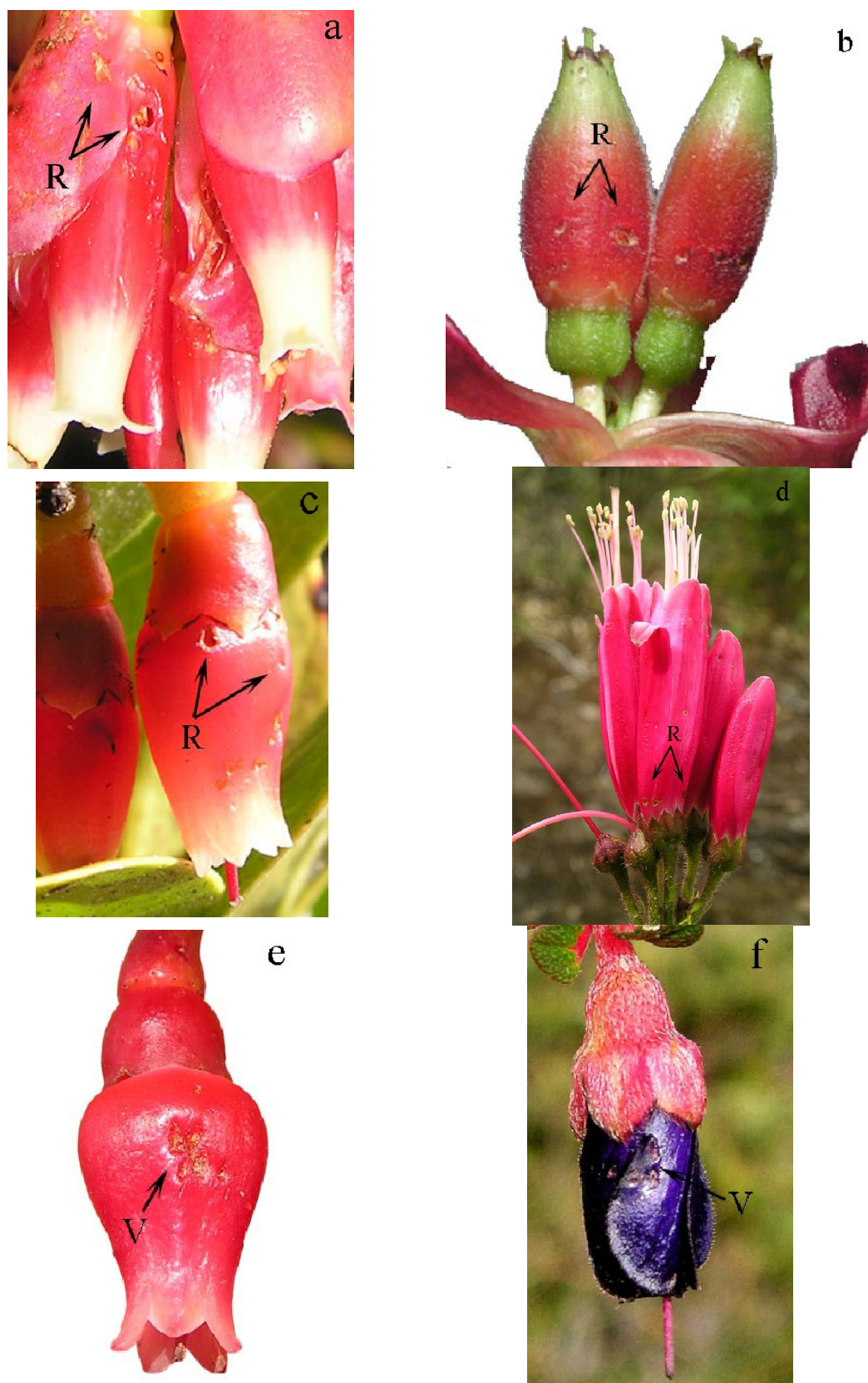


Figura 4. Marcas dejadas por los pinchaflres. a. Perforaciones dejadas por robo de néctar en *Macleania rupestris*. b. Perforaciones en *Cavendishia nitida*. c. Perforaciones en *Cavendishia bracteata*. d. Perforaciones en *Bejaria resinosa*. e. Marcas en “V” en *Macleania rupestris* resultado de visitas legítimas. f. Marcas en V en *Brachyotum strigosum*.

una perforación semi-redonda de 2-5 mm de diámetro ubicada en la base de la corola cerca de la cámara de néctar (hecha por la mandíbula), y cerca de ésta una o varias marcas en forma de V dejadas por el gancho de la maxila cuando el ave sujetó la flor (Fig. 4a, b, c y d). Por otro lado, cuando los pinchaflores visitaron legítimamente una flor dejaron únicamente la huella del gancho maxilar (Fig. 4e y f); aunque ésta a veces fue acompañada de una ligera rasgadura en la corola (especialmente en flores simpétalas y poco carnosas), el daño ejercido a la flor fue mínimo. Estas diferencias se debieron a que en los dos tipos de visitas, el pico se orientaba a diferentes ángulos para extraer el néctar (cf. Fig. 3a y b). Algunas flores también presentaron perforaciones hechas por colibríes o abejorros del género *Bombus*, pero sus marcas fueron fácilmente diferenciables, pues constaron de una única perforación de mayor diámetro y forma más redondeada que las perforaciones hechas por los pinchaflores.

Encontré marcas del forrajeo de los pinchaflores en 16 especies de plantas (Tabla 3). La frecuencia de robo de néctar fue especialmente alta (>0.25) en las poblaciones de *Bejaria resinosa*, *Macrocarpaea glabra*, *Siphocampylus columnae* y *Cavendishia bracteata*. Los datos provenientes de las observaciones del forrajeo de las aves (Tabla 2) concuerdan con esta tendencia. *B. resinosa* fue la planta más susceptible a sufrir robo de néctar por todas las especies de pinchaflores (0.66 de 86 registros de robo fueron para esta planta), y además fue la única estrategia empleada por las aves para extraer néctar de sus flores en 57 registros visuales (Tabla 2). Aunque *C. bracteata* también presentó una alta frecuencia de robo de néctar (0.80 en 15 registros), una diferencia importante consistió en que *D. cyanea* y *D. caerulescens* visitaron sus flores legítimamente (Tabla 2). En otras seis especies de plantas observé marcas de visitas por las dos estrategias (incluso en la misma flor), aunque las flores de *Cavendishia nitida* y *Vaccinium floribundum* fueron robadas con mayor frecuencia. A pesar de que las flores de *Gaylussacia buxifolia*, *Macleania rupestris* y *Brachyotum strigosum* fueron regularmente explotadas como recurso (alrededor del 30% presentaron algún tipo de marca), los pinchaflores prefirieron extraer el néctar de estas especies por medio de visitas legítimas (Tabla 3), especialmente los de picos más largos como *D. cyanea*, *D. caerulescens* y *D. humeralis* (cf. Tabla 1).

Encontré que la longitud de la corola, la calidad de la recompensa energética del néctar y la orientación de la

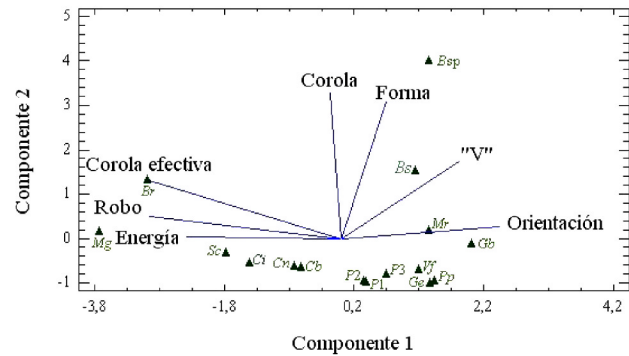


Figura 5. Análisis de Componentes Principales para 7 variables relevantes a la interacción con los visitantes florales caracterizadas en 16 especies de plantas. Frecuencia de marcas de robo (Robo) y visitas legítimas ("V") dejadas por los pinchaflores en las corolas, longitud de la corola efectiva, producción energética diaria medida en cal/flor/24h (energía), tipo de corola: simpétala =1 ó dialipétala =2 (corola), forma de la corola: tubular =1 ó abierta =2 (forma) y orientación: erecta =1, horizontal =2 y péndula =3. Para la abreviación de los nombres científicos de las plantas ver Tabla 3. El análisis arrojó dos componentes principales con valor propio mayor a uno que explicaron el 67.1% de la variabilidad original de los datos.

flor fueron las características florales más importantes para determinar la estrategia usada por los pinchaflores para extraer el néctar (Fig. 5). A medida que las flores presentaron corolas más largas y produjeron mayores recompensas energéticas ($r_s = 0.79$, $p = 0.002$, $n = 16$, entre la corola total y las calorías por hectárea en 24 horas), experimentaron más robo de néctar ($r_s = 0.62$, $p = 0.016$, $n = 16$, entre la corola total y la frecuencia de indicios de robo). Por el contrario, las flores péndulas fueron visitadas legítimamente con mayor frecuencia ($r_s = 0.64$, $p = 0.012$, $n = 16$ entre la orientación de la flor y la frecuencia de visitas legítimas) y fueron menos robadas que las flores erectas ($r_s = -0.52$, $p = 0.044$, $n = 16$ entre la orientación de la flor y la frecuencia de robo de néctar).

Las cuatro plantas que experimentaron mayores niveles de robo (Tabla 3) se caracterizaron por tener corolas mucho más largas (corola total >21.2 mm. Anexo 1) que el pico de los pinchaflores (Tabla 1) y una producción diaria de néctar media a alta (>9.3 μ l diarios, ver Anexo 1). A diferencia, las plantas con bajas frecuencias de robo, como las tres especies de *Palicourea*, *Gaultheria erecta*, *Gaylussacia buxifolia* y *Pernettya prostrata*, se caracterizaron por tener bajas tasas de producción diaria de néctar (1.9-9 μ l diarios) de baja a media rentabilidad energética (1.2-6.4 cal/flor/24 h), corolas cortas o medianas (corola total: 9.3 – 19.2 mm), tubulares y de boca muy angosta.

Bomarea sp. fue la única planta en la cual registré exclusivamente marcas de visitas legítimas (Tabla 3). Sus flores tuvieron la corola dialipétala (Anexo 1) y semi-abierta, estas características hacen que esta especie sea un punto alejado de las demás plantas en la Figura 6. Además la cámara de néctar se encuentra en un estrechamiento del pétalo cerca de la base, de forma que las aves introducen sus picos entre los pétalos o simplemente meten toda la cabeza para acceder al néctar, sin necesidad de efectuar perforaciones.

LOS PINCHAFLORES COMO VECTORES DE POLEN.- Los pinchaflores transportaron una gran diversidad de granos de polen (67 palinomorfos en total; ver Anexo 2). De éstas plantas, nueve tuvieron una frecuencia mayor a 0.1 en las cargas polínicas de las aves, 24 tuvieron frecuencias entre 0.02-0.1 y 36 presentaron una frecuencia menor a 0.02. *D. humeralis* fue el ave que transportó polen de un mayor número plantas (48 palinomorfos), mientras que solo registré 11 plantas en las cargas de polen de *D. caerulescens*. (Tabla 4). No obstante, el número de palinomorfos se relacionó estrechamente con el número de cargas analizadas de cada especie ($r_s = 0.92$, $p = 0.02$, $n = 5$).

Los pinchaflores transportaron con mayor frecuencia el polen de *M. rupestris*, *Eucalyptus globulus*, *B. strigosum*, *Axinaea macrophylla* y *Clusia multiflora* a lo largo del año (Anexo 2). Estas plantas fueron comunes en el área de estudio y las zonas aledañas (Rojas 2005). En general las plantas más frecuentes en las cargas de las aves presentaron características florales asociadas a la polinización por colibríes, como color rojo o rosado en las flores, corolas medianas a largas y abundante producción diaria de néctar de concentraciones medias (Anexo 1). Las flores de *B. resinosa* se caracterizaron por tener una flor erecta, de corola gamopétala, con pétalos imbricados y muchos individuos de la población presentaron una sustancia muy pegajosa sobre sus partes florales, que podría hacer que las aves sacudan con fuerza las flores durante el proceso de extracción. Además de estas características, esta planta presentó una gran abundancia de flores (19 931 flores por hectárea) disponibles para las aves durante una temporada prolongada (octubre de 2003 a marzo de 2004). Estos factores combinados pueden ser el motivo por el cual los pinchaflores llevaron con frecuencia una abundante carga de polen en sus cuerpos (Anexo 2 y Fig. 6). Algunas plantas nectaríferas también presentaron

Tabla 4. Frecuencia de transporte de polen (número de cargas en las que apareció polen de determinada planta/ número total de cargas analizadas) de 18 especies de plantas en las que observé marcas de picos y/o visitas por cuatro especies de aves de los géneros *Diglossa* y *Diglossopsis*.

Especie de planta	<i>D. caerulescens</i>	<i>D. cyanea</i>	<i>D. humeralis</i>	<i>D. albilatera</i>
<i>Macleania rupestris</i>	0.75	0.89	0.65	0.49
<i>Axinaea macrophylla</i>	0.75	0.53	0.37	0.29
<i>Brachyotum strigosum</i>	0	0.38	0.53	0.37
<i>Clusia multiflora</i>	0.63	0.13	0.23	0.27
<i>Bejaria resinosa</i>	0.13	0.11	0.34	0.05
<i>Vallea stipularis</i>	0	0.07	0.21	0.17
<i>Cavendishia bracteata</i>	0	0.18	0.26	0.24
<i>Cavendishia nitida</i>	0	0.11	0.02	0.05
<i>Bomarea</i> sp.	0	0.07	0.06	0.02
<i>Macrocarpaea glabra</i>	0	0.02	0.03	0.05
<i>Pernettya prostata</i>	0	0	0.1	0
<i>Gaylussacia buxifolia</i>	0	0.02	0.02	0.02
<i>Bomarea caldasii</i>	0	0.02	0.01	0
<i>Fuchsia</i> sp.	0	0.02	0.01	0
<i>Vaccinium floribundum</i>	0	0.02	0.01	0
<i>Castilleja integrifolia</i>	0	0.02	0	0
<i>Symphocampylus columnae</i>	0	0.02	0	0
<i>Palicourea</i> sp.1	0	0	0.01	0
# cargas analizadas	8	45	101	41
# total palinomorfos	11	40	48	33

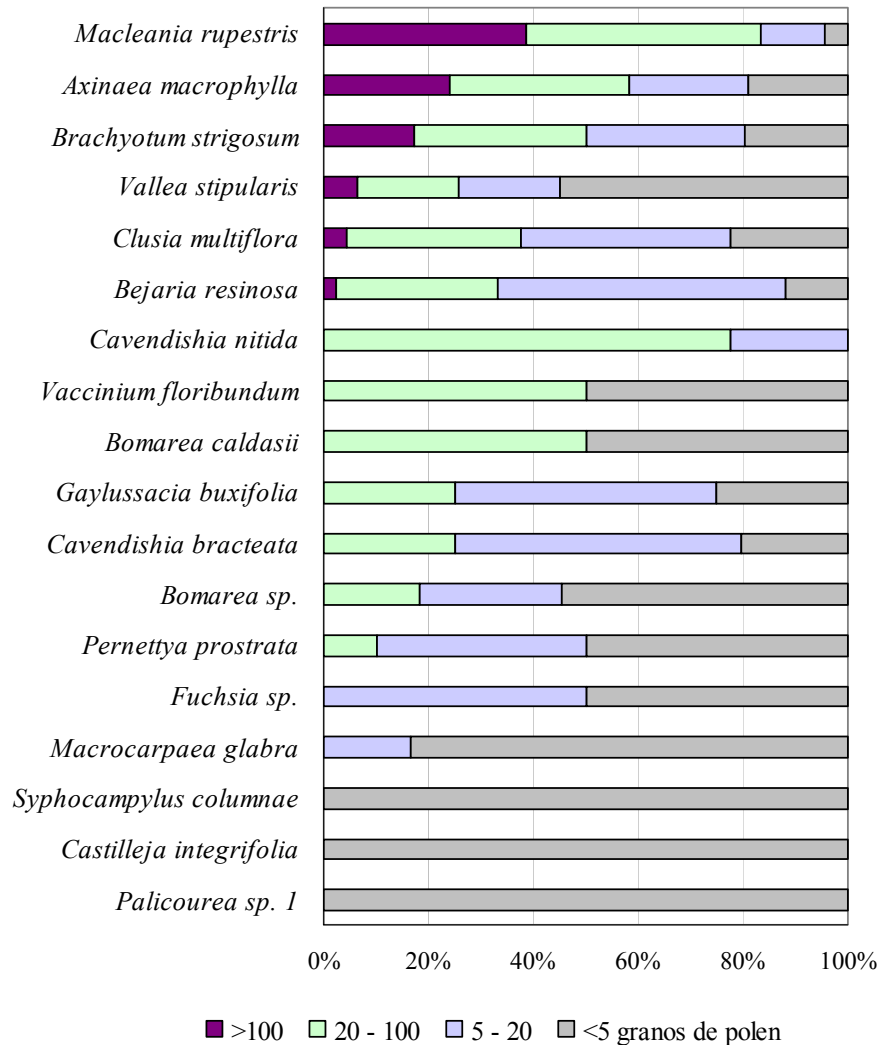


Figura 6. Proporción de las abundancias del polen transportado los pinchaflores capturados en 18 especies de plantas en las que observé marcas de picos y/o visitas.

características asociadas a la polinización por insectos, como flores de color blanco o amarillo pálido, de corolas cortas y fragantes (como *Gaiadendron punctatum*).

Al analizar tanto la frecuencia (Tabla 4) como la abundancia del polen transportado en el cuerpo de las aves (Fig. 6), encontré relaciones ecológicas importantes con las estrategias de extracción de néctar empleadas por los pinchaflores. Por una parte, las aves transportaron polen en alta frecuencia (Tabla 4) y en abundante cantidad (Fig. 6) de aquellas plantas que prefirieron visitar legítimamente (Tablas 2 y 3), como *M. rupestris*, *A. macrophylla*, *B. strigosum*, *C. multiflora* y *Vallea stipularis*. Por el contrario, pocos individuos (bajas frecuencias en la Tabla 4) transportaron escasas cargas de polen (Fig. 6) de aquellas plantas en las que robaron

néctar con mayor frecuencia (Tablas 2 y 3), como *Fuchsia sp.*, *Macrocarpaea glabra*, *Syphocampylus columnae* y *Castilleja integrifolia*. El polen de *M. rupestris* fue el más frecuente en las cargas de todos los pinchaflores excepto *D. albilatera* (Anexo 2), que fue la especie que con más frecuencia (0.50) robó el néctar de esta planta mientras los demás prefirieron visitarla legítimamente (Tabla 2), haciendo más probable que el polen se adhiriese a sus cuerpos.

DISCUSIÓN

ESTRATEGIAS DE EXTRACCIÓN DE NÉCTAR Y MORFOLOGÍA AVEFLOR.- Algunos autores han sugerido que los pinchaflores que incluyen frutos en su dieta (*Diglossopis*) no perforan las flores (Moynihan 1963, 1979, Snow & Snow 1980,

Isler & Isler 1999, Schondube & Martínez del Río 2003a). Con este estudio demostré que tanto las especies del género *Diglossa*, como las del género *Diglossopsis* usan comúnmente las dos estrategias para extraer el néctar de las flores de una gran diversidad de plantas cuyos polinizadores primarios son colibríes o insectos. Ambas estrategias fueron descritas previamente en situaciones aisladas, pero su incidencia nunca había sido comparada en poblaciones silvestres. Mis resultados indican que la morfología del gancho maxilar de las aves, la disposición de la flor y la longitud de la corola son las características más importantes para determinar la estrategia de extracción por los pinchaflores.

La estrategia usada con mayor frecuencia por estas aves en los ecosistemas altoandinos de Torca es el robo de néctar. Considerando que encontré una correlación significativa entre la longitud y el ángulo del gancho maxilar y la frecuencia de robo de néctar, mis resultados apoyan la hipótesis de Schondube & Martínez del Río (2003a), que propone que la tendencia evolutiva en la morfología del pico de estas aves está dirigida hacia un alargamiento del gancho maxilar acompañado por una mayor eficiencia en la tasa de extracción de néctar a través de perforaciones. Aunque pocos estudios registraron pinchaflores realizando visitas “legítimas” (Stiles et al. 1992, Arizmendi 2001, Schondube & Martínez del Río 2003a), mis resultados indican que es un comportamiento común en estas aves para extraer néctar. Las longitudes de la corola y del pico son las características morfológicas más limitantes para este tipo de visita, que sólo es exitosa en aquellas flores en las cuales la longitud efectiva de la corola no supera la longitud de la mandíbula y la lengua extendida, pues de lo contrario no alcanzarían la cámara de néctar. Por otra parte, es probable que la posición péndula de las flores favorezca las visitas legítimas por varios motivos, primero el ave forrajeando desde perchas contiguas puede ubicar más fácilmente la boca de la flor, llegar hasta ella y visitarla en una posición más “cómoda”; y segundo, el néctar acumulado puede resbalarse por la cara interna de los pétalos por gravedad, haciéndolo más accesible para los pinchaflores. Sería interesante profundizar en el estudio de las implicaciones energéticas de las dos estrategias para las aves y explorar la hipótesis de que el robo de néctar es potencialmente más eficiente energéticamente que las visitas legítimas (Ornelas 1994).

Las especies de *Bomarea* fueron las únicas plantas en las cuales solamente encontré evidencias de visitas legítimas. Sin embargo, dada la poca frecuencia y escasez con la que los pinchaflores transportaron su polen, es probable que el cuerpo de las aves no entre en contacto con las estructuras reproductivas durante la visita, sino que actúan más como lo que Inouye (1980) denominó “trabajadores de base”. Este comportamiento consiste en que los animales obtienen néctar introduciendo sus estructuras bucales entre los pétalos de una corola polipétala para acceder a la cámara de néctar, sin efectuar perforaciones.

Aunque algunas características florales de *C. nitida* (como flores péndulas, de corola larga y alta producción de néctar) me hacían esperar un mayor consumo de néctar por los pinchaflores, la frecuencia de visitas fue muy baja (0.071 de 550 flores examinadas). Esto pudo deberse a la estructura de la inflorescencia: las flores se encuentran agrupadas y poseen brácteas, haciendo difícil que las aves lleguen hasta la base de la corola de las flores. Por lo tanto, este tipo de inflorescencia puede actuar como mecanismo de defensa de la planta contra robadores de néctar (Stiles 1981). Además, varias especies de la familia Bromeliaceae fueron importantes para soportar los requerimientos energéticos de los colibríes de esta misma localidad (Gutiérrez 2005) pero fueron poco visitadas por los pinchaflores. Una posible explicación es que la morfología floral y las fuertes brácteas que recubren las flores pueden actuar como barreras eficientes contra el robo de néctar. Por consiguiente, en posteriores estudios relacionados con las estrategias de extracción de néctar sugiero incluir otras características que pueden ser importantes para las interacciones *Diglossa*-flor, como el ancho de la corola (Temeles et al. 2002), la dureza y disposición de los pétalos, la disposición de las flores, la presencia de sustancias (como látex) y la presencia de estructuras protectoras del perianto.

LOS PINCHAFLORES COMO VECTORES DE POLEN.- El alto número de palinomorfos presentes en las cargas polínicas de los pinchaflores fue inesperado, ya que fue incluso mayor que el número de palinomorfos (62) registrados en 575 cargas de las 13 especies de colibríes monitoreadas por Gutiérrez (2005) durante 2 años en esta misma localidad. Considerando el comportamiento de forrajeo de néctar de éstas aves, es necesario analizar con cuidado los resultados de sus cargas polínicas,

ya que no necesariamente reflejan directamente la frecuencia de uso de algunas plantas. Un ejemplo de esto son aquellas flores con corolas más largas que el pico de los pinchaflores, en las cuales las aves requieren hacer perforaciones para acceder al néctar (como *B. resinosa*, *P. mixta*, *P. molissima* o *M. glabra*), ya que estas plantas son mucho más visitadas que lo que indicaron las frecuencias de transporte de polen. A diferencia, en flores de corolas cortas visitadas legítimamente, la frecuencia de transporte por los pinchaflores es una medida más real de la importancia de estas aves como vectores del polen de estas plantas. No obstante, el número de granos en las muestras de polen de las aves pudo verse fuertemente influenciado por varios factores además de la técnica de extracción del néctar, como el número de granos maduros que producen las anteras, el grado de adherencia del polen a las plumas, pérdidas durante el desplazamiento de las aves y la manipulación durante la captura, entre otras.

Existen varias posibles explicaciones para la presencia de polen de plantas que no esperaba encontrar, como aquellas que las aves no visitan legítimamente, o plantas no nectaríferas. El polen de *Fuchsia* sp., *C. integrifolia*, *M. glabra* y *S. columnae* pudo llegar a los pinchaflores por transferencia secundaria, es decir, llevado hasta otra flor por un organismo (generalmente un colibrí) que las visita legítimamente, lo cual explica las bajas frecuencias y abundancias en las cargas. En otras situaciones, el polen puede adherirse al cuerpo de las aves mientras éstas intentan llegar a las flores internas de una inflorescencia, como lo observó Arizmendi (2001) para las visitas de *Diglossa baritula* en *Psittacanthus ramiflorus*. En el caso de la presencia de plantas no nectaríferas (como algunas especies de Poaceae y Asteraceae), es probable que el polen se adhiera mientras el ave realiza una actividad diferente al consumo de néctar, como forrajeo de artrópodos o recolección de material para el nido. También encontré polen de plantas cuya identidad desconozco, que pueden incluir plantas de jardines y zonas aledañas al área de estudio, o flores que aparentemente no presentan síndrome de ornitofilia (Faegri & VanDer Pijl 1979), y que por lo tanto no estuvieron representadas en la colección palinológica de referencia.

Aunque *E. globulus* fue una de las plantas más comunes en las cargas de todos los pinchaflores, los colibríes de la misma localidad no transportaron su polen (Gutiérrez

2005). En el interior del parche de vegetación nativa donde realicé las observaciones no había árboles de esta especie, pero es común en las áreas intervenidas que lo rodean. Dada la morfología de las flores de esta planta en forma de “cepillo” con el néctar en una copa ancha y dura, de cuyo borde salen los estambres cortos, es bastante probable que cualquier ave de pico corto las visite legítimamente y en este proceso adquiera una carga de polen en su plumaje. En cambio, el pico largo de un colibrí podría evitar el contacto de su plumaje con los estambres. Es también posible que los pinchaflores se desplazaron mayores distancias para forrajear que los colibríes, usando territorios grandes y ambientalmente diversos.

Los pinchaflores visitaron de forma legítima algunas plantas nativas e introducidas con quienes poseen historias evolutivas muy diferentes. Por lo tanto, es necesario evaluar con cuidado la hipótesis que plantea la posibilidad de una larga historia evolutiva de la interacción *Diglossa-Brachyotum* (Stiles et al. 1992). Si bien encontré marcas de visitas legítimas con mayor frecuencia en las flores de *B. strigosum*, también registré marcas de robo de néctar. En cambio, Stiles et al. (1992) observaron exclusivamente visitas legítimas por los pinchaflores a las flores de *Brachyotum*. Igualmente ellos consideraron que una posible ventaja de *Diglossa* como polinizador es que rara vez transporta polen de otras flores, disminuyendo la posibilidad de que se deposite una carga mixta de polen sobre el estigma de *Brachyotum*. Mis resultados definitivamente no apoyan esta hipótesis porque todas las especies que estudié transportaron abundantes cargas de polen de diferentes plantas.

EFFECTOS DE LAS ESTRATEGIAS DE EXTRACCIÓN DE NÉCTAR EN PLANTAS DE ECOSISTEMAS ALTOANDINOS. - Las consecuencias de la actividad de los robadores de néctar en el sistema de polinización por colibríes es un arreglo complejo de efectos directos e indirectos que puede variar en el tiempo y el espacio (Lyon & Chadek 1971, Arizmendi et al. 1996, Naoki 1998, Irwin & Brody 1999, Maloof & Inouye 2000, Arizmendi 2001, Navarro 2000, 2001, Kjonaas & Renjifo 2006). Para analizar los efectos del forrajeo de los robadores en el éxito reproductivo de las plantas, hay que considerar la identidad del polinizador legítimo, la forma de crecimiento de la planta, la cantidad de néctar que remueve el robador, la disponibilidad de recursos alternativos en el medio ambiente, los daños hechos a las partes reproductivas

de la flor y el costo de la producción del néctar para la planta, además de la abundancia y la frecuencia relativa de los miembros de la interacción (polinizadores, robadores y plantas) y sus fluctuaciones temporales (Arizmendi et al. 1996, Maloof & Inouye 2000, Arizmendi 2001, Kjonaas & Rengifo 2006). Considero que en las interacciones que sostienen los pinchaflores de los ecosistemas altoandinos prevalece una gran complejidad de procesos que involucran mecanismos históricos y actuales finamente modulados. Estos aspectos incluyen además la morfología de las especies, las abundancias poblacionales y la dinámica de explotación de recursos espaciales y alimenticios dependientes de los requerimientos de las aves.

Algunos estudios demostraron que el daño floral efectuado por los robadores puede reducir la atraktividad de las flores perforadas para polinizadores legítimos o que las perforaciones pueden motivar animales que usualmente visitan la flor legítimamente a comportarse como robadores secundarios (Hernández & Toledo 1979, Inouye 1980, Arizmendi et al. 1996, Navarro 2000, Arizmendi 2001, Maloof & Inouye 2000, Gutiérrez & Rojas 2001). En algunos de estos casos, el forrajeo de los pinchaflores afectó indirecta y negativamente la reproducción de las plantas, produciéndose una disminución de la producción de frutos y/o semillas que implica un menor éxito reproductivo (McDade & Kinsman 1980, Traveset et al. 1998, Kjonaas & Rengifo 2006). Las flores visitadas por pinchaflores en el área de estudio presentaron diversas lesiones debidas a las estrategias de forrajeo con posibles efectos directos e indirectos para la reproducción de las plantas. Las visitas legítimas pueden reducir o evitar el robo de néctar y sus consecuentes daños florales, lo que tendría un impacto positivo marcado en plantas cuyos polinizadores legítimos prefieren visitar flores no perforadas (Stiles et al. 1992). En las especies más visitadas legítimamente (como *Bomarea* sp., *C. multiflora*, *G. buxifolia*, *M. rupestris*, *B. strigosum* y *P. prostrata*), los daños van desde prácticamente ninguno, hasta daños ligeros (como la presencia de marcas del gancho maxilar o pequeñas rasgaduras en la boca de la flor). Aunque posiblemente no se presente un cambio en el comportamiento de sus polinizadores, estos pequeños daños podrían acelerar el marchitamiento de las flores haciendo que el tiempo de donación-recepción de polen disminuya. En otras plantas (especialmente *M. glabra*) observé daños tan severos en las flores debidos al forrajeo de los *Diglossa* (la corola es prácticamente cortada de manera que se

cae sobre el estigma y las anteras evitando cualquier visita legítima) que probablemente terminaron con la reproducción. En el caso más extremo, observé a *D. cyanea* consumiendo flores enteras de *P. prostrata*, lo cual definitivamente evita la formación de frutos y semillas. Este comportamiento podría ser más común de lo observado, dadas las considerables cantidades de polen que aparecen en las heces de los pinchaflores (Rojas 2005).

El consumo de néctar por los robadores de néctar en algunas poblaciones de plantas implica que las flores presentan menores cantidades de néctar para los polinizadores. Este hecho puede tener dos consecuencias indirectas contrastantes para la reproducción de las plantas: por una parte es posible que en flores con menores cantidades de néctar los polinizadores se vean obligados a visitar un mayor número de flores para suplir sus requerimientos energéticos, conduciendo a un incremento en el flujo de polen y las tasas de cruzamiento entre individuos (Hernández & Toledo 1979, Maloof & Inouye 2000, Kjonaas & Rengifo 2006). Pero por otro lado, visitas muy cortas por los polinizadores podría tener como resultado una menor deposición de granos de polen en su cuerpo y posteriormente en los estigmas, causando una reducción del éxito reproductivo de la planta (Maloof & Inouye 2000). Las flores robadas con mayor frecuencia podrían ser menos visitadas por sus polinizadores primarios, si éstos pueden reconocer que las flores perforadas representan una pobre recompensa energética debido al consumo de néctar por los robadores. De hecho existen evidencias de que los colibríes tienen la capacidad de detectar el estado del néctar de las flores visualmente antes de visitarlas (Maloof & Inouye 2000).

Gracias a su tamaño y capacidad de vuelo, los pinchaflores pueden desplazarse a lo largo de grandes distancias mientras forrajean. Fue evidente que los pinchaflores se desplazaban entre la vegetación de las zonas periféricas (en donde están presentes especies introducidas como *E. globulus* y plantas de jardín), el interior del bosque (donde predominan árboles frecuentemente explotados, como *A. macrophylla* y *C. multiflora*) y el subpáramo (en donde son importantes arbustos nectaríferos como *B. strigosum*, *M. rupestris*, *C. bracteata* y *G. punctatum*), dado que en muchas cargas de polen del mismo individuo fueron representadas plantas de varios de estos ambientes. Este comportamiento puede tener un efecto positivo en el éxito reproductivo

de las plantas visitadas legítimamente ya que promueve un mayor flujo de polen (Maloof & Inouye 2000), en comparación al transporte que promoverían polinizadores muy territoriales como algunas especies de colibríes. Adicionalmente, considerando que las plantas deben suplir los requerimientos energéticos tanto de polinizadores como de robadores, podría esperarse que en poblaciones con mayores presiones de robo las plantas produzcan un mayor volumen diario de néctar. Sin embargo, esta hipótesis no se ha evaluado experimentalmente en los ecosistemas donde los pinchaflores son actores importantes en las interacciones de polinización.

Varios autores (Villeumier 1969, Graves 1982, Stiles et al. 1992, Arizmendi 2001) notaron que la forma de forrajeo de los pinchaflores en algunas flores promovió que una gran carga de polen se adhiriera a sus cuerpos, teniendo como resultado que las aves potencialmente promuevan la polinización de estas plantas, contribuyendo directa y positivamente a su reproducción. La forma de las visitas a *B. resinosa* fue similar a lo que Graves (1982) reportó para *Tristerix longibracteatus*. A pesar de que virtualmente cada flor madura de esta planta fue perforada por pinchaflores o colibríes, la fructificación fue del 87.5%. Esto le llevó a concluir que *Diglossa* parece ser un polinizador principal de *T. longibracteatus* en el norte de Perú y corresponde a la definición de un animal “polinizador aparentemente robador” según Maloof & Inouye (2000). Sin embargo, en el caso de *B. resinosa* es necesario hacer experimentos de polinización, dado que no es claro el mecanismo de transporte de polen hasta los estigmas durante el forrajeo de los pinchaflores, ya que en todos los casos registrados prefirieron hacer perforaciones en la base de la corola para extraer el néctar de esta planta. A diferencia, considerando la forma de forrajeo (principalmente visitas legítimas), la frecuencia de consumo y la abundancia de polen transportado por los pinchaflores de Torca estas aves pueden ser polinizadores consistentes de varias plantas en los bosques altoandinos. Sin embargo, es necesario continuar profundizando en el estudio de la biología reproductiva de estas plantas, la efectividad de las diferentes aves nectarívoras como polinizadoras y sus efectos en la evolución de las interacciones ave-flor en estos ecosistemas.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue posible gracias al soporte logístico y financiero de la Universidad Nacional de Colombia, la Beca Alexander y Pamela Skutch de la Asociación de Ornitólogos de Campo y ECOTONO Corporación para el Estudio y Conservación de la Vida Silvestre. Le agradezco a F. Gary Stiles su orientación a lo largo de toda la investigación, a Aquiles Gutiérrez, Cristian Sandoval, Alejandro Rico, Jorge Posada y demás miembros del Grupo de Ornitología de la Universidad Nacional su compañía durante el trabajo de campo, a Rodolfo Ospina por el préstamo de equipos de laboratorio. Aquiles Gutiérrez y Jorge Schondube contribuyeron significativamente al marco conceptual y metodológico. María del Coro Arizmendi, Aquiles Gutiérrez y Alejandro Rico hicieron comentarios constructivos al presente manuscrito. Agradezco a los habitantes y celadores del Conjunto Residencial Bosques de Torca por su colaboración, a los profesores, compañeros y materos del curso Ecología da Floresta Amazônica (2004) que enriquecieron mi vida y mi interés por la ecología, y a toda la familia y los amigos por fomentar y apoyar mi amor por las aves.

LITERATURA CITADA

- AMAYA, M. 1991. Análisis palinológico de la flora del parque Amacayacu (Amazonas) visitada por colibríes (Aves: Trochilidae). Tesis de pregrado Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. Departamento de Biología.
- ARIZMENDI, M. C. 2001. Multiple ecological interactions: nectar robbers and hummingbirds in a highland forest in Mexico. *Canadian Journal of Zoology* 79: 997-1006.
- ARIZMENDI, M. C., C. A. DOMÍNGUEZ & R. DIRZO. 1996. The role of an avian nectar robber and of hummingbird pollinators in the reproduction of two plant species. *Functional Ecology* 10: 119-127.
- BARROWS, E. M. 1976. Nectar robbing and pollination of *Lantana camara* (Verbenaceae). *Biotropica* 8:132-135.
- BEGON, M., J. L. HARPER & C. TOWNSEND 1986. *Ecology: Individuals, populations and communities*. Sinauer Associates Inc., Publishers. Sunderland, USA.
- BOCK, W. 1985. Is *Diglossa* (?Thraupinae) monophyletic? *Neotropical Ornithology. Ornithological Monographs* 36: 319-332.
- 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.
- BOUCHER, D. H., S. JAMES & K. KEELER. 1982. The ecology of mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 315-347.
- BRONSTEIN, J. L. 1994. Our current understanding of mutualism. *Quarterly Review of Biology* 69: 31-51.
- COLWELL, R. K., B. J. BETTS, P. BUNNELL, F. L. CARPENTER & P. FEINSINGER. 1974. Competition for the nectar of *Centropogon valerii* by the hummingbird *Colibri thalassinus* and the flower-piercer *Diglossa plumbea*, and its evolutionary implications. *Condor* 76: 447-454.
- FAEGRI, K. & L. VAN DER PIJL. 1979. Principles of pollination ecology. 3^a Ed. Pergamon Press, Nueva York.
- GARCÍA-FRANCO, J. G., D. MARTÍNEZ. & T. M. PÉREZ. 2001. Hummingbird flower mites and *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae): polyphagy in a cloud forest of Veracruz, Mexico. *Biotropica* 33: 538-542.
- GASS, C. L., M. ROMICH & R. K. SUAREZ. 1999. Energetics of hummingbird foraging at low ambient temperature. *Canadian Journal of Zoology* 77: 1-7.
- GRAVES, G. 1982. Pollination of a *Tristerix* mistletoe (Loranthaceae) by *Diglossa* (Aves, Thraupidae). *Biotropica* 14: 316-317.
- GUTIÉRREZ, A. 2005. Ecología de la interacción entre colibríes (Aves: Trochilidae) y las plantas que polinizan en el boque altoandino de Torca. Tesis de Maestría en Biología. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- GUTIÉRREZ, A. & S. V. ROJAS. 2001. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos del volcán Galeras, sur de Colombia. Tesis de pregrado. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. Departamento de Biología.
- GUTIÉRREZ, A., S. V. ROJAS-NOSSA & F. G. STILES. 2004. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos. *Ornitología Neotropical* 15: 205-213.
- HACKETT, S. 1995. Molecular systematics and zoogeography of flowerpiercers in the *Diglossa baritula* complex. *Auk* 112: 156-170.
- HAINSWORTH, F. R. & L. L. WOLF 1976. Nectar characteristics and food selection by hummingbirds. *Oecologia* 25: 101-113.
- HEINRICH, B. & P. H. RAVEN. 1972. Energetics and pollination ecology. *Science* 176: 597 – 602.
- HERNÁNDEZ H. M. & V. M. TOLEDO. 1979. The role of nectar robbers and pollinators in the reproduction of *Erythrina leptorhiza*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 66: 512-520.
- HUTTO, R. 1994. The composition and social organization of mixed-species flocks in a tropical deciduous forest in western Mexico. *The Condor* 96:105-118.
- IRWIN, R. E. & A. K. BRODY. 1999. Nectar-robbing bumblebees reduce the fitness of *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae). *Ecology* 80: 1703-1712.
- INOUE, D. W. 1980. The terminology of floral larceny. *Ecology* 61: 1251-1253.
- INOUE, D. W. 1983. The ecology of nectar robbing. Págs. 153-174 en: B. Bentley & T. S. Elias (eds.). *The biology of nectaries*. Columbia University Press, Nueva York.
- LARA, C. AND J. F. ORNELAS. 2002. Effects of nectar theft by flower mites on hummingbird behavior and the reproductive success of their host plant, *Moussonia deppeana* (Gesneriaceae). *Oikos* 96: 470-480.
- ISLER, M. L. & P. R. ISLER. 1999. The tanagers. Natural history, distribution and identification. Washington, D. C. Smithsonian Institution Press.
- KJONAAS, C. & C. RENGIFO. 2006. Differential effects of avian nectar-robbing on fruit set of two Venezuelan andean cloud forest plants. *Biotropica* 38: 276–279.
- LYON, D. L. & C. CHADEK. 1971. Exploitation of nectar resources by hummingbirds, bees (*Bombus*), and *Diglossa baritula* and its role in the evolution of *Penstemon kunthii*. *Condor* 73: 246-248.
- MALDONADO-COELHO, M. & M. MARINI. 2000. Effects of forest fragment size and successional stage on mixed-species bird flocks in southeastern Brazil. *The Condor* 102: 585-594.
- MALOOF, J. E. & D. W. INOUE. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology* 81: 2651-2661.
- MCDADE, L. A. & S. KINSMAN. 1980. The impact of floral parasitism in two neotropical hummingbird-pollinated plant species. *Evolution* 34: 944-958.
- MOYNIHAN, M. 1963. Inter-specific relations between some Andean birds. *Ibis* 105: 327-339.
- MOYNIHAN, M. 1979. Geographic variation in social behaviour and in adaptations to competition among Andean birds. Publ. Nuttall Ornithol. Club No. 18.
- MORSE, D. 1970. Ecological aspects of some mixed-species foraging flocks of birds. *Ecological Monographs* 40: 119-168.
- NAOKI, K. 1998. Seasonal change of flower use by the slaty flowerpiercer (*Diglossa plumbea*). *Wilson Bulletin* 110: 393-397.
- NAVARRO, L. 1999. Pollination ecology and effect of

- nectar removal in *Macleania bullata* (Ericaceae). *Biotropica* 31: 618-625.
- NAVARRO, L. 2000. Pollination ecology of *Anthyllis vulneraria* subsp. *vulgaris* (Fabaceae): nectar robbers as pollinators. *American Journal of Botany* 87: 980-985.
- NAVARRO, L. 2001. Reproductive biology and effect of nectar robbing on fruit production in *Macleania bullata* (Ericaceae). *Plant Ecology* 152: 59-65.
- ORNELAS, J. F. 1994. Serrate tomia: an adaptation for nectar robbing in hummingbirds? *Auk* 111: 703-710.
- PEARSON, O. P. 1954. The daily energy requirements of a wild Anna hummingbird. *Condor* 56: 317-322.
- POWELL, G. V. N. 1979. Structure and dynamics of interspecific flocks in a Neotropical mid-elevation forest. *The Auk* 96: 375-390.
- ROJAS, S. V. 2005. Ecología de la comunidad de pinchaflores (Aves: *Diglossa* y *Diglossopsis*) en un bosque Altoandino. Tesis de Maestría en Biología. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- ROUBIK, D. W. 1982. The ecological impact of nectar-robbing bees and pollinating hummingbirds on a tropical shrub. *Ecology* 63: 354-360.
- SCHONDUBE, J. E. & C. MARTÍNEZ DEL RÍO. 2003a. The flowerpiercers' hook: an experimental test of an evolutionary trade-off. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 270: 195-198.
- SCHONDUBE, J. E. & C. MARTÍNEZ DEL RÍO. 2003b. Concentration-dependent sugar preferences in nectar-feeding birds: mechanisms and consequences. *Functional Ecology* 17: 445-443.
- SCHONDUBE, J. E. & C. MARTÍNEZ DEL RÍO. 2004. Sugar and protein digestion in flowerpiercers and hummingbirds: a comparative test of adaptive convergence. *Journal of Comparative Physiology B* 174: 263-273.
- SKUTCH, A. F. 1954. Life histories of Central American birds: *Diglossa plumbea*. *Pacific Coast Avifauna* 31: 421-436.
- SNOW, D. W. & B. K. SNOW. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)* 38: 105-139.
- STILES, F. G. 1976. Taste preferences, color preference, and flower choice in hummingbirds. *Condor* 78: 10-26.
- STILES, F. G. 1978. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *American Zoologist* 18: 715-727.
- STILES, F. G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68: 323-351.
- STILES, F. G., A. V. AYALA & M. GIRÓN. 1992. Polinización de las flores de *Brachyotum* (Melastomataceae) por dos especies de *Diglossa* (Emberizidae). *Caldasia* 17: 47-54.
- SUAREZ, R. K. & C. L. GASS. 2002. Hummingbird foraging and the relation between bioenergetics and behaviour. *Comparative Biochemistry and Physiology* 133: 335-343.
- TEMELES, E. J., Y. B. LINHART, M. MASONJONES, & H. D. MASONJONES. 2002. The role of flower width in hummingbird bill length-flower length relationships. *Biotropica* 34: 68-80.
- THOMPSON, J. N. 1982. Interaction and coevolution. John Wiley (ed.), Nueva York.
- TRAVESSET, A. M., M. E. WILLSON, & C. SABAG. 1998. Effects of nectar-robbing birds on fruit set of *Fuchsia magellanica* in Tierra del Fuego: A disrupted mutualism. *Functional Ecology* 12: 459-464.
- VILLEUMIER, F. 1969. Systematics and evolution in *Diglossa* (Aves: Coerebidae). A.M.N.H. Novitates No. 2831.
- WELLS, D. J. 1993. Ecological correlates of hovering flight of Hummingbirds. *Journal of Experimental Biology* 178: 59-70.
- WOLF, L. L., F. G. STILES & F. R. HAINSWORTH. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* 32: 349-379.
- ZAR, J. H. 1996. *Bioestatistical Analysis*. 3ª Ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.

Anexo 1. Características de las flores relevantes a la interacción con los visitantes florales

FAMILIA/ Especie	Corola total mm	Corola efectiva mm	Volúmen diario de néctar μl/ 24h	[Sacarosa] ° Brix	Energía diaria por flor Cal/flor/24h	Color	Tipo de Corola	Orientación
ALSTROEMERIACEAE <i>Bomarea</i> sp.1	27.5	22.7	8.3	16.8	5.1	Nja-Rj	D	P
CAMPANULACEAE <i>Siphocampylus columnae</i>	46.4	30	11.9	25.2	11	Nja-Am	S	H
CLUSIACEAE <i>Clusia multiflora</i>	13.6	4.4	21.4	18.8	14.9	Vrd	D	E
ELAEOCARPACEAE <i>Vallea stipularis</i>	9.2	5.5	2.8	22.5	2.4	Rdo	D	P
ERICACEAE <i>Bejaria resinosa</i>	31.6	28.2	9.3	12.6	4.3	Rj	D	E
<i>Cavendishia bracteata</i>	21.2	17.7	16.4	21.5	13	Rj-Bl	S	H-P
<i>Cavendishia nitida</i>	31.5	23.3	17.6	17	11.1	Rj-Bl	S	H
<i>Gaylussacia buxifolia</i>	8.3	7.3	2.7	20.9	2.1	Rdo	S	P
<i>Macleania rupestris</i>	17	13.5	18.3	17.3	11.7	Rj	S	P
<i>Pernettya prostrata</i>	7.9	6.9	1.9	16.6	1.2	Bl	S	P
<i>Vaccinium floribundum</i>	7.6	7	1.2	30.1	1.3	Rdo	S	P
GENTIANACEAE <i>Macrocarpea glabra</i>	53.3	42.3	55	17.1	34.8	Am	S	E-H
MELASTOMATACEAE <i>Axinaea macrophylla</i>	21.6	11.4				Rdo	D	E
<i>Brachyotum strigosum</i>	19.4	16.3	7.9	16.3	4.8	Mor	D	P
ONAGRACEAE <i>Fuchsia</i> sp.	48,0	35.5	3.6	13	1.7	Nj	S	P
RUBIACEAE <i>Palicourea</i> sp. 1	15.4	11.4	5.1	15	2.8	Am	S	H
<i>Palicourea</i> sp. 2	13.4	10.8	3.2	14.8	1.7	Viol	S	H
<i>Palicourea</i> sp. 3	19.2	14.2	9	19.2	6.4	Bl-Vrd	S	P
SCROPHULARIACEAE <i>Castilleja integrifolia</i>	21.3	8.4	2.5	30.9	2.8	Vrd-Rjo	S	H

Color: Rj= rojo, Rdo= rosado, Mor= morado, Am= amarillo, Nj= anaranjado, Bl= blanco, Vrd= verde, Viol= violeta. Tipo de corola: D= dialipétala, S= simpétala. Orientación: E= erecta, H= horizontal, P= péndula.

Anexo 2. Frecuencia de transporte de polen por cuatro especies de pinchaflores (Aves: *Diglossa* y *Diglossopsis*) de los altos Andes.

Plantas	<i>D.cyanea</i>	<i>D.caerulescens</i>	<i>D.humeralis</i>	<i>D.albilatera</i>	General
<i>Macleania rupestris</i> *	0.889	0.750	0.653	0.488	0.678
<i>Eucalyptus globulus</i>	0.467	0.375	0.594	0.683	0.561
<i>Brachyotum strigosum</i> *	0.378	0	0.535	0.366	0.444
<i>Axinaea macrophylla</i> *	0.533	0.750	0.366	0.293	0.420
<i>Clusia multiflora</i> *	0.133	0.625	0.228	0.268	0.249
<i>Gaiadendron punctatum</i>	0.089	0	0.317	0.317	0.244
<i>Cavendishia bracteata</i>	0.178	0	0.257	0.244	0.244
<i>Bejaria resinosa</i>	0.111	0.125	0.337	0.049	0.215
<i>Vallea stipularis</i>	0.067	0	0.208	0.171	0.151
Tipo Dal sp7	0.044	0.250	0.089	0.098	0.083
Tipo Asteraceae sp.	0.022	0	0.079	0.049	0.054
<i>Pernettya prostata</i> *	0	0	0.099	0	0.054
<i>Bomarea</i> sp.	0.067	0	0.059	0.024	0.049
<i>Cavendishia nitida</i> *	0.111	0	0.02	0.049	0.049
<i>Tillandsia</i> sp.	0	0.125	0.079	0	0.049
Tipo alado	0.044	0	0.069	0	0.044
Tipo Dcy sp3	0.156	0	0.010	0	0.039
Tipo Ericaceae sp.	0	0	0.050	0.049	0.034
<i>Passiflora azeroana</i>	0.022	0	0.040	0.049	0.034
<i>Tillandsia denudata</i>	0.044	0	0.040	0	0.034
Tipo Asteraceae sp.4	0.022	0	0.050	0	0.029
<i>Macrocarpaea glabra</i> *	0.022	0	0.030	0.049	0.029
<i>Racinaea</i> sp.	0.022	0.125	0.020	0.024	0.024
<i>Racinaea subalata</i>	0.0667	0	0	0.049	0.024
<i>Ugni myrticoides</i>	0.022	0.250	0.010	0.024	0.024
<i>Aragoa abietina</i>	0.044	0	0.010	0.024	0.020
Tipo Bromeliaceae sp.	0.022	0	0.010	0.049	0.020
Tipo Dal sp.19	0	0	0	0.098	0.020
<i>Gaylussacia buxifolia</i> *	0.022	0	0.020	0.024	0.020
<i>Tillandsia biflora</i>	0.044	0	0.010	0.024	0.020
<i>Tillandsia turneri</i>	0.044	0	0.020	0	0.020
Tipo Dal sp.18	0	0	0.010	0.049	0.015
<i>Racinaea tetrantha</i>	0.022	0	0.020	0	0.015
Tipo Asteraceae sp5	0	0.125	0	0	0.010
<i>Bomarea caldasii</i> *	0.022	0	0.010	0	0.010
<i>Fuchsia</i> sp.1	0.022	0	0.010	0	0.010
<i>Palicourea</i> sp.	0	0	0.020	0	0.010
<i>Puya nitida</i>	0.022	0	0.010	0	0.010
<i>Racinaea riocreuxii</i>	0.022	0.125	0	0	0.010
Tipo equinado sp.1	0.044	0	0	0	0.010
<i>Vaccinium floribundum</i> *	0.022	0	0.010	0	0.010
Tipo Asteraceae sp.1	0	0	0.010	0	0.005
<i>Bomarea</i> sp.2	0	0	0.010	0	0.005
<i>Castilleja integrifolia</i> *	0.022	0	0	0	0.005
Tipo Campanulaceae sp.	0	0	0.010	0	0.005
Tipo Dal sp.10	0	0	0	0.024	0.005
Tipo Dal sp.11	0	0	0	0.024	0.005

Tipo Dal sp.16	0	0	0	0.024	0.005
Tipo Dal sp.20	0	0	0	0.024	0.005
Tipo Dcy sp.2	0.022	0	0	0	0.005
Tipo Dhum sp.3	0	0	0.010	0	0.005
<i>Espeletia</i> sp.	0	0	0.010	0	0.005
<i>Fucshia</i> sp.2	0	0	0.010	0	0.005
<i>Fucshia</i> sp.3	0	0	0	0.024	0.005
<i>Hedyosmum</i> sp.	0	0	0	0.024	0.005
Tipo L120	0	0	0.010	0	0.005
<i>Miconia</i> sp.	0.022	0	0	0	0.005
<i>Palicourea</i> sp.1*	0	0	0.010	0	0.005
<i>Passiflora mixta</i>	0	0	0	0.024	0.005
Tipo Poaceae sp.2	0	0	0.010	0	0.005
<i>Salvia amethystina</i>	0	0	0.010	0	0.005
<i>Syphocampylus columnae</i> *	0.022	0	0	0	0.005
<i>Tillandsia fendleri</i>	0	0	0.010	0	0.005
Tipo Begonia (Mt336)	0.022	0	0	0	0.005
Tipo Estriado (Cc37)	0	0	0.010	0	0.005
Tipo Inaperturado	0.022	0	0	0	0.005
Tipo Monoporado	0	0	0	0.024	0.005
Total cargas analizadas	45	8	101	41	195
Tipos polínicos registrados	40	11	48	33	67

*Plantas de las cuales observé visitas (tabla 2) o marcas de los picos de los pinchaflores (Tabla3).