

Artículos**LAS INTERACCIONES ECOLÓGICAS Y ESTRUCTURA DE UNA COMUNIDAD ALTOANDINA DE COLIBRÍES Y FLORES EN LA CORDILLERA ORIENTAL DE COLOMBIA****Ecological interactions and structure of a high Andean community of hummingbirds and flowers in the Eastern Andes of Colombia****Aquiles Gutiérrez-Zamora***Corporación ECOTONO y Grupo de Ornitología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., Colombia. aquiles@ecotonocolombia.org, eagutierrez@unal.edu.co***RESUMEN**

Durante dos años estudié la interacción colibrí-flor en el bosque altoandino y subpáramo en los Cerros de Torca en la Cordillera Oriental de los Andes colombianos, con respecto a la distribución espacial de las poblaciones de los colibríes y los patrones de selección de las plantas polinizadas por ellos. Identifiqué las preferencias por recursos registrando visitas florales y polen transportado por las aves. Una comunidad de 18 especies de colibríes interactuó con al menos 58 especies de plantas. La comunidad de plantas se clasificó en tres gremios de polinización con base en características de las plantas, además de la variedad y frecuencia de colibríes como vectores de polen. Tales características estaban asociadas directamente con el establecimiento de interacciones de diferentes niveles de intensidad con especies o grupos de especies de colibríes como polinizadores más frecuentes. La estructura ecológica de los dos hábitats reflejó las interacciones ínterespecíficas y su naturaleza en la configuración de patrones no aleatorios en tales comunidades. Una fuerte influencia de fenómenos de competencia y coevolución es evidente en la organización de estas comunidades colibrí-flor. Los mecanismos de coexistencia de las especies involucran divergencias espaciales, características florales, relaciones morfológicas y distribución espacio-temporal de las abundancias de las aves. Se establecieron convergencias notables con otras comunidades colibrí-flor en ecosistemas de montaña.

Palabras clave: coexistencia, comunidades colibrí-flor, ecomorfología, ecosistemas altoandinos, gremios de polinización, subcomunidades.

ABSTRACT

In this two-year study of hummingbird-flower interactions, I focused on the relations between the distribution of hummingbird populations in space and time and patterns of flower selection by the birds, and the impact of these factors upon the pollination of plants in two high Andean ecosystems: high Andean forest and subpáramo. I identified resource preferences by recording floral visits and pollen loads. The community was composed of 18 hummingbird species which interacted with at least 58 plant species. The of the plant community was classified according to plant characteristics (floral morphology and nectar production), as well as the number and morphological characteristics of the hummingbirds that served as pollen vectors. These characteristics are associated directly with the establishment of interactions at different levels of

intensity with hummingbird species or groups of species, as the most frequent pollinators. The structure in the two communities showed evidence of a strong influence of these interspecific interactions in the ecological configuration of nonrandom patterns in such communities. A strong influence of competition and coevolution was evident in the organization of this hummingbird-flower community. The coexistence mechanisms of the species involve: divergences in spatial distribution, floral characteristics, morphological relations, and spatiotemporal distribution of the abundances of the birds. Notable convergences were established with other hummingbird-flower communities of high mountain ecosystems of the northern Andes and the mountains of Central America.

Key words: coexistence, ecomorphology, High Andean ecosystems, hummingbird-flower communities, pollination guilds, subcommunities.

INTRODUCCIÓN

Las interacciones entre especies pueden generar procesos ecológicos y evolutivos que en contextos geográficos y temporales adecuados, terminan definiendo la permanencia o extinción de especies simpátricas. Esta dinámica finalmente ha desembocado en los patrones que presentan las especies que logran coexistir en las comunidades actuales (Connell 1983). Varios investigadores han sugerido que comunidades de colibríes y flores particulares exhiben patrones en morfología y fenología que reflejan adaptaciones evolutivas relacionadas con interacciones competitivas entre las especies de cada grupo y estrechas interacciones mutualistas entre las aves y las flores polinizadas (Stiles 1978 y 1985, Waser 1978a,b y 1983, Cole 1981, Brown & Browsers 1985, Ranta 1986, Feinsinger & Tiebout 1991). En comunidades de plantas estables, se ha demostrado que la competencia por polinización y el mutualismo resultan en patrones no aleatorios en la morfología floral y la fenología de la floración entre las especies de plantas (Feinsinger & Colwell 1978, Stiles 1975, 1978 y 1985, Waser 1983). En este contexto, el desplazamiento de caracteres conduciría a reducir la superposición morfológica o fenológica entre las especies, dando lugar a selección en contra de fenotipos con alto grado de traslape y la persistencia en la comunidad de las especies con morfologías y fenologías disímiles (Waser 1978b). Sin embargo, todavía falta evaluar a profundidad el conjunto de estos patrones en relación con las recompensas ofrecidas a los colibríes y los patrones de escogencia de flores de éstos, para desarrollar modelos estadísticamente sustentados de la estructuración de las comunidades de plantas polinizadas por colibríes.

En algunas comunidades de colibríes en islas del Caribe, zonas templadas de Norteamérica (Brown & Browsers 1985) y zonas montañosas de México (Ranta 1986), se identificaron evidencias de desplazamiento morfológico de las especies posiblemente causadas por competencia. En estas comunidades, características asociadas al consumo de néctar como el peso corporal o la morfología del pico presentan patrones hiperdispersos entre las especies, lo cual es consistente con los patrones encontrados en comunidades de aves en islas pequeñas del Caribe (cf. Travis y Ricklefs 1983). En los ecosistemas de montaña del norte de los Andes se conjugan dos factores que pueden producir tales patrones: el alto grado de aislamiento de biotopos remanentes como los bosques altoandinos o los páramos, y la alta variedad y abundancia de los colibríes. La existencia de migraciones poblacionales y patrones complejos de repartición de recursos florales sugiere un efecto notable de la competencia y la coevolución de mutualismos (Wolf et al. 1976, Büchert & Mogens 2001, Gutiérrez et al. 2004a).

Sólo en una localidad de alta montaña en los Andes, el Santuario de Fauna y Flora Volcán Galeras en el sur de Colombia, se han investigado en detalle las aves nectarívoras y su interacción con las plantas, donde se estudiaron cuatro subcomunidades ave-planta con rasgos ecológicos particulares (Gutiérrez et al. 2004a). Entre las especies de plantas y colibríes de una subcomunidad se presentó una fuerte asociación en fenología y ciclo anual, así como también en afinidad y ajuste morfológico entre estructuras y otras características florales, y los colibríes. Estos patrones pueden reflejar la influencia de mecanismos relevantes para el mantenimiento de estas comunidades de alta montaña, las

cuales enfrentan fuertes restricciones ambientales, y donde las aves cobran mayor importancia como polinizadores ya que las bajas temperaturas reducen considerablemente la diversidad y actividad de los insectos (Cruden 1972).

Este trabajo presenta un análisis de las interacciones entre colibríes y flores en el bosque altoandino y subpáramo de Torca (Cordillera Oriental colombiana), con el objetivo de dilucidar la estructura y la dinámica de la comunidad colibrí-flor. Me propuse identificar mecanismos que permiten la coexistencia de las especies de plantas y de colibríes y los patrones comunitarios resultantes. Además, busqué evaluar el papel de las interacciones en la configuración ecológica de las comunidades. Con este análisis espero poder reconocer y evaluar posibles convergencias ecológicas y evolutivas en comunidades colibrí-flor en otros ecosistemas de alta

montaña. En este artículo hago énfasis en la organización espacial y ecomorfológica de esta comunidad; el análisis de la dinámica temporal de la comunidad se presentará en otra publicación.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO: El bosque de Torca está ubicado al norte de la ciudad de Bogotá (Distrito Capital) en la vereda Yerbabuena (4°40'N, 74°01'W). Este bosque constituye el fragmento más grande y mejor conservado de los cerros que forman el borde oriental de la Sabana de Bogotá. En el área de estudio hay dos períodos lluviosos al año, uno en abril-mayo y otro menor en octubre-noviembre. Las temporadas más secas son enero-febrero y julio-agosto (Fig. 1). La precipitación promedio alcanza valores superiores a 1200 mm anuales. La temperatura promedio anual es aproximadamente de 14°C, con variaciones mínimas a lo largo del año (Asociación Bogotana de Ornitología 2000).

La zona de estudio comprende una franja de bosque altoandino ubicada entre los 2700 y 3150 m sobre las laderas de los cerros, caracterizadas por una elevada humedad relativa. Entre los árboles dominantes del dosel se destacan especies como *Weinmannia tomentosa*, *Clusia multiflora*, *Drimys granadensis*, *Gaiadendron punctatum* y *Axinaea macrophylla*. El estrato arbustivo es denso, y son importantes especies de ericáceas como *Macleania ruperstris*, *Cavendishia nitida* y *Bejaria aestuans*, además de especies de *Palicourea*, *Piper* y *Myrica parvifolia*; en varios puntos el sotobosque está dominado por bambú (*Chusquea* sp.). Dentro del bosque existe un alto grado de epifitismo, donde muchas de las plantas corresponden a orquídeas, bromelias (*Vriesea*, *Racinaea*, *Tillandsia turnerii*, *T. complanata* y *T. biflora*, entre otras) y varias especies de ericáceas, además de helechos y musgos, los cuales también proliferan en los troncos y ramas de los árboles (Fig.2a).

Sobre los 3100 m predominan áreas con vegetación arbustiva y achaparrada en los fillos de las montañas, que tienen la fisonomía y composición de subpáramo. Las especies representativas de este subpáramo son las ericáceas como *Bejaria resinosa*, *Vaccinium floribundum*, *Pernettya prostrata* y va-

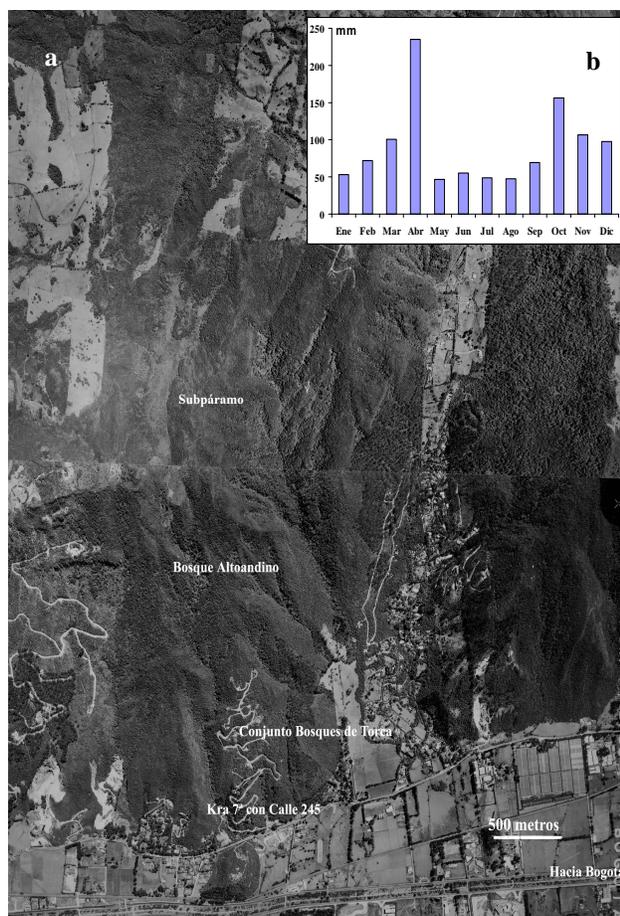


Figura 1 a) Ubicación general de área de estudio. Fuente: IGAC; b) Comportamiento de las lluvias: muestra los promedio de precipitación mensual entre 2001 y 2003.

rias especies de *Gaultheria* y bromelias terrestres como *Puya nitida* (Fig. 2b). En zonas altas adyacentes al nacimiento de la quebrada Torca, hay un área de páramo azonal pantanoso donde dominan especies de *Espeletia* y *Calamagrostis*.

TRABAJO DE CAMPO.- Entre junio de 2001 y marzo de 2002, y entre marzo de 2003 y abril de 2004, realicé muestreos de 30 días en promedio, en intervalos no mayores a dos meses. Hice la mayor parte de mis observaciones a lo largo de dos transectos: uno de 1237 m en el bosque altoandino y el otro de 1744 m en el subpáramo. Durante el primer período, me concentré en determinar la composición de las comunidades de colibríes y plantas y en documentar la fenología de la floración de las plantas. Identifiqué los colibríes y registré las plantas que visitaron con binoculares Nikon 10x25. Realicé capturas de los colibríes regularmente para completar el inventario de especies, documentar su morfo-

logía y obtener cargas de polen usando gelatina coloreada (Gutiérrez & Rojas 2001, Gutiérrez et al. 2004a), completando así el inventario del espectro de plantas visitadas por las aves. En este período inicié la elaboración de una colección botánica de referencia incluyendo ejemplares fértiles y muestras de polen de todas las especies de plantas estudiadas.

Durante el segundo período de monitoreo (2003-2004), hice censos rigurosos de los colibríes en las horas de mayor actividad (06:00-10:00) con el método de transecto de banda infinita. Para cada colibrí detectado, registré la especie, el sexo cuando fue posible, el hábitat, la altitud y la actividad que realizó al momento de ser registrado, incluyendo interacciones con flores u otras aves. En el interior del bosque discriminé mis observaciones entre estratos verticales: sotobosque (0-4 m), subdosel (5-12 m) y dosel (>12 m). En el bosque acumulé un

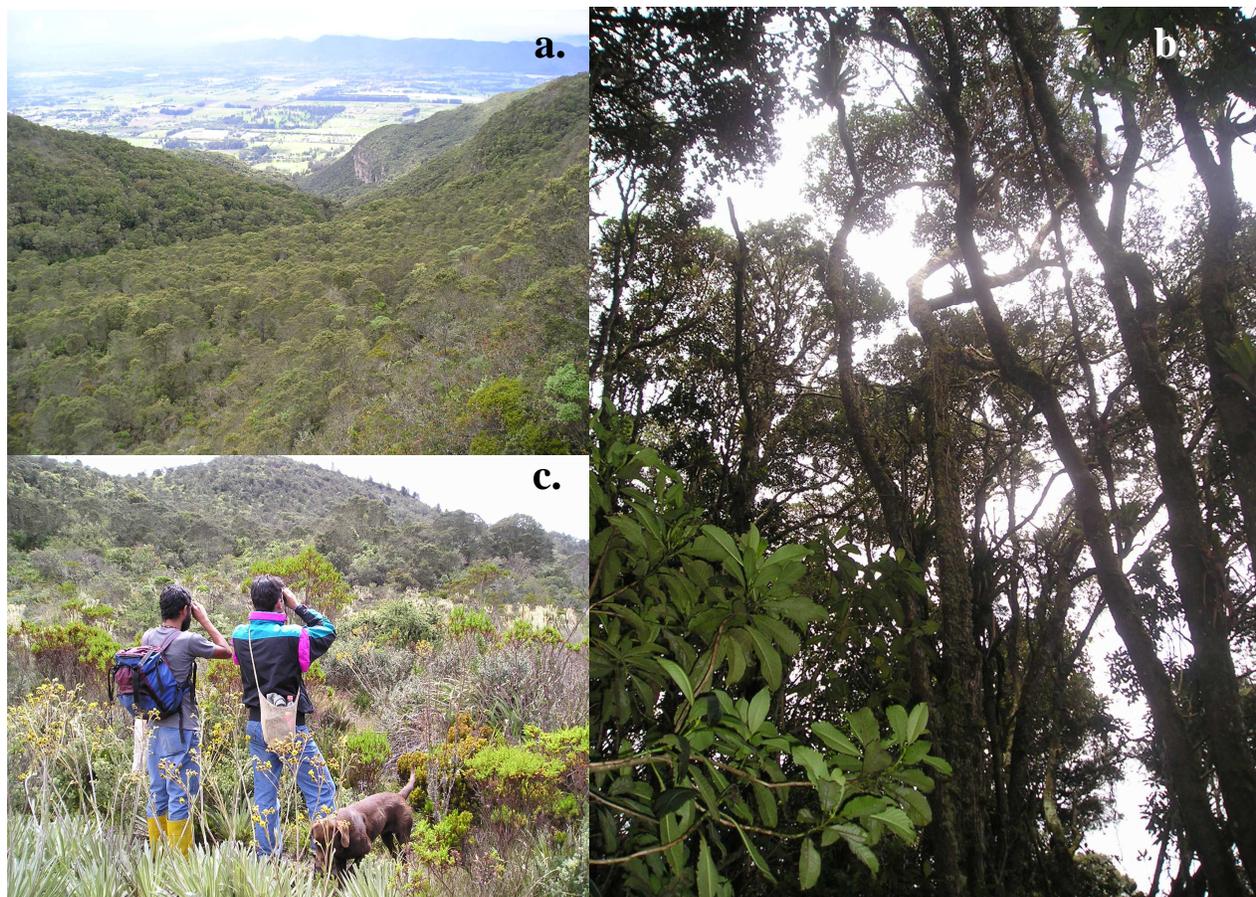


Figura 2. Área de estudio: a) Panorámica del Bosque Altoandino de Torca. b) Interior del bosque, estratificación vertical c) sistemas de subpáramo. (Foto c: por Sandra Rojas)

total de 76h 15min de censos visuales, y en el subpáramo 52h 50min, con un promedio diario de 2h 30min de observación.

Capture las aves usando 20 redes de niebla de 12x2.5m con ojo de malla de 30mm, abiertas desde las 05:30 hasta las 17:30. Acumulé un total de 2177 h/red en el bosque y 1994 h/red en el subpáramo, con un promedio de 347.6 h/red por muestreo en cada hábitat. La estimación final de la abundancia de los colibríes en diferentes ambientes fue realizada cotejando los datos de censos y de capturas con redes. Cada individuo capturado fue marcado con anillos de aluminio numerados, llevando un registro de las capturas por especie y sexo. Todas las aves capturadas fueron pesadas y medidas: culmen total, culmen expuesto, ancho de la comisura, altura del pico, cuerda del ala cerrada, longitud de la cola, tarso, longitud de la uña del primer dedo de la pata y la extensión de la pata (Gutiérrez & Rojas 2001). Continué con la recolección de cargas de polen de los individuos capturados, recogiendo el polen antes de retirar los colibríes de las redes o antes de realizar las mediciones morfológicas para reducir la pérdida de granos por manipulación.

En este segundo período, documenté la fenología y distribución espacial de la floración contando la oferta de flores en una banda de 5 m a cada lado de los transectos en los dos hábitats. Caractericé la morfología floral midiendo la longitud total y la longitud efectiva (distancia mínima entre la boca de la corola y la cámara de néctar) de diez o más flores por especie. Para caracterizar la recompensa para los colibríes, medí la producción diaria y la concentración de néctar de flores embolsadas 12 ó 24 horas antes para evitar visitantes con micropipetas marca SIGMA de 10, 20 y 50 μ l, y un refractómetro de mano Fisher. La concentración en g/100 g de solución (grados °Brix) fue convertida a molaridad y a calorías para estimar el rendimiento energético de las flores (Wolf et al.1976, Bolten et al.1979, Gutiérrez et al. 2004a).

TRABAJO DE LABORATORIO.- Analicé las cargas de polen de las aves con un microscopio de luz, registrando el número de granos de cada palinomorfo. El polen presente en estas muestras fue determinado taxonómicamente por comparación con la colección palinológica de referencia de plantas visitadas

por colibríes de la zona de estudio y de otras localidades de bosque altoandino (Gutiérrez & Rojas 2001), además de claves taxonómicas y bibliografía pertinente. Las determinaciones taxonómicas de las plantas se llevaron a cabo en el Herbario Nacional Colombiano.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO Y MANEJO DE DATOS.- Para evaluar la relación entre variables de interés ecológico y distribuciones morfológicas, usé el índice no paramétrico de correlación de Spearman (Zar 1996). La prueba de Kolmogorov-Smirnov fue empleada para comparar las distribuciones de dos muestras; análisis de varianza no paramétrico Kruskal-Wallis para k muestras (Zar, 1996), para comparar medianas en grupos de tres o más variables. Usé la prueba *t* de Student para comparar las medias entre dos muestras y el estadístico V de Williams (1995) para evaluar desplazamiento de caracteres en morfología de los colibríes y las épocas de floración en las plantas. Evalué patrones comunitarios en morfologías y características del néctar en las flores con relación a comunidades aleatorias generadas por el programa EcoSim700. Específicamente, evalué la probabilidad de que las distribuciones particulares que tomaron los datos de morfología floral, características del néctar, número de vectores de polen entre los colibríes, frecuencia de aparición el polen en las cargas y hábitat de las plantas fueran obtenidas por procesos puramente aleatorios. Para esto, comparé el coeficiente de variación de los datos obtenidos entre las especies de plantas identificadas en la comunidad con un modelo nulo (Gotelli & Graves 1996). En caso de que fuerzas diferentes al azar estuvieran influenciando las distribuciones de las características florales, se esperaría que la variación de los datos observados fuera más baja que en las distribuciones obtenidas al azar.

Calculé valores de superposición porcentual en el uso de recursos entre especies con la fórmula de Feinsinger (1976). Apliqué análisis de componentes principales para simplificar variables y evaluar tendencias de agrupación entre las especies (plantas y colibríes), y análisis discriminante para identificar variables que podrían explicar los patrones de agrupación en especies de plantas de acuerdo a características asociadas a la interacción con los colibríes. Para evaluar la significancia de las funciones

discriminantes, usé la prueba de chi-cuadrado (Digby & Kempton 1994, Manly 1994).

RESULTADOS

COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE PLANTAS.- Observé directamente visitas a flores de 28 especies de plantas por once especies de colibríes. Las visitas a sólo dos especies, *Elleanthus ensathus* y *Stenorrhynchos speciosum*, fueron detectadas exclusivamente por observación directa. Después de analizar 575 cargas de polen, encontré que al menos 62 palinómorfos fueron transportados por trece especies de colibríes. Al menos 56 palinómorfos aparecieron en más de dos cargas distintas. Identifiqué 26 plantas exclusivamente por análisis palinológico, entre las que sobresalen varias enredaderas o epífitas del dosel del bosque que difícilmente son detectadas por simple observación, además de cuatro palinómorfos identificados sólo hasta el nivel de familia. En total, acumulé evidencia de visitas florales o transporte de polen por colibríes para 58 especies de plantas de 18 familias, de las cuales sólo dos están representadas con más de tres especies: Ericaceae (10) y Bromeliaceae (11). Otras familias fueron importantes por su alta abundancia más que por su variedad de especies, como Rubiaceae, Campanulaceae, Onagraceae, Passifloraceae y Melastomataceae (Anexo 1).

En el bosque, identifiqué especies en proporciones muy similares a lo largo de los tres principales estratos verticales (Fig. 3). Fue notable en las cargas una baja proporción de árboles (*Gaiadendron*, *Axi-naea*, *Clusia* y *Bejaria*) así como de arbustos terrestres, entre los cuales encontré tres especies de *Pali-*

courea y tres de *Centropogon*. En contraste, hubo una gran concentración de formas epífitas y lianas ocupando diferentes estratos verticales: *Tillandsia*, *Vriesea*, *Mutisia*, *Racinaea*, *Bomarea*, *Fuchsia* y *Cavendishia*, entre otras. En el subpáramo o borde superior del bosque proliferaban los arbustos terrestres con un claro dominio de las flores de ericáceas, principalmente de *Gaultheria*, *Pernettya*, *Vaccinium*, *Macleania*, *Cavendishia* y *Bejaria*. También se destacaron por su abundancia *Siphocampylus* (Campanulaceae), *Brachyotum* (Melastomataceae), *Macrocarpea* (Gentianaceae), *Puya* (Bromeliaceae) y *Clethra* (Clethraceae).

Sólo una pequeña fracción de especies de plantas habita tanto el bosque como el subpáramo. No obstante, éstas son algunas de las más abundantes y presentaban eventos de floración notables en los dos hábitats. Las más importantes de éstas son las ericáceas *Macleania* y *Cavendishia*, que en el subpáramo crecen como arbustos terrestres, y en el bosque como arbustos epífitos o escandentes sobre los estratos altos. Plantas como *Bejaria* son arbustos muy comunes del subpáramo, pero en el bosque pueden alcanzar tallas de árboles robustos, con más de 10 m de altura y con floración importante en el dosel.

Acumulé información detallada sobre diferentes características asociadas a la interacción con los colibríes para 46 de las especies polinizadas frecuentemente por ellos (Anexo 1). Las flores de la mayoría de estas plantas tienen corolas relativamente largas y tubulares con algún mecanismo de protección de la cámara de néctar como brácteas que cubren la base de la corola. No obstante, algu-

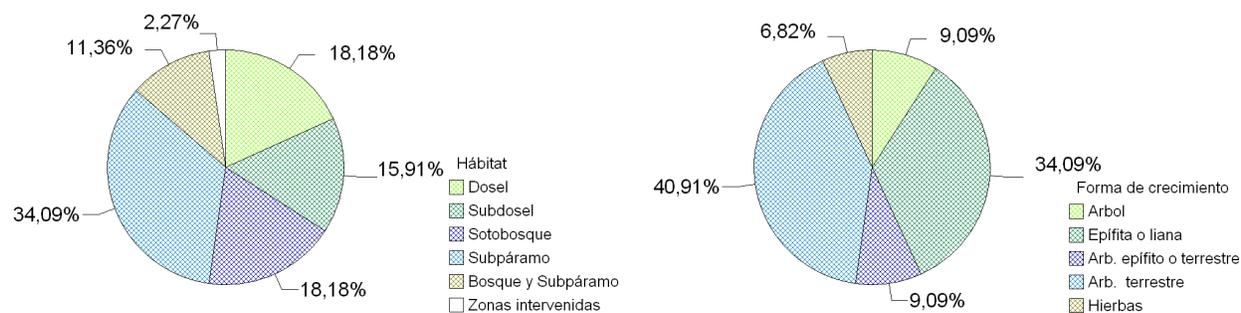


Figura 3. Distribución de 58 plantas visitadas por colibríes en el área de estudio de acuerdo a hábitat (izquierda) y formas de crecimiento (derecha). Las especies se distribuyen principalmente en interior de bosque el cual se discriminan en tres estratos verticales: dosel, subdosel y sotobosque.

nas especies como *Clusia multiflora* presentaron corolas cortas y dialipétalas, con nectarios prácticamente expuestos. El color de las flores fue principalmente rojo (22.7%), violeta en diferentes tonos (18.1%), o rosado, blanco o verde (más del 10%). Muchas flores presentaron combinaciones de colores, generalmente con rojo presente en parte de las corolas, las brácteas florales o ejes de las inflorescencias (v. gr., muchas bromelias). Más del 80% de las especies presentó flores de orientación péndula u horizontal, mientras que las restantes presentaron flores de orientación erecta.

En promedio, las flores tuvieron longitudes totales de corolas alrededor de 29.3 mm y longitudes efectivas de 21.7 mm., una diferencia de 7.5 mm en promedio. Sin embargo, algunas especies de corolas dialipétalas o de flores pequeñas tuvieron una diferencia mínima entre las dos longitudes (prácticamente cero en *Clusia multiflora*). Las plantas produjeron en promedio 12 μ l por flor cada 24 horas pero con mucha variación entre especies: las medidas más bajas estuvieron alrededor de 1 μ l, mientras que la producción máxima superó los 57 μ l (Anexo 1). La producción de néctar presentó una estrecha relación con la longitud total y efectiva de las flores ($r = 0.60$ y 0.63 respectivamente, $p < 0.001$). Todas las especies produjeron una solución de concentración variable, la mayoría entre 10% y 30%. La concentración del néctar no se relacionó con el volumen producido, pero hubo una relación inversa entre la concentración y la longitud efectiva de la corola ($r = -0.3$, $p = 0.03$).

La producción calórica varió entre poco menos de 1 cal/día en especies de flores pequeñas como *Clethra* sp. o *Tillandsia biflora*, hasta ca. 40 cal/día en flores de alto rendimiento como *Macrocarpea glabra* o *Puya nitida*. El promedio general fue de 7.8 cal/día y al menos 14 especies produjeron más de 10 calorías diariamente. Las calorías producidas en 24 horas se correlacionaron significativamente con las longitudes total y efectiva de la corola ($r > 0.6$, $p < 0.001$), pero no con la concentración del néctar. El valor calórico de la recompensa floral fue la única variable correlacionada con la frecuencia de aparición del polen de cada planta en las cargas transportadas ($r = 0.3$, $p = 0.047$). Las diez plantas más frecuentes en las cargas de polen producían más de 10 cal/flor/día.

Para todas las variables medidas, el coeficiente de variación observado entre las 46 especies de plantas (Anexo 1) fue mucho menor que el promedio de los índices obtenidos de las simulaciones aleatorias. Dos de las variables (longitud efectiva de la corola y rendimiento energético de las flores) presentaron un coeficiente observado menor que el simulado en más del 95% de las comunidades aleatorias. Para la longitud total de la corola y la concentración del néctar, esto ocurrió en más del 92% de las simulaciones. Estas diferencias sugieren que procesos diferentes al azar están configurando las distribuciones de las características florales de las plantas.

La forma en que la interacción colibrí-flor está afectando la estructura de la comunidad de plantas puede estar influenciada por el alto grado de variabilidad en cada característica floral, los tipos particulares de dispersión o la interacción de todas las variables en forma simultánea. El análisis de componentes principales (ACP) me permitió identificar factores que resumieron la interacción de diferentes características de las plantas. La afinidad de las plantas en este análisis está representada por su cercanía en el espacio multivariado y su ubicación con respecto a los vectores que describen el comportamiento y la relación entre las variables (Fig. 4). Una inspección del ACP me permitió delimitar de forma preliminar tres grupos de plantas, que pueden constituir gremios de polinización (cf. Root 1967).

Apliqué el análisis discriminante usando como criterio la clasificación *a priori* los gremios identificados por inspección directa del ACP. Esta forma de confrontar el patrón de agrupación inicial me permitió definir una función estadísticamente significativa ($\chi^2 = 77.1$; $gl = 16$; $p < 0.0001$) para clasificar las especies en tales grupos. Esta función resume el 75% de la variabilidad original de los datos: $1.076 * (\text{cal/flor/día}) + 0.080 * (\text{frecuencia uso de colibríes}) - 0.031 * (\text{número de vectores de polen}) - 0.284 * (\text{concentración en } ^\circ\text{Brix}) - 0.003 * (\text{hábitat}) + 1.319 * (\text{longitud efectiva en mm}) - 0.434 * (\text{longitud total en mm}) - 0.539 * (\text{volumen en } \mu\text{l/flor/día})$. Este análisis me permitió establecer que sólo *Clusia multiflora* y *Tillandsia pastensis* fueron clasificadas incorrectamente por el método de inspección directa; en el Anexo 1 muestro la clasificación más probable de cada planta en uno de los tres

gremios. Debido a que algunas de las variables usadas en este análisis están significativamente correlacionadas entre sí, los coeficientes de la función son difíciles de interpretar. Por esto, para definir las variables que tienen mayor peso en la clasificación, establecí cuáles de las características de las plantas se correlacionaron en forma más estrecha con los valores (z) generados por el análisis discriminante. Las variables que tuvieron más peso en la definición de los grupos fueron: longitud efectiva (0.92) y total (0.9) de la corola y rendimiento energético de las flores (0.8). Las variables restantes tuvieron correlaciones menores de 0.3 con la función discriminante y las menos importantes fueron hábitat, número de vectores y concentración del néctar.

Las plantas del primer gremio (GI), que incluye el 52.3% de las especies, poseen flores de corola corta con un promedio y desviación estándar de 10 ± 4.3 mm, y nunca más de 30 mm de longitud total ó 19.1mm de longitud efectiva (Fig. 5). Estas plantas tienen rendimientos energéticos de alrededor de 3.5 calorías/flor/día, con la menor desviación estándar de los tres grupos (4.0). El rendimiento energético

es relativamente pobre y está asociado a bajos promedios de producción de néctar, pero con concentraciones de sacarosa por encima de 50%, más del doble de la máxima concentración del néctar de las plantas de los otros dos grupos. Estas plantas son principalmente del subpáramo, aunque algunas de ellas hacen parte importante de la oferta floral en el sotobosque y en claros, como *Palicourea*, *Stenorrhynchos* y *Elleanthus*. Las flores de este gremio tienen un espectro relativamente amplio de vectores de polen (hasta diez especies de colibríes), pero son las únicas que incluyen flores visitadas por menos de tres especies de colibríes, o plantas en las que las aves aportan principalmente a su autopolinización, como las orquídeas. Casi todas las plantas de este gremio, sobre todo en el subpáramo, son visitadas frecuentemente por insectos como abejorros del género *Bombus*, abejas y algunos dípteros que probablemente son igual o más importantes que los colibríes como polinizadores en muchos casos.

El segundo gremio de polinización (GII) incluye el 28.6 % de las especies y está muy influenciado por la presencia de muchas plantas comunes tanto en el

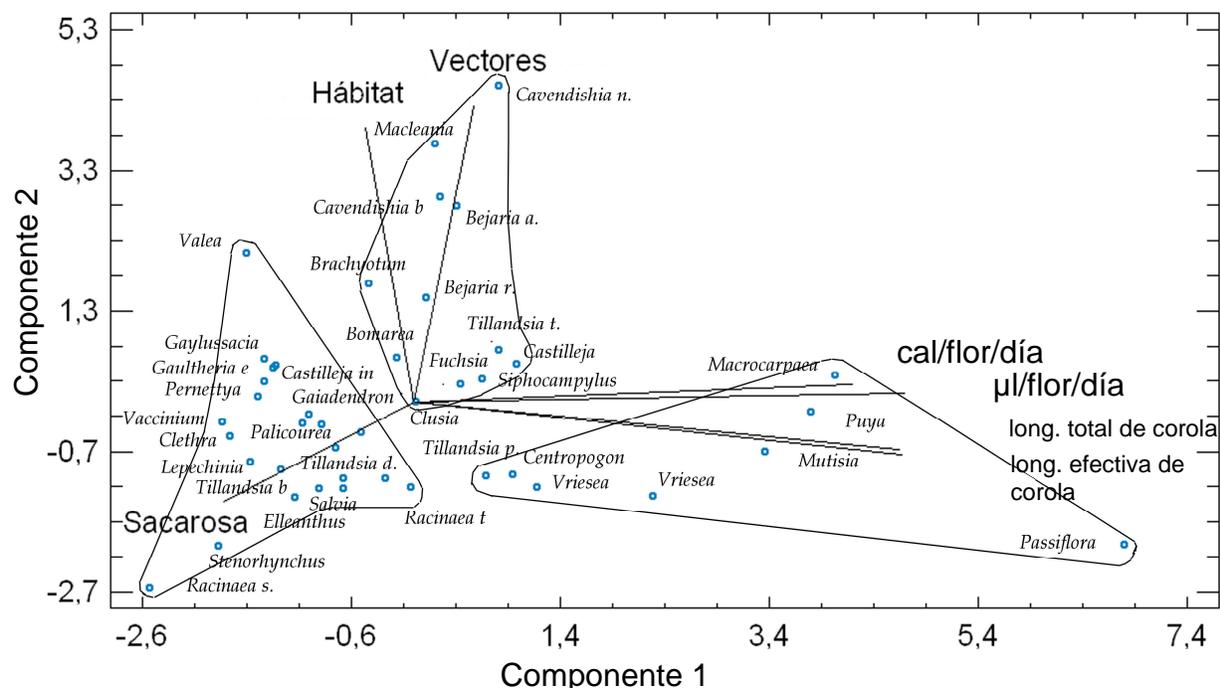


Figura 4. Análisis de componentes principales para siete variables florales asociadas a la polinización de 46 plantas. El análisis muestra la distribución de las especies de plantas en tres grupos marcados de acuerdo a los dos primeros componentes con valor propio mayor a 1, que explican el 70 % de la variabilidad original de los datos. El análisis incluye la variable hábitat que valora la oferta de flores de las especies en bosque, subpáramo y en los dos hábitats, identificados en el análisis con valores entre 1 y 3.

bosque como el subpáramo. Sólo cuatro especies están restringidas al interior del bosque: *Fuchsia petaloides*, *Tillandsia pastensis*, *P. azeroana* y *A. macrophylla*, todas del dosel o subdosel (Anexo 1). Las especies restantes son principalmente arbustos terrestres o epífitos que se encuentran en casi cualquier estrato y en claros del bosque, así como en las partes altas de los cerros. Todas las plantas, excepto las dos especies de *Tillandsia* y *P. azeroana* ofrecen sus flores en parches muy vistosos de diferentes tamaños. La floración de estas plantas es conspicua en los dos hábitats debido a la alta abundancia de prácticamente todas las especies. Las flores de este gremio tienen una longitud efectiva promedio de 22.6 ± 8.4 mm, pero ninguna tiene una longitud efectiva mayor a 35 mm o una longitud total mayor a 48 mm. La producción de néctar en este gremio es tres veces más alta que entre las plantas de corolas cortas (GI) (13.3 ± 5.0 μ l), aunque los valores máximos de producción en los dos gremios están alrededor de 20 μ l. El rendimiento calórico de la recompensa floral está sólo un poco arriba del promedio general para toda la comunidad (9.5 ± 5.3 cal/flor/día), pero es dos veces más alto que la recompensa promedio del primer gremio. Los granos de polen de las especies de este grupo aparecen en más de cinco cargas de polen en muchas más especies de colibríes (9.3 ± 2.8), indicando un uso intenso de ellos como vectores. Este grupo incluye a

Cavendishia nitida, la cual registré en las cargas de las 13 especies de colibríes capturadas, y el 51% de las plantas en este gremio tiene diez o más vectores de polen diferentes entre las aves. A pesar de la estrecha relación con los colibríes, las flores tubulares pero no extremadamente largas de estas plantas recibieron visitas de otros posibles polinizadores, particularmente mariposas diurnas de los géneros *Dione*, *Pedaliodes*, *Corades* y *Vanessa*, entre otros.

El último gremio de polinización (GIII) es el de menor riqueza en la comunidad, con el 19.1% de las especies. La gran mayoría de plantas crecen en los estratos altos o exclusivamente en el dosel del bosque; sólo una especie (*Centropogon* sp.) fue registrada en el sotobosque, y ninguna de ellas fue muy abundante en ambos hábitats. Dos de las ocho especies se encontraban sólo en el subpáramo, donde presentaron una floración estacional muy importante: *Puya nitida* y *Macrocarpea glabra*. Sólo esta última y *Centropogon* son arbustos terrestres; las restantes son plantas epífitas en rosetas o enredaderas y la mitad de ellas son bromelias. En el subpáramo, las dos especies abundantes forman pequeños grupos con varios individuos, aunque también es frecuente encontrar individuos solitarios, particularmente de *Puya*. Las plantas del bosque de este gremio tienen floración generalmente dispersa con pocas flores dispuestas en parches de uno o pocos

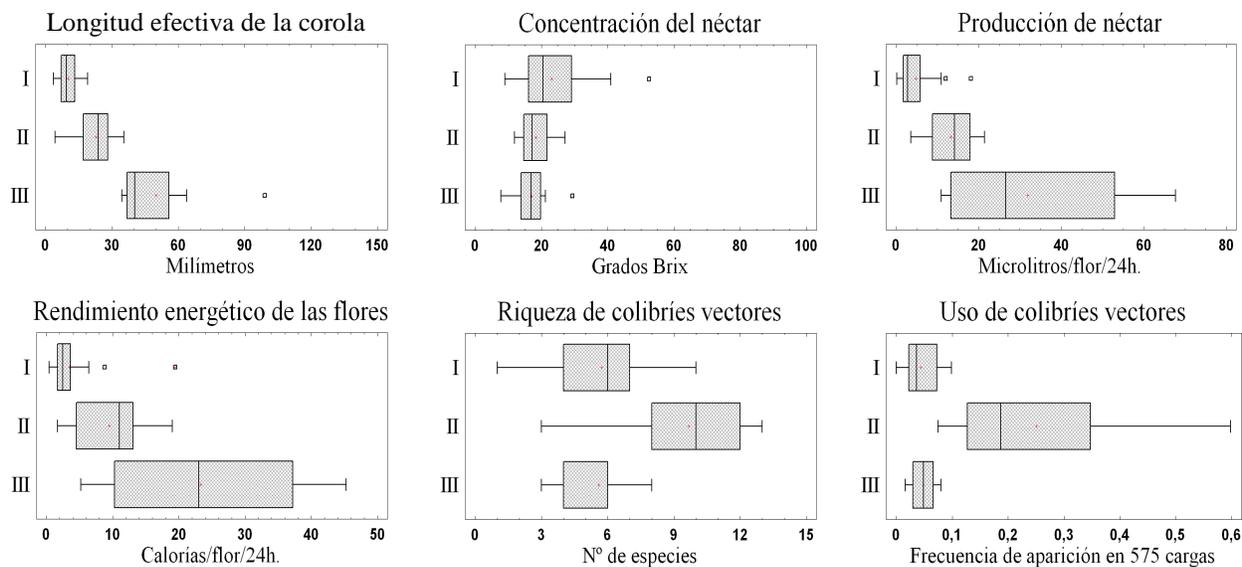


Figura 5. Diferenciación en características de las flores, el néctar y el uso de colibríes como vectores de polen entre tres gremios de polinización que componen la comunidad de plantas. Excepto para la concentración del néctar, los promedios de los tres grupos son significativamente diferentes (Prueba de Kruskal-Wallis, $p < 0.05$).

individuos alejados entre sí. *Mutisia clematis* y *Passiflora mixta* son las únicas especies que forman parches relativamente grandes pero éstos están igualmente dispersos a lo largo del dosel o bordes del bosque. Las especies de este gremio tienen las flores más largas en promedio (66 ± 29 mm), incluyendo los valores más altos para la longitud efectiva promedio (49.9 ± 21.9 mm), con un máximo de 99,9 mm en *P. mixta*. La producción promedio de néctar ($33,1 \pm 22.5$ μ l/día), y los rendimientos energéticos ($22.1 \pm 15,7$ cal/día) fueron los más altos de los tres gremios, a pesar de presentar las concentraciones de sacarosa más bajas (16 °Brix). Las especies de este gremio tuvieron en promedio cinco especies de colibríes visitantes (rango 3-8). Las frecuencias de uso de las aves como vectores son mucho más bajas que las de las plantas del segundo gremio y comparables con las de las especies del primero. Las corolas muy largas como las de *Mutisia*, *Vriesea* y *Passiflora*, y además curvadas como las de *Centropogon*, limitan la actividad de visitantes florales diferentes a colibríes. Para algunas especies como *P. mixta*, las dos especies de *Vriesea* o *Centropogon*, incluso sólo algunas de especies de colibríes con picos muy largos pueden tener un acceso eficiente al néctar. Es decir, a diferencia de las plantas del primer gremio, las bajas frecuencias de aparición del polen en las cargas de colibríes en general, aparentemente se debieron a la baja abundancia de unos pocos vectores especializados.

COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE COLIBRÍES.- Registré 18 especies de colibríes en el área de estudio (Tabla 1), todas pertenecientes a la subfamilia Trochilinae. Cinco de ellas (*Eriocnemis vestita*, *Metallura tyrianthina*, *Coeligena helianthea*, *Ramphomicron microrhynchum* y *Lafresnaya lafresnayi*) eran residentes comunes durante todo del año, con evidencia de reproducción y muda en el área de estudio. Otras especies como *Ensifera ensifera*, *Pterophanes cyanopterus*, *Lesbia nuna* y *Chaetocercus mulsant* son también residentes ya que fueron detectadas por alguno de los dos métodos en la mayoría o casi todos los muestreos, pero son mucho menos abundantes. No encontré evidencias de reproducción en *Ensifera*, *Pterophanes* ni *L. nuna*. Dos especies eran migratorias o estacionales: *Eriocnemis cupreiventris*, ausente entre los meses de octubre a diciembre y *Colibri coruscans*, fácil de observar y capturar en el

bosque y los bordes durante siete meses del año pero ausente entre octubre y marzo. Ambas especies tuvieron una parte importante de su ciclo de muda y/o reproducción en los cerros de Torca.

Dos especies características de ecosistemas de alta montaña, sobre todo del páramo, *Chalcostigma heteropogon* y *Oxypogon guerinii*, eran visitantes esporádicos sin una constancia aparente de un año a otro. No obstante, la abundancia de las dos especies, particularmente de la primera, llegó a ser alta en los sistemas de subpáramo y se mantuvo así durante casi cuatro meses. De los colibríes restantes, registré a *Lesbia victoriae* y *Colibri thalassinus* en forma muy ocasional. Éstos tuvieron abundancias particularmente bajas, sobre todo en comparación con las especies del mismo género que hacían parte de la comunidad nuclear. Finalmente, tres especies fueron accidentales, registradas sólo en una ocasión a lo largo todo el monitoreo: *Chaetocercus heliodor*, *Coeligena bonapartei* y *Adelomyia melanogenys*.

Tres especies nunca fueron detectadas mediante observaciones en el campo y sus datos provienen exclusivamente de capturas: *R. microrhynchum*, *O. guerinii* y *C. heliodor*. En cambio, *C. mulsant* y *A. melanogenys* fueron registradas sólo durante las observaciones en campo. Las tres especies más abundantes fueron *E. vestita*, *M. tyrianthina* y *C. helianthea*. *Oxypogon* y *Chalcostigma* son las únicas especies que no se adentraban en el bosque; al igual que *Pterophanes*, prefirieron las zonas arbustivas del subpáramo (Fig. 6). Por otro lado, *E. ensifera*, *C. bonapartei*, *L. victoriae* y *C. thalassinus* fueron registradas exclusivamente en el interior o el borde inferior del bosque. Nueve de los colibríes estudiados, incluyendo la mayoría de especies nucleares y migratorias constantes en la comunidad, usaban los dos hábitats (Fig. 6); de ellas sólo *E. vestita* tiene un porcentaje mayor al 60% de registros en el subpáramo, mientras que las demás se distribuyen principalmente en el bosque. Tanto por capturas como por observaciones, la especie más abundante en el bosque fue *E. vestita*, seguida de *C. helianthea*; *M. tyrianthina* fue la más abundante en las partes altas.

La estratificación vertical de las especies en el bosque fue notable. Tres especies usaron exclusivamente los estratos altos, especialmente el dosel: *E.*

Tabla 1. Lista de especies de colibríes presentes en los Cerros de Torca registradas por dos métodos de estudio.

Especies Registradas	Estatus	% de Registro		Plantas visitadas		Individuos anillados
		Obs.	Cap.	Polen	Obs.	
<i>Colibri thalassinus</i>	E	14.706	0.39	9	2	2
<i>Colibri coruscans</i>	E	5.88	6.00	29	5	31
<i>Adelomyia melanogenys</i>	A	0.29	–	–	–	0
<i>Lesbia victoriae</i>	R	0.4902	0.19	–	–	1
<i>Lesbia nuna</i>	R	0.4902	1.16	19	1	6
<i>Ramphomicron microrhynchum</i>	R	–	3.87	24	–	20
<i>Chalcostigma heteropogon</i>	E	34.314	1.16	15	4	6
<i>Oxygogon guerinii</i>	E	–	0.39	14	–	2
<i>Metallura tyrianthina</i>	R	15.20	13.93	38	9	72
<i>Eriocnemis vestita</i>	R	31.37	32.30	56	11	167
<i>Eriocnemis cupreovertris</i>	E	2.45	10.25	37	3	53
<i>Coeligena bonapartei</i>	A	0.9804	0.19	–	–	1
<i>Coeligena helianthea</i>	R	21.57	21.86	41	8	113
<i>Lafresnaya lafresnayi</i>	R	29.412	7.16	36	4	37
<i>Ensifera ensifera</i>	R	39.216	0.77	12	1	4
<i>Pterophanes cyanopterus</i>	E	53.922	0.39	14	4	2
<i>Chaetocercus mulsant</i>	R?	44.118	–	–	2	0
<i>Chaetocercus heliodor</i>	A	–	0.19	–	–	0

ensifera, *C. mulsant* y *C. coruscans* (Fig. 6). Las dos especies de *Eriocnemis*, *L. lafresnayi*, *M. tyrianthina* y *C. helianthea* ocupaban todos los niveles y no existieron diferencias significativas entre ellas, aunque todas aparentemente usaron en mayor grado los estratos altos. Con la excepción de *E. cupreovertris*, todas ellas presentan un dimorfismo sexual muy marcado, tanto en morfología como en marcas y patrones del plumaje, lo cual me permitió evaluar las abundancias de machos y hembras por estrato para cada especie. Los machos de *L. lafresnayi* ocupaban solamente el sotobosque mientras que las hembras usaban en forma intensa los estratos altos, principalmente el subdosel (Fig. 6). En *C. helianthea*, a pesar de no existir diferencias significativas entre sus promedios de abundancia, la distribución anual en sotobosque y dosel fue diferente entre los sexos (K-S = 1.33, $p < 0.05$). Los sexos de *M. tyrianthina* no tenían abundancias diferentes en promedio pero sí diferían en su distribución temporal en el sotobosque ($t = 1.87$ $p = 0.05$; K-S = 1.604, $p < 0.01$) y en el subdosel (K-S = 1.604, $p < 0.01$). Las hembras de esta especie ocupaban principalmente los estratos altos mientras que los machos permanecían cerca al suelo del bosque (Fig. 6). Los dos sexos de *E. vestita* presentaron diferencias significativas en promedios de abundancia en el sotobosque ($t = 2.08$, $p = 0.05$) pero en el subdosel, sólo

en su distribución temporal (K-S = 1.33 $p < 0.05$). En el dosel del bosque no registré actividad de las hembras de esta especie.

La morfología de los colibríes de la comunidad parece reflejar sus relaciones históricas y ecológicas con las plantas. Es así como características asociadas al consumo de néctar floral como la longitud del culmen incluyen ejemplos de diferenciación morfológica extrema como el caso de *E. ensifera*, que posee el pico más largo en relación con el tamaño corporal entre todas las aves conocidas. La presencia de esta especie y de otras como *R. microrhynchum* o *M. tyrianthina* con picos notablemente cortos, hace que el ámbito total de los promedios del tamaño del pico en la comunidad sea mayor a 80 mm (Anexo 2), siendo esta la mayor diferencia posible dentro de la familia Trochilidae. La mayoría de las especies de la comunidad de Torca tienen los picos rectos. Algunas como *Coeligena* y *Ensifera* tienen el pico recurvado, *C. coruscans* levemente decurvado y sólo *L. lafresnayi* lo tiene marcadamente decurvado.

La masa en gramos de las especies se correlacionó significativamente con características asociadas al consumo de néctar en los colibríes de zonas altas: positivamente con el culmen total y expuesto, el

ancho de la comisura y la profundidad del pico a la altura de las narinas ($p < 0.05$), y con el longitud total del ala ($r = 0.6$, $p < 0.01$). Todas las variables morfológicas del pico y la boca (culmen, comisura, profundidad del pico), o las patas (hálux, tarso, pata) presentaron entre sí fuertes correlaciones positivas, pero no hubo ninguna relación entre los dos grupos de medidas.

Con los datos del Anexo 2, realicé un ACP para describir la forma en que las especies de la comunidad ocupan el espacio morfológico (Fig. 7). Las especies presentaron un alto grado de dispersión a lo largo de los vectores que describen las medidas relativas de longitud del pico, el peso corporal y en el sentido opuesto de las patas y hálux. A lo largo del primer componente, pueden diferenciarse tres conjuntos generales de afinidad morfológica (Fig. 7): uno de especies con picos largos y estilizados, incluyendo el pico curvo a la izquierda de la figura; en el centro las dos especies del género *Eriocnemis*

con picos rectos y tallas cercanas al promedio general de la comunidad; y un tercero proyectado hacia la derecha de la figura incluyendo las cinco especies con picos rectos y cortos y patas y uñas grandes.

Entre las cinco especies del tercer grupo (a la derecha en la Fig. 7) existe una diferenciación clara por hábitat: *Metallura* es más abundante en el bosque, *Chalcostigma* y *Oxypogon* en el subpáramo, *L. nuna* en áreas más intervenidas y *Ramphomicron* en el dosel y bordes de bosque hasta el subpáramo. Las dos *Eriocnemis* del segundo grupo, con picos y tallas medianas, pueden considerarse morfológicamente más generalistas, y al menos los machos tienen fuertes tendencias a ser territoriales. A la izquierda de la figura *E. ensifera* es el extremo de un tercer grupo de colibríes de picos largos y patas más pequeñas. Dos especies son puntos atípicos alejados del resto de especies por las alas muy cortas (*C. mulsant*) o muy largas (*P. cyanopterus*). No

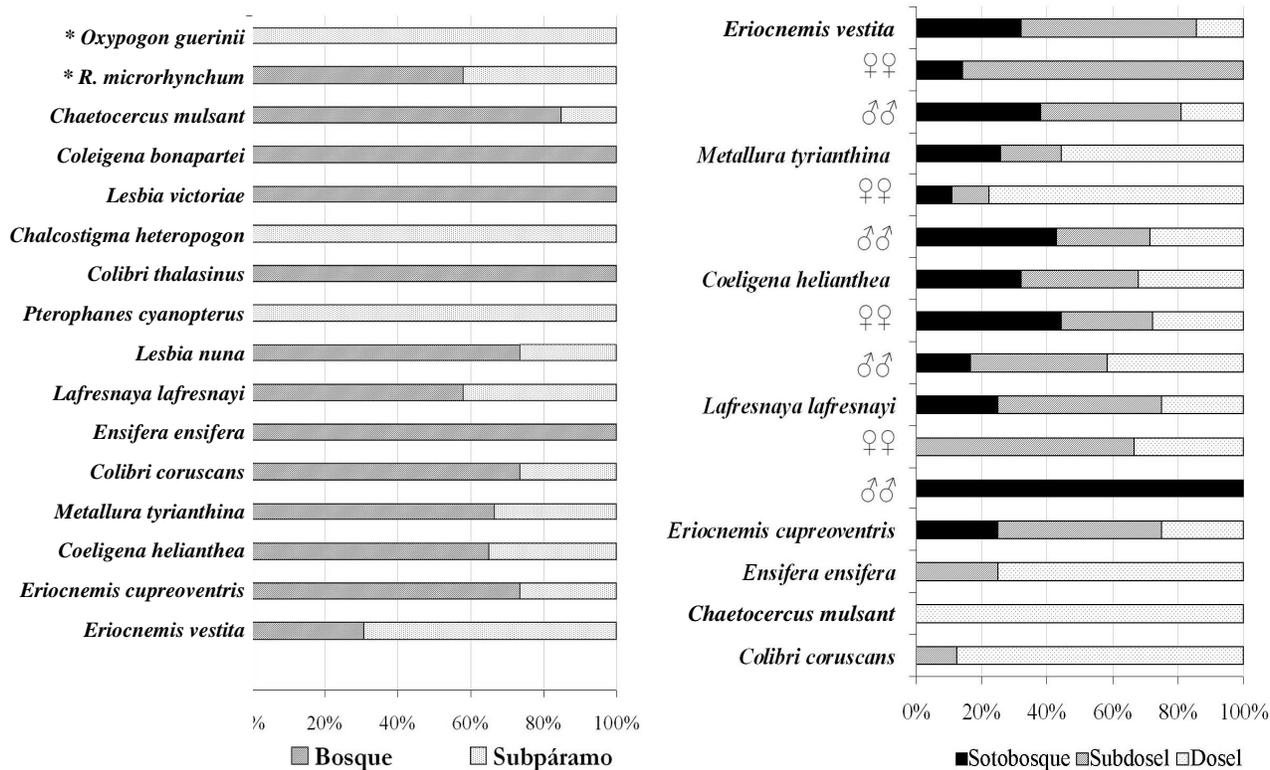


Figura 6. Proporción de capturas y observaciones con corrección por esfuerzo de muestreo, indicando que las poblaciones de colibríes que componen la comunidad mostraron diferencias marcadas en su distribución espacial. Izquierda: abundancia relativa de las especies en los dos hábitats; los asteriscos indican especies registradas exclusivamente por capturas. Derecha: abundancia relativa de especies e individuos de cada sexo en tres estratos verticales del bosque.

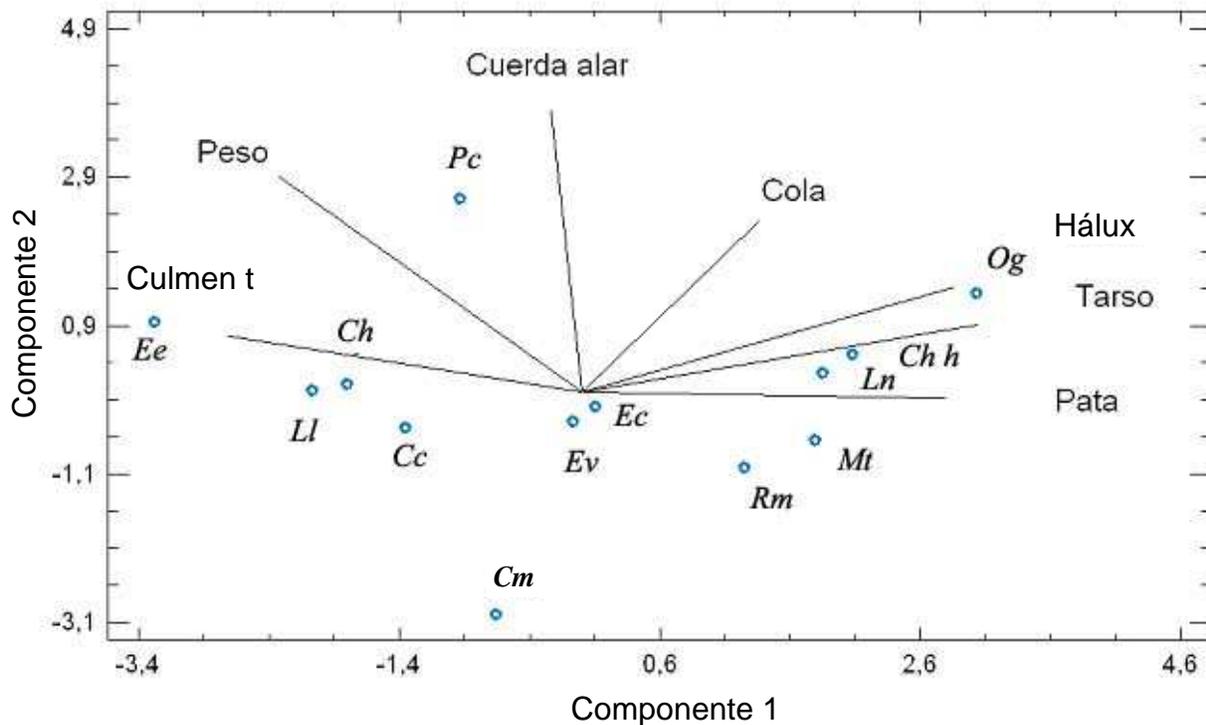


Figura 7. Dispersión de 13 especies de colibríes en el espacio morfológico multivariado definido por los dos primeros componentes principales con valor propio mayor a 1, que resumen el 76 % de la variabilidad original de los datos de siete variables morfométricas. Para cada especie se muestra la primera letra del género y la primera letra de la especie.

obstante, esta última especie puede considerarse dentro del grupo de picos largos con base en las variables restantes.

Las especies con mayor afinidad morfológica son las dos especies del género *Eriocnemis*. Los dos siguientes pares de vecinos más cercanos son colibríes de picos largos (*C. helianthea* – *L. lafresnayi*) y cortos (*C. heteropogon* – *L. nuna*). En los tres casos, a partir de su cercanía morfológica, puede predecirse una intensa interacción ecológica entre estas poblaciones. Cabe resaltar que en dos de los tres casos una de las especies tiene hábitos migratorios marcados, de tal forma que sólo una de las dos lleva a cabo su ciclo anual completo en la comunidad de los cerros de Torca. En el tercer caso (*Coeligena* - *Lafresnaya*), las dos especies tienen picos marcadamente diferentes en curvatura, una variable no cuantificada en este estudio pero que podría afectar la escogencia de flores.

Para siete variables morfológicas de los colibríes en forma independiente, confronté la distribución de las distancias entre las especies con distribuciones

aleatorias bajo la hipótesis alternativa de promedios uniformemente distribuidos o agregados, de acuerdo al método propuesto por Williams (1995). El valor del estadístico es notablemente bajo para la mayoría de variables (Tabla 2) y considerando como atípica la longitud del pico de *Ensifera*, al menos seis variables morfológicas de los colibríes presentan evidencia de desplazamiento de caracteres. El patrón de alta dispersión que describe la Fig. 7 está definido por distribuciones uniformemente espaciadas en características de relevancia ecológica como la masa corporal, la longitud del pico y la morfología de las patas.

REPARTICIÓN DE RECURSOS: NÉCTAR Y POLINIZADORES.- El método de análisis palinológico me permitió acumular información más abundante y detallada sobre la identidad de las especies que interactúan. La observación directa en el campo aportó datos sobre el comportamiento de forrajeo de las aves, especialmente de las poblaciones abundantes (Fig. 8), pero el espectro total estimado de especies visitadas es menor que la mitad de especies registradas con el análisis del polen transporta-

do. Por esta razón, me basé en los datos palinológicos para analizar el patrón de selección de recursos (Anexo 3).

El análisis de componentes principales permite visualizar el patrón general de superposición de las especies en el uso de recursos (Fig. 9). Los dos componentes resumen la interacción de todas las variables o especies de colibríes en forma simultánea. Así, un ángulo menor entre vectores que representan las variables, puede tomarse como una mayor proximidad ecológica (Gutiérrez *et al.* 2004a). No obstante, la magnitud del ángulo entre dos vectores no corresponde exactamente a los índices de sobreposición entre pares de especies de colibríes calculados con los mismos datos por aparte (Anexo 4). Las observaciones del análisis corresponden a las especies de plantas que componen la comunidad (puntos de colores en la Fig. 9) y su posición relativa indica afinidad, de acuerdo con la identidad específica de sus vectores de polen más frecuentes.

Las dos especies de *Eriocnemis* y *C. coruscans* tienen hábitos marcadamente generalistas, con valores altos para la riqueza de plantas visitadas. Además, estas especies defienden territorios de alimentación en algunas de las flores visitadas. Esta similitud en comportamiento, sumada a su morfología “promedio” con respecto al resto de la comunidad, les permite forrajear en forma eficiente en plantas de casi todo el ámbito de variación en longitud floral. Esto hace que la superposición trófica de las tres especies generalistas esté por encima del 50% con todas las especies, excepto con las más diferenciadas morfológicamente como *Oxypogon*, *Ramphomicon* y *Ensifera*.

A pesar de que los generalistas visitan muchas plantas en común, al comparar las cinco plantas más importantes para cada especie (Anexo 3), las diferencias estuvieron marcadas por la presencia de *Macleania rupestris* como la planta más frecuente en *C. coruscans*. Las dos especies de *Erioc-*



Figura 8. La uva de monte (*Macleania rupestris*) y el paramero esmeraldino (*Eriocnemis vestita*), fueron dos de las poblaciones de plantas y animales con mayor abundancia en el área de estudio. Durante la época de floración, un gran porcentaje de las observaciones de interacción incluyen a alguna de las dos especies.

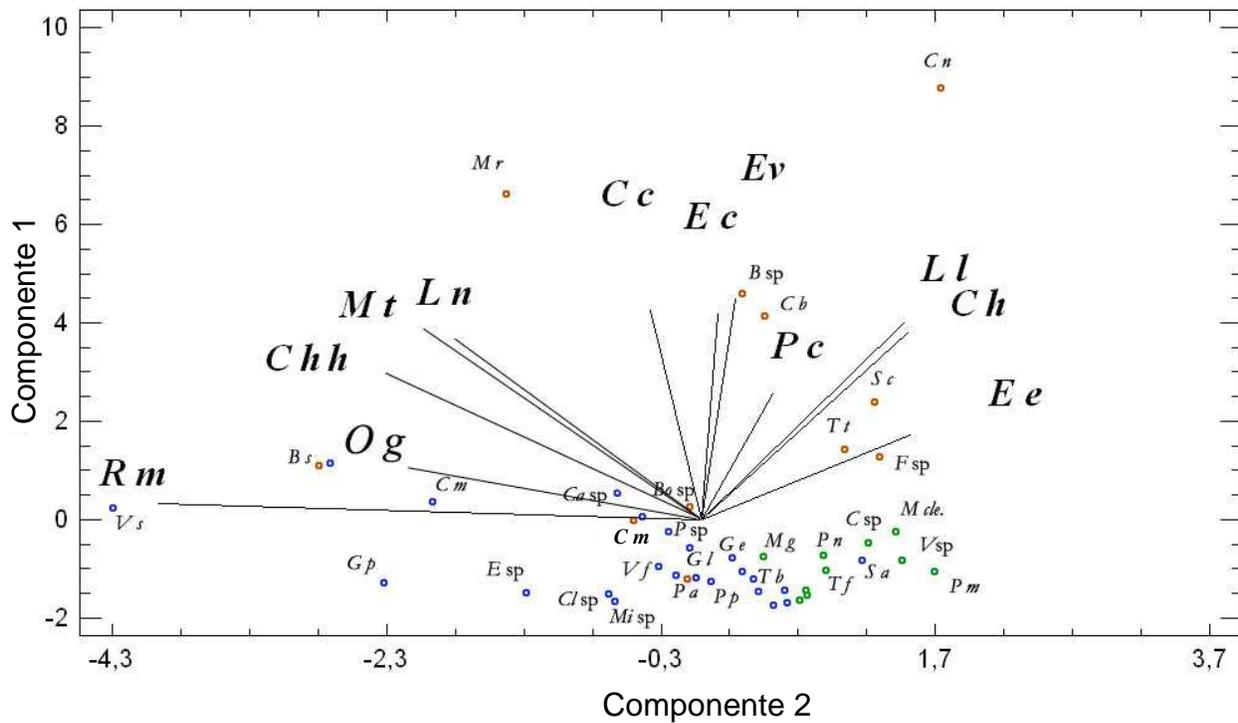


Figura 9. El análisis de componentes principales permite visualizar el patrón general de superposición de las especies en el uso de recursos. Los dos componentes explican el 69 % de la variabilidad original de los datos, y resumen la interacción de todas las variables o especies de colibríes en forma simultánea, el ángulo entre vectores puede tomarse como un indicador del grado de superposición en el uso de los recursos florales considerando relaciones multiespecíficas. Los puntos identifican las plantas: azul: Gremio I, rojo: Gremio II, verde: Gremio III.

nemis interactúan en mayor proporción con las cuatro plantas de los géneros *Cavendishia* y *Bejaria*. Las dos especies migratorias *C. coruscans* y *E. cupreovertris*, de gran flexibilidad espacial, visitaron en forma consistente *Eucalyptus globulus*, una es-

Tabla 2. Valores calculados del estadístico V para detectar desplazamiento competitivo en ocho variables morfológicas, medidas para diez especies nucleares de la comunidad de colibríes, dos residentes y dos especies migratorias estacionales que pasan la mayor parte del año en el área de estudio.

Características Morfológicas	V	Significancia
Masa corporal	0.0005	p <0.001
Culmen total	0.0112	p >0.1
Culmen expuesto	0.0243	p >0.1
Culmen total (sin <i>Ensifera</i>)	0.0036	0.025 < p < 0.05
Culmen expuesto (sin <i>Ensifera</i>)	0.0072	p >0.1
Ancho de la comisura	0.00002	p <0.001
Profundidad del pico	0.0001	p <0.001
Largo del hálux	8.567E-06	p <0.001
Tarso	4.056E-06	p <0.001
Cuerda alar	0.0969	p >>0.1

pecie exótica que es común en zonas perturbadas aledañas al área de estudio. Entre las dos especies, sólo *Colibri* visitó *Siphocampylus columnae*, ocupando la sexta posición en orden de importancia para esa especie. Para *E. cupreovertris* la sexta planta en importancia fue *Palicourea*, visitada también por las otras dos pero con diferencias mayores a siete posiciones entre las especies en el orden de frecuencia de uso (Anexo 3).

Los colibríes de picos más largos (en la región derecha de la Fig. 7), usaron principalmente rutas de forrajeo entre parches de flores con alto rendimiento energético. Sólo los machos de *C. helianthea* defendían esporádicamente territorios de alimentación, tanto en arbustos de *Macleania rupestris* del supáramo, como en algunas epífitas del interior del bosque como *Tillandsia tendalero*, *Mutisia clematis* y *Cavendishia*. *Cavendishia nitida* se encuentra entre las cinco plantas más visitadas por los cuatro colibríes, lo que contrasta con plantas como *Fuchsia* sp., que fue visitada en bajas frecuencias sólo por *P. cyanopterus*. Otras como *Passiflora mixta*,

Mutisia clematis y *Vriesea* spp. están entre las plantas más visitadas por *E. ensifera*, y las bromelias *Tillandsia fendleri* y *Tillandsia turnerii* son dos de las cinco especies más visitadas por *C. helianthea*. A pesar del alto grado de sobreposición en el uso de recursos entre *C. helianthea* y *L. lafresnayi* (0.79) (Fig. 7 y Anexo 4) la curvatura en el pico de la segunda establece diferencias en sus preferencias florales: entre las cinco más frecuentes para ésta apareció *Siphocampylus columnae*, como la segunda en importancia (Anexo 3). Otras plantas de corolas curvas como *Centropogon* sp. y *Salvia amethystina* también están entre las diez más importantes para *L. lafresnayi*, mientras que para *C. helianthea*, sólo *Centropogon* aparece en muy bajas frecuencias. Por otro lado, *Mutisia clematis*, *Vriesea* sp. y *Tillandsia fendleri* - todas de corola recta - estuvieron entre las diez más usadas por *C. helianthea*. El uso frecuente de estas plantas, además de las especies de *Passiflora* hizo que solamente *C. helianthea* presentara una superposición mayor al 50% con *E. ensifera* (Anexo 4). *Pterophanes cyanopterus*, observada y capturada en bajas frecuencias, presentó índices de superposición mayores al 50% con *L. lafresnayi*, *C. helianthea*, *C. coruscans* y *E. vestita*. *Siphocampylus columnae*, *Bejaria* sp. y *Centropogon* sp. fueron las especies más frecuentes en sus cargas de polen. *Cavendishia nitida* y *Gaylussacia buxifolia* completan el espectro de las cinco especies más visitadas (Anexo 3).

El grupo de especies de picos cortos y patas fuertes (Fig. 7) está representado por los vectores hacia la izquierda en la Fig. 9. Entre las tres especies residentes, los valores de superposición superan el 50%, con el más alto entre *M. tyrianthina* y *L. nuna* (0.63). Ambas visitaban más las flores de *Macleania rupestris* y tuvieron a *Vallea stipularis* entre las cinco especies más visitadas. Usaron con igual frecuencia plantas como *Brachyotum strigosum*, *Gaultheria manigera* y *Cavendishia bracteata* en el subpáramo (Anexo 3). *Lesbia nuna* es común en los bordes del bosque y zonas de alta fragmentación, por lo que *Eucalyptus* fue su segunda planta en importancia; *Castilleja* sp. y *Cavendishia nitida* también eran frecuentes en sus cargas. En cambio, *M. tyrianthina* tuvo a *Clusia multiflora*, *Bomarea* sp. y *Bejaria* sp. entre las cinco especies más visitadas, todas con oferta floral importante en los estratos altos del bosque. Sólo *M. tyrianthina* visitó fre-

cuentemente las flores de *Palicourea* spp. en el sotobosque. El otro residente de pico corto, *R. microrhynchum*, visitó con más frecuencia las flores de *Gaiadendron punctatum* y *Brachyotum strigosum* en el subpáramo; *Espeletia* sp., *Clusia multiflora* y *Vallea stipularis* completaron las cinco plantas más visitadas. *Macleania rupestris* no fue tan importante para este colibrí como para los dos primeros y presenta una diferencia mayor de diez posiciones en el orden de importancia con respecto a cada uno (Anexo 3).

Las dos especies migratorias del páramo, *O. guerini* y *C. heteropogon*, se presentaron en el área de estudio durante pocos meses y visitaron muchas de las mismas plantas en el subpáramo (índice de superposición de 0.64). *Brachyotum strigosum* fue la planta más visitada por ambas, y compartieron a *Cavendishia nitida* entre las cinco plantas más importantes. *Oxypogon guerini* fue la única especie de pico corto que visitó frecuentemente plantas de alto rendimiento energético como *Macrocarpea glabra*; *Miconia* sp. y *Cavendishia bracteata* completaron las más visitadas. Para *C. heteropogon*, en cambio, las plantas más frecuentes en las cargas de polen fueron *Bomarea* sp., *Castilleja* sp. y *Vallea stipularis*.

El análisis palinológico permitió registrar las plantas cuyos granos de polen fueron efectivamente transferidos al vector pero excluyó las visitas en que las aves perforaron o usaron perforaciones en la corola para tomar el néctar, o en las que no entraron en contacto con las estructuras reproductivas de la flor por incompatibilidad morfológica. El espacio multivariado en la Fig. 9 está definido por el aporte de cada especie de colibrí al flujo de polen en la comunidad de plantas. En este contexto, la cercanía de las plantas en cada uno de los tres gremios de polinización muestra cómo las características florales asociadas al mecanismo de atracción y recompensa influyen directamente en la frecuencia con que las especies o grupos de especies particulares de colibríes aportan a la polinización de éstas en la comunidad. Este patrón de agrupación permitió confrontar las predicciones generadas en el análisis de la estructura en la comunidad de plantas, y establecer que las especies de cada gremio de polinización efectivamente interactúan con los vectores de polen en forma similar (Tabla 3). Por otro lado, la

importancia de cada gremio de plantas para suplir las necesidades energéticas de cada grupo de afinidad morfológica entre los colibríes, permite identificar un sistema de subcomunidades colibrí-flor dentro de las cuales las interacciones son más estrechas e intensas.

Las especies grandes con picos largos *E. ensifera*, *C. helianthea*, *L. lafresnayi* y *P. cyanopterus* son los polinizadores más frecuentes de las plantas del Gremio III. Otras especies, particularmente los colibríes generalistas, pueden aportar a la polinización en este gremio, pero estas plantas nunca están entre las más visitadas. Dos especies oportunistas de picos cortos, *O. guerinii* y *C. heteropogon*, pueden aportar temporalmente a la polinización de *Macrocarpea glabra* en el subpáramo y *Mutisia clematis* en el dosel del bosque. Las dos plantas tienen flores grandes y fuertes que permiten a las aves posarse al realizar las visitas; en el primer caso, la boca ancha de la corola no representa ninguna dificultad para acceder al néctar. *Mutisia* produce néctar copiosamente y la distancia efectiva entre la boca de la flor y la recompensa puede acortarse considerablemente por acumulación del néctar en flores que no son visitadas constantemente a lo largo del día.

Las plantas del Gremio II fueron visitadas por muchas especies de colibríes e hicieron parte de las

Tabla 3 Distribución en gremios de polinización de las diez especies de plantas más importantes en las cargas de polen para doce especies de colibríes de la comunidad.

Colibríes	Gremio de Polinización		
	I	II	III
<i>Colibri coruscans</i>	30%	70%	
<i>Lesbia nuna</i>	50%	50%	
<i>Ramphomicron microrhynchum</i>	80%	20%	
<i>Chalcostigma heteropogon</i>	50%	44%	10%
<i>Oxygogon guerinii</i>	50%	30%	20%
<i>Metallura tyrianthina</i>	50%	50%	
<i>Eriocnemis vestita</i>	10%	90%	
<i>Eriocnemis cupreovertris</i>	30%	70%	
<i>Coeligena helianthea</i>		70%	30%
<i>Lafresnaya lafresnayi</i>		70%	30%
<i>Ensifera ensifera</i>		40%	60%
<i>Pterophanes cyanopterus</i>	10%	60%	30%

diez plantas más visitadas por todas las especies de colibríes (Anexo 3). Por esto se puede afirmar que estas plantas fueron importantes en el mantenimiento energético de toda la comunidad de colibríes. No obstante, los polinizadores más frecuentes eran las especies generalistas de picos medianos y particularmente *E. vestita*, para la cual el 90 % de sus recursos florales más usados corresponden a este gremio de polinización (Anexo 3).

Las cinco especies de colibríes de picos cortos aportaban con mayor frecuencia al flujo de polen en las plantas del Gremio I de polinización. De ellos el más importante fue *R. microrhynchum*, para el cual ocho de las diez plantas más visitadas pertenecen a este gremio. Las otras dos especies residentes también aportaban en forma equitativa a la polinización de los dos primeros gremios. *Metallura tyrianthina* tiene una importancia mayor para las plantas de todos los estratos del bosque mientras que *L. nuna* figura más como vector en el dosel y el subpáramo.

DISCUSIÓN

En las comunidades de plantas polinizadas por colibríes se han definido gremios en localidades donde los dos grandes grupos filogenéticos de colibríes, Trochilinae (no ermitaños) y Phaethornithinae (ermitaños), están presentes. Esta definición de gremios se basa en las frecuencias de visitas o transporte de polen de las especies por uno u otro grupo (Murray *et al.* 1987). Sin embargo, hasta el momento se puso relativamente poca atención a las características de las plantas que les permiten acceder a uno u otro grupo de polinizadores, como parte del sistema de clasificación. El presente trabajo ha producido una aproximación a la estructura de la comunidad de plantas a través de una clasificación en gremios con base en características de la morfología y recompensa de sus flores, y en la variedad y frecuencia de colibríes que las visitan. Tales características están asociadas directamente con el establecimiento de interacciones más o menos estrechas con una o más especies de colibríes como polinizadores más frecuentes (Figs. 4 y 9). Este modelo puede ser de utilidad para estudiar la organización ecológica de otras comunidades en sistemas naturales similares y evaluar el nivel de convergencia entre la organización ecológica de las comunidades.

En general, la morfología floral de las plantas ornitófilas de localidades altoandinas como Torca (este estudio), el Volcán Galeras (Gutiérrez & Rojas 2001, Gutiérrez et al. 2004) y la localidad de Fonté (2400-2550 m; Snow & Snow 1980), varía sobre un ámbito muy amplio. La diferencia entre las longitudes totales y efectivas de las corolas más largas y más cortas es de cerca de 100 mm, y no es coincidencia que los colibríes de picos más largos (*E. ensifera*) y cortos (*R. microrhynchum*) se encuentran en estas mismas comunidades. Este ámbito es mucho mayor que en localidades de alta montaña en Centroamérica (Wolf et al. 1976) y esto puede explicar en parte la mayor riqueza de colibríes de las comunidades altoandinas. Este ámbito es incluso más amplio que en zonas de elevaciones medias y bajas de Sur y Centroamérica (Snow & Snow 1980, Stiles 1980 y 1985, Cotton 1998, Delgado 1999) y sugiere que las longitudes de picos y corolas representan una dimensión clave en la repartición de recursos en la alta montaña, tanto para las plantas como para los colibríes. Por otro lado, al igual que en el Volcán Galeras, la frecuencia de flores con corolas curvas es baja, y sólo se encontró una especie con pico moderadamente curvo (*L. lafresnayi*, especialmente las hembras). En el Cerro de la Muerte, Costa Rica, sólo *Colibri thalassinus* tiene un pico ligeramente curvo y no hay flores con corolas muy curvas (Wolf et al. 1976), lo cual también puede haber favorecido una mayor riqueza en las comunidades altoandinas. Sin embargo, la poca importancia de la curvatura como factor estructurante de comunidades colibrí-flor en elevaciones altas, contrasta con su alto impacto en zonas de tierras bajas (Stiles 1980, 1985; Feinsinger 1990, Amaya-M. 1991, Cotton 1998, Delgado 1999, Rodríguez & Stiles 2005).

Si bien la composición de especies de la comunidad nuclear no es muy diferente de otras comunidades como la del Galeras, en Torca es notable una mayor variedad de especies (18 vs. 13 especies), marcada por la presencia de especies intermitentes que aparentemente no tienen mayor impacto en la dinámica de la interacción entre colibríes residentes y flores. Este fenómeno está muy relacionado con el paisaje en los Cerros Orientales de la Sabana de Bogotá, caracterizado por un alto nivel de intervención y fragmentación de los ecosistemas nativos y la influencia de bosques cultivados de pinos y euca-

liptos, cultivos, potreros y extensas zonas de crecimiento secundario arbustivo. Este efecto de mosaico, además de la menor elevación de los cerros, propicia la presencia de especies tolerantes como *Lesbia nuna*, *Colibri coruscans* y *Colibri thalassinus*, ausentes en los hábitats conservados del Volcán Galeras.

Los Cerros Orientales de la Sabana de Bogotá representan un corredor natural entre los macizos de Chingaza al nororiente y Sumapaz al sur, dos ecosistemas altoandinos bien conservados que albergan dos de los remanentes de páramo y bosque altoandinos más importantes de la Cordillera Oriental colombiana. Es probable que la presencia estacional y errática en los Cerros Orientales de especies abundantes en tales sistemas como *O. guerinii* y *C. heteropogon* se deba a movimientos poblacionales desde Chingaza (más cercano al área de estudio). La presencia de estas especies en Torca coincidió con la floración de *Macrocarpea glabra*, que presentó una oferta floral muy grande (y posiblemente atípica) en el subpáramo a principios de 2003; no se presentó una explosión de floración en ninguna otra época del estudio (Gutiérrez, datos sin publicar). Las dos especies visitaron flores de *Macrocarpea* en forma intensa y ésta estuvo entre las cinco plantas más visitadas por cada una. Otro factor que pudo haber favorecido la presencia de estas especies fue el clima, que presentó fluctuaciones entre altas y bajas temperaturas durante la inmigración de las dos especies. Tales condiciones eran muy similares a las de los ambientes paramunos donde las dos especies son más comunes durante todo el año.

Coeligena bonapartei es una especie común en los cerros más al occidente del área de estudio y los del borde occidental de la Sabana de Bogotá (Asociación Bogotana de Ornitología 2000) pero es muy escasa en Torca y Aurora Alta, unos 5 km al sur de Torca. Sin embargo, esta especie es más abundante al sur de Bogotá en los mismos cerros Orientales, donde *C. helianthea* no es tan común. Esto sugiere que podría existir competencia entre las dos especies, que son muy similares en su morfología. La presencia de *Chaetocercus heliodor* es mucho más difícil de explicar en los cerros de Torca, ya que sólo se había registrado a elevaciones menores (ca. 2000-2200 m) en bosques al occidente de la Sabana de Bogotá (obs. pers.).

La composición de la comunidad de colibríes de Torca presenta grandes similitudes con la del Volcán Galeras (Gutiérrez et al. 2004a). Más del 60% de las especies en las comunidades nucleares son las mismas (aunque algunas son subespecies diferentes): *M. tyrianthina*, *P. cyanopterus*, *L. lafresnayi*, *R. microrhynchum*, *E. ensifera* y *C. mulsant*. Las especies restantes en el Galeras corresponden a dos especies congéneres: *Eriocnemis mosquera* y *E. derbyi*. La segunda, al igual que *E. cupreovertris* en el cerro de Torca, tiene hábitos migratorios marcados y está restringida a los hábitats de bosque y subpáramo. En las dos comunidades, aparentemente sólo puede existir una población de *Eriocnemis* en condición de residente, y en ambas comunidades las especies residentes, *E. mosquera* y *E. vestita*, son más abundantes. *Chalcostigma herrani* hace parte de la comunidad nuclear residente en el Volcán Galeras gracias a las extensas zonas de páramo que se conservan en las partes altas del volcán. Al igual que en Torca, la comunidad del Galeras sólo soporta un especie residente del género *Coeligena* (*C. lutetiae*) y allí no se registró ninguna otra especie de este género. *Aglaeactis cupripennis* fue una especie bastante abundante en las zonas de bordes inferiores del bosque en el Galeras (Gutiérrez et al. 2004a). En el Bosque de Torca nunca registré a la especie a pesar de que es común en otras zonas mucho más intervinidas de los Cerros Orientales, como el sector de Monserrate (obs. pers). Su ausencia podría estar relacionada con la alta abundancia de *C. coruscans* en Torca, una especie con hábitos territoriales y morfología muy similares a los de *Aglaeactis*.

Posiblemente debido a la menor riqueza de recursos florales en localidades de alta montaña en América Central, sólo cinco especies de colibríes fueron registradas sobre los 3000 m en dos años de observaciones en el Cerro de la Muerte (Wolf et al. 1976). De estas especies, tres no eran residentes durante todo el año (*Eugenes fulgens*, *Selasphorus flammula* y *Colibri thalassinus*) y una (*Lampornis castaneoventris*) fue un visitante escaso de bosques más bajos; sólo *Panterpe insignis* mostró abundancias altas en el Cerro casi todo el año (Wolf et al. 1976). Las diferencias marcadas con las comunidades altoandinas pueden reflejar el grado de aislamiento del Cerro de la Muerte de los bosques altoandinos y páramos extensos del norte de los Andes, en donde

se presentan los ensamblajes colibrí-flor más diversos (Snow & Snow 1980, Gutiérrez et al. 2004b). En el Volcán Chiles (casi sobre la línea ecuatorial), Salaman & Mazariegos (1998) reportaron 20 especies de colibríes para un rango ambiental y altitudinal sólo un poco mayor al estudiado en el Volcán Galeras (Gutiérrez et al. 2004a).

Un aspecto central en el estudio de las interacciones entre las plantas polinizadas por colibríes ha sido la búsqueda de evidencias que demuestren la competencia ínterespecífica por vectores de polen o polinización (Waser 1978a, 1978b y 1983, Stiles 1977 y 1978, Cole 1981, Gleeson 1981, Rathcke 1983, Murray et al. 1987, Feinsinger & Tiebout 1991). En los sistemas andinos en general, la abundancia de las poblaciones y la riqueza de colibríes es notable en la mayoría de ecosistemas y es probable que la cantidad de polinizadores en términos netos no sea un factor limitante para las poblaciones de plantas. No obstante, la competencia por polinización puede ocurrir aún en un escenario en el que el número de polinizadores no sea limitante (Waser 1983). En la comunidad de Torca la influencia de tales interacciones es evidente en dos dimensiones: la diferenciación morfológica y el rendimiento energético de la recompensa floral, los cuales hacen que la eficiencia de extracción del néctar no sea igual para todos los visitantes (Wolf et al. 1976). En el Galeras, diferencias sutiles en acople morfológico entre colibríes y flores marcaron diferencias significativas en la eficiencia de extracción del néctar por los colibríes; y existió al menos una relación estadísticamente significativa entre las preferencias de *Eriocnemis mosquera* y el esfuerzo de visitar las flores cuando éstas no tienen recompensa (i.e., el esfuerzo de probarlas, Gutiérrez & Rojas 2001). Reducir el espectro de visitantes potenciales a través de mecanismos para mantener la recompensa fuera del alcance eficiente de todos menos los visitantes más efectivos (acentuando la curvatura o la longitud efectiva de la corola), favorece las visitas de los polinizadores eficientes (Brown & Kodric-Brown 1979). Sin embargo, esta “filtración” de visitantes puede no ser absoluta, porque si no se dan visitas de las especies más efectivas, la acumulación de néctar puede permitir su cosecha por especies de picos menos ajustadas, como ocurre con las visitas de, por ejemplo, *C. heteropogon* a las flores de *Mutisia* – el llamado

mecanismo “fail-safe” (de seguridad) de las flores especializadas (Wolf & Stiles 1989).

En conclusión, las desviaciones significativas de una distribución aleatoria en las características de las plantas en la comunidad de Torca reflejan procesos de estrecha coevolución planta-animal (Büchert & Mogens 2001). Aunque esta coevolución puede ocurrir entre especies específicas, como el caso de *Ensifera ensifera* y *Passiflora mixta*, parece más común la forma más compleja y difusa exhibida en las comunidades altoandinas que dan como resultado los gremios de polinización documentados aquí. Esta coevolución produce la estructura ecológica actual de las comunidades de plantas y animales que interactúan, y es así como la interpretación de los patrones morfológicos, espaciales o temporales debe considerar simultáneamente el universo de las plantas y las aves.

AGRADECIMIENTOS

La presente investigación fue posible gracias al apoyo de la Corporación ECOTONO para el Estudio y Conservación de la Vida Silvestre y la Universidad Nacional de Colombia. Agradezco especialmente a Gary Stiles, gestor de muchas de estas ideas, por su asesoría y acompañamiento a lo largo de todo el proceso y la exhaustiva revisión del manuscrito; a Sandra Victoria Rojas Nossa por su compañía y colaboración a lo largo de todo el recorrido de la investigación; a los estudiantes del GOUN de la Universidad Nacional de Colombia que participaron activamente en el trabajo de campo: Alejandro Rico, Cristian Sandoval, Patricia Velasco y Esteban Carillo. Finalmente agradezco a María Argenis Bonilla por los valiosos aportes al planteamiento y evaluación del trabajo y a Diana Rosas por su colaboración en la corrección de estilo.

LITERATURA CITADA

- AMAYA-M., M. 1991. Análisis palinológico de la flora del parque Amacayacu (Amazonas) visitada por colibríes (aves: Trochilidae). Tesis de grado, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- ASOCIACIÓN BOGOTÁNA DE ORNITOLOGÍA. 2000. Aves de la Sabana de Bogotá. Guía de campo. ABO, CAR; Bogotá, Colombia.
- BOLTEN, A., P. FEINSINGER, H. G. BAKER & I. BAKER. 1979. On the calculation of sugar concentration in flower nectar. *Oecologia* 41: 301-304.
- BROWN, J. H. & A. KODRIC-BROWN. 1979. Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. *Ecology* 60:1022-1035.
- BROWN, J. H. & M. A. BOWERS. 1985. Community organization in hummingbirds: relationships between morphology and ecology. *Auk* 102:251-269.
- BÜCHERT, A. & J. MOGENS. 2001. The fragility of extreme specialization: *Passiflora mixta* and its pollinating hummingbird *Ensifera ensifera*. *Journal of Tropical Ecology* 17:323-329.
- CONNELL, J. H. 1983. Diversity and coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35:131-138.
- COTTON. 1998. Coevolution in an Amazonian hummingbird-plant community. *Ibis* 140: 639-646.
- CRUDEN, R. W. 1972. Pollination in high-elevation ecosystems: the relative effectiveness of birds and bees. *Science* 176:1439-1440.
- COLE, B. J. 1981. Overlap, regularity, and flowering phenologies. *American Naturalist* 117 993-997.
- DIGBY, P. & R. KEMPTON. 1994. *Multivariate Analysis of Ecological Communities*. Chapman & Hall, London.
- DELGADO, A. C. 1999. Disponibilidad y uso de recursos florales en una comunidad de aves nectarívoras (Familia Trochilidae) la Orinoquía colombiana. Trabajo de Grado. Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- FEINSINGER, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs* 46: 257-291.
- FEINSINGER, P. 1980. Asynchronous migration patterns and the coexistence of tropical hummingbirds. Págs.411-419 en: A. Keast. & E. Morton (eds). *Migrant birds in the Neotropics: ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- FEINSINGER, P. 1990. Interacciones entre plantas y colibríes en selvas tropicales. *Boletín de la Aca-*

- demia Nacional de Ciencias, Argentina 59:31-54.
- FEINSINGER, P. & R. COLWELL 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18: 779-795.
- FEINSINGER, P. & H.M. TIEBOUT III. 1991. Competition among plants sharing hummingbird pollinators: laboratory experiments on a mechanism. *Ecology* 72:1946-1952.
- GLEESON, S. K. 1981. Character displacement in flowering phenologies. *Oecologica* 51:406-408.
- GOTELLI, N. & G. R. GRAVES. 1996. *Null Models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- GUTIÉRREZ, A. & S. V. ROJAS. 2001. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos en el volcán Galeras, sur de Colombia. Tesis de grado, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- GUTIÉRREZ, A., S. V. ROJAS & F. G. STILES. 2004a. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos. *Ornitología Neotropical* 15: (supl.):205-214.
- GUTIÉRREZ, A., E. CARRILLO & S. V. ROJAS. 2004b. Guía Ilustrada de los Colibríes de la Reserva Natural Río Ñambí. FPAA, FELCA, ECOTONO, Bogotá.
- MANLY, B. 1994. *Multivariate statistical methods*, 2ª edición. Chapman & Hall, London.
- MOTTEN, A. F. 1986. Pollination ecology of the spring wild-flower community of a temperate deciduous forest. *Ecological Monographs* 56: 21-42.
- MURRAY, K. G., P. FEINSINGER, W. H. BUBSY, Y. B. LINHART, J. H. BEACH & S. KINSMAN. 1987. Evaluation of character displacement among plants in two tropical pollination guilds. *Ecology* 68: 1283-1293.
- RANTA, E. 1986. Competition and community structure: a null model analysis of the hummingbird assemblage on the slope of Volcan Colima Mexico. *Ornis Fennica* 63: 79-83.
- RATHCKE, B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. Págs. 305-329 en L. Real (ed.). *Pollination Biology*. Academic Press, Orlando, FL.
- RODRÍGUEZ-FLORES, C. I. & F. G. STILES. 2005. Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae: Phaethornithinae) y sus flores en la amazonia colombiana. *Ornitología Colombiana* 3:7-27.
- ROOT, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37:317-50.
- SALAMAN, P. G. W. & L. MAZARIEGOS. 1998. Hummingbirds of Nariño. *Cotinga* 10:34-39.
- SNOW, D. W. & B. K. SNOW. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 38:105-139.
- STILES, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56:285-301.
- STILES, F. G. 1977. Coadapted competitors: the flowering season of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. *Science* 198:1177-1179.
- STILES, F. G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10:194-210.
- 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. *Ornithological Monographs* 36:757-787.
- TRAVIS, J. & R. E. RICKLEFS. 1983. A morphological comparison of island and mainland assemblages of Neotropical birds. *Oikos* 41:434-441.
- WILLIAMS, M. R. 1995. Critical values of a statistic to detect competitive displacement. *Ecology* 76:646-647.
- WOLF, L. L. & F. G. STILES. 1989. Adaptations for the "fail-safe" pollination of specialized hummingbird flowers. *American Midland Naturalist* 121:1-10.
- 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.
- WASER, N. 1978a. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologica* 39:223-236.
- WASER, N. 1978b. Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. *Ecology* 59:934-944.
- WASER, N. 1983. Competition for pollination and floral character differences among sympatric

-
- plant species: a review of evidence. C.E. Jones & R. J. Little (eds.) Handbook of experimental pollination biology. Van Nostrand Reinhold. New York, NY.
- ZAR, J. H. 1996. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.

Recibido: 25 noviembre 2005

Aceptado: 20 abril 2008

Anexo 1. Características generales de las plantas polinizadas frecuentemente por colibríes en el área de estudio A: abundante MC: muy común C: común E: escasa ; 1: Bosque 1,1: Dosel; 1,2 Subdosel ;1,3: Sotobosque; 2 Subpáramo, 3 Bosque y Subpáramo

Especie	Corola total mm		Corola efectiva mm		Volumen μ l/flor/24h		[Sacarosa] °Brix		Cal/flor/24h	N° de Vectores	Frecuencia de uso	Hábitat & Estatus	Color de la Flor	Gremio
	x	Sd	x	Sd	x	Sd	x	Sd						
<i>Bejaria aestuans</i>	38.4	9.0	28.2	3.2	9.7	6.0	11.9	3.0	4.3	10	0.35	3 MC	Rj-Rdo	II
<i>Bejaria resinosa</i>	31.6	3.24	28.2	3.0	9.3	4.6	12.6	3.7	4.3	8	0.02	3 MC	Rj	II
<i>Cavendishia bracteata</i>	21.24	4.3	17.7	2.44	16.44	12.19	21.48	4.27	13.02	12	0.30	3 C	Rj-BI	II
<i>Cavendishia nitida</i>	31.5	4.3	23.3	3.0	17.6	13.9	17.0	3.6	11.05	13	0.60	3 A	Rj-BI	II
<i>Gaultheria erecta</i>	9.3	1.03	6.7	1.4	2.5	1.0	18.3	6.95	1.7	7	0.07	2 C	Rj	I
<i>Gaultheria laniiigera</i>	10.4	1.11	8.10	0.9	1.87	0.6	15.1	3.6	1.04	8	0.06	2 E	Nja	I
<i>Gaylussacia buxifolia</i>	8.3	0.6	7.3	0.56	2.7	1.02	20.93	4.81	2.08	9	0.07	2 C	Rdo	I
<i>Macleania rupestris</i>	17.01	17.61	13.5	1.38	18.25	12.51	17.33	3.29	11.67	12	0.4	3 MC	Rj	II
<i>Pernettya prostrata</i>	7.9	1.01	6.9	0.89	1.9	0.67	16.6	4.81	1.16	6	0.05	2 C	Bl	I
<i>Vaccinium floribundum</i>	7.6	0.48	7.02	0.47	1.15	0.60	30.08	8.46	1.27	6	0.045	2 C	Rdo	I
<i>Puya nitida</i>	56.5	5.05	47.62	4.20	52.87	37.15	13.84	2.61	27.0	6	0.05	2 C	Vrd	III
<i>Racinaea</i> sp.	13.5	0.7	9.3	0.8	9.8	4.7	24.3	4.6	8.8	7	0.05	1,2 MC	Nja	I
<i>Racinaea taetranta</i>	13.0	0.4	11.3	0.1	18.1	2.3	29.1	1.4	19.4	5	0.02	1,2 E	Am-Rj	I
<i>Tillandsia biflora</i>	18.4	0.6	13.2	0.8	1.0	0.4	24.0	3.0	0.9	6	0.04	1,2 C	Rdo	I
<i>Tillandsia complanata</i>	24.3	3.6	17.6	3.8	4.4	2.2	16.2	3.3	2.6	4	0.03	1,2 C	Viol	I
<i>Tillandsia denudata</i>	22.1	2.4	16.6	1.9	5.8	1.9	19.1	6.1	4.1	5	0.03	1,3 C	Viol	I
<i>Tillandsia turneri</i>	32.2	3.8	27.8	3.2	16.4	9.5	21.8	6.4	13.2	11	0.20	1,2 MC	Rj-BI	II
<i>Tillandsia pastensis</i>	21.9	1.2	15.6	0.4	12.1	2.2	9.7	3.6	4.3	4	0.02	1,2 E	Viol	II
<i>Tillandsia phendleri</i>	44.1	4.0	35.7	3.0	11.0	4.0	17.5	2.9	7.1	5	0.07	1,1 C	Viol	III
<i>Vriesea</i> sp1	89.2	4.0	63.9	1.8	9.7	1.4	19.8	3.4	7.1	6	0.05	1,1 C	Vrd	III
<i>Vriesea</i> sp2	45.2	2.5	38.0	5.2	13.3	5.3	21.2	4.7	10.4	6	0.05	1,1 C	Vrd-Viol	III
<i>Palicourea</i> sp.1	15.4	1.2	11.4	1.2	5.1	1.7	15.0	5.3	2.8	7	0.08	1,3 MC	Am	I
<i>Palicourea</i> sp.2	13.4	2.1	10.8	2.0	3.2	2.1	14.8	2.6	1.7	7	0.08	1,3 C	Viol	I
<i>Palicourea</i> sp.3	19.2	6.5	14.2	2.8	9.0	0.8	19.2	6.5	6.4	7	0.08	1,3 C	Bl-Vrd	I
<i>Lepechinia salviaefolia</i>	12.6	0.6	9.6	1.0	2.1	0.8	26.8	3.2	2.0	3	0.03	2 C	Viol	I
<i>Salvia amethystina</i>	31.2	1.8	19.1	1.7	1.7	0.7	29.8	11.1	1.9	6	0.02	1,3 E	Viol	I
<i>Passiflora azeroana</i>	13.8	1.3	9.6	0.7	34.2	18.0	16.7	1.6	37.2	4	0.02	1,1 E	Mor	II
<i>Passiflora mixta</i>	128.8	24.1	99.0	26.1	67.7	1.0	9.0	5.5	45.3	3	0.02	1,1 C	Rdo-Rj	III
<i>Axinaea macrophylla</i>	21.6	3.2	11.4	1.6						9	0.11	1,1 C	Rdo	II
<i>Brachyotum strigosum</i>	19.4	2.5	16.3	1.6	7.9	3.3	16.3	5.9	4.8	12	0.17	2 C	Mor	II
<i>Castilleja fisifolia</i>	39.7	7.2	24.2	7.4	19.0	16.4	27.1	5.1	19.0	10	0.07	2 E	Vrd-Rjo	II
<i>Castilleja integrifolia</i>	21.3	2.8	8.4	1.3	2.5	0.8	30.9	1.1	2.8	10	0.07	2 C	Vrd-Rjo	I
<i>Centropogon</i> sp.	47.3	2.9	38.4	4.6	18.0	7.0	7.8	1.9	5.2	4	0.03	1,3 E	Rj	III
<i>Siphocampylus columnae</i>	46.4	3.5	30.0	3.2	11.9	6.9	25.2	15.8	11.0	7	0.16	2 MC	Nja-Am	II
<i>Elleanthus ensatus</i>	13.8	1.0	10.3	1.0	4.7	3.0	19.9	3.6	3.5	0		1,3 C	Viol	I
<i>Stenorhynchos speciosum</i>	12.5	1.3	8.4	1.2	1.7	0.7	40.9	12.7	2.6	0		1,3 C	Rj	I
<i>Bomarea</i> sp.1	27.5	1.0	22.7	1.2	8.3	3.1	16.8	3.7	5.1	8	0.13	2 C	Nja-Rj	II
<i>Bomarea caldasii</i>	41.6	1.2	30.3	1.4	10.0	3.2				1		4 MC	Nja-Rj	
<i>Berberis</i>	7.5	0.4	6.2	0.5	1.1	0.4	41.5	6.6	1.7	3	0.01	2 C	Nja	I
<i>Clethra</i> sp.	5.1	0.3	3.6	0.4	1.4	0.4	18.0	3.8	0.9	4	0.02	2 C	Bl	I
<i>Clusia multiflora</i>	13.6	2.8	4.4	0.8	21.4	7.7	18.8	2.2	14.9	8	0.11	1,1 MC	Vrd	I
<i>Macrocarpea glabra</i>	53.3	5.2	42.3	4.2	55.0	80.2	17.1	3.6	34.8	8	0.08	2 MC	Am	III
<i>Mutisia clematis</i>	71.5	5.9	34.6	5.2	34.5	19.7	29.3	1.6	37.2	8	0.07	1,1 C	Rj	III
<i>Fuchsia</i> sp.	48.0	4.2	35.5	4.1	3.6	2.1	13.0	3.9	1.7	10	0.13	1,1 C	Nj	II
<i>Gaiadendron punctatum</i>	21.0	1.5	3.1	1.1	11.0	0.1	8.9	2.0	3.6	4	0.03	2 MC	Bl	I
<i>Valea stipularis</i>	9.2	0.4	5.5	0.5	2.8	1.2	22.5	2.9	2.4	9	0.10	3 C	Rdo	I
Media	30.8		21.7		12.9		20.9		9.9	6.7	0.07			
Desviación estandar	25.3		19.2		15.0		8.1		11.9	3.1	0.05			
Índice Shapiro-wilk W	0.78		0.77		0.71		0.88		0.76	0.96	0.68			

Anexo 2. Características morfológicas de las especies de colibríes en la comunidad de los Cerros de Torca.

Especies y sexos	Peso	Culmen expuesto	Culmen total	Comisura	Altura del pico	Tarso	Pata	Hálux	Cuerda alar	Cola	n	
	gr	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm		
<i>Colibri thalasinus</i>	4.6	20.5	25.1	6.4	2.1	6.6	8.4	3.0	60.0	37.5	2	
<i>Colibri coruscans</i>	♂♂	8.3	23.1	30.3	6.0	2.5	7.1	8.8	3.1	79.0	48.5	13
	♀♀	7.2	23.2	28.4	6.2	2.4	6.2	10.0	2.7	72.6	44.2	18
	Total	7.3	22.6	29.0	6.5	2.5	6.6	9.8	2.9	73.5	45.5	31
<i>Lesbia victoriae</i>	4.9	13.1	21.5	6.7	2.1	7.0	10.4	4.1	59.5	90.0	1	
<i>Lesbia nuna</i>	♂♂	4.0	10.1	15.3	6.3	2.2	6.1	9.8	3.7	51.5	91.0	2
	♀♀	3.4	10.1	15.5	6.1	1.8	6.7	9.3	3.8	46.9	61.2	4
	Total	3.7	10.1	15.4	6.2	2.0	6.4	9.5	3.7	49.2	76.1	6
<i>Ramphomicron microrhynchum</i>	♂♂	3.8	7.7	12.3	5.3	1.8	5.8	9.8	3.7	52.0	46.3	12
	♀♀	3.1	7.4	12.0	5.5	1.7	6.5	8.7	3.6	45.0	29.7	8
	Total	3.4	7.6	12.1	5.4	1.7	6.1	9.2	3.7	48.5	38.0	20
<i>Chalcostigma heteropogon</i>	♂♂	4.7	12.9	17.1	6.4	2.5	7.6	12.0	4.4	60.7	49.0	3
	♀♀	4.7	12.8	18.5	6.6	2.1	7.1	12.2	4.4	65.3	45.7	3
	Total	4.7	12.8	17.8	6.5	2.3	7.4	12.1	4.4	63.0	47.3	6
<i>Oxyopogon guerinii</i>	5.3	8.9	13.8	6.2	2.2	8.2	13.5	5.3	70.5	51.0	2	
<i>Metallura tyrianthina</i>	♂♂	3.4	10.4	14.3	5.8	2.1	6.2	10.0	3.9	53.2	38.0	32
	♀♀	3.2	11.3	14.4	5.8	2.0	6.4	9.9	3.8	50.0	33.5	40
	Total	3.3	10.9	14.4	5.8	2.0	6.3	10.0	3.8	51.6	35.3	72
<i>Eriocnemis vestita</i>	♂♂	4.6	19.5	23.4	5.9	2.2	6.4	9.6	3.5	58.9	39.5	99
	♀♀	4.8	18.7	22.7	5.9	2.2	6.7	9.4	3.4	59.7	41.0	68
	Total	4.7	19.1	23.0	5.9	2.2	6.6	9.5	3.5	59.3	40.2	167
<i>Eriocnemis cupreovertris</i>	♂♂	5.3	18.4	23.1	6.0	2.1	6.3	9.9	3.5	60.4	39.9	35
	♀♀	5.3	18.7	22.8	5.8	2.1	9.8	9.1	3.5	62.5	43.9	18
	Total	5.3	18.5	23.0	5.9	2.1	7.6	9.6	3.5	61.2	41.3	53
<i>Coeligena bonapartei</i>	6.9	25.1	31.9	5.8	2.2	6.5	8.8	3.1	74.0	43.5	1	
<i>Coeligena helianthea</i>	♂♂	6.8	27.5	35.0	7.6	2.4	6.3	9.6	3.3	73.1	45.1	51
	♀♀	6.4	30.3	37.5	7.0	2.4	6.5	10.0	3.4	69.4	42.5	62
	Total	6.6	28.9	36.2	7.3	2.4	6.4	9.8	3.3	71.2	43.8	113
<i>Lafresnaya lafresnayi</i>	♂♂	5.7	25.1	31.5	6.4	2.2	6.3	9.6	3.4	64.1	40.1	12
	♀♀	5.3	25.5	31.3	6.3	2.1	6.0	9.2	3.3	62.5	38.2	23
	Total	5.4	25.3	30.9	6.2	2.1	6.0	9.4	3.3	63.0	38.9	37
<i>Ensifera ensifera</i>	10.4	86.4	88.3	9.1	3.2	7.5	11.0	4.2	77.0	53.6	4	
<i>Pterophanes cyanopterus</i>	9.3	28.9	37.4	8.2	3.4	8.0	12.8	4.1	102.0	65.5	2	
<i>Chaetocercus mulsant</i>	3.4	18.3	25.2		40.2		10.2	2.2	18.3		0	
Promedio	5.6	22.3	27.8	6.5	4.7	6.9	10.3	3.6	62.6	49.8	Total	
Desviación estándar	2.1	18.5	17.9	1.0	9.5	0.7	1.4	0.7	17.6	15.7	517	
Índice Shapiro-wilk W	0.85	0.63	0.69	0.82	0.30	0.89	0.87	0.98	0.97	0.80		
	0.042	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.093	0.035	0.89	0.155	0.003		

Anexo 3. Frecuencias de aparición de granos de polen en las cargas de 575 individuos capturados de trece especies de colibríes.

Plantas / Colibríes (575) n	E v 227	E c 50	C h 111	M t 80	R m 19	Ch h 7	O g 2	L l 38	C c 25	L n 8	P c 2	E e 4	C t 2
<i>Bejaria</i> sp	0.40	0.16	0.51	0.21	0.05	0.14		0.26	0.48	0.25	1.00		
<i>Cavendishia bracteata</i>	0.39	0.56	0.22	0.11	0.05	0.29	0.50	0.24	0.48	0.13	0.50		0.50
<i>Cavendishia nitida</i>	0.68	0.60	0.81	0.21	0.11	0.71	0.50	0.63	0.48	0.38	0.50	0.75	0.50
<i>Macleania rupestris</i>	0.60	0.42	0.27	0.30	0.11	0.14		0.29	0.72	0.63	0.50	0.25	1.00
<i>Gaultheria erecta</i>	0.11	0.06	0.02	0.05	0.05			0.03	0.12				
<i>Gaultheria laniiigera</i>	0.09	0.02	0.03	0.08	0.05				0.04	0.13	0.50		
<i>Gaylussacia buxifolia</i>	0.09	0.06	0.05	0.05	0.16	0.14		0.03		0.25	1.00		
<i>Vaccinium floribundum</i>	0.05		0.01	0.13			0.50		0.08	0.13			
<i>Pernettya prostrata</i>	0.09	0.04		0.08	0.05	0.29	0.50						
<i>Tillandsia biflora</i>	0.05	0.02	0.06	0.01				0.03		0.13			
<i>Tillandsia complanata</i>	0.03	0.06	0.05	0.01									
<i>Tillandsia compacta</i>	0.00												
<i>Tillandsia denudata</i>	0.04		0.02	0.04					0.04	0.25			
<i>Tillandsia turneri</i>	0.24	0.16	0.32	0.06	0.11	0.14		0.11	0.12		0.50	0.25	1.00
<i>Tillandsia pastensis</i>	0.03	0.02	0.01					0.08					
<i>Tillandsia phendleri</i>	0.05	0.02	0.21				0.50		0.04				
<i>Racinaea</i> sp.	0.05	0.04	0.02	0.08			0.50	0.03	0.08				
<i>Racinaea taetranta</i>	0.03	0.02	0.01	0.05				0.03					
<i>Puya nitida</i>	0.07	0.02	0.06					0.05	0.08		0.50		
<i>Vriesea</i> sp.	0.03	0.02	0.13				0.50	0.08				0.50	
<i>Axinaea macrophyla</i>	0.15	0.06	0.04	0.18	0.16		0.50	0.05	0.04		0.50		
<i>Brachyotum strigosum</i>	0.20	0.10	0.04	0.19	0.58	1.00	1.00	0.03	0.08	0.38	0.50	0.25	
<i>Castilleja</i> sp	0.04	0.08	0.04	0.01	0.11	0.57	0.50	0.26	0.20	0.50			
<i>Lepechinia salviaefolia</i>	0.03	0.06		0.14									
<i>Salvia amethystina</i>	0.00	0.04	0.01					0.18	0.08			0.25	
<i>Syphocampylus columnae</i>	0.19	0.02	0.14					0.50	0.36	0.25	1.00		
<i>Centropogon</i> sp.	0.02		0.03					0.18			1.00		
<i>Bomarea</i> sp.1	0.13	0.06	0.08	0.25		0.71	0.50	0.11			0.50		
<i>Bomarea caldasii</i>									0.08				
<i>Mutisia clematis</i>	0.02	0.04	0.20	0.04		0.29		0.11	0.08				
<i>Espeletia</i> sp.		0.02		0.01									
<i>Barnadesia spinosa</i>	0.00												
<i>Passiflora azeroana</i>	0.01		0.06	0.04						0.25			
<i>Passiflora mixta</i>	0.00		0.04									1.00	
<i>Passiflora adulterina</i>	0.00	0.02	0.02									0.25	
<i>Fuchsia</i> sp.	0.07	0.12	0.22	0.06	0.11			0.32	0.12	0.13		0.75	0.50
<i>Palicourea</i> sp.	0.07	0.14	0.02	0.19	0.05			0.11	0.04				
<i>Valea stipularis</i>	0.04	0.04		0.30	0.63	0.43		0.03	0.04	0.50			0.50
<i>Clethra</i> sp.	0.00			0.04	0.21					0.13			
<i>Clusia multiflora</i>	0.05	0.10	0.04	0.29	0.37			0.08	0.24				0.50
<i>Macrocarpea glabra</i>	0.11	0.04	0.07	0.03		0.29	1.00	0.08		0.13			
<i>Tropeolum</i> sp	0.00			0.01				0.13					
<i>Digitalis purpurea</i>	0.00		0.01	0.03	0.11			0.05	0.12				
Malvaceae: "Abutilon"	0.01	0.02	0.02					0.08	0.04			0.50	0.50
<i>Gaiadendron punctatum</i>	0.02		0.02		0.63					0.25			
<i>Tristerix</i> sp			0.03					0.05					
<i>Miconia</i> sp.	0.01	0.02		0.01	0.32	0.14	1.00						
<i>Eucalyptus</i> sp.	0.03	0.14	0.02	0.14	0.37			0.03	0.36	0.63		0.25	

