

MORFOLOGÍA Y FORRAJEO PARA BUSCAR ARTRÓPODOS POR COLIBRÍES ALTOANDINOS

Morphology and arthropod foraging by high Andean hummingbirds

Alejandro Rico-G.¹

Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá DC, Colombia y Corporación ECOTONO para el Estudio y Conservación de la Vida Silvestre. arico@ecotonocolombia.org

RESUMEN

Los análisis ecomorfológicos en colibríes se han enfocado en cambios coevolutivos de formas de picos y corolas, descuidando el estudio de factores paralelos en su evolución morfológica y ecológica. Aquí busco resaltar la importancia del forrajeo de artrópodos para los estudios ecológicos y morfológicos de colibríes. Examiné tácticas de caza, selección de presas, estructura morfológica y ciertos parámetros aerodinámicos en especies de un bosque altoandino cerca de Bogotá, Colombia, para hacer una caracterización inicial de la depredación de artrópodos por colibríes en ambientes de alta montaña. Para las cuatro especies más abundantes, hice comparaciones entre tres fuentes de datos complementarias (comportamiento, morfología y dieta) y discutí mis resultados con respecto a tres hipótesis anteriormente propuestas para bosque húmedo tropical. La primera de éstas, que colibríes de pico curvo no pueden cazar insectos voladores efectivamente y recogen presas del sustrato, no fue confirmada por mis datos; tampoco encontré evidencia para respaldar la segunda, que los de pico mediano y recto prefieren moscas y avispas, mientras los de picos largos y curvos cazan más arañas. La tercera, que las razones de forma del ala de los halconeadores son más altas que en los revoloteadores de sustrato, fue corroborada en el presente trabajo. La explicación que conciliaría lo encontrado en tierras bajas y altas es que pesan más los hábitos de forrajeo para néctar de los individuos, ruteros *vs.* territoriales (relacionados con la forma del ala), que la curvatura o largo del pico en las preferencias de consumo de artrópodos. Encontré que esta comunidad de colibríes en conjunto consume muchas menos presas de superficie y más presas de aire que las de tierras bajas. Encontré diferencias marcadas para el consumo de artrópodos entre las especies e incluso entre los sexos de cada especie, y que éstas se relacionaron significativamente con algunas medidas relativas de ala, pico y patas e índices aerodinámicos calculados para tales especies. Estos resultados sugieren la existencia de condicionamientos morfológicos y por lo tanto presiones selectivas impuestas por la caza de artrópodos sobre el diseño corporal de los colibríes que deberán ser dilucidadas por futuros estudios.

Palabras clave: artrópodos, bosque altoandino, colibríes, ecomorfología, forrajeo.

ABSTRACT

Ecomorphological analyses in hummingbirds have focused on mutual evolutionary changes that have shaped bills and corollas, neglecting parallel factors in the evolution of hummingbird morphology and ecology. Here, I highlight the importance of arthropod foraging by hummingbirds in ecological and morphological studies. I examined hunting tactics, prey selection, morphological structures and certain aerodynamic parameters of hummingbirds of a

¹Dirección Actual: Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs, CT, USA. alejandro.rico@uconn.edu

high Andean forest near Bogotá, Colombia, as a first approach to characterizing hummingbird arthropod predation in high mountain environments. For the four most abundant species, I evaluated three complementary sources of data (behavior, morphology and diet) and contrasted my results with three hypotheses derived from a previous study in tropical wet forests. The first of these proposed that curve-billed hummingbirds cannot effectively catch aerial prey and that they glean prey from the substrate, but was not confirmed by my data; neither did I find evidence to support the hypothesis that hummingbirds with medium-length, straight bills prefer flies and wasps, whilst those with long, curved bills prefer spiders. The third hypothesis, that wing aspect ratios in flycatchers are higher than those in hover-gleaners, was corroborated in the present study. One explanation that would reconcile the differences between highland and lowland findings is that individual nectar foraging strategies, territorial vs. traplining (related to wing shape), are more important than curvature or length of the bill in determining arthropod foraging preferences. The high Andean hummingbird community as a whole consumes more aerial prey than do lowland birds. There exist clear differences in arthropod consumption among species and even between sexes of each species. Furthermore, these differences were significantly related to wing, bill and leg morphology, and aerodynamic indices calculated for such species. I suggest that foraging for arthropods places morphological constraints on the hummingbirds' corporal design, and urge future studies to take this into account.

Key words: arthropods, ecomorphology, high Andean forest, hummingbirds, foraging.

INTRODUCCIÓN

Desde finales del siglo XIX (Ridgway 1891, Lucas 1893) existen reportes de consumo de artrópodos por colibríes (ver revisión en Stiles 1995). Se creía entonces que los colibríes visitaban las flores en busca de insectos y que éstos eran su único alimento (Wetmore 1916, Wagner 1946). Esta idea fue abandonada cuando se reconoció que sus elevadas necesidades metabólicas (Lasiewski 1963, Bartholomew & Lighton 1986, Nagy 1987) son satisfechas por el consumo de néctar floral, el recurso alimenticio más conspicuo y eficiente en términos energéticos para ellos (sin embargo ver Hainsworth 1977). Sin embargo, el néctar carece de componentes esenciales para una dieta balanceada (Baker 1975, Hainsworth & Wolf 1976). Por lo tanto, los colibríes requieren una fuente adicional de proteínas, lípidos y otros nutrientes, que adquieren mediante el consumo de artrópodos (Remsen *et al.* 1986). No obstante, existen pocos estudios que relacionan las distribuciones espaciales, usos de microhábitats y comportamiento de los artrópodos con las preferencias de presas y tácticas de caza elegidas por los colibríes y a su vez, los condicio-

namientos morfológicos que estas preferencias traen consigo (Stiles 1995).

Las relaciones entre la ecología y la morfología de los colibríes han sido tratadas ampliamente en el contexto de las interacciones colibrí-flor, en donde las adaptaciones morfológicas y fisiológicas mutuas sugieren especialización y por ende coevolución (v. gr., Snow & Snow 1980). Muchos de estos estudios se han enfocado en las modificaciones en las formas de los picos y corolas y la cantidad y calidad del néctar, los cuales determinan la eficiencia de los colibríes para extraerlo (v. gr., Wolf *et al.* 1975). La eficiencia de extracción puede afectar las preferencias de flores de los colibríes (Wolf *et al.* 1976, Stiles 1981) y por ende, sus papeles como polinizadores (véase, entre otros, McDade & Weeks 2004, Smith-Ramírez *et al.* 2005, Aldridge & Campbell 2007). Es innegable que las interacciones con las flores han sido un factor clave en la evolución de la morfología de los colibríes. Sin embargo, ha sido poco apreciado que la dependencia del néctar floral por los colibríes conlleva la necesidad de suplementarlo con otras fuentes de los nutrientes como los artrópodos, de donde también se deriva selección sobre su morfología. Hasta el

momento sólo existe un estudio cuantitativo y sistemático del papel de los artrópodos en el comportamiento, la ecología y evolución de los colibríes (Stiles 1995). Algunas conclusiones de dicha investigación, desarrollada en bosque húmedo tropical, fueron: 1) los colibríes de pico curvo no pueden cazar insectos voladores efectivamente por lo que recogen presas del sustrato, mientras los de pico recto pueden cazar presas tanto aéreas como del sustrato; 2) los colibríes de pico mediano y recto se alimentan en general de moscas y avispas, mientras los de picos más largos y curvos cazan más arañas y 3) las alas de los cazadores aéreos son más largas y/o angostas que las de los revoloteadores de sustrato, que tienen alas más anchas y menos puntiagudas. La generalidad de estas conclusiones debe ser evaluada en ambientes diferentes, donde condiciones disímiles de temperatura, altitud y vegetación podrían modificarlas. Tales comparaciones podrían permitir un entendimiento más amplio del diseño corporal y la ecomorfología, aprovechando los recientes avances sobre aerodinámica de colibríes (Dudley 2002, Altshuler & Dudley 2002, Altshuler et al. 2004, Stiles et al. 2005, Warrick et al. 2005). En particular, sería importante comprobar si en bosque altoandino, así como en bosque húmedo tropical la forma del ala se relaciona más estrechamente con el forrajeo para buscar artrópodos que con el forrajeo floral, como fue sugerido por Stiles (1995).

En este trabajo analicé las relaciones entre las estrategias de forrajeo para buscar artrópodos (táctica, modo de vuelo y sitio de captura), las preferencias en la selección de presas (presentes en los buches) y la morfología de las especies (capturas, mediciones y cálculos aerodinámicos) de una comunidad de colibríes del bosque altoandino más extenso y conservado de los Cerros Orientales de la Sabana de Bogotá. Analicé los datos de comportamiento, dieta y morfología para comparar las conclusiones para bosque tropical de Stiles (1995) con lo encontrado en este bosque altoandino. Busco responder cómo los distintos comportamientos asociados al forrajeo de artrópodos lograrían constituirse como fuerzas selectivas determinantes en el diseño corporal de los colibríes, especialmente sobre ciertas características del pico y la forma del ala, y los condicionamientos aerodinámicos y alimenticios que estas características traen consigo.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO.- Trabajé en los Cerros Orientales aledaños a Bogotá, desde los 2600 hasta los 3150m, principalmente en los Bosques de Torca al nororiente de la ciudad, arriba del conjunto residencial de mismo nombre en la vereda Yerbabuena (detalles de la zona en Rojas-Nossa 2007).

DESCRIPCIÓN DE TÁCTICAS DE CAZA.- Hice observaciones a lo largo de caminos de herradura y senderos dentro del bosque, desde el amanecer (06:00) hasta el atardecer (18:00) con una pausa de dos horas al mediodía, durante 120 días no consecutivos entre febrero y noviembre de 2004. Asigné cada evento de forrajeo para conseguir artrópodos observado a una de seis categorías según la estrategia utilizada y el sustrato de caza; éstas incluyen cuatro definidas para tierras bajas por Stiles (1995): 1) saliendo al aire (halconeando desde percha), 2) saliendo a superficie (captura en sustrato desde percha), 3) revoloteando al aire (halconeando en vuelo sostenido) y 4) revoloteando a superficie (captura sobre sustrato en vuelo sostenido), más otras dos observadas durante este estudio: 5) perchado y cazando insectos voladores sólo con movimientos rápidos de cabeza y pico y 6) buscando y capturando artrópodos sobre sustrato sin dejar su percha. Anoté además el estrato de vegetación (sotobosque, subdosel, dosel y bordes), así como la especie y el sexo (cuando fue posible) del colibrí para cada observación.

CAPTURA Y MEDICIÓN DE COLIBRÍES.- Abrí líneas de doce redes de niebla entre las 06:00 y las 10:00, y las 15:00 y las 18:00 aproximadamente. Durante julio de 2004 y enero de 2005 llevé a cabo muestreos quincenales durante cinco días no consecutivos a tres elevaciones diferentes: 2600m (la parte baja al interior del bosque), 2850m (en el filo de la montaña) y 3100m (zona de subpáramo), con algunos muestreos adicionales en el páramo azonal para completar en total 1500 horas/red. Para cada colibrí capturado anoté especie, sexo, edad (adultos o juveniles), estado del plumaje, presencia o ausencia de parche de cría y artrópodos en el buche. Con un calibrador de reloj (0.02 mm), tomé las siguientes medidas morfométricas: longitud del culmen, ancho y alto del pico, tarso, ala y cola, además de la amplitud de pata y longitud de la uña del hálux (ver Stiles 2004) registré la masa corporal con una ba-

lanza de 10 g y tracé el perfil del ala derecha. Marqué los colibríes con anillos de aluminio con numeración consecutiva.

DETERMINACIÓN DE PREFERENCIAS DE DIETA.- Coleccioné selectivamente individuos con el buche lleno de artrópodos para obtener información más precisa sobre la dieta. Al momento de retirar un colibrí de la red (antes de medirlo y pesarlo), le sostenía el cuerpo con una mano y con la otra tomaba el extremo del pico, delicadamente extendía su cuello y soplabla las plumas desde atrás. Así era posible observar el buche y su contenido a través de la piel translúcida del apterio y seleccionar los individuos con muchos artrópodos. Obtuve 35 individuos de ocho especies de colibríes con buches llenos (con un límite de cinco machos y cinco hembras por especie). Separé los tractos digestivos completos pero aquí reporto solamente los contenidos del buche porque las presas allí estaban más intactas y por lo tanto identificables. Los especímenes fueron depositados en la colección del Instituto de Ciencias Naturales. Tomé cinco individuos de las cuatro especies más abundantes: Paramero Esmeraldino (*Eriocnemis vestita*), Metalura Colirrojo (*Metallura tyrianthina*), Inca Ventrirrojo (*Coeligena helianthea*) y Colibrí Chillón (*Colibri coruscans*), para hacer comparaciones inter e intra-específicas. Determiné los artrópodos encontrados hasta donde fue posible (en su mayoría a familia) con ayuda de especialistas y claves pertinentes a cada grupo (González & Carrejo 1992, Dippenaar-Schoeman & Jocqué 1997, Triplehorn & Johnson 2005).

ANÁLISIS DE LOS DATOS Y AERODINÁMICA.- Las medidas morfológicas lineales fueron divididas por la raíz cúbica del peso para obtener datos relativos, más comparables entre especies (Stiles 1995). Los perfiles de las alas fueron analizados con el programa ImageJ®, siguiendo el protocolo de Ellington (1984) modificado por Altshuler (com. pers.) para obtener medidas aerodinámicas comparables con las de otros estudios. Con los valores anteriores y la masa tomada en campo, calculé las cargas de ala y del disco alar, usando para esta última dos veces la longitud del ala para estimar el diámetro del disco (Altshuler et al. 2004). La razón de forma se obtuvo dividiendo la longitud del ala por el ancho (cuerda) máximo de cada ala (cf. Stiles et al. 2005).

Presento aquí datos completos de tácticas de caza, preferencias de dieta, morfología y cálculos aerodinámicos para las cuatro especies abundantes; para datos de las otras especies de colibríes véase Rico-G. (2005). Relacioné los valores de comportamiento y presas (dados en porcentajes por especie y por sexo) con los de morfología y aerodinámica (Anexos 1 y 2), a través de coeficientes de correlación de rangos de Spearman (Lehmann & D'Abrera 1998). Aunque dado que con una muestra de cuatro (especies en este caso) no es posible obtener una correlación significativa para $\alpha=0.05$ (un coeficiente r_s de 1.0 apenas corresponde a un p de 0.20), menciono los casos en que r_s está entre 0.8 y 1.0 para indicar tendencias fuertes que debe ser confirmadas con muestras más grandes de especies.

RESULTADOS

Registré un total de 18 especies de colibríes en la región de estudio; obtuve mediciones morfológicas para 249 individuos de 17 especies, observé 526 eventos de caza efectuados por doce especies y determiné 355 presas de los buches de ocho de éstas (detalles en Rico-G. 2005). En abril de 2004 (pico de lluvias) noté una fuerte influencia de la floración masiva de *Cavendishia nitida* en la comunidad de colibríes: primero incursionan especies de zonas bajas para aprovechar esta explosión de recursos como los *Colibri* spp., especies que desplazan competitivamente a algunas residentes generando una reorganización jerárquica completa de la comunidad que trae consigo cambios en el comportamiento y distribución de los colibríes. El área de estudio es notable por la posibilidad de observar tanto especies comunes a mayores elevaciones gracias a su páramo azonal, como especies de elevaciones más bajas que en sus movimientos altitudinales encuentran recursos propicios para su estadía.

TÁCTICAS DE CAZA.- La estrategia de captura más utilizada por los colibríes avistados fue el halconeo desde una percha (52.8%), seguida por el halconeo revoloteando (30.8%); mucho menos utilizadas fueron la captura revoloteando en superficie (5.7%) y las otras tácticas (<5%) (datos en Rico-G. 2005).

Pese a su bajo número de observaciones, la proporción observada de presas capturadas en superficie para la comunidad en general fue más alta en los

estratos inferiores del bosque, para los tres modos de caza (saliendo, revoloteando y perchado) y disminuyó desde el sotobosque hacia el subdosel y dosel. Inversamente (y para los tres modos) el número y proporción de capturas en halconeo observadas aumentó hacia los estratos superiores y bordes (Fig. 1). Los datos de tácticas de caza coincidieron en términos generales con la información de los contenidos del buche (Rico-G. 2005). Por ejemplo, la proporción de halconeo para la totalidad de observaciones (83.6%), coincide en gran medida con la proporción de presas voladoras en todos los buches (81.1%).

MORFOLOGÍA.- La comunidad de colibríes de la zona de estudio abarca un amplio espacio morfológico: encontré las especies de colibríes con el pico más largo (*Ensifera ensifera*, 102mm de culmen total) y el más corto (*Ramphomicron microrhynchum*, 7mm), una de las más grandes (*Pterophanes cyanopterus*) y una de las más pequeñas (*Chaetocercus heliodor*). Sin embargo, presento

acá solamente los resultados para las especies más abundantes (Fig. 2).

En todas las especies, los promedios del largo relativo del culmen total fueron mayores en hembras que en machos (Anexo 2). Encontré una correlación completa entre el ancho de la boca al nivel de las comisuras y la proporción de arañas y hemípteros en la dieta ($r_s = 1.0$, $n = 4$; Anexo 1). Tanto el alto del pico a nivel de las narinas como la longitud total del culmen se relacionaron directamente con la captura de insectos en el aire saliendo desde una percha (para ambos $r_s = 0.80$, $n = 4$) e inversamente con la caza al aire sin salir (ambos $r_s = -1.0$, $n = 4$; Anexo 1). Las especies que cazan frecuentemente por halconeo desde una percha tienden a tener picos proporcionalmente más largos y altos que las demás, mientras que las observadas realizando capturas al aire sin salir de sus perchas presentaron los picos más cortos y bajos con relación a su peso. De la misma forma y como era de esperarse, las especies que consumen presas sobre sustrato, que son

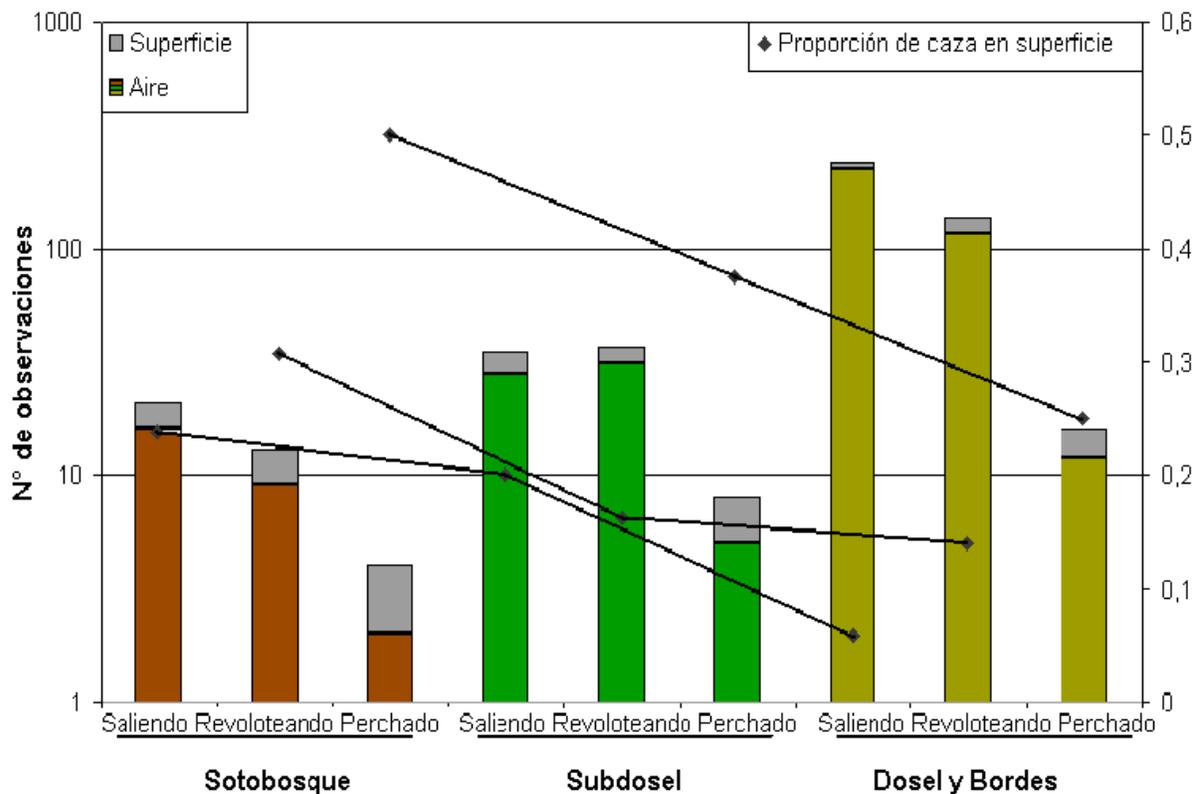


Figura 1. Números de observaciones y cantidades relativas de caza al aire y en superficie para los tres diferentes modos de captura en los tres estratos de vegetación distinguibles, por los colibríes de un bosque altoandino. Note que la proporción de caza al sustrato (superficie) disminuye hacia los estratos altos y borde del bosque.

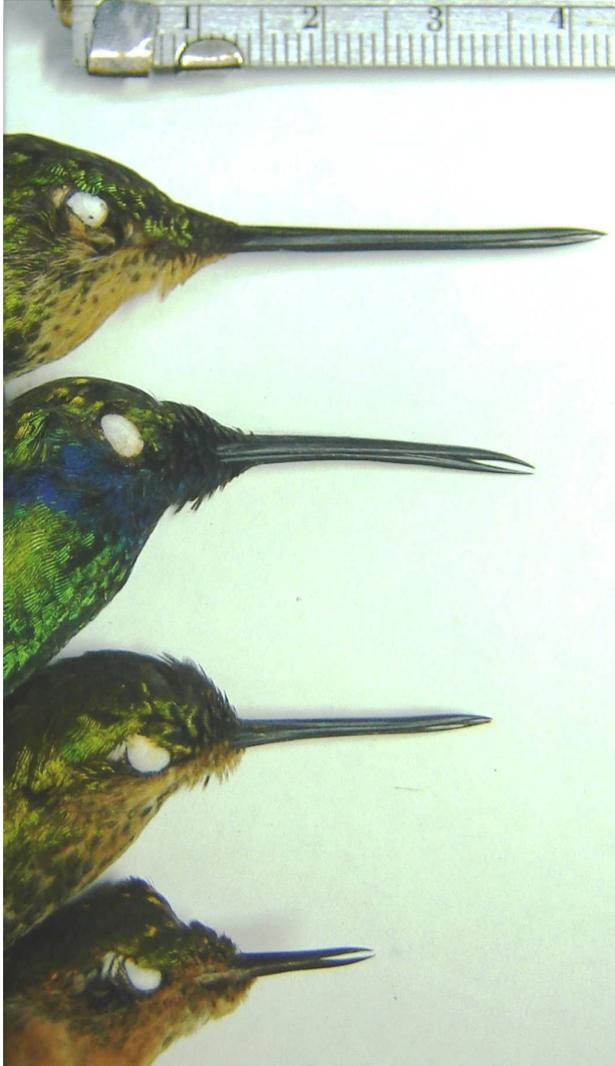


Figura 2. Picos de las especies de colibríes más comunes en el área de estudio empleadas para los análisis. De arriba hacia abajo, hembras de: *Coeligena helianthea*, *Colibri coruscans*, *Eriocnemis vestita* y *Metallura tyrianthina*. Escala en mm.

por lo general más voluminosas (v.gr., arañas), tienden a tener bocas más anchas. Sin embargo, ni las mediciones de las patas ni las de los picos presentaron relaciones significativas al tomar en cuenta los sexos (Anexo 2), por lo que es necesario confrontar estas tendencias preliminares con información completa para más especies de la comunidad.

PRESAS.- Entre todos los buches examinados, la gran mayoría de las presas fue de insectos voladores, principalmente dípteros (77.1%) e himenópteros (4%) y el resto lo constituyeron artrópodos de sustrato, tales como arañas (18.9%) y hemípteros (6%) (Tabla 1). Determiné 298 presas hasta nivel

de familia, 56 hasta orden y algunos pocos fragmentos a nivel de clase (detalles en Rico-G. 2005). Encontré 72 morfoespecies de 18 familias, agrupadas en cinco órdenes y dos clases. El número de presas por buche varió entre cuatro y 64 por individuo, entre seis y 21.4 por especie y tuvo un promedio general de 14.6 presas por buche (Tabla 1).

En casi todas las especies (excepto *Chaetocercus mulsant*) encontré quironómidos (ver lista anotada en Rico-G. 2005), los cuales fueron de morfoespecies diferentes entre las especies de colibríes, separables principalmente por diferencias considerables de tamaño. Aunque no reporto aquí las mediciones, fue evidente una relación directa entre tamaño de depredador y tamaño de presa. Encontré notorias diferencias tanto en escogencia como en cantidad de presas entre sexos. En las hembras de casi todas las especies hallé presas no voladoras (arañas y hemípteros), ausentes en los buches de los machos; en la única especie en que esta diferencia no fue evidente (*C. coruscans*), las hembras se diferenciaban de los machos por su mayor proporción de caza de dípteros en enjambres (Rico-G. 2005). En promedio encontré en las hembras casi tres veces más artrópodos por buche que en los machos (29.7 vs. 10.3); el 98% de presas en los machos fueron voladoras, mientras que en las hembras el 80% fueron voladoras y el 20% no voladoras (Tabla 1).

AERODINÁMICA.- En general, las hembras tenían alas relativamente más anchas (razón de forma) y redondeadas (razón de aspecto) que los machos (Fig. 3, Anexo 2), características favorables tanto para el comportamiento rutero de las hembras como para los comportamientos de defensa territorial y despliegues de los machos. Las alas anchas de las hembras serían ventajosas para el revoloteo, pero debido a su mayor arrastre, posiblemente menos aptas para maniobras rápidas o altas velocidades como las disputas y persecuciones entre machos.

Las cargas alares fueron ligeramente mayores en las hembras de todas las especies, disminuyendo siempre de mayor a menor peso entre las especies, con la excepción de *C. mulsant*, cuya carga alar fue mucho más alta en los machos (F. G. Stiles, com. pers.). Para la mayoría de las especies, los valores para esta medida estuvieron alrededor de $0.1\text{g}/\text{cm}^2$. Las cargas del disco alar se correlacionaron positiva y significativamente con las cargas alares, to-

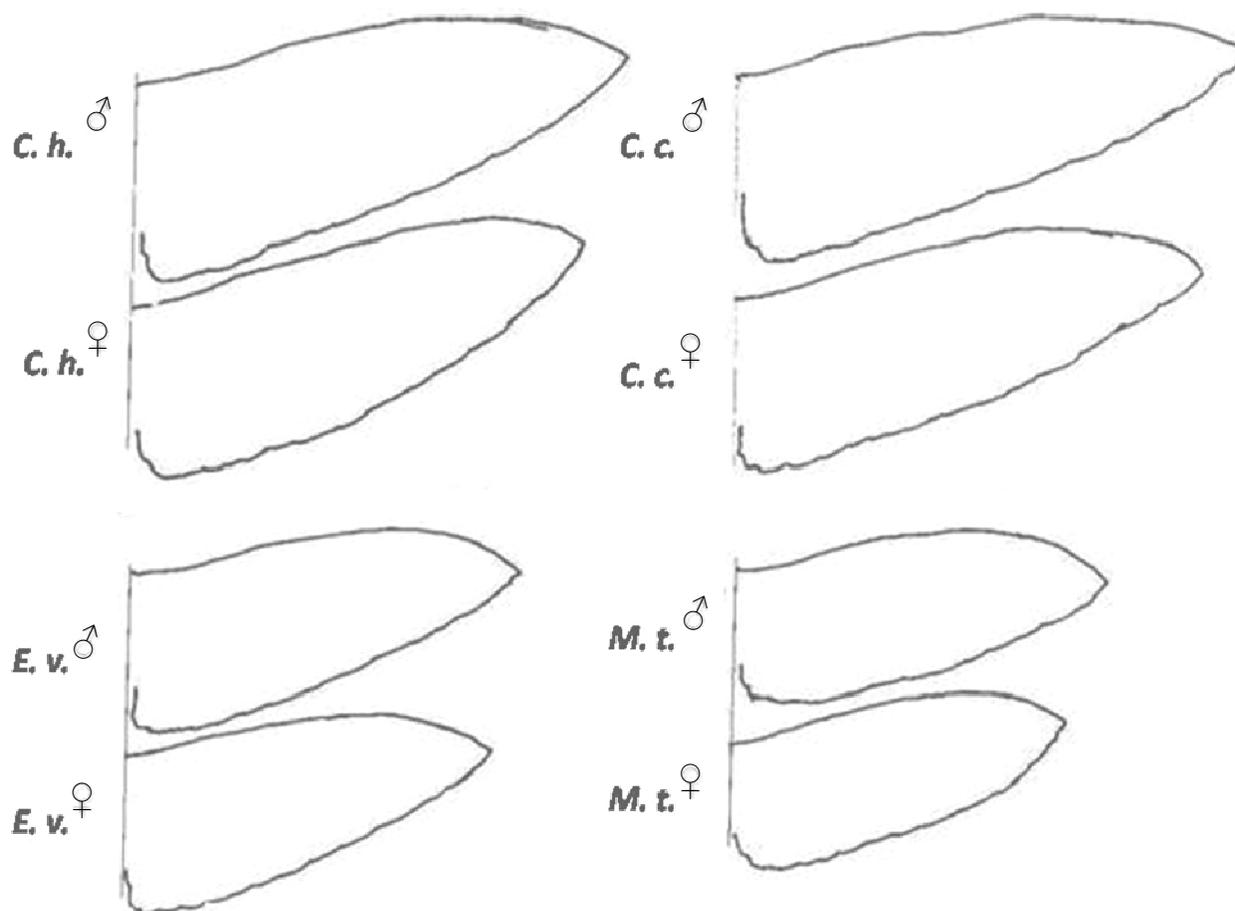


Figura 3. Perfiles de las alas extendidas de machos y hembras de las cuatro especies más abundantes de colibríes del bosque altoandino del área de estudio. C. h. = *Coeligena helianthea*; C. c. = *Colibri coruscans*; E. v. = *Eriocnemis vestita* y M. t. = *Metallura tyrianthina*. Note las alas algo más largas y puntiagudas de los machos en cada especie.

Tabla 1. Números de artrópodos encontrados en los buches de especies para las que coleccioné machos y hembras, clasificados por grandes grupos con sumatorias y promedios por sexo.

| Taxón | Nº de Buches | Arachnida | Hemiptera | Diptera | Hymenoptera | Insecta | Σ | \bar{x} |
|-------------------------|--------------|-----------|-----------|---------|-------------|---------|----------|-----------|
| <i>E. vestita</i> ♂ | 2 | 1 | 0 | 13 | 0 | 0 | 14 | 7.0 |
| <i>E. vestita</i> ♀ | 3 | 6 | 0 | 36 | 1 | 0 | 43 | 14.3 |
| <i>M. tyrianthina</i> ♂ | 2 | 0 | 0 | 26 | 0 | 0 | 26 | 13.0 |
| <i>M. tyrianthina</i> ♀ | 3 | 9 | 9 | 61 | 2 | 0 | 81 | 27.0 |
| <i>C. helianthea</i> ♂ | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 4 | 4.0 |
| <i>C. helianthea</i> ♀ | 4 | 50 | 6 | 2 | 0 | 0 | 58 | 14.5 |
| <i>C. coruscans</i> ♂ | 2 | 0 | 1 | 18 | 1 | 0 | 20 | 10.0 |
| <i>C. coruscans</i> ♀ | 3 | 0 | 1 | 73 | 5 | 0 | 79 | 26.3 |
| <i>C. mulsant</i> ♂ | 1 | 0 | 0 | 10 | 2 | 0 | 12 | 12.0 |
| <i>C. mulsant</i> ♀ | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1.0 |
| <i>L. lafresnayi</i> ♂ | 1 | 0 | 0 | 5 | 1 | 0 | 6 | 6.0 |
| <i>L. lafresnayi</i> ♀ | 1 | 0 | 3 | 3 | 0 | 0 | 6 | 6.0 |

mando como grupos tanto los promedios de las especies ($r_s = 0.80$, $n = 4$; Anexo 1), como los sexos por especie ($r_s = 0.79$, $p < 0.02$, $n = 9$; Anexo 2).

La razón de forma estuvo inversamente relacionada con la proporción de observaciones de captura en superficie tanto por especies ($r_s = -0.80$, $n = 4$; Anexo 1) como por los sexos de cada especie separados ($r_s = -0.74$, $p < 0.05$, $n = 8$; Anexo 2). La razón de forma también estuvo inversamente relacionada con la proporción de capturas en sustrato desde perchas y en vuelo sostenido (ambos $r_s = -0.80$, $n = 4$; Anexo 1). Se presentó una relación inversa débil entre la razón de forma y la proporción de arañas y hemípteros en la dieta por especies y sexos ($r_s = -0.64$, $p = 0.11$, $n = 8$; Anexo 2), mientras que por especies encontré una relación directa entre esta razón y el porcentaje de halconeos desde percha ($r_s = 0.80$, $n = 4$; Anexo 1).

La carga alar se correlacionó con la proporción de presas capturadas saliendo al aire ($r_s = 1.0$, $n = 4$; Anexo 1); la carga del disco estuvo directamente relacionada con la proporción de capturas hechas halconeando desde percha por especies ($r_s = 0.80$, $n = 4$; Anexo 1) e inversamente con el porcentaje de capturas halconeando en vuelo sostenido y con la proporción de presas capturadas en superficie ($r_s = -0.80$, $n = 4$ en ambos casos; Anexo 1). Por especies y sexos (Anexo 2), la carga del disco alar estuvo significativamente correlacionada con la proporción de capturas sobre sustrato en vuelo sostenido ($r_s = 0.81$, $p < 0.05$, $n = 8$), pero no con la proporción de arañas y hemípteros en la dieta ($r_s = 0.43$, $n = 8$). Por especies y sexos, la longitud relativa del ala estuvo directamente relacionada con la razón de forma ($r_s = 0.71$, $n = 8$, $p = 0.06$; Anexo 2). La relación entre carga alar y razón de aspecto indica que las especies más grandes son también las de alas relativamente más largas (Fig. 3, Anexos 1 y 2).

DISCUSIÓN

TÁCTICAS DE CAZA.- En cuanto a las proporciones de las tácticas para los tres estratos de vegetación (Fig. 1), es razonable pensar que en los espacios abiertos sea más eficiente el halconeos, no sólo porque esto requiere amplio espacio de maniobra y buena visibilidad para la detección de presas solitarias (e.g. microhimenópteros, Fig. 4a), sino también

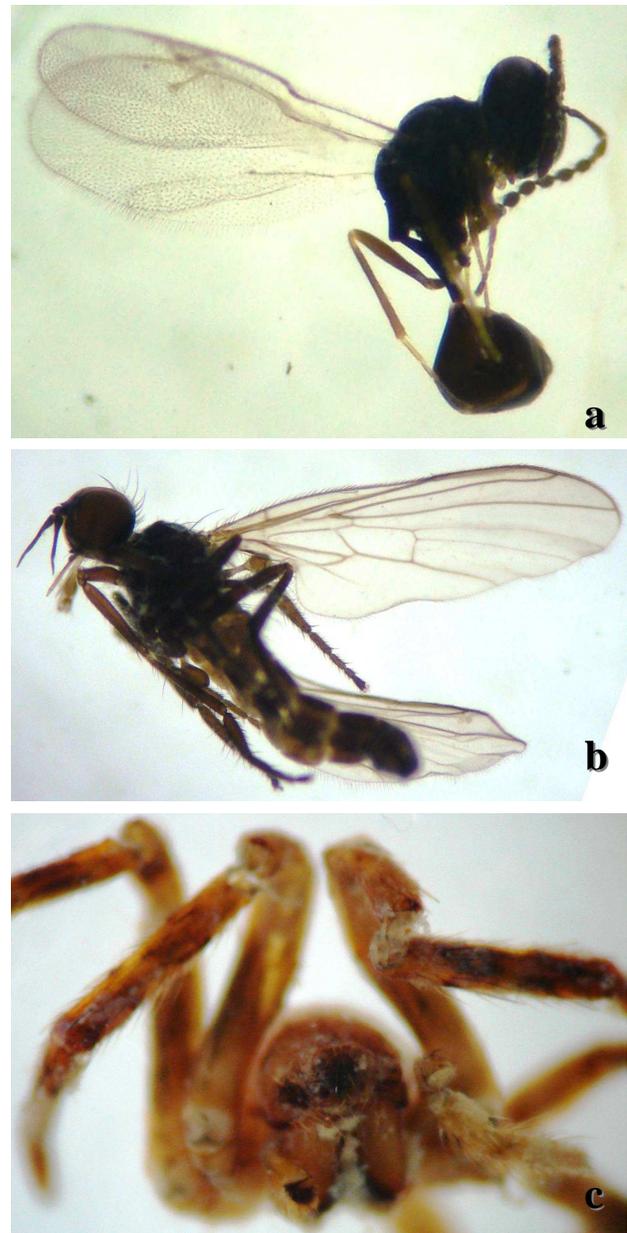


Figura 4. Artrópodos encontrados en los buches de los colibríes capturados. **a)** microhimenóptero (Pteromalidae); **b)** díptero depredador (Empididae). **c)** araña orbital (Tetragnathidae).

porque es allí donde suelen encontrarse los enjambres de insectos (e.g. dípteros, Fig. 4b), que con frecuencia se encuentran justo por encima del nivel más alto de la vegetación (obs. pers.). Por otro lado, en estratos bajos hay más microhábitats (sustratos) sobre los cuales es factible cazar presas en superficies. Sin embargo, la densidad de la vegetación puede dificultar las observaciones, por lo que sería

menos probable observar a los colibríes cazando sobre sustrato, hecho reflejado en el bajo número de datos para esta estrategia. Además la caza *per se* puede ser menos frecuente por la dificultad de detectar presas debido a la baja intensidad de luz (Stiles com. pers.).

RELACIONES ECOMORFOLÓGICAS.- La hipótesis de que los colibríes de pico curvo tienden a revolotear cerca de la vegetación de estratos bajos para capturar sus presas sobre diferentes sustratos, mientras que las especies de picos rectos emplean más el halconeo en el dosel y hábitat abiertos (Snow & Snow 1972, Feinsinger *et al.* 1985, Chávez-Ramírez & Tam 1993, Stiles 1995) no se confirmó en el presente trabajo. En la única especie con el pico decididamente curvo (*Lafresnaya lafresnayi*), encontré una mayor proporción de insectos voladores en sus buches y sólo las hembras consumieron algunos hemípteros (no encontré arañas). En esta especie, los picos de las hembras son de mayor curvatura que los de los machos (Stiles com. pers.), y además los sexos cazaron en estratos diferentes. Sin embargo, tengo pocos datos sobre esta especie y como los picos de los ermitaños son más curvos (cf. Stiles 1995), no se puede descartar del todo esta hipótesis.

Otra conclusión del estudio en bosque tropical (Stiles 1995), que los colibríes de pico mediano y recto cazan más presas voladoras y los de picos largos y curvos más presas sobre sustrato, tampoco fue respaldada por mis resultados. Esta diferencia puede deberse a dos factores: primero, en tierras bajas las especies con picos más largos son principalmente ruterías (ermitaños) y las de picos rectos y de largos medianos defienden territorios, por lo que el tipo de forrajeo para alimentarse de néctar podría presentar una mayor influencia sobre la predilección de presas. Segundo, las diferencias intraespecíficas (sexuales) en el forrajeo de artrópodos que encontré fueron más importantes que las diferencias interespecíficas, donde se presentaron las mayores diferencias en la longitud del pico. Los picos más largos de las hembras se relacionaron positivamente con la caza de presas sobre sustrato, posiblemente porque tales picos distancian más la presa del sonido del aleteo (que provoca su huida) para capturas en superficie (Stiles 1995).

Debido a que las hembras tienen picos más largos y

curvos (cuando la curvatura es apreciable) y alas más anchas, se podría sustentar la predicción de mayor cacería sobre superficie por éstas (Stiles com. pers.). No obstante, es factible que la búsqueda de artrópodos en sustrato esté más relacionada con los hábitos ruterios de las especies o sexos que con su curvatura del pico. Cuando se presenta poca curvatura (como es el caso de las especies en este estudio), pesarían más los condicionamientos filogenéticos de comportamiento que los morfológicos. De hecho, en tres estómagos y buches de un ermitaño de pico casi recto (*Phaethornis bourcieri*) se encontraron principalmente arañas (Stiles com. pers.); por otro lado, los machos de *L. lafresnayi* (de pico más curvo que el ermitaño nombrado) defienden territorios y por tanto tienden a consumir presas voladoras. El comportamiento de vigilancia territorial es más compatible con la táctica de halconeo desde una percha (Stiles 1995), lo que explicaría lo encontrado en los buches de los machos de esta especie.

Picos más largos incrementan la velocidad lineal de cerrado de la punta respecto a la base (Ashmole 1968) lo cual puede ser importante para cazar insectos de vuelo rápido, como por ejemplo mariposas y abejas por jacamares (Chai 1986) y moscas y avispas por colibríes (Stiles 1995). En síntesis, las mayores longitudes de los picos de las hembras podrían explicar, por lo menos en parte, la mayor proporción de caza de artrópodos sobre sustrato (por lo menos en época reproductiva) en la zona de estudio. Una tendencia similar fue reportada para bosque tropical (Stiles 1995) y reforzada por el estudio de Lara & Ornelas (1998) donde las hembras de *Lampornis amethystinus*, que capturan presas sobre sustrato, tienen picos ca. 2mm más largos que los machos, que capturan sus presas al vuelo. Sin embargo, por lo menos para una especie de pico ligeramente curvo (*Eulampis jugularis*) se encontró que las mayores longitudes y curvaturas del pico en las hembras se ajustaban precisamente a sus preferencias florales (Temeles *et al.* 2000). Por esto, resalto la necesidad de estudios que aborden las relaciones puntuales entre la morfología del pico y el nicho trófico completo de los colibríes (*i.e.* néctar floral y artrópodos).

COMPARACIÓN DE DIETAS.- Al revisar 1629 especímenes de 140 especies de colibríes, Remsen et

al. (1986) demostraron el consumo habitual y no fortuito de artrópodos por colibríes. Sus conclusiones se centraron en comparaciones a gran escala, por ejemplo entre hábitat, elevaciones y grandes grupos (ermitaños y no ermitaños). Sin embargo, la mayoría de presas fueron determinadas como simplemente restos de partes blandas de insectos y arañas. Aquí, logré identificaciones más finas (84% a nivel de familia y separación por morfoespecies), las cuales permiten hacer inferencias sobre preferencias de caza, ya que se pueden determinar los hábitos particulares de las presas encontradas. Stiles (1995) también obtuvo identificaciones de algunas presas hasta familia, como las arañas, mostrando importantes diferencias interespecíficas. El número promedio de ítems presa por estómago en este bosque húmedo varió de 7 a 45 entre especies de colibríes, mientras que en mi trabajo estos promedios variaron entre 6 y 21 por buche, sin tomar en cuenta los estómagos. Poulin *et al.* (1994a), trabajando con eméticos, identificaron en promedio entre 6.5 y 8.8 artrópodos por individuo para las especies más abundantes (*Amazilia tobaci* y *Leucippus fallax*) en hábitat secos y manglares en Venezuela, mientras que en el presente trabajo encontré entre 4 y 64 presas por individuo en buches de las especies más abundantes, con un promedio general de 14.6 presas por buche. Estos resultados muestran la conveniencia de la colecta científica selectiva (revisando los buches antes de sacrificar el ave) para obtener una mayor cantidad de presas más intactas que permite mejores niveles de determinación de las mismas. Los bajos promedios de artrópodos por individuo en los estudios con eméticos sugieren que muchas presas no son regurgitadas; además, en estos trabajos los colibríes se caracterizaban por su bajas tasas de regurgitación y elevada mortalidad respecto a todas las demás aves en estudio (Poulin *et al.* 1994b). Los estudios de dieta con eméticos son una buena alternativa al sacrificio de aves (Poulin & Lefebvre 1995), pero, especialmente para colibríes, hacen falta trabajos que contrasten directamente la colecta científica selectiva con el uso de eméticos, para comprobar su eficacia y viabilidad práctica en distintos tipos de hábitat (Stiles 1995).

Poulin *et al.* (1994a) afirmaron que los colibríes difieren de otras aves insectívoras por alimentarse principalmente de pequeños dípteros, avispas y ara-

ñas, aunque encontraron que una especie (*L. fallax*) se alimentó regularmente de coleópteros. Stiles (1995) también encontró un consumo generalizado de mosquitos, avispas, arañas y hormigas, pero encontró preferencias muy marcadas por presas particulares en varias especies, lo cual sugiere búsqueda muy selectiva. En un bosque superhúmedo del Chocó observé al ermitaño *Androdon aequatorialis* buscando exhaustivamente entre resquicios de la vegetación en sotobosque y en sus buches sólo encontré “arañas tortuga” del género *Hypognatha* (Araneidae) (Rico-G. 2004). Aparentemente existen preferencias por presas muy específicas, incluso entre sexos de una misma especie de colibrí. Por ejemplo, encontré que las hembras de *C. helianthea* consumen muchos individuos de unas pocas especies de arañas, todas orbitelares (Fig. 4c), mientras que los machos no consumen ninguna de éstas. Es evidente que tales especializaciones requieren mucho más estudio para determinar cómo funcionan, cómo han evolucionado y para qué sirven a los colibríes. La mayoría de información sobre presas capturadas por colibríes proviene de la revisión de contenidos digestivos, pero la observación directa aporta datos relevantes y complementarios, llegando a determinarse con seguridad incluso la familia del artrópodo capturado (Stiles 1995, Idrobo & Cortés-Herrera 2006): para el estudio del forrajeo de artrópodos, no debe subestimarse el componente etológico. Es importante notar también que se precisan datos sobre las abundancias relativas y disponibilidad de estas presas.

AERODINÁMICA.- La última conclusión de Stiles (1995), que las razones de forma de las alas en los halconeadores son más altas que en los revoloteadores, fue confirmada por mis datos. Una menor razón de forma (v.g. las hembras con alas relativamente más anchas) se relacionó con una mayor proporción de capturas sobre sustrato (revoloteadores) tanto en las observaciones como en las presas encontradas. Justamente, las alas más largas y angostas de los halconeadores servirían para cacerías cortas y rápidas mientras que las alas más anchas serían convenientes para la búsqueda en vuelo sostenido cerca del follaje.

Encontré (Anexos 1 y 2) una relación inversa entre la elevación y la carga del disco alar y la carga del disco, lo cual concuerda con lo predicho por Fein-

singer et al. (1979), Altshuler y Dudley (2002) y Stiles (2004). Se ha propuesto que los colibríes territoriales deberían tener valores altos de carga del disco alar, porque se presume que una defensa aérea efectiva requiere alas más cortas y una mayor maniobrabilidad aérea (Feinsinger & Chaplin 1975, Feinsinger & Colwell 1978). Sin embargo, Altshuler et al. (2004) encontraron que era imposible predecir tanto la estrategia de forrajeo para alimentarse de néctar como el ganador en encuentros agresivos entre especies de colibríes de México, Costa Rica y Perú con base en este parámetro. En cambio, Stiles (1995) encontró que las especies con cargas del disco alar más bajas fueron las que cazaban más insectos aéreos mientras que las que buscaban sus presas sobre sustratos tenían cargas del disco más altas (aunque a menudo con cargas alares más bajas debido a sus alas más anchas). Gass y Garrison (1999) anotaron que colibríes defendiendo su parche o parches de flores gastan en promedio del 10-40% del día en volar; esto puede depender de los factores que determinan la tasa de gasto de energía en defensa y en utilizar los recursos defendidos (Gass & Montgomerie 1981). Entre estos factores se encuentran precisamente la distribución y abundancia de artrópodos (Montgomerie & Redsell 1980, Stiles 1995), lo que será determinante para dilucidar si esta relación se cumple en otras comunidades.

En este estudio, los machos (más territoriales que las hembras) presentaron alas relativamente más largas (Fig. 3), cargas alares ligeramente menores y cargas del disco alar menores en casi todas las especies, lo cual indica que probablemente la defensa territorial podría no ser un factor determinante en la morfología del ala, tal vez porque buena parte de esta defensa se efectúa mediante vocalizaciones y choques aéreos cortos, tal como sucede en tierras bajas (Stiles 1995). De otro lado, mis resultados no excluyen la posibilidad de que las razones de forma y de aspecto sean de gran importancia, siendo que éstas casi siempre son más altas en machos tanto de colibríes ruteros como territoriales (Stiles com. pers.). Existe una contradicción al contrastar el peso corporal entre machos y hembras; se ha dicho que bajos pesos corporales podrían facilitar la aceleración para despliegues de cortejo y encuentros aéreos con competidores (Dudley 2002), típico de los machos territoriales, pero en la mayoría de es-

pecies las hembras tuvieron pesos más bajos que los machos. En términos mecánicos, las implicaciones del peso corporal para la ejecución del vuelo e indirectamente para la habilidad competitiva, aún no están claras (Altshuler 2001, Altshuler et al. 2004).

Las cargas alares y cargas del disco alar para todas las especies de este bosque altoandino fueron mucho más bajas que las reportadas para bosque tropical por Stiles (1995), como fue encontrado por Altshuler (2001) y Stiles (2004): en general, los colibríes de tierras altas tienen áreas del ala mayores en relación a su tamaño (peso) que los de tierras bajas. Feinsinger et al. (1979) también encontraron que la carga del disco alar disminuye con la elevación (aunque ellos calcularon la carga del disco con una medida diferente de la envergadura). Tiebout (1991) reportó que los ruteros consumen cantidades mayores de alimento (por gramo de peso) que los territoriales y sugirió que su baja carga del disco ayudaba a compensar el costo de cargar grandes cantidades de alimento por distancias considerables. Gass y Garrison (1999) extendieron esa idea al costo de llevar la grasa ganada temprano en el día. Por lo tanto, se esperaría que los colibríes ruteros (en este caso más las hembras, como *C. helianthea*) tuvieran cargas del disco menores. Sin embargo, mis resultados no concuerdan con lo esperado e incluso las especies más territoriales presentaron los valores más altos (ver Rico-G. 2005). En futuros estudios se debe ampliar el número de individuos por especie y por sexo para corroborar estos resultados.

CONSIDERACIONES FINALES.- Dos de las tendencias encontradas en colibríes de bosque húmedo tropical no fueron respaldadas por los datos obtenidos en bosque altoandino. Parece entonces que la caza de artrópodos está condicionada, por lo menos en parte, por los hábitos de forrajeo floral de la especie y su sexo: los ruteros (ermitaños y hembras de troquilinos) cazan más presas sobre sustrato y los territoriales (machos en su mayoría) más presas al aire. Esto coincide con las estrategias de captura observadas: las capturas sobre sustrato (colibríes con estrategia ruterana) ocurrieron en vegetación densa de estratos bajos y las capturas en halconeos (aves territoriales) se efectuaron en espacios abiertos y estratos altos. Esto a su vez corresponde con la estrate-

gia de forrajeo para buscar néctar: los colibríes territoriales tienen que pasar mucho tiempo vigilando su espacio de alimentación, lo cual sería difícil y costoso (en términos energéticos) hacer en vuelo. Posados para vigilar, sólo pueden hacer vuelos de captura cortos. En cambio, la cacería de presas del sustrato requiere pasar mucho tiempo escudriñando la vegetación con vuelo lento y continuo, lo cual sería incompatible con la vigilancia de un territorio.

Aunque los colibríes son quizás los vertebrados nectarívoros más especializados (Stiles 1981, McWhorter & López-Calleja 2000), es necesario considerarlos también como los grandes cazadores que son para lograr un entendimiento holístico de su nicho trófico. Con este trabajo se abren las puertas de nuevo al debate sobre la importancia relativa del forrajeo para buscar flores vs. artrópodos para los condicionamientos morfológicos de los colibríes, en particular con respecto a las características aerodinámicas de la forma del ala y en menor grado, sobre características del pico y las patas. Pese a que aquí sólo fue respaldada una de las tres hipótesis propuestas para tierras bajas, se encontraron ciertas tendencias coherentes con estas propuestas si se toman en cuenta las diferencias intraespecíficas más que las interespecíficas. Las diferencias entre sexos fueron mayores que las diferencias entre especies, explicadas probablemente por diferencias en estrategias de forrajeo y requerimientos proteicos, lo que concuerda con los resultados de tierras bajas si se toma en cuenta el hábito de las especies más que su morfología. Parece ser que la longitud y la curvatura del pico son más plásticas que los hábitos de forrajeo y así éstos últimos influyen en mayor medida las preferencias en la caza de artrópodos. Pero hay que tener en cuenta que la presente es una investigación con muchas limitaciones de tiempo, por lo que sus resultados tienen que ser reevaluados con estudios a largo plazo.

AGRADECIMIENTOS

Estoy muy agradecido con Lorenzo Rico, Magdalena Guevara y Alejandra Rodríguez por su apoyo moral y logístico. Agradezco a F. Gary Stiles por poner a mi disposición todo lo que estuvo en sus manos para el buen desarrollo de este trabajo y por sus invaluable aportes al escrito; a Aquiles Gutiérrez por sus discrepancias enriquecedoras, a Elsa

Quicazán por compartir alitas, datos e inquietudes, a Argenis Bonilla por sus atinadas correcciones y a Eduardo Flórez por sus valiosos aportes. Doy las gracias a la Corporación Ecotono por su patrocinio y a mis colegas y docentes del Instituto de Ciencias Naturales por su ayuda en la determinación de artrópodos. Agradezco al Dr. Carlos Lara por su impecable escrutinio y cordialidad en la revisión de la versión final del manuscrito y a Jessica Hardesty por sus joviales y acertados comentarios al artículo.

LITERATURA CITADA

- ALTSHULER, D. L. 2001. Ecophysiology of hummingbird flight along elevational gradients: an integrated approach. Ph.D. dissertation, University of Texas, Austin.
- ALTSHULER, D. L. & R. DUDLEY. 2002. The ecological and evolutionary interface of hummingbird flight physiology. *Journal of Experimental Biology* 205: 2325–2336.
- ALTSHULER, D. L., F. G. STILES & R. DUDLEY. 2004. Of hummingbirds and helicopters: hovering costs, competitive ability and foraging strategies. *American Naturalist* 163:16-25.
- ALDRIDGE, G. & D. R. CAMPBELL. 2007. Variation in pollinator preference between two *Ipomopsis* contact sites that differ in hybridization rate. *Evolution* 61: 99-110.
- ASHMOLE, N. P. 1968. Body size, prey size, and ecological segregation in five sympatric tropical terns (Aves: Laridae). *Systematic Zoology* 17:292-304.
- BAKER, H. G. 1975. Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. *Biotropica* 7: 37-41.
- BARTHOLOMEW, G. A. & J. R. B. LIGHTON. 1986. Oxygen consumption during hover-feeding in free-ranging Anna hummingbirds. *Journal of Experimental Biology* 123: 191-199.
- CHAI, P. 1986. Field observations and feeding experiments on the response of Rufous-tailed Jacamars (*Galbula ruficauda*) to free-flying butterflies in a tropical rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society* 29: 166-189.
- CHAVEZ-RAMÍREZ, F. & S. S. TAM. 1993. Habitat separation and arthropod resource use in three Lesser Antillean Hummingbirds. *Condor* 95:455-458.

- DIPPENAAR-SCHOEMAN, A. S. & R. JOCQUÉ. 1997. African Spiders: An identification manual. Plant Protection Research Institute Handbook No. 9.
- DUDLEY, R. 2002. Mechanisms and implications of animal flight maneuverability. *Integrative and Comparative Biology* 42:135-140.
- ELLINGTON, C. P. 1984. The aerodynamics of hovering insect flight. II. Morphological parameters. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 305:17-40.
- FEINSINGER, P. & S. B. CHAPLIN. 1975. On the relationship between wing disc loading and foraging strategy in hummingbirds. *The American Naturalist* 109:217-224.
- FEINSINGER, P. & R. K. COLWELL. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18(4): 779-795.
- FEINSINGER, P., R. K. COLWELL, J. TERBORGH & S. B. CHAPLIN. 1979. Elevation and the morphology, flight energetics, and foraging ecology of tropical hummingbirds. *American Naturalist* 113:481-497.
- FEINSINGER, P., L. A. SWARM & J. A. WOLFE. 1985. Nectar-feeding birds on Trinidad and Tobago: comparisons of diverse and depauperate guilds. *Ecological Monographs* 55:1-28.
- GASS, C. L. & R. D. MONTGOMERIE. 1981. Hummingbird foraging behavior: decision-making and energy regulation. Págs.159-194 en: A. C. Kamil y T. D. Sargent (eds.). *Foraging behavior: ecological, ethological, and psychological approaches*. Garland STDP Press, Nueva York.
- GASS, C. L. & J. S. E. GARRISON. 1999. Energy regulation by traplining hummingbirds. *Functional Ecology* 13: 483-492.
- GONZÁLEZ, R. & N. S. CARREJO. 1992. Introducción al estudio de los Díptera. Colección de Edición Previa, Centro Editorial Universidad del Valle, Serie de Investigaciones.
- HAINSWORTH, F. R. 1977. Foraging efficiency and parental care in *Colibri coruscans*. *Condor* 79:69-75.
- HAINSWORTH, F. R. & L. L. WOLF. 1976. Nectar characteristics and food selection by hummingbirds. *Oecologia* 25:101-113.
- IDROBO, C. J. & J. O. CORTÉS-HERRERA. 2006. Colibríes cazando jejenes: El caso de dos especies de *Amazilia* en los Andes Colombianos. *Boletín SAO* 16: 40-45.
- LARA, C. & J. F. ORNELAS. 1998. Forrajeo de artrópodos por dos colibríes mexicanos en condiciones de aviario. *Ornitología Neotropical* 9:41-50.
- LASIEWSKI, R. C. 1963. Oxygen consumption of torpid, resting, active, and flying hummingbirds. *Physiological Zoology* 36:122-140.
- LEHMANN, E. L. & H. J. M. D'ABRERA. 1998. Non-parametric statistical methods. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- LUCAS, F. A. 1893. The food of hummingbirds. *Auk* 10:311-315.
- MCDADE, L. A. & J. A. WEEKS. 2004. Nectar in hummingbird-pollinated neotropical plants II: interactions with flower visitors. *Biotropica* 36:216-230.
- MCWHORTER, T. J. & M. V. LÓPEZ-CALLEJA. 2000. La integración de la dieta, fisiología, y ecología en aves nectarívoras. *Revista Chilena de Historia Natural* 73:451-460.
- MONTGOMERIE, R. D., & C. A. REDSELL. 1980. A nesting hummingbird feeding solely on arthropods. *Condor* 82:463-464.
- NAGY, K. A. 1987. Field metabolic rate and food requirements in mammals and birds. *Ecological Monographs* 57:111-128.
- POULIN, B., G. LEFEBVRE & R. MCNEIL. 1994a. Diets of land birds of northern Venezuela. *Condor* 96: 354-367.
- POULIN, B., G. LEFEBVRE & R. MCNEIL. 1994b. Effect and efficiency of tartar emetic in determining the diet of tropical land birds. *Condor* 96:98-104.
- POULIN, B. & G. LEFEBVRE 1995. Additional information on the use of tartar emetic in determining the diet of tropical birds. *Condor* 97:897-902.
- REMSEN, J. V., F. G. STILES. & P. E. SCOTT. 1986. Frequency of arthropods in stomachs of tropical hummingbirds. *Auk* 103:436-441.
- RICO-G., A. 2004. Fichas de colibríes. En: Gutiérrez-Z., A., Carrillo, E. & S. Rojas. 2004. Guía Ilustrada de los Colibríes de la Reserva Natural Río Nambí. FPAA, FELCA, ECOTONO. Bogotá, Colombia. http://espanol.geocities.com/ecotono_colombia/html/guiapesquisa.htm#escritura

- RICOG., A. 2005. Relaciones entre morfología y forrajeo de artrópodos en colibríes. Trabajo de grado. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. http://espanol.geocities.com/ecotono_galerias/pdfs/morfocoli.pdf
- RIDGWAY, R. 1891. The Humming Birds. Report of the United States Natural Museum 1890:253-383.
- ROJAS-NOSSA, S. 2007. Estrategias de extracción de néctar por pinchaflores (aves: *Diglossa* y *Diglossopsis*) y sus efectos sobre la polinización de plantas de los altos Andes. *Ornitología Colombiana* 5:21-39.
- SMITH-RAMÍREZ, C., P. MARTINEZ, M. NUÑEZ, C. GONZÁLEZ, & J. J. ARMESTO. 2005. Diversity, flower visitation frequency and generalism of pollinators in temperate rain forest of Chiloé Island, Chile. *Botanical Journal of the Linnean Society* 147:399-416.
- SNOW, D. W. & B. K. SNOW. 1972. Feeding niches of hummingbirds in a Trinidad valley. *Journal of Animal Ecology* 41:471-485.
- SNOW, D. W. & B. K. SNOW. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology* 38:105-139.
- 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. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *Condor* 97:853-878.
- STILES, F. G. 2004. Phylogenetic constraints on ecological and morphological adaptation in hummingbirds (Trochilidae): why are there no hermits in the páramo? *Ornitología Neotropical* 15 (suppl.):191-198.
- STILES, F. G., D. L. ALTSHULER & R. DUDLEY. 2005. Wing morphology and flight behavior of some North American hummingbird species. *Auk* 122:872-886.
- TEMELES, E. J., I. L. PAN, J. L. BRENNAN & J. N. HORWITT. 2000. Evidence for ecological causation of sexual dimorphism in a hummingbird. *Science* 289: 441-443.
- TIEBOUT, H. M. 1991. Daytime energy management by tropical hummingbirds: responses to foraging constraint. *Ecology* 72:839-851.
- TRIPLEHORN, C. A. & N. F. JOHNSON. 2005. Borror and Delong's introduction to the study of insects. 7th. Edition. Brooks/Cole, Thomson Learning.
- WAGNER, H. O. 1946. Food and feeding habits of Mexican hummingbirds. *Wilson Bulletin* 58:69-82.
- WARRICK, D. R., B. W. TOBALSKE & D. R. POWERS. 2005. Aerodynamics of the hovering hummingbird. *Nature* 435:1094-1096.
- WETMORE, A. 1916. Birds of Puerto Rico. United States Department of Agriculture Bulletin 326:1-140.
- WOLF, L. L., F. R. HAINSWORTH & F. B. GILL. 1975. Foraging efficiency and time budgets in nectar-feeding birds. *Ecology* 56: 117-128.
- 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.

Recibido: 10 octubre 2007

Aceptado: 15 septiembre 2008

Anexo 1. Diferentes medidas para las cuatro especies más abundantes del área, organizadas por tipo de información. Los datos de estrategias de captura y de dieta están dados en porcentajes por especie. Las medidas morfológicas son relativas al peso y los índices aerodinámicos son calculados sobre los perfiles de las alas.

| Tipo | Medida | <i>Colibri coruscans</i> | <i>Coeligena helianthea</i> | <i>Eriocnemis vestitus</i> | <i>Metallura tyrianthina</i> |
|------------------------|---------------------------|------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|----------------------------------|
| Estrategias de captura | Perchado Aire | 1.84 | 0 | 8 | 8.33 |
| | Revoloteando Aire | 31.84 | 36.36 | 12 | 45.83 |
| | Saliendo Aire | 56.58 | 45.45 | 44 | 41.67 |
| | Perchado Superficie | 0.79 | 0 | 0 | 0 |
| | Revoloteando Superficie | 4.74 | 9.09 | 16 | 0 |
| | Saliendo Superficie | 4.21 | 9.09 | 20 | 4.17 |
| | Sumatoria Aire | 90.26 | 81.82 | 64 | 95.83 |
| | Sumatoria Superficie | 9.74 | 18.18 | 36 | 4.17 |
| Dieta | Presas de Aire | 97.98 | 9.68 | 87.72 | 83.18 |
| | Presas de Superficie | 2.02 | 90.32 | 12.28 | 16.82 |
| Medidas morfológicas | Culmen Total | 15.07 | 18.65 | 13.38 | 9.67 |
| | Alto del Pico | 1.22 | 1.33 | 1.17 | 1.17 |
| | Ancho de la Boca | 2.92 | 3.56 | 3.08 | 3.26 |
| | Tarso | 3.43 | 3.26 | 4.14 | 4.18 |
| | Amplitud de la Pata | 4.92 | 5.02 | 5.73 | 6.62 |
| | Uña | 1.45 | 1.77 | 2.04 | 2.38 |
| | Cola | 23.96 | 22.66 | 23.81 | 23.66 |
| | Ala | 38.82 | 37.61 | 35.12 | 34.99 |
| Aerodinámica | Longitud relativa del ala | 40.42 | 40.59 | 37.43 | 39.35 |
| | Razón de aspecto | 7.11 | 6.88 | 6.64 | 6.80 |
| | Razón de forma | 2.79 | 2.69 | 2.60 | 2.74 |
| | Carga alar | 0.1053 | 0.0987 | 0.0981 | 0.0816 |
| | Carga del disco | 0.0121 | 0.0116 | 0.0120 | 0.0098 |
| | Índice de puntiagudez | 0.2758 | 0.2769 | 0.2781 | 0.2418 |

Anexo 2. Medidas organizadas por tipo de información. Los datos de estrategias de captura y de dieta están dados en porcentajes por especie. Al final de las estrategias se incluyen las sumatorias por porcentajes de eventos de captura al aire y en superficie. Las medidas morfológicas dadas son relativas al peso y los índices aerodinámicos calculados con los perfiles de las alas.

| Tipo | Medida | <i>Colibri coruscans</i> | | <i>Coeligena helianthea</i> | | <i>Eriocnemis vestitus</i> | | <i>Metallura tyrianthina</i> | |
|-----------------------------|---------------------------|------------------------------|--------------|---------------------------------|--------------|--------------------------------|--------------|----------------------------------|--------------|
| | | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ |
| Estrategias de captura | Perchado Aire | 0.00 | 0.60 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 11.11 | 0.00 | 20.00 |
| | Revoluteando Aire | 71.67 | 20.96 | 66.67 | 25 | 28.57 | 5.56 | 71.43 | 10.00 |
| | Saliendo Aire | 20.00 | 75.45 | 0.00 | 62.50 | 14.29 | 55.56 | 28.57 | 60.00 |
| | Perchado Superficie | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Revoluteando Superficie | 8.33 | 0.60 | 33.33 | 0.00 | 57.14 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| | Saliendo Superficie | 0.00 | 2.40 | 0.00 | 12.50 | 0.00 | 27.78 | 0.00 | 10.00 |
| | Sumatoria Aire | 91.67 | 97.01 | 66.67 | 87.50 | 42.86 | 72.22 | 100.00 | 90.00 |
| Sumatoria Superficie | 8.33 | 2.99 | 33.33 | 12.5 | 57.14 | 27.78 | 0.00 | 10.00 | |
| Dieta | Presas de Aire | 98.73 | 95.00 | 3.45 | 100.00 | 86.05 | 92.86 | 77.78 | 100 |
| | Presas de Superficie | 1.27 | 5.00 | 96.55 | 0.00 | 13.95 | 7.14 | 22.22 | 0.00 |
| Medidas morfológicas | Culmen Total | 15.28 | 14.94 | 19.76 | 17.68 | 13.88 | 13.39 | 9.82 | 9.35 |
| | Alto del Pico | 1.20 | 1.24 | 1.31 | 1.35 | 1.20 | 1.18 | 1.18 | 1.15 |
| | Ancho de la Boca | 2.95 | 2.91 | 3.17 | 3.97 | 3.07 | 3.14 | 3.32 | 3.12 |
| | Tarso | 3.48 | 3.40 | 3.31 | 3.20 | 3.72 | 4.41 | 4.25 | 4.04 |
| | Amplitud de la Pata | 5.28 | 4.64 | 5.70 | 4.42 | 6.07 | 5.67 | 6.62 | 6.64 |
| | Uña | 1.44 | 1.46 | 1.84 | 1.72 | 2.16 | 2.02 | 2.40 | 2.34 |
| | Cola | 24.07 | 23.93 | 22.62 | 22.77 | 23.45 | 24.4 | 22.91 | 25.27 |
| | Ala | 38.71 | 39.02 | 37.45 | 37.8 | 35.38 | 35.63 | 34.54 | 35.94 |
| Aerodinámica | Longitud relativa del ala | 40.10 | 40.97 | 39.65 | 41.67 | 36.39 | 38.14 | 38.42 | 40.07 |
| | Razón de aspecto | 7.38 | 6.85 | 6.70 | 7.06 | 6.37 | 6.91 | 6.79 | 6.81 |
| | Razón de forma | 2.83 | 2.75 | 2.61 | 2.77 | 2.49 | 2.71 | 2.76 | 2.72 |
| | Carga alar | 0.1073 | 0.1026 | 0.0988 | 0.0976 | 0.0997 | 0.0992 | 0.0850 | 0.0797 |
| | Carga del disco | 0.0118 | 0.0122 | 0.0120 | 0.0112 | 0.0127 | 0.0117 | 0.0102 | 0.0095 |
| | Índice de puntiagudez | 0.3033 | 0.2452 | 0.2806 | 0.2743 | 0.2823 | 0.2725 | 0.2298 | 0.2533 |