

Ecología del Barbudito de Páramo (*Oxypogon guerinii*, Trochilidae) en el páramo de Siscunsi, Boyacá, Colombia

Ecology of the Bearded Helmetcrest (*Oxypogon guerinii*, Trochilidae) in the Páramo de Siscunsi, Boyacá, Colombia

J. Ricardo Salamanca-Reyes^{1,2}

¹Grupo de Investigación para la Conservación, Escuela de Biología, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja, Boyacá. ✉ risare@gmail.com

²Dirección actual: Cra 10 #2b-16, Sogamoso, Boyacá, Colombia.

Resumen

Durante un año estudié una población de *Oxypogon guerinii*, su relación con 19 especies de plantas y sus tácticas de forrajeo para buscar artrópodos en el páramo de Siscunsi, Boyacá, Colombia. *O. guerinii* mostró una preferencia por las flores de *Espeletia* spp. (Frailejones) y por *Brachyotum strigosum*, que habita en el subpáramo y áreas ecotonales. Observé un pico de floración en el páramo en los meses con mayor precipitación (abril-octubre), mientras que en la época seca (noviembre-febrero) hubo una gran escasez de flores. Para sobrevivir la época de escasez de flores, *O. guerinii* visitaba flores entomófilas distintas a las de los frailejones e hizo una aparente migración a páramos cercanos y/o bosques altoandinos. La muda del plumaje se inició en agosto y aparentemente continuó durante el período de ausencia de Siscunsi para terminar en mayo. La reproducción aparentemente comenzó en mayo con un pico en agosto, cuando encontré tres nidos activos. Registré cinco tácticas de forrajeo para buscar artrópodos.

Palabras clave: Ciclo anual, forrajeo de artrópodos, interacción colibrí-flor, *Oxypogon guerinii*, páramo.

Abstract

During one year I studied a population of *Oxypogon guerinii* in the Páramo de Siscunsi, Boyacá, Colombia, including its interaction with 19 plant species and its tactics for foraging for arthropods. *O. guerinii* displayed a preference for the flowers of *Espeletia* spp. (frailejones) and *Brachyotum strigosum*, which inhabits the supáramo and ecotonal areas. I observed a peak of flowering in the páramo during the months of greatest precipitation (April to October), while in the dry season (November to February) flowers were very scarce. To survive the period of flower scarcity, *O. guerinii* visited entomophilous flowers different from the frailejones and apparently emigrated to adjacent páramos and high Andean forest. The molt commenced in August and apparently continued through the period of absence from Siscunsi, ending in May. Reproduction probably commenced in May and peaked in August, when I found three active nests. I recorded five tactics for foraging for arthropods.

Key words: Annual cycle, arthropod foraging, hummingbird-flower interaction, *Oxypogon guerinii*, paramo.

Introducción

Una dificultad en las investigaciones sobre la reproducción, muda y movimientos estacionales de las aves es precisar la disponibilidad de los recursos energéticos que les permiten (o les obligan a) realizar estas actividades. Las flores son un recurso crítico en el ciclo anual de las aves nectarívoras como los colibríes (Trochilidae; Stiles 1995). El estudio de la importancia de las flores como recurso

es relativamente fácil pues son llamativas, inmóviles y fáciles de contar, y es posible cuantificar con bastante precisión su contenido energético y otros aspectos de su fenología (Stiles 1975, 1978, 1980, Feinsinger & Colwell 1978). Varios investigadores han sugerido que algunas 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 inter-

acciones mutualistas entre las aves y las flores polinizadas (Stiles 1975, Gutiérrez-Z. 2008). Durante muchos años se han realizado investigaciones sobre los recursos alimentarios de las aves en relación con las plantas y la oferta de néctar de éstas. Debido a que el néctar floral es deficiente en proteínas, lípidos y otros nutrientes esenciales (Baker & Baker 1982, Hainsworth & Wolf 1976), los colibríes consumen pequeños artrópodos diariamente para suplir su dieta con proteínas y vitaminas (Stiles 1995, Rico-G. 2008).

El Barbudito de Páramo (*Oxypogon guerinii*) es un colibrí de tamaño mediano; morfológicamente se caracteriza por su pico corto y puntiagudo, patas grandes, alas anchas, cola larga y plumaje muy denso y esponjoso, que lo hace lucir más grande de lo que es (Fig. 1; Schuchmann 1999, Hilty & Brown 1986, Salamanca *et al.* 2008). Esta especie es casi endémica a Colombia (Stiles 1998); su distribución abarca los páramos del norte de los Andes en Venezuela y Colombia, principalmente entre los 3500 y 4000 m de elevación (Meyer de Schauensee & Phelps 1978). En Colombia, *O. guerinii* habita páramos húmedos con vegetación de frailejones (*Espeletia* spp., Asteraceae) y algunas veces el borde de bosques de *Polylepis* desde los 3000 m hasta los 5200 m. A menudo se observa forrajeando en flores de *Espeletia*, incluso las que están marchitas debido a que allí se encuentran larvas de algunos insectos (Schuchmann 1999). En este trabajo me propuse estudiar el ciclo anual y el comportamiento de *O. guerinii* en un páramo de la cordillera Oriental de los Andes colombianos con respecto a la fenología y morfología de las flores que visita, el forrajeo en busca de artrópodos, la reproducción y la muda.

Materiales & Métodos

ÁREA DE ESTUDIO.- El páramo de Siscunsi comprende un área de 5942 ha en el este de la cordillera Oriental de Colombia en el departamento de Bo-



Figura 1. (A) Macho de *Oxypogon guerinii* posado en una inflorescencia de *Espeletia lopezii*. y (B) hembra de *O. guerinii* libando en una planta de *E. congestiflora* en el páramo de Siscunsi. Los machos se caracterizan por su cresta blanca con verde y barba blanca, con plumas centrales verde iridiscente. Las hembras son más pequeñas y no exhiben cresta ni barba.

yacá, municipio de Sogamoso (05° 35' N, 72° 49'W; 3200 a 3900 m; Fig. 2). El clima se caracteriza por la fuerte radiación y la alta y permanente humedad relativa. Además, existen amplias variaciones amplias de temperatura entre el día (hasta 30°C en días soleados sin nubosidad) y la noche (las temperaturas bajan regularmente hasta 0°C y en ocasiones hasta -4°C). La precipitación anual varía entre 800 y 1100 mm; el período seco va de noviembre a marzo con valores mínimos de precipitación en enero y el período lluvioso va de abril

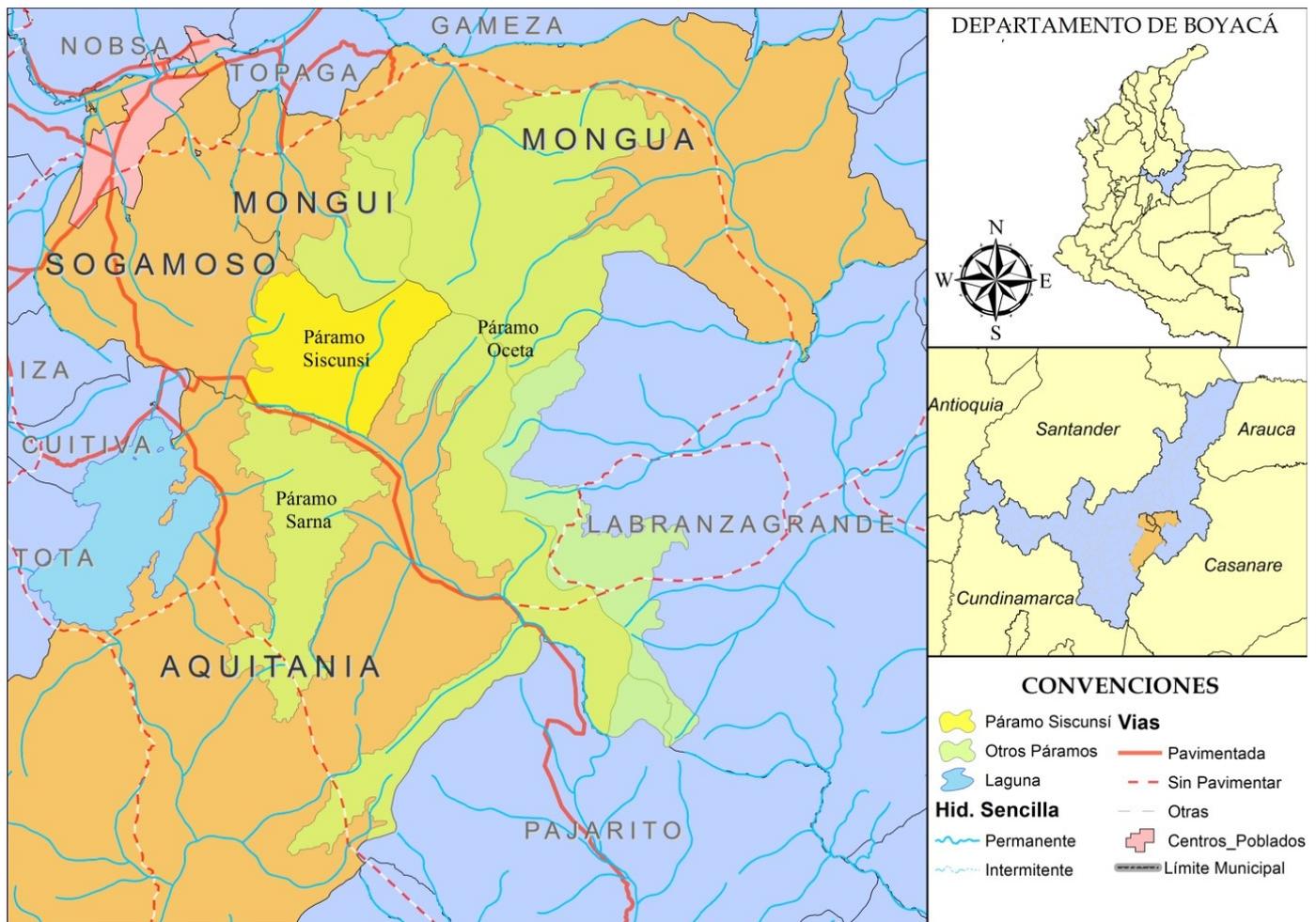


Figura 2. Ubicación del páramo de Siscunsi y otros páramos aledaños en el departamento de Boyacá, cordillera Oriental de Colombia.

a octubre con máximos en julio (Rivera 2002).

TRABAJO DE CAMPO.- Hice los muestreos entre marzo de 2008 y febrero de 2009 durante ocho días por mes. En el páramo se definieron cuatro transectos: dos de 100 m de largo por 10 m de ancho, en los que evalué la abundancia o disponibilidad de flores, y dos de 1000 m de largo por 20 metros de ancho en los que observé el comportamiento de *O. guerinii*. Las áreas de estos dos tipos de transectos fueron empleadas para el cálculo de las densidades de flores y colibríes, respectivamente. El conteo de las flores se realizó dividiendo cada transecto de 100 m en segmentos de 10 m, dentro de los cuales conté las flores durante cada una de las visitas al páramo; cuantifiqué el recurso floral en términos de flores/ha (Gutiérrez & Rojas

2001, Gutiérrez-Z. *et al.* 2004, Gutiérrez-Z. 2008, Rodríguez & Stiles 2005). Para las Asteraceae consideré cada capítulo como una flor sin tener en cuenta el número de floretas por capítulo. Entre las 06:00 y las 17:00 h, para cada individuo de *O. guerinii* observado registré el sexo y la edad (en lo posible), el hábitat asociado, la altitud, la actividad que estaba realizando al ser observado y el comportamiento con respecto a otras aves. Anoté la forma de visitar las flores (posado sobre la inflorescencia vs. revoloteando). Categoricé cada evento de forrajeo para buscar artrópodos según las categorías definidas por Stiles (1995) y Rico-G. (2008): (1) halconeando desde una percha, (2) saliendo a superficie (captura en sustrato) desde una percha, (3) halconeando en vuelo sostenido, (4) captura sobre sustrato en vuelo sostenido, (5) per-

chado y cazando insectos voladores sólo con movimientos rápidos de cabeza y pico, y (6) buscando y capturando artrópodos caminando sobre el sustrato (Fig. 3).

CAPTURAS.- Capturé individuos de *O. guerinii* con nueve redes de niebla con ojo de malla de 30 mm, una de 12x3 m y ocho de 9x3 m. Las aves fueron capturadas para tomarles medidas morfológicas, examinar su plumaje, recolectar cargas de polen y buscar indicios de reproducción y muda. Las redes se ubicaron cerca de las plantas en las que se efectuaron las observaciones visuales directas, en jornadas desde las 06:00 hasta las 18:00 h durante cuatro días por transecto. Recolecté las cargas de polen de la cabeza, pico, garganta y patas de cada colibrí capturado con gelatina coloreada (Kearns & Inouye 1993), generalmente antes de extraerlo de la red. A cada individuo le medí la masa en gramos con una balanza

de 10 g y registré su sexo. Además, tomé medidas del pico (culmen total, culmen expuesto, ancho de la comisura y alto del pico al nivel de las narinas), la longitud del ala cerrada, de la cola, del tarso (Ralph *et al.* 1995), de la uña del hálux (desde la base de la uña hasta la punta) y de la extensión de la pata (abría la pata derecha al máximo y medía la distancia entre la parte media de las uñas del hálux y el dedo medio) en milímetros con un calibrador de reloj SPI Swiss Precision Instruments, de precisión de 0.1 mm. También tracé el perfil del ala derecha de los colibríes sobre papel, para luego calcular el área y las razones de aspecto y forma del ala (Stiles *et al.* 2005). Examiné cada hembra adulta para determinar la presencia y el estado del parche de incubación (Ralph *et al.* 1995). Los individuos juveniles se identificaron según lo descrito por Hilty & Brown (1986) y fueron marcados con anillos de colores. Consideré que se encontraban en muda aquellos individuos que presentaban plumas en crecimiento, en particular aquellos en muda intensa (cuando presentaban plumas en cañón de las primarias 6 a 10) según lo descrito por Stiles (1995).

RECOLECCIÓN Y MEDICIÓN DE FLORES.- Recolecté muestras botánicas y de polen de las especies en cuyas flores observaba visitas de *O. guerinii* o de otros colibríes, y también de otras especies que se ajustaban al síndrome de ornitofilia (Faegri & van derPijl 1979) o que habían sido registradas como recurso para colibríes en otros estudios en ecosistemas similares (Fagua & Bonilla 2005, Gutiérrez-Z. 2008). Tomé las siguientes medidas morfológicas de las flores de cada especie: longitud total, corola efectiva, longitud de los estambres, longitud del pistilo, ejerción de los estambres y ejerción del pistilo. También anoté el hábito de la planta (hierba epífita, roseta, arbusto, árbol), el color de la corola y de los sépalos, y la forma y orientación de la corola (horizontal-péndula, péndula y horizontal). Finalmente, tomé datos sobre el néctar en flores que fueron cubiertas con

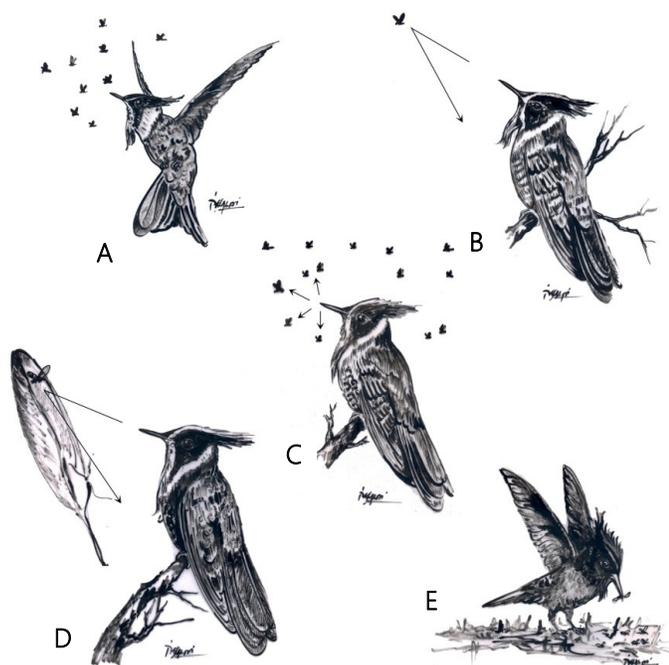


Figura 3. Tácticas de caza de artrópodos descritas para *Oxyrhopus guerinii* en el páramo de Siscunsi. (A) Halconeando en vuelo sostenido; (B) halconeando desde una percha; (C) cazando insectos voladores sólo con movimientos rápidos de la cabeza; (D) saliendo a superficie; (E) cazando insectos en el suelo. Ilustraciones por N. Alvarado.

bolsas por 24 horas; extraje el néctar con microcapilares y medí su concentración de azúcar con un refractómetro de mano de 0-32°Brix (Rodríguez & Stiles 2005).

TRABAJO DE LABORATORIO.- Las muestras botánicas fueron identificadas en el Herbario de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. Las cargas de polen se estudiaron con un microscopio óptico de luz, registrando la presencia el y número de granos de cada palinomorfo. El polen se determinó taxonómicamente según las cargas de referencia recolectadas en el campo y mediante claves (Velasquez & Rangel 1995, Bogotá 2002, Zabala-Rivera 2006).

ANÁLISIS DE DATOS.- Calculé algunos parámetros aerodinámicos empleando las medidas morfológicas lineales tras ser 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). Con la masa medida en campo, calculé las cargas de ala y del disco alar, usando para esta última dos veces la longitud del ala extendida para estimar el diámetro del disco (Altshuler *et al.* 2004). Calculé la razón de forma dividiendo la longitud del ala por el ancho (cuerda) máximo de cada ala (Stiles *et al.* 2005).

Resultados

ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN DE *O. GUERINII*.- Los registros visuales de *O. guerinii* fueron frecuentes en el páramo debido a la vegetación abierta y poco densa. El número de avistamientos de agosto a octubre fue relativamente constante entre 8 y 8.5 individuos/ha, alcanzando un máximo en noviembre (10 individuos/ha). Los registros visuales disminuyeron drásticamente desde finales de noviembre a diciembre, y entre febrero y abril no se obtuvo ningún registro (Fig. 4a). Esta época coincidió

con el período seco en el páramo y con una disminución en la abundancia de flores (véanse resultados de fenología más adelante). Mayo, julio, octubre y noviembre fueron los meses con más capturas, mientras que entre diciembre y abril no hubo capturas (Fig. 4b). En estos meses *O. guerinii* aparentemente emigra del páramo de Siscunsi, posiblemente hacia otros páramos con épocas de floración diferentes o hacia el subpáramo. En mayo capturé siete individuos, más que los que observé (dos registros) ya que en este mes la bruma fue intensa y no permitió una buena visibilidad.

MORFOLOGÍA DE *OXYPOGON GUERINII*.- En general, los machos de *O. guerinii* son aproximadamente un gramo más pesados que las hembras (Tabla 1, Fig. 5). Los machos parecían presentar una masa mayor entre agosto y septiembre (Fig. 5; no tengo datos para octubre pues en este mes sólo capturé

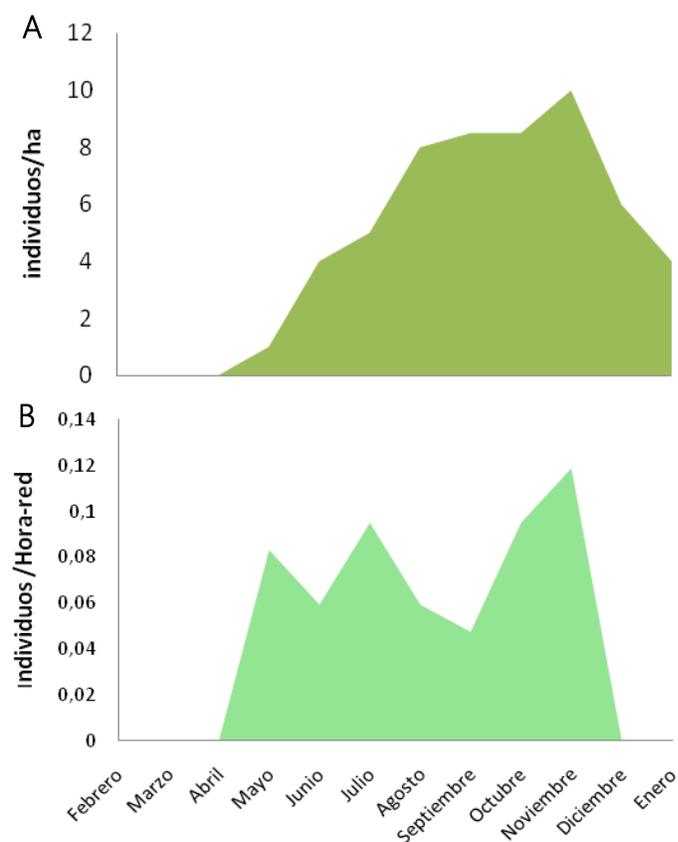


Figura 4. Registros de *O. guerinii* en el páramo de Siscunsi durante los meses de muestreo. (A) número de individuos observados por hectárea; (B) Número de individuos capturados por hora/red.

Tabla 1. Peso y morfometría de machos y hembras de *O. guerinii* capturados en el páramo de Siscunsi. Los datos corresponden al promedio y la desviación estándar de las variables morfológicas. Las variables se presentan en milímetros (mm) y peso en gramos (g). El tamaño de la muestra (n) se presenta entre paréntesis.

Sexo	Culmen expuesto	Culmen Total	Alto del pico	Ancho del pico	Tarso	Hálux	Largo Cola	Largo ala extendida	Peso
♂	8.7±0.8 (24)	11.8±1.9 (24)	1.8±0.2 (22)	2.1±0.5 (23)	7.3±0.7 (24)	5.7±0.5 (22)	55.0±5.0 (21)	67.7±4.1 (21)	5.7±0.7 (16)
♀	8.6±1.0 (23)	11.6±1.7 (23)	1.8±0.4 (20)	2.1±0.9 (23)	6.9±1.4 (23)	5.5±0.6 (19)	48.7±5.2 (22)	62.8±6.2 (19)	4.8±0.7 (14)

hembras), lo cual coincide con el pico de floración; las masas mínimas ocurrían empezando la floración de los frailejones. Las hembras presentaban su masa máxima en noviembre y las mínimas en junio (Fig. 5). Los machos tenían tarsos y uñas del hálux ligeramente más largos que las hembras, y sus alas y colas eran notablemente más largas. Los machos tenían picos ligeramente más largos, mientras que en el alto y ancho del pico no hubo diferencias entre sexos (Tabla 1). Los individuos juveniles capturados no fueron tomados en cuenta para estas comparaciones, ya que son más pequeños que las hembras y presentan consistencia delgada.

INTERACCIONES DE *OXYPOGON GUERINII* CON LAS FLORES.- Mediante observación directa registré siete especies de plantas visitadas por *O. guerinii*; todas de la familia Asteraceae. Mediante el análisis de las 44 cargas de polen obtenidas identifiqué 25 palinomorfos correspondientes a polen de ocho familias de plantas transportadas por *O. guerinii* (Tabla 2). La mayoría de las especies encontradas en las cargas de polen también eran de Asteraceae, incluyendo las ocho especies en las que observé visitas directamente. De los 18 palinomorfos restantes, cinco no fueron identificados taxonómicamente.

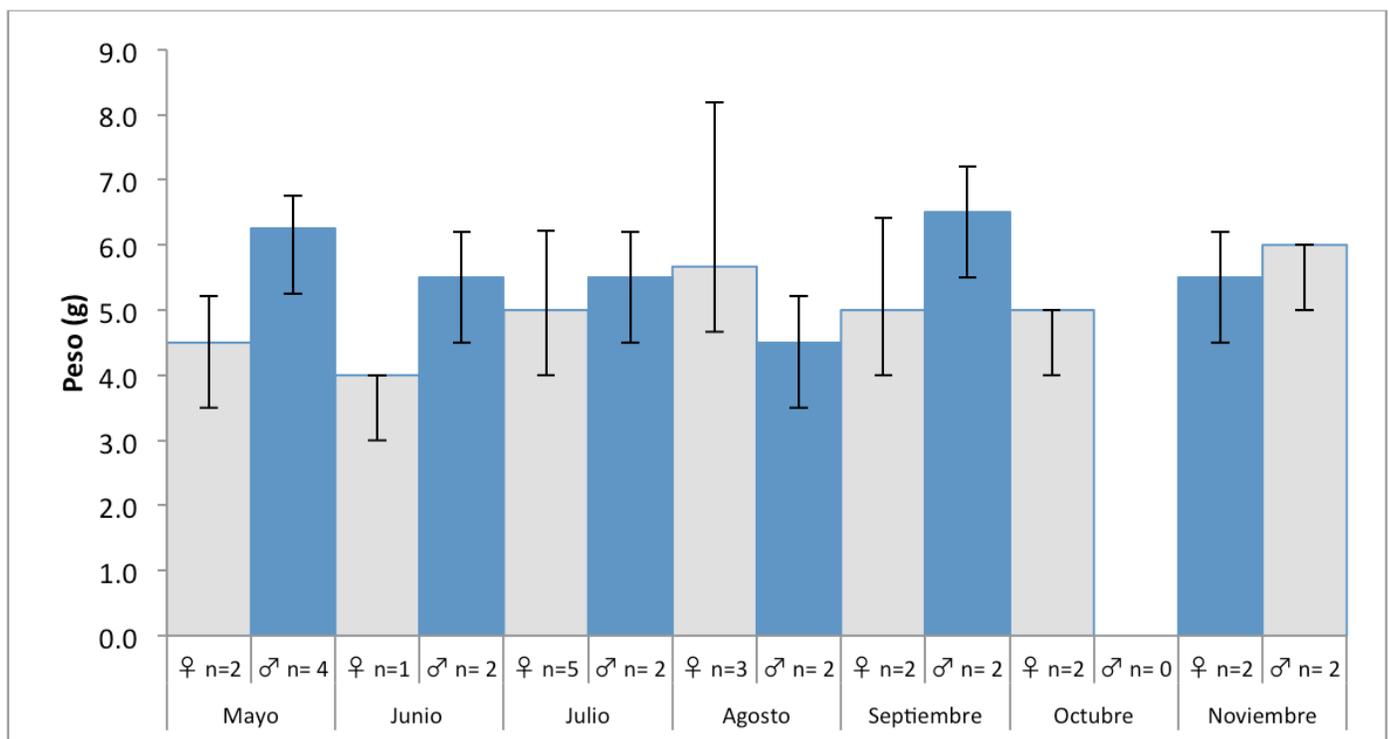


Figura 5. Promedios del peso corporal de machos (azul) y hembras (gris) de *O. guerinii* capturados mensualmente en el páramo de Siscunsi. Las barras corresponden a la desviación estándar. No se capturaron individuos de ningún sexo entre marzo y abril de 2008 ni entre diciembre de 2008 y febrero de 2009; en octubre de 2008 no se capturaron machos.

Tabla 2. Número de visitas de *Oxygogon guerinii* observadas a las flores de distintas especies de plantas del páramo de Siscunsi en diferentes meses.

Especie	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre	Total
<i>Espeletia jaramilloi</i>	1	2	4	7	6	4	1	2	27
<i>Espeletia lopezii</i>	3	2	7	10	9	11	4	3	49
<i>Espeletia congestiflora</i>	1	3	0	0	0	0	0	0	4
<i>Espeletiopsis argentea</i>	0	0	0	0	0	2	3	2	7
<i>Senecio formosoides</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	3
<i>Senecio niveo-aureus</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	2
<i>Diplostephium revolutum</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	2
Total	5	8	15	17	15	18	9	7	94

De las plantas explotadas por *O. guerinii* 30% eran arbustos, 25% rosetas, 20% hierbas terrestres y 15% árboles; los dos hábitos restantes no alcanzaron el 5% (Anexo 1). Las plantas más abundantes en el área de estudio eran del género *Espeletia*. La mayoría de las flores presentaban corolas de colores vivos, especialmente amarillo; los demás colores estaban presentes pocas plantas (1-3 especies). La mitad de las plantas exhibían sus flores con orientaciones péndulas-horizontales (*Espeletia* spp. y *Senecio* spp.). Las dos orientaciones restantes estaban repartidas en partes iguales (Anexo 1).

La mayoría de las plantas visitadas presentaban concentraciones de azúcar bajas y eran visitadas principalmente por insectos, en su mayoría por abejorros (*Bombus* sp.) y polillas (Noctuidae). Plantas como *Puya trianae*, *Racinaea tetrantha*, *Vaccinium floribundum*, *Gaultheria anastomosans* y *Macleania rupestris* comúnmente eran visitadas por otros colibríes o insectos que habitaban en subpáramo y páramo.

Todas las flores visitadas por *O. guerinii* en el páramo presentaban abundante floración entre

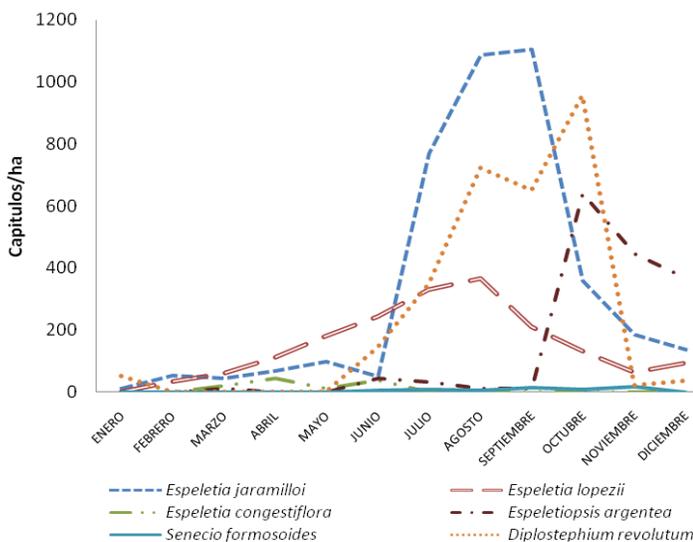


Figura 6. Número de capítulos por hectárea de flores en que se observaron visitas de *Oxygogon guerinii* en el páramo de Siscunsi en 2008. Nótese la escasez de flores entre diciembre-enero y marzo abril y el pico de floración evidente en agosto.

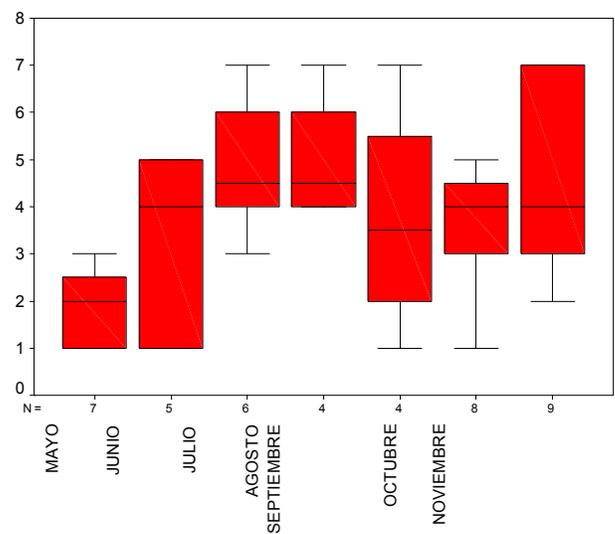


Figura 7. Promedio mensual de especies de plantas encontradas en las cargas de polen recogidas de *Oxygogon guerinii*. La mediana está indicada por la línea negra, el rectángulo rojo incluye el 50% de los datos y las líneas delgadas incluyen el 75% de los datos.

abril y octubre, con un pico en agosto, lo cual coincidió con la época de lluvias; el número de flores disminuyó drásticamente con la llegada del período seco, alcanzando un mínimo en enero (Fig. 6). Los capítulos de *Espeletia* presentaban períodos de floración largos (un capítulo senescía después de aproximadamente 20 días). Las flores de *Diplostegium revolutum* fueron visitadas sólo cuando hubo escasez de flores de *Espeletia*. Las plantas de *Senecio formosoides* producían muy pocos capítulos por individuo en comparación con las otras especies monitoreadas; su floración plena tuvo lugar en julio y agosto.

En aproximadamente 480 horas de observación registré un total de 94 visitas a flores por parte de *O. guerinii* (Tabla 2). El mayor número de visitas correspondió a flores de *Espeletia lopezii* (49) y *E. jaramilloi* (27); para las demás especies de plantas no registré más de 10 visitas. Observé más visitas entre julio y octubre, mientras que entre enero y abril no observé ninguna. En 44 cargas de polen, los tipos de polen más frecuentes correspondieron a *Espeletia jaramilloi*, una especie indeterminada de Poaceae, *Castilleja integrifolia* y *Brachyotum strigosum* (Anexo 2). La presencia de polen de Poaceae en las cargas posiblemente se debió a contaminación de la gelatina, ya que al momento de tomar la placa el polen que se encontraba en el aire podría haberse adherido a ésta. El número de especies encontradas en las cargas de polen varió a lo largo del año (Fig. 7). Un 59.1% de las cargas contenían tipos de polen del subpáramo y un 31.8% contenían tipos de polen propios del páramo (Anexo 2). En el 9.1% restante de las muestras no encontré polen. Encontré polen de *Espeletia* y *Senecio* en la misma muestra en un 11.4% de las cargas; sin embargo, el grupo más frecuentemente encontrado en la misma carga fue de *Espeletia* spp. con *B. strigosum* (31.8%), seguido el grupo de *Espeletia jaramilloi* y *Pernettya prostata* (6.8%). Las cargas de polen con especies como *B. strigosum*, *P. prostata*, *Vaccinium flori-*



Figura 8. Tácticas de forrajeo floral observadas en *O. guerinii*. (A) Perchado libando en un capítulo de *E. argentea* (Foto: J.R. Salamanca-Reyes); (B) revoloteando mientras liba una flor de *Senecio formosoides*. (Foto: L. G. Olarte).

bundum, *Gaultheria anastomosans*, *Macleania rupestris*, *Racinaea taetrantha*, *Cestrum parvifolium*, *Saracha quitensis* y *Bomarea* sp. sugieren que las aves, capturadas en el páramo, habían visitado recientemente flores de plantas del subpáramo. En promedio registré 3.92 ± 1.68 de especies de polen por carga (rango 1-7 especies). *O. guerinii* transportó mayor cantidad de especies en julio, agosto y noviembre, mientras que en mayo y junio el número de tipos de polen por carga era menor (Fig. 7), un reflejo de la disponibilidad de flores en el páramo (Fig. 6).

La mayoría de los granos de polen estaban depo-

sitados en el culmen (57%) y la garganta (37%) de los colibríes. En el culmen encontré mayormente granos de polen de *B. strigosum* y de *Espeletia* spp., mientras que en la garganta predominaron *B. strigosum*, *E. jaramilloi*, *S. formosoides* y *C. integrifolia*. Además, parte del polen (4%) fue transportado en las patas, donde encontré granos de varias especies, principalmente de *E. jaramilloi* y *B. strigosum*, y en menor grado de *Gaultheria anastomosans*, *Castilleja integrifolia*, *Racinaea taetrantha*, *Puya trianae* y *Cestrum parvifolium*. La presencia de granos de polen en las patas se da por agarrarse de la corola, lo cual sacude la flor y el polen cae sobre éstas. También al agarrarse de las lígulas (pétalos) es posible que las patas recojan el polen directamente de los estambres de los bordes del disco floral, aunque esto sólo podría ocurrir en capítulos jóvenes cuando las florecillas del borde del disco floral están maduras.

Observé dos modos de forrajeo floral en *O. guerinii*: (1) colgándose de las corolas e introduciendo el pico para extraer néctar (Fig. 8a) y (2) revoloteando mientras libaba, en periodos muy cortos de tiempo, sin posarse a examinar las florecillas de los capítulos (Fig. 8b). El primer modo de forrajeo fue mucho más frecuente y se observó en todas las plantas visitadas; el segundo fue observado en muy pocas ocasiones. Durante las visitas a los capítulos de *Espeletia* spp., el colibrí se aferraba al capítulo fuertemente manteniendo la posición de las patas y moviendo la cabeza para introducir el pico en las florecillas maduras. Al terminar con un capítulo de *E. lopezii* o *E. jaramilloi*, el colibrí rodeaba la roseta en vuelo hasta visitar todos los capítulos de la planta; en otras especies de *Espeletia* no realizaba una búsqueda tan exhaustiva.

INTERACCIÓN CON OTRAS AVES.- Aunque los individuos de *O. guerinii* casi siempre se comportaban como ruteros, los machos ocasionalmente defendían territorios de alimentación en parches densos de *Espeletia* por periodos cortos contra otros co-

libríes, desplazando a individuos de su misma especie (tanto otros machos como hembras) y de *Lesbia victoriae*, *L. nuna*, *Aglaeactis cupripennis* y *Chalcostigma heteropogon*. Si un individuo de *O. guerinii* encontraba otro colibrí en su ruta de forrajeo, lo perseguía hasta alejarlo de su área de alimentación. En los encuentros interespecíficos *O. guerinii* siempre desplazó a los colibríes de otras especies. Registré más interacciones con *A. cupripennis*, que era abundante en el área de estudio, especialmente en agosto y septiembre. No observé a *O. guerinii* defendiendo su territorio o área de alimentación contra otras aves, notablemente las *Diglossa*, que de todas formas no visitaban las asteráceas. No registré ninguna conducta agresiva contra abejorros o mariposas, aunque estos insectos se alimentaban de las mismas flores.

TÁCTICAS DE CAZA DE ARTRÓPODOS.- Observé un total de 17 eventos de caza: la táctica más usada por los colibríes (nueve avistamientos) fue el halconeo en vuelo sostenido en las nubes de mosquitos cerca de las turberas y arbustos de chusque. La segunda táctica en importancia (cuatro avistamientos) fue halconeo desde una percha, generalmente de ca. 50 cm de altura. El colibrí se posaba en la rama más cercana a la nube de insectos, cazaba un mosquito y volvía a la percha de donde salía o a una percha cercana y repetía el proceso. Con menos frecuencia (dos avistamientos) observé colibríes cazando insectos voladores sólo con movimientos rápidos de la cabeza desde una percha; se posaban en ramas de arbustos de *Hypericum juniperinum* cazando en nubes de mosquitos que envolvían la planta, sin necesidad de volar para agarrarlos. Otras tácticas poco usadas (sólo un avistamiento en cada caso) fueron (1) saliendo a superficie, por lo general desde perchas en las inflorescencias secas de los frailejones saliendo hacia la vegetación y (2) cazando insectos en el suelo, caminando sobre tapetes de musgo (*Sphagnum* sp.). La frecuencia de esta última táctica podría haber sido subestimada porque su

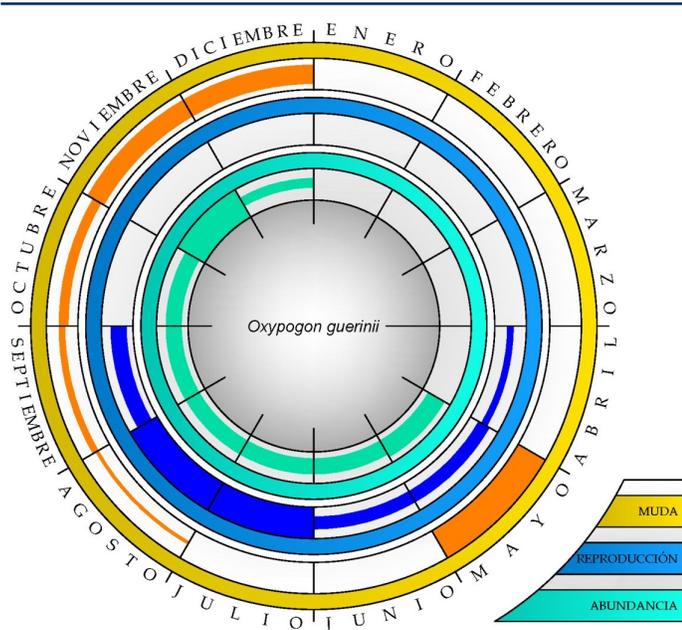


Figura 9. Ciclo anual de *O. guerinii* en el páramo de Siscunsi. El grosor de las líneas indica valores relativos de la intensidad de la muda, reproducción y abundancia. Es probable que la muda hubiera continuado durante los meses de ausencia de *O. guerinii* en Siscunsi y terminara a su regreso en mayo.

visibilidad era menor que la de los vuelos. Todos los eventos de caza fueron observados en vegetación de frailejonales y arbustos de subpáramo que no superaban los tres metros de altura.

REPRODUCCIÓN.- En noviembre de 2007 observé un posible evento de cortejo: dos machos siguieron una hembra e hicieron un despliegue aéreo en forma de "U" emitiendo un reclamo *tii...tii...* agudo y repetitivo, entrecruzándose entre sí, mientras la hembra observaba en una percha alta; al terminar el despliegue aéreo la hembra salió en vuelo rápido sobre la vegetación perseguida por los machos. En agosto de 2008 encontré tres nidos activos. En abril capturé tres hembras que presentaban parches de incubación escamados, lo que probablemente indicaba que habían terminado la reproducción unos meses atrás. Además, en mayo capturé un individuo juvenil. Así, aunque temporada de reproducción probablemente comenzó en mayo, el pico de reproducción habría ocurrido en julio-agosto, cuando encontré tres nidos activos. Si bien la actividad reproductiva pudo

extenderse hasta noviembre, no encontré nidos activos después de agosto (Fig. 9).

MUDA Y MOVIMIENTOS.- En junio y julio no capturé individuos de *O. guerinii* en muda. La época de muda comenzó en agosto; entre este mes y octubre el 20% de los individuos capturados, principalmente los machos, presentaron muda pero sólo en el cuerpo. En noviembre, el 40% de los individuos capturados presentaba muda tanto en el cuerpo como en las remeras primarias y timonearas. Es probable que las aves hayan continuado mudando en otros sitios, pues en mayo algunos individuos todavía estaban terminando la muda intensa con cañones en las primarias 6, 7 y 8 (cf. Stiles 1995), coincidiendo con el comienzo de las lluvias y de la floración de los frailejones (Fig. 9). Al parecer, *O. guerinii* utilizaba el páramo principalmente para la reproducción y el comienzo y final de la muda; de agosto a octubre se presentó la mayor oferta de flores de todo el año y la escasez de flores de noviembre a febrero coincidió con la emigración y probablemente, la mayor parte de la muda.

AERODINÁMICA.- Los machos presentan alas más largas (longitud del ala), más anchas y ligeramente más puntiagudas (razón de aspecto) que las hembras; las cargas alares son similares entre sexos. Debido a sus alas más cortas, las hembras presentan mayor carga del disco. Además, las alas de las hembras son más redondeadas (Tabla 3).

Discusión

FLORES VISITADAS POR *O. GUERINII*.- Algunos trabajos previos han documentado visitas a flores por parte de *O. guerinii*. En los bosques de Torca, Cundinamarca, este colibrí visita flores de 14 especies de plantas (Gutiérrez-Z. 2008), mientras que en el Parque Nacional Natural Chingaza visita flores de *Espeletia grandiflora* (Fagua & Bonilla 2005, Fagua & González 2007) y en Venezuela se consi-

Tabla 3. Índices aerodinámicos para hembras y machos de *O. guerinii* (N= 21).

Aerodinámica	<i>Oxygogon guerinii</i>	
	♀	♂
Longitud del ala	43.36	46.17
Razón de aspecto	5.66	5.96
Razón de forma	2.24	2.38
Carga alar	0.195	0.195
Carga del disco	0.0093	0.0085
Índice de puntiagudez	0.2528	0.2633

dera un polinizador importante de *E. schultzei* (Berry & Calvo 1989). En este estudio realizado en el páramo de Siscunsi evidenciamos visitas de *O. guerinii* a flores de 19 especies vegetales. De estas especies, cuatro también fueron visitadas en los bosques de Torca: *Brachyotum strigosum*, *Perinettya prostata*, *Vaccinium floribundum* y *Racinaea tetrata*. En Siscunsi, todas estas especies menos *V. floribundum* están presentes en el subpáramo.

Es notable que *O. guerinii* forrajea principalmente en flores de asteráceas. Esta familia se destaca por su alta diversidad en el páramo: en este ecosistema existen cuatro veces más especies y dos veces más géneros de Asteraceae que de Poaceae, la segunda familia en importancia (Pedraza *et al.* 2005). Como las asteráceas son tan dominantes en el páramo, el forrajeo sobre las flores de esta familia sería un componente importante de la adaptación de *O. guerinii* a este hábitat. El pico fino y afilado y las patas grandes de *O. guerinii* (relativamente más grandes que cualquier otro colibrí colombiano; Stiles 2008) podrían ser adaptaciones para explotar el néctar de flores de esta familia.

El ajuste morfológico pico-corola determina cuáles flores puede visitar un colibrí (Stiles 1981, 1995; Brown & Bowers 1985, Cotton 1998, Rosero & Sazima 2004). Las asteráceas visitadas por *O. guerinii*

presentaron flores en capítulos con corolas cortas, angostas y tubulares. El pico de *O. guerinii* parece ajustado para extraer eficientemente el néctar de las floretas de estos capítulos, que se acoplan al tamaño del pico del colibrí. Estas asteráceas muestran capítulos (lígulas) de diferentes colores, de tal forma que el comportamiento de *O. guerinii* en Siscunsi coincide con lo descrito por Stiles (1976, 1981), quien planteó que el color es sólo una guía para el colibrí, mientras que lo más importante en la selección de las flores por los colibríes es la cantidad y calidad del néctar y la posibilidad de extraerlo eficientemente.

En muy pocas ocasiones observé a *O. guerinii* defendiendo un parche de flores en el páramo; en cambio, parecía seguir la estrategia de ser rutero, presumiblemente debido a su uso de néctar en pequeñas cantidades o de difícil acceso (Stiles 1975). Las interacciones con otras especies de colibríes tenían lugar alrededor de flores de asteráceas, y siempre *O. guerinii* salió vencedor, aún cuando no estaba defendiendo territorialmente. Su dominancia sobre *Agleactis cupripennis* era algo sorprendente, puesto que esta especie es de mayor tamaño y ha sido reportada como dominante y territorial en otros páramos (Gutiérrez *et al.* 2005, Gutiérrez-Z. 2008). Posiblemente las asteráceas no eran muy apetecidas por *A. cupripennis*, ya que su pico está menos ajustado a las corolas de las pequeñas floretas y sus patas más pequeñas no le permiten posarse con tanta facilidad como *O. guerinii*. Más bien, *A. cupripennis* parecía estar visitando principalmente las puyas (*Puya* spp.) esparcidas en el páramo.

PATRONES ESTACIONALES Y MOVIMIENTOS.- La época máxima de floración en el páramo, especialmente de *Espeletia*, coincidió claramente con el periodo de lluvias de abril a octubre. Las flores más visitadas en el páramo estaban en plena floración en agosto, por lo cual parece que *O. guerinii* ajustaba su pico de reproducción para coincidir con la

máxima disponibilidad de este recurso. Durante este período, *O. guerinii* habría tenido la oportunidad de acumular reservas energéticas para la reproducción y, posiblemente, para la emigración en la época de escasez de flores de los meses de sequía (diciembre-febrero). Esta emigración probablemente se dio hacia páramos cercanos conectados a través de los bosques altoandinos y el regreso al área de estudio estaría sincronizado con un nuevo período de floración de los frailejones (Snow 1983). En los bosques de Torca también se habían documentado movimientos estacionales (pero erráticos) de *O. guerinii*, posiblemente como respuesta a variaciones en la floración de *Macroparpea glabra* en el subpáramo (Gutiérrez-Z. 2008).

Aunque no realicé observaciones en áreas ecotonales ni el subpáramo, las cargas de polen tomadas en páramo indican que *O. guerinii* visita con frecuencia plantas típicas de estos ecosistemas aledaños. En particular, encontré con frecuencia granos de polen de especies típicas de subpáramo como *Brachyotum strigosum* y *Pernettya prostrata* y de zonas ecotonales como *Macleania rupestris*. Esto indica que, además de los movimientos estacionales de gran escala descritos arriba, *O. guerinii* realiza desplazamientos locales entre ambientes a lo largo de períodos de tiempo cortos con alguna regularidad. En los bosques de Torca, *O. guerinii* también era un visitante del subpáramo donde forrajeaba especialmente en flores *B. strigosum*, pero nunca fue observada en el bosque (Gutiérrez-Z. 2008).

O. GUERINII COMO POLINIZADOR.- Las flores de *Espeletia* son polinizadas principalmente por insectos, especialmente por abejorros del género *Bombus* (Snow 1983, Berry & Calvo 1989, Fagua & Bonilla 2005, Fagua & González 2007). Aunque se ha considerado que *O. guerinii* es un polinizador importante de *E. fluccosa* y de *E. schultzii* (Berry & Calvo 1989, 1994), la especie fue considerada co-

mo un polinizador poco eficiente de *E. grandiflora* porque al visitar a los capítulos no se posaba sobre las inflorescencias y evitaba tocar los estigmas (Fagua & Bonilla 2005, 2006). Sin embargo, F. G. Stiles (com. pers.) observó que *O. guerinii* se posaba sobre los capítulos de esta especie al visitarlos aunque seguía batiendo las alas lentamente, presumiblemente para mantener su equilibrio en condiciones ventosas; además, él encontró polen de *E. grandiflora* en los picos de dos individuos capturados. En Siscunsi, *O. guerinii* siempre se posaba en el borde de los capítulos al visitar las flores de *Espeletia* spp. y al hacerlo tocaba los estigmas de las floretas, lo cual indica que sería un vector de polen de estas especies allí, a pesar de que la forma, tamaño, y rasgos de los capítulos sugieren que la polinización sería efectuada por abejorros (Kearns & Inouye 1994). En el caso de las especies de *Espeletia* y de *S. formosoides*, la presencia de granos de polen en la garganta y pecho se debe a la manera en que el colibrí efectúa la visita; al tratar de alcanzar el néctar, toca los estambres con el cuerpo de modo que el polen se adhiere al plumaje, además del pico. Las patas muy grandes de *O. guerinii* le permiten posarse sobre los capítulos en un ambiente con vientos fuertes y posarse permite visitar muchas floretas de un capítulo o inflorescencia eficientemente (Stiles 2008). Su pico corto, puntiagudo y angosto como los tubos florales de las asteráceas claramente es eficiente para visitar estas flores típicas del páramo. Al parecer *O. guerinii* está adaptado para visitar frailejones, pero no hay mayor evidencia de que éstos se hayan adaptado a ser polinizados por *O. guerinii*, lo cual no favorecería la hipótesis de coevolución (Janzen 1980).

Por otra parte, mis observaciones sugieren que *O. guerinii* podría ser un polinizador importante de *Brachyotum strigosum*, la especie que presentó la mayor cantidad de granos de polen transportados. En los ambientes de subpáramo y borde del bosque donde crece *B. strigosum*, *O. guerinii*

podría ser un mejor polinizador que otras especies pues sus patas grandes y fuertes le facilitan aferrarse a las flores para efectuar visitas largas. Además, las flores de *B. strigosum* presentan corolas tubulares grandes pero con pétalos imbricados (libres), lo que permite que el colibrí introduzca su cabeza por la apertura distal de la flor para extraer el néctar legítimamente a pesar de que las corolas son más largas que el pico (véase Gutiérrez-Z. 2008). Esperaba encontrar mucho polen de especies polinizadas por colibríes como las ericáceas, pero sorprendentemente, éstas correspondieron sólo al 0.8 % de los granos. Esto podría deberse a que *O. guerinii* las visitaba poco, o a que las flores visitadas hubieran depositado su polen en otros colibríes.

EL CICLO ANUAL DE *O. GUERINII*.- Hilty & Brown (1986) documentaron dos nidos de *O. guerinii* de mediados de septiembre en el páramo de Neusa (Cundinamarca, Colombia) y uno de julio en Mérida (Venezuela). En Venezuela existen dos periodos de reproducción por año que están estrechamente relacionados con la floración de *Espeletia* (junio-julio y octubre-noviembre; Schuchmann 1999). Por lo tanto, se piensa que estas plantas son especialmente importantes para la reproducción de este colibrí. La importancia de las *Espeletia* para la anidación de *O. guerinii* radica no sólo en su contribución como alimento sino también en que la lanilla de las hojas es un material esencial para la elaboración de los nidos (Snow 1983). En Siscunsi aparentemente sólo hay un periodo de reproducción anual de *O. guerinii*, que igualmente coincidió con el pico de floración de *Espeletia* durante mi estudio. En general, el periodo de anidación de los colibríes (i.e., desde la puesta de los huevos hasta que los pichones salen del nido) dura entre 40 y 60 días (Stiles 1980), mientras que en *O. guerinii* habría periodos de 56 a 61 días (Schuchmann 1999). En Siscunsi observé un evento de anidación que duró 60 días. Teniendo en cuenta este dato, la época más idónea para em-

pezar la anidación en Siscunsi sería entre mayo y septiembre, pues si la anidación se iniciara más tarde los volantones estarían expuestos a aprender a forrajear durante épocas de escasez de alimento, lo que iría en detrimento de su supervivencia (Stiles 1980).

La muda de *O. guerinii* comenzó durante el pico de reproducción, especialmente en los machos, y aparentemente siguió durante su periodo de ausencia de Siscunsi y terminó después de su regreso al área de estudio. El aumento de la masa corporal durante el pico de floración podría haberse relacionado con la acumulación de reservas de grasa tanto para la época de escasez y la emigración y muda, como para la reproducción misma. Algo similar fue observado con respecto al periodo de escasez de flores en un bosque tropical en Costa Rica (Stiles 1980). El uso del páramo para reproducción durante la época de abundancia de flores seguido por una emigración durante la cual ocurrió la mayor parte de la muda en *O. guerinii* podría ser un patrón frecuente en colibríes de zonas paramunas (cf. Wolf *et al.* 1976, Gutiérrez *et al.* 2004). La emigración posreproductiva en colibríes de alta montaña generalmente es hacia elevaciones más bajas, en donde pasan la temporada de muda (Wolf *et al.* 1976, Stiles 1975); en la región de Bogotá se ha observado una emigración parcial de *Colibri coruscans* entre diciembre y abril, periodo en que ocurre la muda (Asociación Bogotana de Ornitología 2000). Falta extender el estudio de *O. guerinii* para determinar hacia cuáles sitios se desplaza durante este periodo.

FORRAJEO EN BUSCA DE ARTRÓPODOS.- Se ha propuesto que en las áreas abiertas, el halconeo sería un modo de forrajeo apropiado para los colibríes debido a la posibilidad de maniobrar, a la alta visibilidad y a la disponibilidad de enjambres de insectos (Rico-G. 2008). Esto coincide con el comportamiento de *O. guerinii*, cuya táctica de caza más usada fue el halconeo en vuelo sostenido

(cazando en nubes de mosquitos), seguida por halconeos desde una percha; el halconeos constituyó el 65% de los registros. Las observaciones de capturas sobre sustratos fueron escasas, aunque la altura de la vegetación dificultó las observaciones en los estratos bajos. Dorst (1956, citado por Snow 1983) sugirió que el pico recto, corto y puntiagudo de algunos colibríes es eficiente para picotear insectos sobre la vegetación enmarañada y que dichos colibríes estarían preadaptados a explotar los insectos en las flores de *Espeletia*. Aunque algunos contenidos estomacales de *O. guerinii* no parecían incluir insectos florícolas (F. G. Stiles, datos no publ.), es posible que no todas las visitas a las flores de *Espeletia* fueran por néctar: cuando la floración de las *Espeletia* empezó a mermar observé visitas a flores viejas, posiblemente en busca de artrópodos. Anteriormente ya se habían documentado visitas de *O. guerinii* a flores secas en busca de larvas (Schuchmann 1999) y *Chalcostigma heteropogon*, una especie de morfología y ecología similar, también visita las flores de *Espeletia* en busca de artrópodos (Snow 1983). Sería interesante examinar contenidos estomacales de *O. guerinii* coleccionados en diferentes etapas de la floración de estas plantas para determinar la importancia de este recurso alimenticio.

AERODINÁMICA.- En comparación con otras especies de colibríes, *O. guerinii* presenta alas anchas con una muy baja carga alar, características típicas de los colibríes de elevaciones altas que representarían adaptaciones para lidiar la baja densidad del aire (Stiles 2008). La razón de forma de *O. guerinii* es muy baja (2.31) en comparación con la de especies de bosque altoandino, que presentan razones de forma alar entre 2.60 y 2.80 (Rico-G. 2008). La razón de forma de *O. guerinii* es similar a la de colibríes revoloteadores de tierras más bajas y considerablemente menor que la de los halconeadores de tierras bajas, que son generalmente mayores que 3.0 (Stiles 1995, Rico-G. 2008). Mis datos concuerdan con la hipótesis de que las alas

más largas y angostas de los halconeadores servirían para cacerías largas y rápidas mientras que las alas más anchas serían convenientes para la búsqueda en vuelo sostenido cerca del follaje o, como en *O. guerinii*, para el halconeos en enjambres de insectos en donde el ave revolotea entre intentos de caza a distancias cortas (Rico-G. 2008). Las alas de *O. guerinii* también parecen adaptadas para su estrategia de forrajeo floral, que implica revolotear entre capítulos. Las alas algo más largas y angostas de los machos les pueden permitir vuelos más veloces en sus persecuciones territoriales; Las alas más anchas y redondeadas de hembras podrían darlas la capacidad de maniobrar algo mejor a velocidades bajas, por lo cual podrían ser más hábiles para cazar los artrópodos para alimentar a los pichones.

Agradecimientos

Agradezco a mi familia por su incondicional apoyo y financiación del proyecto, a Alejandro Rico y F. Gary Stiles por sus valiosas indicaciones y correcciones al escrito, a Liliana Rosero y Francisco Cirí por su soporte y sugerencias y a Andrea Ardila por su colaboración a lo largo de todo el estudio. Jorge Botia, Jaime Castillo, Ricardo Pineda, Yecid Pérez y Pilar Rodríguez me ayudaron en algunas jornadas de campo, y Jenny Torres y Diana Suárez me ayudaron en la determinación de algunas cargas de polen. Neftaly Alvarado elaboró las ilustraciones; Oscar Reyes hizo el mapa y colaboró con la Fig. 9.

Literatura Citada

- 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.
- BAKER, H. G. & I. BAKER. 1982. Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny. Págs. 131-171 en: M. Nitecki (ed.). *Biochemical aspects of evolutionary biology*. University of Chicago Press, Chicago, IL.

- BERRY, P. & R. CALVO. 1989. Wind Pollination, Self-Incompatibility and Altitudinal Shifts in the High Andean Genus *Espeletia* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 76:1602-1614.
- BERRY, P. & R. CALVO. 1994. An overview of the reproductive biology of *Espeletia* (Asteraceae) in the Venezuelan Andes. In *Tropical Alpine Environments*, Cambridge University Press, New York.
- BOGOTÁ-A., R. G. 2002. El polen de la subclase asteridae en el páramo de Monserrate, Cundinamarca. Colombia. Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá.
- BOLTEN, A. & P. FEINSINGER. 1978. Why do hummingbird flowers secrete dilute nectar? *Biotropica* 10:307-309.
- BROWN, J. H. & M. A. BOWERS. 1985. Community organization in hummingbirds: relationships between morphology and ecology. *Auk* 102:251-269.
- COTTON, P. 1998. Coevolution in an Amazonian hummingbird-plant community. *Ibis* 140: 639-646.
- CUSHMAN, J. H. & A. J. BEATTIE. 1991. Mutualisms: assessing the benefits to host and visitors. *Trends in Ecology and Evolution*. 6:191-195.
- ELLINGTON, C. P. 1984. The aerodynamics of hovering insect flight. III. Morphological parameters. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*.305:41-78.
- FAEGRI, K. & L. VAN DER PIJL. 1979. Principles of pollination ecology, 3ª ed. Pergamon Press, Nueva York.
- FAGUA, J. C. & M. A. BONILLA. 2005. Ecología de la Polinización de *Espeletia grandiflora* en el Parque Chingaza. Págs. 246-271 en: M. A. Bonilla (ed.) Estrategias adaptativas de plantas del páramo y del bosque altoandino en la cordillera Oriental de Colombia. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- FAGUA, J. C. & V. H. GONZÁLEZ. 2007. Growth rates, reproductive phenology, and pollination ecology of *Espeletia grandiflora* (Asteraceae), a giant Andean caulescent rosette. *Plant Biology* 9:127-135.
- FEINSINGER, P. 1983. Variable nectar secretion in a *Heliconia* species pollinated by hermit hummingbirds. *Biotropica* 15:48-52.
- FEINSINGER, P. & R. K. COLWELL. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18:779-798.
- GUTIÉRREZ-Z, A. & S. V. ROJAS. 2001. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos del volcán Galeras, sur de Colombia. Bogotá. Colombia. Tesis de pregrado, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- GUTIÉRREZ-Z, A., S. V. ROJAS-NOSSA & F. G. STILES. 2004. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos. *Ornitología Neotropical* 15 (suppl.):205-213.
- GUTIÉRREZ-ZAMORA, A. 2008. Las interacciones ecológicas y estructura de una comunidad altoandina de colibríes y flores en la cordillera oriental de Colombia. *Ornitología Colombiana* 7:17-42.
- HAINSWORTH, F. R. & L. L. WOLF. 1976. Nectar characteristics and food selection by hummingbirds. *Oecologia* 25:101-113.
- HEINRICH, B. & P. H. RAVEN. 1972. Energetics and pollination ecology. *Science* 185:747-756.
- HILTY, S. L. & W. L. BROWN. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- JANZEN, D.H. 1980. When is it coevolution? *Evolution* 34:611-612.
- KEARNS, C. A. & D. W. INOUE. 1993. Techniques for pollination biologists. University of Colorado Press, Denver, CO.
- KEARNS, C. A. & D. W. INOUE. 1994. Fly pollination of *Linum lewisii* (Linaceae). *American Journal of Botany* 8:1091-1095.
- MEYER DE SCHAUENSEE, R. & W. H. PHELPS, JR. 1978. A guide to the birds of Venezuela. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- PEDRAZA-PENALOSA P., J. BETANCUR & P. FRANCO-ROSSELLI. 2005. Chisacá, un recorrido por los páramos andinos. Segunda edición. Instituto de Ciencias Naturales e Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- RALPH, C. J., G. R. GEUPEL, P. PYLE, T. E. MARTIN, D. F. DESANTE, B. MILÁ. 1995. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. General technical report 114: Pacific Southwest Station, Forest service. U. S. Department of Agriculture, Albany, CA, USA.
- RICO-GUEVARA, A. 2008. Morfología y forrajeo para buscar artrópodos por colibríes altoandinos. *Ornitología Colombiana* 7:43-58.
- RIVERA, M. 2002. Identificación, Delimitación, Caracterización, Diagnóstico y Plan de Manejo del Páramo de Siscunsi en las Veredas las Cañas y las Cintas del Municipio de Sogamoso. Corporación Autónoma Regional – CORPOBOYACA, Alcaldía Municipal Sogamoso.
- RODRÍGUEZ-FLORES, C. & F. G. STILES. 2005. Análisis eco-morfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus roles en la Amazonia Colombiana. *Ornitología Colombiana* 3:7-27.
- ROSETO, L. & M. SAZIMA. 2004. Interacciones planta-colibrí en tres comunidades vegetales de la parte suroriental del Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colombia. *Ornitología Tropical*:183-190.
- SALAMANCA-R., J. BOTIA-BECERRA & A. ARDILA. 2008. Aves del Páramo de Siscunsi. Sogamoso. Boyacá. Colombia. Asociación para la Investigación y Conservación de la Vida Silvestre Neotropical Oxypogon.
- SCHUCHMANN, K. L. 1999. Family Trochilidae (Hummingbirds) in del Hoyo, J., Elliott, A., & Sargatal, J., eds. *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 5. Lynx Edicions, Barcelona.

- SNOW, D. W. 1983. The use of *Espeletia* by paramo hummingbirds in eastern Andes of Colombia. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*. 103:89-94.
- STILES, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56:285-301.
- STILES, F.G. 1976. Taste preferences, color preference, and flower choice in hummingbirds. *Condor* 78:10-26.
- STILES, F.G. 1978. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *American Zoologist* 18:715-727.
- STILES, F.G. 1980. The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis* 122:322-343.
- STILES, F.G. 1981. Geographical aspects of bird-flower co-evolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68:323-351.
- STILES, F.G. 1995a. Intraspecific and interspecific variation in molt patterns of some tropical hummingbirds. *Auk* 112:118-132.
- STILES, F.G. 1995b. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *Condor* 97:853-878.
- STILES, F.G. 1998. Las aves endémicas de Colombia. En: Chaves M. E. & N. Arango (Editores). Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad. Colombia 1997. Tomo I. Diversidad Biológica. Colombia 1997. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, PNUMA, Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá D. C., Colombia.
- STILES, F.G. 2008. Ecomorfology and phylogeny of hummingbirds: divergence and convergence in adaptation to high elevations. *Ornitología Neotropical* 19 (suppl.):511-519.
- STILES, F.G., D. L. ALTSHULER & R. DUDLEY. 2005. Wing morphology and flight behavior of some North American hummingbird species. *Auk* 122:872-886.
- VELÁSQUEZ-R & J. ORLANDO RANGEL-CH. 1995. Atlas palinológica de la flora vascular del páramo I: las familias más ricas en especies. *Caldasia*. 17:509-567.
- ZABALA-RIVERA, J. C. 2006. Atlas palinológico de las plantas arbóreas y arbustivas del Parque Natural Municipal Ranchería Paipa Boyacá Colombia. Tunja. Boyacá. Colombia. Tesis de pregrado. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia facultad de ciencias básicas escuela de ciencias biológicas.

Recibido: 05 de abril de 2010. *Aceptado:* 25 de junio de 2011.

Anexo 1. Características de 19 especies de plantas que visitaba *Oxypogon guerinii* en el páramo de Siscunsi.

Especies	Hábito	Color de la corola	Orientación	Método de detección	°Brix
Asteraceae					
<i>Espeletia jaramilloi</i>	R	Amarillo	HP	OP	28
<i>Espeletia lopezii</i>	R	Amarillo	HP	OP	3.8
<i>Espeletia congestiflora</i>	R	Amarillo	HP	OP	10
<i>Espeletiopsis argentea</i>	R	Amarillo	HP	OP	3
<i>Senecio formosoides</i>	Ht	Morado	HP	OP	12
<i>Senecio niveo-aureus</i>	Ht	Amarillo	HP	OP	-
<i>Diplostegium revolutum</i>	AR	Blanco	H	OP	-
Melastomataceae					
<i>Brachyotum strigosum</i>	A	Morado	P	P	16.3
<i>Miconia</i> sp.	A	Blanco-Roja	HP	P	-
Ericaceae					
<i>Pernettya prostata</i>	A	Blanco	P	P	9.6
<i>Vaccinium floribundum</i>	A	Rosado	P	P	-
<i>Gaultheria anastomosans</i>	A	Blanco-Rosa	P	P	17.2
<i>Macleania rupestris</i>	A	Roja	P	P	17.33
Scrophulariaceae	Ht	Roja	H	P	24.8
<i>Castilleja integrifolia</i>					
Bromeliaceae					
<i>Racinaea tetrantha</i>	He	Amarilla-Roja	HP	P	29.1
<i>Puya trianae</i>	R	Rosado-Blanco	H	P	-
Solanaceae					
<i>Cestrum parvifolium</i>	AR	Morado	H	P	-
<i>Saracha quitensis</i>	AR	Verde	H	P	-
Liliaceae					
<i>Bomarea</i> sp.	Bj	Naranja-Roja	HP	P	16
Poaceae					
Sp. no identificada	Ht	-	-	P	-

Hábito: Ht= Hierba Terrestre, He=Hierba Epífita, R= Roseta A= Arbusto, AR= Árbol, Bj= Bejuco; Orientación de la flor: HP= Horizontal-Péndula, P= Péndula H= Horizontal. Método de Detección: O= Observación directa, P= Palinomorfo, OP= Ambos métodos.

Anexo 2. Porcentajes y abundancia (número de granos) de 44 cargas de polen recogidas de *Oxypogon guerinii* en las que se encontraron granos de polen de diferentes especies de flores.

Tipo de polen-Especie	Porcentaje (%) del total de cargas	Promedio N° granos cuando estaba presente
<i>Espeletia jaramilloi</i>	77.27	2.40
<i>Espeletia lopezii</i>	13.64	5.50
<i>Espeletiopsis argentea</i>	15.91	6.20
<i>Espeletia congestiflora</i>	4.55	37.50
<i>Senecio formosoides</i>	22.73	4.13
<i>Senecio niveo-aureus</i>	9.09	1.81
<i>Diplostephium revolutum</i>	20.45	0.21
<i>Brachyotum strigosum</i>	38.64	10.84
<i>Miconia</i> sp.	2.27	53.00
<i>Pernettya prostata</i>	9.09	0.75
<i>Vaccinium floribundum</i>	2.27	1.00
<i>Gaultheria anastomosans</i>	2.27	4.00
<i>Macleania rupestris</i>	4.55	12.00
<i>Castilleja integrifolia</i>	38.64	1.22
<i>Racinaea taetrantha</i>	4.55	1.25
<i>Puya trianae</i>	11.36	2.28
<i>Cestrum parvifolium</i>	2.27	5.00
<i>Saracha quitensis</i>	4.55	31.00
<i>Bomarea</i> sp.	4.55	0.50
Tipo-Poaceae	61.36	0.11
Sin determinar	13.63	1.13