

ISSN 1794-0915

# *Ornitología Colombiana*

PUBLICADO POR LA ASOCIACIÓN COLOMBIANA DE ORNITOLOGÍA

Número 7 - Octubre 2008



*Promovemos el desarrollo de la Ornitología Colombiana  
mediante la generación y difusión del conocimiento  
científico de las aves en pro de su conservación.*

[www.ornitologiacolombiana.org](http://www.ornitologiacolombiana.org)



### Junta Directiva 2008-2010

PRESIDENTE

**Loreta Rosselli Sanmartin**

Universidad Nacional de Colombia, Bogotá

VICEPRESIDENTE

**Andrés Cuervo Maya**

Louisiana State University, USA

SECRETARIO

**Diego Soler Tovar**

Universidad Nacional de Colombia, Bogotá

TESORERO

**Alejandro Rico Guevara**

Fundación Ecotono, Bogotá

VOCAL

**Luis Miguel Renjifo Martínez**

Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá

PRESIDENTE ANTERIOR

**Humberto Álvarez-López**

Universidad del Valle, Cali

### ORNITOLOGÍA COLOMBIANA

EDITOR GENERAL

**F. Gary Stiles**

Instituto de Ciencias Naturales  
Universidad Nacional de Colombia

Co EDITOR

**Carlos Daniel Cadena**

Departamento de Ciencias Biológicas  
Universidad de los Andes, Colombia

### CONSEJO EDITORIAL

**Humberto Alvarez-López**

Universidad del Valle, Cali, Colombia

**Jorge Eduardo Botero**

Cenicafé, Manizales, Colombia

**Jon Fjeldsâ**

University of Copenhagen, Dinamarca

**Martin Kelsey**

Mérida, Extremadura, España

**Bette Loiselle**

University of Missouri, St. Louis, USA

**Luis Germán Naranjo**

World Wildlife Fund-Colombia

**J. Van Rensen**

Louisiana State University, USA

**Luis Miguel Renjifo**

Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia

**Robert S. Ridgely**

World Land Trust, USA

**José Vicente Rodríguez**

Conservation International-Colombia

La Asociación Colombiana de Ornitología ACO inició actividades en 2002 con el fin de incentivar el estudio científico y la conservación de las aves de Colombia mediante la publicación de una revista, **Ornitología Colombiana**. Membresía en la Asociación está abierta a cualquier persona con interés por las aves colombianas y su conservación. Las cuotas para el 2008 son (dentro de Colombia, en pesos colombianos): \$60.000 (profesionales), \$47.000 (estudiantes con carné vigente), \$1.500.000 (miembro benefactor o vitalicio). Se deben realizar las consignaciones en la cuenta de ahorros número 19113323615 de Bancolombia, a nombre de **Asociación Colombiana de Ornitología ACO**. Una vez realizado su pago, favor notificar por correo electrónico a [secretario@ornitologiacolombiana.org](mailto:secretario@ornitologiacolombiana.org) dando el número de la consignación, la sucursal del banco y la fecha. Fuera de Colombia los pagos se realizan en dólares US: \$40 (otros países latinoamericanos); \$50 (otros países).

Diseño y Diagramación: Juan Carlos Linero González - e.mail: [juancarloslinero@yahoo.com](mailto:juancarloslinero@yahoo.com)  
[www.ornitologiacolombiana.org](http://www.ornitologiacolombiana.org)

Con el apoyo de



**TABLA DEL CONTENIDO**  
**Ornitología Colombiana No. 7, octubre 2008**

Nota de los Editores .....	2
Agradecimientos .....	3

**Perspectivas en Ornitología Colombiana**

EL ARCANO DE LA ORNITOLOGÍA COLOMBIANA The arcanum of Colombian ornithology <i>Luis Germán Naranjo</i> .....	5
--	---

**Artículos**

LAS INTERACCIONES ECOLÓGICAS Y ESTRUCTURA DE UNA COMUNIDAD ALTOAN- DINA DE COLIBRÍES Y FLORES EN LA CORDILLERA ORIENTAL DE COLOMBIA Ecological interactions and structure of a high Andean community of hummingbirds and flowers in the Eastern Andes of Colombia <i>Aquiles Gutiérrez-Zamora</i> .....	17
---	----

MORFOLOGÍA Y FORRAJEО PARA BUSCAR ARTRÓPODOS POR COLIBRÍES ALTOANDI- NOS Morphology and arthropod foraging by high Andean hummingbirds <i>Alejandro Rico-G.</i> .....	43
--	----

DIFERENCIAS ENTRE SEXOS EN EL TAMAÑO CORPORAL Y LA DIETA EN EL PIQUERO DE NAZCA ( <i>SULA GRANTI</i> ) Sexual differences in body size and diet in the Nazca Booby ( <i>Sula granti</i> ) <i>Silvana García-R. &amp; Mateo López-Victoria</i> .....	59
--	----

**Notas Breves**

NUEVOS REGISTROS DE DISTRIBUCIÓN PARA EL ÁGUILA CRESTADA ( <i>SPIZAETUS ISI- DORI</i> ) Y EL ÁGUILA IGUANERA ( <i>S. TYRANNUS</i> ) PARA COLOMBIA, CON ANOTACIONES PARA SU IDENTIFICACIÓN New distribution records for the Black-and-chestnut Eagle ( <i>Spizaetus isidori</i> ) and the Black Hawk- Eagle ( <i>S. tyrannus</i> ), with notes for field identification <i>Sergio Córdoba-Córdoba, María Ángela Echeverry &amp; Felipe A. Estela</i> .....	66
---	----

PRIMER REGISTRO DE LA GAVIOTA CABECIGRÍS ( <i>CHROICOCEPHALUS CIRROCEP- HALUS</i> ) PARA LA REGIÓN CARIBE Y COLOMBIA First record of the Grey-headed Gull ( <i>Chroicocephalus cirrocephalus</i> ) for the Caribbean region and Colombia <i>Ralf Strewe, Cristóbal Navarro &amp; Jorge Beltrán</i> .....	75
---	----

NOTEWORTHY RECORDS FROM THE EASTERN ANDEAN SLOPES OF NORTHERN ECUADOR Registros notables de la vertiente oriental de los Andes del norte de Ecuador <i>Esteban A. Guevara, Alejandro Solano &amp; Galo Buitrón</i> .....	78
---	----

INCUBATION BEHAVIOR OF THE YELLOW-BILLED CACIQUE (*AMBLYCERCUS HOLOSE-  
RICEUS AUSTRALIS*) IN NORTHEASTERN ECUADOR

Comportamiento de incubación en el Cacique Piquiamarillo (*Amblycercus holosericeus australis*) en el nororiente de Ecuador

*Harold F. Greeney, David Jaffe & Óscar Germán Mendoza-B* ..... 83

FIRST DESCRIPTION OF THE NEST, EGGS AND COOPERATIVE BREEDING BEHAVIOR IN SHARPE'S WREN (*CINNYCERTHIA OLIVASCENS*)

Primera descripción del nido, los huevos y comportamiento cooperativo de cría en el Soterrey Cafe-  
rrojizo (*Cinnycerthia olivascens*)

*Ben G. Freeman & Harold F. Greeney* ..... 88

**Resúmenes de Tesis**

93

## NOTA DE LOS EDITORES

Es un gusto comenzar este editorial comentando que en 2008 hemos logrado cumplir con una meta que nos habíamos trazado prácticamente desde la creación de *Ornitología Colombiana*: publicar dos números anuales de la revista, manteniendo el número de artículos publicados por número y la rigurosidad en el proceso de evaluación. Superada la satisfacción que esto nos produce, nuestra nueva meta, y quizás una más difícil, es mantener la periodicidad de dos números anuales en el futuro.

Un aspecto crucial para lograr mantener la periodicidad de dos números anuales de *Ornitología Colombiana* es la recepción continua de manuscritos de parte de autores interesados en divulgar los resultados de sus investigaciones. La publicación de dos números anuales permitirá que el tiempo que transcurre desde el momento en que un manuscrito es presentado para evaluación y su eventual publicación se reduzca sustancialmente, por lo que esperamos que aquellos autores que han dudado en cuanto a enviarnos sus manuscritos pensando que el período de publicación sería muy largo se animen a hacerlo pronto. Otra contribución que los autores pueden hacer para mantener el dinamismo de *Ornitología Colombiana* es regresar prontamente las versiones corregidas de sus manuscritos una vez hayan recibido los comentarios de los evaluadores y una decisión tentativa de los editores. Muchos manuscritos tardan varios meses en regresar a nuestras manos y algunos tristemente nunca lo hacen, una gran lástima considerando el esfuerzo invertido por evaluadores voluntarios, por el equipo editorial y, especialmente, por los autores y demás personas involucradas en las investigaciones. De hecho, la aparición final de este número fue demorada precisamente por dificultades de este tipo, y no logramos incluir dos manuscritos que podrían haber entrado en este número debido a que los autores no nos respondieron oportunamente a preguntas sobre la edición de sus contribuciones. Una parte importante de la cultura de la publicación científica es precisamente responder rápidamente los comentarios, sugerencias y correcciones de los evaluadores y editores.

Siguiendo con las buenas noticias, nos place mucho informar que en los últimos meses hemos logrado superar uno de los desafíos más importantes que teníamos en relación con *Ornitología Colombiana*, para el cual veníamos trabajando hace tiempo. Con gran orgullo podemos decir que la revista pronto estará indexada y no sólo a nivel nacional sino también a nivel internacional! Nacionalmente, Colciencias ha conceptuado que *Ornitología Colombiana* cumple con los requisitos básicos para ingresar a su sistema Publindex. Actualmente estamos esperando el concepto final en cuanto a la categoría en la que quedará indexada la revista, pero el paso inicial de entrar al sistema es, sin duda, muy positivo. A nivel internacional, acabamos de enterarnos que tras un proceso de evaluación iniciado hace unos meses, *Ornitología Colombiana* ha sido seleccionada para aparecer indexada en Scopus, una base de datos bibliográfica manejada por Elsevier que incluye resúmenes y referencias citadas de más de 16 000 publicaciones arbitradas a nivel mundial (<http://www.info.scopus.com/>). La indexación de *Ornitología Colombiana* en Publindex y en Scopus, además de la aparición de la revista en el Directory of Open Access Journals (<http://www.doaj.org/>), nos mucha dará más visibilidad y reconocimiento en varios ámbitos, y nos posiciona muy bien para que muchos autores escojan a nuestra revista para enviar sus mejores trabajos. A su vez, la indexación nos impone retos para mantener y mejorar la calidad de nuestra revista cada vez más, retos que estaremos gustosos de enfrentar.

Además de las secciones ya tradicionales en *Ornitología Colombiana*, en este número estrenamos una nueva sección que hemos bautizado *Perspectivas en Ornitología Colombiana*. Esta sección, que será publicada de forma esporádica en la medida en que existan manuscritos adecuados (ojalá en muchos de nuestros números futuros), estará dedicada a la presentación de ensayos de temas varios que trascienden el ámbito que normalmente tienen los artículos, notas cortas y reseñas que publicamos, y que esperamos sean de amplio interés para nuestros lectores. En su primera entrega, *Perspectivas en*

*Ornitología Colombiana* es inaugurada con un ensayo historiográfico sobre el desarrollo de la ornitología en nuestro país preparado por Luis Germán Naranjo con ocasión de su conferencia magistral en el Segundo Congreso de Ornitología Colombiana, evento organizado por la ACO en agosto de 2007. Como bien lo dice Luis Germán en su ensayo, la ornitología colombiana parece haber ya alcanzado su mayoría de edad. Nosotros añadiríamos que un paso importante para la continuación del proceso de maduración de esta ciencia en Colombia es un in-

cremento en los niveles de publicación científica, tanto en términos del número, diversidad y calidad de los artículos como en el número y diversidad de autores. *Ornitología Colombiana* espera continuar contribuyendo con ese proceso, ayudando a divulgar cada vez más ese arcano que es la calidad de la investigación ornitológica que se realiza en Colombia.

F. Gary Stiles & Carlos Daniel Cadena  
Editores, *Ornitología Colombiana*

## AGRADECIMIENTOS

La publicación de dos números de *Ornitología Colombiana* este año hubiera sido imposible sin la dedicación y puntualidad de los evaluadores de manuscritos que contribuyen a mantener la calidad de nuestra revista y a hacer que ésta sea cada vez mejor. De hecho, las decisiones favorables en cuanto a la indexación de la revista tuvieron en cuenta los evaluadores de nuestros manuscritos, por lo que su tarea debe ser ampliamente reconocida. Para los artículos publicados en este número, contamos con la valiosa colaboración de Felipe Estela, Rosendo Fraga, Jessica Hardesty, Kathryn Huyvaert, Gustavo Kattan, Niels Krabbe, Carlos Lara, Gustavo A. Londoño, César Márquez, Raúl Ortiz-Pulido, Robert S. Ridgely, Thomas S. Schulenberg, F. Gary Stiles, Carlos Zavalaga y Kristof Zyskowski. A todos ellos, muchas gracias.

La impresión de este número para distribución a las bibliotecas nacionales y extranjeras fue financiada por la División de Investigaciones de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá, a través del Grupo de Investigación en Ornitología del Instituto de Ciencias Naturales.

**Nuestra portada:** Pareja del Piquero de Nazca (*Sula granti*) fotografiada en la isla Malpelo, Pacífico colombiano. Fotografía: Juan Carlos Botello, Fundación Zoológico de Cali.

## Perspectivas en Ornitología Colombiana

### EL ARCANO DE LA ORNITOLOGÍA COLOMBIANA

#### The arcanum of Colombian ornithology

**Luis Germán Naranjo**

*World Wildlife Fund - Colombia, Cali, Colombia. lgnaranjo@wwf.org.co*

#### RESUMEN

El crecimiento explosivo de la ornitología en Colombia durante los últimos diez años es un fenómeno que lleva a indagar acerca de sus causas subyacentes y el examen del desarrollo de la disciplina en el país conduce a la pregunta de si puede hablarse de una ornitología colombiana propiamente dicha. En este ensayo, hago un análisis historiográfico del estudio de las aves en el país para identificar el periodo a partir del cual puede hablarse en el país de una ornitología propia. A partir de esa identificación examino las características del gremio ornitológico nacional contemporáneo y de su inserción en el contexto global.

**Palabras clave:** Ornitología en Colombia, historiografía, historia de la ciencia.

#### ABSTRACT

The explosive growth of ornithology in Colombia over the last ten years is a phenomenon that deserves an investigation of its underlying causes; at the same time, the examination of the development of the discipline in this country leads to the question of the existence of a national Colombian ornithology. In this essay, I present a historiographic analysis of bird study in Colombia to identify the period of emergence of the discipline, and examine the characteristics of the contemporary ornithological guild and those of its insertion in the global context.

**Key words:** Colombian ornithology, historiography, history of science.

Durante lo que va corrido del siglo XXI, el interés por el estudio de las aves en Colombia ha sido explosivo y puede pensarse que el avance en el conocimiento de las aves de Colombia alcanza el máximo histórico según una reciente revisión de bibliografía ornitológica colombiana (Bravo & Naranjo 2006). Desde las primeras publicaciones sobre aves con autores colombianos a comienzos del siglo XX, el número de referencias presenta tres períodos evidentes (Fig. 1), de los cuales el tercero corresponde a los últimos años del siglo.

Este patrón plantea dos interrogantes básicos para una historiografía de la ornitología en Colombia.

Por una parte, cabe preguntarse acerca de las causas subyacentes de esos tres momentos de desarrollo de los estudios sobre aves en el país. Y en segundo lugar, surge la pregunta de si el reciente florecimiento del interés sobre el tema puede interpretarse como el surgimiento de una verdadera ornitología colombiana.

Las respuestas a estas dos preguntas pueden ser reveladoras en muchos sentidos. El examen del contexto en el cual se enmarcan los hitos a los cuales se refiere la primera pregunta puede dar claves importantes para hacer sostenible el crecimiento de la ornitología en el país. Y responder a la segunda

pregunta conduce necesariamente a una visión autocrítica del reciente florecimiento del estudio de las aves en Colombia pues obliga a interpretar su significado en el desarrollo de una escuela ornitológica propia frente a empresas foráneas del conocimiento.

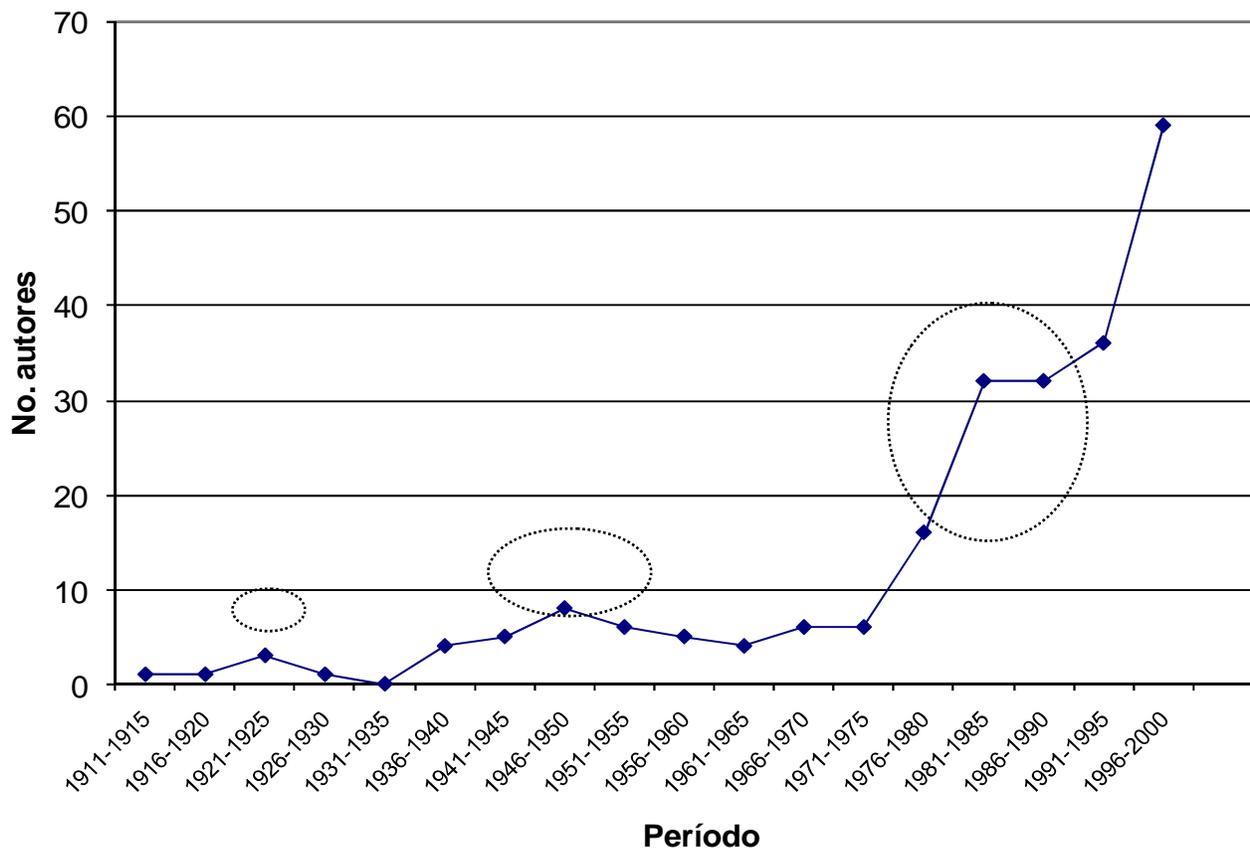
Farber (1982) afirma que, a pesar del rigor creciente en el estudio de las aves desde los albores del siglo XIX y de la demarcación cada vez más clara de la ornitología dentro del campo de la historia natural, no se puede hablar de la ornitología como disciplina hasta después de 1820. Esta afirmación es sustentada por el autor cuando dice que "...para que una disciplina esté presente debe haber un número apreciable de especialistas, en contacto uno con otro y con programas y metas comunes".

A la luz de esta tesis, en este ensayo abordo estos interrogantes que contienen una implicación epistemológica importante que, hasta ahora, no ha sido debidamente explorada en los pocos intentos por

hacer una historiografía de la ornitología en Colombia (e.g. Olivares 1966, Stiles 1993, Bravo & Naranjo 2006, Naranjo & Bravo 2006, Freile & Córdoba 2008). Una cosa es documentar el desarrollo del conocimiento sobre la avifauna de un país y otra, muy diferente, es indagar acerca del surgimiento de una escuela en la que las contribuciones de los investigadores estén imbricadas en un contexto socio-cultural propio.

#### UN MUNDO NUEVO POR "DESCUBRIR"

Después de que la conquista española borrara el conocimiento precolombino de las aves neotropicales, que a juzgar por la orfebrería debió haber sido considerable ya que solamente en la colección Tairona del Museo del Oro en Bogotá existen 280 objetos que representan aves (Sáenz-Samper 2001), los primeros asomos de una ornitología autóctona en América del Sur se dieron en Chile y en Colombia de manera prácticamente simultánea, a finales del siglo XVIII. Antes de esa época, hubo algunas



**Figura 1.** Secuencia cronológica del desarrollo de la ornitología colombiana en el siglo XX. Las elipses punteadas resaltan tres períodos de incremento notable en el número de autores.

referencias a las aves de este continente en las crónicas de la conquista empezando por el Sumario de la Natural Historia de las Indias de Gonzalo Fernández de Oviedo en donde se reseñaban las “aves conocidas y semejantes a las que hay en España” (1950 [1526]:166-167) de la región en donde estuvo Santa María la Antigua del Darién y en distintos momentos de los siglos XVII y XVIII algunos viajeros europeos coleccionaron especímenes en lo que es hoy territorio colombiano, como se demuestra con la descripción original de varias especies provenientes del país en el *Systema Naturae* de Linneo. Así por ejemplo, *Ara militaris* fue descrita con base en un espécimen sin localidad específica, *Aratinga pertinax aeruginosus* con uno de Calamar en el bajo Magdalena y *Dendrocygna viduata* y *Chauna chavaria* de ejemplares provenientes de Cartagena de Indias (Meyer de Schauensee 1948, 1949).

Estos ensayos pioneros de la ornitología suramericana merecen especial atención pues ilustran claramente la tesis de Farber mencionada al comienzo. El sacerdote jesuita Juan Ignacio Molina (1740–1829) pasó a la historia como el primer ornitólogo suramericano propiamente dicho gracias a la publicación en Italia, en 1782, de su obra *Saggio sulla Storia Naturale del Chile*, en la cual describió un buen número de especies suramericanas. Por su parte, el franciscano cartagenero Fray Diego García permaneció en el anonimato hasta el siglo XX a pesar de haber desarrollado una labor ornitológica pionera que, al menos en su método, pudo haberlo situado a la vanguardia de esta disciplina en el mundo entero.

Trabajando al servicio de José Celestino Mutis como primer colector de la expedición botánica, Fray Diego describió, con suficiente claridad como para ser reconocidas con exactitud de acuerdo con estándares actuales, 89 especies de aves del valle del Magdalena, con base en especímenes que fueron remitidos al Gabinete Real de Madrid y cuyo destino se desconoce. Infortunadamente, los manuscritos del sacerdote cartagenero permanecieron sepultados en los archivos de Indias hasta 1946, cuando el investigador Francisco de las Barras de Aragón (citado por Mantilla-R & Díaz-Piedrahita 1992:14) transcribió como ilustración de la importancia de este trabajo ornitológico la descripción de la

“Catarnica” (*Aratinga wagleri*) hecha por Fray Diego.

De las 89 aves descritas por el sacerdote cartagenero, 60 eran verdaderos hallazgos para la ciencia y por no haber sido publicados, fueron redescubiertas y re-descritas por otros autores, varias de ellas más de un siglo después. ¿Por qué entonces no surgió la ornitología en Colombia en ese momento, cuando estaban dadas las condiciones para ello dado el fermento intelectual propio de la época?

Cuando Fray Diego fue contratado por Mutis en 1783, el *Systema Naturae* de Linneo ya alcanzaba su décima edición y para esa fecha ya habían sido publicadas dos obras seminales en el desarrollo de la ornitología mundial: los seis volúmenes de la “Ornithologie” de Mathurin Jacques Brisson y la monumental “Histoire Naturelle des Oiseaux” de Georges-Louis Leclerc, Conde de Buffon. De hecho, 20 de las especies del catálogo de Fray Diego habían sido descritas antes en el *Systema Naturae* por Linneo e incluso dos de ellas, *Chauna chavaria* y *Ara militaris*, con base en especímenes coleccionados en Colombia. La ausencia de una nomenclatura taxonómica en las notas del franciscano, sugiere que éste no tuvo acceso a la obra de Linneo a pesar de que ésta formaba parte de la biblioteca de Mutis. Por otra parte, el énfasis puesto por Fray Diego a aspectos de la historia natural de las aves en sus descripciones hace pensar que conoció la obra de Buffon, copia de la cual también tenía Mutis. No obstante, esta hipótesis resulta poco plausible pues aunque en dicha obra había referencia explícita a unas 150 especies de aves con distribución conocida para Colombia (Villegas 1993; Fig. 2), ocho de las cuales estaban representadas en las colecciones de Fray Diego, las descripciones del cartagenero no evidencian el uso de esta fuente bibliográfica.

Por otra parte, el encargo hecho por Mutis a Fray Diego, de incluir en sus colecciones aves y cuadrúpedos, sin duda respondió al enorme interés, entonces en boga en Europa, por conocer plantas y animales exóticos. En esa época, los gabinetes de historia natural eran enormemente populares en Francia e Inglaterra (Farber 1982), lo que ha sido señalado por muchos autores (ver por ejemplo Bowler

1998) como el comienzo de la fragmentación de la historia natural en las disciplinas que hoy conocemos. Sin embargo, al parecer perdió importancia rápidamente ante los ojos de Mutis, probablemente como consecuencia de los intereses comerciales que motivaron la expedición, los cuales giraban alrededor de las plantas medicinales y la prospección minera, o simplemente porque al jefe de la expedición botánica no le interesaban las aves. Esta segunda hipótesis resulta plausible si se consideran las recomendaciones que hizo a Fray Diego para preservar sus especímenes (Mantilla-R & Díaz-Piedrahita 1992), por completo inadecuadas y en absoluto acordes con las prácticas de taxidermia desarrolladas por investigadores de los gabinetes franceses de historia natural (ver Farber 1982) que, de haber estado Mutis interesado en la ornitología, hubiera conocido.

Fuera producto del aislamiento del sacerdote franciscano, de los intereses comerciales de Mutis, o de una historia natural española centrada en la botánica económica en esta época colonial, el hecho es que las cuidadosas descripciones de Fray Diego García, que incluían características morfológicas, datos morfométricos, información sobre distribución, hábitat e historia natural, permanecieron ocultas a la comunidad ornitológica hasta una fecha en la cual ya habían perdido su valor como novedad científica o como aporte metodológico. De haberse puesto en contacto el fraile cartagenero con otros investigadores de la época, su trabajo ornitológico hubiera podido ser un logro comparable al de Molina en Chile, Félix de Azara en Paraguay, Argentina y Uruguay o Alexander Wilson en Norteamérica.

#### LA ILUSTRACIÓN Y LA HISTORIA NATURAL EN LA NUEVA GRANADA

El celo excesivo de los españoles durante la dinastía de los Austrias por controlar el acceso a la información sobre sus colonias (Díaz Piedrahita 2005), ha sido visto por algunos autores como la razón por la cual el desarrollo de la historia natural en Centro y Suramérica tuvo un retraso de dos siglos (Boubier 1925:92, citado por Vuilleumier 2003). En efecto, solamente hasta el ascenso al poder de la dinastía de los Borbones la búsqueda de “El Dorado” dio paso a la de alternativas económicas basadas en la explotación de los recursos naturales, y fue entonces



**Figura 2.** Muchas especies de aves colombianas fueron incluidas en la “Histoire Naturelle des Oiseaux” de Buffon.

ces, a partir de este momento, a comienzos del siglo XVIII, cuando la corona española inició la prospección sistemática de los mismos. Carlos III fue excepcional en promover tales esfuerzos, que se diluyeron con sus sucesores y con la invasión napoleónica.

Las expediciones organizadas por la corona española a raíz de la firma del tratado de Madrid con los portugueses en 1750 y las famosas expediciones botánicas a los virreinos de Perú (1777), Nueva España (hoy México, 1787) y la Nueva Granada (1783), fueron grandes empresas imperiales (Nieto 2006:227-229). Con estas expediciones, España buscaba comprometer a los sectores tradicionales en la promoción de un saber que permitiría recuperar el esplendor del Siglo de Oro, además de controlar y dirigir la explotación de los recursos florísticos de sus posesiones ultramarinas (Becerra-Ardila & Restrepo-Forero, sin fecha). Llama la atención, sin embargo, que a pesar del enorme esfuerzo invertido en ella, la historia natural española de este periodo no se integró del todo a las tendencias europeas de la época y, con excepción de la

obra de Félix de Azara, estuvo prácticamente circunscrita a la botánica económica.

Por otra parte y con contadas excepciones, esta fue una empresa netamente española, aislada casi por completo de los esfuerzos que se llevaban a cabo en el resto de Europa: antes de la guerra de la independencia, apenas un puñado de naturalistas no españoles visitaron la Nueva Granada e hicieron trabajo ornitológico. El botánico sueco Löebling, discípulo de Linneo, encabezó una expedición al Orinoco entre 1754 y 1756, mientras que Nikolaus Joseph von Jacquin (Fig. 3) coleccionó especímenes en localidades del Caribe colombiano en 1758, Charles-Nicolas-Sigisbert Sonnini de Manoncourt en su viaje de Guyana a Perú en 1774 probablemente coleccionó también en territorio colombiano y Alexander von Humboldt incluyó algunas aves, como el Cormorán Neotropical (*Phalacrocorax brasilianus*) y el Guácharo (*Steatornis caripensis*) en sus extensas colecciones de 1801 en la Nueva Granada.

Sin duda, este aislamiento fue favorecido por las diferentes guerras de España con las dos potencias

que estaban a la cabeza de la renovación intelectual de la ilustración (contra Inglaterra entre 1729 y 1748, 1762-1763, 1779-1783, 1796-1802 y 1805-1807 y contra la Francia revolucionaria entre 1793 y 1795 [Palacios & Safford 2002]). La invasión napoleónica de España efectivamente acabó con cualquier apoyo a la ciencia porque dio lugar a años de guerra civil contra Napoleón y su hermano. De acuerdo con la tesis de Farber (1982), el siglo de las luces, época durante la cual ocurrió la primera radiación significativa de la ornitología, termina entonces para la Nueva Granada sin asomos de esta disciplina a pesar de haber sido testigo de la obra de un gran ornitólogo que permanecería escondida durante casi doscientos años.

#### ORNITOLOGÍA NEOCOLONIAL

Después de 1815, al finalizar las guerras napoleónicas, las potencias europeas iniciaron una verdadera carrera de exploraciones científicas, muchas de las cuales abarcaron buena parte de la región Neotropical y esto representó un avance significativo en el desarrollo de la ornitología del nuevo mundo (Farber 1982), aunque en el caso de Colombia este fenómeno solamente vendría a darse después de la guerra de independencia. Una vez abiertas las puertas del nuevo mundo para investigadores no españoles, varios ornitólogos europeos (o por lo menos colectores especializados en aves), recorrieron los frágiles caminos de la Nueva Granada.

Si dejamos de lado el intento pionero de Fray Diego García, puede afirmarse que éste fue sin duda el primer periodo de documentación de la avifauna colombiana, aunque no pueda hablarse todavía del surgimiento de una ornitología en el país. La mayor parte de las colecciones hechas por estos viajeros y exploradores alimentaron grandes museos europeos como el Muséum National d'Histoire Naturelle de París o el Museo Británico, o los gabinetes privados de algunos personajes de la nobleza cuyo capital cultural empezaba a apoyarse en su capacidad para mantener sus propios museos (Farber 1982).

Dadas las características claramente neocoloniales de este periodo, conviene examinar brevemente sus antecedentes y consecuencias. En 1823, Francisco Antonio Zea fue comisionado por el gobierno republicano (Decreto del 22 de julio de 1823; Díaz-



**Figura 3.** Nikolaus Joseph von Jacquin fue tal vez el primer naturalista europeo en coleccionar especímenes de aves en Colombia. Fotografía reproducida con permiso de Digital Image Librarian, Smithsonian Institution Libraries <http://www.sil.si.edu/imagegalaxy>

Piedrahita 2004) para contratar un equipo de investigadores para desarrollar un ambicioso proyecto de explotación de los recursos naturales de la nueva república, inspirado en modelos europeos. Aparte de hacer la prospección de recursos de importancia económica, especialmente mineros, la “misión francesa”, compuesta por el peruano Mariano Rivero y los franceses Jean Baptiste Boussingault, François Desiré Roulin, Jacques Bourdon y Joustine-Marie Goudot, tuvo a su cargo la creación de un museo de ciencias naturales, el cual infortunadamente no tuvo una sede fija ni recursos adecuados, por lo que sus colecciones terminaron perdiéndose (Becerra-Ardila & Restrepo-Forero, sin fecha). No sabemos, por lo tanto, si en este primer museo colombiano de historia natural hubo colecciones ornitológicas de alguna importancia, aunque de cualquier forma es evidente que si las hubo no motivaron una primera generación de ornitólogos en el país. De esa época, solamente se tiene noticia de Genaro Valderrama, miembro de la Sociedad de Naturalistas Neogranadinos fundada el 4 de junio de 1859, quien supuestamente tuvo a su cargo el estudio de la ornitología (Vezga 1971); bien fuera por el escaso respaldo que tuvo esta sociedad o por razones circunstanciales, se desconoce el alcance de dichos estudios.

De los naturalistas venidos en la misión francesa, Goudot fue el único en permanecer varios años en el país y debido a esta permanencia su aporte a la historia natural, especialmente a la ornitología, fue notable. Por una parte, este investigador, entrenado en la escuela francesa de naturalistas tan famosos como Buffon y Cuvier, coleccionó aves en Santa Marta, el Río Magdalena, Bogotá, los llanos del Meta, los ríos Ariari y Guayabero, la región de Muzo, Icononzo, Pandí, las montañas del Quindío, el norte del valle del Cauca, Turbaco y Cartagena (Palmer 1918), las cuales fueron reseñadas por distintos autores de renombre, como Boissoneau, Lafresnaye y Lesson, entre otros.

Pero lo que hace famoso a este personaje es el hecho de haber sido, aparentemente, quien dio origen a las famosas “pieles de Bogotá”, principal fuente de información sobre aves de Colombia antes del trabajo seminal de Chapman (1917): casi la tercera parte de las especies de aves del país fueron descritas con base en “pieles de Bogotá” (F.G. Stiles, com. pers.) que eran enviadas sin dato alguno a

los mercados europeos – primero de Francia, en donde la casa Verreaux fue particularmente activa, luego a otros países europeos y hacia finales del siglo, a los Estados Unidos. Según Palmer (1918), es muy posible que Goudot hubiera entrenado cazadores locales en algunos rudimentos de taxidermia y a partir de 1838, un verdadero alud de pieles de aves fue exportado a los mercados europeos y norteamericanos. Por esos años, como es bien conocido, estuvieron de moda sombreros, vestidos y accesorios femeninos adornados con pieles de aves. Para dar una idea del volumen de este negocio, basta con dos ejemplos: Meyer (1889) menciona que en un evento social de la época, en alguna ciudad de los Estados Unidos, se presentó una dama luciendo un vestido adornado con trozos de 3000 colibríes del Brasil y Schultz (sin fecha) registra que más de 41,000 pieles de colibríes fueron vendidas en la feria de plumas de Londres de 1911.

Por otra parte, en esta época había también un activo mercado de especímenes para museos y colecciones privadas: solamente el Conde Hans von Berlepsch, quien con seguridad obtuvo pieles de localidades colombianas (ver Chapman 1917), logró acumular una colección de aproximadamente 50,000 ejemplares de aves en su castillo de Witzhausen (Vuilleumier 2003). Los principales museos del mundo estaban compitiendo por el tamaño y diversidad de sus accesiones y la presencia en Colombia de por lo menos 17 naturalistas extranjeros dedicados a la colección de aves entre 1846 y 1912 se debió al tráfico de especímenes más que al desarrollo de investigaciones científicas específicas.

Otra característica sobresaliente de la ornitología decimonónica en Colombia, fue que algunos de los colectores que participaron en ella, además de ser extranjeros, estaban vinculados a proyectos de infraestructura o de prospección minera. Por ejemplo, C. J. Wood & W. S. Wood, Jr., formaron parte en 1857 de la expedición del teniente Nathaniel Michler, de la armada norteamericana, enviada a reconocer la zona de los ríos Atrato y Truandó en busca de alternativas para una conexión interoceánica. Esta exploración continuaba la tradición norteamericana, iniciada por el presidente Thomas Jefferson con la famosa expedición de Lewis y Clark, de obtener datos para posteriores reportes sobre distintos aspectos de la historia natural en todas las misiones

de reconocimiento topográfico (Welter 1955). Los naturalistas que acompañaban las expediciones de prospección recogían una gran cantidad de información y especímenes de historia natural, los cuales eran posteriormente estudiados por algunos de los científicos más prestantes de la época (Schubert 1988). Esta práctica corresponde evidentemente a un modelo imperial de desarrollo del conocimiento ya que, según Nieto 2006:227, “Nombrar, dibujar, clasificar y transportar objetos naturales son prácticas centrales de un proyecto en el cual la historia natural, al revelar el orden de la naturaleza, puede ofrecer nuevos métodos para resolver problemas políticos y económicos de los imperios”. En este sentido valdría la pena explorar la vinculación del británico T. K. Salmon con el gobierno de Antioquia entre 1872 y 1879, la de Frederick A. Simons después de 1879, o el propósito del viaje del teniente norteamericano Wirt Robinson y su hermano a lo largo del río Magdalena en 1895, pues muy seguramente el trabajo ornitológico de estos naturalistas fue contingente al desarrollo de intereses económicos o estratégicos de sus países de origen.

#### NACIONALISMO Y ASOMOS DE LA ORNITOLOGÍA COLOMBIANA

La inercia de la ornitología neocolonial que acabo de describir perduró prácticamente hasta la mitad del siglo pasado. El estudio de las aves colombianas durante esa etapa fue una tarea de investigadores extranjeros, ya que las mayores obras sobre aves colombianas del primer tercio del siglo XX fueron el resultado del trabajo de un puñado de investigadores norteamericanos. Por una parte, el primer libro sobre la avifauna del país, “The distribution of bird-life in Colombia; a contribution to a biological survey of South America” de Frank M. Chapman (1917), compendia la información obtenida por naturalistas del Museo Americano de Historia Natural bajo la dirección del mismo Chapman (Fig. 4), durante ocho expediciones ornitológicas a Colombia. De igual manera, la obra “The birds of the Santa Marta region of Colombia: a study in altitudinal distribution” de W. E. Clyde Todd & Melbourne Armstrong Carriker Jr (1922), se basaba en el trabajo de campo hecho por el segundo autor en la Sierra Nevada.

Sin desconocer la enorme trascendencia de estos trabajos, es preciso señalar que su misión principal

fue la de avanzar en el conocimiento de las aves colombianas sin contribuir directamente al establecimiento de la disciplina en el país. Las enormes colecciones en las cuales estuvieron apoyados (15 775 en el caso de Chapman y alrededor de 30 000 en el de Carriker) fueron exportadas en su totalidad a los Estados Unidos y el intercambio de información entre los investigadores norteamericanos y los naturalistas colombianos, concentrados entonces en el Museo de La Salle en Bogotá, fue asimétrico, como lo explica Quintero (2007:118) al referirse a Chapman y el hermano Apolinar: “El balance de poder en la relación entre ambos naturalistas se inclinó fuertemente hacia el lado americano, especialmente porque Chapman recibió reconocimiento científico en un medio internacional cuando publicó los resultados de las aves enviadas por Apolinar”.



**Figura 4.** Las expediciones del Museo Americano de Historia Natural lideradas por Frank M. Chapman marcaron el primer gran esfuerzo editorial sobre las aves de Colombia. Fotografía reproducida con permiso de The Auk y la American Ornithologists' Union.

Por su parte, Carriker, que vivió en dos ocasiones en Colombia, tuvo una esposa colombiana y murió en el país, no fue más allá de publicar algunos de sus últimos trabajos en revistas colombianas en los últimos años de su carrera, pues sus investigaciones también fueron hechas en conexión permanente con museos norteamericanos y sus ingresos, durante la mayor parte de su vida en Colombia, dependieron de la venta de especímenes a los mismos. Aunque estas actitudes eran perfectamente naturales en la época, vistas desde estos tiempos postmodernos cuando "...el estudio de la ciencia y el imperialismo ha reconocido el poder de la ciencia en ejercer control sobre las colonias y el imperio en expansión" (Quintero 2007:8), se revelan como una forma más de colonialismo.

Después de todo, el legado del "Destino Manifiesto", la misión supuestamente natural de los Estados Unidos de civilizar y democratizar las Américas seguía en pie a la vuelta del siglo. Esto lo demuestra el que la National Geographic Society hiciera un llamado explícito en 1892 de usar la ciencia como "una forma efectiva de ayudar los intereses externos de los Estados Unidos mediante expediciones científicas e inventarios que documentaran los recursos, los paisajes y los seres vivos de América Latina" (Quintero 2007:60).

Por la misma época en la que Chapman y Carriker iniciaron sus trabajos en Colombia se dieron los primeros pasos en el desarrollo de una ornitología nacional, gracias a la creación de la Sociedad de Ciencias Naturales del Instituto de la Salle por parte del sacerdote francés Apolinar María y a la posterior difusión de la historia natural en distintos claustros educativos de esta comunidad religiosa, como los Colegios Biffi y San José en Barranquilla y Medellín, respectivamente. A pesar de estos esfuerzos, en los cuales el hermano Nicéforo María, también francés, jugó un papel preponderante, su legado ornitológico directo en el país fue limitado, pues además de la asimetría de las relaciones con investigadores de los Estados Unidos ya mencionada, en la Colombia de esa época apenas había un interés profesional en el desarrollo de las ciencias naturales y en particular, de esta disciplina. No se oculta, sin embargo, que el impulso dado por los sacerdotes de La Salle al estudio de la historia natural en Colombia fue definitivo. Después de seis

años de labores, la agrupación creada por el Hermano Apolinar se convirtió en la Sociedad Colombiana de Ciencias Naturales y en 1936 en la actual Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, responsable en gran medida por la creación del Departamento de Botánica de la Universidad Nacional, que luego se convertiría en el Instituto de Ciencias Naturales, en donde finalmente se establecieron los cimientos de la ornitología colombiana.

Una vez creado el Instituto de Ciencias Naturales, Armando Dugand, su primer director (Fig. 5), reclutó algunos de los mejores naturalistas del momento en el país, entre los que estuvieron Federico Carlos Lehmann y José Ignacio Borrero como primeros responsables de las colecciones ornitológicas. A partir del trabajo de estos dos investigadores y del mismo Dugand, que además de botánico era un ornitólogo competente, empezó a tejerse una pequeña red de personajes interesados en las aves. Para mediados del siglo XX, esta nómina incluía entre sus representantes más preclaros, además del Hermano Nicéforo María, al padre Antonio Oliva-



**Figura 5.** El naturalista barranquillero Armando Dugand Gnecco jugó un papel fundamental en el primer intento por construir una ornitología nacional en Colombia a mediados del siglo XX. (Retrato ubicado en el Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia).

res y al joven naturalista Jorge Ignacio Hernández Camacho.

De esta forma, se dieron parcialmente en Colombia las primeras dos condiciones identificadas por Farber (1982) para el establecimiento en el país de la ornitología como disciplina pues no solamente hubo un grupo de ornitólogos activos durante las décadas de 1940 y 1950, sino que éstos estuvieron en estrecha comunicación, al menos inicialmente. Pero además, la tercera condición, la de tener programas y metas comunes, también se dio como consecuencia de las políticas nacionalistas de Dugand, las cuales estaban a tono con las tendencias de una época en la que ya existían mecanismos legales para regular el trabajo de expedicionarios extranjeros y en la que las plantas y animales silvestres empezaban a ser considerados como elementos fundamentales de la colombianidad (Quintero 2007:143).

Un paso significativo en este sentido, fue por lo tanto el que dio Dugand al invitar en 1946 al ornitólogo romano residente en Estados Unidos, Rodolphe Meyer de Schauensee (Fig. 6), a publicar su catálogo de las aves colombianas en la recién fundada revista *Caldasia*. La aceptación de esta invitación por Meyer de Schauensee puso a disposición de los ornitólogos colombianos la obra más importante producida en casi cincuenta años sobre la avi-fauna del país, en lo que fue un hito sin precedentes. Además de ser la primera repatriación de información ornitológica obtenida por museos norteamericanos (las colecciones de finales del siglo XIX y comienzos del XX y la reciente adquisición de 12,500 especímenes por la Academia de Ciencias de Philadelphia, de la cual era curador Meyer de Schauensee), fue la primera vez que un investigador acreditado en círculos científicos internacionales condescendía a publicar un trabajo de esta magnitud en lo que para entonces era una revista incipiente del recién inventado tercer mundo.

Por otra parte, la publicación de "The Birds of the Republic of Colombia" indudablemente dinamizó el trabajo de los pioneros de la ornitología en el país, como lo demuestra el número de sus publicaciones entre 1940 y 1959 comparado con el de los veinte años precedentes (85 vs. 6; datos de Bravo & Naranjo 2006). Durante las dos décadas siguientes, disminuyó paulatinamente el número de publicacio-

nes y el de autores, aunque en ese lapso se produjeron trabajos de importancia como las "Aves de Cundinamarca" (Olivares 1969), las "Aves de Caza Colombianas" (Borrero 1972) y "Las Ciconiformes Colombianas" (Olivares 1973). Pero los intereses comunes promovidos por Dugand se diluyeron poco a poco. La destrucción de la colección del Museo de La Salle en 1948, seguida por el fallecimiento del Hermano Apolinar poco después, fue un verdadero golpe para el naciente desarrollo de la ornitología autóctona, que habría de debilitarse aun más con el aislamiento progresivo de estos ornitólogos a medida que se situaron en diferentes espacios de ejercicio profesional: Lehmann se trasladó a Popayán en 1951, Dugand se retiró del Instituto en 1955 y Borrero se estableció en Medellín en 1962. Esta atomización del grupo de pioneros fue sin duda el principal factor que impidió la consolidación de la ornitología en Colombia en ese momento.

#### ¿TENEMOS UNA ORNITOLOGÍA "COLOMBIANA"?

Desde mediados de la década de 1970, se inicia un repunte en las estadísticas del estudio de las aves en Colombia innegablemente asociado con la inclusión de la cátedra de ornitología en la Universidad Nacional de Colombia y en la Universidad del Va-



**Figura 6.** Los trabajos de Rodolphe Meyer de Schauensee fueron esenciales para el desarrollo del conocimiento sobre aves colombianas a pesar de que dicho autor nunca visitó el país. Fotografía reproducida con permiso de The Auk y la American Ornithologists' Union.

lle y la creación en 1981 de la Sociedad Vallecana de Ornitología en Cali. Estos acontecimientos constituyeron la plataforma para el último salto de este recuento historiográfico, que nos traslada hasta nuestros días. La SVO fue la primera organización de su género en el país y su creación estimuló la aparición de sus homólogas en Manizales y Medellín en menos de cinco años, lo que condujo a su vez a una rápida multiplicación de interlocutores interesados en las aves colombianas. Y esta interlocución habría de intensificarse, en un fenómeno histórico sin precedentes, con dos hitos fundacionales: la publicación de la guía de aves de Colombia de Hilty & Brown (1986) y el primer encuentro de ornitología celebrado en 1987 en la reserva natural de Acaime, en el Quindío. A partir de ese momento, lo que antes fue solamente el intento de unos pocos iniciados por desarrollar una disciplina científica, se convirtió en la construcción colectiva de un imaginario para el país de las aves, cuyo significado no resulta del todo evidente quizás porque todos formamos parte de esta historia reciente, pero que tiene, por lo menos, cuatro facetas sobresalientes.

En primer lugar, las distintas sociedades ornitológicas creadas en Colombia desde 1981, lo mismo que los Encuentros, dieron cabida desde un comienzo no solamente a la investigación científica sino también a la apreciación estética de las aves silvestres, a su conservación y a la apropiación lúdica de lo que significan, lo que sin duda ha sido una contribución importante a nuestra construcción de singularidad. Si algo distingue a la comunidad ornitológica colombiana, es la ausencia de fronteras entre observadores de aves, “pajareros” y ornitólogos profesionales, conectados todos por una pasión compartida. El valor de esta característica, se aprecia claramente con el hecho de que la elaboración de la estrategia nacional para la conservación de las aves, la preparación del libro rojo de las aves de Colombia, la construcción del banco de sonidos del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y la identificación de Áreas Importantes para la Conservación de las Aves, hayan sido el resultado de procesos ampliamente participativos, en los que además de científicos acreditados académicamente, intervinieron observadores y pajareros con una larga trayectoria empírica.

Por otra parte, la ruptura de las distancias intergeneracionales dentro del colectivo de la pajarería colombiana, fenómeno que se hace visible cada vez con mayor intensidad, es sin duda una salvaguarda de esta construcción colectiva. Aunque en cualquier parte del mundo el interés por las aves no conoce límites de edad y en la mayoría de los casos es una fiebre que nos abrasa a lo largo de toda la vida, esto no implica necesariamente que niños, jóvenes y adultos compartan los mismos espacios ni persigan intereses comunes. En el caso de Colombia, existen grupos de niños observadores de aves en distintas regiones del país y herederos del planeta que desarrollan labores de monitoreo de aves silvestres en reservas naturales de la Sociedad Civil. Este fenómeno, además de ser un mecanismo efectivo para lograr una renovación permanente del gremio, proporciona la oportunidad de poner en práctica las lecciones aprendidas en muchos procesos por sus predecesores y de mantener a éstos en contacto con nuevas tendencias generacionales.

La tercera faceta singular de la ornitología colombiana contemporánea está representada en la estructura organizacional de este diverso gremio. A partir del ejemplo de las primeras sociedades ornitológicas regionales creadas a comienzos de la década de 1980, en poco más de diez años se multiplicó el número de grupos dedicados a lo que, tomando prestada la expresión del padre Antonio Olivares, podría denominarse “La Pájara Vida”. Esta expresión de compromiso por parte de la sociedad civil, al igual que la publicación en el mismo período de por lo menos 15 guías regionales para la identificación de aves, son evidencias sólidas de una descentralización de la ornitología sobre la cual se han podido construir iniciativas tan importantes como la red nacional de observadores de aves (17 organizaciones asociadas), su lista de correo (652 usuarios registrados hasta febrero de 2007 según la página web de la red) y la puesta en marcha de Databases como patrimonio compartido de los registros ornitológicos de centenares de observadores de todos los rincones del país.

Finalmente, la manera como se ha dado la integración de la ornitología contemporánea del país en el concierto internacional demuestra una progresiva autonomía con respecto a influencias foráneas. A diferencia de cuando el hermano Apolinar María y

Armando Dugand enfrentaron las tendencias asimétricas de la relación entre naturalistas nacionales e investigadores del llamado “primer mundo”, tenemos hoy elementos suficientes para encontrar la paridad. La ola de descripciones de nuevas especies y subespecies hechas por ornitólogos residentes en Colombia desde la década de 1990 contrasta fuertemente con épocas anteriores en las que las descripciones de especies nuevas fueron hechas en su mayoría fuera del país con base en ejemplares tipo que aún permanecen en Europa o los Estados Unidos. Por otra parte, el incremento sustancial del número de ornitólogos profesionales con vínculos formales e informales con instituciones académicas y de conservación en distintas partes del mundo, ha proporcionado el contexto necesario para que finalmente los esfuerzos de los grupos ornitológicos nacionales tengan cabida y se articulen con iniciativas que trascienden las fronteras.

Tenemos entonces buenas razones para afirmar que el estudio de las aves ha alcanzado en Colombia su mayoría de edad. Además de la proliferación de grupos de observadores de aves, el fortalecimiento de las colecciones científicas en el país (especialmente las del Instituto de Ciencias Naturales y el Instituto de Investigación en Recursos Biológicos Alexander von Humboldt), la existencia de la ACO, la publicación continuada de dos revistas electrónicas arbitradas (*Ornitología Colombiana* y el *Boletín de la SAO*) y la realización de dos Congresos de Ornitología Colombiana, son muestras claras de la consolidación de la disciplina en el país si nos atenemos a los criterios propuestos por Farber (1992). Contamos hoy con más ornitólogos competentes en el país que en cualquier otro momento de la historia, los contactos y mecanismos de comunicación del gremio son múltiples y, desde la formulación de la estrategia nacional para la conservación de las aves (Renjifo et al. 2000), tenemos programas y metas comunes que nos convocan. Sólo queda esperar que estos elementos sean suficientes para orientar la ornitología colombiana del siglo XXI hacia un horizonte contextual suficientemente amplio, pero manteniendo nuestra identidad frente a las agendas transnacionales de investigación y conservación.

Agradezco la invitación hecha por la Asociación Colombiana de Ornitología para presentar un pri-

mer borrador de este ensayo como conferencia magistral en la apertura del segundo Congreso de Ornitología Colombiana en Bogotá el 8 de agosto de 2007. Igualmente agradezco a Felipe Estela por su colaboración en la recopilación bibliográfica para su preparación y a Camilo Quintero y Gary Stiles por su revisión crítica de manuscritos preliminares.

## LITERATURA CITADA

- BECERRA-ARDILA, D. & O. RESTREPO-FORERO. Sin fecha. Las ciencias en Colombia: 1783-1990, Una perspectiva histórico-sociológica. <http://www.docentes.unal.edu.co/omrestrepof/docs/Las%20ciencias%20en%20colombia.pdf> , consultado por última vez el 31 de julio de 2007.
- BORRERO, J. I. 1972. Aves de caza colombianas. Cali: Universidad del Valle.
- BOUBIER, M. 1925. L'Évolution de l'Ornithologie. Librairie Félix Alcan, Paris.
- BOWLER, P. J. 1998. Historia Fontana de las Ciencias Ambientales. México: Fondo de Cultura Económica.
- BRAVO, G. A. & L. G. NARANJO. 2006. Estado del conocimiento sobre aves terrestres en Colombia. Pp. 130-151 En: Chávez, M. E. & M. Santamaría (Eds.). Informe Nacional sobre el Avance en el Conocimiento y la Información de la Biodiversidad 1998 – 2004. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- CHAPMAN F.M. 1917. The distribution of bird-life in Colombia; a contribution to a biological survey of South America. *Bulletin American Museum of Natural History* 36: 1 - 729.
- DÍAZ-PIEDRAHITA, S. 2004. La Escuela de Ciencias naturales, 1868. <http://bibliotecavirtual.clacso.org.ar/libros/colombia/ces/ciencias.pdf>, última consulta el 31 de julio de 2007.
- ESCALLÓN, A. M. 1993. Martinet, un investigador iluminado. Pp. En: Villegas, B. (Ed). Aves de Colombia, grabados iluminados del siglo XVIII. [http://www.villegaseditores.com/loslibros/95891388700/buffon\\_txt.php](http://www.villegaseditores.com/loslibros/95891388700/buffon_txt.php), última consulta el 30 de julio de 2007.
- FARBER, P. L. 1982. Discovering birds, the emergence of ornithology as a scientific discipline, 1760-1850. Baltimore & London: The Johns Hopkins University Press.

- FERNÁNDEZ DE OVIEDO, G. 1950 [1526]. De la natural hystoria de las Indias. Sumario de la natural y general istoria de las Indias. Buenos Aires, México: Fondo de cultura económica.
- FREILE, J. F. & S. CÓRDOBA-CÓRDOBA. 2008. Historia de la ornitología en la región andina: el ejemplo de Colombia y Ecuador. *Ornitología Neotropical* 19 (suppl.):381-389.
- GONZÁLEZ-PÉREZ, M. 1985. Francisco José de Caldas y la Ilustración en la Nueva Granada, 2ª Ed. Bogotá: Editorial Tercer Mundo.
- HILTY, S. L. & W. L. BROWN. 1986. A Guide to the birds of Colombia. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- MANTILLA-R., L. C. & S. DÍAZ-PIEDRAHITA. 1995. Fray Diego García, su vida y su obra científica en la Expedición Botánica. Bogotá: Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Enrique Pérez Arbeláez No. 7.
- MEYER, LE GRAND T. 1889. Extinction of our birds. The Ornithologists and Oologists' Semi-Annual. Pittsfield, Mass., January 1889.
- NARANJO, L.G. & G.A. BRAVO. 2006. Estado del conocimiento sobre aves acuáticas en Colombia. Pp. 214-224 En: Chávez, M. E. & M. Santamaría (Eds.). Informe Nacional sobre el Avance en el Conocimiento y la Información de la Biodiversidad 1998 – 2004. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- NIETO-OLARTE, M. 2006. Remedios para el Imperio, historia natural y la apropiación del nuevo mundo, 2ª Ed. Bogotá: Universidad de los Andes.
- OLIVARES, A. 1966. Introducción a la historia de la ornitología colombiana. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. 48:367-375.
- OLIVARES A. 1969. Aves de Cundinamarca. Universidad Nacional de Colombia. Antares, Tercer Mundo. Bogotá, Colombia.
- OLIVARES A. 1973. Las Ciconiiformes colombianas. Proyser, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- PALACIOS, M. & F. SAFFORD. 2002. Colombia, país fragmentado, sociedad dividida. Bogotá: Grupo Editorial Norma.
- PALMER, T. S. 1918. Goudot's explorations in Colombia. *Auk* 35:240-241.
- QUINTERO, C. 2007. Trading in Birds: A History of Science, Economy, and Conservation in U.S.-Colombia Relations. Ph.D. Dissertation, University of Wisconsin, Madison, Wisconsin, Estados Unidos.
- SCHUBERT, F.N. (ED.). 1988. The nation builders. A sesquicentennial history of the corps of topographical engineers, 1838-1863. Washington, DC: United States Army Corps of Engineers, Office of History.
- SÁENZ SAMPER, J. 2001. Las águilas doradas: más allá de las fronteras y del tiempo. El motivo de las aves con alas desplegadas en la orfebrería tairona. *Boletín Museo del Oro*. No. 48, enero-junio 2001. Bogotá: Banco de la República. <http://www.banrep.gov.co/museo/esp/boletin>, última consulta el 3 de agosto de 2007.
- SCHULTZ, H. Sin fecha. Did you know? <http://www7.nationalgeographic.com/ngm/0701/feature4/learn.html>, última consulta el 1 de agosto de 2007.
- STILES, F.G. 1993. Buffon: su época, su obra y el desarrollo de la ornitología en Colombia Págs. 9-19 en: B. Villegas (ed.). Aves de Colombia, grabados iluminados del siglo XVIII. Villegas Editores, Bogotá.
- TODD W. E. C. & M. A. CARRIKER JR. 1922. The birds of the Santa Marta region of Colombia: a study in altitudinal distribution. *Annals of the Carnegie Museum* 14:1 - 611.
- VEZGA, F. 1971. La expedición botánica. Cali: Carvajal y Compañía, edición limitada.
- VILLEGAS, B. (ED). 2003. Aves de Colombia, grabados iluminados del siglo XVIII. [http://www.villegaseditores.com/loslibros/95891388700/buffon\\_txt.php](http://www.villegaseditores.com/loslibros/95891388700/buffon_txt.php), última consulta el 30 de julio de 2007.
- VUILLEUMIER, F. 2003. Neotropical Ornithology: Then and now. *The Auk* 120:577-590.
- WELKER, R. H. 1955. Birds and men, American birds in science, art, literature and conservation, 1800-1900. Cambridge: The Belknap Press.

*Recibido: 15 julio 2008*

*Aceptado: 20 noviembre 2008*

**Artículos****LAS INTERACCIONES ECOLÓGICAS Y ESTRUCTURA DE UNA COMUNIDAD ALTOANDINA DE COLIBRÍES Y FLORES EN LA CORDILLERA ORIENTAL DE COLOMBIA**

**Ecological interactions and structure of a high Andean community of hummingbirds and flowers in the Eastern Andes of Colombia**

**Aquiles Gutiérrez-Zamora**

*Corporación ECOTONO y Grupo de Ornitología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., Colombia. [aquiles@ecotonocolombia.org](mailto:aquiles@ecotonocolombia.org), [eagutierrez@unal.edu.co](mailto:eagutierrez@unal.edu.co)*

**RESUMEN**

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

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

**ABSTRACT**

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

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

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

## INTRODUCCIÓN

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

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

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

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

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

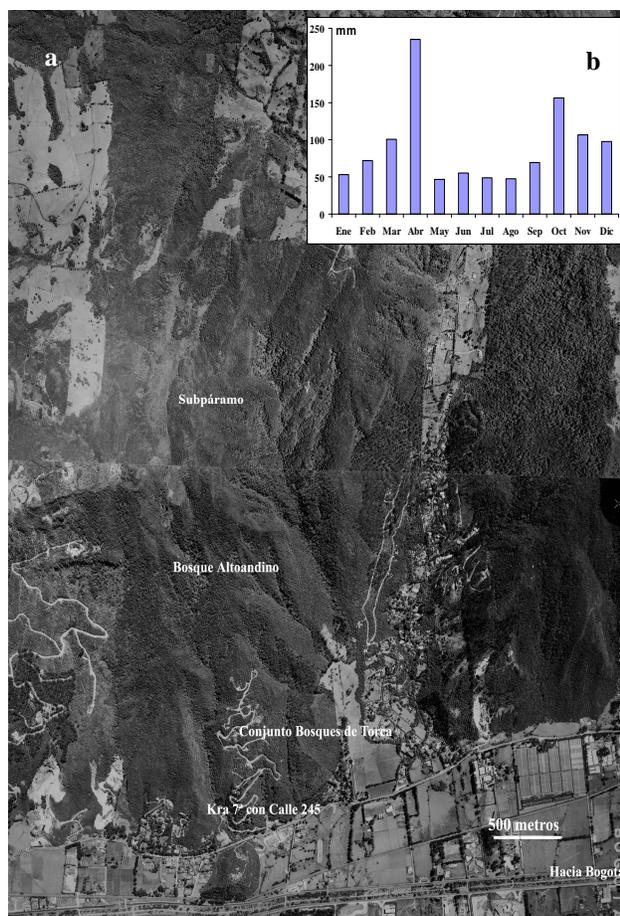
montaña. En este artículo hago énfasis en la organización espacial y ecomorfológica de esta comunidad; el análisis de la dinámica temporal de la comunidad se presentará en otra publicación.

## MATERIALES Y MÉTODOS

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

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

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



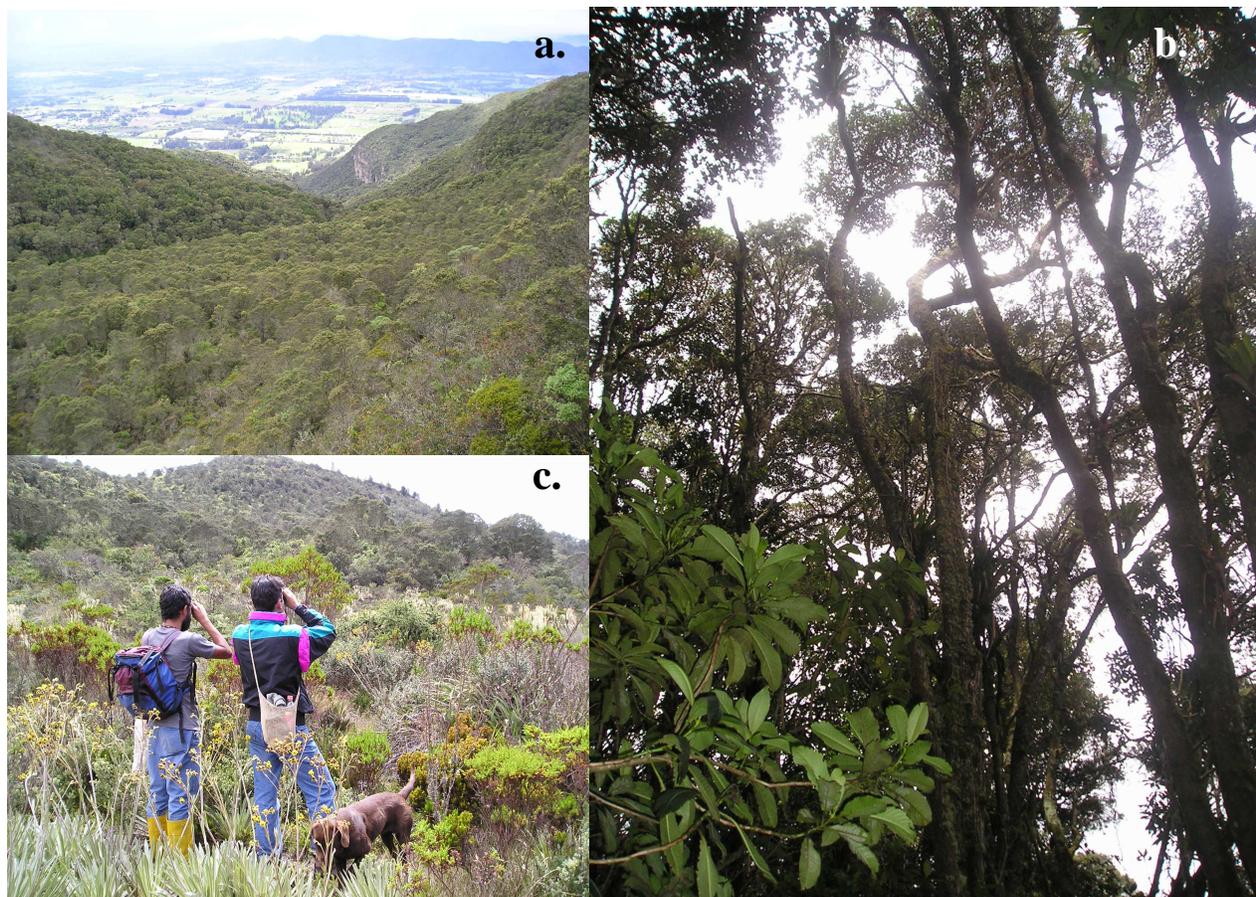
**Figura 1** a) Ubicación general de área de estudio. Fuente: IGAC; b) Comportamiento de las lluvias: muestra los promedio de precipitación mensual entre 2001 y 2003.

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

## RESULTADOS

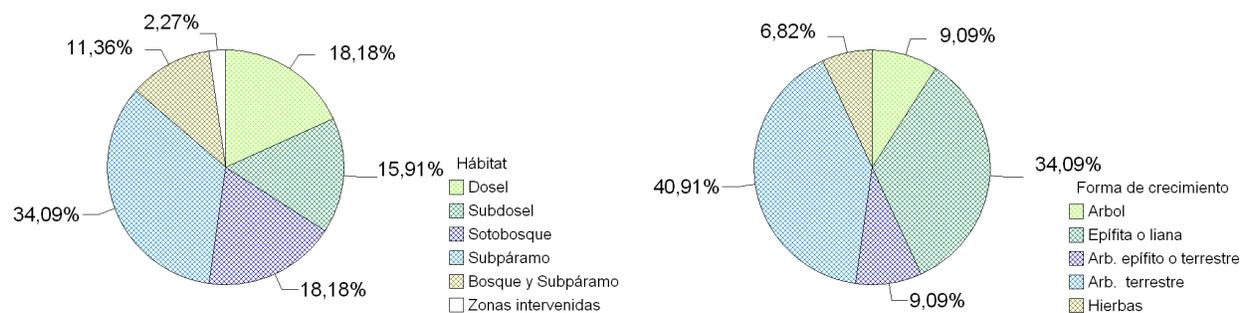
**COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE PLANTAS.-** Observé directamente visitas a flores de 28 especies de plantas por once especies de colibríes. Las visitas a sólo dos especies, *Elleanthus ensathus* y *Stenorrhynchos speciosum*, fueron detectadas exclusivamente por observación directa. Después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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

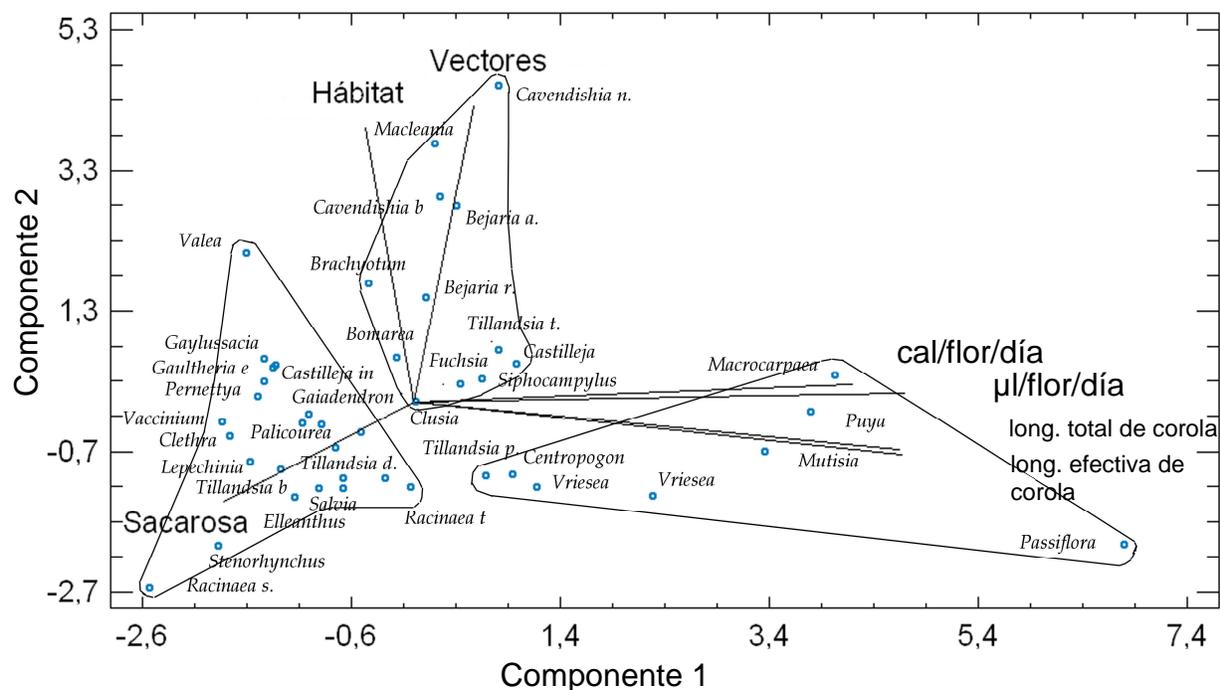
Apliqué el análisis discriminante usando como criterio la clasificación *a priori* los gremios identificados por inspección directa del ACP. Esta forma de confrontar el patrón de agrupación inicial me permitió definir una función estadísticamente significativa ( $\chi^2 = 77.1$ ;  $gl = 16$ ;  $p < 0.0001$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

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

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

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

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

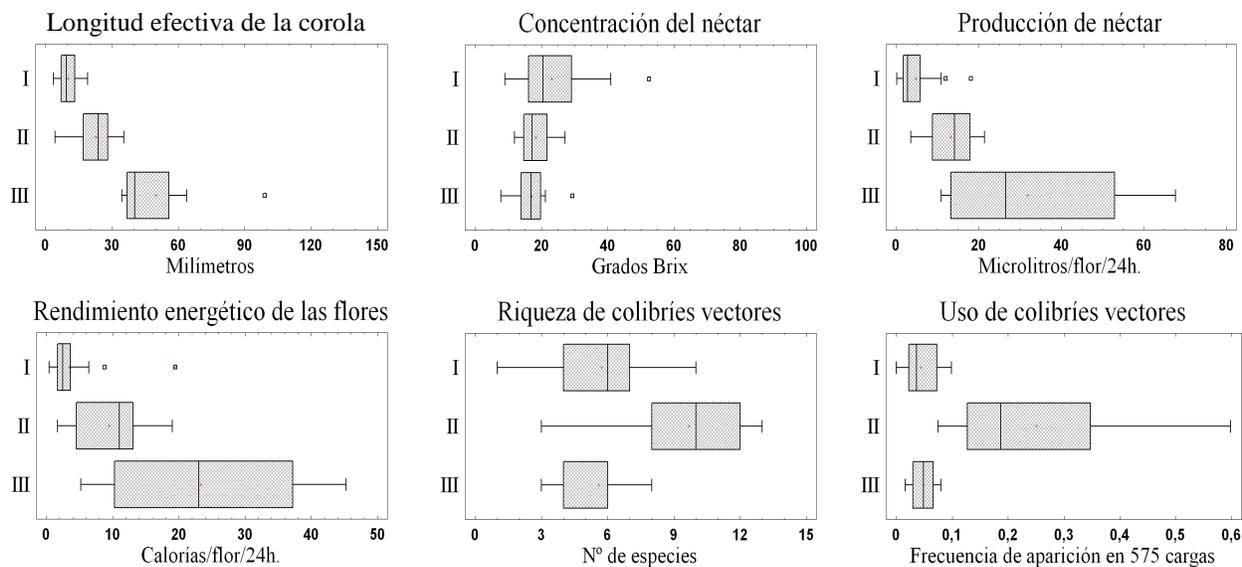


**Figura 4.** Análisis de componentes principales para siete variables florales asociadas a la polinización de 46 plantas. El análisis muestra la distribución de las especies de plantas en tres grupos marcados de acuerdo a los dos primeros componentes con valor propio mayor a 1, que explican el 70 %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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

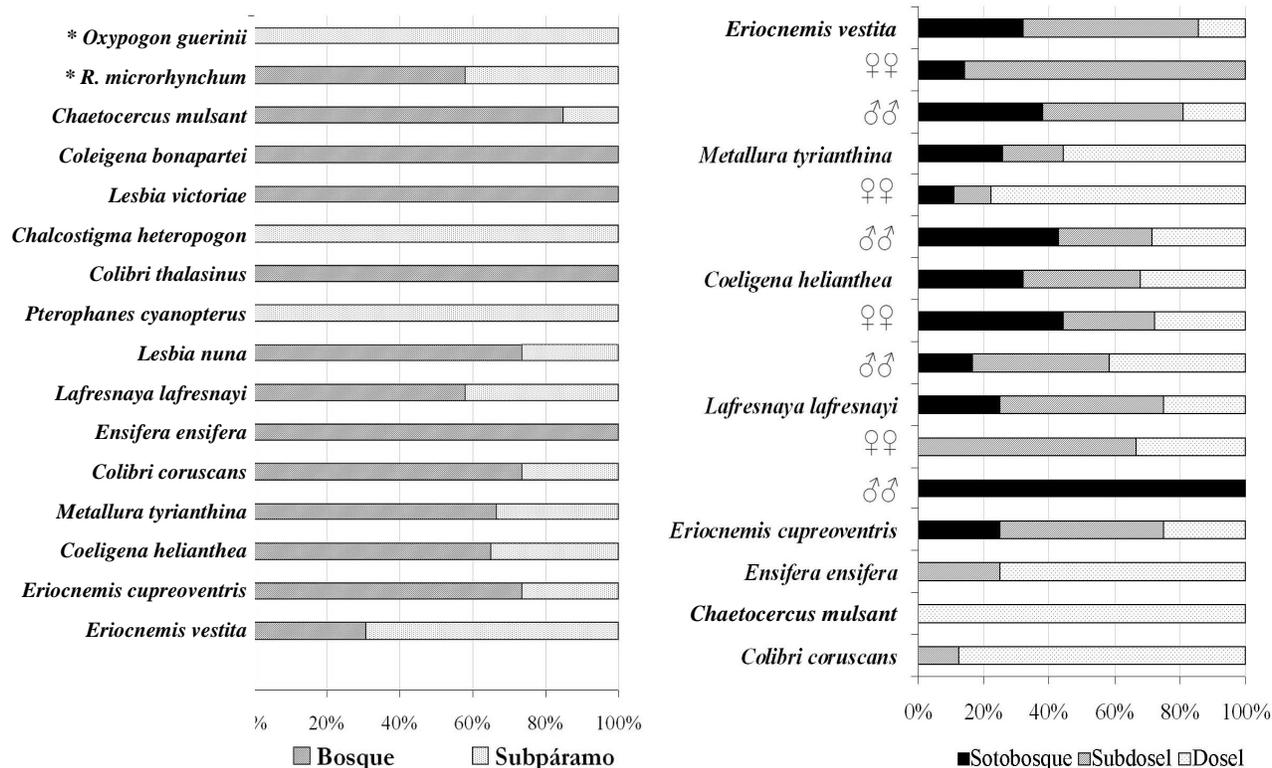
La masa en gramos de las especies se correlacionó significativamente con características asociadas al consumo de néctar en los colibríes de zonas altas: positivamente con el culmen total y expuesto, el

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

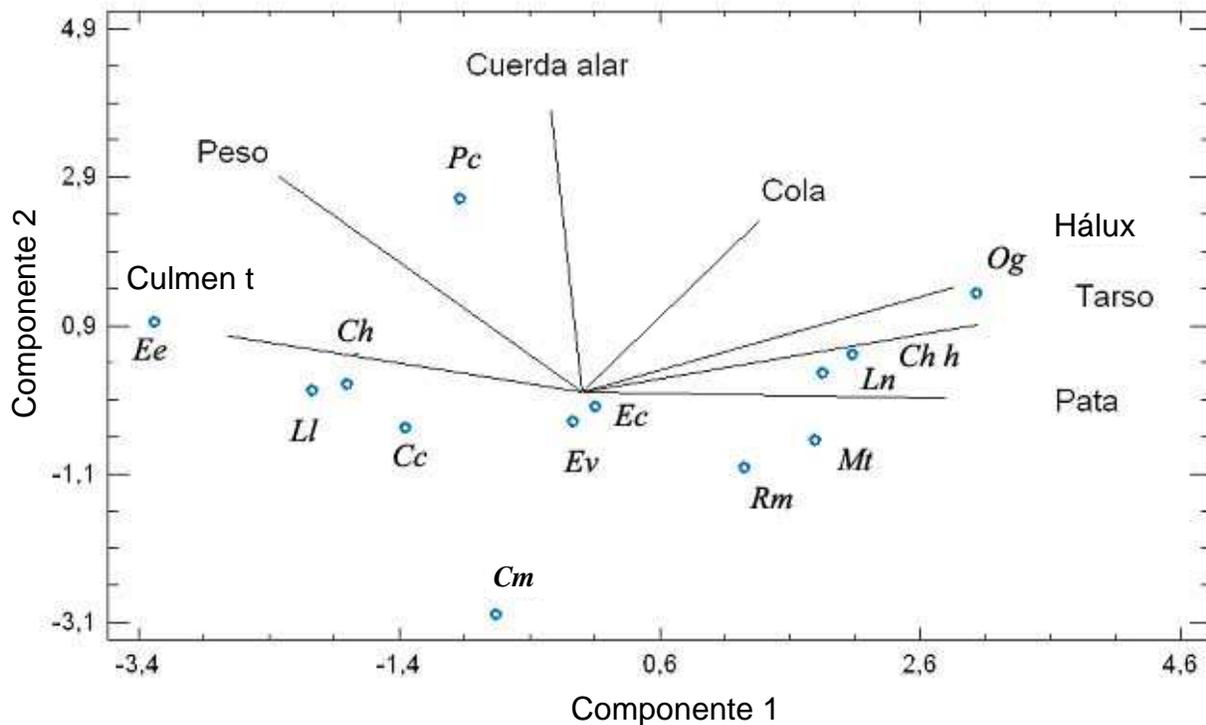
Con los datos del Anexo 2, realicé un ACP para describir la forma en que las especies de la comunidad ocupan el espacio morfológico (Fig. 7). Las especies presentaron un alto grado de dispersión a lo largo de los vectores que describen las medidas relativas de longitud del pico, el peso corporal y en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

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

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



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



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

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

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

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

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

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

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

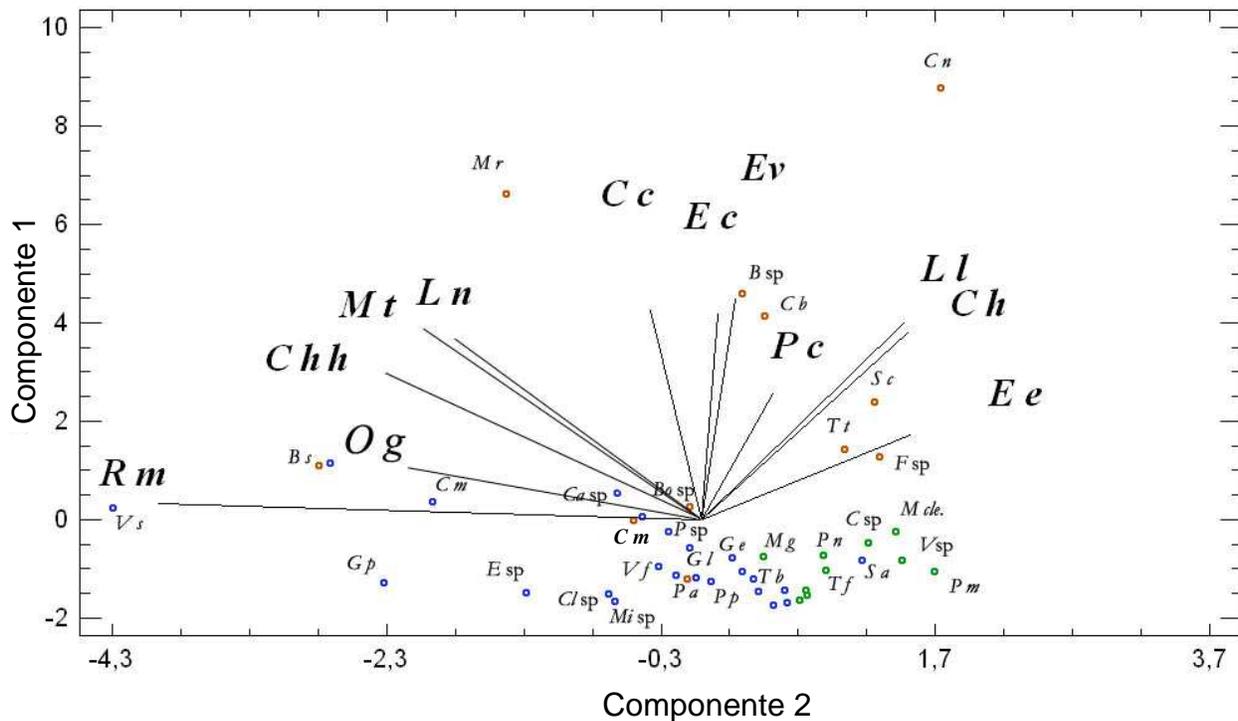
El análisis de componentes principales permite visualizar el patrón general de superposición de las especies en el uso de recursos (Fig. 9). Los dos componentes resumen la interacción de todas las variables o especies de colibríes en forma simultánea. Así, un ángulo menor entre vectores que representan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

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

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



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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## DISCUSIÓN

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

#### AGRADECIMIENTOS

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

#### LITERATURA CITADA

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

- demia Nacional de Ciencias, Argentina 59:31-54.
- FEINSINGER, P. & R. COLWELL 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18: 779-795.
- FEINSINGER, P. & H.M. TIEBOUT III. 1991. Competition among plants sharing hummingbird pollinators: laboratory experiments on a mechanism. *Ecology* 72:1946-1952.
- GLEESON, S. K. 1981. Character displacement in flowering phenologies. *Oecologica* 51:406-408.
- GOTELLI, N. & G. R. GRAVES. 1996. *Null Models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- GUTIÉRREZ, A. & S. V. ROJAS. 2001. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos en el volcán Galeras, sur de Colombia. Tesis de grado, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- GUTIÉRREZ, A., S. V. ROJAS & F. G. STILES. 2004a. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos. *Ornitología Neotropical* 15: (supl.):205-214.
- GUTIÉRREZ, A., E. CARRILLO & S. V. ROJAS. 2004b. Guía Ilustrada de los Colibríes de la Reserva Natural Río Nambí. FPAA, FELCA, ECOTONO, Bogotá.
- MANLY, B. 1994. *Multivariate statistical methods*, 2ª edición. Chapman & Hall, London.
- MOTTEN, A. F. 1986. Pollination ecology of the spring wild-flower community of a temperate deciduous forest. *Ecological Monographs* 56: 21-42.
- MURRAY, K. G., P. FEINSINGER, W. H. BUBSY, Y. B. LINHART, J. H. BEACH & S. KINSMAN. 1987. Evaluation of character displacement among plants in two tropical pollination guilds. *Ecology* 68: 1283-1293.
- RANTA, E. 1986. Competition and community structure: a null model analysis of the hummingbird assemblage on the slope of Volcan Colima Mexico. *Ornis Fennici* 63: 79-83.
- RATHCKE, B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. Págs. 305-329 en L. Real (ed.). *Pollination Biology*. Academic Press, Orlando, FL.
- RODRÍGUEZ-FLORES, C. I. & F. G. STILES. 2005. Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae: Phaethornithinae) y sus flores en la amazonia colombiana. *Ornitología Colombiana* 3:7-27.
- ROOT, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37:317-50.
- SALAMAN, P. G. W. & L. MAZARIEGOS. 1998. Hummingbirds of Nariño. *Cotinga* 10:34-39.
- SNOW, D. W. & B. K. SNOW. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 38:105-139.
- STILES, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56:285-301.
- STILES, F. G. 1977. Coadapted competitors: the flowering season of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. *Science* 198:1177-1179.
- STILES, F. G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10:194-210.
- STILES, F. G. 1980. The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis* 122:322-343.
- STILES, F. G. 1985. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornithological Monographs* 36:757-787.
- TRAVIS, J. & R. E. RICKLEFS. 1983. A morphological comparison of island and mainland assemblages of Neotropical birds. *Oikos* 41:434-441.
- WILLIAMS, M. R. 1995. Critical values of a statistic to detect competitive displacement. *Ecology* 76:646-647.
- WOLF, L. L. & F. G. STILES. 1989. Adaptations for the "fail-safe" pollination of specialized hummingbird flowers. *American Midland Naturalist* 121:1-10.
- WOLF, L. L., F. G. STILES & F. R. HAINSWORTH. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* 32:349-379.
- WASER, N. 1978a. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologica* 39:223-236.
- WASER, N. 1978b. Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. *Ecology* 59:934-944.
- WASER, N. 1983. Competition for pollination and floral character differences among sympatric

plant species: a review of evidence. C.E. Jones & R. J. Little (eds.) Handbook of experimental pollination biology. Van Nostrand Reinhold.

New York, NY.

ZAR, J. H. 1996. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.

*Recibido: 25 noviembre 2005*

*Aceptado: 20 abril 2008*

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

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

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

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

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

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



## MORFOLOGÍA Y FORRAJEJO PARA BUSCAR ARTRÓPODOS POR COLIBRÍES ALTOANDINOS

### Morphology and arthropod foraging by high Andean hummingbirds

Alejandro Rico-G.<sup>1</sup>

*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

<sup>1</sup>Dirección 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 halconeado desde una percha (52.8%), seguida por el halconeado 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

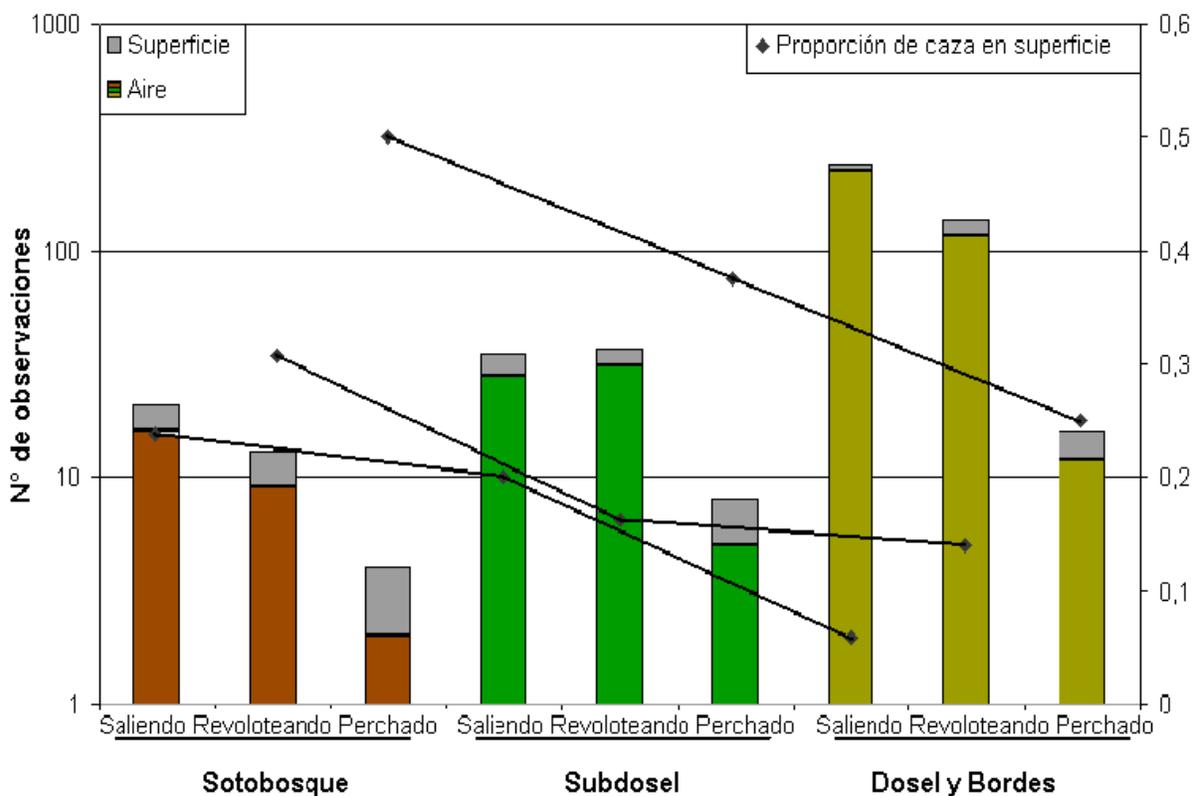


Figura 1. Números de observaciones y cantidades relativas de caza al aire y en superficie para los tres diferentes modos de captura en los tres estratos de vegetación distinguibles, por los colibríes de un bosque altoandino. Note que la proporción de caza al sustrato (superficie) disminuye hacia los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

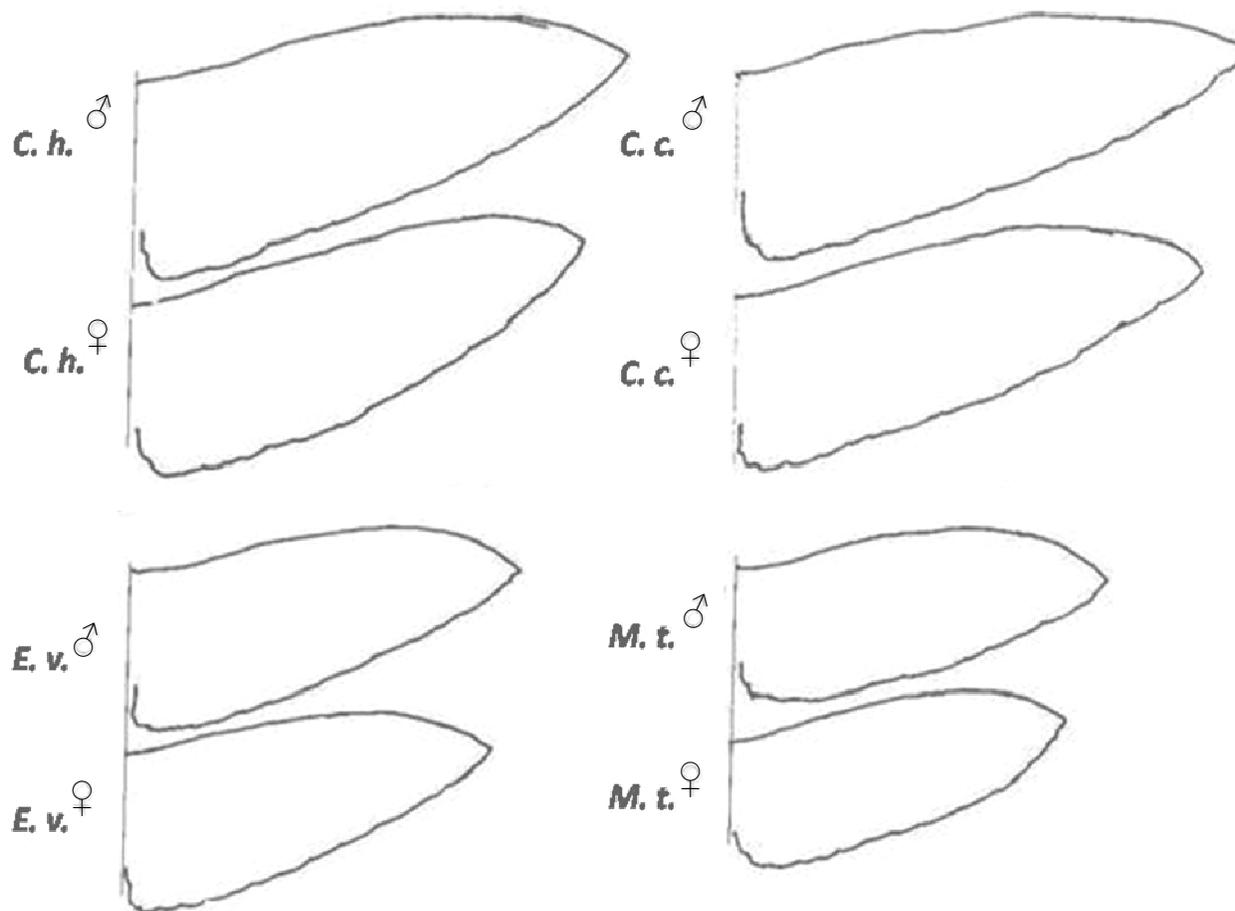
**PRESAS.-** Entre todos los buches examinados, la gran mayoría de las presas fue de insectos voladores, principalmente dípteros (77.1%) e himenópteros (4%) y el resto lo constituyeron artrópodos de sustrato, tales como arañas (18.9%) y hemípteros (6%) (Tabla 1). Determiné 298 presas hasta nivel

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	$\Sigma$	$\bar{x}$
<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

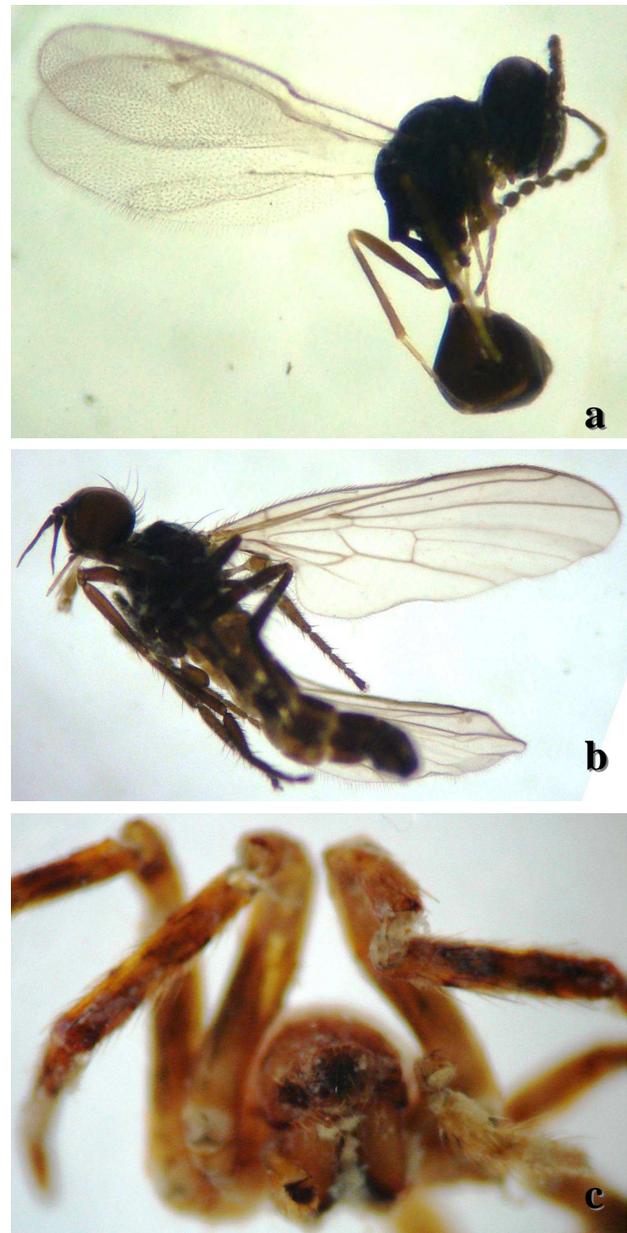
mando como grupos tanto los promedios de las especies ( $r_s = 0.80$ ,  $n = 4$ ; Anexo 1), como los sexos por especie ( $r_s = 0.79$ ,  $p < 0.02$ ,  $n = 9$ ; Anexo 2).

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 esperaba 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 Ñambí. FPAA, FELCA, ECOTONO. Bogotá, Colombia. [http://espanol.geocities.com/ecotono\\_colombia/html/guiapesquisa.htm#escritura](http://espanol.geocities.com/ecotono_colombia/html/guiapesquisa.htm#escritura)

- RICO-G., 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](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. 7<sup>th</sup>. 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.

<b>Tipo</b>	<b>Medida</b>	<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
	<b>Sumatoria Aire</b>	<b>91.67</b>	<b>97.01</b>	<b>66.67</b>	<b>87.50</b>	<b>42.86</b>	<b>72.22</b>	<b>100.00</b>	<b>90.00</b>
<b>Sumatoria Superficie</b>	<b>8.33</b>	<b>2.99</b>	<b>33.33</b>	<b>12.5</b>	<b>57.14</b>	<b>27.78</b>	<b>0.00</b>	<b>10.00</b>	
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

**DIFERENCIAS ENTRE SEXOS EN EL TAMAÑO CORPORAL Y LA DIETA EN EL PIQUERO DE NAZCA (*SULA GRANTI*)****Sexual differences in body size and diet in the Nazca Booby (*Sula granti*)****Silvana García–R.**

*Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de Los Andes, Bogotá, Colombia.*  
*s.garcia73@uniandes.edu.co*

**Mateo López–Victoria<sup>1</sup>**

*Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras – INVEMAR, Santa Marta, Colombia.*  
*sv6682@uni-giessen.de*

**RESUMEN**

Las diferencias en la dieta entre individuos en aves marinas con dimorfismo sexual han sido atribuidas a las diferencias en tamaño corporal y se ha postulado que el sexo de mayor tamaño consume una mayor cantidad de alimento y presas más grandes. Para examinar esta hipótesis, estudiamos la ecología trófica del Piquero de Nazca (*Sula granti*) en la Isla Malpelo (Pacífico colombiano), cuyas hembras son aproximadamente un 13% más grandes que los machos. Recolectamos regurgitaciones de individuos de ambos sexos y medimos y comparamos su peso total, así como también la longitud y el peso de cada ítem alimentario. Las hembras presentaron regurgitaciones más pesadas que los machos y consumieron presas más grandes. Hubo una ligera asociación positiva entre las variables relacionadas con el tamaño de las presas y el tamaño corporal de las aves, independientemente del sexo. Estos resultados proveen evidencia a favor de la hipótesis de que existe una relación entre la dieta y el tamaño corporal, pero es necesario realizar más estudios para determinar si las diferencias entre sexos en la dieta pueden explicarse sólo por las diferencias en tamaño corporal, o si éstas reflejan otras características específicas de cada sexo.

**Palabras clave:** dieta, dimorfismo sexual, Isla Malpelo, tamaño de las presas.

**ABSTRACT**

Differences in diet between individuals in sexually dimorphic seabirds have been attributed to differences in body size, and it has been stated that the sex with larger size consumes a greater amount of food as well as larger prey. To examine this hypothesis, we studied the trophic ecology of Nazca Boobies (*Sula granti*) on Malpelo Island (Colombian Pacific), where females are approximately 13% heavier than males. We collected regurgitation samples from individuals of both sexes and we measured and compared their total weights, as well as the size and weights of each of the items ingested by males and females. Females showed heavier regurgitations and consumed larger prey than males. There was a slight positive association between variables related to prey size and the body size of birds, regardless of sex. These results support the hypothesis that there is a relationship between diet and body size, but additional studies are necessary to determine whether differences in diet between sexes can be explained solely by differences in body size, or if they reflect other sex-specific characteristics.

**Key words:** diet, Malpelo Island, Nazca booby, prey size, sexual dimorphism.

<sup>1</sup>Dirección actual: Departamento de Ecología Animal, Universidad Justus–Liebig de Giessen, Alemania.

## INTRODUCCIÓN

Varios estudios sobre la ecología trófica de aves marinas a nivel de comunidades han mostrado que existe una relación directa entre el tamaño de las aves y el tamaño de las presas consumidas, y sugieren que ésta es una de las formas en que ellas se reparten los recursos (Ashmole & Ashmole 1967, Schreiber & Hensley 1976, Zavalaga et al. 2007). Además, el dimorfismo sexual en el tamaño corporal ha sido frecuentemente asociado con diferencias en los comportamientos tróficos de las aves marinas (Nelson 1978, Anderson 1989, Angeles-Pérez et al. 1991, Anderson & Ricklefs 1992, Gilardi 1992, Anderson 1993, Lewis et al. 2005). En algunos estudios sobre piqueros (Sulidae) se han encontrado diferencias entre sexos en la tasa y profundidad de los clavados de captura (Simmons 1970, Nelson 1978, Zavalaga et al. 2007), en la distribución de zonas de alimentación (Gilardi 1992, Lewis et al. 2005), y en la cantidad de alimento consumido (Anderson 1989, Angeles-Pérez et al. 1991, Anderson 1993, Zavalaga et al. 2007). Por ejemplo, en la colonia del Piquero de Nazca (*Sula granti*) que habita en una de las islas Galápagos, las hembras son más grandes y pesadas que los machos, y consumen una mayor cantidad de alimento, así como presas de mayor tamaño (Anderson & Ricklefs 1992, Anderson 1993).

En este estudio relacionamos el tamaño corporal del Piquero de Nazca con la cantidad de alimento ingerida y el tamaño de las presas consumidas en la isla Malpelo (Pacífico colombiano), examinando estas relaciones entre individuos del mismo sexo, así como entre sexos. Aunque estudios similares sobre este piquero ya habían sido realizados en las Galápagos (Anderson & Ricklefs 1992, Anderson 1993), hasta ahora se conoce muy poco sobre la ecología trófica de la especie en Malpelo, a pesar de que esta isla alberga la colonia de anidación más grande del mundo, con cerca de 80 000 individuos (López-Victoria & Rozo 2007). En otro artículo abordamos en detalle la composición y las variaciones en otros aspectos de la dieta de esta colonia de aves marinas (García & López-Victoria 2007).

## MATERIALES Y MÉTODOS

Malpelo y los 11 islotes aledaños son las únicas

islas oceánicas del Pacífico colombiano y se encuentran a 380 km del punto más cercano en territorio continental colombiano (4°00'00''N y 81°36'30''W). La superficie emergida de la isla es de 1.2 km<sup>2</sup> y posee cerros de hasta 300 m de altura (López-Victoria & Rozo 2006). Presenta altas precipitaciones y humedad, y entre la fauna terrestre se destacan tres especies endémicas de lagartos, un cangrejo terrestre endémico y más de 60 especies de aves, entre residentes y visitantes (Graham 1975, von Prah 1990, Álvarez-Rebolledo 2000, López-Victoria & Estela 2007).

Durante cinco visitas de entre 8 y 10 días de duración realizadas a la colonia, recolectamos contenidos estomacales de piqueros de Nazca en el sector oriental de Malpelo. Las visitas tuvieron lugar en septiembre de 2004 y en febrero, abril, junio y julio de 2005. Obtuvimos las muestras entre las 16:00 y las 20:00 horas, a partir de 109 individuos adultos, de los cuales 47 eran hembras y 62 machos. Determinamos el sexo de cada una de las aves de acuerdo a sus vocalizaciones y a la coloración de las patas. Las vocalizaciones permiten determinar el sexo con facilidad, pues los machos emiten silbidos y las hembras graznidos (similares a los de un pato). Las patas de los machos son moradas con un tinte verde oliva, mientras que las de las hembras son de un color morado más definido y oscuro (Nelson 1978, Harrison 1985; Fig. 1). Para provocar la regurgitación del alimento, sacudimos suavemente a cada piquero capturado durante 1–2 min, en posición diagonal (i.e., con el pico hacia abajo). Consideramos que los piqueros que no vomitaron nada después de 2 min tenían el estómago vacío (D. Anderson, com. pers.). Después de obtener la muestra de alimento, pesamos cada piquero con una balanza digital de péndulo (precisión 5 g).

Cada muestra de contenido estomacal fue fijada y preservada en alcohol al 96%, para luego procesar e identificar los restos de peces y calamares que contenía. Pesamos cada ítem con una balanza digital (precisión 0.1 g), y medimos en milímetros la longitud estándar de los peces y la longitud del manto de los calamares que estaban completos. Para obtener el peso total de cada muestra, pesamos juntos los ítems completos y aquellos que estaban en avanzado estado de digestión. Debido a que algunos ítems estaban parcialmente digeridos, y a que



**Figura 1.** Hembra (izquierda) y macho (derecha) del Piquero de Nazca (*Sula granti*) fotografiados en la isla Malpelo, Pacífico colombiano. Nótese que la hembra presenta patas de un color morado más definido en comparación con el macho, que presenta patas verdosas. Fotografía: J.C. Botello.

es probable que los regurgitados no correspondieran al total del alimento presente en el estómago de las aves, los valores pueden estar subestimados. Esta limitación es frecuente en este tipo de estudios (Ashmole & Ashmole 1967, Schreiber & Hensley 1976), pero no debería sesgar nuestros análisis en una dirección particular.

Para comparar los pesos corporales de hembras y machos, usamos una prueba T de Student. Para comparar el peso de los contenidos estomacales, el peso y longitud de las presas consumidas y el número promedio de ítems por contenido estomacal entre sexos, usamos pruebas U de Mann-Whitney, ya que estas variables no estuvieron distribuidas normalmente de acuerdo a pruebas de Shapiro-Wilk ( $p < 0.05$ ). Con base en seis categorías de tamaño, comparamos la distribución de las frecuencias de tamaños de los ítems ingeridos por hembras y por machos, utilizando una prueba de Kolmogorov-Smirnov (K-S) para dos muestras. En aquellos casos en los que los contenidos estomacales consistían de masas compuestas por peces pequeños parcialmente digeridos, tomamos cada masa como

un ítem. Para explorar posibles diferencias entre hembras y machos en la composición cualitativa de la dieta, comparamos las familias taxonómicas de peces consumidas por hembras y machos, y el número de ítems consumidos de cada familia, mediante una prueba G. Por último, evaluamos la relación entre el tamaño corporal de los piqueros y las variables de la dieta estudiadas, tanto para los individuos de cada sexo por separado como para todos los individuos juntos, mediante correlaciones de Spearman ( $r_s$ ).

Debido al bajo número de muestras de contenidos estomacales obtenidas durante algunas de las visitas a la colonia, no pudimos realizar comparaciones entre sexos en distintas épocas (i.e., distinguiendo la época reproductiva de la no reproductiva). No obstante, algunos detalles generales sobre diferencias en la dieta de ambos sexos con respecto a la época del año (e.g. composición y peso de las presas discriminado por familia de peces) se pueden consultar en García & López-Victoria (2007).

## RESULTADOS

Las hembras capturadas (peso promedio  $1914.6 \text{ g} \pm 129.2$  desviación estándar,  $n = 42$ ) fueron un 13.5% más pesadas que los machos ( $1655.9 \text{ g} \pm 107.1$ ,  $n = 58$ ), y esta diferencia fue estadísticamente significativa ( $t = 10.92$ ,  $n = 100$ ,  $p < 0.01$ ). Los contenidos estomacales de las hembras pesaron un 34.1% más que los de los machos (U hembras = 1989.5, U machos = 924.5,  $n = 109$ ,  $p < 0.01$ ; Tabla 1). El peso de las presas ingeridas por las hembras fue significativamente mayor que el de los machos (U = 16612.5,  $p < 0.01$ ); sin embargo, el rango del peso de las presas fue amplio para ambos sexos y mostró una marcada superposición entre sexos, que pudo verse influenciada por la presencia de presas incompletas (Tabla 1). Comparativamente, el peso promedio de los contenidos estomacales de los machos representó el 7.5% de su tamaño corporal (peso promedio), mientras que en el caso de las hembras éste representó el 9.9%. En cuanto a la longitud de las presas, las ingeridas por las hembras fueron un 15.7% más grandes que las consumidas por los machos (U = 8727.0,  $p < 0.01$ ; Tabla 1). Sin embargo, no encontramos diferencias significativas entre sexos en el número de ítems contenidos en las muestras estomacales (U = 1432.5,  $p > 0.05$ ).

**Tabla 1.** Diferencias entre sexos en la cantidad y el tamaño de las presas consumidas por *Sula granti* en la Isla Malpelo. Para las diferencias en el número de ítems cada masa se contó como una unidad. Para el peso y longitud de la presa no se tuvieron en cuenta las masas. Los promedios van acompañados de su correspondiente desviación estándar ( $\pm$  DE).

Variable	Hembras	Machos
<b>Peso contenido estomacal (g)</b>		
n	47	62
Promedio	189.8 $\pm$ 110.5	125.0 $\pm$ 88.5
Mínimo – máximo	38.6 – 556.2	18.0 – 397.1
<b>Peso de presa (g)</b>		
n	195	218
Promedio	43.7 $\pm$ 42.4	30.5 $\pm$ 32.2
Mínimo – máximo	1.5 – 243.6	0.7 – 249.0
<b>Longitud de presa (cm)</b>		
n	137	184
Promedio	15.3 $\pm$ 4.6	12.9 $\pm$ 4.4
Mínimo – máximo	3.5 – 26.8	3.4 – 26.0
<b>Número de ítems</b>		
n	223	281
Promedio	4.6 $\pm$ 3.8	4.5 $\pm$ 3.8
Mínimo – máximo	1 – 19	1 – 18

Pese a que en ambos sexos más del 60% de los peces presentaron tamaños de entre 11 y 15 cm de longitud, la distribución de frecuencias de los tamaños de peces ingeridos fue diferente entre hembras y machos ( $K-S = 2.38$ ,  $p < 0.01$ ). En las hembras, los peces de mayor tamaño aparecieron con mayor frecuencia, mientras que en los machos fueron ligeramente más frecuentes los peces pequeños. Los calamares de distintos tamaños se hallaron en proporciones similares en machos y hembras (Tabla 2; ver Fig. 3 en García & López-Victoria 2007). También encontramos algunas diferencias en la composición de la dieta, particularmente en cuanto al

número de ítems consumidos de cada familia taxonómica de peces ( $G = 31.96$ ,  $p < 0.001$ ). Las hembras consumieron peces de las familias Exocoetidae y Scombridae (compuestas por ítems grandes) en mayores proporciones que los machos, mientras que éstos consumieron en mayor proporción peces de las familias Hemiramphidae y Carangidae, que son de menor tamaño. Además, los machos se alimentaron de alevinos de peces de varias familias que no encontramos en los contenidos estomacales de las hembras.

Dentro de cada sexo, el peso de las aves no mostró una correlación significativa con el peso de los contenidos estomacales ( $r_s$  hembras = 0.13,  $n = 41$ ,  $p > 0.05$ ;  $r_s$  machos = -0.09,  $n = 58$ ,  $p > 0.05$ ), ni con el peso promedio de las presas ( $r_s$  hembras = 0.18,  $n = 39$ ,  $p > 0.05$ ;  $r_s$  machos = -0.078,  $n = 48$ ,  $p > 0.05$ ), ni con la longitud promedio de las presas ( $r_s$  hembras = 0.18,  $n = 39$ ,  $p > 0.05$ ;  $r_s$  machos = -0.11,  $n = 48$ ,  $p > 0.05$ ). No obstante, al agrupar a todos los individuos de ambos sexos (incrementando así el tamaño de la muestra en el análisis), el peso de las aves mostró una correlación significativa pero débil con el peso de los contenidos estomacales ( $r_s = 0.24$ ,  $n = 99$ ,  $p < 0.05$ ), y con la longitud promedio de las presas ingeridas ( $r_s = 0.21$ ,  $n = 90$ ,  $p < 0.05$ ).

## DISCUSIÓN

Nuestro estudio indica que existen diferencias entre sexos en la cantidad de alimento consumida y en el tamaño e identidad de las presas que componen la

**Tabla 2.** Distribución de los tamaños de presas de los contenidos estomacales de hembras y machos de *Sula granti* en la Isla Malpelo. Los valores de los rangos son porcentajes. Los ítems no identificados también fueron incluidos. El total corresponde al número de ítems con datos de longitud.

	Rangos (cm)						Total ítems
	0 a 5	6 a 10	11 a 15	16 a 20	21 a 25	$\geq 26$	
<b>Hembras</b>							
Peces	0	8.5	57.7	21.5	10.8	1.5	130
Calamares	100	0	0	0	0	0	7
Masas	100	0	0	0	0	0	3
<b>Machos</b>							
Peces	5.8	15.6	64.2	9.8	4.0	0.6	173
Calamares	100	0	0	0	0	0	12
Masas	100	0	0	0	0	0	7

dieta de *S. granti* en Malpelo, y sugiere que estas diferencias podrían estar relacionadas con el dimorfismo sexual en el tamaño corporal (ver también Lewis et al. 2005, Zavalaga et al. 2007). Al igual que en la colonia de *S. granti* de Galápagos (Anderson & Ricklefs 1992), las hembras en Malpelo son más grandes que los machos, presentan contenidos estomacales con pesos significativamente mayores e ingieren presas más grandes y con mayor frecuencia. En este sentido, aunque no encontramos correlaciones significativas dentro de cada sexo entre el peso de las aves y el de sus contenidos estomacales, sí encontramos que, al agrupar ambos sexos, el tamaño corporal de las aves tuvo una correlación débil pero significativa con el peso de sus contenidos estomacales y con los tamaños de las presas. Estos resultados coinciden con los de estudios previos sobre la dieta de otras aves marinas, que han mostrado una relación directa entre el tamaño del depredador y el tamaño de la presa (Ashmole & Ashmole 1967, Schreiber & Hensley 1976, Zavalaga et al. 2007). La ausencia de correlación entre el peso de las aves y los pesos promedio y máximo de las presas ingeridas puede ser atribuida a que no siempre se pudo obtener el peso individual de las presas, debido al avanzado estado de digestión de algunos contenidos y a que algunos de los pesos registrados provenían de presas incompletas.

Aunque nuestros resultados son consistentes con la hipótesis de que las diferencias en la dieta entre sexos podrían ser el resultado de las diferencias en tamaño entre machos y hembras, es importante tener en cuenta que varios estudios en aves marinas han mostrado diferencias entre los sexos en términos de variables como la eficiencia del vuelo, la tasa y profundidad de los clavados, la distribución de los lugares de forrajeo y la frecuencia de visitas al sitio de anidación (Gilardi 1992, Lewis et al. 2005, Zavalaga et al. 2007). Por lo tanto, una explicación alternativa de las diferencias entre sexos en la dieta de *S. granti* halladas en Malpelo podría ser la existencia de variación entre sexos en el comportamiento de caza o en los sitios de forrajeo, particularmente si esta variación está relacionada con el dimorfismo sexual en el tamaño corporal. Por ejemplo, al ser más grandes, las hembras podrían sumergirse a mayores profundidades que los machos (Nelson 1978, Mori 1998), lo que les permitir-

ía explotar diferentes espacios de la columna de agua, donde la disponibilidad de presas podría ser distinta (Zavalaga et al. 2007). Además, en otras especies de piqueros con este tipo de dimorfismo sexual (e.g. *Sula leucogaster*), existen diferencias entre sexos en las distancias recorridas hasta los lugares de alimentación (Gilardi 1992, Lewis et al. 2005), lo que podría exponer a las aves de ambos sexos a comunidades de presas diferentes. La distribución en el mar de los Piqueros de Nazca de la colonia de Malpelo durante sus faenas de pesca se desconoce, por lo que no es posible discutir con suficientes elementos de juicio esta posibilidad.

Es importante tener en cuenta que muy cerca de Malpelo se presenta con frecuencia un fenómeno conocido como "bolas de peces" (i.e. "fish balls"), que consiste en que grandes cardúmenes de peces son desplazados a la superficie por depredadores de gran tamaño, como atunes y delfines (ver Au & Pitman 1986, Anderson 1993). De estos cardúmenes sacan provecho todas las aves marinas presentes en Malpelo, incluyendo tanto los machos como las hembras de *S. granti* (García & López-Victoria 2007). Es factible que algunos de los contenidos estomacales que evaluamos, en particular aquellos compuestos por peces frescos, hayan provenido de estos cardúmenes. Este hecho podría explicar, en parte, la superposición que existe en los tamaños de las presas capturadas entre sexos; la alta disponibilidad de alimento en estos contextos podría minimizar la posibilidad de competencia por alimento entre sexos. Sin embargo, las hembras en Malpelo mostraron una tendencia clara a consumir presas de mayor tamaño y, considerando que en ambientes marinos la competencia por recursos tiende a ser fuerte (Lewis et al. 2001), las diferencias en el tamaño de las presas consumidas podrían ser importantes para reducir la competencia entre sexos y entre individuos. Este mecanismo de repartición de recursos podría ser particularmente importante debido a que en términos de composición, las dietas tienden a ser similares entre individuos (Ashmole & Ashmole 1967, Zavalaga et al. 2007).

A partir de la información obtenida en este estudio y en el de Anderson & Ricklefs (1992), podemos concluir que en el Piquero de Nazca existen diferencias sutiles pero consistentes entre sexos en la dieta, y que estas diferencias podrían estar relacio-

nadas con las diferencias existentes entre sexos en el tamaño corporal y en variables que posiblemente se relacionan con este dimorfismo, como el uso de hábitat. Sin embargo, es necesario incrementar el número de contenidos estomacales evaluados durante distintas épocas del año, para establecer hasta qué punto otros factores que varían entre sexos (e.g. selección sexual, actividades reproductivas, eficacia en el vuelo; ver Andersson 1994) podrían influenciar la dieta. Un estudio que evalúe el papel que desempeñan los machos y las hembras durante la reproducción, y que tenga en cuenta los sectores en que las aves forrajean (ver Zavalaga et al. 2007), permitiría aclarar si las diferencias en la dieta son una consecuencia directa del dimorfismo sexual en el Piquero de Nazca, o si son el resultado de la influencia de varios factores que difieren entre sexos de forma simultánea. De igual forma, estudios adicionales ayudarían a aclarar hasta qué punto hembras y machos están explotando los mismos recursos (especies de presas y tallas) y en qué sectores.

#### AGRADECIMIENTOS

El Invemar, Colciencias, la Fundación Malpelo, la Armada Nacional de Colombia, la UAESPNN y Embarcaciones Asturias nos brindaron apoyo financiero y logístico en el marco del proyecto “Esquemas de competencia y uso de recursos en aves marinas de Malpelo” (Proy. # 2105-09-13527). Agradecemos a P. Stevenson, A. Estrada y L. G. Naranjo por sus comentarios y aportes en la presentación y análisis de los resultados; a B. Werding, F. A. Estela y J. C. Botello por su asesoría y apoyo durante las salidas de campo; a S. Bessudo, a la tripulación del María Patricia y a los tenientes, suboficiales e infantes de marina por la colaboración durante los cruceros y por su hospitalidad en la isla; a D. Anderson por compartir información sobre los piqueros de Galápagos y a K. P. Huyvaert, C. D. Cadena y un revisor anónimo por sus comentarios y aportes durante la revisión del manuscrito. MLV agradece al Departamento de Ecología Animal de la Universidad Justus-Liebig de Giessen y al Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD), por el apoyo financiero y logístico.

#### LITERATURA CITADA

ÁLVAREZ-REBOLLEDO, M. 2000. Aves de la isla de

- Malpelo. Biota Colombiana 2: 203-207.
- ANDERSON, D. J. 1989. Differential responses of boobies and other seabirds in the Galápagos to the 1986-87 El Niño-Southern oscillation event. *Marine Ecology Progress Series* 52: 209-216.
- ANDERSON, D. J. 1993. Masked booby (*Sula dactylatra*). En: A. Poole y F. Gill (eds.). *The Birds of North America*, No. 73. The Academy of Natural Sciences, Philadelphia and the American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- ANDERSON, D. J. & R. E. RICKLEFS. 1992. Brood size and food provisioning in Masked and Blue-footed boobies (*Sula* spp.). *Ecology* 73: 1363-1374.
- ANDERSSON, M. B. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton.
- ANGELES-PÉREZ, A., B. R. TERSHY & D. BREESE. 1991. Diet of male and female Brown Boobies on Isla San Pedro Martir, Gulf of California, Mexico. Abstracts of the Pacific Seabird Group Annual Meeting. Monterey, California.
- ASHMOLE, N. P. & M. J. ASHMOLE. 1967. Comparative feeding ecology of seabirds in a tropical oceanic island. *Yale Peabody Museum of Natural History Bulletin* 24: 1-110.
- AU, D. W. K. & R. L. PITMAN. 1986. Seabird interactions with dolphins and tuna in the Eastern Tropical Pacific. *The Condor* 88: 304-317.
- BEGON, M., J. L. HARPER & C. R. TOWNSEND. 1996. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Science, Oxford.
- GARCÍA-R, S. & M. LÓPEZ-VICTORIA. 2007. Ecología trófica del Piquero de Nazca *Sula granti* (Aves: Sulidae) en la Isla Malpelo, Colombia. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 36: 9-32.
- GILARDI, J. D. 1992. Sex-specific foraging distributions of Brown Boobies in the Eastern Tropical Pacific. *Colonial Waterbirds* 15: 148-151.
- GRAHAM, J. B. 1975. *The biological investigation of Malpelo Island, Colombia*. Smithsonian Contributions to Zoology. 176: 1-8.
- HARRISON, P. 1985. *Seabirds: an identification guide*. Houghton Mifflin Company, Boston.
- LEWIS, S., T. N. SHERRATT, K. C. HAMER & S. WANLESS. 2001. Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. *Nature* 412: 816-819.
- LEWIS, S., E. A. SHREIBER, F. DAUNT, G. A. SCHENK, K. ORR, A. ADAMS, S. WANLESS & K.

- C. HAMER. 2005. Sex-specific foraging behaviour in tropical boobies: does size matter? *Ibis* 147: 408-414.
- LÓPEZ-VICTORIA, M. & F. A. ESTELA. 2007. Lista anotada de las aves de la Isla Malpelo. *Ornitología Colombiana* 5: 40-53.
- LÓPEZ-VICTORIA, M. & D. ROZO. 2006. Model-based geomorphology of Malpelo Island and spatial distribution of breeding seabirds. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 35: 111-131.
- LÓPEZ-VICTORIA, M. & D. ROZO. 2007. Wie viele Nazcatölpel *Sula granti* brüten auf der Insel Malpelo? *Vogelwarte* 45: 365-366.
- MORI, Y. 1998. Optimal choice of foraging depth in divers. *Journal of Zoology (London)* 245: 279-283.
- NELSON, J. B. 1978. *The Sulidae*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- SCHREIBER, R. W. & D.A. HENSLEY. 1976. The diets of *Sula dactylatra*, *Sula sula* and *Fregata minor* on Christmas Island, Pacific Ocean. *Pacific Science* 30: 241-248.
- SIMMONS, K. E. L. 1970. Ecological determinants of breeding adaptations and social behaviour in two fish-eating birds. Págs 37-77 en: J. H. Cook (ed.). *Social Behavior in birds and mammals*. Academic Press, London.
- VON PRAHL, H. 1990. *Malpelo la roca viviente*. Presencia Ltd, Bogotá.
- ZAVALAGA, C. B., S. BENVENUTI, L. DALL'ANTONIA & S. D. EMSLIE. 2007. Diving behavior of blue-footed boobies *Sula nebouxii* in northern Peru in relation to sex, body size and prey type. *Marine Ecology Progress Series* 336: 291-303.

*Recibido: 28 abril 2007*

*Aceptado: 14 octubre 2008*

## Notas cortas

### NUEVOS REGISTROS DE DISTRIBUCIÓN PARA EL ÁGUILA CRESTADA (*SPIZAETUS ISIDORI*) Y EL ÁGUILA IGUANERA (*S. TYRANNUS*) PARA COLOMBIA, CON ANOTACIONES PARA SU IDENTIFICACIÓN

#### New distributional records for the Black-and-chestnut Eagle (*Spizaetus isidori*) and the Black Hawk-Eagle (*S. tyrannus*) for Colombia, with notes for field identification

Sergio Córdoba-Córdoba<sup>1</sup>, Maria Ángela Echeverry-Galvis<sup>1</sup> & Felipe A. Estela<sup>2</sup>

Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Villa de Leyva, Boyacá, Colombia. [sergocordoba@yahoo.com](mailto:sergocordoba@yahoo.com), [mayayito@yahoo.com](mailto:mayayito@yahoo.com), [felipe.estela@gmail.com](mailto:felipe.estela@gmail.com)

#### RESUMEN

Presentamos cuatro nuevos registros de distribución para dos especies de águilas (Accipitridae) que constituyen ampliaciones a las distribuciones anteriormente reportadas en Colombia. Un ejemplar juvenil del Águila Crestada *Spizaetus isidori* fue obtenido mientras que otro individuo fue observado en el departamento de Norte de Santander, un individuo adulto fue observado en el departamento del Tolima, y un tercer registro para esta especie se obtuvo en Caldas. Para el Águila Iguanera *S. tyrannus*, dos individuos fueron observados en el departamento del Valle del Cauca, registro que además representa una ampliación de su rango altitudinal. Se presentan dos figuras y anotaciones para la identificación de adultos y juveniles al vuelo de *S. tyrannus*.

**Palabras clave:** Accipitridae, Colombia, distribución, *Spizaetus isidori*, *Spizaetus tyrannus*

#### ABSTRACT

We present four new distributional records for two species of eagles (Accipitridae), which constitute extensions of their known distributions in Colombia. A juvenile specimen of the Black-and-chestnut Eagle *Spizaetus isidori* was obtained while an adult was seen in the department of Norte de Santander, another adult individual was seen in the department of Tolima, and a third record for this species was obtained at Caldas. Two individuals of the Black Hawk-Eagle *S. tyrannus* were observed in the Valle del Cauca department, at higher elevations than previously reported for Colombia. Two figures with notes are presented as an aid to identify adults and juveniles of *S. tyrannus* in flight.

**Key words:** Accipitridae, Colombia, distribution, *Spizaetus isidori*, *Spizaetus tyrannus*.

Las rapaces grandes (géneros *Harpia*, *Morphnus*, *Spizaetus* y *Harpyaliaetus*) son un componente especialmente sensible de la avifauna neotropical, ya que por ser cazadoras de vertebrados vivos para cubrir sus necesidades alimenticias, requieren de áreas de gran tamaño para obtener el alimento suficiente, utilizando generalmente hábitats en buen estado de conservación (Thiollay 1991, Kattan et al. 1994). Dentro de estas mismas áreas, las rapaces

grandes llevan a cabo otros procesos como la reproducción (necesitando de árboles de gran porte para anidar), defensa del territorio e incluso la dispersión de juveniles. La situación anterior implica que todas estas especies tienden a ser poco abundantes y a presentar densidades muy bajas (son raras) naturalmente, por lo cual es muy poco el conocimiento biológico y ecológico que se tiene de ellas. En esta nota presentamos nueva información sobre dos

Dirección Actual: <sup>1</sup>Department of Ecology and Evolutionary Biology, Guyot Hall, Princeton University, Princeton New Jersey USA. <sup>2</sup>Asociación para el Estudio y Conservación de las Aves Acuáticas en Colombia, CALIDRIS. Cali, Colombia.

especies del género *Spizaetus*, con lo cual se aumentan significativamente sus distribuciones geográficas para Colombia.

El Águila Crestada *Spizaetus isidori* (anteriormente *Oroaetus isidori*, ver Remsen et al. 2007) es considerada como rara y con registros dispersos a lo largo de su distribución, que abarca desde el noroeste de Venezuela incluyendo la Cordillera de Mérida, las montañas de Carabobo y Aragua; en Colombia se encuentra en la Serranía de Perijá, la Sierra Nevada de Santa Marta y las tres cordilleras hacia al sur por los Andes hasta el extremo noroeste del Perú. A partir de allí se encuentra exclusivamente en el flanco este de los Andes en Perú (Cajamarca y Puno), Bolivia (La Paz, Santa Cruz) y el norte de Argentina (Jujuy, Tucumán) (Ferguson-Lees & Christie 2001). Se le considera casi amenazada a nivel mundial (Collar et al. 1994, Birdlife 2007), y en Colombia en Peligro (EN) y Vulnerable (VU) debido a que sus poblaciones son pequeñas y su hábitat ha disminuido considerablemente (Márquez & Renjifo 2002). Habita principalmente en bosques subtropicales continuos entre los 1500- 2800 m de altitud (del Hoyo et al. 1994). En Colombia la especie ha sido registrada en nuevas localidades en los últimos años debido en parte al mayor número de investigadores y personas trabajando con aves en diferentes regiones del país; sin embargo, en algunas localidades donde anteriormente había sido registrada no se le ha vuelto a observar, ya sea por falta de evaluaciones en el tiempo dentro de éstas o por la destrucción de su hábitat.

Los registros mejor documentados en la última década son del sur del país en los departamentos de Nariño, Cauca y Valle del Cauca en el PNN Farallones de Cali (ver Márquez & Renjifo 2002 para la mayoría de localidades conocidas en Colombia), en la Cordillera Occidental desde Risaralda (Cerro Tatamá) hacia el norte en Antioquia (Flórez et al. 2004), en la Cordillera Central en Quindío y Tolima (López-Lanus et al. 2000), en la Cordillera Oriental en Boyacá por el flanco oriental y en Caqueta en la Serranía de los Churumbelos (Salaman et al. 1999 y Cortes et al. 2007) y en la Sierra Nevada de Santa Marta (Strewe & Navarro 2003).

Entre los registros conocidos para la parte norte de la Cordillera Oriental sólo hay uno para Santander

de 1978 (Márquez & Renjifo 2002), y otro para la Serranía de Perijá (no incluido en Márquez & Renjifo 2002) que corresponde a uno o dos ejemplares coleccionados por M. A. Carriker en 1941 en la localidad Sierra Negra de Tierra Nueva, departamento de La Guajira (ca. 10°35'N, 72°45'W; ver Lehmann 1959, Hilty & Brown 1983 y Paynter 1997). Aquí registramos tres nuevas localidades para la especie en los departamentos de Norte de Santander, Tolima y Caldas, que contribuyen a llenar vacíos de información en su distribución.

El primer registro de *S. isidori* corresponde a un juvenil al cual le habían disparado por considerársele responsable de la caza de gallinas y animales de corral en la zona, que fue entregado por un campesino a investigadores del Grupo de Exploración y Monitoreo Ambiental GEMA del Instituto Humboldt (IAvH) durante la realización de un inventario de biodiversidad. El ejemplar constituye la confirmación de esta especie para la parte norte del nudo de Santurbán. La localidad del registro (07° 27'N, 72°50'W), corresponde a la cuenca del Río Salinas, sector de Sisavita, vereda Carrizal, Municipio de Cucutilla, departamento de Norte de Santander, a 2100 m. El ejemplar, depositado en la colección ornitológica del IAvH en Villa de Leyva (22 mar 2002, SCC-494, IAvH-A 12091), es una hembra juvenil con ovario izquierdo de 16.6 x 2.22 mm, que pesó alrededor de 4.0 libras (ca. 1840 g); el iris era sepia-amarillo y la cera verde amarillento. El registro de este juvenil en marzo concuerda con registros de volantones en Venezuela en marzo-julio (Fjeldsa & Krabbe 1990), en la Sierra Nevada de Santa Marta en marzo (Strewe & Navarro 2003) y al sur del país en Huila en el mismo mes (Lehmann 1959). El 24 marzo de 2002 FAE y SCC observaron en esta misma localidad un individuo adulto sobrevolando el dosel del bosque sobre un filo muy abrupto.

El área presenta bosque casi continuo desde los 2000 m hasta los ca. 3300 m en el límite del páramo, que corresponden a las zonas de vida de bosque húmedo montano bajo y montano (Holdridge 1987). Se encuentran bosques de roble (*Quercus humboldtii*) (2000-2200 m) y bosques mixtos desde los 2000 m en adelante, donde los árboles pueden alcanzar los 18 metros de altura y paulatinamente decrecen hasta que por encima de los 2600 y hasta

los 2900 m los árboles alcanzan los 10 m de altura; predominan especies de las familias Burseraceae, Clusiaceae, y Melastomataceae (Córdoba et al. 2002). Los bosques muestreados en Sisavita son relativamente extensos (unas 23 000 ha) y quebrados, dando la posibilidad de que poblaciones de águilas grandes se mantengan. Sin embargo, cada vez hay más deforestación debido a que la colonización está subiendo por el río. La mayoría de casas y la escuela de Sisavita se encuentran principalmente a 2000-2100 m donde viven unas 15 familias; es difícil llegar a la zona ya que sólo hay una vía que es carretable hasta la mitad del camino desde el casco urbano de Cucutilla y el restante hay que recorrerlo a pie o lomo de mula. Hay interés de la comunidad en continuar con la colonización hacia arriba y en terminar de construir el carretable hasta el caserío. La Corporación Autónoma Regional de Norte de Santander (CORPONOR) mantiene interés en estudiar la región y declararla bajo algún criterio de protección para conservar el área, por lo cual es importante poder desarrollar investigación primaria y trabajo con la comunidad para preservar el bosque y su fauna asociada, ya que algunos animales son cazados como fuente de alimento (p. ej. venado), o por considerarse peligrosos para la población como el puma (*Felis concolor*) o para las aves de corral (como las águilas grandes). Esta iniciativa se enmarca dentro de un proceso más grande de conservación como la declaratoria de un Distrito de Manejo Integrado para el páramo de Berlín, a la cual se le unirían algunas otras áreas protegidas de carácter regional que puedan proteger los remanentes de bosque en alturas intermedias de ambos lados de la Cordillera.

El segundo registro para esta especie corresponde a un individuo adulto observado el 17 de junio de 2005 por MAEG, S. Losada y J. Murillo en el departamento del Tolima, municipio de Villarrica, vereda Galilea (03°48'N, 74°41'W) a 1750 m de altitud. Este individuo fue observado perchado sobre la copa de un árbol en un pequeño remanente de bosque rodeado de cafetales con sombrío y potreros abandonados. Tras alzar vuelo emitió en dos ocasiones vocalizaciones cortas *quii... quii...* realizando un lento ascenso describiendo círculos pequeños, hasta elevarse unos 50 metros de altura y luego alejarse hacia los bosques de Galilea. El "Bosque de Galilea", con aproximadamente 16.000

ha, se encuentra aledaño al área donde fue observada el Águila Crestada y a 20 minutos de caminata; corresponde a la zona de vida de bosque húmedo premontano (Holdridge 1987) o bosque subandino. El bosque se encuentra sobre terreno quebrado desde los 1100 m hasta al menos los 2100 m de altitud en el flanco occidental de la Cordillera Oriental, representando uno de los pocos bosques existentes a esta altitud en el Valle del Magdalena. El bosque es en general continuo y maduro con poca intervención y árboles emergentes que alcanzan los 30 m, donde predominan especies de las familias Magnoliaceae y Lauraceae. Actualmente 2000 ha están protegidas dentro de la reserva Bosque de Galilea, propiedad de la Universidad del Tolima.

El tercer registro de esta águila corresponde a una observación realizada por FAE el 20 de noviembre de 1997 en el cañón del río Guacaica, municipio de Neira, departamento de Caldas (05° 09'N, 75° 30'W), a 1900 m de altitud. El individuo observado se encontraba volando a unos 30 m de altura sobre un filo de montaña cubierto por bosque en algunos de sus picos. Aunque en el año 2002 el GEMA del Instituto Humboldt (IAvH) realizó una caracterización de las aves de las cuencas de los ríos Tapias y Tareas en el departamento de Caldas y en cercanías a esta localidad (IAvH 2002), esta águila no fue registrada.

El Águila Iguanera *Spizaetus tyrannus* ha sido registrada en localidades dispersas en Colombia que incluyen la región trans-andina desde los límites con Panamá, hacia el sur hasta la Serranía del Baudó en el Chocó, por el valle del río Atrato hasta la región de Valdivia donde comienza el bajo río Cauca en el departamento de Antioquia, el área del valle del río Nechí y hacia el Magdalena medio en inmediaciones de la Serranía de San Lucas, y hacia el sur por el valle en la Serranía de las Quinchas (Stiles et al. 1999, Stiles & Bohórquez 2000) y Quipile en Cundinamarca (C. Márquez com. pers), así como en La Victoria, Boyacá (Stiles et al. 1999). También hay reportes para la Sierra Nevada de Santa Marta (Strewe & Navarro 2003) y la vertiente este de la Serranía de Perijá (Hilty & Brown 1986). Por otra parte, existe un registro en Norte de Santander en el río Sardinata (Petrolea) que drena al lago de Maracaibo y observaciones recientes en cercanías a Ocaña, Norte de Santander (O. La-

verde & F. G. Stiles, com. pers). Para la región cisandina hay muy pocos registros y más dispersos, que incluyen el departamento del Meta, un registro para Leticia y un registro visual en Puerto Inírida (Hilty & Brown 1986). La especie en Colombia ha sido encontrada principalmente en zonas bajas (por debajo de 500 m, Hilty & Brown 1986) donde seguramente es más abundante, pero existen registros altitudinales hasta por lo menos 1300-1500 m como en Las Quinchas (Stiles et al. 1999). Así mismo existen registros altitudinales que alcanzan los 3000 m en Guatemala (del Hoyo et al. 1994) o por encima de los 2000 m en Costa Rica (Stiles & Skutch 1989). Aquí reportamos una ampliación de su distribución geográfica y altitudinal para Colombia.

El 12 de agosto de 2003, SCC y MAEG observaron dos individuos del Águila Iguanera sobrevolando remanentes de bosque en la Vereda Chicoral, al oriente del municipio de La Cumbre, en la vertiente occidental de la Cordillera Occidental, cuenca alta del Río Bitaco. Esta localidad se encuentra en predios del sistema de Red de Reservas de la Sociedad Civil (REVACA) cerca de la Finca Montebello y La Tambocha (03°33'N, 76°35'W), en el departamento del Valle del Cauca. El primer individuo fue un adulto que sobrevoló desde el filo de la montaña (2100-2250 m) en dirección al occidente por encima del bosque a las 10:14. Ese mismo día también fue observado un individuo juvenil que se encontraba volando cuesta abajo a las 13:00. Este es el primer registro para el departamento del Valle del Cauca y el de mayor altitud hasta el momento para Colombia (Hilty & Brown 1986).

El área del Alto Bitaco presenta remanentes de bosque andino y subandino correspondiente con bosque húmedo montano (Holdridge 1987) inmersos en una matriz de cultivos y casas de recreo, pero con buena cobertura y poco grado de intervención. Estos bosques se encuentran en su mayoría protegidos por reservas naturales privadas que se ubican principalmente en la parte alta (1800-2250 m), y que se conservan gracias al trabajo adelantado por organizaciones como REVACA, los habitantes de la región y los grupos ecológicos locales (León et al. 2001). Igualmente se presentan áreas de uso agrícola, principalmente cultivo de té y en menor importancia flores, así como también potreros que son predominantes en las laderas bajas hasta al me-

nos los 1600 m. Los árboles alcanzan los 12-15 m de altura en el filo y 20-30 m en las laderas adyacentes.

La ampliación del rango altitudinal presentado aquí para *S. tyrannus* puede estar influenciada por la deforestación en el área. Así mismo se ha observado que la especie aparentemente prefiere áreas con coberturas mixtas entre bosques y zonas abiertas, aunque también utiliza bosques continuos (Ferguson-Lees & Christie 2001). Probablemente la especie ha aumentado su distribución en los últimos años por la deforestación tanto en zonas bajas como hacia áreas de mayor altura en las faldas de montaña.

Los individuos fueron identificados por su patrón de plumaje, coloración y tamaño. Esta especie puede confundirse con su congénere *S. ornatus*, la cual presenta desde abajo al vuelo una coloración en general más clara (especialmente juveniles e inmaduros sin plumaje definitivo), las alas se ven más largas y menos anchas, y la cola más corta. El adulto de *S. tyrannus* en plumaje definitivo observado desde abajo al vuelo, muestra la mayoría del cuerpo oscuro (muchas veces se observa formando una "t" oscura con las alas), incluyendo la garganta hasta la región ventral casi negra, el centro del vientre con puntos blancos y luego un barreado en las infracoberteras de la cola. Algunos individuos al parecer muestran menos negro en las infracoberteras alares como el ejemplar observado en Bitaco (Fig. 1a). Los tarsos son completamente emplumados y es claramente visible el barreado negro y blanquecino, al final de los cuales sobresalen los dedos de color amarillo. La cola es larga, barreada, con la última banda negra más ancha que las demás y otras dos a tres bandas negras observables intercaladas entre franjas blanquecinas. La entrada de las alas en la parte posterior presenta una escotadura evidente y más pronunciada que la de su congénere *S. ornatus*. Al vuelo, todas las plumas alares se observan con la punta oscura y las primarias presentan barreado oscuro muy notorio. Las alas se observan más redondeadas que en *S. ornatus* (F.G. Stiles com. pers).

El juvenil del Águila Iguanera podría llegar a confundirse de lejos con su congénere *S. ornatus* o con un inmaduro (plumaje de segundo o tercer año) de

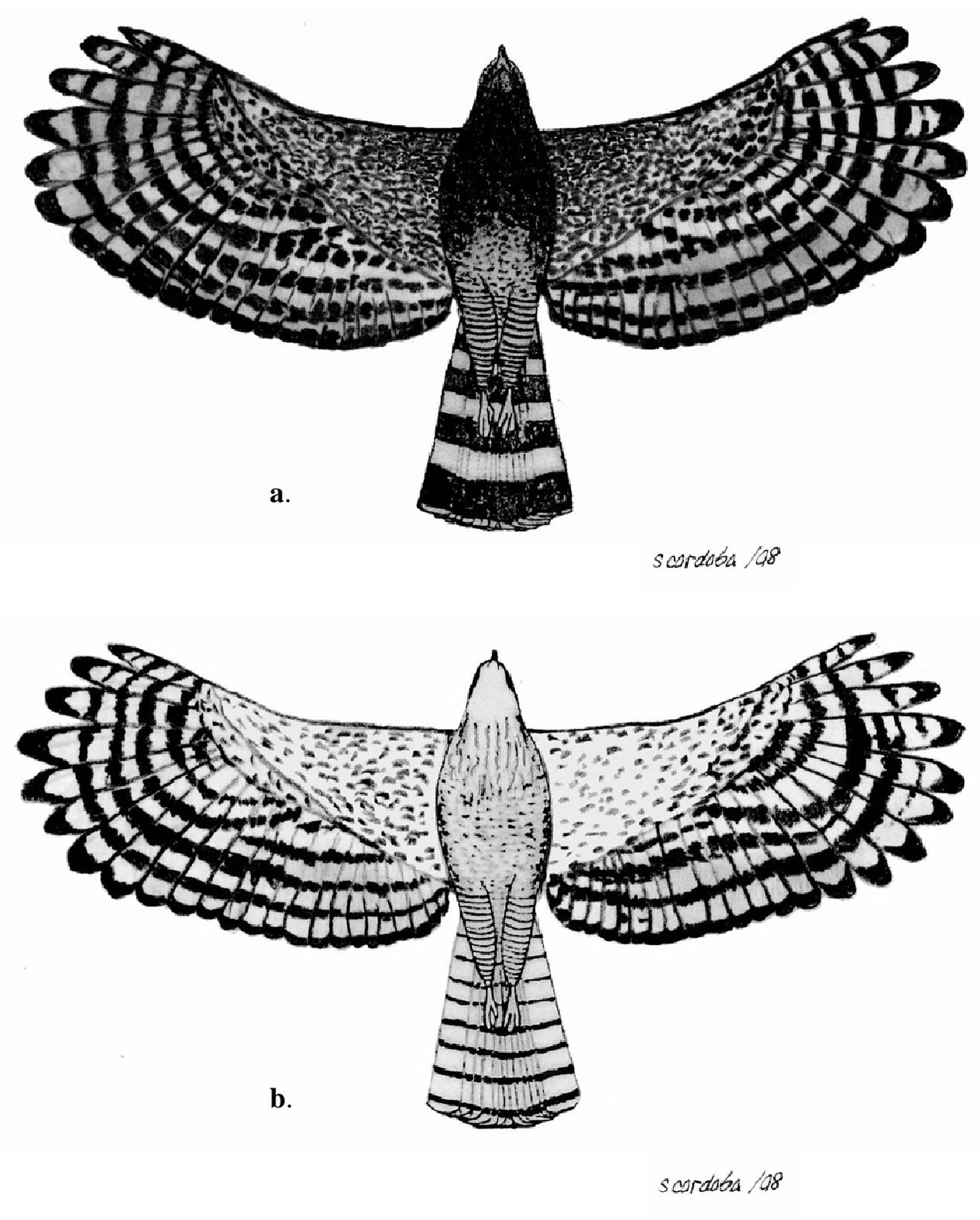


Figura 1. Vista ventral de *Spizaetus tyrannus* al vuelo. a. adulto; b. juvenil.  
Ilustración: S. Córdoba.

*S. isidori* (los juveniles de esta especie, de menos de dos años, son casi totalmente blanquecinos por abajo aunque pueden presentar algunas pocas marcas oscuras en el pecho). El juvenil y sub-adulto de *S. tyrannus*, visto desde abajo, presenta la garganta blanquecina contrastante con la región del alto pecho, con mayor presencia de marcas oscuras a manera de listas más o menos anchas sobre fondo claro (crema) en los sub-adultos. Estas marcas del alto pecho están ausentes en todos los plumajes de *S. ornatus*, donde la garganta y al menos la parte central del alto pecho son blanquecinos. En inmaduros de *S. isidori* (más grande que las otras especies del género *Spizaetus*), pueden presentarse marcas similares pero éstas cubren todo el vientre con una mezcla de canela y oscuro sobre fondo crema. El bajo pecho y vientre en los juveniles y sub-adultos de *S. tyrannus* varía en la cantidad de moteado oscuro, al igual que la parte final del vientre, pero los tarsos se observan siempre el barreteado oscuro sobre fondo blanquecino. La cola larga es barreteada con bandas delgadas y más numerosas que en el adulto (más de cinco bandas). Desde abajo a veces es posible ver a lado y lado de la cabeza una parte oscura (correspondiente a las mejillas), que si se observa de lado, forma una lista oscura que cruza por los ojos, enmarcada por una superciliar blanquecina arriba y la garganta blanca. Esta es una buena clave para separar a los juveniles de esta especie después de observarlos por debajo.

*Spizaetus tyrannus* puede ser reconocida muchas veces por su vocalización característica, similar a silbidos *pit ... pit... pit... piiiii* que se repiten y en el que la última nota es más larga y tiende a ser más aguda que las demás, la cual emiten al vuelo a grandes alturas (F. G. Stiles, com. pers, C. Márquez com. pers, Ferguson-Lees & Christie 2001) especialmente en época reproductiva (C. Márquez com. pers). Sin embargo, durante las observaciones ninguno de los individuos vocalizó.

Si bien es necesario recordar que existe gran variación en la coloración dentro de una misma especie en relación con la edad, sexo, morfos, e incidencia de luz entre otros, las características mencionadas ayudan para una rápida identificación que pueda ser posteriormente contrastada con ejemplares de museo y literatura. En este caso las observaciones y anotaciones de campo fueron contrastadas con las

ilustraciones y fotografías en Torres (1986), Hilty & Brown (1986), Stiles & Skutch (1989), Ferguson-Lees & Christie (2001) y Márquez et al. (2005). En vuelo, mientras se encuentran remontando corrientes de aire, en general las alas en las especies mencionadas se ven dirigidas hacia delante, mucho más en *S. tyrannus* que en *S. ornatus*. Por esto, es posible confundir a esta última con un *Buteo* grande a simple vista por la forma de las alas y la cola más corta y abierta que en *tyrannus* (F.G. Stiles, com. pers). El individuo de *S. tyrannus* observado con plumaje posiblemente adulto no presentó la coloración tan oscura de las infracoberteras alares comparado con las ilustraciones en Ferguson-Lees & Christie (2001).

Como en otras especies de aves, la identificación visual acompañada de cantos o llamados es altamente deseable. Estas dos especies pueden ser identificadas por sus cantos distintivos aunque al parecer *S. isidori* no es tan vocal como *S. tyrannus*, y suele vocalizar por cortos periodos de tiempo (especialmente pre y reproductivos) por lo cual sus llamados más distintivos son poco escuchados (Ferguson-Lees & Christie 2001). Para la identificación de aves rapaces al vuelo es importante tener en cuenta las proporciones de las partes corporales más notorias (alas en relación a patas, cabeza, etc.), la forma general del ave (alas punteadas, redondeadas), el tipo de vuelo (alas planas, en ángulo, ligeramente inclinadas para algún lado), el patrón ventral general (zonas pálidas, oscuras, combinaciones, bandas), y cualquier otra característica llamativa, ya sea canto o modificaciones en el patrón de vuelo y forma de las alas (Ferguson-Lees & Christie 2001, Barber et al. 2001).

Al parecer *S. isidori* se ve favorecida por bosques continuos y extensos no perturbados en valles con dosel relativamente bajo y terreno quebrado (Ferguson-Lees y Christie 2001) como los encontrados en las cuencas de los ríos Salinas y Guacaica y los bosques de Galilea. Los registros para esta águila aún son muy localizados en las tres cordilleras, aunque es alentador que continúe siendo observada en nuevas localidades. Las observaciones han estado ligadas a bosques relativamente continuos y extensos no perturbados, o a zonas donde la fragmentación de los bosques no era alta como en partes del sur del país (Márquez & Renjifo 2002), aun-

que al parecer algunos individuos pueden momentáneamente utilizar bordes de los mismos como el registro en Tolima, o áreas con bosques fragmentados como el de Caldas. Sin embargo, la especie parece no poder persistir cuando el área de bosque es pequeña, seguramente al no conseguir suficiente alimento o lugares para anidar. La especie además es perseguida y atacada por el hombre cuando se le considera responsable de la pérdida de animales de corral, como el individuo muerto por colonos en Sisavita aquí reportado. Las poblaciones pueden estar cada vez más aisladas y continuar disminuyendo tanto a nivel regional (Ferguson-Lees & Christie 2001) como en Colombia (Márquez & Renjifo 2002), por lo cual continúa en peligro.

El registro de *S. tyrannus*, incluida la presencia de un juvenil o subadulto, apoya la idea de que esta especie pueda tener una distribución altitudinal más amplia en Colombia que abarque diferentes tipos de hábitats a lo largo del gradiente en los Andes colombianos. Es muy posible también que la especie este expandiendo su área de distribución, ya que al parecer es más tolerante a la fragmentación que otras especies de águilas grandes y puede utilizar áreas semiabiertas mientras aun persistan parches de bosque.

*Spizaetus tyrannus* puede seguramente ocupar nuevas áreas donde anteriormente se encontraba *S. ornatus*, así como ir desplazando a *S. isidori* en alturas intermedias. Así mismo es posible que algunos de los registros de águilas del género *Spizaetus* en montaña, que son atribuidos generalmente a *S. ornatus* que es más común en bosques montanos, puedan haber sido erróneamente atribuidos a esta especie.

Es necesario realizar muestreos en el tiempo dirigidos al monitoreo de las poblaciones de estas especies, de manera que pueda obtenerse tendencias poblacionales ya que a la fecha no es posible determinar si las poblaciones de *S. tyrannus* se encuentran estables o en aumento, mientras que todo parece indicar que las de *S. isidori* van en detrimento, aunque en apariencia por ser registrada en nuevas localidades parecería ser más abundante.

Agradecemos al Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt por el

apoyo logístico y financiero dentro del cual se desarrollaron estas caracterizaciones dentro del proyecto “Conservación y Uso Sostenible de la Biodiversidad de los Andes Colombianos” financiado por GEF, Real Embajada de los Países Bajos y el Banco Mundial; a la Universidad del Tolima y el proyecto “Caracterización faunística y florística regional de la cuenca del río Prado: biodiversidad regional fase II.” de Cortolima, Universidad del Tolima y el Grupo de investigación en zoología; en especial a Sergio Losada y Jenny Murillo por el apoyo en Bosque de Galilea; y a CORPONOR, a la Red Nacional de Observadores de Aves - RNOA-COL, a la Asociación Calidris y a la Red de Reservas del Valle del Cauca – REVACA y su grupo de Herederos del Planeta por el apoyo logístico y la participación en campo. Agradecimientos especiales a Edgar Olaya y toda la comunidad de Sisavita en Norte de Santander, al igual que a los propietarios de la Finca Montebello en Bitaco y a los miembros del Grupo Ecológico los Ángeles del Bosque. El registro en Caldas se realizó durante una caracterización financiada por CORPOCALDAS a De Wilde & Sanabria Consultores. También agradecemos a Emilio Constantino, Richard Johnston, Diana Eusse, Ana María Umaña y Juan David Amaya por su participación y apoyo en Valle del Cauca y a todos los integrantes del Grupo GEMA por el apoyo en campo, en especial a María del Socorro Sierra y Fernando Forero, auxiliares de ornitología. F. Gary Stiles y César Márquez hicieron sugerencias valiosas y revisión de versiones anteriores del manuscrito.

## LITERATURA CITADA

- BARBER, D., C. FOSDICK, L. GOODRICH & S. LUKE. 2001. Hawk Mountain Sanctuary: Migration Count Manual. Hawk Mountain Sanctuary, Kempton, Pennsylvania.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL. 2007. Species factsheet: *Oroaetus isidori*. Descargado de <http://www.birdlife.org> el 18 de agosto de 2007.
- COLLAR, N.J., M.J. CROSBY & A.J. STATTERFIELD. 1994. Birds to watch 2: the world checklist of threatened birds. BirdLife Conservation Series No. 4. Cambridge, UK.
- CÓRDOBA-CÓRDOBA, S., F. A. ESTELA, H. MENDO-

- ZA, M. OSPINA, A. PRIETO, A. PULIDO, I. GIL, D. TOVAR & G. ÁLVAREZ. 2002. Caracterización Biológica del Sector de Sisavita, municipio de Cucutilla, Norte de Santander. Grupo de Exploración y Monitoreo Ambiental – GEMA, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Informe Técnico Inédito. Bogotá.
- CORTES-HERRERA, J. O., A. HERNÁNDEZ-JARAMILLO, G. CHÁVES-PORTILLA, O. LAVERDE, C. GAMBA-TRIVIÑO, D. X. VILLAGRAN-CHAVARRO & S. ALARCÓN-BERNAL. 2007. Nuevos registros de poblaciones de aves amenazadas en Soatá (Boyacá), Colombia. *Cotinga* 27: 74-77.
- DEL HOYO, J., A. ELLIOT, & J. SARGATAL, (eds.). 1994. Handbook of the birds of the world. Vol. 2. New world Vultures to Guineafowl. Lynx editions, Barcelona, Spain.
- FERGUSON-LEES, J & CHRISTIE. 2001. Raptors of the World. Houghton Mifflin Company. New York.
- FJELDSA, J. & N. KRABBE. 1990. Birds of the high Andes. Univ. Copenhagen/Apollo Books, Svendborg, Denmark.
- FLÓREZ, P., N. KRABBE, J. CASTAÑO, G. SUÁREZ & J. D. ARANGO. 2004. Evaluación avifauna del páramo de Frontino, Antioquia, Agosto 2004. Colombian EBA Project Report Series 6.
- HILTY, S.L. & W.L. BROWN. 1983. Range extensions of Colombian birds as indicated by the M.A. Carriker Jr. collection at the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution. *Bulletin Of the British Ornithologist Club* 103:5-17.
- HILTY, S.L. & W.L. BROWN. 1986. A Guide to the birds of Colombia. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. USA.
- IAPH – INSTITUTO ALEXANDER VON HUMBOLDT. 2002. Inventario de la avifauna presente en la cuencas de los ríos Tapias - Tareas y aferentes directo al Cauca, zona sur, Departamento de Caldas, Colombia. Informe Técnico Grupo de Exploración y Monitoreo Ambiental – GEMA presentado a Corporación Autónoma Regional de Caldas, CORPOCALDAS. Programa de Inventarios de La Biodiversidad, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt”, Villa de Leyva, Boyacá.
- HOLDRIDGE, L. R. 1987. Ecología basada en zonas de vida. Instituto interamericano de cooperación para la agricultura IICA. San José, Costa Rica.
- KATTAN, G. H., H. ÁLVAREZ-LÓPEZ & M. GIRALDO. 1994. Forest fragmentation and bird extinctions, San Antonio 80 years later. *Conservation Biology* 8: 138-146.
- LEHMANN, F. C. 1959. Nuevas observaciones sobre *Oroaetus isidori* (Des Murs). *Contribuciones al estudio de la fauna de Colombia XIV. Novedades Colombianas* 1:169-195.
- LEÓN, A., G. CORREDOR & G. KATTAN. 2001. Evaluación del hábitat potencial y estado poblacional de la Pava Caucana (*Penelope perspicax*) en el Valle del Cauca, y su manejo en cautiverio. Informe-Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca.
- LÓPEZ-LANÚS, B., P. G. SALAMAN, T. P. COWLEY, S. ARANGO-CARO & L. M. RENJIFO. 2000. The threatened birds of the Río Toche, Cordillera Central, Colombia *Cotinga* 14:17-23.
- MÁRQUEZ, C. & L.M. RENJIFO. 2002. *Oroaetus isidori*. Págs. 112-117 en: L. M. Renjifo, A.M. Franco, J.D. Amaya-Espinel, G. H. Kattan & B. López-Lanus (eds.). Libro rojo de aves de Colombia. Serie Libros Rojos de especies amenazadas de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá
- MÁRQUEZ, C., M. BECHARD, F. GAST & V.H. VANEZAS. 2005. Aves rapaces diurnas de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C.
- PAYNTER JR., R. A. 1997. *Ornithological Gazetteer of Colombia*. Second Edition. Harvard University. Cambridge, USA.
- REMSEN, J. V., JR., C. D. CADENA, A. JARAMILLO, M. NORES, J. F. PACHECO, M. B. ROBBINS, T. S. SCHULENBERG, F. G. STILES, D. F. STOTZ, & K. J. ZIMMER. Version [17 agosto 2007]. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>
- SALAMAN, P.G., T. M. DONEGAN & A. M. CUERVO. 1999. Ornithological surveys in Serranía de los Churumbelos, southern Colombia. *Cotinga* 12:29-39.
- STILES, F. G. & SKUTCH, A. F. 1989. A guide to the birds of Costa Rica. Comstock Publishing As-

- sociates. Ithaca, USA.
- STILES, F. G., L. ROSSELLI & C. I. BOHÓRQUEZ. 1999. New and noteworthy records of birds from the middle Magdalena valley of Colombia. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 119:113-129.
- STILES, F. G. & C. I. BOHORQUEZ. 2000. Evaluando el estado de la biodiversidad: El caso de la avifauna de la Serranía de las Quinchas, Boyacá, Colombia. *Caldasia* 22:61-92.
- STREWE, R. & C. NAVARRO. 2003. New distributional records and conservation importance of the San Salvador Valley, Sierra Nevada de Santa Marta, northern Colombia. *Ornitología Colombiana* 1:29-41.
- THIOLLAY, J. M. 1991. Altitudinal distribution and conservation of raptors in southwestern Colombia. *J. Raptor Res.* 25: 1-8.
- TORRES, A. 1986. Cetrería Neotropical colombiana. Litografía ARCO. Bogotá.

*Recibido: 15 septiembre 2007*

*Aceptado: 20 junio 2008*

**PRIMER REGISTRO DE LA GAVIOTA CABECIGRÍS (*CHROICOCEPHALUS CIRROCEPHALUS*) PARA LA REGIÓN CARIBE Y COLOMBIA**

**First record of the Grey-hooded Gull (*Chroicocephalus cirrocephalus*) for the Caribbean Region and Colombia**

**Ralf Strewe<sup>1,2</sup>, Cristobal Navarro<sup>2</sup> & Jorge Beltrán<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Facultad de Ciencias Básicas, Universidad del Magdalena, Santa Marta, Magdalena.

<sup>2</sup>Alianza para Ecosistemas Críticos – ALPEC, Santa Marta, Magdalena. [rstrewe@alpec.org](mailto:rstrewe@alpec.org)

**RESUMEN**

Presentamos el primer registro de la Gaviota Cabecigrís (*Chroicocephalus cirrocephalus*) para Colombia y la cuenca del Caribe. Se documenta la observación de un adulto en las salinas de Tasajera, Municipio de Ciénaga, departamento del Magdalena.

**Palabras Clave:** *Chroicocephalus cirrocephalus*, Colombia, región Caribe.

**ABSTRACT**

We present the first observation of Grey-headed Gull (*Chroicocephalus cirrocephalus*) in Colombia and the Caribbean Basin. The paper documents the observation of an adult bird at the salines of Tasajera, Ciénaga, Department of Magdalena.

**Key Words:** Caribbean region, *Chroicocephalus cirrocephalus*, Colombia.

La Gaviota Cabecigrís (*Chroicocephalus cirrocephalus* (Vieillot, 1818)) está distribuida en África al sur del Sahara, Madagascar y América del Sur. En el Neotrópico, la especie anida localmente en la costa Pacífica en Perú y el sur de Ecuador, de donde existen registros recientes de anidación en la provincia de Guayas (Ridgley & Greenfield 2001); adicionalmente, existe un registro de la costa Pacífica de Panamá (Ridgely & Gwynne 1989). En la costa Atlántica, *C. cirrocephalus* anida desde Uruguay hasta el centro de Argentina; por fuera de la temporada de anidación, se encuentra con frecuencia más al norte, llegando hasta Paraguay y el sur de Brasil (AOU 1998, Del Hoyo et al. 1996, Restall et al. 2006).

Durante un monitoreo de aves migratorias del Caribe colombiano realizado en la temporada de 2007, registramos a *C. cirrocephalus* por primera vez para Colombia y para la región Caribe. Nuestro registro tuvo lugar el 6 sep 2007 a las 09:40 h, a una distancia de 30 m de la línea costera en las salinas de Tasajera, municipio de Ciénaga, departamento

del Magdalena (10°58'965''N, 74°18'413''W). Pudimos observar a un individuo de esta especie con buena luz durante 20 minutos desde una distancia aproximada de 40 m usando unos binoculares Leica Trinovid 10x42 y un monoprismático Optolyth TBS 80, con ocular 30x WW. El ave, que se encontraba junto con un grupo de Gaviotas Reidoras (*Leucophaeus atricilla*; Fig. 1), presentaba una capucha gris pálida bordeada por una línea negra; las alas y la espalda eran grises, y el resto del plumaje blanco. Además, pudimos observar claramente que el pico era largo y fuerte, de color rojo carmín; las patas eran de color rojo coral y los ojos claros (Fig. 1). Cuando el ave levantó un ala limpiando su plumaje, observamos que las primarias eran principalmente negras, con las bases blancas (Fig. 1).

Comparamos los datos que recogimos durante la observación de la gaviota con las características de identificación descritas por Hilty & Brown (1986), Ridgely & Greenfield (2001), Sibley (2000), Hilty (2003) y Restall et al. (2006). Esta comparación



**Figura 1.** Adulto de Gaviota Cabecigrís (*Chroicocephalus cirrocephalus*) (izquierda) con cuatro Gaviotas reidoras (*Leucophaeus atricilla*) en las salinas de Tasajera, Ciénaga, Departamento del Magdalena.

demonstró que el individuo presentaba las características diagnósticas de *C. cirrocephalus*, y concluimos que se trataba de un adulto con plumaje reproductivo. La especie más parecida a *C. cirrocephalus* es la Gaviota de Franklin (*Leucophaeus pipixcan*), pero podemos descartar que el individuo observado se trate de esta especie debido a que *L. pipixcan* nunca muestra el blanco en las primarias y la capucha gris de *C. cirrocephalus*. Otra especie parecida es *L. atricilla*, la cual pudimos comparar directamente con el individuo que observamos (la Fig. 1 muestra dos adultos en plumaje no reproductivo, un inmaduro en su segundo invierno, y un individuo con plumaje juvenil), notando las diferencias entre las dos especies. A diferencia de *C. cirrocephalus*, los adultos de *L. atricilla* con plumaje reproductivo tienen el pico y las patas de color rojo parduzco y el manto gris oscuro, y sus alas se oscurecen hacia los extremos, terminando en puntas de color negro.

*Chroicocephalus cirrocephalus* anida localmente en colonias en humedales, lagos y estuarios. La

especie es predominantemente costera o estuarina y no pelágica, por lo que rara vez es observada lejos de la línea costera. Durante el invierno del hemisferio sur, fuera del periodo de anidación, la especie es gregaria y se distribuye más ampliamente, pero no es verdaderamente migratoria. Existen registros accidentales en América del Norte (Florida; AOU 1998) y en Europa (España; De Juana 1997). La observación del individuo de *C. cirrocephalus* en las salinas de Tasajera representa el primer registro de la especie para Colombia y para la región Caribe. Los registros más cercanos han sido hechos en la costa Pacífica de Panamá, en Florida, Estados Unidos (Ridgely & Gwynne 1989, AOU 1998, Restall et al. 2006), y en la costa Atlántica de Cayenne, Guayana Francesa (Alexandre Renaudier pers. com.). Es posible que la presencia de *L. cirrocephalus* en la costa Caribe colombiana durante la temporada de migración de 2007 esté relacionada con la ocurrencia de huracanes en el Atlántico. Los huracanes son eventos temporales muy fuertes, que afectan la distribución de las poblaciones y pueden provocar el desplazamiento de individuos hacia afuera de su

rango de migración normal (Wiley & Wunderle 1993, Estela et al. 2005, Strewé 2006).

El registro de *C. cirrocephalus* ocurrió en un periodo de fuerte migración de *L. atricilla* y de ocho especies de gaviotines (Gaviotín Negro (*Chlidonias niger*), Gaviotín Picudo (*Phaetusa simplex*), Gaviotín Blanco (*Sterna nilotica*), Gaviotín Piquirrojo (*Sterna caspia*), Gaviotín Común (*Sterna hirundo*), Gaviotín real (*Sterna maxima*), Gaviotín Patinegro (*Sterna sandvicensis*) y Gaviotín Enano (*Sterna antillarum*)) registrado durante un monitoreo de aves migratorias realizado en la región de la Ciénaga Grande, departamento del Magdalena (Strewé, datos no publ.). Este monitoreo ha revelado la alta importancia de las salinas de Tasajera, un área con una extensión aproximada de 15 ha, como refugio para mínimo 50 especies de aves migratorias de América del Norte, incluyendo especies en peligro de extinción como el Correlimos Escamado (*Tryngites subruficollis*; BirdLife International 2000, Strewé, datos no publ.). Lastimosamente, el terreno de las salinas es propiedad privada y se encuentra actualmente en venta. La venta de este terreno implica que existe la amenaza de un cambio en su uso que podría acarrear la pérdida de un refugio para las aves migratorias de importancia internacional.

El registro se realizó como parte del proyecto "Conservación de aves migratorias y residentes en bosques secos tropicales en la región Caribe colombiana", financiado por el US Fish and Wildlife Service y ejecutado por la Fundación Alianza para Ecosistemas Críticos ALPEC.

## LITERATURA CITADA

- AMERICAN ORNITHOLOGISTS' UNION (AOU). 1998. Check-list of North American birds. Seventh edition. American Ornithologists' Union, Washington, DC.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL. 2000. Threatened birds of the world. Cambridge, UK: BirdLife International & Lynx Edicions, Barcelona.
- DE JUANA, E. 1997. Observaciones de aves raras en España, año 1997. Ardeola 46: 129-148.
- DEL HOYO, J., A. ELLIOTT, J. SARGATAL. 1996. Handbook of the birds of the world, Vol. 3. Lynx Edicions, Barcelona, España.
- ESTELA, F. A., J. D. SILVA & L. F. CASTILLO. 2005. El Pelicano Blanco Americano (*Pelecanus erythrorhynchus*) en Colombia, con comentarios sobre los efectos de los huracanes en el Caribe. Calsasia 27: 271-275.
- HILTY, S. L. 2003. Birds of Venezuela. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- HILTY, S. L. & W. L. BROWN. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- RESTALL, R., C. RODNER & M. LENTINO. 2006. Birds of northern South America: an identification guide. Volumes I y II. Christopher Helm, London.
- RIDGELY, S. R. & P. J. GREENFIELD. 2001. The birds of Ecuador, Volume I & II. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- RIDGELY, R. S. & J. A. GWYNNE, Jr. 1989. A guide to the birds of Panama. 2nd edition. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- SIBLEY, D. A. 2000. The Sibley guide to birds. National Audubon Society, New York.
- STREWE, R. 2006. Primer registro de la Golondrina de Bahamas *Tachycineta cyaneoviridis* para Suramérica. Boletín SAO 16: 54-58.
- WILEY, T. R. & J. M. WUNDERLE. 1993. The effects of hurricanes on birds, with special reference to Caribbean islands. Bird Conservation International 3: 319-349.

Recibido: 6 octubre 2007

Aceptado: 2 julio 2008

---

---

## NOTEWORTHY RECORDS FROM THE EASTERN ANDEAN SLOPES OF NORTHERN ECUADOR

### Registros notables de la vertiente oriental de los Andes del norte de Ecuador

**Esteban A. Guevara**

*Aves & Conservación (Corporación Ornitológica del Ecuador) y Escuela de Biología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador. eguevara@avesconservacion.org*

**Alejandro Solano**

*Fundación Imaymana, Quito, Ecuador. jhalezion@gmail.com*

**Galo Buitrón**

*Escuela de Biología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador*

#### ABSTRACT

New occurrence sites for two nearctic/neotropical migrants and altitudinal extensions for five resident species in the Ecuadorian eastern Andean foothills are reported, based on our field observations along an altitudinal range from 600 to 1600 m elevation within three localities along the Ecuador-Perú East Andes Endemic Bird Area (EBA). Gathering species occurrence data will aid us to better understand the effects that changes in land use have on resident birds' movement patterns and distribution as well as elucidate wintering distribution for migrant ones.

**Key Words:** altitudinal extensions, distribution, Eastern Andes, Ecuador

#### RESUMEN

Se reportan nuevas localidades para dos especies migratorias neárticas/neotropicales y extensiones altitudinales para cinco especies residentes dentro de las estribaciones orientales de los Andes de Ecuador, con base en nuestras observaciones de campo entre 600 y 1600 m de elevación en tres localidades incluidas en el Área de Endemismo de los Andes del Este Ecuador-Perú. Reunir nuevos datos sobre registros de especies nos ayudará a entender mejor los efectos que el cambio en el uso del suelo tiene sobre los movimientos y distribución de aves residentes y migratorias.

**Palabras clave:** Andes del Este, distribución, Ecuador, extensiones altitudinales.

The distribution of the Ecuadorian avifauna is generally well described (Ridgely & Greenfield 2001), but it needs frequent reviews due to drastic changes that occur throughout time in forested landscapes. These unnatural changes could directly affect the distribution and movements of resident species as well as influence the survival and breeding performance of migrants (Studds & Marra 2005). The eastern slopes of the Andes harbor a rich avifauna and constitute an Endemic Bird Area

(EBA) extending from southernmost Colombia to northernmost Peru, over the entire length of Ecuador (Stattersfield et al. 1998). In addition, lowlands and foothills below 1,300 m, on both sides of the Andes, harbor 30% of the total birdlife in Ecuador (Sierra et al. 1999) and there are at least five Important Bird Areas (IBAs) in the eastern foothills (Freile & Santander 2005).

In this paper we present several altitudinal range

extensions and new occurrence sites for two neotropical migratory species from the eastern Ecuadorian Andes. Records were made between November 2005 and March 2006. We conducted field observations at three localities in the eastern foothills: Wawa Sumaco (00°41'S, 77°36'W, 1200 m elevation, Napo province), Campo Bermejo (00°08'N, 77°18'W, 870 m elevation, Sucumbíos province) and Gonzalo Díaz de Pineda (00°18'S, 77°46'W, 1600 m elevation, Napo province). Wawa Sumaco is located in the vicinity of Sumaco Napo-Galeras National Park, and encompasses a matrix of small patches of mature evergreen foothill forest, second growth forest, cattle pastures and naranjilla crops (Solanaceae). Gonzalo Díaz de Pineda is a small hamlet consisting mostly of cattle pastures and small evergreen montane forest patches in the vicinity of the Cayambe-Coca Reserve. Campo Bermejo is an oil extraction field area that encompasses large tracts of disturbed evergreen foothill forest. In each locality, a minimum of two persons performed field observations, focusing mainly on mixed-species flock associations. We summarize our observations including scientific and English names according to Ridgely & Greenfield (2001), and present some notes on distribution and behavior.

#### CHESTNUT-CAPPED PUFFBIRD

*Bucco macrodactylus*

One individual of this uncommon and inconspicuous lower-growth puffbird was seen at Wawa Sumaco (1200 m) on 22 March 2006. It was perched 1 m above ground in a shrubby clearing dominated by Asteraceae spp. with a few trees, near forest edge. No vocalizations were noted during the observation, which lasted five minutes. Our observation is the highest on record in Ecuador, exceeding by 600 m the upper altitudinal limit suggested by Ridgely & Greenfield (2001). However, the species is known to range to 1000 m in Peru (Clements & Shany 2001) and to 500 m in Colombia (Hilty & Brown 1986).

#### RUSTY-WINGED BARBTAIL

*Premnornis guttuligera*

This species is uncommon and local in the subtropical

Andes, mainly at 1600–2300 m (Ridgely & Greenfield 2001). We saw one individual at Wawa Sumaco (1200 m) on 27 November 2005, foraging in the midstory with a mixed-species flock of tanagers and flycatchers, in a small second-growth forest patch. Apparently, this record is one of the lowest reported in eastern Ecuador, 400 m lower than the lower altitudinal limit cited by Ridgely & Greenfield (2001). However, there is an isolated observation at río Bombuscaro (1250 m) in south-eastern Ecuador (Ridgely & Greenfield 2001). These records could indicate that this species is rare and therefore hard to detect. In Colombia the species is recorded as low as 1600 m (Hilty & Brown 1986), and in neighboring Peru it is known to 1300 m (Clements & Shany 2001).

#### AMAZONIAN BARRED WOODCREEPER

*Dendrocolaptes certhia*

Ridgely & Greenfield (2001) described this woodcreeper as uncommon to locally fairly common in humid forest, mostly below 600 m, but at least locally up to 900 m in the Bermejo oil-field area and río Nangaritza Valley. We recorded one at Wawa Sumaco (1200 m), on 27 November 2005, foraging with a mixed flock of treerunners, flycatchers, migrant and resident parulids, tanagers and another woodcreeper (*Glyphorynchus spirurus*), near a secondary forest fragment. This record extends 300 m the upper altitudinal limit mentioned by Ridgely & Greenfield (2001). In Colombia the species ranges up to 900 m, with one isolated observation at 1200 m (Hilty & Brown 1986), while in Peru it reaches 900 m as well (Clements & Shany 2001).

#### WHITE-BROWED PURPLETUFT

*Iodopleura isabellae*

At least five different individuals were recorded at Wawa Sumaco in a heavy altered forest dominated by trees of *Croton* sp. (Euphorbiaceae), *Inga* sp. (Fabaceae) and *Terminalia amazonica* (Combretaceae), near a secondary road. In one observation (22 March 2006) two individuals were seen perched high in a *Croton* tree, emitting sporadically short high-pitched notes and then flying together, also vocalizing. Three were seen in a second observation (23 March 2006) and an aggressive interaction was detected between two of them,

followed by a vocal interaction. These records represent the highest altitudinal observations that we know of, 300 m above the upper altitudinal limit previously reported in Schulenberg & Awbrey (1997), and 700 m higher than previously reported for Colombia (Hilty & Brown 1986) and Peru (Clements & Shany 2001).

### **NORTHERN WATERTHRUSH**

*Seiurus noveboracensis*

A rare boreal winter visitor to mangroves near water shrubbery and undergrowth vegetation, recorded mainly in northern Ecuador (Ridgely & Greenfield 2001). We encountered two solitary individuals at Gonzalo Díaz de Pineda area (1600 m) on 10 February 2006, on two different occasions by a small river near pasture with dense shrubby vegetation. Presumably these records correspond to transient individuals but are also among the highest altitudinal records in Ecuador, according to Ridgely & Greenfield's (2001) suggested distribution. Previously documented occurrence sites of Northern Waterthrush in Ecuador do not cover Gonzalo Díaz de Pineda area (Ridgely & Greenfield 2001). The majority of records for Ecuador fall mainly in the northern provinces (Ridgely & Greenfield 2001), but there are several records from southwestern Ecuador (Becker & López-Lanús 1997, Berg 1994). In Colombia the species occurs regularly as a rare transient and winter resident in the Bogotá area at ca. 2600m (Asociación Bogotana de Ornitología 2000).

### **BAY-BREASTED WARBLER**

*Dendroica castanea*

A male of this casual boreal winter visitant in non-breeding plumage was recorded at Campo Bermejo on 24 February 2006 in canopy borders of second growth forest patches. It foraged alone, on the outskirts of a mixed-species flock of tanagers, flycatchers and other migrant parulids (e.g. Canada Warbler *Wilsonia canadensis*, Blackpoll Warbler *Dendroica striata*). This locality represents a new occurrence site for the species in Ecuador and it is also one of the southernmost localities within its wintering grounds (Curson et al. 1994). In Colombia the winter distribution of this species is centered on the Magdalena valley and there are very few

records on the eastern slope of the Andes (F. G. Stiles, pers. comm.)

### **CAQUETÁ SEEDEATER**

*Sporophila murallae*

We recorded several individuals at Wawa Sumaco (1200 m) on 22 March 2006, dwelling in shrubby clearings and open canopy habitats. Males were identified by their incomplete black pectoral bands. The species was also recorded in the Archidona area (S00°54'45'' W77°47'26'', Napo province), where a solitary male was observed in May 2006, at 617 m, foraging in pasture land with isolated trees. There are several previous records along eastern foothills in Napo province (B. Palacios pers. comm.), also outside the altitudinal limit mentioned by Ridgely & Greenfield (2001). These observations probably reflect the species' ability to disperse into recently deforested areas. Range extensions due to human activities are not recent phenomena. In fact, it is a matter of concern because it reveals patterns of serious deforestation in some localities, therefore distributions of some opportunistic and open-area species need review (Cisneros-Heredia & Henry 2004, Buitrón & Freile 2006). The altitudinal range is to be increased to 1200 m; in neighboring Peru, Caquetá Seedeaters are also known to this elevation (Clements & Shany 2001).

Currently forest remnants within north-east Andean slopes undergo serious conservation pressures due to human activities such as logging and increase of cattle pastures and agriculture, which have transformed forest landscapes into extensive areas of degraded habitat over the last several decades (Mogollón & Guevara 2003). The eastern Andean slope of Ecuador harbors a variety of vegetation types of high species diversity. Evergreen montane forest is one of these and it occurs between 1300–1700 m elevation, with high annual mean precipitation rates (2000–4000 mm) and a great abundance of epiphytes (Palacios et al. 1999). Another vegetation type in eastern Andean slope is evergreen foothill forest, characterized by taller canopy heights than evergreen montane forest and great tree diversity (Gentry 1995). The area covered by these two vegetation types support a rich avifauna (Stattersfield et al. 1998), that could be undergoing the effects of habitat loss and fragmentation, which

is reflected through changes in avian distribution patterns. We feel that this is the case for the Chestnut-capped Puffbird and the Caquetá Seedeater, which might benefit from substitution of mature forest by secondary and shrubby areas that represent proper habitat for these species. However, some records presented in this paper represent lack of previous knowledge on distribution rather than land use change; this might be the case for the Rusty-winged Barbtail and the Amazonian Barred Woodcreeper, which seem to be locally uncommon and easily overlooked species (Ridgely & Greenfield 2001). It is not clear whether the White-browed Purplethroat range extension represents a consequence of landscape or climate change, or both. Nevertheless, our observations suggest that this species could be engaged in reproductive activities at Wawa Sumaco, therefore our records may not represent merely vagrant individuals or dispersed juveniles that occasionally occupy the area.

We are certain that since the publication of *Birds of Ecuador* (2001) more and more eyes are now open to the vast avifauna that was once only studied by a small number of scientists. There are probably many more records resting in field notes and waiting to be published, so we urge the need of a continuum of publications of such valuable information to nourish the process of elucidating the constant changes in the distribution and natural history of the Ecuadorian avifauna.

Financial support for our research was provided by The Nature Conservancy's Migratory Bird Program and the US Forest Service, Office of International Programs, in the scope of Cerulean Warbler non-breeding surveys. We extend our thanks to Aves&Conservación staff for logistical support, especially Tatiana Santander who helped with field expedition planning and data collection. For help and companionship during field work we deeply thank Fabián Cupuerán, Alexandra Onofa, Adrián Soria and Carlos Rodríguez. We are grateful to Byron Palacios who provided valuable information for some species. Juan F. Freile and Tjitte de Vries made helpful comments on earlier drafts of the manuscript. F. G. Stiles and two anonymous reviewers provided thoughtful comments on the submitted version.

## LITERATURE CITED

- BECKER, C. D. & B. LÓPEZ-LANÚS. 1997. Conservation value of a garúa forest in the dry season: a bird survey in reserve Ecológica Loma Alta, Ecuador. *Cotinga* 8: 66–74.
- BERG, K. S. 1994. New and interesting records of birds from a dry forest reserve in south-west Ecuador. *Cotinga* 2: 14–19.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL. 2004. Threatened birds of the world 2004. CD-ROM. BirdLife International, Cambridge, UK.
- BUITRÓN, G. & J. F. FREILE. 2006. Registros inusuales de aves migratorias y de bosques subtropicales en Quito, Ecuador. *Cotinga* 26: 54–56.
- CISNEROS-HEREDIA, D. F. & P. Y. HENRY. 2004. New records concerning range and altitudinal distribution of Tropical Mockingbird *Mimus gilvus* in Ecuador. *Cotinga* 21: 74–75.
- CLEMENTS, J. F. & N. SHANY. 2001. A field guide to the Birds of Peru. Ibis Publishing Company. Temecula.
- CURSON, J., D. QUINN & D. BEADLE. 1994. New World warblers. Christopher Helm, London.
- HILTY, S. L. & W. L. BROWN. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- FREILE, J. F. & T. SANTANDER. 2005. Areas importantes para la conservación de las aves en Ecuador. Pp. 283–470 in BirdLife International y Conservation International Áreas importantes para la conservación de las Aves en los Andes Tropicales: sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad. Quito, Ecuador: BirdLife International.
- GENTRY, A. H. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forest. Pp. 103–126 in Churchill, S. T., Balslev, H., Forero, E. & Luteyn, J. L. (eds.) Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests. New York Botanical Garden.
- MOGOLLÓN, H. & J. E. GUEVARA. 2003. Caracterización vegetal de la Bioreserva del Cóndor. Unpubl. ms.
- RIDGELY, R. S. & P. GREENFIELD. 2001. The birds of Ecuador. Cornell University Press, Ithaca, NY, USA.
- PALACIOS, W., C. CERÓN, R. VALENCIA & R. SIERRA. 1999. Las formaciones naturales de la amazonía del Ecuador. Pp. 109–119 in: Sierra,

- R. (ed.). Propuesta preeliminar de un sistema de clasificación para el Ecuador Continental. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia. Quito.
- SCHULENBERG, T. S. & K. AWBREY. 1997. The Cordillera del Cóndor region of Ecuador and Perú: a biological assessment. RAP Working Paper no. 7. Washington, DC: Conservation International.
- SIERRA, R., F. CAMPOS & J. CHAMBERLIN. 1999. Áreas prioritarias para la conservación de la biodiversidad en el Ecuador continental. Un estudio basado en la diversidad de ecosistemas y su ornitofauna. Ministerio del Ambiente, Proyecto INEFAN/GEF-BIRF & EcoCiencia, Quito.
- STATTERSFIELD, A. J., M. J. CROSBY, A. J. LONG & D. C. WEGE. 1998. Endemic Bird Areas of the world: priorities for biodiversity conservation. Cambridge, UK: BirdLife International.
- STUDDS, C. E. & P. MARRA. 2005. Nonbreeding habitat occupancy and population processes: an upgrade experiment with a migratory bird. *Ecology* 86: 2380–2385.

*Recibido: 10 junio 2007*

*Aceptado: 15 julio 2008*

**INCUBATION BEHAVIOR OF THE YELLOW-BILLED CACIQUE  
(*AMBLYCERCUS HOLOSERICEUS AUSTRALIS*) IN NORTHEASTERN ECUADOR**

**Comportamiento de incubación del Cacique Piquiamarillo (*Amblycercus holosericeus australis*)  
en el noreste de Ecuador**

**Harold F. Greeney, David F. Jaffe, & Oscar Germán Manzaba-B.**

*Yanayacu Biological Station and Center for Creative Studies, Cosanga, Ecuador. revmmoss@yahoo.com*

**ABSTRACT**

The Yellow-billed Cacique (*Amblycercus holosericeus*) belongs to a monotypic icterid genus distributed through most of Central and South America. It builds an open-cup nest, which distinguishes it from the nesting of other caciques. Little has been published on its breeding biology outside of Costa Rica. We provide the first observations on its nesting and incubation behavior from a nest studied in northeastern Ecuador. The nest was an open cup of vine tendrils and *Chusquea* bamboo leaves, built 2.6 m above the ground in a dense stand of bamboo. The two eggs were incubated for 64.1% of the observation period, made during the final nine days of incubation. Mean duration of on bouts was 40.7 min and mean off bout duration was 24.4 min. The incubating adult frequently slept on the nest by tucking its head under its wing, and often used the typical icterid foraging maneuver of slightly opening its bill to probe into the nest. The nest and eggs described here from Ecuador are very similar to descriptions from other parts of the species's range. This record suggests that the Yellow-billed Cacique nests during the drier season, like other bamboo specialists breeding in our study area.

**Key words:** *Amblycercus holosericeus*, Andes, eggs, mate feeding, nest, water loss.

**RESUMEN**

El Cacique Piquiamarillo (*Amblycercus holosericeus*) pertenece a un género monotípico de Icteridae, y está distribuido por la mayor parte de Centro y Sur América. Se sabe que la especie construye un nido en forma de taza, lo que la diferencia de otras especies de caciques, pero hay poca información publicada sobre su biología reproductiva en lugares fuera de Costa Rica. Aquí presentamos las primeras observaciones sobre la anidación y el comportamiento durante la incubación de la especie con base en información obtenida en un nido encontrado en el noreste de Ecuador. El nido era una taza construida con raicillas y hojas de bambú (*Chusquea* sp.), y estaba ubicado a 2.6 m de altura en un área cubierta por bambú denso. Los dos huevos fueron incubados durante el 64.1% del día a lo largo de los últimos nueve días de incubación. El promedio de la duración de periodos de atención fue de 40.7 min y el de periodos de ausencia de 24.4 min. El adulto frecuentemente durmió mientras estaba sentado en el nido, metiendo su cabeza debajo de su ala. Además, frecuentemente metió su pico entre los materiales del nido, abriéndolo un poco, siguiendo un movimiento que típicamente realizan los ictéridos al forrajear. El nido y los huevos descritos aquí son muy parecidos a los de esta especie en otras partes de su distribución. Este registro de anidación sugiere que el Cacique Piquiamarillo anida durante la temporada seca, al igual que otras especies especialistas de bambú que se reproducen en nuestra área de estudio.

**Palabras clave:** alimentación de la pareja, *Amblycercus holosericeus*, Andes, huevos, nido, pérdida de agua.

The Yellow-billed Cacique (*Amblycercus holosericeus*) belongs to a monotypic genus of blackbirds (Icteridae), and ranges from Mexico to Bolivia. Three subspecies of Yellow-billed Cacique are currently recognized: *flavirostris*, *australis*, and *holosericeus* (Jaramillo & Burke 1999). In Ecuador, the Yellow-billed Cacique (subspecies *flavirostris*) occurs in the lowlands of western Ecuador from northern Esmeraldas south through Guayas, El Oro and Loja, ranging up into the mountains of southern Loja in the Alamor/Cebollal area and at Sozoranga. In addition, *A. h. australis* is an uncommon inhabitant of the undergrowth of montane forests and forest borders in the upper subtropical and temperate zones on the east slope of the Ecuadorian Andes from Napo province southward, spreading west above the inter-Andean valleys in Azuay (Ridgley & Greenfield 2001).

The sole habitat of highland populations of Yellow-billed Cacique in Ecuador and elsewhere (subspecies *australis*) appears to be stands of *Chusquea* bamboo (Hilty & Brown 1986, Kratter 1993, Ridgley & Greenfield 2001). This nearly impenetrable habitat adds to the challenge of locating nests and observing behavior. What scant data we have on the nesting habits of Yellow-billed Cacique derive from studies by Skutch (1954) on *A. h. holosericeus* in Costa Rica, with only a few scattered records of breeding over the entire range of the species (e.g., Hilty & Brown 1986).

We studied a nest of Yellow-billed Cacique in early December 2006 at Yanayacu Biological Station & Center for Creative Studies (00°35' S, 77°53' W). Yanayacu lies 5 km west of the small town of Cosanga, Napo Province, Ecuador at an elevation of 2100 m. Yanayacu is adjacent to the private reserve of the birding lodge Cabañas San Isidro. In this area, much of the forest along major travel routes has been disturbed or cleared, but large, natural stands of *Chusquea* bamboo and tracts of primary forest remain, including the protected areas around Sumaco and Antisana volcanoes.

**CHRONOLOGY.**- On 8 December, we found a Yellow-Billed Cacique nest containing two eggs at an elevation of c. 2150 m. We began our observations on 9 December at approximately 06:00 h (EST) and continued through 18:00 h on 17 December. On 18

December we ceased observations after both eggs hatched, the first at 06:40 h and the second at 13:00 h. We used a Hi-8 video camera to record behaviors at the nest, placing the tripod and camera approximately 8 m from the nest and recording for most of daylight hours (06:00-18:00 h). Thus, up until the day before hatching, we filmed a total of 93.2 h to document incubation behaviors. The incubating adult occasionally flushed from the nest during visits to change tapes early in the observation period, but within one or two days the adult did not flush and we noted little apparent disturbance due to the camera or tripod. We were unable to monitor the nest after hatching, so our observations are limited to the incubation stage.

**NEST AND EGGS.**- The nest was located in a large stand of *Chusquea* bamboo, 2.6 m above the ground, 1.5 m from a small trail cut through the bamboo, and 40 m from the edge of the stand. This bamboo habitat surrounding the nest covered an area of ca. 1.5 ha, bordered by pasture below and to the sides, with mature forest above. The nest was an open cup, slightly more oval than circular, with inner and outer diameters (measured at perpendicular angles) of 8 x 9 cm and 12 x 13 cm, respectively. Inner cup depth was 6.5 cm and its outer height was 9.5 cm. The outer portion of the nest was woven around three bamboo shoots (6, 8, and 8 mm diam.) as well as >30 small leaf stems (1 mm diameter) sprouting from the main stem (Fig. 1). It was attached to these substrates by a sparse outer layer of long, thin vine tendrils and dead herbaceous materials. Within this thin outer structural/attachment layer was a thick (2-3 cm) cup composed entirely of dead *Chusquea* leaves. Inside this, the egg cup was sparsely lined with pale fibers. Both eggs were pale blue, with minimal black spotting and squiggles concentrated at the larger end. They measured 27.1 x 19.3 and 27.0 x 19.3 mm. We weighed eggs to the nearest .001 g on 8 and 14 December, and calculated the loss of mass (i.e. water loss; Ar & Rahn 1980) in that interval. Ten days prior to hatching, the eggs weighed 5.125 and 4.980 g, and they lost 1.4 and 1.6% of their mass per day, respectively.

**INCUBATION RHYTHMS.**- The eggs were incubated for 59.7 h of the observation period (64.1%; Fig. 2). Bouts of attendance ranged from 5.8 to 102.2 min



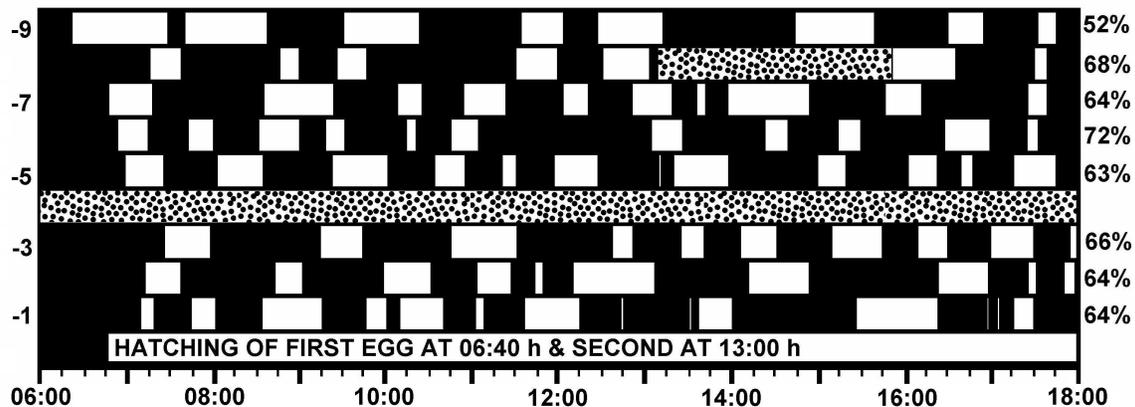
**Figure 1.** Nest and eggs of the Yellow-billed Cacique (*Amblycercus holosericeus*) found in December 2006 at the Yanayacu Biological Station, northeastern Ecuador. Photo by H. F. Greeney.

(mean  $\pm$  SD = 40.7  $\pm$  24.5 min). The duration of absences from the nest ranged from 0.3 to 65.1 min (mean  $\pm$  SD = 24.4  $\pm$  15.1 min). On three occasions, the adult was absent for less than 1 min and, as presumably only one adult is attending the eggs (Skutch 1954), we feel these short absences may represent instances of the attending adult foraging on insects spotted from the nest, something we have observed in other incubating passerines in the area (e.g., Greeney 2006).

**BEHAVIORS AT THE NEST.**- Other than basic incubation rhythms (Fig. 2), we quantified eight separate aspects of adult behavior at the nest: sleeping on the nest during the daylight hours, the amount of time both adults were present at the nest, probing (two forms, see below), preening, arranging material in the nest, indiscernible behaviors and movement during which the adult was not vigilant, and vocalizing.

While sitting on the eggs, the adult frequently rested its bill on the rim for up to five minutes, pausing from their typical vigilant, quick head movements. Occasionally, it closed its eyes for brief periods, appearing to doze. The adult usually stood briefly before flying from the nest, typically hopping to the rim, then departing. The adult's entrance into the nest cup was similarly swift, though it often took 3-10 s to settle onto the eggs. In addition, the adult also spent a large percentage of its time actually sleeping on the nest, an activity we have rarely seen in other open-cup nesting birds (Greeney pers. obs.). We recorded the bird as sleeping when it tucked its bill and head backwards under its wing and back feathers, completely obscuring our view of the bill and eyes. In total, the incubating adult slept during 7.4% of its time at the nest.

We never observed both adults at the nest simultaneously until eight days prior to hatching. From then on, a second cacique, presumably the male, was seen daily. On no day, however, was total si-



**Figure 2.** Incubation rhythms of the Yellow-billed Cacique (*Amblycercus holosericeus*) from 9-17 December 2006 at the Yanayacu Biological Station, northeastern Ecuador. Black areas represent time on the nest, white areas represent time away from the nest. Stippled areas are periods that were not filmed. Total percent daily coverage is shown on the right. The day of incubation, in relation to hatching is shown on the left. Both eggs hatched on 18 December.

multaneous presence of adults longer than 25 s. The second adult would arrive, feed the incubating bird, and leave almost immediately. Over the entire period of observation, we observed 11 mate feedings. This occurred most frequently (five times) the day before hatching, perhaps indicating the male's anticipation of hatching. Adults spent only 0.04% of the observation period at the nest together.

In addition to sleeping, 4.2% of the incubating adult's time at the nest was spent engaged in non-vigilant behaviors. A behavior which we termed gape-probing accounted for a large percentage of this time (2.7%). This behavior involved the adult thrusting its bill into the nest lining or rim and opening its bill in the manner described as a foraging technique for many icterids (eg., Beecher 1951). At times, a gape-probe bout lasted several minutes, with multiple probes into the nest. This was the major form of nest maintenance and roughly half the time resulted in the location and ingestion of something. Unlike the rapid probing maneuver described below, this movement was slow and methodical. This appears to be the first observation of gaping used during nest maintenance. We observed an additional form of probing, called rapid probing, where the adult probed into the bottom of the nest with a series of rapid head movements in a sewing machine-like fashion. Rapid probing at the nest is not uncommon, and has been observed in many other species (e.g., Greeney *et al.* 2006, Haftorn 1994). We did not observe instances of sharp probing (a single peck into the nest lining), and the few times when adults appeared to rapid probe (10) were much gentler and less well-defined than in other species (Greeney pers. obs.). Although there are several hypothesized reasons for rapid probing (see references above), we suspect that in this species rapid probing was used to roll the eggs. Other than these behaviors, the adult spent only 0.8% of its time preening, 0.1% of its time arranging stray bits of material in the nest, and 0.5% of its time moving about with undetermined purpose. Finally, while seated over the eggs, the adult called from the nest a total of seven times on five of the nine days of observation. Calls usually appeared to be in response to a conspecific vocalization away from the nest and were single events lasting roughly 1-2 seconds. All vocalizations were similar to the long, down-slurred whistle followed by a prolonged rat-

ting churr described by other authors: *cheeeeeuu-chrrrrrr* (e.g., Ridgely & Greenfield 2001, Skutch 1954, Stiles & Skutch 1989).

**CONCLUSIONS.-** The nest and eggs described here in detail, for the first time from Ecuador, are nearly identical to those described by Skutch (1954) from Costa Rica. Similarly, Skutch (1954) reported Yellow-billed Caciques calling from the nest in response to a mate's call nearby. A variety of other icterid genera have also been observed calling from the nest during incubation (e.g., Orians 1985), so it is no surprise that we observed similar behavior in Yellow-billed Caciques in Ecuador.

Yellow-billed Caciques at this nest were observed sleeping on the nest during daylight hours for far longer periods than any other species of open-cup nester that we have experience with (Greeney pers. obs.). This unusual behavior for open-cup nesting birds would appear to make incubating adults highly susceptible to predation, but we hypothesize two possible reasons to account for it. First, perhaps the location of the nests in areas of thick bamboo, with many interlocking stems, provides an early warning system for the birds. Any shaking of the foliage by an approaching predator would be easily noted. Secondly, this behavior may indicate higher vigilance during the night. The most commonly encountered predators within bamboo in our area are unidentified species of nocturnal rodents which nest in leafy balls suspended in the bamboo (Greeney pers. obs.). These appear most active at night, and we suspect that the necessity for higher vigilance at night may require adults to sleep more during the day.

September to December are the drier months in our study area, and it is noteworthy that this is the sixth species considered a "bamboo specialist" in this area to have been found breeding during this time period (Greeney *et al.* 2005a, b, Gelis & Greeney 2006, Martin & Greeney 2006, Greeney & Miller in press). Although there are certainly other variables (i.e., resource availability, rainfall) involved, we hypothesize that this may be a result of differential growth rates of *Chusquea* bamboo in the area. If more rapid bamboo growth occurs during the wetter months, avian species which attach their nests to bamboo during this period may suffer hig-

her rates of nest failure due to shifting foliage around the nest. Although the reasons for this pattern are speculative, this topic is worthy of further investigation.

Rosendo M. Fraga and an anonymous reviewer improved this manuscript with valuable suggestions. We thank José Simbaña and Eliot Miller for help with filming. As always, the staff and owners of Cabañas San Isidro were supportive of our studies. Kimberly Sheldon provided helpful corrections to earlier versions of this manuscript. Our work was supported by Field Guides through Birdlife International, the Maryland Audubon Society, Matt Kaplan, and John V. & the late Ruth Ann Moore through the Population Biology Foundation. We further thank Nature & Culture International, the PBNHS, Jay Peltz, Tim Metz, and Tom Walla for their support. This is publication no. 121 of the Yanayacu Natural History Research Group.

#### LITERATURE CITED

- AR, A. & H. RAHN. 1980. Water in the avian egg: overall budget of incubation. *American Zoologist* 20: 373-384.
- BEECHER, W. J. 1951. Adaptations for food-getting in the American Blackbirds. *Auk* 68: 411-440.
- GELIS, R. A. & H. F. GREENEY. 2006. Nest of the Long-tailed Antbird *Drymophila caudata*. *Cotinga* 26: 52-53.
- GREENEY, H. F. 2006. Incubation behavior of the Peruvian Antpitta (*Grallaricula peruviana*). *Ornitologia Neotropical* 17: 461-466.
- GREENEY, H. F., R. C. DOBBS, P. R. MARTIN, K. HAUPKLA & R. A. GELIS. 2005a. Nesting and foraging ecology of the Rufous-crowned Tody-Flycatcher (*Poecilatriccus ruficeps*) in eastern Ecuador. *Ornitologia Neotropical* 16: 427-432.
- GREENEY, H. F., P. R. MARTIN, R. C. DOBBS, M. LYSINGER & R. A. GELIS. 2005b. Observations on the breeding of *Basileuterus* warblers in Ecuador. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 125: 129-135.
- GREENEY, H. F., A. MCLEAN, A. D. L. BÜCKER, R. A. GELIS, D. CABRERA & F. SORNOZA. 2006. Breeding ecology of the Long-wattled Umbrellabird (*Cephalopterus penduliger*) part 1: incubation. *Ornitologia Neotropical* 17: 395-401.
- GREENEY, H. F. & E. T. MILLER. In press. The nestling and parental care of the Slate-crowned Antpitta (*Grallaricula nana*) in northeastern Ecuador. *Ornitologia Neotropical* 19: in press.
- HAFTORN, S. 1994. The act of tremble-thrusting in tit nests, performance and possible functions. *Fauna Norvica Series C Cinclus* 17: 55-74.
- HILTY, S. L. & W. L. BROWN. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- JARAMILLO, A. & P. BURKE. 1999. New World Blackbirds: the icterids. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- KRATTER, A. W. 1993. Geographic variation in the Yellow-billed Cacique, *Amblycercus holosericeus*, a partial bamboo specialist. *Condor* 95: 641-651.
- MARTIN, P. R. & H. F. GREENEY. 2006. Description of the nest, eggs, and nestling period of the Chestnut-crowned Antpitta *Grallaria ruficapilla* from the eastern Ecuadorian Andes. *Cotinga* 25: 47-49.
- ORIAN, G. H. 1985. Blackbirds of the Americas. University of Washington Press, Seattle, Washington.
- RIDGELY, R. S. & P. J. GREENFIELD. 2001. The birds of Ecuador. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- SKUTCH, A. F. 1954. Life histories of Central American birds. *Pacific Coast Avifauna* 31: 1-448.
- STILES, F. G. & A. F. SKUTCH. 1989. A guide to the birds of Costa Rica. Cornell University Press, Ithaca, New York.

Recibido: 14 febrero 2008

Aceptado: 2 septiembre 2008

**FIRST DESCRIPTION OF THE NEST, EGGS AND COOPERATIVE BREEDING BEHAVIOR  
IN SHARPE'S WREN (*CINNYCERTHIA OLIVASCENS*)**

**Primera descripción del nido, los huevos y comportamiento de cría cooperativa en el  
Soterrey Caferrojizo (*Cinnycerthia olivascens*)**

**Ben G. Freeman & Harold F. Greeney**

*Yanayacu Biological Station and Center for Creative Studies, Cosanga, Ecuador.  
benjamin.g.freeman@gmail.com*

**ABSTRACT**

We provide the first description of the nest, eggs and nestlings of Sharpe's Wren (*Cinnycerthia olivascens*) from northeastern Ecuador, and we document the occurrence of cooperative breeding in this species. *Cinnycerthia olivascens* builds large enclosed ball nests with a downward-projecting tubular entrance. The eggs are off-white with sparse reddish-brown speckling. We show that at least three adults may participate in nest-building and probably contribute to nestling provisioning. Our video observations document fledgling and show that the nestlings' diet consisted of small invertebrates.

**Key words:** *Cinnycerthia olivascens*, cooperative breeding, natural history, Sharpe's Wren .

**RESUMEN**

Describimos por la primera vez el nido, los huevos y los pichones del Soterrey Caferrojizo (*Cinnycerthia olivascens*) del noreste de Ecuador, y documentamos la existencia de cría cooperativa en esta especie. *Cinnycerthia olivascens* construye un nido encerrado, en forma de bola, con una entrada tubular. Los huevos son blancuzcos con manchas de color canela. Por lo menos tres adultos construyen el nido y probablemente contribuyen al cuidado de los pichones. Por medio de grabaciones de video se documentó la salida de los pichones del nido y se observó que su dieta de los pichones consiste de invertebrados pequeños.

**Palabras clave:** cría cooperativa, *Cinnycerthia olivascens*, historia natural, Soterrey Caferrojizo.

Sharpe's Wren (*Cinnycerthia olivascens*), sometimes called the Sepia-brown Wren (e.g. Ridgely & Greenfield 2001), is a resident of Andean slopes from central Colombia to northern Peru. This confusing English-name nomenclature stems from recent taxonomic changes. Sepia-brown Wren is the former name of an Andean *Cinnycerthia* complex now treated as three allopatric species: Sharpe's Wren, the Peruvian Wren (*Cinnycerthia peruviana*) of Peru, and the Fulvous Wren (*Cinnycerthia fulva*) of southern Peru and Bolivia (Brumfield & Remsen 1996). Including the Rufous Wren (*Cinnycerthia unirufa*), *Cinnycerthia* contains four currently recognized species (Remsen *et al.* 2008).

*Cinnycerthia* wrens live in dense understories, and most aspects of their breeding biology remain undescribed (Kroodsma & Brewer 2005). Here we present the first nest, egg, and nestling description for *C. olivascens*, as well as notes on breeding behavior, including evidence of cooperative breeding.

We studied three nests at the Yanayacu Biological Station and Center for Creative Studies (00°35' S, 77°53' W, elev. 2150 m). This site is located 5 km west of Cosanga, adjacent to the private reserve of Cabañas San Isidro in Napo Province, northeastern Ecuador. The reserve consists of primary subtropical forest with extensive patches of *Chusquea* bam-

boo in the higher sections. We found the first nest under construction on 4 January 2002, but did not monitor it further. Subsequently, we observed three adult *C. olivascens* attending a second active nest on the morning of 20 April 2007. This nest contained two fairly large nestlings and one egg; the nestlings fledged on 25 April. We filmed the nest for 52.5 hours over the course of nine days, including the post-fledging period. Additional opportunistic observations supplemented the filming and were helpful in determining prey items fed to the nestlings. This nest was collected nine days after fledging, and dried for two months. To analyze the composition of the nest ball and lining, we separated the nest into distinguishable components, weighing each component separately. Lastly, we discovered a third nest on 15 November 2007. At this nest, an adult was incubating a clutch of three eggs; it was not monitored further.

The three nests we discovered were constructed an average ( $\pm$  SD) of  $2.2 \text{ m} \pm 0.7 \text{ m}$  above the ground in small shrubs or trees 3.0-3.5 m tall (one *Hedyosmum*, Chloranthaceae, one *Erythrina*, Fabaceae, one unidentified). All were built into forks of the substrate, two supported by triple forks. One nest was located in a large patch of *Chusquea* bamboo, whereas the other two were sited near small streams.

The nests of *C. olivascens* were bulky enclosed ball nests with a downward-projecting tubular entrance (Fig. 1), a nest type termed “dome and tube” or “closed/retort/fork with vertical tube” by previous authors (Hansell 2000, Simon & Pacheco 2005). We measured the second nest in detail. Externally, the main chamber of the nest measured 24 cm tall by 21 cm wide and 20 cm across, with a sparse 11 cm tail formed by dangling moss. To enter the nest,



**Figure 1.** Nest and egg of Sharpe's Wren, *Cinnycerthia olivascens*, found on 20 April 2007. The arrow points up the entrance tube into the nest. Photos by BGF.

adults flew directly up a downwards-facing entrance tube. The opening to this tube was 8 cm above the bottom of the nest ball and continued upwards for 12.5 cm, oriented at an angle 15 degrees off vertical. The tube's opening measured 5.7 cm wide by 3.4 cm tall, but narrowed just inside the entrance, measuring 3.1 cm x 3.2 cm. Before emptying into the enclosed pouch, the tube widened again to 4.5 cm x 5 cm.

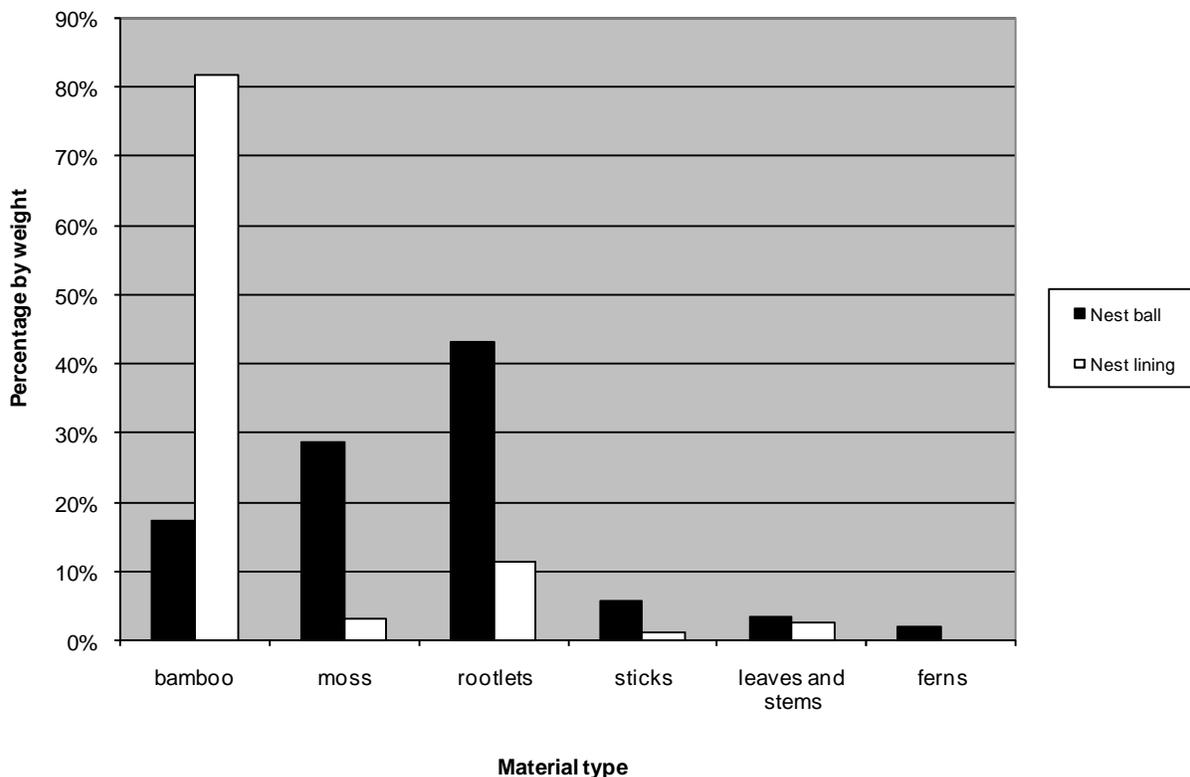
We recognized six separate categories of nest materials. The nest was primarily constructed of rootlets, with large amounts of moss and *Chusquea* leaves woven into the nest ball (Fig. 2). The entrance tube was constructed almost entirely of dark rootlets, whereas inside the pouch, the entire chamber was lined with *Chusquea* leaves (Fig. 2). The internal egg cup, undifferentiated from the chamber lining, measured 9 cm wide and 5 cm deep. Overall, the internal nest chamber measured 9 cm in diameter by 10.5 cm tall.

The second nest we discovered contained one egg, whereas the third nest had a full clutch of three

eggs. Eggs were off-white with sparse dark reddish-brown speckling concentrated at the larger end. On average ( $\pm$  SD), the four eggs measured  $21.4 \pm 0.2 \times 15.1 \pm 0.5$  mm. The egg in the second nest was largely intact but empty. A small hole pierced the shell in the middle (see Fig. 1), and a crack circumscribed the egg near the hole.

We examined the two nestlings in the second nest, five days before fledging. At this time they weighed 23.1 and 23.0 g, within the range of average adult weights for *C. olivascens* (males: 25.9 g, females: 23.0 g) given by Brumfield and Remsen (1996). Other than their bright yellow bills and flanges, they resembled adult individuals. Their head, especially the crown, was noticeably gray-brown in contrast to their overall warm brown color. However, they lacked the defined gray auriculars Brumfield and Remsen (1996) considered characteristic of juvenile *C. olivascens*.

We observed four birds in the vicinity of the first nest while it was still under construction, at least three of which were actively participating in nest



**Figure 2.** Nest components of the nest ball and lining of the Sharpe's Wren, *Cinnycerthia olivascens*.

building. Similarly, we observed three individuals around the second nest, all presumably adult birds. Without color bands, it was impossible to determine whether all three fed nestlings, but we suspect this to be true. The three adults at the second nest all roosted in the nest at night, continuing to do so after fledgling.

Adults fed small invertebrates (estimated size: 0.5-2.0 cm) to the nestlings via quick trips into the nest. Nestlings begged as the adults approached within 1 m of the nest, and often continued begging after the feeding adult left. Relative frequencies of different prey items could not be established, but the nestlings' diet included small snails, crickets, flies, beetles, adult Lepidoptera, and grub-like insects.

Fledging occurred at 08:03 (EST), two hours after the adults first left the nest for the day. At this time, the first fledgling moved to the nest entrance and sat for 76 s while adults called continuously from the nest area. It then left the nest, and the second fledgling appeared at the nest entrance, leaving after only a 43 s wait. Adults then entered the nest twice in rapid succession, removing a fecal sac each time. Adults continued to vocalize loudly, giving a variety of calls including a high-pitched whistle that we had not previously detected.

We continued to monitor and opportunistically film this second nest after fledging. The fledglings sometimes perched on top of the nest, hopping and pecking at the nest in apparent foraging attempts. On one occasion, we observed a fledgling in this position tear a hole in the entrance tube. This hole was quickly patched by the nearby adults, which remained active in nest maintenance and repair. We observed adults pulling moss off the exterior of the nest and adding bamboo leaves, moss and sticks to the inside of the nest, once moving moss from the exterior into the nest chamber. The three adults and two fledglings continued to roost in the nest for at least seven days after fledging.

Our records suggest that the breeding season of *C. olivascens* in northeastern Ecuador extends from at least November until at least the end of April, a period roughly corresponding with change from drier to wetter periods in this area. The nests and eggs we studied were similar to the two other *Cinnycerthia* nest and eggs described, those of *C. peru-*

*viana* (Gochfeld 1979) and *C. unirufa* (Asociación Bogotana de Ornitología 2000). There were, however, distinct differences. Whereas all three *C. olivascens* nests we found were built solidly in the strong fork of a shrub or small tree, the nest of *C. peruviana* was attached to the top of a bamboo stalk, the weight of the nest bending the top of the stalk downwards. All three species used predominantly rootlets and mosses to construct their nests, but *C. olivascens* constructed an entrance tube made of rootlets, in contrast to the moss-encircled entrance tube observed in *C. peruviana* (Gochfeld 1979). Dimensionally, the external chamber measurements of the *C. olivascens* nest revealed that it was volumetrically larger than Gochfeld's (1979) *C. peruviana* nest (24 cm x 21 cm x 20 cm compared to 20 cm x 30 cm x 15 cm), but had a smaller internal chamber (9 cm x 9 cm x 10.5 cm compared to 10 cm x 10 cm x 15 cm). All five individuals at the second nest we studied – three adults and two fledglings – roosted in the nest, possibly providing a thermal benefit during cold nights. This behavior has also been observed in *C. unirufa*, with up to nine individuals roosting in a nest (Asociación Bogotana de Ornitología 2000). It is unknown how many adults attended the *C. peruviana* nest described by Gochfeld (1979), but its larger internal chamber might suggest that there were several helpers.

*Cinnycerthia* wrens are well-known to be social foragers, but this is the first published documentation of cooperative breeding for this genus. Although our sample size was small and we could not ascertain the relative contributions of different adult individuals, we show that at least three adults may participate in nest construction, and three or more adults probably provisioned the nestlings. Cooperative breeding is common in the Troglodytidae (Barker 1999, Brewer 2001) and its occurrence can be analyzed in a phylogenetic context. A recent phylogeny of the family demonstrated that *Cinnycerthia* belongs to a clade that also includes the genera *Cyphorhinus* and *Henicorhina* and some species of *Thryothorus* (Barker 2004). Within this clade, cooperative breeding has been documented in *Cyphorhinus*, one species of *Thryothorus* (i.e., *Cantorchilus* sensu Mann et al. 2006) and now *Cinnycerthia*, but is not known to occur in *Henicorhina* (Barker 1999, Gill 2004). Future phylogenetic work

and more natural history data on breeding systems across the Troglodytidae are needed to further explore the evolution of this trait within the family.

BGF thanks Paul Martin for supporting his stay at Yanayacu. Alexa Class provided valuable assistance during the videotaping period. HFG acknowledges the ongoing support of John V and the late Ruth Ann Moore, Matt Kaplan, the Maryland Audubon Society, and Field Guides Inc. This manuscript was improved by comments made by Carlos Daniel Cadena, Gustavo Kattan and Krystof Zyskowski. This is publication number 153 of the Yanayacu Natural History Research Group.

#### LITERATURE CITED

- Asociación Bogotana de Ornitología. 2000. Aves de la Sabana de Bogota, Guía de Campo. Asociación Bogotana de Ornitología y Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca, Bogotá, Colombia.
- BARKER, F. K. 1999. The evolution of cooperative breeding in *Campylorhynchus* wrens: a comparative approach. Ph.D. Dissertation, University of Chicago.
- BARKER, F. K. 2004. Monophyly and relationships of wrens (Aves: Troglodytidae): a congruence analysis of heterogeneous mitochondrial and nuclear DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 486-504.
- BREWER, D. 2001. Wrens, dippers, and thrashers. Yale University Press, New Haven, CT.
- BRUMFIELD, R.T. & J.V. REMSEN, JR. 1996. Geographic variation and species limits in *Cinnycerthia* wrens of the Andes. *Wilson Bulletin* 108: 205-227.
- GILL, S.A. 2004. First record of cooperative breeding in a *Thryothorus* wren. *Wilson Bulletin* 116: 337-341.
- GOCHFELD, M. 1979. Nest description and plumage variation of the Sepia-brown Wren *Cinnycerthia peruana*. *Bulletin of the British Ornithologists Club* 99: 45-47.
- HANSELL, M. H. 2000. Bird nests and construction behavior. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- KROODSMA, D. E. & D. BREWER. 2005. Family Troglodytidae (Wrens). Pp. 356-447 in: J. DEL HOYO, A. ELLIOTT & D. A. CHRISTIE (eds.). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 10. Cuckoo-shrikes to Thrushes. Lynx Edicions, Barcelona.
- MANN, N. I., F. K. BARKER, J. A. GRAVES, K. A. DINGESS-MANN, & P. J. B. SLATER. 2006. Molecular data delineate four genera of "*Thryothorus*" wrens. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 750-759.
- REMSEN, J. V., JR., C. D. CADENA, A. JARAMILLO, M. NORES, J. F. PACHECO, M. B. ROBBINS, T. S. SCHULENBERG, F. G. STILES, D. F. STOTZ and K. J. ZIMMER. Version 26 September 2008. A classification of the bird species of South America. American Ornithologist's Union. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>.
- RIDGELY, R.S. & P.J. GREENFIELD. 2001. The Birds of Ecuador. Volume 2: Field Guide. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- SIMON, J. E. & S. PACHECO. 2005. On the standardization of nest descriptions of Neotropical birds. *Revista Brasileira de Ornitologia* 13: 143-154.

*Recibido: 27 febrero 2008*

*Aceptado: 26 septiembre 2008*

## Resúmenes de tesis

Chaves Rodríguez, Juan Camilo. 2008

**Límites entre especies en el complejo de *Myrmeciza laemosticta* (Aves: Passeriformes: Thamnophilidae). 45p.**

Tesis de pregrado en Biología. Universidad de los Andes, Bogotá D. C.  
Facultad de Ciencias, Departamento de Ciencias Biológicas.  
Director: Carlos Daniel Cadena. Co-Director: Andrés Mauricio Cuervo

Contacto: [juan-cha@uniandes.edu.co](mailto:juan-cha@uniandes.edu.co)

La familia Thamnophilidae es una de las familias de Passeriformes suboscines más diversas de los bosques húmedos tropicales del Neotrópico. En esta familia se encuentra el género *Myrmeciza*, un grupo aparentemente polifilético conformado por 19 especies que varían sustancialmente en morfología, coloración, comportamiento y vocalizaciones. Dentro de este género se encuentra el complejo del Hormiguero Guardarribera, el cual incluye a *M. laemosticta laemosticta*, *M. laemosticta palliata*, *M. nigricauda* y *M. berlepschi*. Debido a que un estudio reciente sugirió que las vocalizaciones de las dos subespecies de *M. laemosticta* podrían ser suficientemente diferentes como para considerarlas dos especies diferentes, evalué los límites entre especies dentro de este complejo basándome en análisis de vocalizaciones (14 caracteres de los cantos primarios) y de sistemática molecular (secuencias del gen mitocondrial ND2). Específicamente, probé las hipótesis que *M. l. laemosticta* y *M. l. palliata*

son especies biológicas distintas, y que *M. l. palliata* está más distantemente emparentada con *M. l. laemosticta* que lo que se ha creído tradicionalmente. Tres diferencias diagnósticas en sus cantos primarios separan a *M. l. laemosticta* y *M. l. palliata* como especies biológicas diferentes. Este resultado es apoyado por análisis filogenéticos, los cuales muestran que estos dos taxones no son hermanos, pues *M. l. palliata* parece estar más cercanamente emparentada con *M. berlepschi*. Los niveles de divergencia en las secuencias observados entre miembros del complejo sugieren que éstos divergieron antes del Pleistoceno. Propongo una nueva clasificación reconociendo cuatro taxones a nivel de especie dentro del complejo. Además, presento una reevaluación de su historia biogeográfica en el contexto de hipótesis propuestas para explicar la diversificación de las aves de tierras bajas del norte de Sur América.

**Murillo-Pacheco, Johanna. 2005****Evaluación de la distribución y estado actual de los registros ornitológicos de los Llanos Orientales de Colombia. 141p.**

Tesis de pregrado. Universidad de Nariño, Pasto.  
Facultad de Ciencias Básicas y Matemáticas, Programa de Biología con énfasis en Ecología.  
Director: Sergio Córdoba-Córdoba. Codirector: Jhon Jairo Calderón Leyton.

*Contacto: johannamurillo@gmail.com*

Realicé una recopilación de los registros ornitológicos de los Llanos Orientales de Colombia, cuya extensión comprende 252.426 km<sup>2</sup> (el 22% del territorio terrestre colombiano) y abarca los departamentos de Meta, Vichada, Arauca y Casanare. A partir de 176 documentos bibliográficos (tesis, artículos, libros y documentos institucionales), diez colecciones ornitológicas (cinco nacionales y cinco internacionales) y 29 listados de observaciones de ornitólogos y aficionados, se creó una base de datos de 42.550 registros provenientes de 399 localidades. En total, se han registrado 877 especies en el área de estudio, incluyendo 14 amenazadas, seis casi endémicas, 15 de rango restringido, 154 incluidas en las listas de CITES, 60 congregatorias y una introducida. La fuente que generó la mayor cantidad de información fue la literatura, seguida por las

colecciones ornitológicas y luego por las observaciones. La producción bibliográfica documentando registros de aves en los Llanos Orientales se remonta a 1899, con picos marcados en las décadas de 1910 y de 1940. Desde la década de 1950, la producción ha sido relativamente estable, con entre 20 y 24 documentos por década. Mediante mapas de la distribución de los registros elaborados con un sistema de información geográfica, se observó que los registros están concentrados en la porción occidental de los llanos, principalmente en las cercanías a Villavicencio, en el piedemonte del Meta, en las cabeceras municipales y alrededor de los ríos y carreteras principales. Los vacíos de información se concentran en la porción suroriental del Meta y en más del 40% del territorio de Arauca, Casanare y Vichada.