

ANÁLISIS ECOMORFOLÓGICO DE UNA COMUNIDAD DE COLIBRÍES ERMITAÑOS
(TROCHILIDAE, PHAETHORNINAE) Y SUS FLORES
EN LA AMAZONIA COLOMBIANA

Ecomorphological analysis of a community of hermit hummingbirds (Trochilidae, Phaethorninae)
and their flowers in Colombian Amazonia

Claudia Isabel Rodríguez-Flores

Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.

crodrives@yahoo.com.ar

F. Gary Stiles

Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.

fgstiles@unal.edu.co

RESUMEN

La estrecha relación que existe entre los colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y las flores de ciertas familias de plantas está determinada principalmente por las características morfológicas de cada especie y el acoplamiento entre estructuras (pico vs. corola). Este estudio se propuso identificar y caracterizar morfológicamente una comunidad de ermitaños y sus recursos florales en bosques de tierra firme de la Amazonía colombiana. Por observaciones directas y capturas con redes de niebla se identificaron siete especies de ermitaños, que dividimos en tres grupos morfológicos con el Análisis de Componentes Principales (ACP): 1) especies grandes de pico curvo (*Phaethornis malaris*, *P. hispidus*, *Threnetes leucurus*, *Glaucis hirsuta*), 2) *P. bourcieri* de tamaño mediano y pico recto y 3) especies pequeñas (*P. ruber*, *P. atrimentalis*). El Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) para las medidas morfológicas de los colibríes y las variables ecológicas reconoció dos grupos ecomorfológicos (uniendo *P. bourcieri* con las especies grandes) y encontró una correlación fuerte entre el largo del pico y el número de especies de plantas visitadas. Existió marcado dimorfismo en estas especies en la morfología de pico, ala, cola, y peso corporal, aunque no se detectó un efecto marcado sobre los patrones de visitas a las flores. Se registraron 46 especies de plantas visitadas por ermitaños, ocho identificadas por observaciones visuales directas, 28 por cargas de polen y diez por ambos métodos, resaltando la importancia de combinar técnicas en la caracterización de comunidades de ermitaños y sus flores. Las familias con más especies visitadas fueron Heliconiaceae, Rubiaceae, Gesneriaceae, Acanthaceae y Costaceae. Combinando los resultados obtenidos por ACP y Escalamiento Multidimensional Métrico para las variables morfológicas (cualitativas y cuantitativas), la comunidad de plantas se dividió en siete grupos ecomorfológicos. Las flores de cinco grupos fueron visitadas por ermitaños grandes y medianos (grupo ecomorfológico 1) mientras los ermitaños pequeños (grupo 2) visitaron especies de los otros dos grupos. Sin embargo, el ACC entre las variables morfológicas de las plantas y el número de especies de ermitaños visitantes no mostró relaciones claras, probablemente porque cada grupo de ermitaños visitó flores de morfologías variadas; recomendamos incluir otras variables ecológicas en este análisis. Esta comunidad de colibríes ermitaños y flores se caracterizó por la alta diversidad morfológica y por la clara separación de las especies en grupos con morfologías semejantes. Existió una fuerte relación entre morfología y ecología dentro de la interacción, ya que los atributos morfológicos tanto de los ermitaños como de sus recursos determinaron en buena parte los patrones de visita de las aves a las flores. Así mismo, otros factores como la disponibilidad de recursos, la diversidad de hábitats y el desplazamiento entre hábitats influenciaron el comportamiento de forrajeo de los ermitaños.

Palabras clave: Bosque húmedo tropical; Colombia; ecomorfología; colibríes ermitaños, interacción colibrí-flor; Phaethorninae.

ABSTRACT

The hermit hummingbirds (Trochilidae, Phaethorninae) interact strongly with the flowers of certain families of plants of which they are the principal pollinators, a relation determined principally by the mutual adjustment of bill and corolla morphologies. This study identified and characterized morphologically the species of hermit hummingbirds and their floral resources in tierra firme forest of Colombian Amazonia. Seven species of hermits were recorded by direct observations and mist-net captures and were classified into three groups by Principal Component Analysis (PCA) of morphological variables: 1) large, curve-billed species (*Phaethornis malaris*, *P. hispidus*, *Threnetes leucurus*, *Glaucis hirsuta*), 2) the medium-sized, straight-billed *P. bourcieri* and 3) the small *P. ruber* and *P. atrimentalis*. Canonical Correlation Analysis (CCA) of morphological measurements and ecological information resulted in uniting *P. bourcieri* with the former group and demonstrated a strong correlation between bill length and number of species of flowers visited. Marked sexual dimorphism exists in the hermit species in bill morphology, wing length, tail length and body mass, but we did not detect any marked effect upon flower visitation. 46 species of plants were visited by hermit hummingbirds, eight of which were identified by visual observations, 28 by pollen loads and ten by both methods, indicating the importance of using both methods. The families with most species visited were Heliconiaceae, Rubiaceae, Gesneriaceae, Acanthaceae and Costaceae. Combining the results obtained by PCA and Metric Multidimensional Scaling Analysis for the morphological variables of the plants, seven ecomorphological groups were distinguished. The large and medium hermits (group 1) visited five of these groups of plants and the small hermits (group 2) visited plants of the remaining two groups. However, the ACC failed to show any correlation between the morphological attributes of the plants and flowers with numbers of species of visiting hermits, probably because each group of hermits visited flowers of plants with varied morphologies; other types of ecological variables should be investigated for this type of analysis. This hermit hummingbird-flower community was characterized by high morphological diversity and by the clear separation of the species into groups with similar morphologies. The results also demonstrated the strong relation that exists between morphology and ecology in the hummingbird-flower interaction. The morphological attributes of both the hermit hummingbirds and their nectar resources determined in large part the visitation patterns of the birds to their flowers. Also, other factors like resource availability, habitat diversity and movements between habitats, modified the foraging behavior of the hermit hummingbirds.

Key words: Colombia; ecomorphology; hermit hummingbirds, hummingbird-flower interaction; Phaethorninae; tropical rain forest.

INTRODUCCIÓN

La estrecha correspondencia que existe entre ecología y morfología permite describir la estructura de las comunidades a partir de análisis ecomorfológicos (Ricklefs & Miles 1994). Este tipo de análisis puede aprovechar la información disponible en museos y publicaciones, lo cual hace posible efectuar amplias comparaciones entre taxones, hábitats y regiones (Ricklefs & Travis 1980). Varios estudios en aves han indagado sobre la relación entre morfología, ecología de forrajeo y organización a nivel de comunidades. Moreno & Carrascal (1993), Hertel & Ballance (1999) y Calmaestra & Moreno (2001) estudiaron la relación entre la morfología del ala y los patrones de forrajeo y de migración de algunos grupos de aves; Ricklefs & Travis (1980), Miles & Ricklefs (1984) y Hertel & Lehman (1998) investigaron la correspondencia entre la morfología y el comportamiento de alimentación en diferentes comunidades de aves; mientras que Moermond & Denslow (1985), Barluenga et al. (2001) y Moreno et al. (2001), han explorado la relación entre diferentes características morfológicas de aves frugívoras, los

patrones de forrajeo y la organización social de la comunidad. En el caso de los colibríes (Trochilidae), diferentes estudios han demostrado la relación que existe entre morfología y ecología (Stiles 1995, Grant & Grant 2003 entre otros). Sin embargo, hasta ahora no se han realizado análisis ecomorfológicos que relacionen los colibríes y sus recursos, mediante los protocolos más adecuados en este tipo de estudios (Miles & Ricklefs 1984, Losos 1990, Losos et al. 2003).

La familia Trochilidae incluye más de 300 especies distribuidas principalmente en la región Neotropical (Stiles 1981). Los colibríes se alimentan principalmente de néctar y requieren del consumo diario de pequeños artrópodos para su nutrición (Stiles 1995); este tipo de forrajeo demanda una estructura corporal especializada, con adaptaciones muy particulares a nivel morfológico, fisiológico y de comportamiento (Brown & Bowers 1985, Rosero 2003). En los colibríes la presión competitiva intra e interespecífica (favorecida por similitudes en la estructura corporal básica de los individuos), es atenuada entre las especies e incluso entre

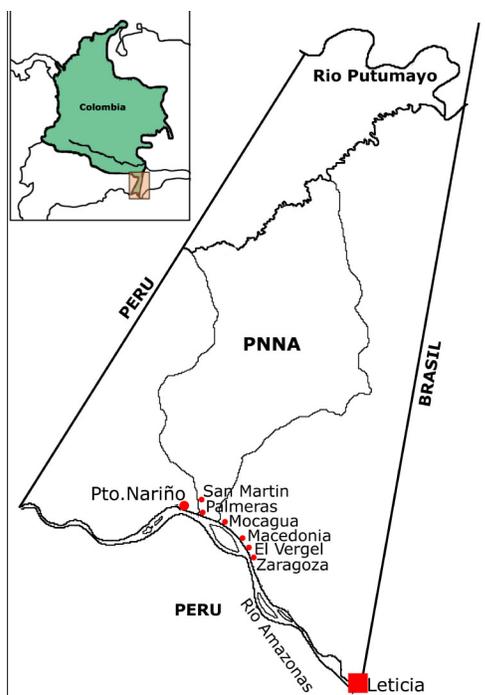


Figura 1. Ubicación del Parque Nacional Natural Amacayacu (PNNA). Los círculos rojos corresponden a comunidades indígenas de la zona; el cuadrado rojo ubica Leticia, la capital del Departamento del Amazonas (Colombia). Mapa cortesía Fundación Tropenbos Colombia.

sexos por variaciones en el comportamiento de forrajeo, en la preferencia de microhábitats y en el largo y curvatura del pico (Temeles & Kress 2003). Estas variaciones facilitan la diferenciación y partición en el uso de los recursos florales (Faegri & van der Pijl 1979, Feinsinger 1983, Salovara 1997).

De las dos subfamilias de colibríes, Trochilinae y Phaethorninae, la primera incluye casi el 90% de las especies de la familia, su mayor diversidad se presenta a alturas medias en los Andes y es el único grupo presente en elevaciones altas (Stiles 1981). Los ermitaños (subfamilia Phaethorninae) tienen en general picos más largos y curvos que los no ermitaños, son ruteadores del sotobosque (Stiles & Wolf 1979, Stiles 1981, 1985, Cotton 1998a, Hilty & Brown 2001), y alcanzan su máxima dominancia y diversidad a nivel comunitario en los bosques húmedos de tierras bajas a menos de 1000 metros de elevación, especialmente en la Amazonia (Stiles 1981). Las plantas visitadas por los ermitaños se caracterizan por crecer como individuos o clones dispersos, tener periodos de floración largos y por producir néctar de alta calidad (Stiles 1975, Amaya-Márquez 1996). Así mismo, la longitud de la corola y el valor medio de concentración de néctar generalmente son mayores en las flores visitadas por ermitaños que en las visitadas por colibríes territoriales (Stiles & Freeman 1993, Gutierrez & Rojas 2001, Rosero 2003). Los ermitaños son polinizadores principales de muchas especies de plantas monocotiledóneas, especialmente del género

Heliconia, con las que comparten el patrón de distribución geográfica (Stiles 1978, 1981).

Diferentes estudios de ensamblajes locales de colibríes (Feinsinger 1976, 1978, Snow & Snow 1980, Kodric-Brown et al. 1984, Stiles 1985, Brown & Bowers 1985, Vasconcelos & Lombardi 2001), han encontrado que los patrones morfológicos de las especies están determinados tanto por el número y clase de recursos florales, como por las interacciones competitivas entre los colibríes. Dada la alta diversidad de especies animales y vegetales en los bosques amazónicos (Salovara 1997), sumado a que el centro de diversidad de la subfamilia Phaethorninae es la región amazónica (Stiles 1981), se espera que esta comunidad incluya un copioso número de especies de ermitaños y plantas, las cuáles difieran marcadamente entre sí en el aspecto morfológico. Debido a que la longitud y curvatura del pico de los colibríes influencia en buena medida la clase de flores en las que estos forrajean (Kodric-Brown et al. 1984, Brown & Bowers 1985, Stiles 1985, Buzato 1995, Cotton 1998a, 1998b, Gutierrez & Rojas 2001, Rosero 2003, Temeles & Kress 2003), es de esperarse que la relación ecomorfológica entre los colibríes ermitaños y sus flores en comunidades amazónicas sea determinada principalmente por la correspondencia entre pico y corola.

MATERIALES Y MÉTODOS

SITIO DE ESTUDIO.- El trabajo de campo fue realizado por CRF de noviembre de 2001 a julio de 2002 en la zona sur del Parque Nacional Natural Amacayacu (PNNA), Colombia (3°02'-3°47' S y 69°54'-70°25' W, < 100 msnm (Rudas 1996)) (Fig. 1). La temperatura promedio mensual es de 25.9°C, la precipitación promedio anual es de 3377 mm y el régimen de lluvias es principalmente unimodal, con la época de menor precipitación de junio a noviembre (Amaya-Márquez 1991). En el PNNA existen tres tipos principales de vegetación que se diferencian principalmente por el grado de inundación que tienen a lo largo del año: várzea, ribera y bosque de tierra firme (Cotton 1998a, Amaya-Márquez et al. 2001). El trabajo de campo se realizó en este último, porque es el de mayor extensión en la zona y porque posee un sotobosque bien estructurado y diverso en recursos de néctar para ermitaños (Cotton 1998a). El bosque de tierra firme no se inunda en ninguna época del año, tiene un dosel continuo de 40 a 50 m de alto y con árboles emergentes que alcanzan los 60 m. La vegetación del sotobosque la componen principalmente grandes hierbas del orden Zingiberales, plántulas de árboles, helechos, plantas epífitas secundarias y palmas. El estrato intermedio está dominado por palmas y árboles jóvenes, y la escasez de arbustos y epífitos primarios es característica.

TRABAJO DE CAMPO.- En el área de estudio se seleccionaron cinco transectos de 10 m de ancho: uno de 500 m de largo y cuatro de 1 km de largo, cubriendo un área total de

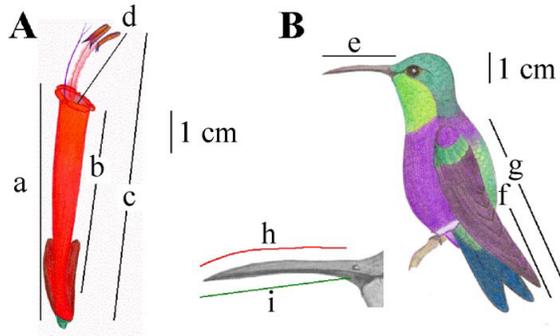


Figura 2. Variables morfológicas consideradas para flores y colibríes en este trabajo. **A)** Flor de *Sanchezia scandens* (Acanthaceae) y las variables medidas: a: corola total, b: corola efectiva, c: longitud de los estambres y el pistilo, d: exserción de los estambres y el pistilo. **B)** Individuo macho de *Thalurania furcata* y las variables medidas: e: culmen total, f: largo de la cola, g: largo del ala. La curvatura del pico se calculó como la razón entre el arco (h) y la cuerda (i).

45.000m². Cada transecto se muestreó una vez a lo largo de la investigación.

Para identificar los ermitaños de la comunidad, se efectuaron observaciones visuales directas a flores de plantas focales de diferentes especies que se encontraban en los transectos seleccionados. Las observaciones se realizaron durante diez días por transecto en jornadas continuas de ocho horas (05:30 a 13:30). Los criterios con los cuales se eligieron las especies de plantas que se observaron fueron: 1) pertenecer a alguna familia reconocida por ser polinizada y/o visitada por colibríes; 2) ajustarse al síndrome de ornitofilia descrito por Faegri y Van der Pijl (1979) y reevaluado por Stiles (1981, 1985); y 3) haber sido registrada como recurso para colibríes en estudios anteriores en ecosistemas similares (Amaya-Márquez 1991, Cotton 1998a, b, Rosero 2003). Se capturaron los colibríes con redes de niebla en jornadas de 06:00 a 12:00 y 14:00 a 17:00 durante ocho días por transecto. Las redes se ubicaron cerca de las plantas en las que se efectuaron las observaciones visuales directas, y así se corroboraron las identificaciones de los ermitaños observados. A cada colibrí capturado se le tomaron medidas de pico (culmen total, ancho de la comisura y alto del pico al nivel de las narinas), largo del ala cerrada y cola (Fig. 2). Debido a que la tasa de captura fue muy baja o nula para varias especies, también se midieron ejemplares depositados en la colección de aves del Instituto de Ciencias Naturales (ICN) de la Universidad Nacional de Colombia. Los datos de curvatura del pico, peso y sexo de los ermitaños, fueron tomados exclusivamente de la colección de aves del ICN. La información de peso y sexo se obtuvieron de las etiquetas de los individuos, mientras que el índice de curvatura se obtuvo luego de proyectar los picos para magnificar la imagen y calcular sobre ésta la razón arco/

cuerda del pico (Stiles 1995). El valor mínimo de este índice es uno (pico recto), y mientras mayor sea el índice mayor es la curvatura del pico.

Las especies de plantas visitadas por los colibríes fueron identificadas mediante observaciones directas y cargas de polen. Durante la fase de campo se colectaron muestras botánicas de todas las plantas en cuyas flores se observaron visitas por ermitaños, y también de otras especies que por el color, forma y tamaño de la corola pudieran ser visitadas por estos. En ambos casos se conservaron muestras de las flores en alcohol al 70% para análisis posteriores. Las muestras botánicas fueron posteriormente identificadas en el Herbario Nacional Colombiano (COL) del ICN de la Universidad Nacional de Colombia. Las cargas de polen fueron tomadas con gelatina coloreada durante las sesiones de redes de niebla, siguiendo la metodología de Amaya-Márquez (1991). De cada colibrí capturado se tomó una muestra, recogiendo el polen de la cabeza, pico y gula. Estas cargas fueron analizadas en el laboratorio de palinología del ICN. Para la identificación de los granos de polen se emplearon colecciones de referencia de trabajos anteriores (Amaya-Márquez 1991, Rosero 2003) y del material colectado en la fase de campo. En cada lámina se identificaron (hasta especie si era posible) y contaron todos los granos presentes.

Una vez identificadas las especies de plantas visitadas por los colibríes, se tomaron medidas morfológicas de un mínimo de cinco flores de cada especie (la mayoría representada en la colección en alcohol). A cada especie vegetal se le registraron los siguientes datos (Fig. 2): hábito, corola total, corola efectiva, longitud de los estambres, longitud del pistilo, exserción de los estambres, exserción del pistilo, color de la corola y de los sépalos, curvatura de la corola, color de las brácteas, forma de la corola, posición de la corola respecto al cáliz, posición de las flores respecto a la planta, concentración de néctar y volumen total del néctar. El néctar se extrajo con microcapilares cada dos horas de 06:00 a 14:00, de flores que fueron embolsadas la noche anterior al día de medición. La concentración de azúcar se midió con un refractómetro calibrado.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO.- Con el fin de detectar patrones ecológicos y morfológicos de las especies y las relaciones entre estos, se siguió básicamente el protocolo de Miles & Ricklefs (1984), con algunas modificaciones propuestas por Losos (1990). Inicialmente se calculó el promedio aritmético de las variables morfológicas de cada especie de colibrí. Para explorar la estructura morfológica de la comunidad de ermitaños, se empleó el Análisis de Componentes Principales (ACP) a partir de la matriz de correlación y las variables transformadas con logaritmo natural, debido a que las variables morfológicas incluidas en el análisis tuvieron diferentes unidades (Losos et al. 2003).

Buscando establecer relaciones morfológicas independientemente del tamaño corporal y resaltando el efecto de la forma, se realizó un segundo ACP (de las mismas características del inicial) con variables estandarizadas a la masa corporal. Para esto, se dividió el valor de cada variable lineal por la raíz cúbica de la masa del ave (ver Stiles 1995). Con el fin de señalar diferencias morfológicas entre machos y hembras, se efectuaron dos ACP adicionales discriminando las especies por sexo, y empleando los datos originales y los datos estandarizados a la masa corporal. Para evaluar el grado de dimorfismo en la morfología externa de los ermitaños, se aplicó la prueba t de Student para muestras independientes (t) a las medidas morfológicas originales de machos y hembras de cada especie.

El Análisis de Correlación Canónica (ACC) fue empleado para establecer la relación entre las características morfológicas de los colibríes y la utilización de sus recursos de néctar (ver Miles & Ricklefs (1984) para detalles sobre la utilización de este método en estudios ecomorfológicos). Las variables morfológicas analizadas fueron los valores de cada especie en el ACP, y como variables ecológicas se incluyeron el número de recursos totales y el número de recursos exclusivos visitados por cada especie de colibrí (estas variables ecológicas fueron transformadas con logaritmo natural). Este análisis se realizó tanto para los datos morfológicos originales, como para los datos estandarizados al tamaño corporal. Debido a que generalmente no era posible determinar el sexo de los ermitaños en el campo, no se realizaron análisis de ACC a este nivel. Mediante el análisis de redundancia, el cual hace parte del ACC, fue posible identificar cuales medidas morfológicas contribuyeron más fuertemente a la separación de las especies en el espacio ecológico (Miles & Ricklefs 1984).

La relación entre el volumen y concentración del néctar y la longitud de la corola, fue evaluada para cada especie de flor visitada por ermitaños mediante una correlación de Spearman (r_s). Se calculó el promedio aritmético de las variables morfológicas cuantitativas de cada especie vegetal (longitud de la corola total y efectiva, longitud de los estambres y del pistilo, exserción de los estambres y del pistilo, y curvatura de la corola), los cuales fueron empleados en los análisis posteriores. Debido a que las variables exserción de los estambres y exserción del pistilo tuvieron valores negativos en algunas especies de plantas, antes de calcular el promedio aritmético se sumó una cantidad idéntica a los valores de estas dos variables morfológicas en todas las especies. Para caracterizar morfológicamente la comunidad de plantas se aplicó un ACP con datos transformados por logaritmo natural y a partir de la matriz de correlación.

Con las variables cualitativas de las plantas se efectuó un segundo tipo de análisis morfológico. Estas variables fueron codificadas de la forma presencia-ausencia (1/0). Por

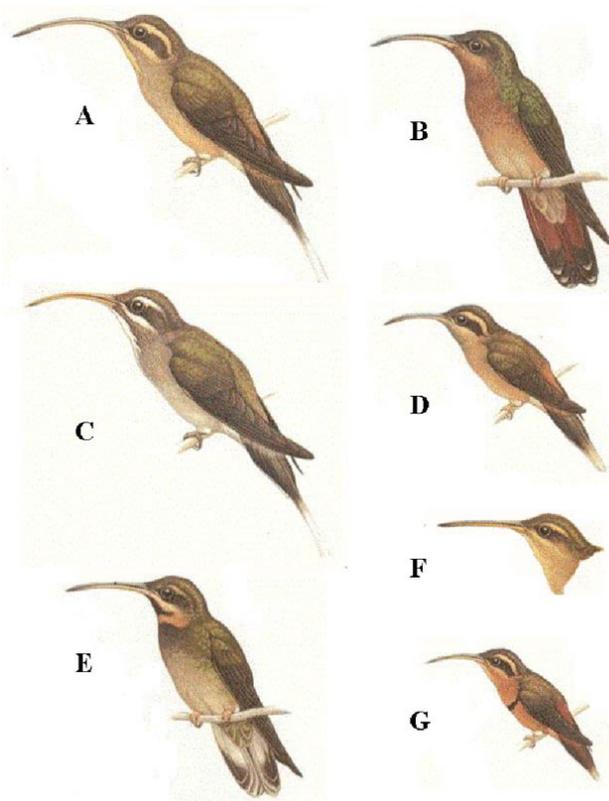


Figura 3. Los colibríes ermitaños registrados en el PNNA durante este estudio. **A:** *Phaethornis malaris*; **B:** *Glaucis hirsuta*; **C:** *P. hispidus*; **D:** *P. atrimentalis*, **E:** *Threnetes leucurus*; **F:** *P. bourcierii*, **G:** *P. ruber*. Ilustraciones de G. Tudor tomadas de Hilty & Brown (2000).

ejemplo, el color de la corola de una especie de planta pudo ser: roja, rosada, amarilla, morada, blanca o anaranjada. Una especie con corola amarilla tuvo valor de uno en la columna de la variable corola amarilla y cero en las demás. En el caso de especies con más de un color de corola, estas tuvieron valor de uno en cada columna correspondiente a los colores que presentó. Las características codificadas fueron: color de las flores, hábito de la planta, forma de la corola y ubicación de la flor en la planta. Estas variables se analizaron mediante análisis de Escalamiento Multidimensional Métrico (M-MDS) a partir de una matriz de distancias Euclidianas. Este método permitió construir figuras que mostraron las relaciones entre las especies de plantas a partir de solamente las distancias entre ellas, y es un análisis adecuado en los casos donde las variables son cuantificadas en términos de similitud vs. disimilitud (Ludwig & Reynolds 1988, Manly 1994, Hair et al. 1998)

Se empleó igualmente el ACC para establecer la correlación entre la morfología de las flores y los patrones de visitas de los ermitaños a estas. En el caso de las variables morfológicas cuantitativas, se efectuó un ACC relacionando los valores del ACP para cada especie de planta con el número de especies

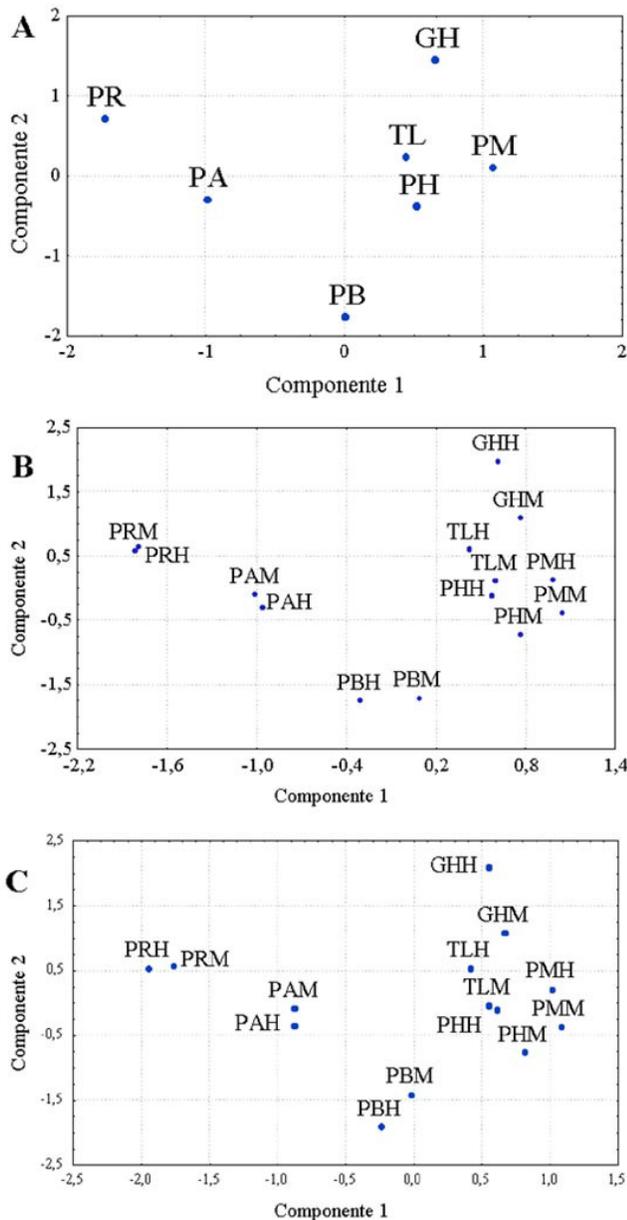


Figura 4. Distribución de las especies de ermitaños en el morfoespacio creado por los dos primeros componentes principales. **A)** ACP a partir de las variables morfológicas estandarizadas a la masa corporal y sin discriminar las especies por sexo; **B)** ACP a partir de las variables morfológicas originales y separando machos y hembras; **C)** ACP a partir de las variables morfológicas estandarizadas a la masa corporal y especies discriminadas por sexo. PR: *Phaethornis ruber*; PA: *P. atrimentalis*; PB: *P. bourcieri*; PH: *P. hispidus*; PM: *P. malaris*; GH: *Glaucis hirsuta*; TL: *Threnetes leucurus*. Las letras después de la abreviatura de cada especie indica el sexo: H: hembra, M: macho.

de ermitaños visitantes (esta última variable se transformó con logaritmo natural). Para las variables cualitativas, el ACC correlacionó la misma variable ecológica mencionada anteriormente, con los valores obtenidos en M-MDS para

cada especie de planta. Los análisis estadísticos tanto de plantas como de colibríes se realizaron con los programas SPSS 12.0 (SPSS 2004) y STATISTICA 5.1 (STATSOFT 1997).

Para evaluar el ajuste morfológico entre el pico de los colibríes y las corolas de las flores que visitaron, se calculó para cada especie de ermitaño dos relaciones: longitud del culmen vs. longitud efectiva de la corola de las plantas que visita, y curvatura del pico vs. curvatura de la corola de sus recursos.

RESULTADOS

COMUNIDAD DE COLIBRÍES ERMITAÑOS.- Las observaciones directas (407 h) y las capturas en las redes de niebla (315 h/red), permitieron identificar siete especies que conforman la comunidad de ermitaños del PNNA. Cinco de estas especies pertenecen al género *Phaethornis* (*P. atrimentalis*, *ruber*, *malaris*, *bourcieri*, *hispidus*), y las dos restantes fueron *Threnetes leucurus* y *Glaucis hirsuta* (Fig. 3). Dado que los resultados del ACP usando las medidas morfológicas originales y estandarizadas a la masa corporal fueron prácticamente idénticos, solamente se mostrarán los resultados obtenidos a partir de las variables estandarizadas.

En el ACP sin discriminar las especies por sexo, los primeros tres componentes explicaron el 98.34% de la varianza. Todas las variables aportaron significativamente al primer componente, con excepción de curvatura del pico, variable que explicó la mayor proporción de la varianza en el componente 2 (Tabla 1). Al graficar las especies de ermitaños en el espacio multidimensional creado por los dos primeros componentes, éstas se separaron en tres grupos en razón al peso corporal: el primer grupo incluyó a *G. hirsuta*, *P. malaris*, *T. leucurus* y *P. hispidus* (los colibríes grandes); el segundo *P. bourcieri*, y en el tercero estuvieron *P. ruber* y *P. atrimentalis* (valores más bajos en el componente 1). En cuanto a la curvatura del pico (componente 2), se discriminaron claramente *P. bourcieri* (la especie con el pico más recto) y *G. hirsuta* (con el pico más curvo) (Fig. 4A, Anexo 1)

El ACP para las variables morfológicas discriminando las especies por sexo reunió el 96.04% de la varianza en los tres primeros componentes. Todas las variables morfológicas excepto curvatura de pico aportaron significativamente al primer componente y precisamente esta última variable tuvo el autovector más alto en el segundo (Tabla 1). La ordenación separó las especies de ermitaños en cuatro grupos: en el primero se ubicaron los dos sexos de *P. ruber*, en el segundo los de *P. atrimentalis*, en el tercero ambos sexos de *P. bourcieri* y en el cuarto los dos sexos de *T. leucurus*, *G. hirsuta*, *P. malaris* y *P. hispidus* (Fig. 4B y 4C). En las especies pequeñas (*P. atrimentalis* y *P. ruber*) las hembras fueron

Tabla 1. Autovalores y autovectores obtenidos en el análisis de componentes principales para las medidas morfológicas de los colibríes ermitaños estandarizadas a la masa corporal, discriminando y sin discriminar por sexo.

| | Especies sin discriminar por sexo | | | Especies discriminando por sexo | | |
|----------------------|-----------------------------------|-------|-------|---------------------------------|-------|-------|
| | PC1 | PC2 | PC3 | PC1 | PC2 | PC3 |
| Autovalores | 4.34 | 1.03 | 0.53 | 4.13 | 1.01 | 0.63 |
| % varianza explicada | 72.32 | 17.19 | 8.83 | 68.75 | 16.84 | 10.45 |
| Autovectores | | | | | | |
| Culmen Total | 0.96 | -0.07 | 0.21 | 0.93 | -0.13 | 0.22 |
| Ancho Comisura | 0.95 | 0.05 | -0.26 | 0.90 | 0.14 | -0.32 |
| Alto del Pico | 0.96 | 0.14 | -0.24 | 0.93 | 0.17 | -0.28 |
| Largo del Ala | 0.97 | -0.08 | -0.19 | 0.95 | -0.13 | -0.15 |
| Largo cola | 0.72 | -0.51 | 0.46 | 0.71 | -0.50 | 0.46 |
| Curvatura | 0.39 | 0.86 | 0.33 | 0.40 | 0.82 | 0.40 |

PCn: Componente principal n (n=1 a 3)

más grandes que los machos (valores más altos de las hembras en el componente 1); en las demás especies, los machos tuvieron picos más grandes, alas más largas y pesos corporales mayores (valores más altos de los machos en el componente 1 respecto a las hembras de la misma especie). En cuanto a la curvatura del pico (componente 2), con excepción de *P. atrimentalis* y *P. bourcieri*, las hembras tuvieron picos más curvos respecto a los machos (Fig. 4B). Al eliminar el efecto de la masa corporal, las especies se distribuyeron de manera diferente sobre el componente 1 del ACP estandarizado (Fig. 4C).

En el caso de *P. bourcieri*, *T. leucurus*, *G. hirsuta*, *P. malaris*, *P. hispidus* y *P. atrimentalis*, las diferencias morfológicas entre los sexos estuvieron relacionadas principalmente con diferencias en el tamaño, por lo que al eliminar este efecto se redujeron en mayor o menor grado las distancias entre los machos y hembras en la ordenación. Lo opuesto ocurrió con *P. ruber*; donde al estandarizar las variables por el peso corporal, las diferencias morfológicas entre los sexos aumentó, reflejando las diferencias significativas en el largo relativo del ala ($t_{(gl,6)} = 2.582$, $p = 0.042$), largo relativo del pico ($t_{(gl,6)} = -3.279$, $p = 0.017$) y ancho relativo de la comisura ($t_{(gl,6)} = -5.427$, $p = 0.002$). Debido a que la variable curvatura del pico (variable que más aporta a la varianza del componente 2) no fue estandarizada al tamaño corporal, la ubicación de las especies respecto a esta variable no se modificó apreciablemente.

En el Análisis de Correlación Canónica (ACC) se incluyeron como variables morfológicas los dos primeros componentes del ACP, empleando las variables estandarizadas. La alta correlación entre el primer par de variables canónicas fue argumento suficiente para retenerlas en los análisis posteriores, a pesar de que la hipótesis nula de la prueba estadística fue rechazada (Miles & Ricklefs 1984) (Tabla2). En la Tabla 3 se muestran dos clases de correlaciones: la primera clase corresponde a las correlaciones dentro de grupo, las cuales describen la contribución de cada variable

morfológica y ecológica a su propia variable canónica; la segunda clase son las correlaciones entre grupos, las cuales revelan la contribución directa de cada variable de un grupo a la variable canónica del otro grupo (Miles & Ricklefs 1984, Losos 1990). Para el primer par de variables canónicas (CC1), las correlaciones entre grupos fueron similares a las correlaciones dentro de grupo. La primera variable canónica estuvo asociada con el PC1 morfológico ($r^2 = 0.947$) y con el número de recursos totales visitados por los ermitaños ($r^2 = 0.956$), indicando que los colibríes con alas largas, mayor peso corporal y picos largos (variables que más aportan al PC1), visitaron un mayor número de recursos. El grado en el cual la variación en el espacio ecológico y morfológico estuvo relacionado con las variables canónicas fue mostrado por el análisis de redundancia (Tabla 4). Las variables canónicas en morfología explicaron el 100% de la variación de las variables morfológicas originales y el 50% de la variación de las variables ecológicas; a su vez las variables canónicas en ecología explicaron la totalidad de la variación de las variables ecológicas iniciales y el 50% de la variación del espacio morfológico. Estos valores indicaron que las características morfológicas de los ermitaños (CC1 y CC2 en morfología) se relacionaron principalmente con el número de recursos visitados por estos (CC1 en ecología) y no con el número de recursos exclusivos visitados (CC2 en ecología); mientras que los patrones de visita de los ermitaños (CC1 y CC2 en ecología) explicaron principalmente la variación

Tabla 2. Resumen del análisis de correlación canónica entre un grupo de variables morfológicas estandarizadas a la masa corporal y un grupo de variables ecológicas, para las especies de ermitaños de la comunidad.

| Variables canónicas | Correlación canónica | \wedge | Test estadístico* | | |
|---------------------|----------------------|----------|-------------------|----|-------|
| | | | x ² | gl | p |
| 1 | 0.959 | 0.08 | 8.829 | 4 | 0.066 |
| 2 | 0.038 | 0.999 | 0.005 | 1 | 0.944 |

\wedge : Wilk's likelihood ratio (Losos 1990). *: Prueba la hipótesis nula que la correlación entre la fila actual y las que siguen dentro del mismo análisis es cero.

Tabla 3. Coeficientes de correlación entre un grupo de variables morfológicas estandarizadas a la masa corporal y un grupo de variables ecológicas, para las especies de ermitaños de la comunidad.

| | Correlación entre las variables originales y las variables canónicas (CC) | |
|------------------------|---|--------------|
| | Morfología CC1 | Ecología CC1 |
| Variables morfológicas | | |
| PC1 | -0.973* | -0.933 @ |
| PC2 | 0.230* | 0.221 @ |
| Variables ecológicas | | |
| recursos totales | -0.938 @ | -0.978* |
| recursos exclusivos | -0.351 @ | -0.366* |

* : Correlaciones dentro de grupo. @: Correlaciones entre grupos. Para más detalles ver texto.

morfológica en largo del ala, peso y tamaño del pico (CC1 en morfología).

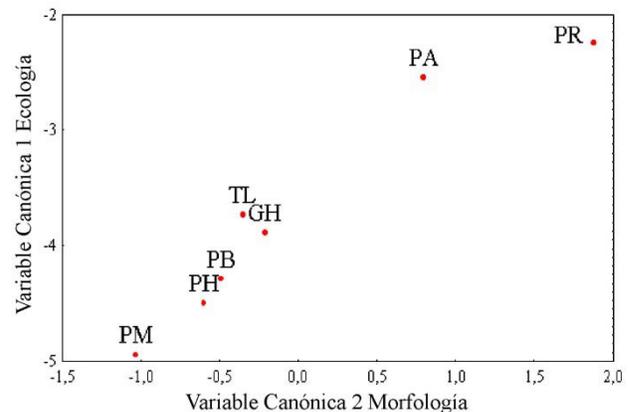
La ordenación obtenida separó las especies de ermitaños en dos grupos ecomorfológicos relacionados principalmente con el tamaño del colibrí y el número de recursos visitados (Fig. 5): en el primero estuvieron *P. ruber* y *P. atrimentalis*, especies pequeñas y que visitaron las flores de un número reducido de plantas; en el segundo se ubicaron *T. leucurus*, *G. hirsuta*, *P. bourcierii*, *P. hispidus* y *P. malaris*, especies de mayor tamaño que visitaron el mayor número de especies vegetales.

COMUNIDAD DE PLANTAS. A partir de 407 horas de observación directa y análisis de 50 láminas de polen, se identificó un total de 46 especies de plantas pertenecientes a 16 familias cuyas flores fueron visitadas por los colibríes ermitaños del PNNA. Las familias con mayor número de especies visitadas fueron Heliconiaceae, Rubiaceae y Gesneriaceae (siete especies cada una), Acanthaceae (cuatro) y Costaceae (tres) (Fig.6).

Tabla 4. Análisis de redundancia canónica a partir del análisis de correspondencia canónica entre un grupo de variables morfológicas estandarizadas a la masa corporal y un grupo de variables ecológicas, para las especies de ermitaños de la comunidad.

| | Variables Canónicas | | | |
|------------|--|-------|----------|-------|
| | Morfología | | Ecología | |
| | CC1 | CC2 | CC1 | CC2 |
| | Varianza de las variables morfológicas explicada por las variables canónicas | | | |
| Proporción | 0.500 | 0.500 | 0.464 | 0.000 |
| Acumulada | 0.500 | 1.000 | 0.464 | 0.464 |
| | Varianza de las variables ecológicas explicada por las variables canónicas | | | |
| Proporción | 0.495 | 0.000 | 0.534 | 0.466 |
| Acumulada | 0.495 | 0.495 | 0.534 | 1.000 |

Figura 5. Ubicación de las especies de ermitaños a partir de los valores obtenidos en la primera variable canónica morfológica y la primera variable canónica ecológica. Las variables morfológicas de los colibríes fueron estandarizadas a la masa corporal.



Los análisis posteriores se realizaron con 44 especies de plantas, ya que dos (*Rubiaceae* 1 y *Erythrina* aff. *fusca*) no pudieron ser identificadas plenamente por métodos palinológicos, haciendo imposible obtener sus medidas morfológicas cuantitativas y cualitativas (Tabla 5). Casi la totalidad de las flores visitadas regularmente por los ermitaños fueron especies herbáceas, epífitas y lianas de sotobosque; los árboles y arbustos tuvieron bajas tasas de visita y aparición en las cargas de polen (Anexo 2). La mayoría de estas especies (28, o 60.9%) fueron identificadas como recursos de néctar de los ermitaños a través del polen en las cargas recolectadas de los colibríes capturados, ocho especies (17.4%) fueron identificadas por observación directa de visitas de colibríes a las flores, y diez especies (21.8%) por ambos métodos (Anexos 2 y 3).

Otras especies de plantas en la zona tuvieron características florales apropiadas para colibríes, a pesar de que no se registraron visitas a ellas, ni su polen apareció en las láminas. Estas especies fueron: *Aphelandra aurantiaca* ((Scheidw.) Lindl. 1845) (Acanthaceae), *Aechmea corymbosa* ((Mart. ex Schult & Schult) Mez 1892) (Bromeliaceae), *Centropogon amplicorollinus* ((Wimm.) Stein. 1993) (Campanulaceae), *Costus aff. chartaceus* (Maas 1972) (Costaceae), *Columnea villosissima* (Mansf. 1934), *Drymonia pendula* ((Poepp.) Wiehler 1973) (Gesneriaceae), *Heliconia densiflora* (Verl. 1869), *H. apparicioi* (Barreiros 1976), *H. shummanniana* (Loes. 1916), *H. lourtegiae* (Eymygdio & E. Santos 1977), *H. tenebrosa* (Macbr. 1931), *H. chartacea* (Lane ex Barreiros 1972) (Heliconiaceae), *Lantana camara* (L. 1753) (Verbenaceae) y *Renalmia krukovii* (Maas 1975) (Zingiberaceae).

Se obtuvieron datos de néctar para pocas especies y esta información fue complementada con datos de otros investigadores (Cotton 1998a, Rosero 2003). Las concentra-

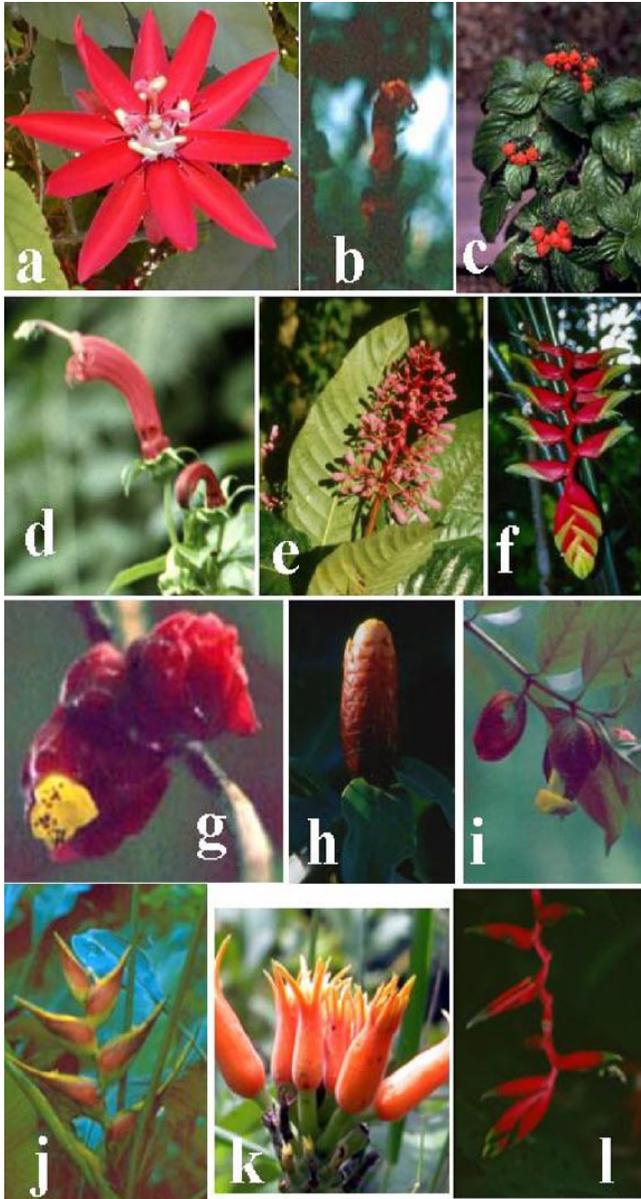


Figura 6. Algunas flores representativas visitadas por colibríes ermitaños. **A.** *Passiflora coccinea* (Passifloraceae) (foto: www.passionflowerfarms.com/images/coccinea.jpg.); **B.** *Ruellia chartacea* (Acanthaceae) (foto: C. Rodríguez); **C.** *Gasteranthus corallinus* (Gesneriaceae) (foto: www.aggs.org/gallery/photos/46.jpg.); **D.** *Centropogon cornutus* (Campanulaceae) (foto: www.csdl.tamu.edu/FLORA/perdeck/ant_054.jpg.); **E.** *Palicourea lasiantha* (Rubiaceae) (foto: www.mobot.org/MOBOT/images/pcondensata); **F.** *Heliconia standleyi* (Heliconiaceae) (foto: M. Restrepo); **G.** *Drymonia coccinea* (Gesneriaceae) (foto: C. Rodríguez); **H.** *Costus scaber* (Costaceae) (foto: M. Restrepo); **I.** *Drymonia semicordata* (Gesneriaceae) (foto: C. Rodríguez); **J.** *Heliconia stricta* (Heliconiaceae) (foto: C. Rodríguez); **K.** *Gurania spinulosa* (Cucurbitaceae) (foto: www.amazonconservation.org/home/images/Gspin_infl.jpg.); **L.** *Heliconia juruana* (Heliconiaceae) (foto: M. Restrepo).

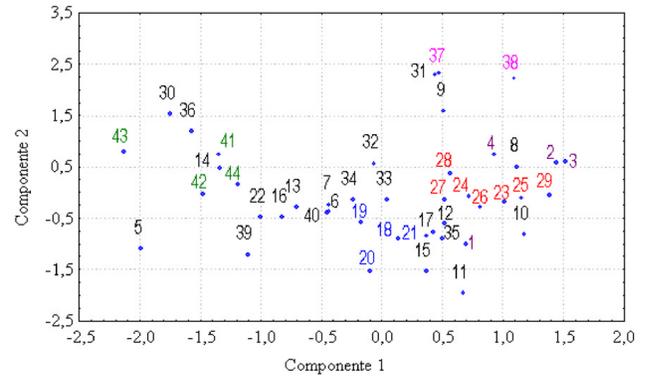


Figura 7. Grupos morfológicos de plantas visitadas por colibríes ermitaños, definidos a partir de la proyección de las especies que conforman la comunidad sobre el morfoespacio creado por los dos primeros componentes principales. Números en rojo: especies del género *Heliconia*; números en azul: especies del género *Drymonia*; números en verde: especies del género *Psychotria*; números en fucsia: especies del género *Passiflora*; números en morado: especies de la familia Acanthaceae. Para la numeración de las especies ver Anexo 1.

ciones de néctar fueron muy variables, encontrándose valores desde 10% hasta 34% de azúcar (Anexo 3). Para la comunidad de flores estudiadas, no existió correlación significativa entre la longitud de la corola efectiva y la concentración del néctar ($r_s = -0.163$ (23) $p = 0.443$), ni entre la corola total y la concentración del néctar ($r_s = 0.218$ (23) $p = 0.306$). Lo contrario ocurrió con el volumen de néctar producido vs. corola total ($r_s = 0.644$ (16) $p = 0.013$) y corola efectiva ($r_s = 0.562$ (16) $p = 0.030$).

El ACP para las variables morfológicas cuantitativas de las flores explicó en los primeros tres componentes el 94.24% de la variación de los datos. En el primer componente, las variables relacionadas con el tamaño de las flores (longitud de la corola y de las estructuras reproductivas) aportaron en mayor proporción a la varianza explicada por este; en el segundo componente las medidas relacionadas con la exersción de las estructuras reproductivas tuvieron los mayores autovectores; y en el tercer componente la varianza explicada corresponde casi en su totalidad a la curvatura de la corola (Tabla 6). A nivel general, las similitudes morfológicas en el tamaño y forma de las flores correspondieron a relaciones de parentesco. La mayoría de las especies de géneros como *Heliconia*, *Drymonia*, *Psychotria* y *Passiflora*, estuvieron colocadas próximas en la ordenación obtenida en el ACP (Fig. 7). A nivel intragenérico, este análisis permitió identificar cuales variables fueron las más importantes en la diferenciación de las especies. En el caso del género *Psychotria*, las especies se diferenciaron a nivel de longitud y exersción de las estructuras reproductivas (componentes 1 y 2); mientras que las especies de *Heliconia*, *Drymonia*, *Calathea* y Acanthaceae se diferenciaron intragenéricamente

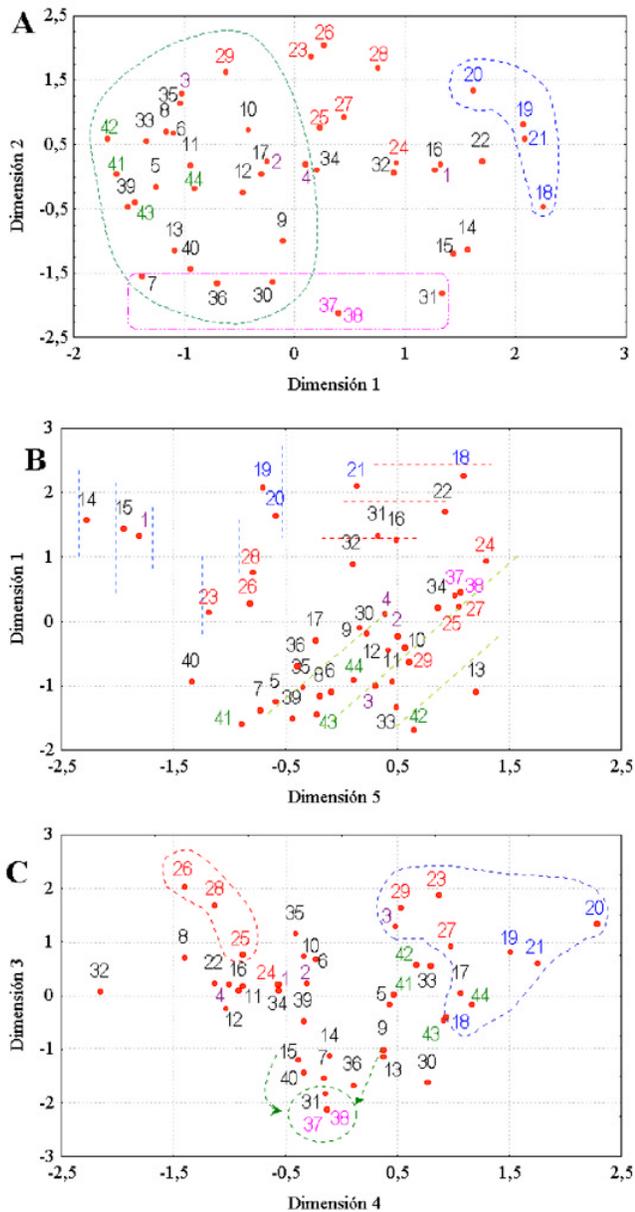


Figura 8. Ordenación de las 44 especies de plantas visitadas por colibríes ermitaños, obtenida a partir del Análisis de escalamiento multidimensional métrico para cinco dimensiones. Números de las especies Figura 7. Números en rojo: especies del género *Heliconia*; números en azul: especies del género *Drymonia*; números en verde: especies del género *Psychotria*; números en fucsia: especies del género *Passiflora*; números en morado: especies de la familia Acanthaceae.

en la longitud de los estambres, del pistilo, y de la corola total (las variables que más aportaron al componente 1) (Fig. 7).

Las variables cualitativas de las flores y plantas fueron analizadas con la solución de cinco dimensiones obtenida en el Escalamiento Multidimensional Métrico (M-MDS), que explicó el 88.15% de la variación de los datos originales. Determinar cuál es la mejor solución en este tipo de análisis

se relaciona directamente con el valor de estrés (stress), que es una medida de ajuste entre las distancias originales y las distancias calculadas por la regresión o “disparities” (Manly 1994). Según Manly (1994), es deseable tener valores de estrés pequeños o cercanos a 0. Los valores del estrés para las soluciones de 3, 4, 5 y 6 dimensiones fueron 0.18497, 0.13625, 0.09797 y 0.07620 respectivamente. La solución más adecuada para estos datos fue el análisis con cinco dimensiones debido a que la quinta dimensión tuvo un valor del estrés solo un poco mayor respecto a la solución con seis dimensiones, y tuvo un valor menor de 0.1.

La **primera dimensión** separó las especies por grado de inclinación de las flores en la inflorescencia. Las especies de géneros como *Psychotria*, *Costus*, *Ruellia* y *Sanchezia* tuvieron flores erectas a levemente inclinadas (zona izquierda de la Figura 8A, especies rodeadas por línea verde discontinua), mientras que las especies con flores inclinadas y péndulas como las especies de géneros como *Heliconia*, *Mendoncia*, *Erythrina* y *Dioclea* se ubicaron al lado derecho de la misma figura. La **quinta dimensión** también separó las especies por la inclinación de la flor aunque de una forma diferente: especies con flores péndulas tuvieron los valores más bajos (área de la gráfica con líneas verticales azules), especies con corolas inclinadas tuvieron valores intermedios (área de la gráfica con líneas horizontales rojas), y especies con corolas erectas y levemente inclinadas tuvieron los valores más altos en esta dimensión (área de la gráfica con líneas diagonales verdes) (Fig. 8B). Las especies del género *Drymonia* fueron discriminadas en la **primera dimensión** por la forma tubular-ventricosa de sus flores, y por la ubicación inclinada de la corola dentro del cáliz (especies encerradas por línea discontinua azul en la Fig. 8A).

La **segunda dimensión** separó las especies de plantas por hábito y por la ausencia vs. presencia de brácteas: las especies herbáceas tuvieron valores más altos en esta dimensión comparadas con las especies de lianas, epifitas, arbustos y árboles que se ubicaron hacia la parte inferior de la gráfica (Fig. 8A); además, con excepción de las especies del género *Passiflora*, estas especies no-herbáceas se diferenciaron por no tener brácteas en las flores. Especies como *Passiflora coccinea*, *P. vitifolia*, *Psittacanthus cupulifer*, *Pseudobombax sp.*, *Bertholletia excelsa* y *Psidium guineense* se discriminaron en esta dimensión por la forma de copa de sus corolas (rectángulo de línea discontinua morada en Fig. 8A).

Las **dimensiones tercera y cuarta** separaron las especies principalmente por el color de la corola, de los sépalos y de las brácteas. Las especies con flores principalmente amarillas y brácteas prácticamente rojas se apartaron claramente dentro de la ordenación (especies rodeadas por una línea discontinua azul en la Fig. 8C) y reunió especies de diversas familias: tres especies de heliconias, *Psychotria poeppigiana*, dos géneros de Gesneriaceae, y una Acanthaceae. Del mismo modo, las

Tabla 5. Especies de plantas visitadas por colibríes ermitaños en el PNNA.

| Familia | Especie | Familia | Especie |
|---------------|-------------------------------------|----------------|----------------------------------|
| Acanthaceae | <i>Mendocia lindavii</i> | Heliconiaceae | <i>Heliconia aff standleyi</i> |
| | <i>Ruellia chartacea</i> | | <i>Heliconia hirsuta</i> |
| | <i>Sanchezia peruviana</i> | | <i>Heliconia julianii</i> |
| | <i>Sanchezia putumayensis</i> | | <i>Heliconia juruana</i> |
| Apocynaceae | <i>Tabernaemontana heterophylla</i> | | <i>Heliconia spathocircinata</i> |
| | <i>Tabernaemontana siphilitica</i> | | <i>Heliconia standleyi</i> |
| Bombacaceae | <i>Pseudobombax sp.</i> | | <i>Heliconia stricta</i> |
| Campanulaceae | <i>Centropogon cornutus</i> | Lecythidaceae | <i>Bertholletia excelsa</i> |
| Combretaceae | <i>Combretum llewelynii</i> | Loranthaceae | <i>Psittacanthus cupulifer</i> |
| Costaceae | <i>Costus erythrocoryne</i> | Lythraceae | <i>Cuphea melvilla</i> |
| | <i>Costus longebracteolatus</i> | Marantaceae | <i>Calathea altissima</i> |
| | <i>Costus scaber</i> | | <i>Calathea contrafenestra</i> |
| Cucurbitaceae | <i>Gurania spinulosa</i> | | <i>Ischnosiphon puberulus</i> |
| Fabaceae | <i>Dioclea ucayalina</i> | Myrtaceae | <i>Psidium guineense</i> |
| | <i>Erythrina fusca</i> | Passifloraceae | <i>Passiflora coccinea</i> |
| Gesneriaceae | <i>Besleria aggregata</i> | | <i>Passiflora vitifolia</i> |
| | <i>Columnea ericae</i> | Rubiaceae | <i>Duroia hirsuta</i> |
| | <i>Drymonia anisophylla</i> | | <i>Palicourea lasiantha</i> |
| | <i>Drymonia coccinea</i> | | <i>Psychotria bahiensis</i> |
| | <i>Drymonia semicordata</i> | | <i>Psychotria blepharophora</i> |
| | <i>Drymonia serrulata</i> | | <i>Psychotria platypoda</i> |
| | <i>Gasteranthus corallinus</i> | | <i>Psychotria poeppigiana</i> |

especies del género *Heliconia* con flores verdes y brácteas rojas se separaron de las demás especies en la ordenación (especies bordeadas por una línea roja discontinua en Fig. 8C). *Passiflora coccinea*, *P. vitifolia*, *Psittacanthus cupulifer*, *Erythrina fusca* y *Combretum llewelynii*, especies con flores rojas y sin brácteas, se discriminaron por tener bajos valores en la dimensión 3 (especies rodeadas por una línea verde discontinua y señaladas con flechas del mismo color en la Fig. 8C). En la parte central de la Figura 8C se ubicaron las especies con flores blancas, amarillas y moradas, que incluyó especies de familias como Apocynaceae, Lecythidaceae, Myrtaceae, Marantaceae, Rubiaceae y Bombacaceae, entre otras.

Es evidente que las semejanzas morfológicas en las variables cuantitativas no correspondieron en algunos grupos con las similitudes morfológicas en las variables cualitativas. A nivel de género, el análisis de las variables cualitativas de las flores mostró que las especies de géneros como *Psychotria*, *Costus*, *Heliconia*, *Sanchezia*, *Calathea* y *Tabernaemontana* no se diferencian entre sí por la forma de la corola, ni el hábito, ni el grado de inclinación de sus flores, sino por el color de la corola, de los sépalos y las brácteas. Las únicas excepciones fueron los géneros *Drymonia* y *Passiflora*, cuyas especies aparecen cercanas en prácticamente todas las dimensiones (Fig. 8).

En el ACC para las variables morfológicas cuantitativas de las flores se incluyeron como variables morfológicas los tres

primeros componentes del ACP; mientras que en el ACC para las variables morfológicas cualitativas de las plantas visitadas por ermitaños, se incluyeron las cinco dimensiones obtenidas en el M-MDS como variables morfológicas. En ambos análisis existió una muy baja correlación entre el primer par de variables canónicas ($r < 0.35$), y ninguna de estas correlaciones difirió significativamente de cero ($p > 0.5$), señalando la falta de relación entre las características morfológicas de las plantas analizadas y el número de colibríes que visitaron cada una de ellas (Tabla 7). Debido a la falta de relación significativa en los análisis de ACC, se determinaron los grupos ecomorfológicos de plantas combinando los resultados obtenidos en los análisis de ACP y M-MDS con la información de visitantes florales a cada especie (Anexo 3). Así se formaron siete grupos ecomorfológicos de plantas (Fig. 9). Los primeros cuatro grupos de la lista dada a continuación incluyen especies con flores visitadas por los cinco ermitaños grandes (*P. malaris*, *P. hispidus*, *P. bourcierii*, *G. hirsuta* y *T. leucurus*):

(1)GRUPO DE ÁRBOLES Y ARBUSTOS: Estas especies fueron principalmente árboles y arbustos (excepto *Psychotria blepharophora*), abundantes en hábitats ribeirinos, várzea y bordes de bosque. Las corolas de estas especies fueron principalmente cortas de color blanco y amarillo (excepto *Palicourea lasiantha*), sépalos principalmente cafés y amarillos, y con excepción de las especies del género *Psychotria*, las inflorescencias de estas plantas no tienen brácteas. Las flores de estas especies tuvieron forma de copa

Tabla 6. Autovalores y autovectores obtenidos en el análisis de componentes principales, para las medidas morfológicas cuantitativas de las flores de especies visitadas por ermitaños en el PNNA.

| | PC1 | PC2 | PC3 |
|----------------------|-------|-------|-------|
| Autovalores | 3,47 | 2,26 | 0,87 |
| % varianza explicada | 49,54 | 32,28 | 12,42 |
| Autovectores | | | |
| Corola total | 0,89 | -0,26 | -0,22 |
| Corola efectiva | 0,68 | -0,66 | -0,02 |
| Longitud estambres | 0,95 | 0,04 | -0,09 |
| Longitud pistilo | 0,96 | 0,08 | -0,10 |
| Exserción estambres | 0,31 | 0,94 | 0,03 |
| Exserción pistilo | 0,35 | 0,92 | 0,00 |
| Curvatura | 0,43 | -0,10 | 0,89 |

PCn: Componente principal n (n=1 a 3)

y tubular, y fueron erectas a levemente inclinadas (Recuadro 1 Fig. 9)

(2)GRUPO COROLAS MUY CURVAS: Especies con las corolas más curvas. Tuvieron hábito herbáceo, flores rosadas, de forma tubular-urceolada (Recuadro 2 Fig. 9).

(3)GRUPO DRYMONIAS: Plantas de hábito epifito, corolas tubular-ventricosas oblicuas en el cáliz, flores péndulas de colores contrastantes rojo y amarillo (Recuadro 3 Fig. 9).

(4)GRUPO COROLAS LARGAS: Flores con las corolas, estambres y pistilos más largos de todas las especies vegetales visitadas por ermitaños. Especies herbáceas, con flores tubulares, de color principalmente amarillo y contrastes de rojo y verde. Dentro de este grupo se incluyeron todas las especies de *Heliconia* y Acanthaceae (Recuadro 4 Fig. 9).

Las flores de las especies del **GRUPO COROLAS URCEOLADAS-VENTRICOSAS (5)** fueron visitadas por las cinco especies del género *Phaethornis*. Las flores de estas plantas tuvieron corolas cortas anaranjadas y amarillas, estructuras reproductivas incluidas en la corola, forma de tubular-urceolada a tubular-ventricosa, y flores inclinadas (Recuadro 5 Fig. 9). Las flores del **GRUPO DE LAS PASSIFLORAS (6)** fueron visitadas exclusivamente por las tres especies grandes de *Phaethornis*. Estas plantas trepadoras tuvieron flores rojas de tamaño mediano y estructuras reproductivas muy exsertas (Recuadro 6 Fig. 9). *P. atrimentalis* y *P. ruber* fueron los visitantes exclusivos de las especies de plantas pertenecientes al **GRUPO COROLAS CORTAS (7)**. Las flores de estas especies fueron tubulares de color blanco a amarillo, corolas totales y efectivas cortas a medias, pistilos y estambres muy cortos (Recuadro 7 Fig. 9).

Los ermitaños visitaron en promedio flores con corolas totales y efectivas similares y/o menores a la longitud del pico (razón alrededor de uno, Tabla 8). Respecto a la curvatura, la tendencia en esta comunidad de ermitaños fue visitar flores con curvaturas similares o mayores a su pico, pero cuando se excluyeron del análisis los datos de *Centropogon cornutus*

y *Costus scaber*, las razón entre la curvatura del pico y la curvatura de la corola fue prácticamente uno para todas las especies (Tabla 8).

DISCUSIÓN

ASPECTOS MORFOLÓGICOS DE LA COMUNIDAD DE COLIBRÍES ERMITAÑOS DEL PNNA.- Cotton (1998a) afirmó que en cualquier sitio amazónico, la subcomunidad de colibríes ermitaños generalmente incluye un conjunto constante de especies: un ermitaño canelo (*G. hirsuta*), un ermitaño coliblanco (*T. leucurus*), una o dos especies grandes de *Phaethornis* (*P. malaris*, *P. hispidus* y/o *P. augusti*), una especie de *Phaethornis* de pico recto (*P. bourcieri* o *P. philippi*) y una especie de *Phaethornis* pequeño (*P. ruber*, *P. squalidus*, *P. stuarti*, *P. griseogularis*, *P. atrimentalis*): La comunidad del PNNA incluyó dos especies de colibríes pequeños (*P. atrimentalis* fue un nuevo reporte para el sector) y es la comunidad más rica en especies de ermitaños estudiada hasta ahora.

Diferencias morfológicas entre machos y hembras han sido encontradas en diversos grupos de aves (ver revisión Payne 1984, Grant & Grant 2003) y los colibríes ermitaños de esta comunidad no son la excepción. En los colibríes no existe una tendencia absoluta que ligue el dimorfismo con el sistema de apareamiento, debido a que éste se modifica a medida que cambian los patrones de dispersión, riqueza y defensa de los recursos que utilizan (Stiles & Wolf 1979, Payne 1984). Sin embargo, dentro de los colibríes ermitaños existieron tendencias morfológicas en la longitud y curvatura del pico, largo del ala, y largo de la cola, relacionadas con el peso de las especies (que es un indicativo directo del tamaño) y el sexo (Stiles 1995). En el caso de las especies de ermitaños grandes (especialmente el género *Phaethornis*), el pico más largo de los machos (Anexo 1) puede ser resultado de selección relacionado con el sistema social lek presente en estas especies (Stiles 1995, ver también Bleiweiss 1998, 2002). Aunque en algunas especies territoriales como *Eulampis jugularis* el dimorfismo en la longitud del pico repercutió directamente en la ecología de forrajeo de machos y hembras (Temeles & Kress 2003), para esta comunidad no hubo indicaciones de diferencias en las preferencias de forrajeo entre sexos, posiblemente debido a que no fue posible distinguir los registros (tanto de cargas de polen como de las observaciones visuales directas) entre machos y hembras.

Por el lado de los ermitaños pequeños, la tendencia de las hembras a ser más grandes (Anexo 1) ha sido relacionada con las restricciones metabólicas y el costo energético que implica formar los huevos (Payne 1984); adicionalmente se ha reportado que en los colibríes pequeños el tamaño corporal del macho puede ser un factor limitante en su supervivencia (Mulvihill et al. 1990). En *P. atrimentalis* y *P. ruber*, las

alas más cortas de los machos pueden estar relacionados con los despliegues de cortejo en el lek, en los cuales producen un zumbido bajo con las alas facilitado por una aparente disminución en la amplitud y aumento en la frecuencia del aleteo (Stiles 1995). Adicionalmente, las alas cortas y angostas le podrían proporcionar una mayor maniobrabilidad a estas especies en el forrajeo y las persecuciones en los leks, que se localizan en los estratos más bajos y densos del sotobosque (0 a 2m) (CRF, FGS, obs. pers.). Sin embargo, todavía faltan estudios teóricos y datos experimentales para poder entender la relación entre la morfología alar y la capacidad de maniobra en estas aves (Stiles et al. 2005).

Además del forrajeo por néctar, existen otras fuentes de selección sobre la morfología de los colibríes. El forrajeo diario por artrópodos está restringido de forma secundaria por la curvatura del pico, y puede ser una fuerza selectiva importante sobre la morfología del ala. En una comunidad de colibríes en Costa Rica, Stiles (1995) encontró que los picos curvos de los ermitaños aparentemente no les permitían cazar insectos en vuelo, obligándolos a obtener sus artrópodos del sustrato (follaje, telarañas). Las alas de los ermitaños eran en general más anchas que las de los colibríes territoriales, lo cual les facilitaba revolotear para capturar presas relativamente inmóviles sobre sustratos. Durante esta investigación no se obtuvieron muchos registros al respecto, pero en varias ocasiones *P. malaris* y *P. hispidus* fueron observados capturando insectos en el envés de las hojas de bijaos (Marantaceae), platanillos (Heliconiaceae) y palmas (Arecaceae) manteniendo vuelo cernido. Un caso interesante podría ser *P. bourcieri*, cuyo pico prácticamente recto y largo parece ser apto para la captura de presas voladoras, pero por otro lado su ala ancha es típica de las especies que atrapan presas como arañas del sustrato, y se han encontrado exclusivamente arañas en su contenido estomacal (FGS, datos no publ.). Otro caso es *Threnetes ruckeri*, quien difiere en su comportamiento de los otros Phaethorninae de la comunidad en Costa Rica, porque captura en su mayoría arañas cazadoras (Salticidae) e insectos Orthoptera. Su congénere amazónico, *T. leucurus*, tiene una morfología similar y sería interesante estudiar su forrajeo por artrópodos.

ASPECTOS MORFOLÓGICOS DE LA COMUNIDAD DE PLANTAS VISITADAS POR ERMITAÑOS EN EL PNNA.- Al igual que en otros estudios (Stiles 1981, 1985, Stiles & Wolf 1979, Amaya-Márquez 1996, Cotton 1998a, Rosero 2003), la mayoría de plantas visitadas por ermitaños en el PNNA pertenecieron a las familias Heliconiaceae, Gesneriaceae, Passifloraceae, Costaceae, Acanthaceae y Rubiaceae. El conjunto de recursos presentó un amplio rango de variación en sus características florales de tamaño, forma y color;— aunque las flores de algunas especies se ajustaron al síndrome de ornitofilia, las de otras se ajustaron mejor a los síndromes de lepidopterofilia o de entomofilia y las de otras no se ajustaron totalmente a un sólo síndrome (ver Faegri & van der Pijl 1979). Por esto,

Tabla 7. Resumen del análisis de correlación canónica entre un grupo de variables morfológicas y un grupo de variables ecológicas para las especies de plantas visitadas por ermitaños.

| Variables canónicas | Correlación canónica | Λ | Test estadístico* | | |
|---|----------------------|-----------|-------------------|----|-------|
| | | | x ² | gl | p |
| A) Variables morfológicas cuantitativas | | | | | |
| 1 | 0.282 | 0.921 | 3.344 | 3 | 0.342 |
| B) Variables morfológicas cualitativas | | | | | |
| 1 | 0.301 | 0.909 | 3.752 | 5 | 0.586 |

Λ : Wilk's likelihood ratio (Losos 1990). *: Prueba la hipótesis nula que la correlación entre la fila actual y las que siguen dentro del mismo análisis son cero.

como en muchos otros estudios, el concepto de síndrome constituyó simplemente una guía, y no una regla estricta.

Entre los registros interesantes estuvo el transporte de polen de dos especies de Apocynaceae, familia que es principalmente polinizada por polillas. El único caso hasta ahora reportado de polinización de flores de esta familia por colibríes, fue por Rosero (2003) quien registró visitas a *Tabernaemontana macrocalyx* (Müll. Arg. 1860) por *P. bourcieri* en PNN Chiribiquete.

Tanto *Aechmea corymbosa* como *Lantana camara* fueron visitadas por *P. bourcieri* (Rosero 2003) y *P. atrimentalis* (FGS obs. pers.) respectivamente, en otras comunidades amazónicas. Esto sugiere que las flores con características morfológicas apropiadas para ser visitadas por ermitaños, pero sin registros en este estudio, probablemente hayan sido utilizadas como recurso de néctar por los colibríes de esta comunidad.

Las flores de las especies del subgénero *Centropogon* (Campanulaceae) están adaptadas morfológicamente para ser polinizadas por colibríes ermitaños. Dentro de este grupo algunas especies (secciones *Amplifolia* y *Campylobotrys*) se han especializado para la polinización por ermitaños pico de hoz del género *Eutoxeres*. En comunidades donde los *Eutoxeres* no están presentes, como en el PNNA, se pueden encontrar especies de *Centropogon* como *C. cornutus* y *C. amplicorollinus* que, aunque emparentadas con especies polinizadas por *Eutoxeres*, tienen corolas gradualmente curvadas que facilitan las visitas de ermitaños generalistas como los *Phaethornis* (Stein 1992).

Cotton (1993) registró visitas por parte de ermitaños en el PNNA a flores de bromelias, orquídeas y otras especies como la piña (*Ananas comosus* (L.) Merr. 1917) y el plátano (*Musa paradisiaca* L. 1753) que son cultivadas por los indígenas de la región. No se obtuvieron registros similares en este estudio porque tanto el bosque inundable (donde las bromelias y orquídeas abundan) como las chagras (sitios de cultivo) no fueron muestreados. Cotton (1993) también

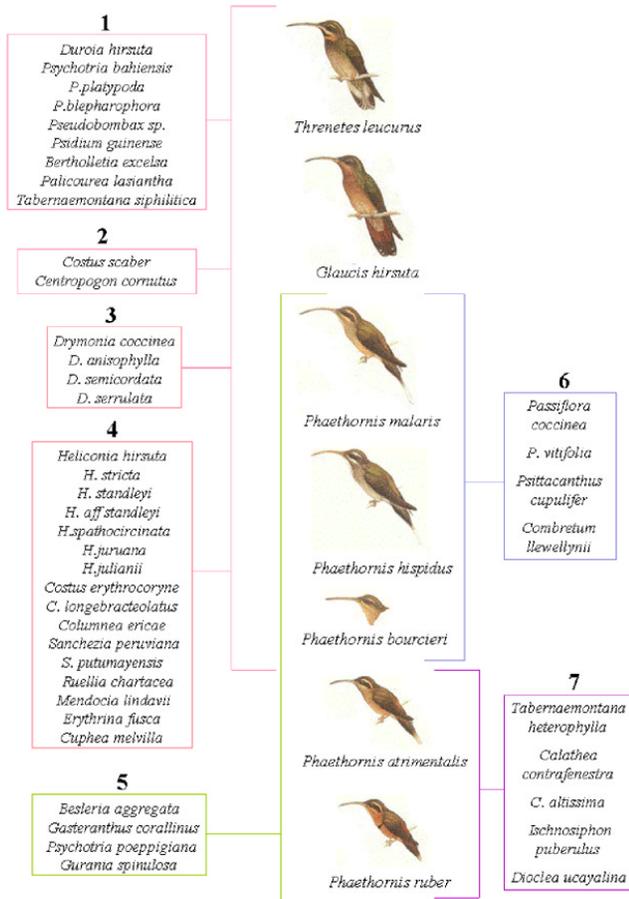


Figura 9. Grupos ecomorfológicos de las plantas visitadas por colibríes ermitaños del PNNA, y los ermitaños visitantes. Las especies que conforman cada uno de los siete grupos ecomorfológicos de plantas están dentro de los recuadros con un número en la parte superior. Cada uno de estos recuadros se conecta con una línea del mismo color, que engloba las especies de ermitaños que visitan las flores de las plantas de este grupo. Grupos con el mismo color de recuadro, (como los grupos 1, 2 y 3) fueron visitadas por las mismas especies de colibríes. Para descripciones morfológicas de cada grupo ver texto.

registró a *Erythrina fusca* y *Psittacanthus cupulifer* como recursos exclusivos de colibríes territoriales (Trochilinae). Los registros para estas especies en nuestro trabajo se obtuvieron por cargas de polen, y la baja frecuencia de aparición en éstas pudo indicar que fueron recursos poco usados (CRF y FGS, datos no publ.), por lo que no es sorprendente que Cotton (1993, 2001), usando solamente observaciones visuales directas, no detectara visitas a estas flores por los ermitaños.

La longitud, exserción y ubicación superior o inferior de las partes reproductivas (estambres y pistilo), determinan en gran parte el lugar donde se ubica el polen sobre el visitante floral, y no han sido estudiadas explícitamente en otros estudios (v. gr., Stiles 1975). En la comunidad de plantas estudiada existió una amplia gama de posibilidades en el

sitio de colocación del polen, debido a la gran variedad de tamaños en las estructuras reproductivas (Anexo 2) y a la especie de ermitaño visitante. Las especies de *Psychotria* de esta comunidad fueron un ejemplo muy interesante, ya que las cinco especies eran similares en el tamaño y forma de sus corolas, pero presentaron diferencias en la longitud y exserción de sus estructuras reproductivas, indicando que dentro del género podría estar actuando una presión selectiva que evite la mezcla del polen en sus polinizadores ubicando el polen en una forma diferente. La colocación del polen también está estrechamente relacionada con la curvatura de la flor, ya que dependiendo de si el arco está hacia abajo (forma de U) o hacia arriba, se restringe directamente la orientación de un visitante de pico curvo a una sola dirección (Stiles 1975). Este fue el caso de *Heliconia stricta*, la cuál fue visitada de forma diferente por dos especies de ermitaños: *Phaethornis malaris* visitó las flores de esta especie girando su cuerpo casi 180°, de forma que el polen se depositó en la parte superior del pico y la frente del ermitaño; mientras que *P. bourcierii* adoptó la postura “normal” en varias visitas y el polen se depositó en la mandíbula y gula del colibrí.

La correlación positiva entre el volumen de néctar producido y longitud de la corola se explicó por la capacidad del mismo tubo de almacenar néctar en relación con su tamaño (cf. Wolf & Stiles 1989). En familias como Acanthaceae y Gesneriaceae, donde las flores tuvieron cámaras de néctar en la base de la corola, la capacidad de almacenar néctar puede aumentar, aunque Amaya-Márquez (1996) no encontró relación entre la longitud de la flor y el tamaño de la cámara del néctar entre las *Columnea* spp. Es importante recalcar que como la correlación se calculó empleando el valor promedio del volumen producido por cada especie, fue imposible detectar las variaciones intraespecíficas en la producción de néctar, tan frecuentes en plantas ornitófilas (FGS obs. pers., Feinsinger 1978). En Costa Rica, Feinsinger (1978) encontró que patrones variables de producción de néctar en las flores promovió el movimiento de los polinizadores entre hábitats. En cambio, la concentración del néctar fue independiente de la longitud de la corola. Stiles & Freeman (1993) encontraron que la concentración del néctar en plantas ornitófilas de Costa Rica estaba más relacionada con las relaciones taxonómicas de las plantas y la elevación. Cabe anotar que aunque se embolsaron las flores para impedir la extracción de néctar por visitantes florales, no fue considerada la presencia de ácaros dentro de las flores, por lo que el volumen de néctar medido debe tomarse con precaución.

ECOMORFOLOGÍA DE LOS ERMITAÑOS Y LAS PLANTAS VISITADAS POR ESTOS EN EL PNNA.- En otros estudios se ha encontrado que el ajuste morfológico pico-corola es el aspecto que restringe y determina cuáles flores puede visitar o no un colibrí en busca de néctar (Stiles 1981, 1995, Kodric-Brown et al. 1984, Brown & Bowers 1985, Cotton 1998b, Gutierrez & Rojas 2001, Rosero 2003, Temeles & Kress 2003). La longitud

Tabla 8. Razón entre las medidas morfológicas promedio de culmen total y curvatura del pico de los ermitaños, y el promedio de la corola total, corola efectiva y curvatura de la corola de las flores que visita cada especie de colibrí.

| Especie ermitaño | Culmen total/ Corola total | Culmen total/ Corola efectiva | Curvatura pico/ Curvatura flor | Curvatura pico/ Curvatura flor* |
|---------------------------------|-------------------------------|----------------------------------|-----------------------------------|------------------------------------|
| <i>Threnetes leucurus</i> | 0.787 | 0.867 | 0.984 | 0.984 |
| <i>Phaethornis ruber</i> | 0.884 | 0.927 | 0.966 | 1.010 |
| <i>Phaethornis hispidus</i> | 0.887 | 0.992 | 0.970 | 0.992 |
| <i>Glaucis hirsuta</i> | 0.891 | 0.966 | 0.985 | 1.000 |
| <i>Phaethornis bourcieri</i> | 0.904 | 1.165 | 0.964 | 0.998 |
| <i>Phaethornis malaris</i> | 0.922 | 1.145 | 0.986 | 1.001 |
| <i>Phaethornis atrimentalis</i> | 1.001 | 1.200 | 1.003 | 1.003 |

Curvatura flor*: promedio curvatura de la corola excluyendo a *Costus scaber* y *Centropogon cornutus*

y curvatura del pico son indicadores de los patrones de alimentación, de la diversidad y especificidad entre aves y flores (Tabla 6, Stiles 1981). Como la comunidad de colibríes ermitaños del PNNA incluyó especies con picos de curvaturas y longitudes muy diferentes (entre especies e incluso entre sexos), es de esperarse que los patrones de visita por néctar de las siete especies de ermitaños de esta comunidad sean proporcionalmente más disímiles entre más diferentes sean las morfologías de sus picos (Fig. 6, CRF & FGS, datos no publ.). Sin embargo, nuestros resultados mostraron que aunque las características morfológicas de los colibríes permitieron predecir buena parte de los patrones de forrajeo (y viceversa), también existieron otros factores que influenciaron la escogencia de flores por los ermitaños. Un ejemplo fue la falta de visitas a las flores de árboles y arbustos por *P. ruber* y *P. atrimentalis*. Esto no reflejó la falta de ajuste morfológico entre picos y corolas, ya que estas flores tienen longitudes que permiten el forrajeo de los ermitaños pequeños, sino las preferencias de microhábitat. Tales plantas eran típicamente de subdosel y dosel en áreas intervenidas, estratos y hábitats rara vez (solamente un registro) utilizados por los *Phaethornis* pequeños.

Las cargas de polen incluyeron especies de plantas tanto de bosque de tierra firme como de bosque inundable y de ribera, indicando que los ermitaños se desplazaron entre hábitats y/o entre estratos en busca de flores (Stiles & Wolf 1979, Stouffer & Bierregaard 1995, Cotton 1998a, Rosero 2003). Feinsinger (1976), Blake et al (1990) y Loiselle & Blake (1991) han propuesto que la disponibilidad de recursos, la diversidad de hábitats y el desplazamiento entre ellos afectan la dinámica de las comunidades de aves tropicales, y en el caso del PNNA pueden favorecer la coexistencia de un numeroso grupo de especies de ermitaños en estos bosques.

Analizando los grupos ecomorfológicos formados para las especies de colibríes y de plantas, es claro que un primer criterio de selección desde el punto de vista de los ermitaños fue el tamaño de la corola. La facilidad que tienen las especies de colibríes grandes para acceder al néctar de flores con corolas cortas se cumplió para *P. malaris* y *P. bourcieri*. Por otro lado, especies como *T. leucurus* y *P. ruber* visitaron

flores con corolas en promedio un poco más largas que su pico, posible porque un colibrí es capaz de extender la lengua más allá de la punta del pico para alcanzar el néctar (cf. Temeles & Kress 2003). La tendencia de algunos ermitaños a visitar flores con curvaturas mayores que las de sus picos fue contraria a lo esperado, pero se debe a las visitas a las flores de *Centropogon cornutus* y *Costus scaber*, las especies con corolas más curvas dentro de la comunidad. Visitas a flores de estas especies fueron posibles hasta para *P. bourcieri*, porque la apertura de la boca del tubo fue lo suficientemente grande para permitir la entrada de buena parte del pico, permitiendo al colibrí alcanzar la cámara de néctar mediante la extensión de la lengua; además, la reducida eficiencia de extracción del néctar debido a la falta de ajuste pico-corola, pudo verse compensada por la abundancia de flores y el alto volumen de néctar producido por estas especies (ver Wolf & Stiles 1989). Cuando se calculó la razón de la curvatura sin incluir estas dos especies, las razones fueron prácticamente uno ajustándose a lo esperado (Tabla 11). La tendencia a visitar flores con curvaturas iguales a levemente menores con respecto a la curvatura del pico facilita el acceso al néctar y por tanto aumenta la eficacia de extracción, y energéticamente hablando los colibríes prefieren flores en las que el forrajeo sean más eficiente (Stiles 1981, Payne 1984).

El análisis de variables cualitativas de las plantas junto con los patrones de visitas de los ermitaños (Fig.9), demostró la estrecha (pero flexible) relación entre ciertos grupos de ermitaños y grupos de flores que reúnen un conjunto de características de color, forma y orientación particulares. Las especies de plantas relacionadas ecomorfológicamente con los colibríes de mayor tamaño tienen características florales que se ajustan claramente al síndrome de ornitofilia (v. gr., familias como Heliconiaceae, Acanthaceae y Gesneriaceae). En cambio, los ermitaños pequeños utilizaron eficientemente flores con características más bien de polinización por insectos, como las especies de *Calathea* y *Psychotria* que produjeron poco néctar pero eran localmente abundantes (cf. Stiles 1981). En particular, las especies de *Calathea* son robadas frecuentemente por colibríes pequeños (y especialmente *Threnetes* en Costa Rica—Stiles 1980), quienes perforan la corola para extraer el néctar (FGS obs. pers.). En

esta investigación todas las visitas de los ermitaños pequeños a flores de Marantáceas fueron legítimas, ya que la longitud efectiva de la corola de estas especies fue lo suficientemente corta para permitirles acceso al néctar introduciendo el pico dentro del tubo.

ALGUNOS COMENTARIOS METODOLÓGICOS.- Diferentes estudios han recalado la importancia de incluir consideraciones filogenéticas dentro de los análisis ecomorfológicos, ya que los ajustes morfológicos pueden ser producto del legado filogenético común y en estos casos las especies no pueden ser consideradas como puntos independientes dentro de los análisis estadísticos (Losos 1990, Ricklefs & Miles 1994, Hertel & Lehman 1998). Sin embargo, Brown & Bowers (1985) consideran que los análisis de patrones morfológicos entre especies estrechamente relacionadas (como podría ser el caso de las especies de la subfamilia Phaethorninae), son útiles en identificar las interacciones ecológicas que afectan la estructura de la comunidad. Aún no existe una filogenia completa de los ermitaños con base en información genética (ver Hinkelmann & Schuchmann 1997, Bleiweiss 2002) y la información para las plantas está aún más escasa, así que todavía no es posible realizar un análisis de estas interacciones con controles para relaciones filogenéticas.

Comparando los resultados de Cotton (1993) y Amaya-Márquez (1991) con los de este estudio, quedó confirmada la necesidad de combinar los registros directos (observaciones visuales) e indirectos (cargas de polen) para obtener una visión más completa de la comunidad de colibríes y sus plantas. Para futuros estudios sería deseable incluir otros hábitats como ribera y várzea, que albergan muchas especies adicionales visitadas por ermitaños (Cotton 1998b). Las cargas de polen resultaron ser el mejor estimador de la frecuencia relativa de las visitas legales por parte de los colibríes (Kodric-Brown et al. 1984), y en este estudio permitieron identificar el mayor número de especies visitadas.

Los diferentes análisis multivariados (ACP, M-MDS y ACC) tienen ventajas frente a los métodos univariados porque permiten analizar muchas variables o diferentes grupos de variables conjuntamente (Manly 1994). En el caso de las 44 especies de plantas, tanto el ACP como el M-MDS fueron útiles para establecer patrones morfológicos entre las especies, principalmente por la ventaja de obtener gráficas donde fue factible interpretar la relación de cada especie con las nueve variables cuantitativas y 39 categorías cualitativas originales. La elección del método multivariado "ideal" dependerá de la naturaleza de los datos y de la pregunta a resolver. Estudios ecomorfológicos como los Miles & Ricklefs (1984), Losos (1990), Moreno & Carrascal (1993), Hertel & Lehman (1998), Calmaestra & Moreno (2001) y Bickel & Losos (2002) usaron exitosamente el APC para

explorar patrones morfológicos, ya que al crear nuevas variables multivariadas se reduce la dimensionalidad de los datos (Manly 1994). La restricción que ejerce la morfología del pico de los colibríes (principalmente de las especies pequeñas) sobre la facilidad para visitar las flores de ciertas especies de plantas ha sido observada en otras comunidades (Kodric-Brown et al 1984, Buzato 1995, Cotton 1998a, Rosero 2003). Esta misma condición fue bien respaldada por el ACC para las variables morfológicas de los ermitaños y el número de recursos visitados por estos, demostrando que esta variable ecológica es apropiada para mostrar relaciones ecomorfológicas de los colibríes. Caso contrario ocurrió con la comunidad de plantas, donde el ACC no fue significativo y la variable de número de colibríes visitantes resultó ser muy poco explicativa, sugiriendo que en futuros estudios se debe considerar otro tipo de información ecológica. La falta de correlación entre las variables morfológicas de las plantas y el número de colibríes visitantes pudo deberse a que ningún grupo de ermitaños se "especializó" en visitar las corolas cortas o las flores rojas, o las hierbas sino al contrario, las especies de ermitaños visitaron especies de plantas morfológicamente muy diferentes entre sí. Uno de los grandes problemas en los estudios ecomorfológicos es elegir y medir adecuadamente las variables ecológicas (Ricklefs & Miles 1994), y tal vez por esto el ACC ha sido empleado en pocos estudios ecomorfológicos (Miles & Ricklefs 1984, Losos 1990). Es necesario seguir explorando el papel de otras variables ecológicas diferentes a las empleadas en este estudio, buscando entender cada vez mejor la real importancia de la morfología en el desempeño y/o comportamiento de las especies que conforman una comunidad.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer muy especialmente a la Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales (UAESPNN) y al personal administrativo y funcionarios del PNNA, especialmente a S. Bennett y A. Parente, por su constante orientación y apoyo durante la realización de esta investigación. La Fundación Tropenbos Colombia e IDEAWILD brindaron el apoyo financiero y logístico a este proyecto. Agradecemos igualmente a la colección de aves y el laboratorio de palinología del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, por permitir acceder a las colecciones y equipos de laboratorio. M. Amaya y P. Cotton gentilmente facilitaron información de sus proyectos. G. Bogotá colaboró con la identificación de algunos palinomorfos. Agradecemos a S. Suárez, J. Betancur y M. Amaya por la identificación de algunas especies de plantas y a E. Moreno y L. Carrascal por facilitar información bibliográfica. A. Vasco, F. Chaves, N. Atuesta, M. Amaya y R. Ortiz-Pulido hicieron valiosos comentarios y correcciones al manuscrito.

LITERATURA CITADA

- AMAYA-MÁRQUEZ, M. 1991. Análisis palinológico de la flora del Parque Nacional Natural Amacayacu (Amazonas) visitada por colibríes (Aves: Trochilidae). Tesis de grado, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- AMAYA-MÁRQUEZ, M. 1996. Sistemática y polinización del género *Columnnea* (Gesneriaceae) en la Reserva Natural la Planada (Nariño). Tesis de maestría, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- AMAYA-MÁRQUEZ, M., F. G. STILES & O. RANGEL. 2001. Interacción planta-colibrí en Amacayacu (Amazonas, Colombia): una perspectiva palinológica. *Caldasia* 23: 301-322.
- BARLUENGA, M., E. MORENO & A. BARBOSA. 2001. Foraging behaviour of subordinate great tits (*Parus major*): can morphology reduce the cost of subordination? *Ethology* 107: 877-888.
- BICKEL, R. & J. LOSOS. 2002. Patterns of morphological variation and correlates of habitat use in chamaeleons. *Biological Journal of the Linnean Society* 76: 91-103.
- BLAKE, J., F. G. STILES & B. LOISELLE. 1990. Birds of La Selva Biological Station: habitat use, trophic composition and migrants. Págs. 161-182 en A. Gentry (ed.). *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven, CT.
- BLEIWEISS, R. 1998. Origin of hummingbird faunas. *Biological Journal of the Linnean Society*. 65:77-97.
- BLEIWEISS, R. 2002. Patagial complex evolution in hummingbirds and swifts (Apodiformes): a molecular phylogenetic perspective. *Biological Journal of the Linnean Society*. 77: 221-219.
- BROWN, J. H. & M. A. BOWERS. 1985. Community organization in hummingbirds: relationships between morphology and ecology. *The Auk* 102: 251-269.
- BUZATO, S. 1995. Estudo comparativo de flores polinizadas por beija-flores em tres comunidades da Mata Atlantica no sudeste do Brazil. Tesis doctoral, Instituto de Biología, Universidad Estatal de Campinas, Campinas, Brasil.
- CALMAESTRA, R. G. & E. MORENO. 2001. A phylogenetically-based analysis on the relationships between morphology and migratory behaviour in Passeriformes. *Ardea* 89 (2): 407-416.
- COTTON, P. 1993. The hummingbird-plant community of a lowland Amazonian rainforest. Tesis doctoral, Universidad de Oxford. Oxford, Reino Unido.
- COTTON, P. 1998a. The hummingbird community of a lowland Amazonian rainforest. *Ibis* 140: 512-521.
- COTTON, P. 1998b. Coevolution in an Amazonian hummingbird-plant community. *Ibis* 140: 639-646.
- COTTON, P. 2001. The behavior and interactions of birds visiting *Erythrina fusca* flowers in the Colombian Amazon. *Biotropica* 33: 662-669.
- FAEGRI, K. & L. VAN DER PIJL. 1979. *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- FEINSINGER, P. 1976. Organization of a Tropical Guild of Nectarivorous Birds. *Ecological Monographs* 46:257-291.
- FEINSINGER, P. 1978. Ecological Interactions Between Plants and Hummingbirds in a Successional Tropical Community. *Ecological Monographs* 48:269-287.
- FEINSINGER, P. 1983. Coevolution and pollination. Págs. 282-310 en: Futuyama D. & M. Slatkin (Eds.). *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, MA.
- GRANT, P. R. & B. R. GRANT. 2003. Reversed sexual dimorphism in the beak of a finch. *Ibis* 145: 341-343.
- GUTIÉRREZ, E. A. & S. V. ROJAS. 2001. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos del volcán Galeras, sur de Colombia. Tesis de grado, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- HAIR JR., J., R. ANDERSON, R. TATHAM & W. BLACK. 1998. *Multivariate Data Analysis*, 5th. Edition. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- HERTEL, F. & N. LEHMAN. 1998. A randomized nearest-neighbor approach for assessment of character displacement: the vulture guild as a model. *Journal of Theoretical Biology* 190:51-61.
- HERTEL F. & L. T. BALLANCE. 1999. Wing ecomorphology of seabirds from Johnston Atoll. *The Condor* 101: 549-556.
- HILTY, S. L. & W. L. BROWN. 2001. Guía de las Aves de Colombia. American Bird Conservancy, Imprelibros S.A., Bogotá, Colombia.
- HINKELMANN, C. & K-L. SCHUCHMANN. 1997. Phylogeny of the hermit hummingbirds (Trochilidae: Phaethornithinae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 32: 142-163.
- KODRIC-BROWN, A., J. BROWN, G. BYERS & D. GORI. 1984. Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. *Ecology* 65:1358-1368.
- LOISELLE, B. A. & J. G. BLAKE. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* 72: 180-193.
- LOSOS, J. B. 1990. Ecomorphology, performance capability, and scaling of West Indian *Anolis* lizards: An evolutionary analysis. *Ecological Monographs* 60: 369-388.
- LOSOS, J. B., BUTLER, M. & T. W. SCHOENER. 2003. Sexual dimorphism in body size and shape in relation to habitat use among species of Caribbean *Anolis* lizards. Págs. 356-380 en: S. F. Fox, J. K. McCoy & T. A. Baird (eds.). *Lizard Social Behavior*. Johns Hopkins Press, Baltimore, MD.
- LUDWIG, J. A. & J. F. REYNOLDS. 1988. *Statistical Ecology: A Primer on Methods and computing*. John Wiley and Sons, Nueva York.
- MANLY, B. F. 1994. *Multivariate statistical methods: a primer*. 2d. edición. Chapman & Hall, Nueva York.
- MILES, D. B. & R. E. RICKLEFS. 1984. The correlation between ecology and morphology in deciduous forest passerine

- birds. *Ecology* 65:1629-1640.
- MOERMOND, T. C. & J. S. DENSLow. 1986. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. *Ornithological Monographs* 36:865-897.
- MORENO, E. & L. M. CARRASCAL. 1993. Ecomorphological patterns of aerial feeding in oscines (Passeriformes: Passeri). *Biological Journal of the Linnean Society* 50:147-165.
- MORENO, E., M. BARLUENGA & A. BARBOSA. 2001. Ecological plasticity by morphological design reduces costs of subordination: influence on species distribution. *Oecologia* 128: 603-607.
- MULVIHILL R. S., R. C. LEBERMAN & D.S. WOOD. 1990. A possible relationship between reversed sexual size dimorphism and reduced male survivorship in the ruby-throated hummingbird. *The Condor* 94: 480-489.
- PAYNE, R. B. 1984. Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds. *Ornithological Monographs* 33:1-52.
- RICKLEFS, R. E. & J. TRAVIS. 1980. A morphological approach to the study of avian community organization. *Auk* 97: 321-338.
- RICKLEFS, R. & D. MILES. 1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. Págs. 13-41 en: P. Wainwright & S. Reilly (eds.). *Ecological morphology: integrative organismal biology*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- ROSERO, L. 2003. Interações planta/beija-flor em três comunidades vegetais da parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Amazonas (Colombia). Tesis doctoral,—Instituto de Biología, Universidad Estatal de Campinas,—Campinas, Brazil.
- RUDAS, A. 1996. Estudio florístico y de la vegetación del Parque Nacional Natural Amacayacu. Tesis de maestría, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- SALOVARA, K. 1997. Guild structure and vertical stratification of a bird community in a seasonally inundated rain forest in Colombian Amazonia. Tesis de maestría, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Joensuu, Holanda.
- SNOW, D. & B. SNOW. 1981. Relationships between hummingbirds and flower in the Andes of Colombia. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology* 38: 105-139.
- STEIN, B. A. 1992. Sicklebill hummingbirds, ants, and flowers: plant-animal interactions and evolutionary relationships in Andean Lobeliaceae. *BioScience* 42: 27-33.
- STILES, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56:285-301.
- STILES, F. G. 1978. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *American Zoologist* 18:715-727.
- STILES, F. G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68: 323-351.
- STILES, F. G. 1985. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornithological Monographs* 36: 757-787.
- STILES, F. G. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *The Condor* 97:853-878.
- STILES, F. G., D. L. ALTSHULER & R. DUDLEY. 2005. On the wing morphology and flight behavior of some North American hummingbirds. *The Auk* 122: 872-886.
- STILES, F. G. & C. E. FREEMAN. 1993. Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. *Biotropica* 25: 191-205.
- STILES, F.G. & L. L. WOLF. 1979. Ecology and evolution of lek mating behavior in the long-tailed hermit hummingbird. *Ornithological Monographs* 27: 1-77.
- STOFFER, P. C. & R. O. BIERREGAARD. 1995. Effects of forest fragmentation on understory hummingbirds in Amazonian Brazil. *Conservation Biology* 9: 1085-1094.
- TEMELES, E. J. & W. J. KRESS. 2003. Adaptation in a plant-hummingbird association. *Science* 300: 630-633
- VASCONCELOS, M. F. & J. A. LOMBARDI. 2001. Hummingbirds and their flowers in the *campos rupestres* of Southern Espinhaço Range, Brazil. *Melospittacus* 4:3-30.
- WOLF, L. L. & F. G. STILES. 1989. A "fail-safe" mechanism for the pollination of specialized ornithophilous flowers. *American Midland Naturalist* 121:1-10.

Anexo 1. Medidas morfométricas de los colibríes ermitaños de la comunidad. Para cada especie (datos en negrilla) se muestra el promedio aritmético, la desviación estándar de cada variable (\pm), y el número de individuos medidos (números entre paréntesis). Adicionalmente se muestran las medidas morfométricas para cada especie diferenciando hembras (♀) y machos (♂)

| Especie | Culmen total (mm) | Ancho de la comisura (mm) | Alto del pico (mm) | Largo ala (mm) | Largo cola (mm) | Masa corporal (g) | Curvatura del pico |
|-----------------------------|---------------------------|---------------------------|--------------------------|----------------------------|----------------------------|--------------------------|-----------------------------|
| <i>Threnetes leucurus</i> | 31.60±1.62 (23) | 4.80±0.83 (23) | 2.96±0.28 (23) | 58.04±3.93 (23) | 33.78±3.30 (23) | 5.26±0.86 (7) | 1.0174±0.006 (20) |
| ♀ | 31.47 (7) | 4.43 (7) | 3.00 (7) | 54.43 (7) | 33.14 (7) | 5.00 (1) | 1.019 (7) |
| ♂ | 32.34 (10) | 4.65 (10) | 2.88 (10) | 60.60 (10) | 35.30 (10) | 5.56 (5) | 1.015 (10) |
| <i>Glaucis hirsuta</i> | 31.64±3.28 (80) | 4.33±0.71 (78) | 3.08±0.45 (62) | 58.76±6.52 (80) | 37.33±4.97 (80) | 6.26±1.24 (21) | 1.0315±0.117 (55) |
| ♀ | 31.50 (17) | 4.23 (16) | 2.95 (15) | 54.47 (17) | 34.24 (17) | 5.62 (6) | 1.038 (16) |
| ♂ | 31.66 (51) | 4.25 (50) | 3.05 (36) | 59.61 (51) | 38.59 (51) | 6.35 (12) | 1.029 (35) |
| <i>Phaethornis hispidus</i> | 32.9±3.84 (35) | 4.40±0.73 (35) | 2.81±0.47 (33) | 55.60±7.30 (35) | 57.81±10.82 (32) | 5.18±1.36 (8) | 1.0210±0.131 (29) |
| ♀ | 31.67 (9) | 4.26 (9) | 2.78 (9) | 52.44 (9) | 57.75 (8) | 5.00 (3) | 1.023 (9) |
| ♂ | 33.93 (14) | 4.27 (14) | 2.90 (12) | 58.07 (14) | 60.50 (12) | 5.30 (5) | 1.018 (14) |
| <i>P. malaris</i> | 40.44±1.85 (68) | 4.53±0.89 (67) | 2.95±0.40 (53) | 59.11±2.68 (73) | 62.1±4.25 (70) | 5.94±0.47 (14) | 1.0283±0.007 (48) |
| ♀ | 39.46 (19) | 4.06 (18) | 2.68 (12) | 57.50 (20) | 62.47 (19) | 5.80 (5) | 1.032 (19) |
| ♂ | 41.17 (24) | 4.05 (23) | 2.73 (15) | 59.92 (26) | 63.36 (25) | 5.99 (9) | 1.026 (24) |
| <i>P. bourcieri</i> | 31.47±7.12 (18) | 3.77±1.08 (18) | 2.55±0.67 (13) | 54.78±11.98 (18) | 55.75±12.97 (16) | 4.02±1.29 (10) | 1.0064±0.243 (15) |
| ♀ | 30.08 (5) | 3.52 (5) | 2.18 (4) | 52.00 (5) | 53.80 (5) | 3.61 (4) | 1.006 (5) |
| ♂ | 32.31 (10) | 3.36 (10) | 2.62 (6) | 55.7 (10) | 57.25 (8) | 4.28 (6) | 1.007 (10) |
| <i>P. ruber</i> | 23.38±0.60 (8) | 2.7±0.27 (8) | 1.78±0.08 (6) | 30.25±2.19 (8) | 27.63±3.20 (8) | 2.50±0.87 (6) | 1.0197±0.009 (8) |
| ♀ | 23.04 (5) | 2.52 (5) | 1.75 (4) | 31.40 (5) | 28.20 (5) | 3.00 (3) | 1.021 (5) |
| ♂ | 23.97 (3) | 3.00 (3) | 1.85 (2) | 28.33 (3) | 26.67 (3) | 2.25 (3) | 1.018 (3) |
| <i>P. atrimentalis</i> | 26.01±0.55 (9) | 3.43±0.22 (9) | 2.16±0.14 (9) | 39±1.25 (10) | 35.67±1.58 (9) | 2.55±0.17 (5) | 1.0143±0.005 (8) |
| ♀ | 25.88 (4) | 3.55 (4) | 2.15 (4) | 38.00 (5) | 36.33 (4) | 2.75 (2) | 1.013 (4) |
| ♂ | 26.12 (5) | 3.34 (5) | 2.16 (5) | 39.67 (5) | 35.33 (5) | 2.48 (3) | 1.016 (4) |

Anexo 2. Especies de plantas visitadas por colibríes ermitaños en el PNNA. Se presentan medidas morfológicas de las flores (promedio en mm), concentración (% de azúcar \pm 1 d.e.) y volumen del néctar contenido (volumen promedio en ml \pm 1 d.e.).

| Familia | Especie | No | n | Corola total (mm) | Corola efectiva (mm) | Longitud estambres (mm) | Longitud pistilo (mm) | Exsorción estambres* (mm) | Exsorción pistilo (mm) | Curvatura corola | Concentración néctar (% azúcar) | Volumen néctar (ml) |
|----------------|--|----|----|-------------------|----------------------|-------------------------|-----------------------|---------------------------|------------------------|------------------|---------------------------------|------------------------------|
| Acanthaceae | <i>Mendocia lindavii</i> ^a | 1 | 5 | 53.00 | 53.00 | 40.00 | 46.00 | -10.00 | -7.00 | 1.055 | | |
| | <i>Ruellia chartacea</i> ^b | 2 | 5 | 68.67 | 52.67 | 63.00 | 83.67 | 15.00 | 18.67 | 1.025 | 23.42 \pm 8.16 | 78.94 \pm 5.31 |
| | <i>Sanchezia peruviana</i> ^c | 3 | 5 | 54.00 | 49.00 | 72.00 | 70.50 | 20.00 | 15.00 | 1.12 | 10 \pm 5.2 | 15.2 \pm 2.85 |
| | <i>Sanchezia putumayensis</i> ^a | 4 | 5 | 41.50 | 39.00 | 46.50 | 61.50 | 11.50 | 20.50 | 1.023 | 17.2 \pm 0.3 ^e | 19.4 \pm 0.8 ^e |
| Apocynaceae | <i>Tabernaemontana heterophylla</i> ^b | 5 | 5 | 20.00 | 19.50 | 5.25 | 2.50 | -14.75 | -17.50 | 1.005 | | |
| | <i>Tabernaemontana siphilitica</i> ^a | 6 | 5 | 26.00 | 26.00 | 21.00 | 18.00 | -5.00 | -8.00 | 1.009 | | |
| Bombacaceae | <i>Pseudobombax sp.</i> ^a | 7 | 5 | 25.00 | 25.00 | 20.00 | 20.00 | -5.00 | -5.00 | 1.000 | | |
| Campanulaceae | <i>Centropogon cornutus</i> ^a | 8 | 5 | 34.50 | 26.00 | 39.10 | 44.33 | 11.93 | 11.17 | 1.319 | 22.44 \pm 1.58 | |
| Combretaceae | <i>Combretum llewelynii</i> ^a | 9 | 7 | 26.17 | 19.50 | 43.00 | 51.17 | 25.33 | 25.67 | 1.011 | | |
| Costaceae | <i>Costus erythrocoryne</i> ^a | 10 | 5 | 66.00 | 63.33 | 56.67 | 62.33 | | -5.67 | -4.00 | 1.081 | |
| | <i>Costus longibracteolatus</i> ^a | 11 | 5 | 70.00 | 50.00 | 50.00 | 50.00 | -20.00 | -20.00 | 1.060 | | |
| | <i>Costus scaber</i> ^c | 12 | 5 | 34.00 | 34.00 | 31.00 | 33.00 | -7.00 | -5.00 | 1.192 | 25.32 \pm 3.54 | 9.8 \pm 2.4 ^d |
| Cucurbitaceae | <i>Gurania spinulosa</i> ^c | 13 | 5 | 23.50 | 23.50 | 13.75 | 13.15 | -5.75 | -5.75 | 1.026 | 16.9 \pm 0.6 ^e | 56.7 \pm 1.2 ^e |
| Fabaceae | <i>Dioclea ucayalina</i> ^b | 14 | 5 | 12.00 | 10.00 | 11.00 | 10.00 | -1.00 | -2.00 | 1.017 | | |
| | <i>Erythrina fusca</i> ^a | 15 | 5 | 60.00 | 37.00 | 45.00 | 41.00 | -15.00 | -19.00 | 1.017 | 15.2 \pm 0.2 ^e | 229.6 \pm 3.0 ^e |
| Gesneriaceae | <i>Besleria aggregata</i> ^c | 16 | 5 | 24.60 | 21.30 | 11.75 | 15.75 | -10.00 | -8.00 | 1.003 | 20.50 \pm 4.95 | |
| | <i>Columnea ericae</i> ^c | 17 | 5 | 54.08 | 38.20 | 31.45 | 47.90 | -10.23 | -6.18 | 1.005 | 26.3 \pm 5.2 ^d | 5.0 ^d |
| | <i>Drymonia anisophylla</i> ^a | 18 | 5 | 46.00 | 41.00 | 31.50 | 25.20 | -10.50 | -8.37 | 1.011 | | |
| | <i>Drymonia coccinea</i> ^c | 19 | 5 | 35.33 | 34.00 | 18.33 | 24.50 | -8.50 | -5.17 | 1.012 | 22.75 \pm 10.96 | |
| | <i>Drymonia semicordata</i> ^c | 20 | 5 | 46.00 | 43.00 | 17.50 | 31.00 | -18.50 | -16.00 | 1.008 | 28.9 \pm 5.6 ^d | 47.0 \pm 29.3 ^d |
| | <i>Drymonia serrulata</i> ^a | 21 | 5 | 47.25 | 42.50 | 34.17 | 38.46 | -8.00 | -9.92 | 1.019 | | |
| Heliconiaceae | <i>Gasteranthus corallinus</i> ^a | 22 | 5 | 23.00 | 21.67 | 8.00 | 10.00 | -7.83 | -8.00 | 1.046 | 18.00 | |
| | <i>Heliconia aff standleyi</i> ^a | 23 | 5 | 50.00 | 49.00 | 51.00 | 52.00 | 2.00 | 3.00 | 1.091 | | |
| Heliconiaceae | <i>Heliconia hirsuta</i> ^a | 24 | 5 | 43.00 | 43.00 | 45.00 | 45.50 | 2.00 | 2.50 | 1.042 | | |
| | <i>Heliconia julianii</i> ^a | 25 | 5 | 53.65 | 52.03 | 57.38 | 57.38 | 4.20 | 4.20 | 1.083 | | |
| | <i>Heliconia juruana</i> ^a | 26 | 5 | 48.50 | 48.00 | 48.00 | 48.50 | 0.00 | 0.00 | 1.042 | 29.7 ^e | 80.8 ^e |
| | <i>Heliconia spathocircinata</i> ^a | 27 | 5 | 42.15 | 40.25 | 41.15 | 40.15 | 1.10 | 0.40 | 1.011 | 23.0 \pm 10.00 | |
| | <i>Heliconia standleyi</i> ^c | 28 | 5 | 42.50 | 23.40 | 48.90 | 45.80 | 6.00 | 3.60 | 1.030 | 19.5 \pm 2.42 | |
| | <i>Heliconia stricta</i> ^c | 29 | 10 | 68.35 | 66.40 | 72.36 | 74.67 | 5.60 | 7.60 | 1.016 | 19.01 \pm 2.32 | 103.9 \pm 3.9 ^e |
| | <i>Heliconia stricta</i> ^c | 30 | 5 | 5.36 | 5.36 | 11.78 | 10.24 | 11.78 | 4.88 | 1.000 | | |
| Loranthaceae | <i>Bertholletia excelsa</i> ^a | 30 | 5 | 5.36 | 5.36 | 11.78 | 10.24 | 11.78 | 4.88 | 1.000 | | |
| Lythraceae | <i>Psittacanthus cupulifer</i> ^a | 31 | 5 | 50.00 | 7.00 | 40.00 | 42.00 | 33.00 | 35.00 | 1.000 | | |
| Marantaceae | <i>Cuphea melvilla</i> ^a | 32 | 5 | 23.00 | 22.50 | 33.00 | 22.50 | 4.00 | 10.00 | 1.019 | | |
| | <i>Calathea altissima</i> ^b | 33 | 5 | 31.20 | 29.60 | 28.75 | 28.75 | -2.00 | -2.00 | 1.021 | 10.4 \pm 0.3 ^e | 38.9 \pm 2.0 ^e |
| | <i>Calathea contrafenestra</i> ^b | 34 | 5 | 29.50 | 21.12 | 25.06 | 25.06 | -4.44 | -4.44 | 1.007 | | |
| Myrtaceae | <i>Ischnosiphon puberulus</i> ^b | 35 | 5 | 55.00 | 40.00 | 45.00 | 45.00 | -10.00 | -10.00 | 1.005 | | |
| Passifloraceae | <i>Psidium guineense</i> ^a | 36 | 5 | 8.00 | 8.00 | 5.50 | 16.00 | 5.50 | 8.00 | 1.000 | | |
| | <i>Passiflora coccinea</i> ^a | 37 | 5 | 50.00 | 7.00 | 43.50 | 43.50 | 35.00 | 35.00 | 1.000 | 34.9 ^e | 11.1 ^e |
| Rubiaceae | <i>Passiflora vitifolia</i> ^a | 38 | 5 | 72.50 | 15.00 | 55.00 | 59.00 | 40.50 | 44.50 | 1.000 | 29.4 \pm 2.6 ^d | 74.8 \pm 63.1 ^d |
| | <i>Duroia hirsuta</i> ^a | 39 | 5 | 24.70 | 24.70 | 8.80 | 11.80 | -16.60 | -16.60 | 1.007 | | |
| | <i>Palicourea lasiantha</i> ^c | 40 | 5 | 29.25 | 29.25 | 10.50 | 22.50 | -8.50 | -1.75 | 1.020 | 13.17 \pm 5.14 | |
| | <i>Psychotria bahiensis</i> ^a | 41 | 5 | 10.93 | 10.93 | 10.77 | 10.80 | 3.65 | 1.50 | 1.007 | 27.1 \pm 2.4 ^d | 0.9 \pm 0.2 ^d |
| | <i>Psychotria blepharophora</i> ^b | 42 | 5 | 17.00 | 17.00 | 3.30 | 12.00 | -3.50 | -5.00 | 1.006 | | |
| | <i>Psychotria platypoda</i> ^a | 43 | 5 | 7.30 | 7.30 | 4.44 | 6.40 | -0.08 | 0.00 | 1.005 | 25.9 \pm 3.3 ^d | 2.2 \pm 0.9 ^d |
| | <i>Psychotria poeppigiana</i> ^b | 44 | 5 | 15.97 | 15.97 | 6.91 | 14.52 | -3.30 | -2.50 | 1.006 | 16.33 \pm 4.7 ^d | 8.0 \pm 7.2 ^d |

Los superíndices a, b y c en la columna Especie, indican el método de identificación de las especies: a: cargas de polen; b: observaciones visuales directas, c: observaciones visuales directas y cargas de polen. d: volumen de néctar producido durante 8 horas, tomado de Rosero (2003); e: de Cotton 1993. N^o: corresponde al número con el que están identificadas las especies vegetales en las Figuras 7 a 9. n: número de flores medidas por especie.

*: el signo negativo indica que en dicha especie el pistilo y/o los estambres están dentro de la corola.

Anexo 3. Variables cualitativas de las flores de las 44 especies de plantas visitadas por ermitaños en el PNNA.

| Familia | Especie | N° | Hábito @ | Corola * | Sépalos * | Brácteas * | Posición Flor # | Cáliz/ Corola # | Forma Corola & | Colibríes | | | | | | | |
|----------------|-------------------------------------|----|----------|----------|-----------|------------|-----------------|-----------------|----------------|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|---|
| | | | | | | | | | | T. L. | G. H. | P. M. | P. H. | P. B. | P. A. | P. R. | |
| Acanthaceae | <i>Mendocia lindavii</i> | 1 | l | r | v | v | p | e | t | | | | + | | | | |
| | <i>Ruellia chartacea</i> | 2 | h | r, an | am, r | r | e | e | t | | | | + | | | | |
| | <i>Sanchezia peruviana</i> | 3 | h | am | am, v | am, r | e | e | t | + | + | | + | + | | | |
| | <i>Sanchezia putumayensis</i> | 4 | h | r, an | r | r, v | e | e | t | | | | + | | | | |
| Apocynaceae | <i>Tabernaemontana heterophylla</i> | 5 | a | b, ros | am, v | | i | e | t | | | | | | | | + |
| | <i>Tabernaemontana siphilitica</i> | 6 | h | am, b | v | | e | e | t | | | | + | | | | + |
| Bombacaceae | <i>Pseudobombax sp.</i> | 7 | a | b | c | | e | e | c | + | | | | | | | |
| Campanulaceae | <i>Centropogon cornutus</i> | 8 | h | v, ro | v | | e | e | t-u | | | | + | + | + | | |
| Combretaceae | <i>Combretum llewelynii</i> | 9 | e | r | r, v | | e, i | e | t | | | | | | | | + |
| Costaceae | <i>Costus erythrocoryne</i> | 10 | h | am | r | r, v | e | e | t-u | | | | | | | | + |
| | <i>Costus longibracteolatus</i> | 11 | h | b, m | r | r | e | e | t-u | | | | + | | | | |
| | <i>Costus scaber</i> | 12 | h | ro | r | r | e | e | u | | | + | | + | + | | + |
| Cucurbitaceae | <i>Gurania spinulosa</i> | 13 | l | am, b | an | | e, i | e | t-u | | | | + | + | + | + | + |
| Fabaceae | <i>Dioclea ucayalina</i> | 14 | l | m | m | | i, p | e | p | | | | | | | | + |
| | <i>Erythrina fusca</i> | 15 | a | r, an | r | | p | e | p | | | | + | | | | |
| Gesneriaceae | <i>Besleria aggregata</i> | 16 | h | an | v | v | i | e | v | | | | + | + | + | | + |
| | <i>Columnnea ericae</i> | 17 | e | am, r | am, r | v | e | e | t | | | | + | + | | | |
| | <i>Drymonia anisophylla</i> | 18 | e | r | r | r | i | i | t-v | | | | + | + | + | | |
| | <i>Drymonia coccinea</i> | 19 | e | am | r | r | p | i | t-v | + | | | + | + | + | | |
| | <i>Drymonia semicordata</i> | 20 | e | am | am, r | am, r | p | i | t-v | + | + | | + | + | + | | |
| | <i>Drymonia serrulata</i> | 21 | e | am, m | v, m | v | i | i | t-v | | | | + | | | | |
| | <i>Gasteranthus corallinus</i> | 22 | h | an | v | v | i | i | u | | | | + | + | | | |
| Heliconiaceae | <i>Heliconia aff standleyi</i> | 23 | h | am | am | am, an | p | e | t | + | + | | + | + | | | |
| | <i>Heliconia hirsuta</i> | 24 | h | an | an | r | i | e | t | | | | + | | | | |
| | <i>Heliconia julianii</i> | 25 | h | b, v | b, v | r | i | e | t | | | | + | | | | |
| | <i>Heliconia juruana</i> | 26 | h | b, v | b, v | r, v | p | e | t | | | | + | | | | |
| | <i>Heliconia spathocircinata</i> | 27 | h | am | am | am, r | i | e | t | | | | + | | | | |
| | <i>Heliconia standleyi</i> | 28 | h | v | v | r, v | p | e | t | + | + | | + | + | | | |
| | <i>Heliconia stricta</i> | 29 | h | am, v | am, v | am, r | i | e | t | + | + | | + | + | + | | |
| Lecythidaceae | <i>Bertholletia excelsa</i> | 30 | a | am | c | | i | e | c | | | | + | + | | | |
| Loranthaceae | <i>Psittacanthus cupulifer</i> | 31 | r | r | i | e | c | | | | | | + | | | | |
| Lythraceae | <i>Cuphea melvilla</i> | 32 | h | r, v | r | e, i, p | e | t-u | | | | + | | | | | |
| Marantaceae | <i>Calathea altissima</i> | 33 | h | am, b | am | am | e, i | e | t | | | | | | | | + |
| | <i>Calathea contrafenestra</i> | 34 | h | b | b | m | i | e | t | | | | | | | | + |
| | <i>Ischmosiphon puberulus</i> | 35 | h | am, ros | v | v | e | e | t | | | | | | | | + |
| Myrtaceae | <i>Psidium guineense</i> | 36 | a | b | c | i | e | c | | | | | | | | | + |
| Passifloraceae | <i>Passiflora coccinea</i> | 37 | l | r | r | r, an | e, i | e | c | | | | + | | | | + |
| | <i>Passiflora vitifolia</i> | 38 | l | r | r | r, an | e, i | e | c | | | | + | | | | |
| Rubiaceae | <i>Duroia hirsuta</i> | 39 | b | b, v | v, c | e, i | e | t | | | | + | + | + | + | | |
| | <i>Palicourea lasiantha</i> | 40 | b | m | m | e | e | u | | | | + | + | + | + | | |
| | <i>Psychotria bahiensis</i> | 41 | b | am, b | v | b | e | e | t | + | + | | | | | | |
| | <i>Psychotria blepharophora</i> | 42 | h | am, v | am, b | m | e, i | e | t | | | | | | + | | |
| | <i>Psychotria platypoda</i> | 43 | b | b | am | am | e, i | e | t | | | + | + | | | | |
| | <i>Psychotria poeppigiana</i> | 44 | b | am | am | r | e, i | e | t | | | | | | + | + | + |

No.: corresponde al número con el que están identificadas las especies vegetales en las Figuras 7 a 9.

@ h: hierba; b: arbusto; a: árbol; l: liana; e: epífita.

* r: rojo; am: amarillo; an: anaranjado; b: blanco; ros: rosado; v: verde; m: morado; c: café.

e: erecta; i: inclinada; p: péndula.

& t: tubular; u: urceolada; v: ventricosa; c: copa; p: papilionácea.

TL: *Threnetes leucurus*; GH: *Glaucis hirsuta*; PH: *Phaethornis hispidus*; PM: *Phaethornis malaris*; PB: *Phaethornis bourcieri*; PR: *Phaethornis ruber*; PA: *Phaethornis atrimentalis*.

RECIBIDO: 23.III.2004

ACEPTADO: 15.VI.2005