

Estrategias de forrajeo y recursos florales utilizados, una explicación de la  
coexistencia de especies del género *Diglossa* (Familia: Thraupidae) en la Región  
Andina del Departamento de Nariño

ELIANA ALICIA VILLAREAL JIMÉNEZ

Universidad de Nariño  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales  
Programa de Biología  
San Juan de Pasto  
2014

Estrategias de forrajeo y recursos florales utilizados, una explicación de la  
coexistencia de especies del género *Diglossa* (Familia: Thraupidae) en la Región  
Andina del Departamento de Nariño

ELIANA ALICIA VILLAREAL JIMÉNEZ

Trabajo de grado presentado como requisito para optar al título de Bióloga

DIRECTOR

JOHN JAIRO CALDERÓN LEYTON

M. Sc

Universidad de Nariño  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales  
Programa de Biología  
San Juan de Pasto  
2014

“Las ideas y conclusiones aportadas en el trabajo de grado, son responsabilidades exclusivas del autor”.

Artículo 1º del acuerdo No. 32 de Octubre 11 de 1966, emanado del Honorable Consejo Directivo de la Universidad de Nariño.

NOTA DE ACEPTACIÓN

---

---

---

---

---

---

Jhon Jairo Calderon Leyton

Director

---

Sandra Lorena Álvares Ordoñez

Jurado

---

Guillermo Castillo Belalcazar

Jurado

San Juan de Pasto, Mayo 2014

## AGRADECIMIENTOS

Al amigo que nunca falla, siempre a mi lado en cada día de mi vida...

Agradezco con el alma a cada persona que me acompañó de corazón directa e indirectamente en este proceso de conocimiento, aprendizaje, amor, paciencia y pasión por las aves y la Biología, este es un primer paso hacia un mundo lleno de aventura, riesgos y oportunidades.

A toda mi familia, en especial a mi papi Medardo Villarreal y mi mami Elvia Jiménez por ser mi fuerza, mi motivación y las personas a quienes más amo, por estar presentes con su sabiduría, paciencia y consejos, ustedes son mi guía y la base de mí ser. A mis hermanos Mercy y Ariel por brindarme confianza y regalarme tres angelitos en la tierra que me mantienen viva y feliz con cada ocurrencia, los quiero.

A mis jurados Sandra Álvares y Guillermo Castillo por sus valiosos aportes en la construcción de este trabajo, por las correcciones y el apoyo constante para la culminación de esta investigación. Gracias por enriquecer y aclarar mis ideas y pensamientos no solo en mi formación como bióloga sino también como persona. Gracias por escuchar.

Al profesor Jhon Jairo Calderon por toda su colaboración y disponibilidad para enriquecer este trabajo de investigación. Gracias por inculcarme el amor por las aves.

A la Asociación GAICA por el acceso a la base de datos y porque en cada salida de campo conocí personas maravillosas de quienes guardo recuerdos con especial cariño en mi mente y corazón, por compartir experiencias enriquecedoras para mi formación profesional y personal. A Sandra Urbano y Yulieth Castillo por apoyarme en la identificación de material botánico y por compartir sus conocimientos conmigo.

A Parque Naturales Nacionales por permitirme el ingreso en el Santuario de Flora Isla La Corota, especialmente al jefe Miguel Barriga y a los funcionarios Galo, Janeth, Jorge, Omar, Jesús y Ruby por su amistad y por acogerme en nuevos ambientes durante el tiempo de campo, por su grata compañía y por compartir historias, mil gracias.

Con mucha alegría y especial agradecimiento a mis buenos amigos y cómplices de locuras: Niana, Darly, Nata, Chicu, Cris, Fransua, Robert; Sandrita, Cathe y Elizabeth a quienes conocí durante este tiempo de preparación y permanencia en la Universidad, por compartir conmigo más que un aula de clase, fue otro mundo de

risas, noches en vela, trabajos, afanes y miles de anécdotas bajo la lluvia... fueron momentos irrepetibles e inolvidables. Éxitos siempre!

A ti Fran por estar presente en mi vida, porque contigo cada momento compartido fue único e irrepetible, gracias por las sugerencias, el apoyo constante y por no rendirte al conquistarme... Inmensa Gratitud a su familia por acogerme como un miembro más, ustedes están en mi corazón.

A Jenny por su compañía en campo para la realización de este trabajo, por los días que compartimos y por las historias que se contarán y no se olvidarán.

*Dedicado a mi familia...*

*...son el motor de mi vida, siempre en mi alma y mente.*

*Los amo!!!*

## RESUMEN

Muchas aves nectarívoras que coexisten en el mismo hábitat presentan morfología similar y hábitos de alimentación similares, considerándose como componentes importantes en las interacciones entre aves y como una de las fuerzas que promueve la organización de comunidades. Considerando la importancia de la actividad de las aves nectarívoras como las pertenecientes al género *Diglossa*, su relación con las plantas como robadoras de néctar, y teniendo en cuenta la coexistencia de seis especies (*D. albilatera*, *D. caerulescens*, *D. cyanea*, *D. humeralis aterrima aterrima*, *D. lafresnayii* y *D. sittoides*) en la zona Andina del departamento, se analizaron variables como: recursos florales de consumo, sitios de forrajeo ocupados, estrato vegetal usado, sitios de acceso para alimentarse y estrategias de forrajeo para acceder al recurso, mediante la técnica de observación por puntos fijos. Estos resultados permitieron comprender la coexistencia de estas especies en cada zona de estudio; para la Corota se registró que el recurso floral de consumo, el sitio de forrajeo (P-v 0.008) y el estrato vegetal (P-v 0.005) son factores fundamentales y determinantes en la coexistencia de estas especies; en Paja Blanca se presenta como factor determinante el recurso floral que consumen y el sitio de acceso al recurso (0.004) y en Galeras las especies de este estudio podrían estar coexistiendo por los recursos vegetales de consumo y el estrato vegetal que ocupan (P-v 0.0002). Estas variables

marcaron una diferencia en la manera de acceder al recurso y en la variedad del mismo.

Palabras Clave: *Diglossa*, estrategias de forrajeo, recursos florales, coexistencia, región Andina Nariño.

## ABSTRACT

Many nectar-feeding birds that coexist in the same habitat have similar morphology and similar feeding habits, considered as important components in the interactions between birds and one of the forces that promotes community organizing. Considering the importance of the activity of nectar-feeding birds such as belonging to the genus *Diglossa*, his relationship with stealing plants as nectar, and taking into account the coexistence of six species (*D. albilatera* , *D. caerulescens*, *D. cyanea*, *D. humeralis aterrima*, *D. lafresnayii* and *D. sittoides*) in the Andean area of the department , as variables were analyzed : floral resources consumption, foraging sites occupied, used vegetable stratum, access sites for feeding and foraging strategies to access the resource, using the technique of observation fixed points. These results allowed us to understand the coexistence of these species in each study area; for Corota recorded the floral resource consumption, foraging site (P-v 0.008 ), vegetable stratum (P-v 0.005 ) and the strategy employed to access the food source (P-v 0.05 ) is a fundamental and determinant the coexistence of these species; Paja Blanca is presented in the floral resource consuming and Galeras species of this study could be coexisting for plant resources and vegetable consumption stratum they occupy ( P-v 0.0002 ) as a determining factor. These variables made a difference in the way to access the resource and the variety of it.

Keywords: *Diglossa*, foraging strategies, floral resources, coexistence, Nariño  
Andean region.

## TABLA DE CONTENIDO

INTRODUCCIÓN.....	24
1. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	28
2. HIPÓTESIS.....	30
3. OBJETIVOS.....	31
3.1. Objetivo General.....	31
3.2. Objetivos Específicos.....	31
4. FUNDAMENTOS TEÓRICOS.....	32
4.1. Aspectos generales género <i>Diglossa</i> .....	32
4.2. Coexistencia de especies.....	34
4.3. Nicho.....	36
4.3.1. Separación de nichos.....	37
4.3.2. Solapamiento de nichos.....	38
4.4. Hábitos de forrajeo.....	40

4.5. Aspectos biogeográficos.....	40
4.6. Diversidad y descripción del género <i>Diglossa</i> en el Departamento de Nariño.....	42
5. ANTECEDENTES.....	47
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	54
6.1. Área de Estudio.....	54
6.1.1. Santuario de Flora Isla de La Corota.....	56
6.1.2. Galeras.....	58
6.1.3. Páramo Paja Blanca.....	59
6.2. Recopilación de información.....	61
6.2.1. Trabajo de campo.....	61
6.2.1.1. Registros visuales.....	61
6.2.2. Trabajo de laboratorio.....	64
6.2.2.1. Identificación de flora.....	64
6.2.3. Análisis Estadístico.....	65
7. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	66

7.1. Recursos florales utilizados por las especies del género <i>Diglossa</i> en Paja Blanca, Galeras y Corota.....	70
7.1.1 Consumo de frutos por las especies del género <i>Diglossa</i> en tres zonas de estudio de la región Andina.....	79
7.2. Sitios de forrajeo ocupados por las especies del género <i>Diglossa</i> en Paja Blanca, Galeras y Corota.....	83
7.3. Estratos vegetales usados por especies del género <i>Diglossa</i> en los sitios de estudio de la región Andina del departamento de Nariño.....	86
7.4. Sitios de acceso para consumo de recurso alimenticio empleado por las especies del género <i>Diglossa</i> en tres zonas de estudio de la región Andina del Departamento de Nariño.....	89
7.5. Estrategias de forrajeo empleadas por las especies del género <i>Diglossa</i> para acceder al recurso alimento.....	91
CONCLUSIONES.....	96
RECOMENDACIONES.....	98
LITERATURA CITADA.....	99
ANEXOS.....	114

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Estrategias de forrajeo A) *Diglossa humeralis aterrima* robando néctar de una flor de *Cavendishia bracteata*, B) *Diglossa cyanea* visitando legítimamente una flor de *Macleania rupestris* (Fuente: Rojas, 2007).....34
- Figura 2. Dimorfismo sexual en *D. albilatera* ((A) hembra, (B) macho)  
(Fuente: Villarreal, E. /Asociación GAICA, 2013).....43
- Figura 3. *D. caerulescens*.  
Fuente:  
([http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p\\_p\\_spp=637196](http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p_p_spp=637196)).....44
- Figura 4. *D. cyanea* (Fuente: Villarreal, E. /Asociación GAICA).....44
- Figura 5. *D. humeralis aterrima* (Fuente: de esta investigación).....45
- Figura 6. *D. lafresnayii*. (Fuente: Ramírez, F. /Asociación GAICA).....45

Figura 7. Dimorfismo sexual <i>D. sittoides</i> ((A) hembra y (B) macho). (Fuente: <a href="http://www.flickr.com/photos/ambiro/2109768516/lightbox/">http://www.flickr.com/photos/ambiro/2109768516/lightbox/</a> Hembra <a href="http://www.flickr.com/photos/24201429@N04/7038362179/lightbox/">http://www.flickr.com/photos/24201429@N04/7038362179/lightbox/</a> Macho).....	46
Figura 8. Sitios de muestreo en la zona Andina del departamento de Nariño, Paja Blanca (Municipio de Gualmatán), Santuario de flora y fauna Galeras (Municipio de Pasto, Corregimiento La Laguna) y Santuario de Flora Isla La Corota (Municipio Pasto, Corregimiento El Encano) (Fuente: modificado de <a href="http://www.colombiassh.org/site/IMG/png/Narino_A3_sin_2.png">http://www.colombiassh.org/site/IMG/png/Narino_A3_sin_2.png</a> ).....	55
Figura 9. Bosque en alto estado de regeneración en el Santuario de Fauna Isla de la Corota (Fuente: de esta investigación).....	57
Figura 10. Área intervenida (izquierda superior) y de matorral (derecha superior e imagen inferior) en Galeras. (Fuente: de esta investigación).....	59
Figura 11. Sitios de estudio en Paja Blanca, en la parte derecha y superior izquierda sitio de matorral, en l parte inferior izquierda bosque en regeneración (Fuente: de esta investigación.).....	61

Figura 12. Observación en campo de especies género <i>Diglossa</i> , Santuario de flora Isla de La Corota (Fuente: Jiménez, J. 2014).....	62
Figura 13. Maniobras de forrajeo de las especies del género <i>Diglossa</i> , colgar de lado (A), llegar lateralmente (B), llegar de arriba (C), llegar de abajo (D), colgar cabeza arriba (E), colgar cabeza abajo (F) (Fuente: Álvares S. y Montenegro S. 2008, modificado).....	64
Figura 14. Especies del género <i>Diglossa</i> en las áreas de estudio de la zona Andina <i>D. caerulescens</i> (A), <i>D. cyanea</i> (B), <i>D. lafresnayii</i> (C), <i>D. humeralis aterrima</i> (D) y <i>D. albilatera</i> hembra (E) y macho (F) (Fuente: (A) Quiceno, W. 2011 (B-F)Ramírez, F. y Villarreal, E. 2013, 2014).....	67
Figura 15. Distribución altitudinal de las especies del género <i>Diglossa</i> (Hilty & Brown, 1986).....	68

Figura 16. Técnicas de forrajeo empleadas por especies del género *Diglossa* para extraer néctar floral; (A) *D. humeralis aterrima* perfora una flor de *Brugmansia sanguinea*; (B) *D. humeralis aterrima* consume néctar de *Brachyotum ledifolium* sin perforaciones. (C y D) Visita legítima o sin perforaciones a *Siphocampylus giganteus* (C) y *Barnadesia spinosa* (D) por *Diglossa humeralis aterrima* en Paja Blanca. (E y F). Robo de néctar floral por *D. humeralis aterrima*, (E) consume néctar de *Brugmansia sanguinea* y (F) de *Fuchsia boliviana* (Fuente: de esta investigación).....78

Figura 17. (A) Consumo de fruto de *Macleania rupestris* por la especie *D. cyanea*, en Santuario de Flora Isla de la Corota. (B) consumo de fruto de *Prunus domestica* por una cría de *D. cyanea* y (C) marcas de pico en el fruto consumido por *D. cyanea* en área intervenida de Paja Blanca; (D) *D. humeralis aterrima* consumiendo *Monnina aestuans* en Galeras (Fuente: Villarreal, E. 2014).....81

## LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Número de observaciones de las especies del género <i>Diglossa</i> registrado en Paja Blanca, Galeras y Corota.....	69
Tabla 2. Recursos florales utilizados por las especies del género <i>Diglossa</i> en Paja Blanca (PB), Galeras (G) y Corota (C) de la región Andina de Nariño, los nombres resaltados en rojo son registros que aporta esta investigación en cuanto al consumo por <i>Diglossa</i> . * Consumo de frutos, ** consumo de frutos y néctar.....	73
Tabla 3. Especies de colibríes relacionados con ataque a las especies del género <i>Diglossa</i> para defender recursos florales de consumo.....	82
Tabla 4. Número de registros de los sitios de forrajeo utilizados por las especies del género <i>Diglossa</i> en cada una de las tres zonas de estudio de la región Andina de Nariño.....	86
Tabla 5. Número de registros de las especies del género <i>Diglossa</i> utilizando los diferentes estratos vegetales en cada una de las tres zonas de estudio de la región Andina de Nariño.....	89

Tabla 6. Número de registros de los sitios de acceso para consumo de alimento usado por las especies del género *Diglossa* en tres zonas de estudio de la región Andina de Nariño.....91

Tabla 7. Número de registros de estrategias de forrajeo empleadas por las especies del género *Diglossa* en Paja Blanca, Galeras y Corota (PER (perforar), HAL (halar), MAN (manipular), CC AB (colgada cabeza abajo), CL (colgada de lado), CC AR (colgar cabeza arriba) LL AB (llegar de abajo), LL L (llegar lateralmente), LL AR (llegar de arriba), ESC (escoger)).....93

## ANEXOS

Anexo A Familia, género, especie y características relevantes de las plantas utilizadas como fuente de alimento por parte de las especies del género *Diglossa* en las zonas de estudio.....114

Anexo B En parte superior especies consumidas por especies del género *Diglossa* en Paja Blanca, lado izquierdo *Brachyotum ledifolium* y derecho *Fuchsia boliviana*, sobre los botones florales se encuentra *D. humeralis aterrima*. En parte central especies consumidas en Galeras, lado izquierdo *Brugmansia sanguinea* y derecho *Fuchsia dependens* y en la parte inferior, especies consumidas en Corota, lado izquierdo *Bejaria glauca* y derecho *Cavendishia bracteata* (Fuente: Villarreal, E. 2014).....116

ANEXO C Número de recursos florales que fueron utilizados entre las especies del género *Diglossa* en las tres zonas de estudio.....118

ANEXO D. Índices de solapamiento de la variable sitios de forrajeo de las especies del género *Diglossa* en los sitios de estudio.....119

ANEXO E. Índices de solapamiento de la variable estrato vegetal de las especies del género *Diglossa* en los sitios de estudio.....121

ANEXO F. Índices de solapamiento de la variable sitios de acceso para consumo de recurso alimento de las especies del género *Diglossa* en los sitios de estudio.....123

ANEXO G. Índices de solapamiento de la variable estrategias de forrajeo de las especies del género *Diglossa* en los sitios de estudio.....125

## INTRODUCCIÓN

La coexistencia ecológica ha sido estudiada a partir de análisis de partición de recursos, retomando palabras de Schoener (1974), "El propósito principal de los estudios de reparto de recursos es analizar los límites de competencia interespecífica con respecto al número de especies que pueden coexistir de forma estable". La esencia de este modelo de investigación es encontrar bases para coexistencia de especies ecológicamente similares y medir las diferencias entre ellas (Gordon, 2000).

Enfoques ecológicos a través de observaciones directas o a través de experimentos de campo pueden revelar cambios a corto plazo en las características ecológicas, como por ejemplo la selección del sitio de forrajeo, la selección de la dieta y la distribución geográfica, que son cruciales para la comprensión de los patrones de diversidad de la comunidad y la coexistencia de las especies (Naoky, 2003<sup>a</sup>). Debido a que los congéneres comparten una gran parte de su historia evolutiva y, presumiblemente tienen los mismos caracteres morfológicos, conductuales y fisiológicos, los congéneres simpátricos tienden a tener las interacciones interespecíficas más intensas que los no congéneres simpátricos, por lo tanto, el esclarecimiento de los patrones de uso de los recursos entre los congéneres simpátricos revelan aspectos importantes de la coexistencia de las especies (Tokeshi, 1999).

Muchas aves nectarívoras que coexisten en el mismo hábitat difieren en tamaño corporal, forma y longitud del pico, comportamiento de forrajeo y agresividad; estas tienden a explotar grupos diferentes de plantas en la comunidad, lo que genera una disminución en la competencia interespecífica por néctar (Wolf, 1970; Arizmendi, 2001; Gutiérrez *et al.* 2004). Dichas especies que comparten caracteres morfológicos, comportamentales y fisiológicos por su historia evolutiva similar, generan relaciones interespecíficas más fuertes frente a especies simpátricas no congénicas (Naoky, 2003<sup>a</sup>). Dichas especies se organizan al competir por recursos limitados, desarrollando mecanismos para separar ecológicamente los recursos mediante diferencias en dieta, estrategias de forrajeo, patrones de distribución geográfica y hábitat. (Naoky, 2003<sup>a</sup>, Arango, S.1990)

El género *Diglossa* ha sido una fuente importante de hipótesis e investigaciones debido a que se encuentra en un estado de cambios evolutivos dinámicos, presentándose un alto grado de fenómenos de especiación (Villeumier, 1969; Hackett, 1995). Dado que en algunas localidades de los Andes coexisten varias especies en hábitats similares, Moynihan (1979), planteó que la presencia de varias especies simpátricas de *Diglossa* implica fuerte competencia entre ellas, la cual es mitigada por diferencia en su nicho de forrajeo y los tipos de vegetación que visitan, conjuntamente muestran un amplio rango de preferencias de hábitat, así como una fuerte variación en el número de especies que coexisten (Vuilleumier, 1969; Rojas, 2007).

En este sentido, el conocimiento de los aspectos ecológicos como la utilización de recursos alimenticios en especies de aves, es relevante porque permite identificar la dinámica de la partición de nicho, factor importante en especies congénicas simpátricas que presentan modelos de uso de recursos complejos, permitiendo comprender como coexisten especies con requerimientos ecológicos similares (Naoky, 2003<sup>a</sup>; Córdoba, 1997). Estudios de los hábitos alimenticios de las especies del género *Diglossa* proponen que factores como la diferencia en el uso del recurso (cantidad y disponibilidad de néctar), la utilización de diferentes estrategias de forrajeo (visita legítima o ilegítima) y diferencias en el uso del hábitat (variaciones mensuales) (Graves, 1982a, Stiles *et. al.* 1992 y Rojas, 2005), han permitido su coexistencia en un lugar determinado.

En esta investigación se analizaron diferentes variables para explicar la coexistencia de seis especies del género *Diglossa* en tres zonas de la región Andina de Nariño (Paja Blanca, Galeras y Corota). Las variables analizadas, como son recursos consumidos, sitios de forrajeo, estratos de vegetación, sitios de acceso para consumo de alimento y estrategias de forrajeo brindan una explicación de la coexistencia de estas aves en las zonas de muestreo, para la Corota el recurso vegetal, el sitio de forrajeo, el estrato vegetal y la estrategia empleada para acceder a la fuente de alimento, es un factor fundamental y determinante en la coexistencia de especies de este género; mientras que en Paja Blanca se presenta como factor determinante el recurso vegetal y en Galeras las especies de este estudio podrían estar coexistiendo

por los recursos vegetales de consumo y estrato vegetal ocupado, pues estas variables marcaron una diferencia en la manera de acceder al recurso y en la variedad del mismo.

## 1. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Las especies del género *Diglossa* se distribuyen hacia bosques y arbustos de tierras altas del Neotrópico, desde el Sur de México hasta los Andes del noroeste de Argentina, alcanzando su más alta diversidad en los Andes, desde el Sur de Colombia hasta Bolivia. El género está conformado por 18 especies con hábitos alimenticios nectarívoros e insectívoros (Style, 1981; Isler & Isler, 1987; Sibley & Monroe, 1990; Clements *et al.* 2013). Su morfología y hábitos de alimentación son similares, presentándose entre ellas competencia por recursos (Gill, 1978; Wolf & Hainsworth, 1971), considerándose como una de las fuerzas que promueve la organización de las comunidades (Cody & Diamond, 1975; Day, 2000).

En Nariño se distribuyen ocho especies de robamieles (*D. albilatera*, *D. caerulea*, *D. sittoides*, *D. cyanea*, *D. glauca*, *D. humeralis*, *D. indigotica* y *D. lafresnayii*), de las cuales *D. albilatera*, *D. sittoides*, *D. humeralis aterrima*, *D. cyanea* y *D. lafresnayii* se encuentran distribuidas hacia la región Andina del departamento (Hilty, 1986; Calderón-Leyton *et al.* 2011). Todas las especies presentan interacciones complejas y dinámicas que involucran procesos finamente modulados que les permiten coexistir y ser exitosos en los hábitats. Algunos posibles mecanismos incluyen la repartición de los recursos como estrategia para reducir la

competencia entre ellos y poder coexistir (Rojas, 2005). Tokeshi (1999), indica que las similitudes filogenéticas y morfológicas entre las especies de cada grupo son relevantes para analizar los factores ecológicos que pueden estar involucrados en su coexistencia

Dado que en algunas localidades de los Andes coexisten varias especies en hábitats similares, Moynihan (1979) planteo que la presencia de varias especies simpátricas de *Diglossa* implica fuerte competencia entre ellas, la cual es mitigada por diferencias en su nicho de forrajeo y representadas en el uso diferencial de diferentes niveles o tipos de vegetación.

Considerando la importancia de la actividad de las aves nectarívoras como las pertenecientes al género *Diglossa* y su relación con las plantas como robadoras de néctar y teniendo en cuenta la coexistencia de seis especies para la zona Andina del departamento, se hace necesario realizar esta investigación acerca de las interacciones ecológicas que permiten la coexistencia de estas especies.

Teniendo en cuenta lo anteriormente señalado, se plantea la siguiente pregunta de investigación:

¿De qué manera las estrategias de forrajeo y partición de recursos florales permiten la coexistencia del género *Diglossa* (*D. albilatera*, *D. caerulescens*, *D. cyanea*, *D. humerali*, *D. lafresnayii* y *D. sittoides*) en tres zonas de la región Andina del Departamento de Nariño?

## 2. HIPÓTESIS

La coexistencia de especies del genero *Diglossa* en la región Andina del departamento de Nariño depende principalmente del recurso floral utilizado y de las estrategias de forrajeo empleadas para el aprovechamiento del recurso.

### 3. OBJETIVOS

#### 3.1 OBJETIVO GENERAL

Determinar cómo las estrategias de forrajeo y la dieta (recurso floral) de las especies pertenecientes al género *Diglossa* (*D. albilatera*, *D. caerulescens*, *D. cyanea*, *D. humerali*, *D. lafresnayii* y *D. sittoides*) permiten la coexistencia en la Región Andina del Departamento de Nariño.

#### 3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Identificar los recursos florales que son utilizados como fuente de alimento por las especies del género *Diglossa* en tres zonas de la región Andina del departamento de Nariño.
- Describir las estrategias de forrajeo de las especies del género *Diglossa* en tres zonas de la región Andina del departamento de Nariño.

## 4. FUNDAMENTOS TEÓRICOS

### 4.1. Aspectos generales género *Diglossa*

Las aves conocidas como roba-mieles o pinchaflores, pertenecen a la familia Thraupidae y al género *Diglossa*, en la actualidad se registran 16 especies conocidas para Sur América (Renssen *et al.* 2014). La evolución de este grupo de aves (Vuilleumier, 1969; Hackett, 1995) parece ir acompañada por una tendencia morfológica hacia el alargamiento del gancho maxilar, que ha favorecido la eficiencia en la extracción del néctar a través de perforaciones, pero que a su vez ha disminuido su capacidad de manipular y consumir frutos, constituyendo un fenómeno de compensación (o trade-off) evolutivo (Schondube & Martínez del Río, 2003). El tamaño del gancho varía entre las diferentes especies y se correlaciona con la eficacia de forrajeo para consumo de néctar o frutos; en consecuencia los pinchaflores, son considerados ladrones de néctar porque usan su forma única del pico para la obtención del recurso sin transportar polen, ni proporcionar beneficios a la planta considerándose una desventaja para la misma (Skutch, 1954); sin embargo, Tumbas (1982) reportó polinización de *Tristerix zongebracteatus* (Loranthaceae) por *Diglossa humeralis aterrima* y *D. brunneiventris* en Perú.

Todos los pinchaflores se consideran nectarívoros con adaptaciones tanto en la lengua como en el pico (Bock, 1985; Isler & Isler, 1987; Vuilleumier, 1969). La base de la lengua esta aplanada horizontalmente, volviéndose más delgada en el último tercio y bifurcándose en la parte distal. Cada bifurcación es arrugada y un surco ventral se une en una confluencia de la bifurcación (Bock, 1985). El pico es usado con el único propósito de obtener néctar de las flores, donde el maxilar superior es recto, delgado y termina en un gancho curvado hacia abajo, el cual es utilizado para sujetar la flor tubular mientras que la mandíbula perfora un agujero en la base de la corola para extraer el néctar (Bock, 1985; Skutch, 1954). Aunque el pico y la lengua de los pinchaflores están adaptados para obtener néctar, no están obligados a consumir solamente este recurso, pues sus dietas también incluyen artrópodos y frutos pequeños (Skutch, 1954; Vuilleumier, 1969).

En las especies del género *Diglossa*, se han reportado dos estrategias para acceder al néctar floral, la primera se refiere al robo de néctar y la segunda a las visitas legítimas. En el primer caso, el ave sujeta la flor con el gancho maxilar cerca de la cámara de néctar, mientras con la mandíbula puntiaguda perfora la corola e introduce su lengua repetidamente para extraer el néctar. En el segundo caso, cuando las aves visitan legítimamente las flores, introducen la mandíbula y la lengua a través de la apertura distal de la flor mientras sostienen la corola con la maxila, extrayendo el néctar sin hacer perforaciones (Fig. 1) (Rojas, 2007).



Figura 1. Estrategias de forrajeo A) *Diglossa humeralis aterrima* robando néctar de una flor de *Cavendishia bracteata*, B) *Diglossa cyanea* visitando legítimamente una flor de *Macleania rupestris* (Fuente: Rojas, 2007).

#### 4.2 Coexistencia de las especies

La coexistencia de especies similares en comunidades ecológicas, se puede establecer al basarse en distintas escalas de tiempo; la primera se refiere a la coexistencia a escala ecológica, definida como coexistencia en el sentido clásico del principio de exclusión competitiva según el modelo Lotka –Volterra, en el cual las poblaciones han interactuado por un tiempo suficiente para llegar a un equilibrio; la segunda se refiere a una escala temporal basándose en modelos de selección de hábitat, en esta escala, la dinámica de las interacciones refleja el comportamiento de organismos individuales; en el caso del estudio de las dinámicas de la diversidad a escala geológica, se muestran procesos de saturación competitiva. Estas observaciones apoyan la idea de que el efecto de la competencia sobre la estructura comunitaria es parcial pero fundamental, ya que la coexistencia puede ser afectada por fuerzas

competitivas, la cual a su vez es influenciada por factores no competitivos (Gordon, 2000).

El número de especies que cohabitan en un ecosistema, está determinado por factores históricos y ecológicos; los eventos históricos de especiación y cruce de barreras geográficas determinan la colonización potencial de las especies a un determinado lugar y los requerimientos ecológicos de esas especies y sus interacciones con otras determinan cuales de los posibles colonizadores pueden coexistir. La selección de hábitat es una de las relaciones principales que permite coexistir a las especies influyendo en la repartición de recursos (Gill, 1978). Así mismo, se puede señalar que varios modelos de competencia interespecífica están ligados al consumo y uso de recursos, indicando que la coexistencia involucra diferencias en el uso del recurso entre las especies, de esta manera las poblaciones con requerimientos ecológicos similares están sujetas a diferencias significativas en uso de nicho, como una respuesta adaptativa por la cercanía filogenética entre especies (Morin, 1999).

Los patrones de reparto de recursos entre las especies simpátricas han sido uno de los temas centrales en la ecología de comunidades. Muchos estudios acerca de la comunidad de aves se han centrado en las diferencias en la ecología de forrajeo entre especies estrechamente relacionadas como es el caso del género *Parus* (Wolf & Hainsworth, 1971), *Nectarinia* (Gill & Wolf, 1978), *Geospiza* (Grant, 1986); debido a que las especies comparten una gran parte de su historia evolutiva y,

presumiblemente, tienen los mismos caracteres morfológicos, conductuales y fisiológicos, estas tienden a presentar interacciones interespecíficas más intensas que las especies no análogas simpátricas, por lo tanto, el esclarecimiento de los patrones de uso de los recursos entre especies análogas simpátricas revelan aspectos importantes de la coexistencia de las especies (Tokeshi, 1999).

#### 4.3 Nicho

Nicho ecológico es un término para la posición de una especie dentro de un ecosistema, que describe tanto la gama de condiciones necesarias para la persistencia de la especie, como su papel ecológico en el ecosistema, dentro de estas condiciones se encuentran aquellas a las cuales el organismo está adaptado (nicho fundamental), la porción de este que la especie realmente explota en presencia de competidores es el nicho efectivo o la amplitud del nicho y la cantidad del mismo que es compartido entre dos o más especies es definido como solapamiento de nicho (Smith & Smith, 2001). Especies coexistentes difieren con frecuencia en el uso de recursos en dimensión de nicho, así evitan la competencia. Tal diferenciación de nichos implica recursos, depredadores, dimensiones temporales y espaciales, (Chesson, 2000; Leibold & Mcpeek, 2006).

#### 4.3.1 Separación de nichos

La teoría del nicho considera que la competencia (pasada y presente) por los recursos limitantes actúa como la principal fuerza que organiza las comunidades, como consecuencia, la coexistencia estable de dos especies sólo será posible si la diferencia entre sus nichos es superior a un umbral teórico (similitud limitante). En condiciones de equilibrio, la diversidad de la comunidad está en función de la disponibilidad de los recursos y del grado de especialización y solapamiento de los nichos de las especies componentes. La idea de la coexistencia basada en la diferenciación de nichos implica que cada una de las especies que vive en una comunidad tiene un nicho particular que difiere del de todas las otras especies, es decir, cada especie posee intervalos de tolerancia y requerimientos ambientales particulares, lo cual permite que puedan coincidir en un ambiente explotando distintos “compartimentos” del mismo (Hutchinson, 1965; Smith & Smith, 2001).

Con base en trabajos teóricos acerca de competencia por recursos en ecología se introduce la teoría “desplazamiento de caracteres”, la cual se basa en el hecho de que las especies que coexisten en algunas regiones geográficas y no en otras, difieren en gran medida cuando ocurren alopatricamente. Se sugiere que estos patrones pudieron surgir por divergencia evolutiva de los caracteres debidos a la competencia por recursos en áreas donde la simpatria pudo resultar en la especialización de cada especie en diferentes recursos (Brown & Wilson, 1956 citado por Rojas 2005).

El traslape de nichos se produce cuando dos o más especies utilizan los mismos recursos u otras variables ambientales. Cada hipervolumen n-dimensional incluye parte del otro, o bien que algunos puntos de sus nichos efectivos son idénticos, sin embargo este solapamiento o traslape no indica la existencia de competencia, aun cuando éste sea considerable (Hutchinson, 1957).

#### 4.3.2. Solapamiento de nichos

Se define como solapamiento a la superposición en el empleo de un gradiente determinado de recursos por dos especies simpátricas o ecológicamente adyacentes; existen dimensiones que juegan un papel muy importante en el mecanismo de segregación de las especies, entre ellas se señala el tipo de alimento, el lugar de donde es tomado, la forma de tomar el alimento, la hora, el tamaño del alimento y el tiempo de forrajeo, además del tamaño del ave, e incluso sus medidas morfológicas y la variedad de recursos poco distribuidos. Las diferentes combinaciones entre todas estas variables parecen regir los diversos patrones de solapamiento en el uso de los recursos disponibles que conduciría a una expansión del nicho y el consecuente incremento o disminución de la competencia interespecífica (Hutchinson, 1965; Smith & Smith, 2001).

La cantidad de nicho solapado es proporcional al grado de competencia por el recurso; sin embargo, un alto grado de solapamiento no siempre indica una alta

interacción competitiva, ni escasez de recursos; un extenso solapamiento de nicho puede indicar que hay poca competencia y que los recursos son abundantes. El solapamiento de nicho estima la competencia por recursos entre dos o más organismos (Smith & Smith, 2001).

El cambio de la amplitud de nicho, o de su solapamiento, está asociado a cambio en el tamaño de la población, ya que un incremento en la densidad de la población obliga a algunos individuos, o a la población completa, a explotar un rango más amplio de hábitats y de recursos para evitar la competencia intraespecífica; esta expansión del nicho puede incrementar el solapamiento con otras especies. (Feinsinger, 1976).

De acuerdo a lo reportado por Pianka (1976), la amplitud del nicho no es más que la suma total de la variedad de recursos diferentes utilizados por una unidad organismal, lo que puede ser interpretado como una medida de especialización. El solapamiento ocurre cuando dos o más organismos usan una porción de un mismo recurso simultáneamente. Este recurso puede estar constituido por sustratos tróficos requeridos por las especies que comparten el nicho. Los valores matemáticos que se le asignan al solapamiento de nicho fluctúan entre 0 (cuando no tiene lugar ningún solapamiento) y 1 (solapamiento completo).

#### 4.4 Hábitos de forrajeo

El forrajeo es un aspecto importante en la ecología de aves ya que brinda información sobre utilización de recursos alimenticios, incidiendo así en la segregación de los mismos y en la selección de hábitat, siendo un aspecto relevante en la biología de las especies (Remsen & Robinson, 1990).

Las técnicas de forrajeo se ven influenciadas por variables que inciden directamente sobre la maniobra a utilizar como: tipo de alimento buscado, naturaleza de sustrato a utilizar, estrato vegetal, forma de acceso al recurso e influencia de la morfología, por ende, entre más tipos de alimento utilice una especie estará sujeta a emplear una gama más amplia de técnicas de forrajeo (Naoky, 2003<sup>b</sup>).

#### 4.5. Aspectos biogeográficos

La alta biodiversidad presente en el territorio Colombiano pudo tener origen en tres factores principales: la orogénesis andina, los cambios climáticos producidos por las glaciaciones del pleistoceno y la posición geográfica del país que lo hizo paso obligado entre Norte y Sur América una vez formado el Istmo de Panamá. El levantamiento de los Andes produjo una topografía completa con numerosos microclimas y hábitats variados que propiciaron la diversidad faunística y florística a partir de formas preexistentes en las zonas bajas y que evolucionaron hacia formas

adaptadas a las nuevas condiciones; esto explica en parte la existencia en Colombia y en muchas zonas del trópico de numerosos endemismos.

Una vez formado el Istmo de Panamá y las cordilleras alcanzaron cierta altura permitieron el acceso de plantas y animales propios de latitudes más altas y climas más cálidos tanto del norte como del sur hacia latitudes ecuatoriales (Toussaint, 1993).

El levantamiento de los Andes ha impactado la biogeografía histórica y la diversificación de muchos grupos de aves (Burns & Naoki, 2004; Pérez-Eman, 2005; Fjeldså & Rahbek, 2006; Brumfield & Edwards, 2007; Chaves *et al.* 2007; Rivas *et al.*, 2007). El género *Diglossa* ha sido una fuente importante de investigaciones debido a que se encuentra en un estado de cambios evolutivos dinámicos, presentándose una gran gama de fenómenos de especiación (Villeumier, 1969).

La hipótesis sobre la biogeografía clásica de los pinchaflores se ha basado principalmente en el hecho de que dieciséis de las dieciocho especies actualmente se encuentran distribuidas a lo largo de los Andes (Isler & Isler, 1987; Sibley & Monroe, 1990, Clements *et al.* 2013), distribuyéndose hacia bosques y arbustos de tierras altas del Neotrópico, desde el Sur de México hasta los Andes del noroeste de Argentina. Este grupo es principalmente nectarívoro e insectívoro y alcanza su más alta diversidad en los Andes, desde el Sur de Colombia hasta Bolivia (Isler & Isler, 1987; Sibley & Monroe, 1990). Debido al alto número de especies que coinciden,

Vuilleumier (1969) propone a los Andes como centro de origen e importante diversificación de los pinchaflores; sin embargo, cuatro especies no se encuentran en los Andes, dos especies se distribuyen en los Tepuyes de Venezuela (*Diglossa duidae* y *Diglossa major*) y dos en América Central (*Diglossa baritula* y *Diglossa plumbea*), por lo tanto, sin una filogenia completa, el centro de origen de pinchaflores podría ser en América Central o el Tepuy.

#### 4.6. Diversidad y descripción del género *Diglossa* en el departamento de Nariño

En Colombia se encuentran diez especies de este género: *Diglossa caerulescens*, *D. albilatera*, *D. sittoides* y *D. cyanea* que habitan las tres cordilleras, *D. glauca* se encuentra en la vertiente este de la Cordillera Oriental desde el occidente de Caquetá, oriente de Putumayo y este de Nariño, *D. indigotica* habita en el norte de Colombia, *D. gloriosissima* endémica del extremo norte de la Cordillera Occidental en Antioquia y montañas del oriente de Cauca, *D. brunneiventris* en el extremo norte de la Cordillera Central y Occidental, *D. humeralis aterrima* en la Cordillera Oriental y *D. lafresnayii* en el sur de la Cordillera Oriental y en la Cordillera Central (Álvarez & Montenegro, 2008). En el departamento de Nariño se han reportado ocho especies de este género, de los cuales seis se encuentran distribuidos para la zona Andina, las dos especies restantes son *D. glauca* y *D. indigotica*, las cuales se encuentran hacia la parte Pacífica y Amazónica, respectivamente.

En el caso de *D. albilatera* (1600-3100 msnm), se presenta dimorfismo sexual entre macho y hembra (Fig. 2), mostrándose el primero de color gris oscuro y la hembra de color café, ambos muestran un parche oculto parcialmente en los lados del cuerpo y las cobertoras alares internas blancas, el pico es ligeramente recurvado y corto, a diferencia de *D. caerulescens* perfora las corolas de las flores hacia la parte media-baja (Hilty & Brown, 1986).



Figura 2. Dimorfismo sexual en *D. albilatera* ((A) hembra, (B) macho)

(Fuente: Villarreal, E. /Asociación GAICA, 2013)

*D. caerulescens* (1700-3100 msnm) (Fig. 3) presenta un pico delgado, con una curvatura menor en relación con las otras especies de diglosas, su plumaje es azul oscuro o gris azulado, opaco en relación con *D. cyanea*, los ojos son de color naranja rojizo. Esta especie perfora las corolas de las flores preferiblemente en la parte media, además, consume pequeños insectos, bayas y flores pequeñas (Hilty & Brown, 1986).



Figura 3. *D. caerulescens*.

Fuente:

([http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p\\_p\\_spp=637196](http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p_p_spp=637196)).

*D. cyanea* (1800-3600 msnm) (Fig. 4) presenta un plumaje azul ultramarino con una máscara negra extendiéndose sobre la frente y sus ojos son de color rojo, el pico es ligeramente recurvado; se la observa en la parte alta del dosel (Hilty & Brown, 1986).



Figura 4. *D. cyanea* (Fuente: Villarreal, E. /Asociación GAICA, 2013)

*D. humeralis aterrima* (2200-3400 msnm) (Fig. 5) presenta pico recurvado y muy ganchudo presenta un plumaje de color negro opaco o lustroso por todo su cuerpo, se la encuentra con menos frecuencia en bandadas mixtas (Hilty & Brown, 1986).



Figura 5. *D. humeralis aterrima* (Fuente: de esta investigación)

*D. lafresnayii* (2000-3700 msnm) (Fig. 6) presenta un pico recurvado y muy ganchudo, el plumaje es de color negro con una mancha en los hombros de color gris azulado y ojos oscuros; generalmente forrajea en la parte alta de los arbustos, de movimientos rápidos, ocasionalmente se expone brevemente o atrapa pequeños insectos al aire, esta especie es propia del páramo. Se mantiene a alturas bajas oculta en vegetación densa (Hilty & Brown, 1986).



Figura 6. *D. lafresnayii*. (Fuente: Ramírez, F. /Asociación GAICA, 2014)

*D. sittoides* (1700-2800 msnm) (Fig. 7) el pico es recurvado y con gancho prominente; el macho presenta un color gris azulado en la parte dorsal del cuerpo, la

frente y la parte lateral de la cabeza es de color negro; la hembra es de color oliva pardusco, estriada de negro en el pecho (Hilty & Brown, 1986).



Figura 7. Dimorfismo sexual *D. sittoides* ((A) hembra y (B) macho).

(Fuente: <http://www.flickr.com/photos/ambiro/2109768516/lightbox/> Hembra  
<http://www.flickr.com/photos/24201429@N04/7038362179/lightbox/> Macho)

## 5. ANTECEDENTES

Yanosky, A. *et al.* (1994) estudiaron 19 aves zancudas durante dos años consecutivos en la Reserva El Bagual en Argentina, con el fin de comprender la estructura y la dinámica de la comunidad. Los resultados indicaron que cada especie se caracteriza en términos de la selección de microhábitat y los presupuestos del comportamiento del tiempo, los hábitos de alimentación y ecomorfología. La idea de competitividad, exclusión es aquí confirmada por las especies, no por alta competencia en el uso de los recursos disponibles, en este sentido se muestra una supervivencia diferencial de los individuos mejor adaptados a factores bióticos y condiciones abióticas, al final se señala que la comunidad está dominada por cinco especies.

Naoky, (2003) busca demostrar la evolución de la diversidad ecológica del género *Tangara* (Aves: Thraupidae) en el Neotrópico, analizó la evolución de las especies, sus características ecológicas y morfológicas para entender el proceso de los sistemas ecológicos la diversificación y la coexistencia de las tangaras (Thraupidae) mediante métodos comparativos y el uso filogenético. Los datos ecológicos fueron tomados en seis sitios de estudio para cuantificar las diferencias ecológicas entre las especies simpátricas. Las secuencias de ADN fueron utilizados para construir una filogenia molecular. Se combinaron datos ecológicos, morfológicos, distribución y una

filogenia molecular mediante dos métodos de análisis filogenéticos para dilucidar la evolución de la diversidad ecológica entre 25 taxones. Análisis filogenéticos y análisis de regresión mostraron efectos significativos para forrajeo de artrópodos, pero no para forrajeo de fruta, uso de hábitat, y distribución altitudinal. Se indicó que la diferencia con relación al forrajeo de artrópodos disminuyó más rápidamente que los ejes de otros nichos. Estos análisis revelaron diversos patrones evolutivos únicos para cada eje de nicho. La especialización de forrajeo de frutas y hábitat mostró la mayor plasticidad ecológica en relación con la filogenia y la variación en la preferencia de microhábitat.

Vargas, (2006) determinó la relación entre el pinchaflores negro (*Diglossa humeralis aterrima*) y la vegetación nativa en el parque metropolitano de Quito, Ecuador. Se llevó a cabo un estudio etológico del pinchaflores negro y su relación con la flora en la quebrada Ashingtaco del Parque Metropolitano de Quito determinando así su comportamiento inter e intraespecífico teniendo en cuenta que el género *Diglossa* compite por alimento. Se sugiere que las acciones de defensa territorial por alimento (*Cavendishia sp.*) son mayores intraespecíficamente que con otras especies de aves.

Bonilla, (2007) analiza los hábitos alimenticios y las estrategias de forrajeo de cuatro especies de aves del género *Tangara* en la Reserva Natural La Planada. Se determinó que las especies de *Tangara* evaluadas en su mayoría se agrupan en bandadas mixtas cuando forrajean frutos; cuando lo hacen por artrópodos no se encontró significancia

por algún tipo de agrupación en particular, estas se asocian de igual manera a coberturas bajas. El solapamiento de recurso es mayor en frutos que en artrópodos, hecho explicado porque las especies presentan dietas notoriamente frugívoras.

Rojas-Nossa, (2005) analizó la ecología de la Comunidad de Pinchaflores (Aves *Diglossa* y *Diglossopsis*) en un Bosque Altoandino, este trabajo consistió en estudiar la ecología trófica, la morfología, los patrones de distribución espacial y el ciclo anual de cinco especies de pinchaflores del norte de los Andes, con el fin de explicar los mecanismos que hacen posible la coexistencia de estas aves. Encontró que las especies dentro de cada género (*Diglossa* y *Diglossopsis*) presentaron semejanzas morfológicas principalmente en la morfología de sus picos, y el tamaño corporal, esto afectaría la competencia por recursos alimenticios y las estrategias para llegar a ellos, además de los requerimientos energéticos de estas aves. Los mecanismos de coexistencia encontrados fueron, el uso diferencial del hábitat, diferencias en el comportamiento y en los recursos consumidos.

Rojas-Nossa, (2007) determinó las estrategias de extracción de néctar por pinchaflores (aves: *Diglossa* y *Diglossopsis*) y sus efectos sobre la polinización de plantas de los altos Andes, donde se estudiaron aspectos ecológicos de estrategias de extracción de néctar por especies de pinchaflores. Las características más importantes para determinar la estrategia de extracción usada por las aves fueron la morfología del gancho maxilar, la disposición de la flor y la longitud de la corola. Se encontraron

diferencias en las estrategias para acceder al néctar floral, donde la especie de pico más corto y ganchudo (*Diglossa albilatera*) prefirió el robo de néctar, mientras que una de las especies de pico largo y gancho maxilar corto (*Diglossopsis cyanea*) usó ambas estrategias en igual proporción.

Rojas, (2013) identificó las aves passeriformes que se comportan como robadoras en ecosistemas del norte de los Andes en Colombia. Cuantificando el robo de néctar en 38 especies de plantas y sus características florales asociadas a los visitantes florales. Encontró que seis especies de aves se comportaron como robadoras de néctar en el 60 % de las plantas, cinco especies de plantas presentaron flores de corolas tubulares largas y abundante floración con porcentajes de robo superiores al 20 %. Estos resultados plantean que estas aves pueden ser potencialmente importantes para la evolución de los sistemas de polinización en el Neotrópico.

Gutiérrez, (2008) comprobó las interacciones ecológicas y estructura de una comunidad altoandina de colibríes y flores en la Cordillera Oriental de Colombia, se analizó la interacción colibrí-flor en el bosque altoandino y subpáramo en los Cerros de Torca en la Cordillera Oriental de los Andes colombianos, con respecto a la distribución espacial de las poblaciones de los colibríes y los patrones de selección de las plantas polinizadas por ellos. Identificó las preferencias por recursos registrando visitas florales y polen transportado por las aves. La comunidad de 18 especies de colibríes interactuaron con al menos 58 especies de plantas. Una fuerte influencia de

fenómenos de competencia y coevolución se evidenció en la organización de estas comunidades colibrí-flor.

Alvarez & Montenegro, (2008) realizaron la caracterización morfológica y molecular de *Diglossa lafrenayii* y *Diglossa humeralis aterrima* (Aves: Thraupidae) en el Santuario de Flora y Fauna Galeras, estableciendo diferencias y semejanzas a nivel morfológico y molecular, mediante análisis de medidas morfométricas y secuenciación de fragmentos de genes mitocondriales Citocromo b y ND2. En cuanto al análisis morfológico mostraron que cuatro variables pueden ser utilizadas para diferenciar *D. lafrenayii* de *D. humeralis* como culmen total y expuesto, cuerda alar y tarso que permiten diferenciar estas especies, siendo la medida del tarso la más importante, pues está relacionada con estrategias de acceder al recurso de consumo.

Samboní, (2010) investigó la interacción colibrí-flor en un bosque fragmentado seco montano en La Reserva Natural El Charmolán, (Vereda, Hatotongosoy – Buesaco - Nariño) donde se presenta un total de doce especies de colibríes, de las cuales cuatro representan la comunidad núcleo y las restantes se consideran secundarias, todas las especies de colibríes utilizan 54 especies vegetales como recurso alimenticio. La comunidad nuclear presenta bajos niveles de solapamiento, sustentados en la poca intensidad de competencia por la repartición de recursos. La comunidad secundaria muestra altos niveles de solapamiento, mitigados por la repartición del recurso en el tiempo como estrategia de coexistencia. Se demuestra que la explotación del recurso

no es al azar, se basa en el uso generalista y no en relaciones especializadas derivadas de patrones morfológicos coevolutivos; además no se encontró evidencia del síndrome onrnitofílico dentro de la interacción. Así mismo, se indicó que aunque la fragmentación de los ecosistemas ha sido reconocida como una de las principales causas de pérdida de biodiversidad, la oferta de recursos permite la llegada de una comunidad secundaria en diferentes épocas, convirtiéndola en un sitio con oferta temporal de recursos. Esta baja oferta permite un solapamiento alto entre especies secundarias, obligándolas a visitar zonas alejadas, como páramos o ecosistemas cercanos relacionados con el corredor Charmolán-Laguna de La Cocha o zonas bajas del Patía, por lo que se puede decir que las condiciones de fragmentación del hábitat han contribuido a la estructuración de la comunidad.

Montenegro, S. *et al.* 2005, a partir de observaciones en campo estudiaron los hábitos alimenticios de tres especies de robamieles (*Diglossa humeralis aterrima*, *Diglossa lafresnayii* y *Diglossa cyanea*) en un bosque andino ubicado en el santuario de fauna y flora Galeras y describieron la forma como evitan la competencia por los recursos. Encontrando que las tres especies de robamieles (*D. humeralis aterrima*, *D. lafresnayii* y *D. cyanea*) presentaron formas similares de acceder al néctar desde la posición horizontal, diagonal y vertical o cabeza abajo; sin embargo presentaron diferencias en cuanto a las especies vegetales que prefieren, además las tres especies complementan sus dietas consumiendo insectos. *D. humeralis aterrima* es mucho más generalista, mientras que *D. lafresnayii* y *D. cyanea* tienen menor amplitud en los

recursos que toman. Los resultados sugieren que diferencias en la riqueza de los recursos alimenticios que toman, la exclusión geográfica temporal relacionada con los periodos diferentes de floración y las adaptaciones morfológicas del pico de las tres especies les permiten coexistir en simpatria.

## 6. MATERIALES Y MÉTODOS

### 6.1 Área de estudio

El departamento de Nariño se encuentra localizado al suroccidente de la República de Colombia; posee una superficie aproximada de 3.326.506 ha, correspondiente al 2,9% de la extensión total del país. Su territorio se distribuye entre los 00°31'08'' y los 02°41'08'' de latitud norte, y los 76°51'19'' y 79°01'34'' de longitud oeste. Limita al norte con el departamento del Cauca, al sur con la República de Ecuador, al oriente con los departamentos de Putumayo y Cauca, y al occidente con el Océano Pacífico (Delgado *et al.* 2008).

Con respecto a los lugares de muestreo para desarrollar este proyecto de investigación, previamente se elaboraron mapas de distribución de las especies de interés, basándose en registros del Museo de Historia Natural de la Universidad de Nariño, y en la base de datos del grupo de Investigación en Ecología Evolutiva. Para este fin se empleó el software MaxEnt v3.3.3k (software de libre acceso), el cual trabaja con variables tanto bióticas como abióticas que permiten modelar el nicho potencial de la especie; para su uso, se transformaron los datos con anterioridad de coordenadas geográficas a coordenadas planas en el programa Excel; posteriormente estos datos se ingresaron a MaxEnt y se ejecutó el programa. Este proceso permitió

obtener por cada especie diferentes mapas, los cuales se sobrepusieron empleando el programa ArGIS y finalmente se escogieron los tres sitios de estudio de esta investigación, como se observa en la figura 8.

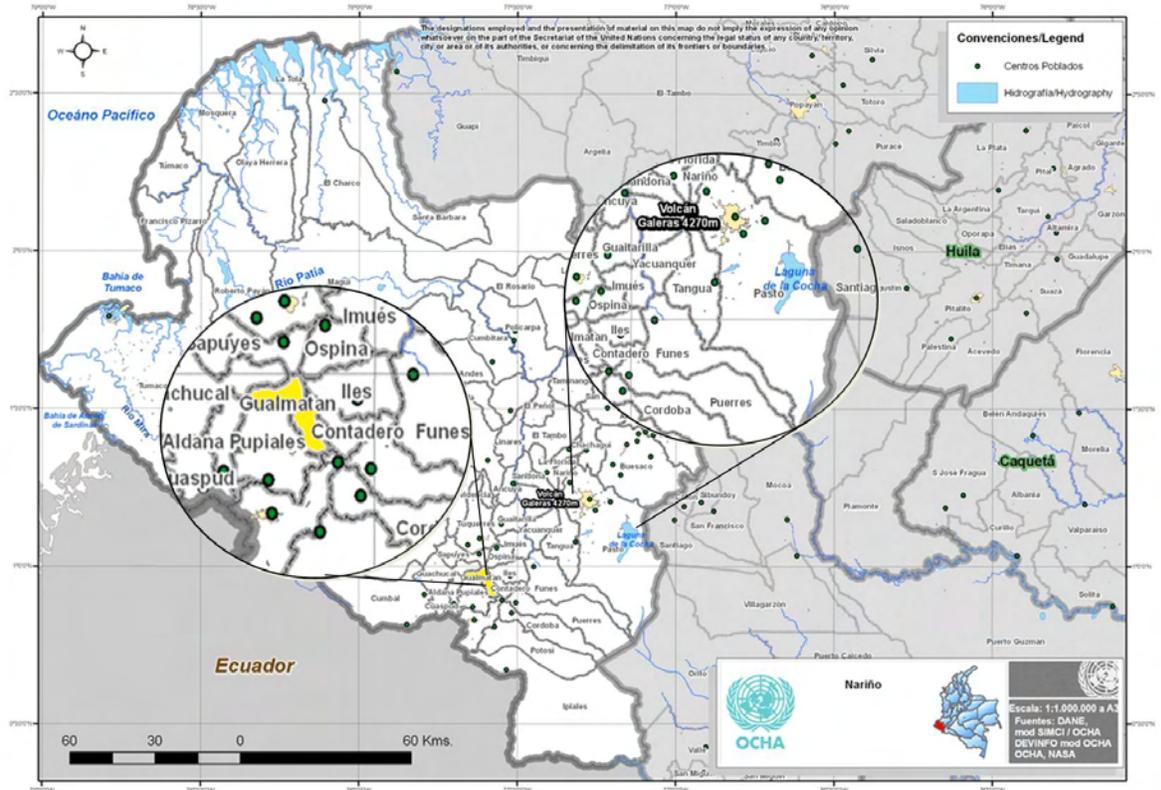


Figura 8. Sitios de muestreo en la zona Andina del departamento de Nariño, Paja Blanca (Municipio de Gualmatán), Santuario de flora y fauna Galeras (Municipio de Pasto, Corregimiento La Laguna) y Santuario de Flora Isla La Corota (Municipio Pasto, Corregimiento El Encano)

(Fuente: modificado de

[http://www.colombiassh.org/site/IMG/png/Narino\\_A3\\_sin\\_2.png](http://www.colombiassh.org/site/IMG/png/Narino_A3_sin_2.png))

### 6.1.1 Santuario de Flora Isla La Corota (SFIC)

Corregimiento El Encano. Municipio San Juan de Pasto

Se localiza al norte de la región Andino-Amazónica, en la vertiente oriental del sistema orográfico de los Andes, en el suroriente del Departamento de Nariño. Geográficamente se encuentra en las coordenadas N 01° 07' y W 77° 09'. Esta zona presenta temperaturas que oscilan entre 8° y 12°C, para un promedio de 11.6°C. El régimen de lluvias es monomodal entre 2.000 y 3.800mm, siendo el periodo de mayores lluvias entre los meses de abril y agosto y lluvias mínimas en diciembre (MMA, 2000). Hidrográficamente el Santuario se encuentra ubicado en la Cuenca Alta del Río Guamués, haciendo parte integral de todo el contexto ecosistémico del Humedal de La Laguna de La Cocha, de importancia internacional al ser reconocido como sitio Ramsar.

Alrededor del 90% de la vegetación de la isla corresponde a bosque andino en un avanzado estado de regeneración. Posee una estructura vertical heterogénea con diferentes estratos como el rasante, herbáceo, arbustivo y arbóreo (Figura 9). La flora del santuario está representada por aproximadamente 210 especies de plantas de 65 familias, algunas de las más representativas son Asteraceae, Orchidaceae, Bromeliaceae, entre otras (Muñoz y Rodríguez, 2000)

El SFIC es considerada el área protegida más pequeña del Sistema de Parques Nacionales de Colombia; con 15,2 hectáreas, de las cuales 10,8 Hectáreas corresponden a Bosque y una franja de Junco (*Schoenoplectus californicus*) de 4,45 hectáreas a su alrededor, 90% de la vegetación de la isla corresponde a bosque andino en un estado avanzado de regeneración.

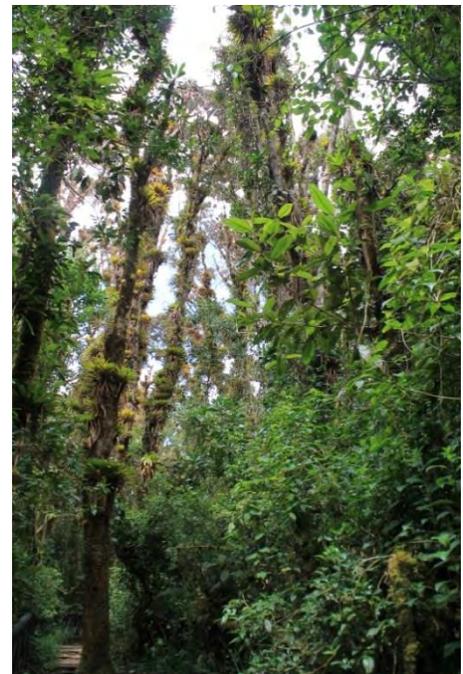


Figura 9. Bosque en alto estado de regeneración en el Santuario de Fauna Isla de la Corota (Fuente: de esta investigación).

### 6.1.2 Galeras

Corregimiento La Laguna. Municipio San Juan de Pasto

Forma parte de la parte centro oriental de la Cordillera de los Andes, en el nudo de los Pastos, en el extremo sur occidental de Colombia, se encuentra ubicada en el lado sur del volcán, entre los municipios de Pasto y Tangua, a una altura aproximada de 3.450 m.s.n.m. Pertenece a la cuenca del Río Pasto; su distribución altitudinal se encuentra entre los 2500m y los 4200m. Las temperaturas medias anuales oscilan entre 3° y 13°m las más bajas corresponden a los meses de julio y agosto.

La vegetación corresponde a bosque Andino nublado, páramo y subpáramo frecuentemente nublado (Figura 10).

Trabajos de caracterización floral realizados por Gutiérrez & Rojas Nossa (2001) identificaron una flora importante, entre las que se destacan algunas plantas de las familias Alstroemeriaceae, Asteracea (*Barnadesia spinosa*), Campanulaceae (*Centropogon sp*, *Siphocampylus giganteus*), Ericaceae (*Bejaria resinosa*, *Cavendishia sp.*, *Disterigma sp.*, *Macleania rupestris*)



Figura 10. Área intervenida (A) y de matorral (B y C) en Corregimiento de Coba Negra Galeras. (Fuente: de esta investigación)

### 6.1.3 Páramo Paja Blanca

Vereda Dos Caminos. Municipio de Gualmatán.

Se encuentra hacia la parte suroccidental del departamento, ocupa un área total de 22868 Ha, de acuerdo al plan de ordenamiento territorial. La vegetación del páramo Paja Blanca, estructura en conjunto tres tipos de formaciones vegetales de alta

montaña, bosque alto Andino el cual está constituido por una zona de ecotonía entre la vegetación cerrada de la media montaña y la abierta de la parte alta; el segundo tipo es el páramo bajo o subpáramo se puede encontrar desde 3200m hasta 3500m., se caracteriza por el predominio de la vegetación achaparrada y el tercer tipo páramo propiamente dicho, sus límites se extienden entre 3400m y 3650m, se caracteriza por vegetación de asociaciones pajonal-matorral, frailejonal y pajonal (Figura 11).

Se encuentra en la zona correspondiente al clima muy frío y húmedo, la fluctuación anual de la temperatura es baja, no varía más de 1,5 °C durante el año; se observa un régimen tendiente a la monalidad, con un mínimo bien marcado entre julio y agosto y unos máximos variables entre octubre y mayo, debido a que las temperaturas más bajas se presentan a mitad de año; incluso se presentan heladas debido a la excesiva disminución de la temperatura en el suelo, condiciones tendientes hacia la sequedad que pueden afectar ocasionalmente la disponibilidad hídrica del páramo, especialmente en su flanco suroriental (CORPONARIÑO-Universidad de Nariño, 2007).

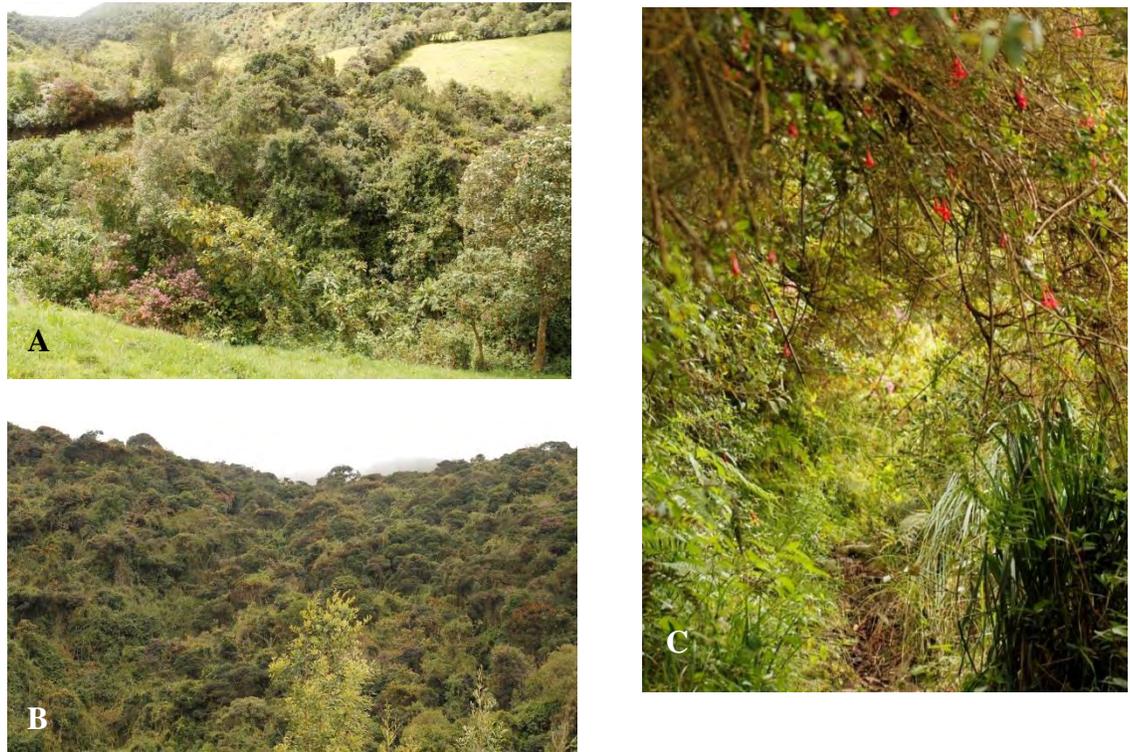


Figura 11. Sitios de estudio en Paja Blanca, (A y B) matorral, (C) bosque en regeneración (Fuente: de esta investigación)

## 6.2 Recopilación de información

### 6.2.1 Trabajo de campo

#### 6.2.1.1. Registros visuales

Las zonas de estudio fueron muestreadas entre los meses de noviembre del año 2013 a febrero del año 2014 con una duración de ocho días por sitio; se aplicó la técnica de puntos fijos, es decir se permaneció en varios puntos determinados durante una hora con el fin de registrar las especies de aves del género *Diglossa* y sus hábitos de

forrajeo. Como herramientas de trabajo se utilizaron binoculares con un alcance de 10x42 (Figura 12). El muestreo se realizó desde las 6:00 hasta las 12:00 y desde las 13:00 hasta las 17:00 horas en donde la actividad de las aves fue mayor, acumulando un total de 240 horas de censos visuales.

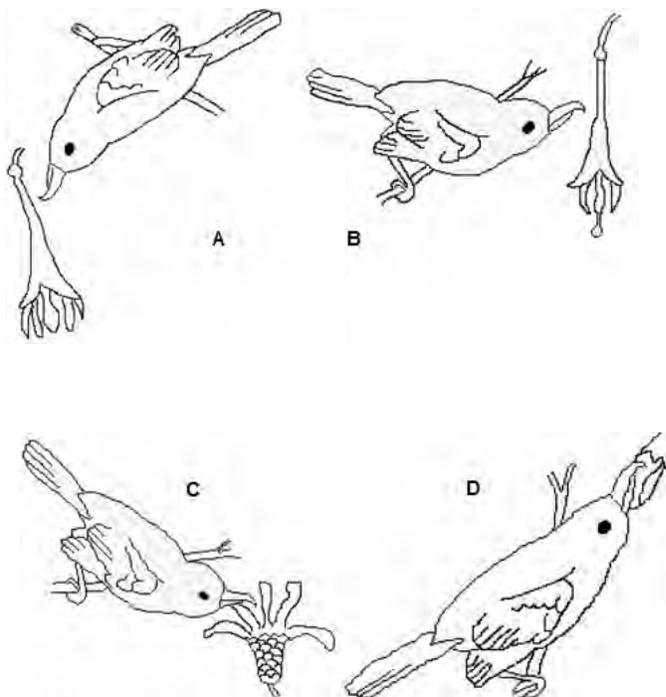


Figura 12. Observación en campo de especies género *Diglossa*, Santuario de flora Isla de La Corota (Fuente: Jiménez, J. 2014).

En cada observación se registraron los siguientes datos los cuales fueron introducidos en una tabla del programa Excel:

- Localidad en donde fueron observadas
- Especie del género *Diglossa* avistado
- Especie vegetal y familia de las cuales se alimenta

- Sitio de observación: matorral, bosque en regeneración, área intervenida, bosque conservado
- Estrato de vegetación: arbóreo superior (>25m), arbóreo inferior (12 – 25m), arbolito (5 – 12m) y arbustivo (1.5 – 5m) (Rangel y Velásquez, 1997).
- Sitios de acceso para consumo de alimentos que utiliza *Diglossa* (flores, follaje y ramas)
- Estrategias de forrajeo (perforar, halar, manipular, colgar cabeza abajo, colgar de lado, colgar cabeza arriba, llegar de abajo, llegar lateralmente, llegar de arriba, escoger) (Figura 13)
- Forma y color de flores y/o frutos de los cuales se alimenta (Modificado de Naoky, 2003<sup>a</sup>)



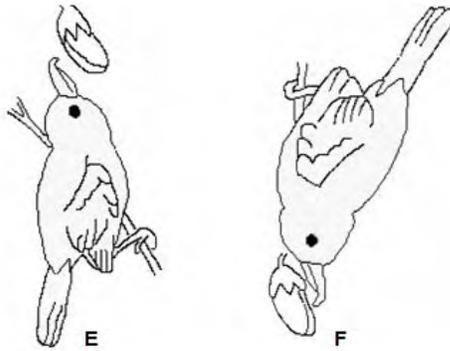


Figura 13. Maniobras de forrajeo de las especies del género *Diglossa*, colgar de lado (A), llegar lateralmente (B), llegar de arriba (C), llegar de abajo (D), colgar cabeza arriba (E), colgar cabeza abajo (F) (Fuente: Álvares S. y Montenegro S. 2008, modificado)

## 6.2.2. Trabajo de laboratorio

### 6.2.2.1. Identificación de flora

Se tomaron fotografías de cada una de las plantas relacionadas con la dieta de las aves del género *Diglossa* y se colectaron algunos ejemplares botánicos, después de su herborización se identificaron en el herbario PSO de la Universidad de Nariño por comparación con los exsiccados y en el herbario virtual de la Universidad Nacional de Colombia. Para la correcta escritura de los nombres científicos y sus autores, se consultó la base de datos del Missouri Botanical Garden en el año 2014. Se interpretó

la clasificación de las especies presentes en estratos, de acuerdo con lo propuesto por Rangel y Velásquez (1997).

### 6.2.3 Análisis estadístico

Para determinar cambios estadísticamente significativos en cada uno de los aspectos observados, (sitio de observación, estrato vegetal, sitio de acceso a los recursos y estrategias de forrajeo) se aplicó a los datos la prueba  $\chi^2$  con el fin de calcular la frecuencia de uso de las especies del género *Diglossa* en las variables analizadas en las zona de estudio de la región Andina del departamento de Nariño.

El solapamiento de cada variable fue estimado mediante el índice de sobreposición de Pianka (1973) utilizando el módulo “nich overlap” del software EcoSim 7.0. El valor de solapamiento varía de cero (no solapado) a 1 (completamente solapado).

Estas opciones fueron sometidas a 10,000 simulaciones (Gotelli & Entsminger 2001).

## 7. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el Páramo Paja Blanca, Galeras y Santuario de Flora Isla la Corota se registraron cinco especies del género *Diglossa*: *Diglossa albilatera*, *Diglossa caerulescens*, *Diglossa cyanea*, *Diglossa humeralis aterrima* y *Diglossa lafresnayi* (Figura 14).

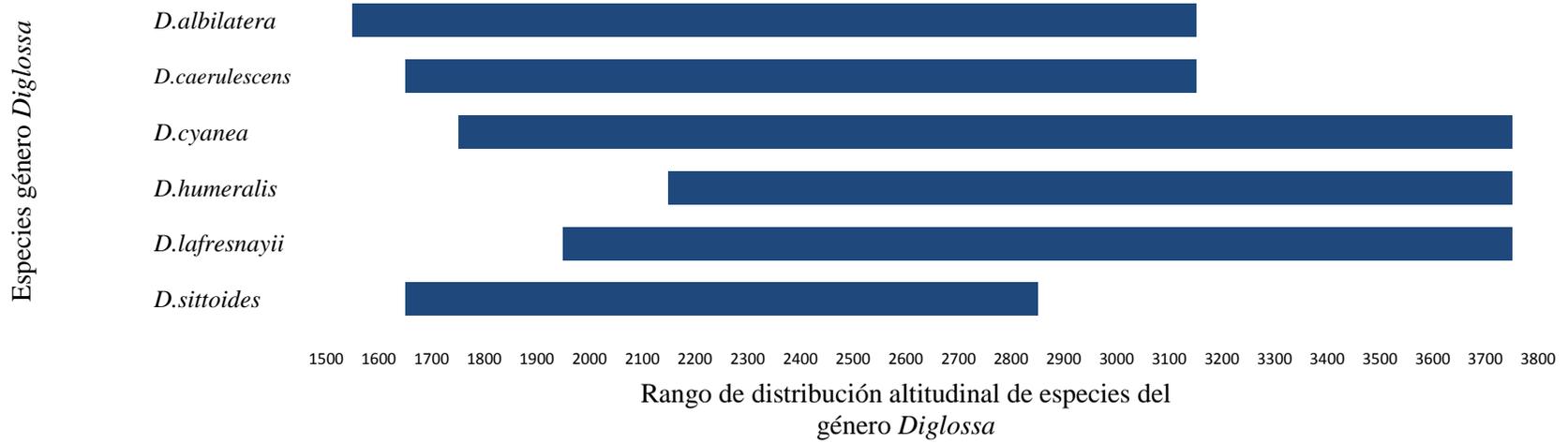




Figura 14. Especies del género *Diglossa* en las áreas de estudio de la zona Andina *D. caerulescens* (A), *D. cyanea* (B), *D. lafresnayi* (C), *D. humeralis aterrima* (D) y *D. albilatera* hembra (E) y macho (F) (Fuente: (A) Quiceno, W. 20011, (B-F) Ramírez, F. y Villarreal, E. 2013, 2014).

La especie *Diglossa sittoides* no fue registrada, esto está relacionado con las distribuciones altitudinales de las especies de *Diglossa*, las cuales se distribuyen entre 2000 y 3500m. *D. sittoides* tiene una distribución altitudinal máxima de 2700 y se encuentra asociada a áreas con intervención antrópica (Hilty & Brown, 1986), (Figura 15) los puntos muestreados presentan una altura entre 2800 a 3000m.

Figura 15. Distribución altitudinal de las especies del género *Diglossa* (Hilty & Brown, 1986)



En total se registraron 62 observaciones de individuos del género *Diglossa*, la especie con mayor número de registros fue *Diglossa humeralis aterrima* con 22 avistamientos, *Diglossa albilatera* y *Diglossa cyanea* con 14 y 15 respectivamente. *Diglossa caerulescens* y *Diglossa lafresnayii* fueron las menos frecuentes (Tabla 1). A pesar de que *D. humerlis aterrima* y *D. lafresnayii* se han registrado en la Isla la Corota en monitoreo y trabajos de investigación, no se reportaron en este estudio posiblemente por ser residentes temporales, tal como lo reportan Caicedo & Urbano (2011), puede ser que *D. humeralis aterrima* visite Corota de acuerdo a la cantidad de recursos disponibles y la fenología de las plantas durante el año. De igual manera, *D. lafresnayii* no fue observada en Galeras, sin embargo aunque si fue reportada por Calderon (2002) y Montenegro *et al.* (2005).

Tabla 1. Número de observaciones de las especies del género *Diglossa* registrado en Paja Blanca, Galeras y Corota

ESPECIE	PAJA BLANCA	GALERAS	COROTA	TOTAL
<i>Diglossa humeralis aterrima</i>	11	11	0	22
<i>Diglossa cyanea</i>	4	2	9	15
<i>Diglossa albilatera</i>	4	7	3	14
<i>Diglossa caerulescens</i>	0	0	6	6
<i>Diglossa lafresnayii</i>	5	0	0	5
TOTAL	24	20	18	62

### 7.1. Recursos florales utilizados por las especies del Género *Diglossa* en Paja Blanca, Galeras y Corota

En total se registró el uso de 31 plantas en las tres zonas de muestreo; en Paja Blanca se reportó el consumo de 15 especies. Entre las familias más representativas están Onagraceae con tres especies florales (*Fuchsia boliviana*, *F. corollata* y *F. dependens*), Melastomataceae (*Brachyotum lindenii* y *B. ledifolium*) y Solanaceae (*Brugmansia sanguínea* y *B. aurea*). Los géneros *Fuchsia* y *Brachyotum* son los de mayor consumo.

Para Galeras se reportó el uso de once plantas por parte de *D. albilatera*, *D. cyanea*, y *D. humeralis aterrima*, siendo la familia Solanaceae la más representativa con tres especies (*Iochroma fuchsioides*, *Brugmansia arbórea* y *B. sanguínea*), seguida de Onagraceae con dos especies florales (*Fuchsia dependens* y *F. corollata*). Los géneros de mayor consumo fueron *Fuchsia* y *Brugmansia* cada uno con dos especies representativas.

En Corota se registró el uso de diez especies florales. las familias representativas para este sitio son Bromeliaceae (*Guzmania gloriosa* y *Tillandsia complanata*) y Ericaceae (*Cavendishia bracteata* y *Macleania rupestris*) cada una con dos especies (Tabla 2).

Las flores que son visitadas por estas aves tienen corolas largas, fuertes y pendulares, además exhiben colores vivos como rojos, naranjas o amarillos (Stiles *et al.* 1992). Los géneros *Fuchsia* y *Brugmansia* tienen las características antes mencionadas, siendo de especial atracción como recursos alimenticios para las especies del género *Diglossa*. Además de estas características de selección para el tipo de flores, esta preferencia puede deberse a la concentración de sacarosa (grados Brix) y las recompensas energéticas que reciben. La concentración ideal para aves

nectarívoras en el trópico es menor a 25 Brix, (Baker & Baker, 1983), lo que quiere decir que en una solución de 100ml hay 25ml de sacarosa y 75ml de agua. Rojas (2007), calculó la concentración de sacarosa en especies vegetales visitadas por *Diglossa* en un bosque alto andino de la sabana de Bogotá, para el caso de la especie de los géneros *Fuchsia* y *Brachyotum* determinó una concentración de  $13(\pm 3.9)$  y  $16.3 (\pm 5.9)$  grados Brix respectivamente, lo que explicaría parcialmente la preferencia de estos recursos florales por parte de las especies de *Diglossa* (Ver anexo A). Se ha demostrado que las flores más largas tienen nectarios más grandes y por lo tanto contienen mayores cantidades de néctar, a su vez, los robadores de néctar tienen la habilidad de asociar la longitud de las flores con las recompensas energéticas que contienen y prefieren visitar flores con mayores recompensas tal como lo confirma Ornelas *et al.* (2007) y Gómez *et al.* (2008).

En relación al uso por cada una de las aves, se registró que *D. humeralis aterrima* utiliza 15 especies florales, en donde el género sobresaliente es *Fuchsia* con cuatro especies, seguida del género *Brugmansia* con tres especies; *D. cyanea* utiliza 11 especies florales, de las cuales, se registró consumo del fruto de *Prunus domestica*, *Disterigma acuminatum*, *Macleania rupestris* y *Fuchsia sessifolia*; *D. albilatera* consume ocho especies florales, la planta que reporta mayor número de observaciones es *Palicourea angustifolia*, seguida de *Cavendishia bracteata* y *Brugmansia arborea*. *D. caerulescens* presenta un bajo número de recursos consumo, reportándose a *Ilex uniflora*, *Tillandsia complanata* y *Guzmania gloriosa* con tres, dos y un registros respectivamente. De este último registro no se observó consumo de néctar pero sí forrajeo entre el follaje de la planta, posiblemente en búsqueda de insectos, sin embargo no se

obtuvieron datos que permitan comprobar esta hipótesis. Se registraron dos géneros vegetales de consumo por *D. lafresnayii*, *Macleania* y *Brachyotum* (Tabla 2).

Tabla 2. Recursos florales utilizados por las especies del género *Diglossa* en Paja Blanca (PB), Galeras (G) y Corota (C) de la región Andina de Nariño, los nombres resaltados en rojo son registros que aporta esta investigación en cuanto al consumo por *Diglossa*

\* Consumo de frutos, \*\* consumo de frutos y néctar

ESPECIE VEGETAL	ESPECIES GÉNERO <i>Diglossa</i>														
	<i>D. humerlis aterrима</i>			<i>D. cyanea</i>			<i>D. albilatera</i>			<i>D. caerulescens</i>			<i>D. lafresnayii</i>		
	PB	G	C	PB	G	C	PB	G	C	PB	G	C	PB	G	C
<i>Abutilon megapotamicum</i> (Spreng.) <i>A. St.-Hil. &amp; Naudin</i>								X							
<i>Anthurium cf. Bogotense</i>						X									
<i>Anthurium sp</i>	X														
<i>Barnadesia spinosa</i> L. f.	X														
<i>Bejaria glauca</i> Bonpl.						X									
<i>Brachyotum ledifolium</i> (Desr.) Triana	X	X												X	
<i>Brachyotum lindenii</i> Cogn.														X	
<i>Brugmansia arborea</i> (L.) Lagerh.		X						X							
<i>Brugmansia aurea</i> Lagerh.	X														
<i>Brugmansia sanguinea</i> (Ruiz & Pav.) D. Don		X					X								
<i>Cavendishia bracteata</i> (Ruiz & Pav. ex J. St.-Hil.) Hoerold						X			X						
* <i>Disterigma acuminatum</i> (Kunth) Nied.				X											
<i>Eucalyptus</i> L'Hér.					X										
<i>Fuchsia boliviana</i> Carrière	X														
<i>Fuchsia canescens</i> Benth.	X														
<i>Fuchsia corollata</i> Benth.		X													
<i>Fuchsia dependens</i> Hook.		X					X								
** <i>Fuchsia sessilifolia</i> Benth.						X									

ESPECIE VEGETAL	ESPECIES GÉNERO <i>Diglossa</i>														
	<i>D. humerlis aterrima</i>			<i>D. cyanea</i>			<i>D. albilatera</i>			<i>D. caerulescens</i>			<i>D. lafresnayii</i>		
	PB	G	C	PB	G	C	PB	G	C	PB	G	C	PB	G	C
<i>Guzmania gloriosa (André) André ex Mez</i>												X			
<i>Hesperomeles glabrata Kunth</i>						X									
<i>Ilex uniflora Benth.</i>												X			
<i>Iochroma fuchsioides (Bonpl.) Miers</i>								X							
** <i>Macleania rupestris (Kunth) A.C. Sm.</i>	X					X							X		
<i>Miconia theaezans (Bonpl.) Cogn.</i>						X									
* <i>Monnina aestuans (L. f.) DC.</i>		X						X							
<i>Palicourea angustifolia Kunth</i>							X	X							
<i>Passiflora mollissima (Kunth) L.H. Bailey</i>		X													
* <i>Prunus domestica L.</i>				X											
<i>Siphocampylus giganteus (Cav.) G. Don</i>	X														
<i>Tillandsia complanata Benth.</i>						X						X			
<i>Vallea stipularis L. f.</i>	X														

A pesar de que *Diglossa cyanea* y *Diglossa albilatera* fueron registradas en las tres zonas de estudio, *D. humeralis aterrima* es considerada la especie más generalista al consumir néctar, frutos e insectos; esto podría explicarse porque *D. humeralis aterrima* ocupa una posición filogenética más reciente, presentando gancho relativamente largo y pico corto (Mauck, 2008). La morfología del pico de *D. humeralis aterrima* (pico de mayor longitud, poco ganchudo y de comisura angosta) y su tiempo de especiación con respecto a las otras especies congéneres, podría indicar un grado más alto de adaptabilidad y por ende la variedad de alimentos que puede consumir es mayor.

En relación a los géneros vegetales de mayor uso por parte de las especies del género *Diglossa* se presentan a continuación algunas características adicionales por su preferencia. Los géneros más representativos son *Fuchsia* con cinco especies, *Brugmansia* con tres especies y *Brachyotum* con dos especies pertenecientes a la familia Melastomataceae (Anexo A).

Dentro de la familia Melastomataceae, el género *Brachyotum* es el único altamente especializado para la ornitofilia: las flores cuelgan verticalmente, y los pétalos imbricados forman un tubo angosto que solo puede ser utilizado por un pico largo y angosto. Las anteras se abren por un poro alargado de tal forma que el ave que mete su pico para alcanzar el néctar secretado en la base del tubo floral, no puede evitar que el polen caiga sobre el ave y se adhiere a su plumaje. Hasta el momento, estas

flores han sido consideradas como especializadas para la polinización por colibríes únicamente (Wurdack, 1953; Renner, 1989).

El género *Fuchsia* pertenece a la familia Onagraceae, son arbustos con flores muy vistosas, que se agrupan en racimos pendulares de color rojo a rosado, presentando el síndrome de ornitofilia. El género *Brugmansia*, pertenece a la familia Solanaceae, la flor en general presenta una forma de trompeta, pentámera, con cáliz tubular, generalmente de color verde, la corola varía de colores como blanco, anaranjado, amarillo, rosa y rojo o combinaciones de estos (Flores, 2011).

Se reconocieron ocho especies florales que fueron compartidas por las especies del género *Diglossa*, sin embargo no se puede afirmar que las otras plantas registradas son totalmente exclusivas o se comparten, debido a que la observación pudo ser ocasional y se necesita mayor tiempo de seguimiento, no obstante, en Paja Blanca, *Macleania rupestris* y *Brachyotum ledifolium* fueron consumidas por *D. humeralis aterrима* y *D. lafresnayii*, en Galeras *Brugmansia arbórea* y *Monnina aestuans* entre las especies *D. albilatera* y *D. humeralis aterrима*, y en Corota se reporta que *Cavendishia bracteata* y *Tillandsia complanata* fueron consumidas por *D. caerulescens* y *D. cyanea* (Tabla 2).

Cabe resaltar que este estudio aportó la identificación de 11 especies florales nuevas para la dieta de las especies del género *Diglossa* (Tabla 2), seis de estas plantas fueron registradas por consumo de néctar, 3 por consumo de frutos, 1 por consumo de néctar y frutos y 1 por forrajeo de insectos.

Este estudio identifica dos técnicas de extracción de néctar por parte de las especies del género *Diglossa*, la primera técnica permite la extracción de néctar sin perforar la corola, aquí el ave introduce la mandíbula y maxila por la abertura de corolas de longitud corta y de flores abiertas, sin producir perforaciones en la flor al momento de consumir néctar. La segunda técnica es el robo de néctar en donde el ave perfora la corola con la mandíbula mientras la sujeta con la maxila en la parte basal cercana a la posición del nectario (Figura 16). Estos resultados concuerdan con Rojas (2005) quien menciona dos estrategias para acceder al néctar por parte de *Diglossa*, la primera la denomina visita legítima y la segunda robo de néctar.





Figura 16. Técnicas de forrajeo empleadas por especies del género *Diglossa* para extraer néctar floral; (A) *D. humeralis aterrima* perfora una flor de *Brugmansia sanguinea*; (B) *D. humeralis aterrima* consume néctar de *Brachyotum ledifolium* sin perforaciones. (C y D) Visita legítima o sin perforaciones a *Siphocampylus giganteus* (C) y *Barnadesia spinosa* (D) por *Diglossa humeralis aterrima* en Paja Blanca. (E y F). Robo de néctar floral por *D. humeralis aterrima*, (E) consume néctar de *Brugmansia sanguinea* y (F) de *Fuchsia boliviana* (Fuente: de esta investigación).

De 31 especies vegetales reportadas en la dieta de *Diglossa*, se registran 21 especies con características florales como corolas tubulares y largas, las cuales fueron visitadas por las especies del género *Diglossa* para extraer su néctar perforando la flor (Figura 16). El uso más frecuente de esta técnica se debe a que la morfología del pico de estas aves está dirigida hacia un alargamiento del gancho maxilar otorgando una mayor eficiencia en la tasa de extracción de néctar (Schondube & Martínez del Río, 2003).

Con respecto a la extracción sin perforación para acceder al néctar, se conocen siete especies florales (*Anthurium cf. Bogotense*, *Anthurium sp.*, *Barnadesia spinosa*,

*Siphocampylus giganteus*, *Vallea stipularis*, *Eucalyptus sp.* y *Hesperomeles glabrata*), estas se caracterizan por presentar corolas abiertas, cortas y de fácil acceso en relación al largo del pico de las aves de este género lo que permitiría el consumo legítimo del néctar por la abertura de la flor entrando en contacto con las anteras y el polen, de esta manera aportaría en la polinización de estas especies, como lo reporta Stiles, *et al.* (1992) con el género *Brachyotum*, las especies del género *Diglossa* al parecer son igualmente efectivas a los colibríes como transportadores de polen, relacionando el largo efectivo de la corola con el largo del pico de *Diglossa*. Considerando que en *Diglossa* la mandíbula inferior es más larga que la superior ( $15.18 \pm 0.62$  mm para *D. lafresnayi*,  $12.82 \pm 0.97$  mm para *D. humeralis aterrima*,  $n = 10$  para cada especie; especímenes medidos en el ICN), es evidente que estas aves son perfectamente capaces de alcanzar las cámaras de néctar de las especies de *Brachyotum*. Una ventaja de *Diglossa* como polinizador al extraer legítimamente el néctar, es que rara vez porta polen de otras flores (porque las visita ilegítimamente), esto disminuiría la posibilidad de que se deposite una carga mixta de polen sobre el estigma, aumentando así la eficiencia de la polinización, tal como lo confirma Waser (1978).

#### 7.1.1. Consumo de frutos por las especies del género *Diglossa* en tres zonas de estudio de la región Andina

En esta investigación se reportó el uso de frutos por tres especies *D. cyanea*, *D. humeralis aterrima* y *D. albilatera*, encontrándose en la primera el mayor número de

registros. Las plantas consumidas fueron *Macleania rupestris*, *Disterigma acuminatum*, *Prunus domestica*, *Fuchsia sessifolia*, *Brugmansia sanguinea* y *Monnina aestuans*, la mayoría de estos frutos son carnosos y suculentos. El consumo de frutos se relaciona con la morfología de las aves, de forma que las especies con picos más largos, y con ganchos cortos y poco pronunciados consumieron frutos, como es el caso de *D. cyanea* (Rojas, 2005); sin embargo en este estudio se reportó el consumo de frutos por dos especies más *D. albilatera* y *D. humeralis aterrima*, a pesar de tener picos más cortos y ganchos más largos, esto contradice lo mencionado por Rojas.

Se observó que *D. humeralis aterrima* y *D. albilatera* consumen frutos de *Monnina aestuans* en Paja Blanca y Galeras; *D. cyanea* reporta cuatro especies de las cuales consumió frutos (*Prunus domestica*, *Disterigma acuminatum*, *Macleania rupestris* y *Fuchsia sessilifolia*), considerándose como una alternativa al consumo de néctar floral y de esta manera disminuye las presiones de competencia entre las especies, considerándose como una manera para coexistir (Ver anexo B). Un comportamiento diferente presentó la población de *Diglossa baritula* estudiada por Schondube et al. (2003) en las montañas de México, ya que estas aves consumieron frutos solamente en épocas de escasez de flores.

Debido a que los frutos de *Macleania rupestris* y *Fuchsia sessifolia* son de gran tamaño en relación al tamaño de los picos para alimentarse, las especies picotearon y/o aplastaron el fruto con el pico. En el caso de *Monnina aestuans* las semillas de los

frutos de estas plantas son pequeños por lo que son ingeridos enteros por las aves, con esto se podría inferir que *Diglossa* puede actuar como dispersor de semillas. En relación a esto, Caicedo & Urbano (2011), reportaron el consumo de *Miconia theaezans* por *D. cyanea* en Corota, mencionan que puede estar ocurriendo una interacción mutualista cuando se desplaza al interior del bosque y promueve la dispersión de las semillas a sitios más favorables para el desarrollo de nuevas plántulas. (Figura 17).



Figura 17. (A) Consumo de fruto de *Macleania rupestris* por la especie *D. cyanea*, en Santuario de Flora Isla de la Corota. (B) consumo de fruto de *Prunus domestica* por una cría de *D. cyanea* y (C) marcas de pico en el fruto consumido por *D. cyanea* en área intervenida de Paja Blanca; (D) *D. humeralis aterrima* consumiendo *Monnina aestuans* en Galeras (Fuente: de esta investigación).

De las 31 plantas consumidas por las especies del género *Diglossa*, 22 presentan uso exclusivo como se reporta en la tabla 2 y ocho especies florales fueron compartidas mostrando posibles preferencias por ciertas especies vegetales, lo que ayudaría en gran medida a aumentar la coexistencia. *D. albilatera* y *D. humeralis aterrима* fueron las especies que compartieron un mayor número de recursos (Anexo C). A pesar de esto, durante las visitas florales no se observaron encuentros agresivos, de hecho se presenció a *D. cyanea* junto a *D. humeralis aterrима* forrajeando en arbustos de la misma zona.

Las flores más visitadas por especies del género *Diglossa* también fueron explotadas por colibríes, como es el caso de *Cavendishia bracteata*, *Macleania rupestris* y *Brugmansia arbórea*, esto causó eventos de ataque por colibríes (Tabla 3). Este comportamiento también fue observado por Wolf, *et al* (1976) en donde especies de colibríes tratan de desplazar a *D. plumbea* de su territorio. Generalmente, los colibríes desplazan a las especies de este género protegiendo las flores preferidas por ellos, como lo afirma Colwell *et al.* (1974).

Tabla 3. Especies de colibríes relacionados con ataque a las especies del género *Diglossa* para defender recursos florales de consumo

Especie agredida	Especie que ataca
<i>Diglossa albilatera</i>	<i>Coeligena torquata</i>
<i>Diglossa cyanea</i>	<i>Metallura tyrianthina</i>
	<i>Coeligena torquata</i>
<i>Diglossa humeralis aterrима</i>	<i>Aglaeactis cupripennis</i>

## 7.2. Sitios de forrajeo ocupados por las especies del género *Diglossa* en Paja Blanca, Galeras y Corota

Con respecto a los sitios de forrajeo, se encontró que la mayoría de las familias vegetales registradas para los tres puntos de estudio (Onagraceae, Solanaceae, Ericaceae y Melastomataceae), presentan crecimiento arbustivo (Gentry & Emmons, 1987). Las aves muestran una estrecha relación con las características estructurales y florísticas de la vegetación cuando seleccionan los sitios donde residir, en gran medida por su asociación con recursos como alimento, sitios de nidificación y protección, demostrado que la estructura física de la vegetación y la composición florística son dos componentes que influyen marcadamente en la riqueza y la abundancia de las aves (Cody *et al.* 1975).

La selección del sitio de forrajeo es un proceso en el cual las especies eligen entre distintas alternativas disponibles, se presenta como un proceso que involucra una serie de decisiones comportamentales innatas y aprendidas realizadas por las especies a diferentes escalas del ambiente, como ocurre en el Santuario de Flora Isla de la Corota donde se presenta, a diferencia de los otros dos sitios de estudio, una preferencia por el sitio de forrajeo, en donde *D. caerulescens* utiliza en un 100% bosque conservado, *D. albilatera* se registró únicamente en bosque intervenido y *D. cyanea* fue la única que hizo uso de los cuatro sitios de forrajeo. En los otros sitios de estudio no se reportaron preferencias al elegir un sitio de forrajeo.

Al observar la tabla 4, para Paja Blanca, se indica que *D. humeralis aterrima* se encuentra principalmente en matorral y área intervenida; *D. cyanea*, *D. humeralis aterrima* y *D. lafresnayii* ocupan el bosque en regeneración, mientras que *D. albilatera* fue avistada en matorral y área intervenida. Al realizar una prueba de  $X^2$  para esta variable se reporta un P-valor 0,37 lo que indica que no se presentan diferencia significativa con respecto al uso de cada sitio por parte de las especies del género *Diglossa* en esta área de estudio.

Con respecto a los datos observados en Galeras, *D. albilatera* y *D. humeralis aterrima* se registran en matorral y área intervenida, mientras que *D. cyanea* ocupa área intervenida. En esta zona de estudio no se observaron parches de bosque en regeneración ni bosque conservado (Tabla 4). El P-valor de la prueba de  $X^2$  es de 0,55 lo que indica que no hay una preferencia por uno de los sitios de forrajeo por parte de las especies del género *Diglossa* en Galeras.

En la Corota se presentan diferencias con relación al sitio de forrajeo que eligen las especies del género *Diglossa* con un P-valor de 0,0086 en la prueba de  $X^2$ , prefiriendo bosque en regeneración y bosque conservado. Estas divergencias se deben al uso exclusivo que hacen *D. albilatera* y *D. caerulescens* de bosque en regeneración y bosque conservado, respectivamente. *D. cyanea* es la única especie que ocupa los cuatro hábitats, marcando una pauta de coexistencia en este sitio de estudio.

Paja Blanca y Galeras no presentan una diferencia significativa como lo confirma la prueba de  $X^2$ ; el índice de solapamiento de nicho de Pianka, para las especies de *Diglossa* de estas dos zonas son altos con más del 58% de traslape, sin embargo es importante observar que la Corota arroja valores de solapamiento muy bajos de menos del 15%; el test de  $X^2$  muestra que existe una diferencia significativa en el uso de los sitios de forrajeo (P-valor 0.0086) (Anexo D).

Esta selección del sitio por las especies del género *Diglossa* depende de la cantidad de flores disponible en un área, ya que puede actuar como un atrayente para los visitantes florales, probablemente el hecho de que un recurso sea más abundante implica que es más fácilmente detectable (Eckhart 1991), en los sitios de estudio, los recursos se encuentran representados por un gran número de especies vegetales.

Tabla 4. Número de registros de los sitios de forrajeo utilizados por las especies del género *Diglossa* en cada una de las tres zonas de estudio de la región Andina de Nariño

ZONA DE ESTUDIO	ESPECIE	SITIO DE FORRAJEO			
		MATORRAL	ÁREA INTERVENIDA	BOSQUE EN REGENERACIÓN	BOSQUE CONSERVADO
Paja Blanca	<i>D. albilatera</i>	2	2	0	0
	<i>D. cyanea</i>	1	2	2	0
	<i>D. humeralis aterrима</i>	6	7	2	0
	<i>D. lafresnayii</i>	3	0	2	0
Galeras	<i>D. albilatera</i>	4	6	0	0
	<i>D. cyanea</i>	0	2	0	0
	<i>D. humeralis aterrима</i>	5	9	0	0
Corota	<i>D. albilatera</i>	0	0	3	0
	<i>D. cyanea</i>	2	1	6	1
	<i>D. caerulescens</i>	0	0	0	6

### 7.3. Estratos vegetales usados por especies del género *Diglossa* en los sitios de estudio de la región Andina del departamento de Nariño

En cuanto a los estratos vegetales usados por especies del género *Diglossa*, se encontró que en Corota este ítem sí marco diferencias significativas P-valor de 0,005 (<0,05), en donde el estrato vegetal arbolito es de uso preferencial por parte de *D. caerulescens*, que se especializa en el consumo de plantas registradas únicamente en esta zona de muestreo y pertenecientes a este estrato. No obstante *D. albilatera* y *D. cyanea* prefieren plantas de crecimiento arbustivo como las pertenecientes a los

géneros *Cavendishia*, *Fuchsia*, *Bejaria* y *Macleania* considerándose como una estrategia de coexistencia en este sitio (Tabla 5).

Para Galeras, se observa que *D. albilatera* y *D. humeralis aterrima* utilizan el estrato arbustivo para forrajear, esto se relaciona porque los recursos que consumen presentan este tipo de crecimiento, mientras tanto *D. cyanea* lo hace sobre estratos superiores observando el consumo de flores de *Eucalyptus sp* para esta zona; se observa una diferencia significativa con relación al uso de estratos vegetales, con un P-valor de 0,0002 ( $<0,05$ ) (Tabla 5).

Como se observa en la tabla 5, la distribución de las cuatro especies presentes en Paja Blanca se da hacia estratos arbustivos esto se podría soportar porque la mayoría de recursos florales consumidos pertenecen a este estrato vegetal, no obstante el P-valor de 0.32 en el uso de esta variable no muestra diferencias significativas por parte de las especies.

De acuerdo a la estructura vertical de la comunidad vegetal en Galeras y Corota, existen formaciones vegetales de tamaño variable, encontrándose elementos arbóreos y arbustivos con alturas desde 1.5m hasta 20m de alto, varias áreas presentan un estado transicional en el que los tipos de vegetación están dominados principalmente por especies arbustivas para Galeras y por representantes arbóreos para Corota. Se reporta que las especies de *Diglossa* en Galeras y Corota ocupan de manera diferente los estratos vegetales, en este sentido, Moynihan (1979) planteó que la presencia de

varias especies simpátricas de *Diglossa* implica una fuerte competencia entre ellas, la cual es mitigada por diferencias en su nicho de forrajeo y restricciones microgeográficas representadas en el uso diferencial de niveles o tipos de vegetación relacionando la proporción de recursos que tienen disponibles.

El índice de solapamiento muestra las diferencias que existen en cuanto a selección de estrato vegetal, para el caso de Galeras solo existe un solapamiento total entre *Diglossa humeralis aterrima* y *Diglossa albilatera* (100%) por el contrario, *Diglossa albilatera* y *Diglossa cyanea* no se solapan en absoluto (0%) al igual que *Diglossa humeralis aterrima* y *Diglossa cyanea* (0%). La Corota muestra valores de solapamiento bajos entre *Diglossa albilatera* y *Diglossa caerulescens* (19%) y entre *Diglossa caerulescens* y *Diglossa cyanea* (31%) sin embargo, *Diglossa albilatera* y *Diglossa cyanea* tiene un solapamiento casi total del 99%. Para el caso de Paja Blanca, donde la prueba de  $X^2$  muestra que no hay una diferencia de selección de estrato, el índice de solapamiento indica que hay un traslape de más del 83% entre las especies de esta zona. En este sentido, especies que son similares en la utilización de los recursos comunes evitan la competencia por medio de mecanismos que las diferencian suficientemente, así a pesar de tener un amplio traslape en una dimensión, pueden no traslapar su nicho en otra, pudiendo coexistir y explotar los recursos del hábitat de manera eficiente (Robins, 1971; Brown, 1982).

Tabla 5. Número de registros de las especies del género *Diglossa* utilizando los diferentes estratos vegetales en cada una de las tres zonas de estudio de la región Andina de Nariño

ZONA DE ESTUDIO	ESPECIES	ESTRATO DE VEGETACIÓN	
		ARBOLITO	ARBUSTIVO
Paja Blanca	<i>D. albilatera</i>	0	4
	<i>D. cyanea</i>	0	4
	<i>D. humeralis aterrima</i>	3	8
	<i>D. lafresnayii</i>	2	3
Galeras	<i>D. albilatera</i>	0	7
	<i>D. cyanea</i>	2	0
	<i>D. humeralis aterrima</i>	0	11
Corota	<i>D. albilatera</i>	0	3
	<i>D. cyanea</i>	1	8
	<i>D. caerulescens</i>	5	1

#### 7.4. Sitios de acceso para consumo de recurso alimenticio empleado por las especies del género *Diglossa*

Los sitios de acceso que utilizan las especies para llegar al alimento pueden ser fundamentales a la hora de tener ventajas ecológicas y perdurar en el tiempo, sin embargo no se pueden observar diferencias en el uso de estos sitios, según las pruebas de  $X^2$  y el índice de solapamiento de Pianka (Anexo F). En estos resultados no se observó preferencia por el sitio que eligen para acceder al recurso, sino por los recursos que consumen. Esta variable, se caracterizó por la utilización de tres lugares (flores, follaje y ramas) por parte de estas aves en las zonas de estudio como base para consumir los recursos.

En cuanto al uso en Paja Blanca se presentan diferencias entre el número de individuos observados por especie y el sitio de acceso que ocupan para alimentarse (P-valor 0,004), *D. albilatera*, *D. humeralis aterrima* y *D. lafresnayii* ocupan los tres sitios para acceder al recurso, mientras que *D. cyanea* está presente en follaje y ramas (Tabla 6). Estos resultados indican que el sitio de acceso al recurso en este sitio es un factor determinante para coexistir, esto se presenta por la cantidad de recursos disponibles, tal como lo confirma Cody (1975), en donde indica que la estructura y la composición florística de la vegetación pueden determinar, la distribución y abundancia del alimento, la disponibilidad de sitios de acceso para consumo de alimentos y de sitios para nidificar.

Los resultados obtenidos, no muestran diferencias significativas con relación a esta variable en Galeras y Corota, estos valores sugieren que las especies no utilizan sitios exclusivos para acceder al recurso. En Galeras cada especie utiliza de forma similar los diferentes sitios de acceso para consumo o para forrajear entre la vegetación, se observa que *D. cyanea* utiliza de forma equitativa los tres sitios para acceder al alimento al igual que *D. albilatera* y *D. humeralis aterrima* (P-valor 0,94), sin embargo, las diferencias en el uso entre las especies no es significativo (Tabla 6). Las observaciones en Corota reportan el uso de follaje por *D. caerulescens* y *D. cyanea* para alcanzar el alimento, estas observaciones corresponden a la alta presencia de especies de las familias Bromeliaceae y Araceae en la zona. No se encuentra preferencia en relación al sitio de acceso para alimentarse que eligen las especies presentes en la Corota con un P-valor de 0.35 (Tabla 6).

Tabla 6. Número de registros de los sitios de acceso para consumo de alimento usado por las especies del género *Diglossa* en tres zonas de estudio de la región Andina de Nariño

ZONA SE ESTUDIO	ESPECIES	SITIO DE ACCESO AL RECURSO		
		FLORES	FOLLAJE	RAMAS
Paja Blanca	<i>D. albilatera</i>	3	2	2
	<i>D. cyanea</i>	0	1	3
	<i>D. humeralis aterrима</i>	11	3	7
	<i>D. lafresnayii</i>	4	2	4
Galeras	<i>D. albilatera</i>	3	2	5
	<i>D. cyanea</i>	1	1	1
	<i>D. humeralis aterrима</i>	10	4	7
Corota	<i>D. albilatera</i>	3	0	3
	<i>D. cyanea</i>	3	6	4
	<i>D. caeruleascens</i>	3	4	3

#### 7.5. Estrategias de forrajeo empleadas por las especies del género *Diglossa* para acceder al recurso alimento

Las estrategias para acceder al alimento pueden ser definitivas a la hora de coexistencia entre especies, estas se encuentran estrechamente relacionadas con su morfología, lo cual permite usar de una u otra manera el recurso alimenticio (Rojas, 2007). Sin embargo, las especies del genero *Diglossa* en la región Andina de Nariño muestran grandes traslapes de más del 50% indicando que la forma de acceder a los recursos florales no es determinante a la hora de coexistir en los tres sitios de estudio, ya que las especies utilizan las diferentes estrategias que existen; esta afirmación se

ve apoyada por los tests de  $X^2$ , los cuales no arrojaron una diferencia significativa en cuanto a la preferencia de estrategias de forrajeo Paja Blanca (P-valor 0.17), Galeras (P-valor 0.52) y Corota (P-valor 0.0506) (Anexo G).

Las especies del género *Diglossa* utilizan diferentes estrategias de forrajeo o posiciones para acceder al recurso néctar de las flores que visitan y esto se relaciona con aspectos que demuestran el costo-beneficio que implica al ave el emplear energía para conseguir su alimento (Gutierrez, 2004). Sin embargo, para los sitios de estudio no se presentaron diferencias en las estrategias de forrajeo por las especies de *Diglossa*, es posible que las flores visitadas tengan gran cantidad de aminoácidos y calorías y su calidad sea alta, por lo cual la posición no es determinante respecto a la estrategia que deba adoptar el ave para alimentarse (Moermond, 1986; Maloof y Inouye, 2000).

Las estrategias de forrajeo más comunes utilizadas por las especies del género *Diglossa* para acceder al recurso en las zonas de estudio fueron perforar la flor para consumo de néctar, llegar de arriba y lateralmente y colgarse de lado. Montenegro *et al.* (2005) mencionan que las medidas del tarso, culmen total y expuesto y cuerda alar, se encuentran estrechamente relacionados con las estrategias de forrajeo y los hábitos alimenticios, lo cual interviene en la segregación del nicho trófico; no obstante en esta investigación no fueron determinantes al momento de acceder al recurso y por lo tanto no se considera una explicación de su coexistencia.

Tabla 7. Número de registros de estrategias de forrajeo empleadas por las especies del género *Diglossa* en Paja Blanca, Galeras y Corota (PER (perforar), HAL (halar), MAN (manipular), CC AB (colgada cabeza abajo), CL (colgada de lado), CC AR (colgar cabeza arriba) LL AB (llegar de abajo), LL L (llegar lateralmente), LL AR (llegar de arriba), ESC (escoger))

ZONA DE ESTUDIO	ESPECIES	ESTRATEGIAS DE FORRAJEO									
		PER	HAL	MAN	CC AB	C L	CC AR	LL AB	LL L	LL AR	ESC
Paja Blanca	<i>D. albilatera</i>	3	2	0	1	1	0	1	2	0	4
	<i>D. cyanea</i>	2	3	1	3	1	0	3	1	1	2
	<i>D. humeralis aterrima</i>	6	0	3	4	6	1	1	5	7	3
	<i>D. lafresnayii</i>	2	0	4	1	1	2	1	2	2	2
Galeras	<i>D. albilatera</i>	6	1	0	2	3	0	2	1	3	1
	<i>D. cyanea</i>	0	0	2	0	0	0	0	1	1	1
	<i>D. humeralis aterrima</i>	8	1	3	4	7	3	4	4	5	3
Corota	<i>D. albilatera</i>	3	0	0	0	2	0	0	2	3	2
	<i>D. cyanea</i>	4	1	4	0	6	0	1	4	3	5
	<i>D. caerulescens</i>	0	3	6	0	0	0	2	2	2	0

En áreas intervenidas donde los estratos predominantes son arbustivos, como Paja Blanca y Galeras, las especies del género *Diglossa* emplean diferentes recursos alimenticios para mantenerse y coexistir, consumiendo no solo néctar floral sino también frutos e insectos. Al reportar mayor variedad y disponibilidad de plantas consumibles, las aves ocupan diferentes estratos vegetales donde pueden acceder a los recursos de forma diferente, permitiéndoles coexistir en estas zonas. *D. humeralis aterrima* adopta una estrategia generalista incluyendo en su dieta 15 especies de plantas, la mayoría con 25°Brix lo cual garantiza su recompensa energética, sin embargo su dieta se complementa con insectos y frutos. *D. cyanea* por su parte

consume además de néctar, frutos de plantas exclusivas como son *Disterigma acuminatum*, *Prunus domestica*, *Macleania rupestris* y *Fuchsia sessifolia* diferenciando su dieta de las otras especies. *D. lafresnayii* se distribuye hacia alturas superiores, evitando la competencia con otras especies del género, en donde consume recursos como *Brachyotum lindenii*, una especie exclusiva registrada únicamente en Paja Blanca.

*D. albilatera* consume recursos florales exclusivos (*Abutilon megapotamicum*, *Iochroma fuchsioides* y *Palicourea angustifolia*) que le permiten diferenciarse de las otras especies de *Diglossa*, garantizando en buena medida la coexistencia.

Organismos altamente especializados generalmente tienen límites de tolerancia estrechos a lo largo de las dimensiones del nicho, esto explicaría la ausencia de *Diglossa caerulecens* en Paja Blanca y Galeras, ya que esta especie puede tener requerimientos muy específicos en cuanto sitios de forrajeo y estrato de vegetación, la única zona que favorece su presencia es la Corota, los recursos de los cuales se alimenta la vuelve una especie más restringida y menos abundante. De este modo, la coexistencia de especies dentro de un sitio en particular es posible gracias a mecanismos de partición de recursos. La selección del sitio de forrajeo es una de las principales variables que permite la coexistencia de especies en la Isla la Corota, por presentar mayor heterogeneidad con relación a la vegetación, este fue el único sitio en donde se observó uso de los cuatro sitios de forrajeo por parte de *D. cyanea*, *D. caerulecens* y *D. albilatera*; el uso diferencial de los hábitats a varias escalas

espaciales es uno de los factores más importantes que permiten la coexistencia de las tres especies presentes en este sitio.

## CONCLUSIONES

Las especies del género *Diglossa* no se solapan entre sus dietas porque cada especie tiene su dieta establecida, *D. albilatera*, *D. caerulescens* y *D. lafresnayii* tienen una dieta especialista.

*D. cyanea* amplía su dieta con el consumo de frutos y *D. humeralis aterrima* tiene una estrategia generalista en cuanto a su dieta, al consumir además de néctar insectos y frutos por esta razón tiene una distribución amplia y es abundante.

Colores rojizos y anaranjados y las formas tubulares son de especial atracción como recursos alimenticios para las especies del género *Diglossa*.

Existieron diferencias significativas por parte de las especies del género *Diglossa* con relación a las variables estudiadas, los recursos de consumo marcaron diferencias en los tres sitios de estudio, la elección de sitios de forrajeo se diferenció en Corota, el estrato de vegetación ocupado en Galeras y Corota, los sitios de acceso al recursos en Paja Blanca y en relación a las estrategias de forrajeo en las zonas de estudio no se reportaron preferencias.

*Diglossa caerulescens* se registró únicamente en el Santuario de Flora Isla la Corota prefiriendo el bosque conservado y estratos vegetales superiores como sitio de forrajeo.

Los altos valores del índice de solapamiento muestran que las especies del género *Diglossa* están compartiendo en gran medida muchas de las variables de su nicho, sin embargo la coexistencia está dada por la abundancia y preferencia de recursos vegetales de cada especie de *Diglossa*.

## RECOMENDACIONES

Se recomienda realizar este estudio con un tiempo mínimo de doce meses, con el fin de determinar la relación que tiene la fenología y los cambios climáticos con respecto a la coexistencia de *Diglossa*.

Es fundamental desarrollar investigaciones de las dietas de estas especies con el fin de explorar su nicho trófico.

## LITERATURA CITADA

- Álvarez, S. & Montenegro, S. 2008. Caracterización morfológica y molecular de *Diglossa lafresnayii* y *Diglossa humeralis aterrima humeralis* (Aves: Thraupidae). Tesis de Biología. Universidad de Nariño. Pasto-Colombia.
- Arango, S. 1990. Morfología y comportamiento alimenticio de las aves frugívoras de Carpanta. Pp. 127-138. En: Andrade, G. (ed). Carpanta selva nublada y páramo. Fundación Natura Bogotá.
- Arizmendi, M. C. 2001. Multiple ecological interactions: nectar robbers and hummingbirds in a highland forest in México. *Can. J. Zool.* 79: 997 – 1006.
- Baker, H. G. & Baker. I. 1983. A brief historical review of the chemistry of floral nectar. En (B. Bentley & T. Elias, eds.) *The biology of nectaries*: 126-152. Columbia Univ. Press, New York.
- Bock, W. J. 1985. Is *Diglossa* (Thraupinae?) Monophyletic? *Ornithological Monographs*.

- Bonilla, W. 2007. Hábitos alimenticios y estrategias de forrajeo de cuatro especies del género *Tangara* (Thraupidae) en la Reserva Natural La Planada. Nariño – Colombia. Tesis de Biología. Universidad de Nariño. Pasto-Colombia.
- Brumfield, R. T. & Edwards, S. V. 2007. Evolution into and out of the Andes: A Bayesian analysis of historical diversification in *Thamnophilus Antshrikes*. *Evolution* 61, 346- 367.
- Burns, K. J. & Naoki, K. 2004. Molecular phylogenetics and biogeography of Neotropical tanagers in the genus *Tangara*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32, 838-854.
- Caicedo, Y.L. y Urbano. S.M: 2011. Relación de la comunidad de aves frugívoras con la composición y estructura de la comunidad vegetal del Santuario de Flora Isla de la Corota (Nariño- Colombia). Tesis de Biología. Universidad de Nariño. Pasto-Colombia.
- Calderon-Leyton, J. J.; Flórez, C.; Cabrera-Finley, A. & Rosero, Y. 2011. Aves del departamento de Nariño, Colombia. *Biota colombiana*, 12 (1): 31-116.
- Castro, S., Silveira, P., Navarro, L. 2009. Floral traits variation, pollinator attraction and nectar robbers in *Polygala vayredae* (Polygalaceae). *Ecological Research* 24:47-55.

Cháves, J. A., Pollinger, J. P. & Smith, T. B. 2007. The role of geography and ecology in shaping the phylogeography of the speckled hummingbird (*Adelomyia melanogenys*) in Ecuador. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43, 795-807.

Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu Rev Ecol Syst*; 31:343–66.

Clements, J. F., T. S. Schulenberg, M. J. Iliff, B.L. Sullivan, C. L. Wood, and D. Roberson. 2013. The eBird/Clements checklist of birds of the world: Version 6.8. Downloaded from <http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>

Cody, M. L. & Diamond, J. M. 1975. *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. Press, Cambridge, England. 545 pp.

Córdoba, S. 1997. Diferencias ecológicas entre especies endémicas de la cordillera Occidental y especies ampliamente distribuidas (aves passeriformes) en Nariño. Colombia. Trabajo de grado Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, 134 pp

Corporación Autónoma Regional de Nariño Corponariño y Universidad de Nariño.

2007. Estado del arte de la información biofísica y socioeconómica de los páramos de Nariño.

Day, T. 2000. Competition and the effect of spatial resource heterogeneity on evolutionary diversification. *The Amer. Natur.* 155 (6): 790 – 803.

Delgado A., Ruiz S., Arévalo L., Castillo G., Viles N., Calderón J., Cañizales J., Muñoz Y., Ramos R. (Eds). 2007. Plan de acción en biodiversidad del departamento de Nariño 2006 – 2030 - Propuesta técnica. Corponariño, Gobernación de Nariño - Secretaría de Agricultura, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales - UAESPNN - Territorial Surandina, Universidad de Nariño, Universidad Mariana y Asociación para el Desarrollo Campesino. Pasto. 525 p.

Eckhart, V.M. 1991. The effects of floral display on pollinator visitation vary among populations of *Phacelia linearis* (Hydrophyllaceae). *Ecology and Evolution* 5:370-384.

Fernández Palacios, J. M. 2004. Introducción a las islas. En Fernández Palacios, José María y Morici, C. *Ecología insular*. España: Asociación Española de Ecología Terrestre. Pág 21-55.

Fjeldså, J. & Rahbek, C. 2006 Diversification of tanagers, a species rich bird group, from lowlands to Montane regions of South America. Integrative and comparative Biology, 1-10. Haven, connecticut: Yale University Press.

Flores, M. A., 2011. Compilación Bibliográfica de *Brugmansia* spp. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Veracruzana.

Gentry, A. & Emmons, L. H. 1987. Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory of Neotropical forests. En: Biotrópica. Vol. 19, N°. 3. Pág. 216-227.

Gill, F. B. 1978. Proximate costs of competition for nectar. Amer. Zool. 18: 753 – 763.

Gómez, J. M., Bosch, J., Perfectti, F., Fernández, J. D., Abdelaziz, M., Camacho, J. P. M. 2008. Association between floral traits and rewards in *Erysimum mediohispanicum* (Brassicaceae). Annals of Botany 101:1413-1420.

Gordon, Caleb E. 2000. The coexistence of species. La coexistencia de especies. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Arizona, Tucson. Revista Chilena de Historia Natural.

- Gotelli, N. J & Entsminger, G. L. 2001. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465 [en línea] <<http://homepages.tog-ether.net/~gentsmin/ecosim.htm>>
- Gutiérrez, A., Rojas-Nossa, S. V. & Stiles, F. G. 2004. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas Altoandinos. *Ornitología Neotropical* 15 (Suppl.): 205 – 213.
- Gutiérrez, A. 2008. Las interacciones ecológicas y estructura de una comunidad Altoandina de colibríes y flores en la Cordillera Oriental de Colombia. Corporación ECOTONO y Grupo de Ornitología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., Colombia. *Ornitología Colombiana* No.7 (2008):17-42.
- Hackett, S. 1995. Molecular systematics and zoogeography of flowerpiercers in the *Diglossa baritula* complex. *Auk* 112: 156-170.
- Hilty, S. L. y Brown, W. L. 1986. *A Guide to the Birds of Colombia*. Princeton University Press, New Jersey.
- Hutchinson, G. E. 1965. *The Ecological Theater & the Evolutionary Play*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA. 139 pp.

InfoNatura: Animals and Ecosystems of Latin America [web application]. 2007.

Version 5.0. Arlington, Virginia (USA): Nature Serve. Available:

<http://www.natureserve.org/infonatura>. (Accessed: October 4, 2011).

Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt  
Colombia. Institute Alexander Von Humboldt – IAvH, World Wildlife Fund –  
WWF Colombia, Asociación para el Desarrollo Campesino – ADC. Proyecto  
de Incentivos para la Laguna de la Cocha como sitio RAMSAR. 2004.  
Informe final primera fase.

Isler, M. L. & Isler, P.R. 1987 The tanagers: Natural history, distribution, and  
identification. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.

Kazuya Naoki'j, Seasonal Change Of Flower Use By The Slaty Flowerpiercer  
(*Diglossa plumbea*) Wilson Bull., 110(3), 1998, pp. 393-397  
Lawrence: Allen  
Press Inc.

Leibold, M.A. & Mcpeek, M.A. 2006. Coexistence of the niche and neutral  
perspectives in community ecology. *Ecology*;87:1399–10.

Maloof, J. and Inouye, D. 2000. Are Nectar Robbers Cheaters or Mutualists?  
*Ecology*, 81(10): 2651-2661.

Mauck, W. 2008. Phylogeny, Biography and parallel Evolution of hook size in flowerpierces (*Diglossa* and *Diglossopsis*). Thesis Máster of science in Biology. Faculty of San Diego State University. P. 1-38.

Ministerio del Medio Ambiente, 1998. Unidad administrativa, especial del sistema de Parques Nacionales Naturales. Pasto. Plan de manejo. Santuario de flora y fauna Galeras, Regional Surandina.

Ministerio del Medio Ambiente, 2000. Ficha informativa de los Humedales Ramsar, Laguna de La Cocha. Convención sobre los humedales.

Montenegro, S.; Álvarez, S.; Calderón, J.J. & Noguera, E. 2005. Hábitos alimenticios y simpatria de los robamieles *Diglossa humeralis aterrima*, *Diglossa lafresnayii* y *Diglossa cyanea*, en un bosque Andino (Santuario de fauna y flora Galeras). Aceptado Revista Novedades Colombianas .

Moermond, T. C. 1986. A mechanistic approach to the structure of animal communities: Anolis lizards and birds. *Am. Zool.*, 26: 23–37.

Morin, P.J. (1999). *Community ecology*. Blackwell Science, Inc. Blackwell Publishing company.

- Moynihan, M. 1979. Geographic variation in social behavior and in adaptations to competition among Andean birds, Publ. Nuttall Ornithol.Club N° 18.
- Muñoz, A. y Rodríguez, E.M. 2000. Estudio Ecológico comparativo de Bromeliaceae epífitas en dos zonas de vida: bmh-MB “Isla la Corota Lago Guamués” Dpto. Nariño y bh-T Dpto. Del Putumayo. San Juan de Pasto. Pág.102. Trabajo de grado (Biólogo). Universidad de Nariño. Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas. Programa de Biología.
- Naoky, K. 2003a. Evolution of Ecological Diversity in the Neotropical Tanagers of the genus *Tangara* (Aves: Thraupidae). Louisiana State University. Ph.D. dissertation.
- Naoky, K. 2003b. The Relative Importance of Arthropods and Fruits in Foraging Behavior of Omnivorous Tanagers (Thraupidae): The Comparison of Three Methods. *The Condor*. 105: 135-139.
- Ornelas, J.F., Ordano, M., de Nova, A.J., Quintero, M.E., Garland, T. Jr. 2007. Phylogenetic analysis of interspecific variation in nectar of hummingbird-visited plants. *Journal of Evolutionary Biology* 20:1904-1917.

Pérez-Emán. 2005 Molecular phylogenetics and biogeography of the Neotropical redstarts (Myioborus; Aves, Parulinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37, 511-528.

Pianka E. 1976. Competition and niche overlap. A method of measuring them. *Ecology*; 53: 687-92.

Rangel-CH J., & Velásquez A. 2000. Métodos de estudio de la vegetación. En: Rangel Ch. Colombia Diversidad Biótica III. La Región de Vida Paramuna. Santa Fe de Bogotá: Ed. Unibiblos.

Remsen, J. V., Jr., C. D. Cadena, A. Jaramillo, M. Nores, J. F. Pacheco, J. Pérez-Emán, M. B. Robbins, F. G. Stiles, D. F. Stotz, and K. J. Zimmer. Version. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. (Consultado Mayo 2014).

<http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>

Remsen, J.V. & Robinson S.K. 1990. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitat. Pp 144-160, en: MORRISON, M.L. *et al* Avian foraging: Theory methodology, and applications, studies in avian biology .

- Rojas, S. V., 2007. Strategies of nectar extraction by Flowerpiercers (Aves:*Diglossa* and *Diglossopsis*) and their effects on the pollination of high Andean plants. *Ornitología Colombiana* No 5 (2007): 21-39.
- Rojas, S. V., 2005. Ecología de la comunidad de pinchaflores (Aves: *Diglossa* y *Diglossopsis*) en un bosque altoandino. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Rojas-Nossa, S.V. (2013). Asociación entre el robo de néctar y las características florales en una comunidad montana de los Andes colombianos. *Ecosistemas* 22(2):107-112. Doi.: 10.7818/ECOS.2013.22-2.16
- Samboni, V. 2010. Interacción colibrí-flor en un bosque fragmentado seco montano. (Reserva Natural El Charmolán). Vereda Hatotongosoy. Buesaco. Tesis de Biología. Universidad de Nariño. Pasto-Colombia.
- Schondube, J. E. & C. Martínez del Río. 2002. The flowerpiercers' hook: an experimental test of an evolutionary trade-off. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 270: 195-198.
- Schondube, J. E. & C. Martínez del Río. 2003. Concentration-dependent sugar preferences in néctar-feeding birds: mechanisms and consequences. *Functional Ecology* 17:445-443.

- Sibley, C. G. & Monroe, B. L. 1990 Distribution and Taxonomy of Birds of the World. New
- Skutch, A. F. 1950. The nesting season of Central American birds in relation to climate and food supply. *Ibis* 92: 185–223.
- Skutch, A. F. 1954. Life histories of central american birds, pacific coast avifauna. Berkeley, CA: Cooper Ornithological Society.
- Smith, R.L. Smith, T.M. 1998. Interspecific competition. En: Elements of ecology. The Benjamin/Cummings Publishing Co. CA. 555 pp.
- Smith, R.L. y Smith, T.M. 2001. Ecología. 4 ed. Madrid: Pearson educación.
- Stiles, F. G.; Ayala, A. V. & Girón, M. 1992. Polinización de las Flores de *Brachyotum* (Melastomataceae) por dos especies de *Diglossa* (Emberizidae). *Caldasia*, 17 (1) p. 47-54.
- Stiles, F.G. 1980. The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis* 122: 322–343.
- Tokeshi, M. 1999. Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives. Blackwell Science. Oxford. 454 pp.

Vargas, J.O., 2006. Relación entre el pinchaflor negro (*Diglossa humeralis aterrima*) y la vegetación nativa en el parque metropolitano de Quito, Ecuador: un aporte para la conservación y manejo de la vida silvestre del parque metropolitano de Quito. Universidad San Francisco de Quito. Tesis de grado presentada como requisito para la obtención del título de Ecólogo Aplicado.

Vuilleumier, F. 1969. Systematics and Evolution in *Diglossa* (Aves, Coerebidae). American Museum Novitates. New York. Número 2381. p. 1-44.

Waser, N. 1978. Interspecific Pollen Transfer and Competition between Co-Occurring Plant Species. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Arizona, Tucson, AZ 85721, USA. *Oecologia* (Berl.) 36, 223-236.

Wolf, L. 1970. The impact of seasonal flowering on the biology of some tropical hummingbirds. *The Condor* 72: 1 – 14.

Wolf & Hainsworth, F. R. 1971. Time and energy budgets of territorial hummingbirds. *Ecology* 52: 980 – 988.

Zar, J.H. 1996. *Bioestatistical Analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliff, New Jersey.

[http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p\\_p\\_spp=637196](http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p_p_spp=637196).

Recuperado en: Octubre de 2013

<http://phthiraptera.info/phthiraptera.org/Checklists/Birds/Passeriformes/Thraupidae.htm>

m. Recuperado en: Octubre de 2013

[http://worldbirds.eu/abcd/deepblue\\_flowerpiercer.htm](http://worldbirds.eu/abcd/deepblue_flowerpiercer.htm). Recuperado en: Noviembre de 2014

<http://www.oikos.unam.mx/laboratorios/funcional/publicaciones.htm>. Recuperado en: Diciembre de 2013

Cite this page: Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. 13 Feb 2014  
<<http://www.tropicos.org/Name/27806073>>© 2014 Missouri Botanical Garden -  
4344 Shaw Boulevard - Saint Louis, Missouri 63110 Send feedback|Terms Of  
Use|API|Linking to Tropicos|FAQ|Additional Info. Recuperado en: Marzo 2014

[http://aplicaciones2.colombiaaprende.edu.co/concursos/expediciones\\_botanicas/ver\\_herbarios.php?id=1035](http://aplicaciones2.colombiaaprende.edu.co/concursos/expediciones_botanicas/ver_herbarios.php?id=1035) Plantas mutis. Recuperado en: Marzo 2014

<http://caterpillars.unr.edu/lsacat/ecuador/plants/index.htm> Plantas Ecuador.  
Recuperado en: Marzo 2014

<http://www.parquesnacionales.gov.co/portal/ecoturismo/region-andina/santuario-de-flora-y-fauna-isla-de-la-corota/> Sitio corota. Recuperado en: Enero 2014

<http://www.colparques.net/GALERAS.htm> Descripción de sitio Galeras. Recuperado en: Enero 2014

<http://www.revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/viewFile/35729/36296>.

Recuperado en: Febrero de 2014

## ANEXOS

Anexo A. Familia, género, especie y características relevantes de las plantas utilizadas como fuente de alimento por parte de las especies del género *Diglossa* en las zonas de estudio

FAMILIA	ESPECIE VEGETAL	FORMA Y COLOR DE COROLA
Aquifoliaceae	<i>Ilex uniflora</i> Benth.	Abierta/Blanca
Araceae	<i>Anthurium</i> cf. <i>Bogotense</i>	Abierta/Verde
Araceae	<i>Anthurium</i> sp	Abierta/Rosada
Asteraceae	<i>Barnadesia spinosa</i> L. f.	Abierta/Rosado a blanco
Bromeliaceae	<i>Guzmania gloriosa</i> (André) André ex Mez	Naranja
Bromeliaceae	<i>Tillandsia complanata</i> Benth.	Tubular/Fucsia
Campanulaceae	<i>Siphocampylus giganteus</i> (Cav.) G. Don	Abierta/Blanco a crema
Elaeocarpaceae	<i>Vallea stipularis</i> L. f.	Abierta/Rosada
Ericaceae	<i>Bejaria glauca</i> Bonpl.	Tubular/Fucsia
Ericaceae	<i>Cavendishia bracteata</i> (Ruiz & Pav. ex J. St.-Hil.) Hoerold	Tubular/Rosada
Ericaceae	<i>Disterigma acuminatum</i> (Kunth) Nied.	Fruto morado
Ericaceae	<i>Macleania rupestris</i> (Kunth) A.C. Sm.	Flor tubular/Roja Fruto verde a vinotinto
Malvacea	<i>Abutilon megapotamicum</i> (Spreng.) A. St.-Hil. & Naudin	Tubular/Amarilla con rojo
Melastomataceae	<i>Brachyotum ledifolium</i> (Desr.) Triana	Tubular corto/Amarillo
Melastomataceae	<i>Brachyotum lindenii</i> Cogn.	Tubular corto/Moradoo
Melastomataceae	<i>Miconia theaezans</i> (Bonpl.) Cogn.	Abierta/Blanca
Myrtaceae	<i>Eucalyptus</i> L'Hér.	Abierta/Blanca a crema
Onagraceae	<i>Fuchsia boliviana</i> Carrière	Tubular/Fucsia
Onagraceae	<i>Fuchsia canescens</i> Benth.	Tubular/Rosada
Onagraceae	<i>Fuchsia corollata</i> Benth.	Tubular/Roja

FAMILIA	ESPECIE VEGETAL	FORMA Y COLOR DE COROLA
Onagraceae	<i>Fuchsia dependens</i> Hook.	Tubular/Roja a naranja
Onagraceae	<i>Fuchsia sessilifolia</i> Benth.	Tubular/Roja
Passifloraceae	<i>Passiflora mollissima</i> (Kunth) L.H. Bailey	Tubular/Rosada
Polygalaceae	<i>Monnina aestuans</i> (L. f.) DC.	Abierta/Morada pequeña
Rosaceae	<i>Hesperomeles glabrata</i> Kunth	Abierta/Rosada a blanca
Rosaceae	<i>Prunus domestica</i> L.	Abierta/Blanca Fruto vinotinto
Rubiaceae	<i>Palicourea angustifolia</i> Kunth	Tubular corto/Azul a morada
Solanaceae	<i>Brugmansia arborea</i> (L.) Lagerh.	Tubular/Blanca
Solanaceae	<i>Brugmansia aurea</i> Lagerh.	Tubular/Amarillo
Solanaceae	<i>Brugmansia sanguinea</i> (Ruiz & Pav.) D. Don	Tubular/Roja con amarillo
Solanaceae	<i>Ichroma fuchsoides</i> (Bonpl.) Miers	Tubular/Roja

Anexo B. En parte superior especies consumidas por especies del género *Diglossa* en Paja Blanca, lado izquierdo *Brachyotum ledifolium* y derecho *Fuchsia boliviana*, sobre los botones florales se encuentra *D. humeralis aterrima*. En parte central especies consumidas en Galeras, lado izquierdo *Brugmansia sanguinea* y derecho *Fuchsia dependens* y en la parte inferior, especies consumidas en Corota, lado izquierdo *Bejaria glauca* y derecho *Cavendishia bracteata* (Fuente: Villarreal, E. 2014)





Anexo C Número de registros florales que fueron utilizados entre las especies del género *Diglossa* en las tres zonas de estudio

ESPECIE	<i>D. albilatera</i>	<i>D. caerulescens</i>	<i>D. cyanea</i>	<i>D. humeralis</i> <i>aterrima</i>	<i>D. lafresnayii</i>
<i>Brachyotum ledifolium</i>	0	0	0	3	1
<i>Macleania rupestris</i>	0	0	1	1	2
<i>Tillandsia complanata</i>	0	2	1	0	0
<i>Cavendishia bracteata</i>	3	0	1	0	0
<i>Brugmansia arborea</i>	2	0	0	1	0
<i>Brugmansia sanguinea</i>	1	0	0	4	0
<i>Fuchsia dependens</i>	1	0	0	1	0
<i>Monnina aestuans</i>	1	0	0	1	0

ANEXO D. Índices de solapamiento de la variable sitios de forrajeo de las especies del género *Diglossa* en los sitios de estudio

Paja Blanca

	<i>Diglossa albilatera</i>	<i>Diglossa cyanea</i>	<i>Diglossa humeralis aterrima</i>	<i>Diglossa lafresnayii</i>	<i>Diglossa caerulescens</i>
<i>Diglossa albilatera</i>		0.7	0.97	0.58	-
<i>Diglossa cyanea</i>	-		0.84	0.64	-
<i>Diglossa humeralis aterrima</i>	-	-		0.64	-
<i>Diglossa lafresnayii</i>	-	-	-		-
<i>Diglossa caerulescens</i>	-	-	-	-	

Galeras

	<i>Diglossa albilatera</i>	<i>Diglossa cyanea</i>	<i>Diglossa humeralis aterrima</i>	<i>Diglossa lafresnayii</i>	<i>Diglossa caerulescens</i>
<i>Diglossa albilatera</i>		0.83	0.99	-	-
<i>Diglossa cyanea</i>	-		0.87	-	-
<i>Diglossa humeralis aterrima</i>	-	-		-	-
<i>Diglossa lafresnayii</i>	-	-	-		-
<i>Diglossa caerulescens</i>	-	-	-	-	

Corota

	<i>Diglossa albilatera</i>	<i>Diglossa cyanea</i>	<i>Diglossa humeralis aterrima</i>	<i>Diglossa lafresnayii</i>	<i>Diglossa caerulescens</i>
<i>Diglossa albilatera</i>		0.92	-	-	0
<i>Diglossa cyanea</i>	-		-	-	0.15
<i>Diglossa humeralis aterrima</i>	-	-		-	-
<i>Diglossa lafresnayii</i>	-	-	-		-
<i>Diglossa caerulescens</i>	-	-	-	-	

ANEXO E. Índices de solapamiento de la variable estrato vegetal de las especies del género *Diglossa* en los sitios de estudio

Paja Blanca

	<i>Diglossa albilatera</i>	<i>Diglossa cyanea</i>	<i>Diglossa humeralis aterrima</i>	<i>Diglossa lafresnayii</i>	<i>Diglossa caerulescens</i>
<i>Diglossa albilatera</i>		1	0.93	0.83	-
<i>Diglossa cyanea</i>	-		0.93	0.83	-
<i>Diglossa humeralis aterrima</i>	-	-		0.97	-
<i>Diglossa lafresnayii</i>	-	-	-		-
<i>Diglossa caerulescens</i>	-	-	-	-	

Galeras

	<i>Diglossa albilatera</i>	<i>Diglossa cyanea</i>	<i>Diglossa humeralis aterrima</i>	<i>Diglossa lafresnayii</i>	<i>Diglossa caerulescens</i>
<i>Diglossa albilatera</i>		0	1	-	-
<i>Diglossa cyanea</i>	-		0	-	-
<i>Diglossa humeralis aterrima</i>	-	-		-	-
<i>Diglossa lafresnayii</i>	-	-	-		-
<i>Diglossa caerulescens</i>	-	-	-	-	

Corota

	<i>Diglossa albilatera</i>	<i>Diglossa cyanea</i>	<i>Diglossa humeralis aterrima</i>	<i>Diglossa lafresnayii</i>	<i>Diglossa caerulescens</i>
<i>Diglossa albilatera</i>		0.99	-	-	0.19
<i>Diglossa cyanea</i>	-		-	-	0.31
<i>Diglossa humeralis aterrima</i>	-	-		-	-
<i>Diglossa lafresnayii</i>	-	-	-		-
<i>Diglossa caerulescens</i>	-	-	-	-	

ANEXO F. Índices de solapamiento de la variable sitios de acceso para consumo de recurso alimento de las especies del género *Diglossa* en los sitios de estudio

Paja Blanca

	<i>Diglossa albilatera</i>	<i>Diglossa cyanea</i>	<i>Diglossa humeralis aterrima</i>	<i>Diglossa lafresnayii</i>	<i>Diglossa caerulescens</i>
<i>Diglossa albilatera</i>		0.38	0.96	0.97	-
<i>Diglossa cyanea</i>	-		0.35	0.45	-
<i>Diglossa humeralis aterrima</i>	-	-		0.97	-
<i>Diglossa lafresnayii</i>	-	-	-		-
<i>Diglossa caerulescens</i>	-	-	-	-	

Galeras

	<i>Diglossa albilatera</i>	<i>Diglossa cyanea</i>	<i>Diglossa humeralis aterrima</i>	<i>Diglossa lafresnayii</i>	<i>Diglossa caerulescens</i>
<i>Diglossa albilatera</i>		0.92	0.92	-	-
<i>Diglossa cyanea</i>	-		0.93	-	-
<i>Diglossa humeralis aterrima</i>	-	-		-	-
<i>Diglossa lafresnayii</i>	-	-	-		-
<i>Diglossa caerulescens</i>	-	-	-	-	

Corota

	<i>Diglossa albilatera</i>	<i>Diglossa cyanea</i>	<i>Diglossa humeralis aterrima</i>	<i>Diglossa lafresnayii</i>	<i>Diglossa caerulescens</i>
<i>Diglossa albilatera</i>		0.61	-	-	0.72
<i>Diglossa cyanea</i>	-		-	-	0.95
<i>Diglossa humeralis aterrima</i>	-	-		-	-
<i>Diglossa lafresnayii</i>	-	-	-		-
<i>Diglossa caerulescens</i>	-	-	-	-	

ANEXO G. Índices de solapamiento de la variable estrategias de forrajeo de las especies del género *Diglossa* en los sitios de estudio

Paja Blanca

	<i>Diglossa albilatera</i>	<i>Diglossa cyanea</i>	<i>Diglossa humeralis aterrma</i>	<i>Diglossa lafresnayii</i>	<i>Diglossa caerulescens</i>
<i>Diglossa albilatera</i>		0.77	0.63	0.56	-
<i>Diglossa cyanea</i>	-		0.64	0.58	-
<i>Diglossa humeralis aterrma</i>	-	-		0.79	-
<i>Diglossa lafresnayii</i>	-	-	-		-
<i>Diglossa caerulescens</i>	-	-	-	-	

Galeras

	<i>Diglossa albilatera</i>	<i>Diglossa cyanea</i>	<i>Diglossa humeralis aterrma</i>	<i>Diglossa lafresnayii</i>	<i>Diglossa caerulescens</i>
<i>Diglossa albilatera</i>		0.23	0.91	-	-
<i>Diglossa cyanea</i>	-		0.45	-	-
<i>Diglossa humeralis aterrma</i>	-	-		-	-
<i>Diglossa lafresnayii</i>	-	-	-		-
<i>Diglossa caerulescens</i>	-	-	-	-	

Corota

	<i>Diglossa albilatera</i>	<i>Diglossa cyanea</i>	<i>Diglossa humeralis aterrima</i>	<i>Diglossa lafresnayii</i>	<i>Diglossa caerulescens</i>
<i>Diglossa albilatera</i>		0.83	-	-	0.24
<i>Diglossa cyanea</i>	-		-	-	0.55
<i>Diglossa humeralis aterrima</i>	-	-		-	-
<i>Diglossa lafresnayii</i>	-	-	-		-
<i>Diglossa caerulescens</i>	-	-	-	-	