

EVALUACIÓN DE LA HIPÓTESIS DE CO-EVOLUCIÓN MORFOLÓGICA PICO COLIBRÍ-
COROLA PLANTA EN UN SISTEMA COLIBRÍ-FLOR ALTO ANDINO EN EL SUR DE
COLOMBIA (VOLCÁN GALERAS)

JORGE EDUARDO BURBANO ÁLVAREZ

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO

2012

EVALUACIÓN DE LA HIPÓTESIS DE CO-EVOLUCIÓN MORFOLÓGICA PICO COLIBRÍ-COROLA PLANTA EN UN SISTEMA COLIBRÍ-FLOR ALTO ANDINO EN EL SUR DE COLOMBIA (VOLCÁN GALERAS)

JORGE EDUARDO BURBANO ÁLVAREZ

Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar al título de Biólogo

Directores:

Aquiles Gutiérrez Zamora
Maestría en ciencias Biológicas

Rodrigo Prieto Sánchez
Maestría en genética

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO

2012

NOTA DE RESPONSABILIDAD

Las ideas y conclusiones aportadas en el siguiente trabajo son responsabilidad exclusiva del autor.

Artículo 1^{ro} del Acuerdo No. 324 de octubre 11 de 1966 emanado del Honorable Consejo Directivo de la Universidad de Nariño.

Nota de aceptación:



E. AQUILES GUTIÉRREZ Z.



RODRIGO PRIETO

Firma de los Directores de tesis



JHON JAIRO CALDERÓN LEYTÓN
Jurado Evaluador

Firma del jurado



MARTHA SOFÍA GONZÁLEZ INSUASTI
Jurado Evaluador

Firma del jurado

San Juan de Pasto, Julio de 2012

RESUMEN

Los investigadores de la interacción colibrí-planta han concluido que es notable la influencia de procesos de co-evolución morfológica, resaltando la relación entre picos y corolas como evidencia de ello y la importancia del acople pico-corola para la escogencia de recursos (néctar y polinizadores). Sin embargo, la hipótesis de co-evolución pico-corola no se ha evaluado de forma explícita. En esta investigación busco hacerlo sobre un sistema planta-colibrí altoandino en el flanco oriental del Volcán Galeras al sur de Colombia.

Hice una comparación morfológica general entre los picos de los colibríes y las corolas de las plantas de la interacción con base en tres variables que incluyeron tamaños y formas. Luego, para cada colibrí correlacione la afinidad morfológica pico-corola con las frecuencias de interacción con las plantas, también las distancias morfológicas entre los picos de los colibríes con las distancias ecológicas entre ellos (índice de Feinsinger). Comparé las proporciones de plantas con corolas tubulares para las cuales no hubo registros de interacción con grupos animales diferentes a los colibríes (CT) y otras que no cumplieron con estos requisitos (no CT) en el espectro de recursos de los colibríes, las frecuencias de interacción con cada uno de esos grupos y las cantidades de néctar diario producido por estos. Por último busqué verificar si las asociaciones eco-morfológicas entre colibríes y plantas estaban constituidas por aquellas especies con estructura pico-corola similares.

Los resultados, para el cluster indicaron que existe una mayor similitud pico-corola en el caso de los colibríes pequeños y medianos con sus plantas, a pesar de su generalismo morfológico y ecológico. Las correlaciones entre acople pico-corola y frecuencia de interacción se presentaron para *Eriocnemis mosquera* y *Lafresnaya lafresnayi* mientras que la correlación entre distancias morfológicas y ecológicas (índice de feinsinger) se presentaron para los colibríes de picos pequeños y más grandes lo cual resalto el efecto del tamaño en la escogencia de los recursos. No hubo diferencias en la proporción de plantas CT y no CT en los recursos de los colibríes excepto para *L. lafresnayi*. Las frecuencias de interacción de los colibríes con sus plantas CT y no CT no fueron diferentes, pero, la sumatoria de las frecuencias de interacción con cada uno de esos grupos de plantas, fueron mayores con las CT por el uso de plantas individuales

lo cual no permitió definir claramente preferencia sobre algún grupo particular. Por último, las asociaciones de colibríes y plantas en el análisis de correspondencias estuvieron constituidas por especies con picos y corolas que de acuerdo al cluster morfológico pertenecieron a grupos distintos y/o por especies generalistas ecológicamente.

De acuerdo con los resultados, solo fue posible apoyar la ocurrencia de un posible proceso de co-evolución morfológica pico-corola para *E. mosquera* y *Maclania rupestris*. Se destacó el generalismo morfológico, restringido de forma no absoluta por las limitaciones que imponen la forma y el tamaño del pico sobre el acceso al néctar, lo cual, junto a la cantidad de este último parece explicar la frecuencia en que se dan las visitas a las plantas en el área.

Palabras clave: Co-evolución, pico colibrí, corola planta, afinidad morfológica, especialización morfo-ecológica, generalismo morfo-ecológico.

ABSTRACT

Researchers at the hummingbird-plant interaction concluded that it is remarkable the influence of co-evolution processes of morphological, highlighting the relationship between peaks and corollas of blossoms as evidence of this and the importance of peak-corolla relation for the selection of resources (nectar and pollinators). However, the hypothesis of co-evolution peak-corolla has not been evaluated explicitly. In this research I seek to do it on a community of plants and hummingbird in the Andean on the eastern flank of the Galeras volcano in southern Colombia.

I made a general morphological comparison between the peaks of hummingbirds and corollas of plants of the interaction based on three variables, including sizes and shapes. Then, for each hummingbird correlated the morphological affinity corolla- peak with frequencies of interaction with plants, also morphological distance between the peaks of hummingbirds with ecological distances between them (Feinsinger's index). I compared the proportions of plants with tubular corollas for which there were no records of interactions with different animals to the hummingbirds (CT) and others that did not meet these requirements (not CT) in the resources of the hummingbirds, the frequencies of interaction with each of these groups and the amounts of daily nectar produced by these. Finally check whether the eco-morphological associations between hummingbirds and plants were made up of species with similar corolla-peak structure.

The results for the cluster indicated a greater similarity to peak and corolla in the case of small and medium hummingbirds with your plants, despite their morphological and ecological generalism. The correlations between affinity corolla-peak and frequency of interaction is presented for *Eriocnemis mosquera* and *Lafresnaya lafresnayi* while the correlation between morphological and ecological distances (Feinsinger's index) were presented for hummingbirds of smaller and larger peaks and it's remarkable the effect of size in the choice of resources. There was no difference in the proportion of CT and non CT plants in hummingbirds resources except for *L. lafresnayi*. The frequency of interaction of hummingbirds with CT and non CT plants were not different, but the sum of the frequencies of interaction with each of these groups of plants, were higher with the CT by the use of individual plants which do not possible to define clear

preference of the hummingbirds on a particular group of plants. Finally the associations of hummingbirds and plants in the correspondence analysis were formed by species with peaks in corollas that according to morphological cluster belonged to different groups and / or ecologically generalist species.

According to the results, it was only possible to support the occurrence of a possible morphological co-evolution corolla-beak morphology for *E. Mosquera* and *Maclania rupestris*. Highlighted the morphological generalism, restricted by the limitations imposed by the shape and size of the peak on access to nectar, which, together with the amount of the nectar seems to explain the frequency of visits to the plants in the area.

Keywords: Co-evolution, hummingbird beak, corolla plant morphological affinity, morpho-ecological specialization, morpho-ecological generalism.

CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN	16
HIPÓTESIS DE TRABAJO	19
PREDICCIONES	20
OBJETIVOS	21
Objetivo general	21
Objetivos específicos	21
MARCO TEORICO	22
Marco referencial de los procesos co-evolutivos	23
<i>Co-evolución difusa</i>	25
Trochilidae	27
Interacción colibrí-planta	28
Diversidad de colibríes y plantas en alta montaña	30
ANTECEDENTES	32
MÉTODOS	33
Área de estudio	33
Literatura de referencia	34
Trabajo de campo	35
Muestreos de información	35
<i>Los colibríes</i>	35
<i>Las plantas</i>	36
<i>Tratamiento morfológico de picos y corolas</i>	36
Abordaje metodológico de los objetivos específicos	37
RESULTADOS	41
DISCUSIÓN	57
CONCLUSIONES	68
RECOMENDACIONES	71

BIBLIOGRAFÍA

72

ANEXOS85

85

LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Valores del coeficiente de correlación lineal de Sperman entre las variables acople pico-corola y frecuencia de interacción junto al valor del coeficiente de determinación y el nivel de significancia.....	49
Tabla 2. Valores del coeficiente de correlación lineal de Sperman entre las variables diferencia morfológica entre los picos de los colibríes y similitud en el uso de los recursos junto al valor del coeficiente de determinación y el nivel de significancia.....	50
Tabla 3. Plantas CT y no CT.....	51
Tabla 4. Número de plantas CT y no CT visitadas por cada colibrí junto a valores de ji-cuadrado y niveles de significancia que determinan si existen diferencias de proporción de cada una en el espectro de recursos de cada colibrí.....	52
Tabla 5. Diferencias significativas en las frecuencias de interacción de los colibríes con los grupos de plantas CT y no CT. U _{min} =menor valor de U calculado; U _{tab} =valor tabular de U.....	53
Tabla 6. Diferencias significativas entre las frecuencias totales de interacción de los colibríes con los grupos de plantas CT y no CT.....	53

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. (a) área de estudio entre las líneas punteadas en detalle en la fotografía de la izquierda y (b) respecto al resto del complejo volcánico y la ciudad de San Juan de Pasto en la fotografía derecha. Los cuadros indican la posición de la primera y segunda cataratas de la quebrada Mijitayo abajo y arriba respectivamente.....	34
Figura 2. Se indican las variables “análogas” medidas AC=arco central; CC=cuerda central, con líneas rojas sobre los picos y las corolas de las plantas.....	36
Figura 3. Asociaciones morfológicas de colibríes y plantas según las tres variables mencionadas en los métodos AC=arco central; CC=cuerda central; CC/AC=razón de curvatura y contorno. Los colibríes están marcados con azul....	42
Figura 4. Especies de colibríes y las corolas de las plantas con que se asociaron en el cluster según las similitudes morfológicas de picos y corolas.....	43
Figura 5. Especies de colibríes y las corolas de las plantas con que se asociaron en el cluster según las similitudes morfológicas de picos y corolas.....	44
Figura 6. Plantas del cluster morfológico. Las fotografías de <i>P. mixta</i> , <i>S. giganteus</i> , <i>B. linifolia</i> , <i>B. resinosa</i> y <i>B. ledifolium</i> fueron tomadas de internet.....	47
Figura 7. Asociaciones ecológicas entre colibríes y plantas. Em= <i>E. mosquera</i> ; Ac= <i>A. cupripenis</i> ; Ch= <i>C. herrani</i> ; Mt= <i>M. tyrianthina</i> ; Ll= <i>L. lafresnayi</i> ; Ee= <i>e. ensifera</i> ; Cl= <i>C. lutetiae</i> ; Pc= <i>P. cyanopterus</i> ; Rm= <i>R. mycorrhynchum</i>	55

LISTA DE ANEXOS

	Pág.
Anexo A.....	86
Anexo B.....	88
Anexo C.....	89
Anexo D.....	90

GLOSARIO

AFINIDAD MORFOLÓGICA PICO-COROLA O SIMILITUD MORFOLÓGICA PICO-COROLA: hace referencia a la proximidad entre los valores de las variables medidas en los picos de los colibríes y las corolas de las plantas.

FRECUENCIAS DE INTERACCIÓN: se refiere a la cantidad de individuos de cada especie de colibrí que visitaron las diferentes especies de plantas mencionadas aquí y que se asume lo hicieron en busca de néctar.

ESPECIALIZACIÓN MORFO-ECOLÓGICA: este término lo uso para referirme a la especialización morfológica y ecológica simultáneamente. El primer tipo de especialización se refiere a la adaptación ocurrida en los picos de los colibríes respecto a las corolas de algunas especies de plantas de las cuales extraen el néctar. El segundo tipo de especialización lo uso para referirme a la cantidad de especies de plantas que los colibríes visitan para extraer el néctar.

GENERALISMO MORFO-ECOLÓGICO: este término lo uso para referirme al generalismo morfológico y ecológico simultáneamente. El primer tipo de generalismo se refiere a la capacidad de los colibríes de visitar plantas con corola morfológicamente diferentes entre si y de su pico. El segundo tipo de generalismo se refiere a la cantidad de especies de plantas que los colibríes visitan para extraer el néctar que es mayor respecto a la cantidad visitada por colibríes especialistas.

ÍNDICE DE SOBRELAPAMIENTO O SOBRE POSICIÓN DE USO DE RECURSOS: se refiere a la similitud con la cual los colibríes usan los recursos que comparten, también se usa aquí como medida de similitud ecológica.

PLANTAS CT: son aquellas de corolas tubulares que son visitadas de forma legítima únicamente por los colibríes.

PLANTAS NO CT: pueden o no tener corolas tubulares, pero, son visitadas legítimamente por colibríes y otros animales.

INTRODUCCIÓN

Los estudios de la interacción planta-colibrí han sugerido que esta es el resultado de procesos co-evolutivos (Feinsinger 1976, Wolf *et al* 1976, Snow & Snow 1980, Brown & Bowers 1984, Cotton 1998, Amaya *et al* 2001, Gutiérrez *et al* 2004a, Rico 2006, Gutierrez-Z 2008). Se ha indicado a un nivel más específico que estas aves escogen sus recursos florales de acuerdo al ajuste morfológico corola-pico que influye en la eficiencia de extracción del néctar (Gutiérrez-Z & Rojas-N 2004, Gutierrez-Z 2008) y esto se ha interpretado como un fenómeno de especialización y co-evolución entre esas estructuras (Wolf *et al* 1976, Kodric-Brown *et al* 1984, Stiles 1985, Amaya *et al* 2001, Cotton 1998, Stiles 2002, Kershaw 2006). Thompson (2003) menciona que los fenómenos co-evolutivos han sido vistos por los ecólogos como omnipresentes en todo tipo de interacciones y eso parece haber ocurrido también en este caso particular.

Las evidencias sobre la escogencia de recursos de acuerdo al acople morfológico se han ilustrado mediante asociaciones eco-morfológicas colibrí-planta como en Amaya *et al* (2001), Rodríguez & Stiles (2004) y Gutiérrez-Z (2008), en los cuales las longitudes de los picos y las corolas emergen como factores explicativos, pero, en estas no es posible observar directamente la forma en que la afinidad morfológica pico-corola afecta las frecuencias de interacción, también fue posible ver que los picos y corolas no fueron lo suficientemente homogéneos y la afinidad pareció no restringir la interacción de las especies con especies de otras asociaciones. Otro aspecto importante para resaltar es que los colibríes interactuaron también con plantas que presentan síndromes diferentes al de ornitofilia y con bastante frecuencia (ver Smith 1993, Camero 1997, Amaya *et al* 2002, Gutiérrez *et al* 2004a, Gutiérrez-Z & Rojas-N 2004, Rodríguez & Stiles 2004) y siempre existen casos no excepcionales de colibríes que parecen no guiarse por el criterio mencionado para escoger sus recursos. Otros estudios como los de Ayala (1985), Smith (1993), Camero (1997), Aizen *et al* (2002), Ramírez (2004) y Burbano *et al* (2007) entre otros, no indicaron que los colibríes buscan acople pico-corola para escoger recursos florales. Es probable que estas discrepancias se deban a que la parte del ajuste morfológico pico-corola no se ha evaluado de forma muy precisa y consensuada y a que no se ha hecho más evidente la relación

entre ese ajuste y la frecuencia de interacción de los colibríes con las plantas. Tampoco se han verificado otras predicciones básicas de esa hipótesis, lo cual es importante para consolidarla.

Estas situaciones no me permitieron ver claramente si el criterio de escogencia de recursos y la co-evolución son reales y omnipresentes, tampoco la generalidad del patrón en los sistemas colibrí-flor o si la interpretación co-evolutiva es necesaria en esta interacción. Busqué entonces mas evidencia sobre este caso particular, con el fin de aportar información que sumada a la ya existente ayude a consolidar cada vez más una posición respecto a este punto, tratando de evidenciar el patrón y centrándome más rigurosamente en la parte de la afinidad morfológica pico-corola. Para hacerlo puse a prueba la hipótesis (*las formas de picos y corolas son producto de un proceso de co-adaptaciones mutuas entre esas estructuras las cuales han venido ocurriendo en tiempo geológico*) evaluando algunas de sus predicciones básicas directamente en un sistema planta-colibrí alto-andino en un área adyacente al Santuario de Flora y Fauna en el volcán Galeras.

Las comunidades alto-andinas por encima de los 2800msnm evolucionaron como unidades independientes por su aislamiento geográfico y sus condiciones particulares (Stiles 1978). Las bajas temperaturas a mayores alturas afectan la actividad de los insectos (Cruden 1972), incrementando la importancia de la ornitofilia de las plantas y convirtiendo a los colibríes en polinizadores principales imprescindibles de estos ecosistemas (Stiles 1985), y esto podría hacer de estas comunidades modelos ideales para buscar evidencias del fenómeno de interés, sobre todo considerando que en el estudio de Gutiérrez-Z & Rojas-N (2004) llevado a cabo en el Santuario de Flora y Fauna Galeras adyacente al área de este estudio se encontró que el acople morfológico pico-corola influye en la eficiencia de extracción del néctar y es importante en la selección de los recursos.

En este trabajo busque evaluar si hay o no evidencias de co-adaptación morfológica pico colibrí-corola planta como resultado de co-evolución en el área de estudio a través de la verificación de cada una de las predicciones que se indican en su respectiva sección. En este caso, partí de asumir que el proceso si ha venido ocurriendo.

Para llevar a cabo esto, hice una comparación morfológica general entre los picos de los colibríes y las corolas de las plantas de la interacción con base en tres variables que incluyeron

tamaños y formas, esto a través de un cluster. Para cada colibrí correlacione: la afinidad morfológica pico-corola con las frecuencias de interacción con las plantas, también las distancias morfológicas entre los picos de los colibríes con la similitud de uso de recursos comunes entre ellos (índice de Feinsinger). Comparé las proporciones de plantas CT y no CT en el espectro de recursos de los colibríes, las frecuencias de interacción con cada uno de esos grupos y las cantidades de néctar diario producido por estos. Por último busqué verificar si las asociaciones eco-morfológicas entre colibríes y plantas estaban constituidas por aquellas especies con estructura pico-corola similares.

Este trabajo es importante porque contribuye a llenar el vacío existente sobre este tema y destaco algunas predicciones como parte de un diseño teórico que, hicieron que este asunto pudiera ser evaluado de forma rigurosa y concreta, pudiendo servir de modelo para otros estudios. Entre otras cosas doy a conocer la relación y la significancia entre algunas de las variables involucradas en la interacción planta-colibrí en el área de estudio y pongo de relieve otros posibles aspectos de la naturaleza de las interacciones ecológicas y evolutivas de la relación planta-colibrí. De esta forma, al menos en el área de estudio, contribuí a definir si es que existen o no evidencias de que el fenómeno ha venido ocurriendo.

HIPÓTESIS DE TRABAJO

Las formas de picos y corolas son producto de un proceso de co-adaptaciones mutuas entre esas estructuras.

PREDICCIONES

Los picos de los colibríes y las corolas de las plantas que usan conforman asociaciones morfológicas con grados de cohesión mayores en los casos de los colibríes y plantas con estructuras pico-corola largas y curvas, además, los colibríes y plantas con picos y corolas más similares morfológicamente interactúan entre si diferencialmente.

La divergencia morfológica entre picos y corolas, y frecuencias de interacción están correlacionadas negativamente.

Las diferencias morfológicas entre los picos de las diferentes especies de colibríes de la comunidad de estudio e índice de sobre posición de uso de recursos están asociados negativamente.

Los recursos florales para la comunidad de colibríes y para cada especie deben estar conformados mayoritariamente por plantas de corolas tubulares para las cuales no se hayan registrado visitas por grupos de animales diferentes a colibríes en el área de estudio (CT) (ver sección correspondiente de métodos).

Las frecuencias de interacción de los colibríes deben ser mayores con el grupo de las plantas (CT).

La cantidad de néctar ofrecida a los colibríes por el grupo de las plantas (CT) es mayor que la ofrecida por el grupo de las no (CT).

Las asociaciones ecológicas de colibríes y plantas con base en la frecuencia de interacción mutuas están constituidas por especies con picos y corolas similares que hacen uso diferencial entre si.

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar el cumplimiento de la hipótesis de co-evolución morfológica pico - corola en una comunidad planta-colibrí alto-andina en un área adyacente al Santuario de Flora y Fauna Galeras.

Objetivos específicos

Verificar si los picos de los colibríes y las corolas de las plantas que usan conforman asociaciones morfológicas con grados de cohesión mayores en los casos de los colibríes y plantas con estructuras pico-corola largas y curvas, y si los colibríes y plantas con picos y corolas más similares morfológicamente interactúan entre si diferencialmente.

Verificar si las diferencias morfológicas entre picos y corolas y frecuencia de visitas, están correlacionadas negativamente.

Verificar si la divergencia morfológica entre los picos de las diferentes especies de colibríes de la comunidad de estudio e índice de sobre posición de uso de recursos están asociadas negativamente.

Confirmar si los recursos florales para la comunidad de colibríes y para cada especie están conformados mayoritariamente por plantas (CT).

Confirmar si las frecuencias de interacción de los colibríes son mayores con el grupo de las plantas (CT).

Determinar si la cantidad de néctar ofrecida a los colibríes por el grupo de las plantas (CT) es mayor que la ofrecida por el grupo de las no (CT).

Confirmar si las asociaciones ecológicas de colibríes y plantas con base en la frecuencia de interacción mutuas están constituidas por especies con picos y corolas similares que hacen uso diferencial recíproco entre si.

MARCO TEORICO

Darwin después de sus estudios en abejas y polillas propuso la existencia del fenómeno evolutivo llamado co-evolución aunque el termino fue acuñado por Erlich & Raven (1964), este fenómeno ha sido reportado desde entonces en muchos modelos biológicos (Thompson 2003). Los ecólogos estudiosos de los colibríes han planteado que ocurre también entre estos y las plantas con que interactúan. Los trabajos que apoyan este punto de vista son numerosos y han sido llevados a cabo en diferentes lugares de América central como los de kershaw (2006) y Stiles (1985, 1981), entre otros y el Neotrópico; Amazonía, Choco Biogeográfico y los Andes (Cotton 1998; Gutierrez-Z *et al* 2004a; Snow & Snow 1980; Wolf 1976).

Uno de los aspectos más interesantes de la co-evolución planteada entre colibríes y plantas, es la que se dice ha ocurrido entre los picos de estas aves y las corolas de las plantas con que interactúan. Esas plantas han desarrollado una característica común llamada síndrome de ornitofilia convergente en linajes distantes y diversos que consiste en la forma tubular de las corolas, los colores rojo, anaranjado o azul que contrastan fuertemente con la vegetación, su orientación péndula, erecta u horizontal, fenología estacional, secreción y concentración del néctar que generalmente no supera el 35% y que se cree, han evolucionado para atraer a estos polinizadores, además, se piensa que los colibríes han ido sufriendo adaptaciones de tal forma que estas sean complementarias y no vayan en detrimento de la interacción (Feinsinger 1976; Brown & Codric-Brown 1979; Gutiérrez-Z *et al* 2004a; Murcia no publicado, Smith 1993).

Los trabajos especificados en el planteamiento, apoyan un proceso co-evolutivo aún mas fino entre la morfología de picos y corolas, de tal forma que, especies particulares de colibríes visitan especies particulares de plantas, precisamente aquellas cuyas corolas tienen características morfológicas más afines a sus picos, indicando así, que también existe un criterio de escogencia de recursos de parte de los dos grupos de organismos y posiblemente una organización de las comunidades de colibríes en cuanto al uso de recursos por efecto de ese criterio. Es importante aclarar que en este contexto, la evolución morfológica de las dos estructuras involucradas es reciproca y por lo tanto cuando se toma una de ellas como referencia para explicar como debió

ocurrir el proceso, se entiende que en la otra ha ocurrido un cambio complementario para beneficiar la interacción.

La hipótesis de la co-evolución pico-corola, se ha planteado ya, sin embargo, aun faltan estudios netamente enfocados a la búsqueda de evidencias contundentes que la pongan a prueba mediante la verificación de algunas de sus predicciones fundamentales.

Marco referencial de los procesos co-evolutivos

Uno de los conceptos centrales de la biología, es el proceso evolutivo de las especies. Existen modelos diferentes que intentan explicarlo, pero la teoría de la selección natural es más aceptada por la comunidad científica (Blanc, 1981).

Siempre se ha creído que los organismos están adaptados al medio en que viven, hecho conocido antes de que la teoría de la evolución obtuviera una aceptación general entre los biólogos (Maynard 1984). Darwin (1859) propuso que la selección natural es el proceso que promueve la adaptación e investigadores contemporáneos como Ayala (1984) proponen que también limita procesos desorganizadores como: mutación, migración y deriva genética y hace que los genes que confieren adaptación a una población, se fijen en las poblaciones, por ello, este proceso evolutivo es crítico, porque explica la adaptación y naturaleza organizada de los organismos además de la diversidad de la vida al promover su adaptación a diferentes condiciones.

Dentro de este marco surge la idea de los procesos co-evolutivos en los cuales dos o mas organismos con estrechas relaciones ecológicas ejercen presiones selectivas mutuas y sincrónicas, sin intercambio de material genético y que conducen a adaptaciones específicas reciprocas (Smith & Smith 2001). Este proceso se ve estimulado si quienes interactúan son especialistas, porque según Fontúrbel & Molina (2005), existirá un efecto sobre la eficacia de los organismos. Otro aspecto fundamental del proceso co-evolutivo es que requiere especificidad, la evolución de un rasgo en una especie es debida a presiones selectivas de otros rasgos de otras especies del sistema, pues, los participantes de este evolucionan conjuntamente y al mismo tiempo en tiempo geológico (Janzen 1980).

Un aspecto fundamental a considerar es la relación entre la especialización y la co-evolución, estos dos conceptos han estado ligados desde hace tiempo y la concepción sobre la especialización influye en nuestras ideas acerca de si las interacciones se perfeccionan en largos intervalos de tiempo evolutivo, pues, continuamente se están formando nuevas asociaciones dentro de las comunidades, mientras que otras parecen inmutables por milenios (Thompson 2003).

Algunos biólogos evolutivos piensan que la especialización y la co-evolución a largo plazo no son comunes porque es fácil encontrar interacciones recién formadas, pero, cada vez más estudios demuestran que algunas interacciones son bastante antiguas (Boucot 1990), y han tenido oportunidad amplia para afinarse (Thompson 2003). Sin embargo, el asunto dista mucho de haber alcanzado un consenso general (Cruz 2001).

“La especialización no necesariamente evoluciona con lentitud por efecto de cambios evolutivos recíprocos, ni forzosamente es el resultado de la sintonización gradual de los ciclos de vida, de la morfología y la fisiología, si no que, puede evolucionar rápidamente para producir nuevas interacciones. Existen pruebas de que algunos insectos fitófagos colonizaron a nuevos hospederos y se han especializado parcial o totalmente como sus predadores” (Thompson 2003). Este punto de vista más reciente que el de Janzen (1980) y Smith & Smith (2001), supone un problema conceptual y metodológico grave ya que la especialización morfológica no corre a la misma velocidad que la ecológica, ni siquiera la molecular (Ho & Sanders 1979, John & Miklos 1988 citados por Chauvin 2000), según los paleontólogos Eldredge y Gould (citados por Blanc 1981) las especies permanecen con sus características esenciales durante millones de años (estasis), por lo tanto en los estudios co-evolutivos podríamos no encontrar correspondencia entre ecología y morfología, por ello, aquí asumiremos el punto de vista de Janzen (1980) por su claridad, solidez y coherencia conceptual.

Es importante aclarar que no todos los investigadores creen que los procesos co-evolutivos existan realmente, ni están de acuerdo siempre con las interpretaciones que de ellos se hacen y opinan que independientemente del modelo biológico la opinión es precipitada, ya que, el estudio de los factores ecológicos involucrados revela la dificultad que existe al intentar

demostrar si, en realidad se da o no el fenómeno en la naturaleza (Chauvin 2000, Cruz 2001, Thompson 2003).

Co-evolución difusa

La co-evolución difusa resulta de “relajar” (no tomar rigurosamente) los requisitos de especificidad y simultaneidad de la definición de Janzen (Oyama 1986, Viejo-Montesinos 1996, Jordano 2003). Este enfoque también requiere de reciprocidad en los rasgos de los organismos interactuantes, en el sentido de que las adaptaciones deben ser evidentemente complementarias, aunque puede ser más “relajada” y no necesariamente simultánea, pero, esta perspectiva genera problemas de subjetividad.

En la interacción colibrí-planta, debido a la falta de evidencia clara, se ha propuesto la existencia de co-evolución difusa, la cual se refiere a una co-adaptación de un grupo de especies Amaya *et al* (2001) y Cotton (1998), concluyeron que las interacciones (colibrí-planta) en Amacayacu (Amazonas) son el resultado de la co-evolución difusa. Ellos, no encontraron asociaciones fuertes entre rasgos como la morfología pico-corola y frecuencias de visitas, y observaron que las asociaciones de colibríes y plantas estaban constituidas por especies de distintas características morfológicas, pero, concluyeron que era posible proponer una co-evolución difusa.

En los años sesenta y setenta se pensaba que la co-evolución era omnipresente, pero, los ejemplos son escasos e incompletos, pues, es difícil estudiar las interacciones desde el punto de vista de todos los organismos participantes (Thompson 2003). La hipótesis de co-evolución difusa, no ofreció muchas predicciones comprobables diferentes al cambio evolutivo recíproco y constantemente, se ha fallado al efectuar conexiones apropiadas entre la co-evolución de poblaciones locales y las especies (Thompson 2003).

Según este último autor el punto de vista local del proceso co-evolutivo es limitado y por eso, hay que adoptar un enfoque geográfico del proceso co-evolutivo (teoría del mosaico geográfico de la co-evolución) incorporando lo que se sabe sobre la estructura geográfica de la especialización y la adaptación para salvar la incompatibilidad entre la co-evolución dentro de las poblaciones locales y los patrones generales de las filogenias de las especies participantes (Thompson 2003). Este modelo del mosaico geográfico de la co-evolución incorpora seis

principios que incluyen los posibles fenómenos que pueden ocurrir en las poblaciones locales y a nivel de especie en toda el área de su distribución, los principios son los siguientes:

a. Los resultados de las interacciones inter-específicas habitualmente difieren entre poblaciones. Estas diferencias resultan de los efectos combinados de las disparidades del ambiente físico, la estructura genética y la estructura demográfica de las poblaciones, así como del contexto formado por la comunidad en la que ocurren las interacciones.

b. Debido a las diferencias de estos resultados, una interacción puede co-evolucionar en ciertas poblaciones, influir en la evolución de uno solo de los participantes, influir en la evolución de uno solo de los participantes en otras poblaciones, sin afectar la evolución de las demás poblaciones locales. Incluso, otras poblaciones pueden caer fuera del área de distribución geográfica actual de las especies interactuantes.

c. La especialización difiere a medida que se especializan en forma extrema hacia una o más especies. Algunas poblaciones pueden especializarse solo en una especie, y a veces co-evolucionar localmente con ésta; otras poblaciones pueden especializarse en una especie diferente y quizá co-evolucionar con ella; y otras más pueden co-evolucionar simultáneamente con múltiples especies.

d. Estas diferencias en cuanto a los resultados y especialización entre poblaciones crea un mosaico geográfico de interacciones, que es la materia prima de la dinámica de la co-evolución. Dicho mosaico también permite que la evolución general de una especie sea producto de la co-evolución con varias especies, aunque las poblaciones individuales estén especializadas solo hacia una o dos de las especies.

e. El flujo de genes entre poblaciones y la extinción de algunos demes (subpoblaciones) le dan una nueva forma al mosaico geográfico de la co-evolución, a medida que las adaptaciones y los patrones de especialización, desarrollados localmente, se propagan hacia otras poblaciones o se pierden. Los caracteres que han evolucionado en algunas poblaciones locales, temporalmente influirán más intensamente sobre el curso general de la co-evolución, entre un par o un grupo de especies; mientras que los caracteres que evolucionaron en otras poblaciones contribuirán poco a dicho proceso.

f. El resultado es un patrón geográfico de la co-evolución entre cualquiera de dos o más especies que cambia continuamente. Gran parte de la dinámica del proceso co-evolutivo no tiene que producir a la larga una serie in crescendo de adaptaciones y contraadaptaciones que terminen por convertirse en caracteres fijos de las especies.

De esta manera la teoría del mosaico geográfico sugiere que el proceso co-evolutivo es mucho más dinámico de lo que se comprueba en el estudio de las poblaciones individuales o de la distribución de los caracteres hallados en los árboles filogenéticos. Las adaptaciones aparecen y se pierden. Algunas poblaciones se vuelven sumamente especializadas para las interacciones, mientras que otras permanecen o se vuelven menos especializadas. Algunas poblaciones pueden caer fuera del área de distribución geográfica de otras especies y perder algunas de las adaptaciones que le permiten interactuar, para después reintegrarse al proceso. Unas cuantas poblaciones pueden convertirse temporalmente en “puntos calientes evolutivos” (poblaciones que co-evolucionan recíprocamente de forma intensa) de la trayectoria general de la co-evolución entre las especies, mientras que otras poblaciones hacen las veces de sumideros evolutivos. El curso global de la co-evolución entre dos o más especies cualquiera va impulsada por este mosaico geográfico, siempre cambiante, de la interacción.

La verificación del proceso co-evolutivo según lo anterior no debe basarse solo en patrones esperados de co-adaptaciones, pues, por la estructura geográfica, todo puede variar y podrían no encontrarse, pero, aceptar esto significa que, si no se encuentran los patrones buscados como evidencia, la co-evolución no debe descartarse. Es una forma de volver a pensar en este fenómeno como algo omnipresente.

Trochilidae

“Las aves de la familia Trochilidae, conforman uno de los grupos mas llamativos, enigmáticos y diversos entre las aves exclusivas del nuevo mundo, son un grupo principalmente neotropical y en la franja de cinco grados alrededor de la línea ecuatorial se concentra más del 50% de las especies” (Gutiérrez-Z *et al* 2004). Los colibríes presentan una especialización extrema para el consumo de néctar, ellos logran suplir sus requerimientos energéticos a base de néctar y la proteína la consiguen consumiendo artrópodos (Gutiérrez-Z *et al* 2004).

En los Trochilidae, se han diferenciado dos subfamilias: los ermitaños que en la nueva sistemática de Charls Sibley pertenecen a Phaethonithinae y troquilinos que pertenecen a Trochilinae, siendo los primeros de picos largos y curvos bien adaptados para visitar flores de corolas tubulares y curvas, y los troquilinos más diversos con una variación morfológica y genética mucho más alta que los ermitaños, con pico recto, decurvado o procurvado en un amplio rango de longitudes (Gutiérrez-Z *et al* 2004).

Interacción colibrí-planta

La interacción ha sido históricamente, un paradigma de mutualismo, y después de una larga historia a derivado en fenómenos co-evolutivos (Gutiérrez-Z *et al* 2004). Se cree que en los Trochilidae se ha logrado el mayor nivel de adaptación ave nectarívora-flor destacándose la forma del pico como un factor que afecta la escogencia de los recursos como en Ayala (1985) y Gutiérrez-Z *et al* (2004). Los tubos florales se adaptan muy bien con la longitud y la curva de sus picos (Stiles 1975). La interpretación que se le ha dado al fenómeno gira en torno de esta perspectiva, lo cual también es posible ver en (Rodríguez & Stiles 2004, Stiles 1981, Gutiérrez-Z & Rojas 2001, Amaya *et al* 2001, Cotton 1988, Feinsinger & Tiebout 1991, Brown & Bowers 1984 y Snow & Snow 1980).

En cuanto a las evidencias de la hipótesis de co-evolución, históricamente se ha venido mencionando un criterio de afinidad morfológica pico-corola para la escogencia de recursos, relaciones entre características como el tamaño de las patas y sitios para percharse, la envergadura de las alas y su capacidad para sustentarse en el revoloteo cuando estas aves liban de flores de plantas que no ofrecen sitios de percha, relaciones entre la fenología de las plantas y épocas de muda y reproducción de los colibríes, patrones de distribución espacial y temporal asociados. Si bien todo esto no se ha encontrado reunido en cada una de las comunidades estudiadas, ha sido suficiente para que los autores piensen que a nivel de la familia Trochilidae y los grupos de plantas visitadas por esta se ha dado un proceso co-evolutivo como en Feinsinger (1976), Wolf *et al* (1976), Snow & Snow (1980), Brown & Bowers (1984), Cotton (1998), Amaya *et al* (2001), Gutiérrez *et al* (2004), Rico (2006), y Gutierrez-Z (2008). Normalmente cuando se descubre algún signo de especificidad en una interacción sin importar los organismos

involucrados, la hipótesis de co-evolución es apoyada como en Carranza & Estévez (2008), Bawa (1990) y Vásquez & Aizen (2003, 2004).

En lo que tiene que ver con la hipótesis de co-evolución pico-corola, esta es un caso particular de la co-evolución general de los dos grupos de organismos mencionados y ha sido uno de los argumentos más usados para apoyarla. La evidencia que apoya esta hipótesis es la supuesta correlación que ha sido observada entre el ajuste morfológico de picos y corolas (similitudes entre longitudes de picos y corolas) y el uso diferencial de los recursos según ese criterio, este fenómeno ha sido visto como un indicativo de una relación especializada y algunos proponen que eso indica la intervención de procesos co-evolutivos entre las dos estructuras como en Stiles (1985), Temeles (1996), Cotton (1998), Amaya *et al* (2001), Kershaw (2006), y Gutiérrez-Z (2008).

En los estudios que sostienen la existencia de un criterio de afinidad morfológica corola-pico para la escogencia de recursos y procesos co-evolutivos y otros como los de Camero (1997), Smith (1993), se observaron casos no excepcionales en que el fenómeno no se cumple en los términos que debería si realmente hubiese ocurrido co-evolución. Siempre hay colibríes que pertenecen a asociaciones donde los miembros tienen picos y corolas muy dispares como en (Amaya *et al* 2001; Gutiérrez-Z & Rojas-N 2004), colibríes que prefieren corolas más largas y curvas que sus picos como *Threnetes leucurus*, *Phaethornis ruber* (Rodríguez & Stiles 2004), colibríes de los cuales se duda que sigan usando néctar o que forrajeen de la forma típica como *Threnetes leucurus* en el PNN Amacayacu (Amaya *et al* 2001), colibríes con picos rectos como *Thalurania fannyi* y extremadamente curvos como *Eutoxeres aquila* que usan géneros de plantas con morfologías casi idénticas como *Heliconias*, *Costus* y otros (Gutiérrez-Z *et al* 2004; Amaya *et al* 2001), colibríes que no parecen requerir acople pico-corola para visitar una flor como *Chalibura buffonii* y *Thalurania furcata* (Camero 1997; Ayala 1985) y predicciones que no se cumplen como aquella que plantea que los colibríes de picos mas largos visitan un mayor espectro de recursos (Amaya *et al* 2001). Existen altos niveles de competencia por recursos entre especies con picos diferentes (Gutiérrez-Z & Rojas-N 2004) lo cual no es coherente, pues se supone que visitan recursos distintos. También se ha reportado que hay interferencia en el transporte de polen entre plantas ornitófilas, los mecanismos de transferencia interespecifica de

polen, afectan los procesos a nivel poblacional e interfieren en los procesos de selección natural (Feinsinger & Tiebout 1991). Esto haría difícil la ocurrencia de un proceso co-evolutivo y ha hecho que investigadores como Amaya *et al* (2001) exclamen “esto hace aun más sorprendente la ocurrencia de fenómenos co-evolutivos”.

En otros estudios se propone que existen otros factores de selección sobre la morfología de los colibríes como el forrajeo de artrópodos (Stiles, 2005). Stiles (1995) también propone que en los ermitaños grandes del género *Phaethornis*, el pico más largo de los machos puede ser resultado de selección relacionado con el sistema social leks. De esta forma, no parece razonable atribuir a un solo tipo de influencia la morfología de los picos de los colibríes y a las corolas de las plantas.

Diversidad de colibríes y plantas en alta montaña

En la alta montaña, en los Andes, es posible encontrar tres ecosistemas bien definidos que son: Páramo en las partes más altas, subpáramo en medio y bosque altoandino en la parte más baja y entre ellos zonas de vegetación transitoria o ecotonos, cada uno con vegetación característica.

El número de especies de aves nectarívoras es estable en diferentes comunidades desde los 800-3600m en la cordillera de Vilcabamba en el Perú (Terborgh 1977). En Galeras encontramos trece especies de colibríes como *Eriocnemis mosquera*, *Eriocnemis derbyi*, *Chalcostigma herrani*, *Metallura tyrianthina*, *Ramphomicron microrhynchus*, *Pterophanes cyanopterus*, *Aglaectis cupripennis*, *Coeligena lutetiae*, *Lafresnaya lafresnayi*, *Ensifera ensifera*, *Colibrí coruscans*, *Acestrura mulsant*, y *Lesbia vitoriae*, de las cuales las primeras nueve son residentes, mientras que las demás son incidentales, excepto *E. ensifera* que es regular, pero, no en época reproductiva (Gutiérrez-Z & Rojas-N 2001). Esta cantidad de especies se encuentra dentro de los rangos de riqueza típicos para las comunidades de colibríes en bosques andinos según Samboni (2010).

Las plantas que necesitan polinizadores visuales como las aves, como lo son gran parte de las plantas de alta montaña, han desarrollado atributos morfológicos, fisiológicos y ecológicos

especiales para atraerlos, estos conforman el llamado síndrome de ornitofilia (Gutiérrez-Z & Rojas-N 2001). El mecanismo de atracción inicial son los colores brillantes que contrastan con la vegetación (Stiles 1976), especialmente el rojo, que no atrae a los insectos excepto abejas y mariposas (Raven 1972, Samboni 2010). Las flores polinizadas por colibríes tienen estrategias que impiden las visitas de organismos no polinizadores (Gutiérrez-Z & Rojas-N 2001). Las familias de importancia en la interacción en Galeras son Alstroemeriaceae, Asteraceae, Bromeliaceae, Campanulaceae, Desfontainaceae, Ericaceae, Loranthaceae, Melastomataceae, Onnagraceae, Orchidaceae, Passifloraceae, Ranunculaceae y Scrophulariaceae, en total son 42 especies de plantas visitadas regularmente por los colibríes (Gutiérrez-Z & Rojas-N 2001).

ANTECEDENTES

Autores como Feinsinger (1976), Rico (2006), Amaya (2001), Cotton (1998), Brown & Bowers (1984), Gutiérrez-Z *et al* (2004), Rodríguez *et al* (2004), consideraron que las interacciones entre plantas y colibríes han dado cabida a procesos de especialización morfológica y co-evolución. Se ha argumentado que algunos de esos procesos co-evolutivos se evidencian en patrones de ajuste morfológico pico-corola para la escogencia de recursos como en *Eutoxeres aquila* y las flores de *Heliconia* Stiles (1985), *Phaethornis bourcierii* y *Drymonia coriácea* Amaya *et al* (2001) y Cotton (1998), y *Ensifere ensifera* y *Pasiflora mixta* (Buchert & Mogens 2001; Gutiérrez-Z 2008).

El ajuste morfológico pico-corola como resultado de co-evolución se ha insinuado en casi todos los trabajos revisados aquí, pero casi todos los estudios se han llevado a cabo en regiones bajas de América central y especialmente en el neotrópico, sin embargo, son pocos los estudios en alta montaña (Gutiérrez-Z & Rojas-N 2001), contando tan solo los trabajos de Carpenter (1976), Snow & Snow (1980), Murcia (1983), Gutiérrez-Z & Rojas-N (2001), Gutiérrez *et al* (2004) y Gutiérrez-Z (2008). En estos, se estudio la organización espacio-temporal de colibríes y plantas tratando de encontrar mecanismos que expliquen la coexistencia de las comunidades de colibríes y plantas, y se encontraron patrones que según los autores apoyan la hipótesis co-evolutiva a nivel general, pero, solo en el primero y en los tres últimos a nivel comunitario, en estos se encontraron patrones en los que la fenología de las plantas y las migraciones altitudinales de los colibríes coinciden, así como también las épocas de muda y reproducción de los colibríes con los periodos de floración de las plantas, considerándose esto como evidencia de co-evolución. En los tres últimos trabajos se estudio su eco-morfología como elemento clave para dilucidar patrones de selección de plantas, pero, tan solo en el último se propone abiertamente una posible co-evolución a nivel morfológico incluyendo pico-corola como estructurador de la comunidad.

MÉTODOS

Área de estudio

El Volcán Galeras ubicado en el nudo de los Pastos, en el ramal centro-oriental de la cordillera de los Andes, se eleva a 4276msnm en el departamento de Nariño (Colombia), entre los municipios de Pasto, Consacá, Yacuanquer, Tangua, La Florida y Sandoná.

El área de estudio se encuentra ubicada entre las coordenadas ($1^{\circ}11'46,69''\text{N}-77^{\circ}19'42,77''\text{O}$), ($1^{\circ}11'37,4''\text{N}-77^{\circ}19'23,92''\text{O}$) y ($1^{\circ}11'48,93''\text{N}-77^{\circ}19'19,37''\text{O}$) en la vereda San Felipe del municipio de Pasto constituidas por bosque achaparrado secundario en regeneración y primario, en los límites del santuario de flora y fauna en la ladera oriental del volcán entre los 2800m y 3300m y está señalada entre líneas punteadas en la figura 1. El clima es difícil de caracterizar porque el IDEAM no tiene estaciones por arriba de los 3000m, sin embargo, en Obonuco (2800m), la precipitación promedio anual es de 784mm, esta disminuye entre los meses de junio y agosto, y presenta dos picos, el primero de marzo a abril y uno mas intenso entre octubre y diciembre (Gutierrez-Z & Rojas 2001).

La temperatura promedio oscila entre 10 °C y 15 °C, y puede reducirse a 3 °C en las partes más altas en donde las oscilaciones diarias alcanzan a ser hasta de 25 °C: empezando desde -8 °C en la madrugada hasta 17 °C al medio día, en días soleados (Plan de manejo del santuario de flora y fauna Galeras 2006-2010). Estos cambios bruscos de temperatura determinan alteraciones fuertes en la humedad relativa que puede cambiar entre menos del 50% hasta más del 90% (Plan de manejo del santuario de flora y fauna Galeras 2006-2010).



Figura 1. (a) área de estudio entre las líneas punteadas, en detalle en la fotografía de la izquierda (tomada con Google Earth). Fuente esta investigación. (b) área de estudio respecto al resto del complejo volcánico y la ciudad de San Juan de Pasto en la fotografía derecha (imagen modificada de Google). Fuente 1. Los cuadros indican la posición de la primera y segunda cataratas de la quebrada Mijitayo abajo y arriba respectivamente.

Literatura de referencia

Para cumplir con el propósito de este estudio me apoyé en la literatura de la interacción del área de estudio (Gutiérrez-Z & Rojas-N 2004) quienes estudiaron la interacción colibrí-planta en la misma comunidad escogida para este trabajo en el santuario de fauna y flora Galeras. Ellos identificaron las especies de colibríes y plantas interactuantes de la comunidad, registraron la frecuencia con que cada especie de colibrí interactuaba con cada especie de planta con los métodos polínico y observación directa, me fue posible calcular el índice de sobreposición de uso de recursos usando los datos del método polínico y según la fórmula de Feinsinger (1976) citado por Stiles (1985). Ellos también determinaron la producción promedio de néctar diario ofrecido a los colibríes por cada especie de planta. De ahora en adelante me referiré a este documento como el documento base.

Trabajo de campo

Muestreé áreas de bosque achaparrado levemente intervenido y con parches conservados, como también zonas de ecotonía entre este y subpáramo. El bosque achaparrado a pesar de su regular estado de conservación por la entresaca de leña se caracterizó por la presencia mayoritaria de plantas de ecosistemas altoandinos como aquellas de las familias Ericaceae y Melastomataceae, con arbustos del género *Disterigma*, *Brachyotum*, *Miconia*, hierbas como *Pernetia prostrata*, también hay arbustos de *Bejaria*, *Barnadesia*, *Diplostephium* y *Gaultheria*, y una presencia notable de epífitas de la familia Bromeliaceae y algunas zonas pequeñas de potreros encerradas entre la vegetación endémica de estos ecosistemas. En las zonas de ecotono ubicadas en el cañon de la quebrada Mijitayo y cercanías son comunes las epifitas de la familia bromeliaceae, representada en géneros como *Guzmania*, *Tillandsia* y *Racinaea*, también encontré zonas con arbustos de *Gaiadendron* y *Trixterx*, *Maclania rupestris*, *Syphocamphylus giganteus*, *Syphocamphylus paramicola*, *Passiflora mixta* y sp, y representantes de la familia Onagraceae del género *Fuchsia*. En las partes orientales altas que rodean al cañon de Mijitayo encontré ejemplares del género *Bomarea* junto a vegetación que en su mayoría es similar a la ya mencionada. Estos hábitats albergan una gran cantidad de aves de diferentes especies, mamíferos como lobos de páramo, zorros, zorrillos, ardillas, venados, zarigüeyas y murciélagos, entre los insectos son comunes los abejorros del género *Bombus*, entre los que se encuentran *Bombus rubicundus* que es el más común, *Bombus robustus* y *Bombus funebris* que visita estos sitios al venir de las partes altas del volcán (observaciones personales y de los pobladores cercanos).

Muestreos de información

Los colibríes

La captura de los colibríes la hice usando 10 redes de niebla (30mm de grosor de malla y 6m de longitud x 2,5m de alto) dispuestas en rutas de 600m en los hábitats de bosque achaparrado y zonas de vegetación mixta que incluía plantas de subpáramo.

Identifique los colibríes capturados de forma directa por comparación con las imágenes de la guía de campo de Hilty & Brown (1986).

Las plantas

En las zonas de trabajo, colecté muestras botánicas y grupos de al menos 25 a 30 flores frescas de las plantas en floración usadas por los colibríes para su identificación y caracterización morfológica posterior. La búsqueda de las plantas se enfocó a las reportadas en el documento base, esto con la ayuda de imágenes fotográficas de ellas.

Tratamiento morfológico de picos y corolas

Hice un registro fotográfico del pico de cada colibrí capturado y cada corola colectada con un fondo de papel milimetrado para la posterior medición de las variables arco central AC y cuerda central CC de esas estructuras (ver figura 2). Para la medición de AC Y CC amplié las imágenes con un proyector sobre una pantalla plana y luego coloqué la cinta de medición sobre la fotografía para compararla con el papel milimetrado.

Después del registro fotográfico de los picos, los colibríes fueron marcados con esmalte dorado en la uña del dedo oponible de la pata derecha para evitar pseudoreplicación.

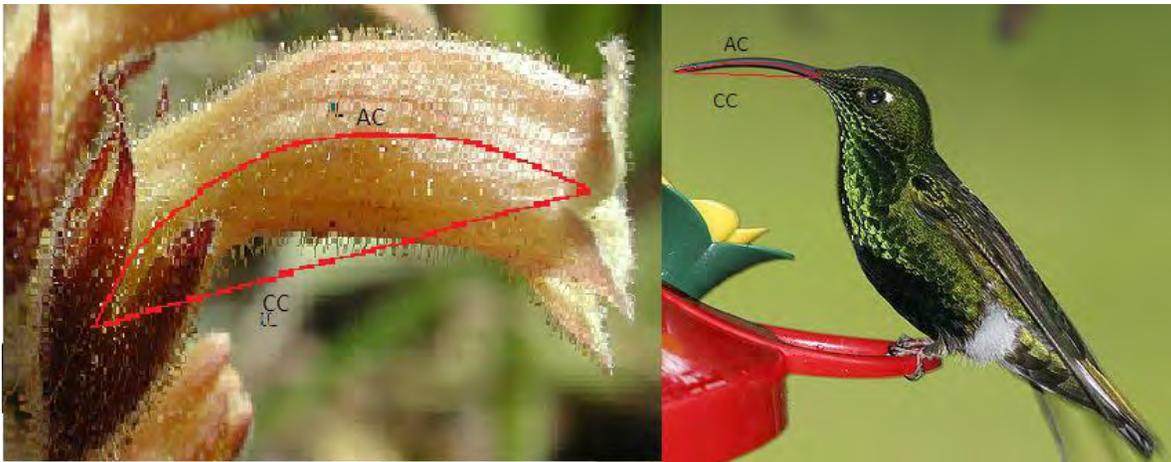


Figura 2. Se indican las variables “análogas” medidas AC=arco central; CC=cuerda central, con líneas rojas sobre los picos y las corolas de las plantas (Imágenes modificadas de Google). Fuente 2.

La mayoría de los colibríes y plantas del área tienen estructuras pico-corola casi rectos, pero, use el arco AC debido a la presencia de *Lafresnaya lafresnayi* de pico curvo, *Ensifera ensifera* de pico procurvado y algunas plantas de corolas curvas como *Centropogon hartwegii* (Benth) y las de los géneros *Siphocamphylus* en los análisis. Use también la razón entre las cuerdas y los arcos (CC/AC) indicados en la figura 2, para comparar los grados de curvaturas de picos y corolas. Las razones más cercanas a uno indican picos más rectos, mientras que los valores cercanos a cero indicaron grados de curvatura mayores. La inclusión de estas variables hizo posible diferenciar estructuras que aunque tenían el mismo grado de curvatura fueron diferentes en tamaño. En el caso de los colibríes de picos rectos (AC=CC).

Es importante destacar que los procedimientos señalados se llevaron a cabo con 17 especies de plantas para las cuales fue posible hacerlo debido a su forma.

Abordaje metodológico de los objetivos específicos

Objetivo específico A: verificar si los picos de los colibríes y las corolas de las plantas que usan conforman asociaciones morfológicas con grados de cohesión mayores a medida que los picos de los colibríes y las corolas de las plantas incrementan su tamaño y curvatura, y si los colibríes y plantas con picos y corolas más similares morfológicamente interactúan entre si preferencialmente.

Construí una matriz de datos morfológicos con los promedios de las variables: longitud de arco central AC, longitud de la cuerda CC, y razón (CC/AC). Denominé igualmente al conjunto de características o variables morfométricas “análogas” de las estructuras a comparar como indica la figura 2.

Estandarice los datos que estaban en diferentes escalas y unidades restando el promedio y dividiendo sobre la desviación estándar con el programa Excel y use un análisis de conglomerados jerárquicos (cluster) con el algoritmo “Ward’s method” y distancias euclidianas con el programa PAST (versión 2.15, copyrigh Hammer and Harper 1999-2012) que me permitió hacer una aproximación a las similitudes morfológicas entre los picos de los colibríes y

las corolas de las plantas. Tome el grupo más cohesionado (el que tenía especies con mayor grado de similitud) como referencia para definir el grado de similitud morfológica entre asociaciones y para hacer consideraciones sobre la posibilidad de que sean o no co-evolucionadas.

Determiné si existía uso diferencial de plantas y colibríes tomando como base el espectro de recursos de cada especie, usando pruebas de Ji-cuadrado de dos colas ($\alpha=0,05$) para cada especie de colibrí y planta usando las frecuencias absolutas de interacción y una hipótesis extrínseca a los datos que me permitió calcular las frecuencias esperadas para el caso en que no hay diferencias.

Objetivo específico B: verificar si las diferencias morfológicas entre picos y corolas y frecuencia de visitas, están correlacionadas negativamente.

Una vez construidas las matrices de datos morfológicos y llevada a cabo la estandarización, como indiqué en el ítem anterior, use matrices de similitud en el programa PAST utilizando distancias euclidianas promedio para determinar cuantitativamente el parentesco morfológico entre los picos de los colibríes y las corolas de las plantas. Use nueve matrices en las cuales unifique a cada especie de colibrí con las plantas de sus respectivos recursos. Los valores de cero indicaron similitud máxima, mientras que los más alejados de cero indican mayores diferencias morfológicas entre los picos y las corolas.

Los valores obtenidos los correlacione con las frecuencias de interacción entre el colibrí y cada especie de planta de su espectro de recursos usando correlaciones de Spearman en PAST, siendo la afinidad la variable independiente ($\alpha = 0,1$).

Objetivo específico C: verificar si la divergencia morfológica entre los picos de las diferentes especies de colibríes de la comunidad de estudio e índice de sobre posición de uso de recursos están asociadas negativamente.

Construí las matrices con las tres variables morfológicas mencionadas arriba y lleve a cabo la estandarización para el análisis morfológico como indiqué anteriormente, use matrices de similitud en el programa PAST utilizando distancias euclidianas promedio para determinar

cuantitativamente la similitud morfológica entre los picos de los colibríes. Use nueve matrices, una para cada especie en las cuales unifique a cada especie de colibrí con las demás. Los valores de cero indicaron similitud máxima, mientras que los más alejados de cero indican mayores diferencias morfológicas entre los picos.

Los valores los correlacione con los índices de sobre posición de Feinsinger (1976) usando correlaciones de Sperman en PAST, siendo la afinidad morfológica entre los picos la variable independiente ($\alpha = 0,1$). El índice indica la similitud ecológica entre los colibríes informando que tan parecidos son según la frecuencia con que usan sus recursos comunes, por ello los resultados de esta prueba nos dirán si existe una correlación entre la similitud morfológica y ecológica entre colibríes. El índice de Feinsinger toma valores entre 0-1 por lo cual use la transformación con la función arcoseno. El valor de 1 significa similitud máxima en cuanto al uso de los recursos comunes y los valores próximos a cero, usos cada vez más diferentes. Para detalles de la obtención del Índice ver anexo D.

Objetivo específico D: confirmar si los recursos florales para la comunidad de colibríes y para cada especie están conformados mayoritariamente por plantas (CT).

Del documento base hice un conteo de las plantas con corola tubular en las que no fueron registradas visitas por otros grupos de animales (por comodidad he llamado CT a este grupo de plantas). La forma tubular de las corolas es uno de los rasgos más conspicuos de las plantas que evolucionaron siendo polinizadas por colibríes (ornitófilia). En este contexto estos dos aspectos son los más críticos porque indicarían especialización para polinización por colibríes.

Verifique mediante pruebas de Ji-cuadrado si la proporción de estos dos grupos variaba significativamente tanto para la comunidad como para cada especie de colibrí según la fórmula de Stiles (2000). Debido a que solo hubo un grado de libertad realice la corrección de Yates en todos los casos ($\alpha=0,05$). Para verificar este objetivo use el total de plantas reportadas en el documento base según el método palinológico. Use 31 plantas detectadas según el método palinológico del documento base.

Objetivo específico E: confirmar si las frecuencias de interacción de los colibríes son mayores con el grupo de las plantas (CT).

Use pruebas U de Mann-Whitney de una cola ($\alpha=0,05$) para determinar diferencias en las frecuencias de interacción de cada especie de colibrí con los grupos de plantas CT y no CT de sus respectivos recursos. Para esto tomé las frecuencias absolutas de interacción del documento base y 31 plantas detectadas según el método palinológico en ese mismo documento.

Use una prueba de Ji-cuadrado ($\alpha=0,05$) para determinar diferencias en las sumatorias de las frecuencias de interacción de los colibríes con cada grupo de plantas CT y no CT realizando la corrección de continuidad de Yates debido a que hubo un solo grado de libertad. Para esto tomé las frecuencias absolutas de interacción del documento base. El procedimiento lo hice para cada especie de colibrí y sus respectivos recursos florales.

Objetivo específico F: determinar si la cantidad de néctar ofrecida a los colibríes por el grupo de las plantas (CT) es mayor que la ofrecida por el grupo de las no (CT).

Del documento base obtuve la información sobre los valores promedio de producción diaria de néctar de cada especie de planta CT y no CT e hice una prueba U de Mann-Whitney de una cola ($\alpha=0,05$) que me permitió determinar si la cantidad diaria de néctar ofrecida por el grupo de plantas CT a la comunidad de colibríes es significativamente diferente y mayor que la ofrecida por las no CT.

Objetivo específico G: confirmar si las asociaciones ecológicas de colibríes y plantas con base en la frecuencia de interacción mutuas están constituidas por especies con picos y corolas similares que hacen uso diferencial recíproco entre si.

Hice un análisis de correspondencia con el programa PAST usando las frecuencias de interacción entre colibríes y todas las plantas reportadas en el artículo base de acuerdo con el método palinológico y exploré las asociaciones ecológicas verificando si los miembros de los grupos del cluster morfológico también estaban asociados ecológicamente. Para determinar si hicieron uso diferencial me apoyé en las pruebas de Ji-cuadrado del primer objetivo específico.

RESULTADOS

Los colibríes y Las plantas:

Los colibríes capturados en los hábitats muestreados fueron: *Eriocnemis mosquera*, *Aglaectis cupripennis*, *Coeligena lutetiae*, *Pterophanes cyanopterus*, *Ensifera ensifera*, *Lafresnaya lafresnayi*, *Metallura tyrianthina*, *Chalcostigma herrani* y *Ramphomicron microrynchum*.

Las plantas encontradas fueron: *Brachyotum lindenii*, *Maclanea rupestris*, *Bomarea linifolia*, *Siphocampylus giganreus*, *Siphocampylus paramicola*, *Brachyotum ledifolium*, *Centropogon hartwegii*, *Disterigma codonanthun*, *Gaultheria erecta*, *Bejaria resinosa*, *Cavendishia Bracteata*, *Elleanthus sp* (Flor morada), *Guzmania candelabrun*, *Tillandsia orbicularis*, *Pernettya prostrata*, *Fuchsia corollata* y *Passiflora mixta*. Diecisiete que representaron casi el 50% de todas las plantas (CT y no CT) usadas por la comunidad de colibríes del área de estudio según Gutiérrez-Z & Rojas-N (2004).

Las distancias morfológicas entre los picos de los colibríes y las corolas de las plantas se indican en el anexo A. El anexo B indica las medianas de las tres variables medidas en picos y corolas junto a sus respectivas desviaciones típicas.

Objetivo específico A: verificar los picos de los colibríes y las corolas de las plantas que usan forman grupos morfológicos con grados de cohesión mayores cuando los picos y las corolas incrementan su tamaño y curvatura, y si los colibríes y plantas con picos y corolas más similares morfológicamente interactúan entre si preferencialmente.

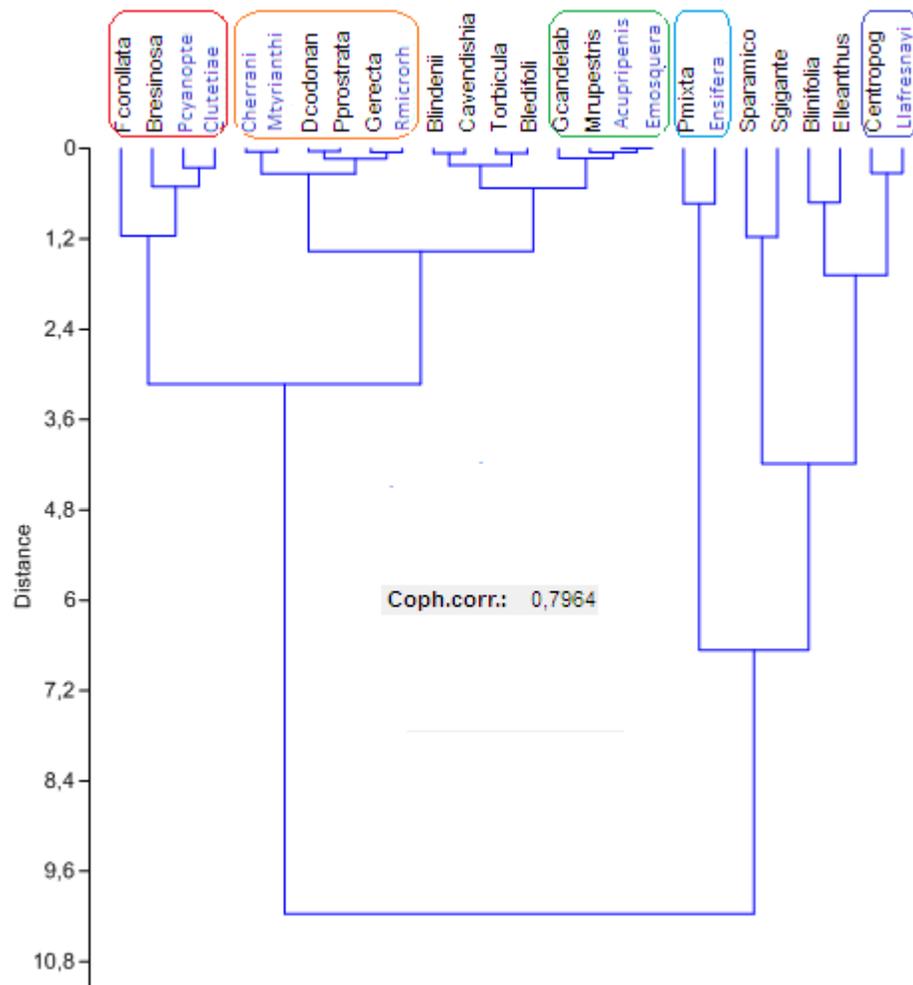


Figura 3. Asociaciones morfológicas de colibrís y plantas según las tres variables mencionadas en los métodos AC=arco central; CC=cuerda central; CC/AC=razón de curvatura y contorno. Los colibrís están marcados con azul. Fuente de esta investigación.

De acuerdo con el cluster, se formaron cinco grupos morfológicos que asocian a colibrís y plantas. Las figuras 4, 5 y 6 muestran a cada especie de colibrí junto a las corolas de las plantas con que se asociaron en el cluster y las imágenes de colibrís y plantas respectivamente.

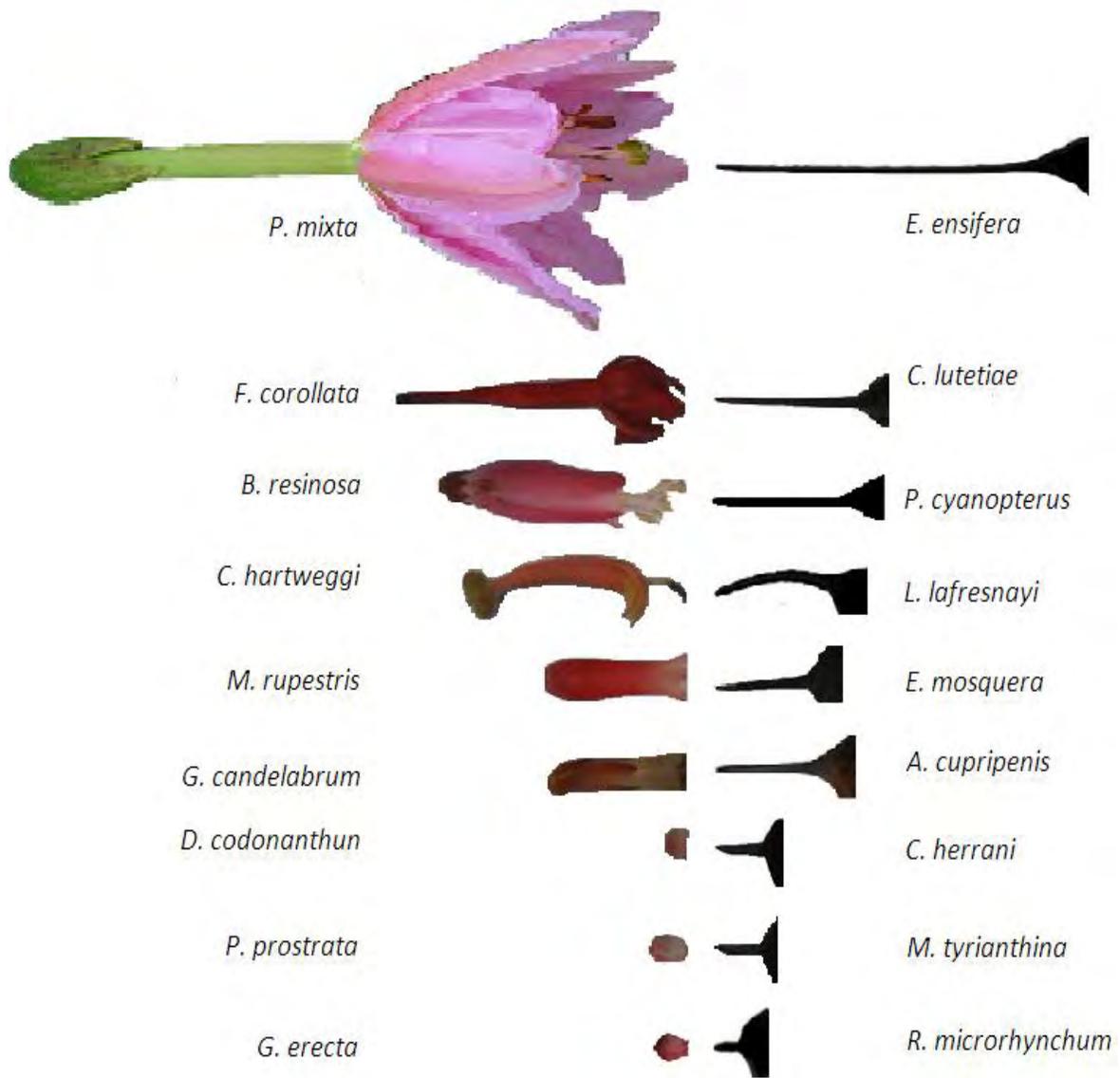


Figura 4. Especies de colibríes y las corolas de las plantas con que se asociaron en el cluster según las similitudes morfológicas de picos y corolas. Fuente de esta investigación.

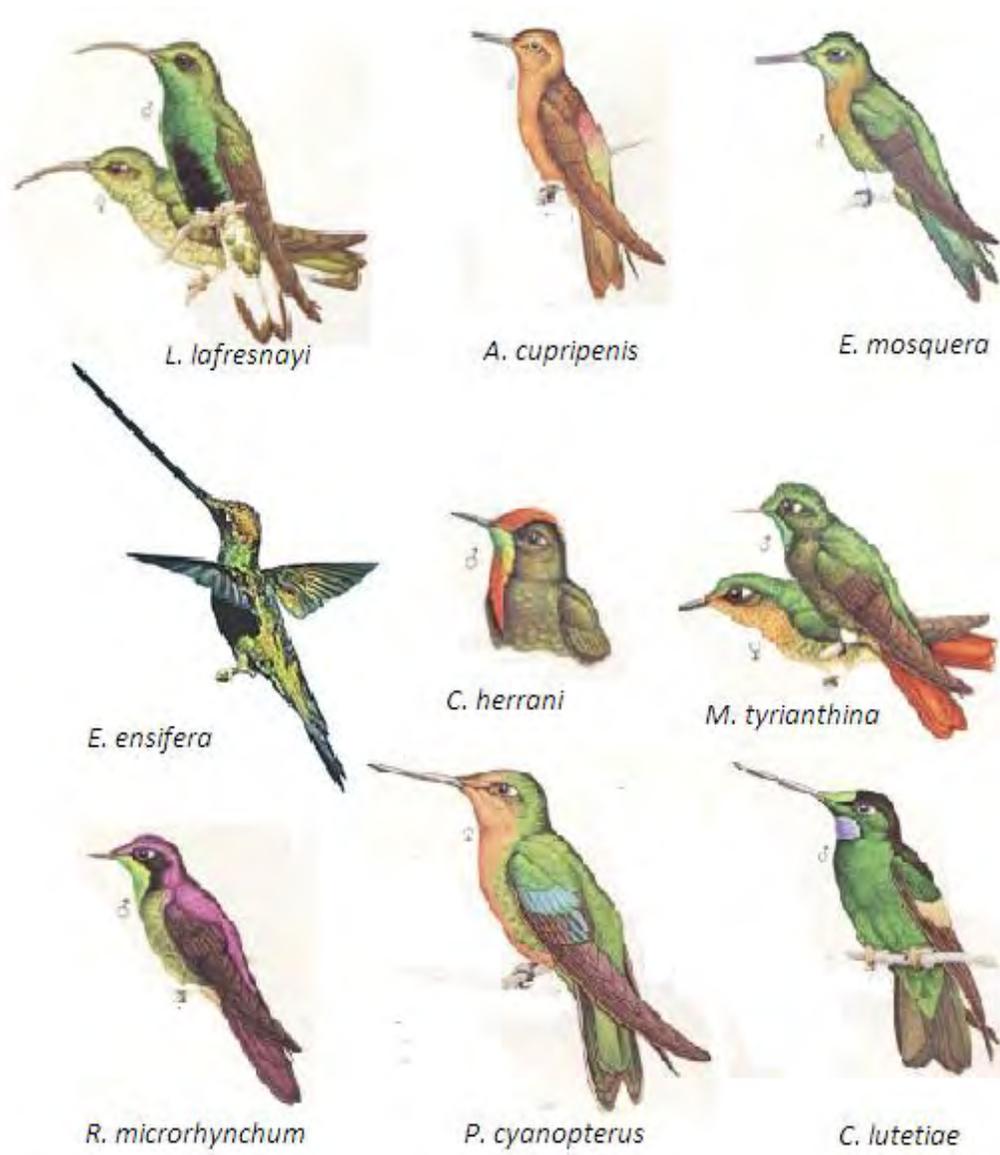


Figura 5. Especies de colibríes del área de estudio. Fuente Guía de aves de Colombia de Hilty & Brown 1986).





P. mixta



M. rupestris



S. giganteus



Figura 6. Plantas del cluster morfológico. Las fotografías de *P. mixta*, *S. giganteus*, *B. linifolia*, *B. resinosa* y *B. ledifolium* fueron tomadas de Google.. Fuentes (3, 4, 5, 6 y 7 respectivamente).

Los grupos más cohesionados fueron:

El de los colibríes de pico pequeño marcado con naranja (figura 3), conformado por *R. microrhynchum*, *C. herrani*, *M. tyrianthina*, *D. codonanthun*, *G. erecta* y *P. prostrata*, siendo la similitud de *R. microrhynchum* y *G. erecta* la más importante del cluster general.

El de los colibríes de picos medianos como *E. mosquera* y *A. cupripenis* junto a *M. rupestris* y *G. candelabrum*.

Los demás grupos no tuvieron una cohesión morfológica tan fuerte y la afinidad picocorola fue cada vez menor a medida que los tamaños y curvaturas de esas estructuras crecían.

Uso preferencial:

Plantas como *Disterigma codonanthun*, *Pernetia prostrata*, *Gaultheria erecta*, orquídeas del género *Elleanthus* y *Bomarea linifolia*, fueron altamente generalistas eco-morfológicamente, llegando a ser más que polifílicas ya que interactuaron con animales de diferentes clases; insectos y aves, lo cual ha sido observado también por otros investigadores de la interacción. Las demás plantas del cluster presentaron generalismo eco-morfológico, pero restringido a interacciones con las nueve especies de colibríes encontrados, excepto *P. mixta* que interactuó con *E. ensifera* y *C. lutetiae* aunque los dos colibríes tienen picos bastante diferentes, y *M. rupestris* y *B. lindeni* que fueron ecológicamente generalistas, pero morfológicamente hicieron uso diferencial de *E. mosquera*.

B. lindeni fue la planta más importante para los colibríes de pico pequeño en todos los casos y la única que usaron diferencialmente aunque no perteneció a su grupo morfológico, siendo el caso de menor significancia el de *M. tyrianthina* (X^2 calculado=10,33; gl=2; $p<0,05$; X^2 tabular=5,99).

Catorce plantas de un total de diecisiete, hicieron mayor uso de *E. mosquera*, siendo el caso de menor significancia el de *P. prostrata* ($p<0,01$). Las que no hicieron uso diferencial de este colibrí fueron *B. resinosa*, *P. mixta* y *D. codonanthum*. Ningún otro colibrí fue usado preferencialmente por las plantas, excepto, *C. herrani* por *B. lindeni* (X^2 cal=79,38; gl=8; $p<0,005$; X^2 tabular=15,51).

Para *E. mosquera* las plantas más importantes fueron *B. lindeni*, y *M. rupestris* ($X^2 = 111$; $gl=5$; $p<0,005$; X^2 tabular=11,07) la última si pertenecieron a su grupo morfológico. *C. lutetiae* fue otro colibrí que hizo uso preferencial de *M. rupestris*, *F. corollata*, *S. paramicola* y *S. giganteus* (X^2 calculado= 16,36; $gl=5$; $p<0,05$; X^2 tabular=11,07), pero entre estas no hubo diferencias de uso ($X^2=3,3$; $gl=3$; $p>0,05$; X^2 tabular=7,81) lo que indicó que este colibrí es morfológicamente generalista. Los demás colibríes no usaron los recursos diferencialmente.

Objetivo específico B: verificar si las diferencias morfológicas entre picos y corolas y frecuencia de visitas, están correlacionadas negativamente.

La correlación entre la afinidad pico-corola y la frecuencia de visitas solo adquirió valores significativos para los casos de *E. mosquera* y *L. lafresnayi*, y presentan un valor de (R^2) medianamente importante que indica que al menos un 45 y 46 % de la variación de las frecuencias de visitas de estos colibríes a las plantas se explica por la afinidad pico-corola mientras el porcentaje restante se debe a factores desconocidos, ver tabla 1.

Sp colibrí	R	R ²	Probabilidad
<i>A. cupripenis</i>	0,388	0,15	0,26
<i>C. lutetiae</i>	-0,18	0,03	0,58
<i>C. herranii</i>	0,13	0,017	0,67
<i>E. mosquera</i>	-0,67	0,45	0,012
<i>E. ensifera</i>	0	0	1
<i>L. lafresnayi</i>	-0,68	0,46	0,062
<i>M. tyrianthina</i>	-0,22	0,048	0,31
<i>P. cyanopterus</i>	0,2	0,04	0,7
<i>R. microrynchum</i>	0	0	1

Tabla 1. Valores del coeficiente de correlación lineal de Spermán entre las variables acople pico-corola y frecuencia de interacción junto al valor del coeficiente de determinación y el nivel de significancia.

Objetivo específico C: verificar si la divergencia morfológica entre los picos de las diferentes especies de colibríes de la comunidad de estudio e índice de sobre posición de uso de recursos están asociadas negativamente.

Para la correlación entre similitud morfológica de los picos de colibríes y similitud en el uso de recursos comunes hubo cuatro casos significativos *C. herrani*, *M. tyrianthina*, *R. microrhynchum* y *E. ensifera*, con altos valores de correlación (ver tabla 2) excepto en el caso de *M. tyrianthina* con valor medio alto. Los valores de R^2 indicaron que al menos un 78% de la variación que toma la variable similitud en el uso de los recursos se explica por la presencia de la variable similitud morfológica entre los picos de los colibríes en el caso de *R. microrhynchum*, 65% para *C. herrani* y *E. ensifera*, y 39% para *M. tyrianthina*. Estos colibríes usan los recursos de forma cada vez menos similar a otros a medida que su pico diverge morfológicamente de los picos de otros con quienes comparte sus recursos, pero se deja un porcentaje de variación fuera, la cual podría explicarse por otros factores que influyen la escogencia de recursos (ver tabla 2).

Sp colibrí	R	R ²	Probabilidad
<i>A. cupripenis</i>	0,24	0,057	0,567
<i>C. lutetiae</i>	0,096	0,0092	0,82
<i>C. herranii</i>	-0,886	0,78	0,0034
<i>E. mosquera</i>	-0,5	0,25	0,21
<i>E. ensifera</i>	-0,81	0,65	0,014
<i>L. lafresnayi</i>	-0,55	0,3	0,16
<i>M. tyrianthina</i>	-0,63	0,39	0,09
<i>P. cyanopterus</i>	-0,26	0,06	0,52
<i>R. microrhynchum</i>	-0,81	0,65	0,015

Tabla 2. Valores del coeficiente de correlación lineal de Spermán entre las variables diferencia morfológica entre los picos de los colibríes y similitud en el uso de los recursos junto al valor del coeficiente de determinación y el nivel de significancia.

Objetivo específico D: confirmar si los recursos florales para la comunidad de colibríes y para cada especie están conformados mayoritariamente por plantas (CT).

En cuanto a los tipos de plantas que visitan los colibríes en Galeras diferencie dos grupos: CT y no CT (ver tabla 3) según lo indicado en los métodos.

Planta	CT	Planta	CT	Planta	CT
<i>M. rupestris</i>	Si	<i>S. paramicola</i>	Si	<i>C. hartwegii</i>	Si
<i>D. espinosa</i>	Si	<i>V. floribundun</i>	No	<i>G. erecta</i>	No
<i>B.lindenii</i>	Si	<i>D. codonanthun</i>	No	<i>B. espinosa</i>	No
<i>F. corollata</i>	Si	<i>G. bakeri</i>	Si	<i>S. giganteus</i>	Si
<i>T. complanata</i>	No	<i>G. candelabrum</i>	Si	<i>Disterigma sp</i>	No
<i>G. punctatum</i>	No	<i>T. orbicularis</i>	Si	<i>G. insípida</i>	No
<i>T. longebracteatus</i>	No	<i>Cavendishia sp</i>	Si	<i>P. prostrata</i>	No
<i>B. ledifolium</i>	Si	<i>B. aestuans</i>	Si	<i>P. clava</i>	Si
<i>B. linifolia</i>	No	<i>C. integrifolia</i>	Si	<i>D. empetrifoliu</i>	No
<i>Ranunculus sp</i>	No	<i>P. mixta</i>	Si	<i>B. resinosa</i>	Si
<i>E. pycnophylla</i>	No	<i>Hypericum sp</i>	No		
<i>Elleanthus sp</i>	No	<i>R. tetrantha</i>	Si		

Tabla 3. Plantas CT y no CT.

Trixterix longebracteatus es una especie polinizada también por *Diglossas* Rojas-N (2007) y no presenta flores con corola tubular cuando está abierta, por ello, no tuvo sentido relacionarla con los picos de los colibríes y *Tillandsia complanata* debido a la forma de su corola es posible que también sea polinizada por insectos (Gutiérrez-Z & RojasN 2004).

Proporciones de plantas CT y no CT:

Para la interacción general no existieron diferencias significativas en la proporción de cada tipo plantas usadas por la comunidad de colibríes (X^2 cal= 0.029, gl =1, $p > 0.05$; X^2 tabular=3,84).

En la tabla 4 se indica el número de plantas visitadas por cada colibrí según las categorías anteriormente mencionadas junto a los respectivos valores de la prueba de Ji-cuadrado y el nivel de significancia, esto lo hice para determinar si había diferencias en la proporción de cada tipo en el espectro de recursos a un nivel específico.

<i>Aglaectis cupripennis</i>		<i>Coeligena lutetiae</i>		<i>Chalcostigma herrani</i>	
CT	No CT	CT	No CT	CT	No CT
13	7	13	5	13	13
X ² calculado=0,38; X ² tabular=3,84 P > 0,05		X ² calculado=2,72; X ² tabular=3,84 P > 0,05		X ² calculado=0; X ² tabular=3,84 P > 0,05	

<i>Eriocnemis mosquera</i>		<i>Ensifera ensifera</i>		<i>Lafresnaya lafresnayi</i>	
CT	No CT	CT	No CT	CT	No CT
16	15	10	3	14	4
X ² calculado= 0; X ² tabular=3,84 P > 0,05		X ² calculado=2,76; X ² tabular=3,84 P > 0,05		X ² calculado=4,5; X ² tabular=3,84 P < 0,05	

<i>Metallura tyrianthina</i>		<i>Pterophanes cyanopterus</i>		<i>R. microrynchum</i>	
CT	No CT	CT	No CT	CT	No CT
11	12	9	4	6	9
X ² calculado=0; X ² tabular=3,84 P > 0,05		X ² calculado=1,21; X ² tabular=3,84 P > 0,05		X ² calculado=0,26; X ² tabular=3,84 P > 0,05	

Tabla 4. Número de plantas CT y no CT visitadas por cada colibrí junto a valores de ji-cuadrado y niveles de significancia que determinan si existen diferencias de proporción de cada una en el espectro de recursos de cada colibrí.

Objetivo específico E: confirmar si las frecuencias de interacción de los colibríes son mayores con el grupo de las plantas (CT).

Las pruebas U de Mann-Whitney realizadas para determinar si había diferencias significativas en las frecuencias de interacción de cada colibrí con cada grupo de plantas, arrojaron los resultados indicados en la tabla 5.

<i>A. Cupripenis</i>	<i>C. Lutetiae</i>	<i>C. Herrani</i>
Umin=42 Utab=21 P=0,96	Umin=24 Utab=17 P=0,28	Umin=54 Utab=46 P=0,22
<i>E. mosquera</i>	<i>E. ensifera</i>	<i>L. lafresnayi</i>
Umin=95,5 Utab=66 P=0,69	Umin=3,5 Utab=4 P=0,014	Umin=12,5 Utab=3 P=0,76
<i>M. tyrianthina</i>	<i>P. cyanopterus</i>	<i>R. microrynchum</i>
Umin=56 Utab=37 P=0,6	Umin=15 Utab=4 P=0,93	Umin=18,5 Utab=12 P=0,34

Tabla 5. Diferencias significativas en las frecuencias de interacción de los colibríes con los grupos de plantas CT y no CT. Umin=menor valor de U calculado; Utab=valor tabular de U.

Solo en el caso de *E. ensifera* hubo diferencias significativas siendo mayor la frecuencia de interacción con las plantas CT.

Las pruebas de Ji-cuadrado realizadas para determinar si había diferencias significativas en las frecuencias totales de interacción de cada colibrí con cada grupo de plantas, arrojaron los resultados indicados en la tabla 6.

<i>A. cupripenis</i>	<i>C. lutetiae</i>	<i>C. herrani</i>
X ² calculado=4,34; X ² tabulado=3,84 P < 0,05	X ² calculado=30,24; X ² tabulado=3,84 P < 0,05	X ² calculado= 0,03; X ² tabulado=3,84 P > 0,05
<i>E. mosquera</i>	<i>E. ensifera</i>	<i>L. lafresnayi</i>
X ² calculado= 7,88; X ² tabulado=3,84 P < 0,05	X ² calculado= 6,86; X ² tabulado=3,84 P < 0,05	X ² calculado= 7,88; X ² tabulado=3,84 P < 0,05
<i>M. tyrianthina</i>	<i>P. cyanopterus</i>	<i>R. microrynchum</i>
X ² calculado= 0; X ² tabulado=3,84 P > 0,05	X ² calculado= 7,88; X ² tabulado=3,84 P < 0,05	X ² calculado= 0,34; X ² tabulado=3,84 P > 0,05

Tabla 6. Diferencias significativas entre las frecuencias totales de interacción de los colibríes con los grupos de plantas CT y no CT.

En seis de los casos estudiados hubo diferencias significativas siendo mayores las frecuencias de interacción con las plantas CT. Los casos fueron:

A. cupripenis y se debió a su interacción con las especies de *Siphocamphilus* y *Fuchsia corollata*, mientras que no hubo diferencias entre las frecuencias de interacción con el resto de plantas. Es importante observar que esta especie de colibrí usa a *Barnadesia espinosa* con la misma frecuencia con que usa a los *Siphocamphilus* a pesar de que esta no es una planta CT.

C. lutetiae debido a su interacción con *Maclanea rupestris* y *Fuchsia corollata* y a que el número de plantas CT en su dieta es mayor, pero las frecuencias de interacción entre el resto de plantas no es muy diferente.

E. mosquera por sus visitas a *M. rupestris*, *D. espinosa* y *B. lindenii* ya que entre las demás plantas las frecuencias de interacción con este colibrí son muy similares.

E. ensifera en este caso la diferencia se debe a la desigualdad en el número de plantas de cada tipo (CT y no CT).

L. lafresnayi y *P. cyanopterus* en estos casos tanto las frecuencias de interacción así como el número de plantas de cada tipo favorecen el que las frecuencias totales sean diferentes.

Objetivo específico F: determinar si la cantidad de néctar ofrecida a los colibríes por el grupo de las plantas (CT) es mayor que la ofrecida por el grupo de las no (CT).

El resultado del análisis obtenido en este trabajo, indicó que el grupo de plantas CT proporcionó a diario una cantidad de néctar tres veces superior a la ofrecida por las no (CT = 16, no CT = 14; U = 23; U' = 201; P < 0,001; U tabular = 71).

Objetivo específico G: confirmar si las asociaciones ecológicas de colibríes y plantas con base en la frecuencia de interacción mutuas están constituidas por especies con picos y corolas similares que hacen uso diferencial recíproco entre si.

El análisis de correspondencia indicó tres asociaciones ecológicas (ver figura 7) donde la mayoría de las plantas pertenecieron al grupo general y fueron de uso común por los colibríes intragrupalmente y algunas intergrupalmente como *Centropogon sp*, *Bomarea sp*, *B. aestuans*, *C. integrifolia* y *T. longibracteatus*. La mayor cercanía entre las especies interactuantes indicó una

relación ecológica mas estrecha entre ellas, de esta manera, los colibríes más cercanos usaron las plantas comunes con intensidades más similares y las plantas cercanas hicieron uso similar de los colibríes. Las especies de colibríes y plantas cercanas, pero alejadas del grupo general indican una intensidad de interacción más pronunciada que las del grupo general y en el caso de *Espeletia* sp una interacción exclusiva con *C. herrani* y *R. microrhynchum*.

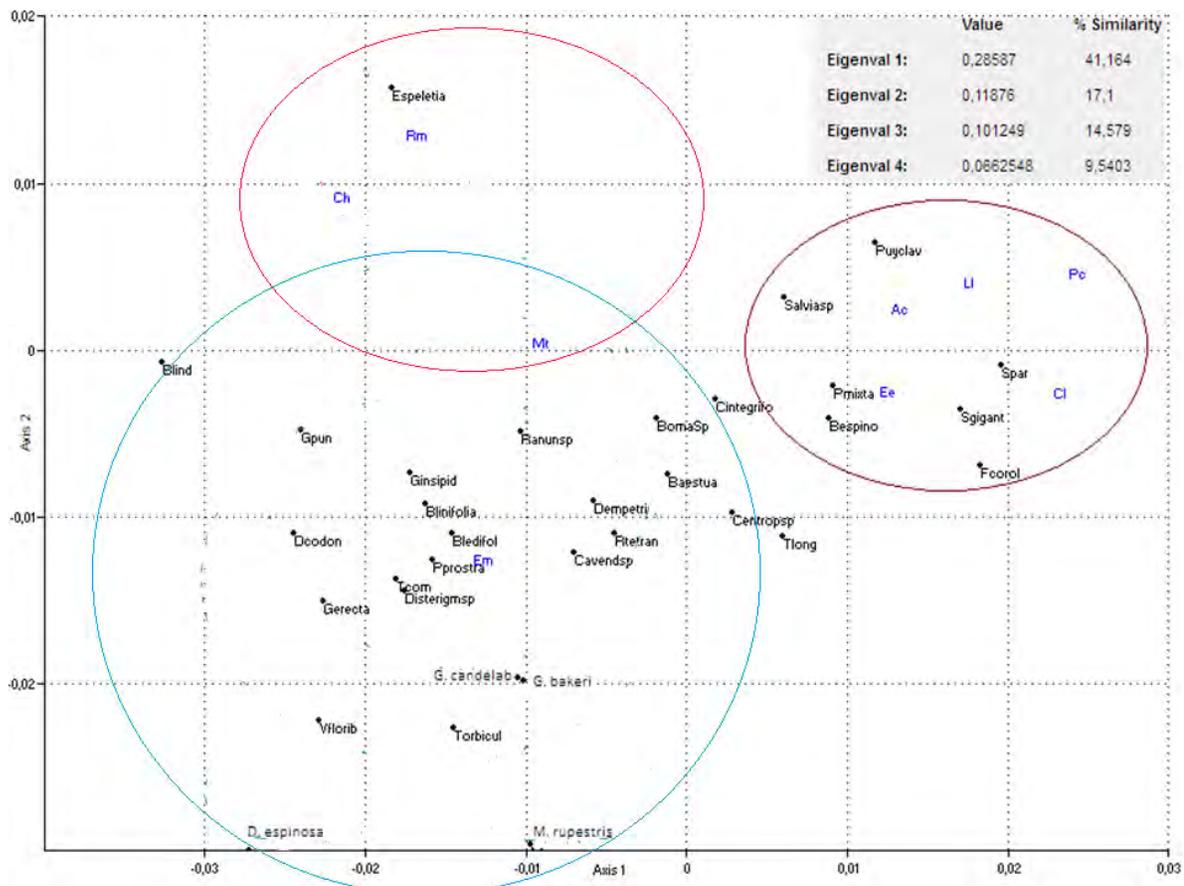


Figura 7. Asociaciones ecológicas entre colibríes y plantas. Em=E. mosquera; Ac=A. cupripennis; Ch=C. herrani; Mt=M. tyrianthina; Ll=L. lafresnayi; Ee= e. ensifera; Cl=C. lutetiae; Pc=P. cyanopterus; Rm=R. mycorhynchum. Fuente de esta investigación.

La posición de plantas como *G. candelabrum*, *G. bakeri*, *V. floribundum*, *T. orbiculares*, *D. espinoso* y *M. rupestris* se explica por el uso que hicieron de *E. mosquera* que fue mayor

cuanto mas alejadas del grupo general, aunque no fueron exclusivas de este colibrí. La posición de *B. lindeni* se explica por su relación con *E. mosquera* y los colibríes de pico pequeño.

Los grupos no se caracterizaron por asociaciones que se correspondieran completamente con las del cluster morfológico. Las plantas asociadas a los colibríes de pico pequeño en el cluster se asociaron mucho más con *E. mosquera*. *A. cupripenis* se asoció con las plantas de corolas grandes ya que su comportamiento de forrajeo fue mas similar al de los colibríes de picos largos. Estos últimos si se asociaron con las plantas más “similares” a ellos. Los colibríes y plantas que interactuaron diferencialmente fueron las especies mencionadas en el primer objetivo.

Veintitrés plantas de un total de treinta y uno, hicieron uso diferencial de *E. mosquera*. Las que no hicieron uso diferencial de este colibrí fueron *B. aestuans*, *B. linifolia*, *Puya clava*, *Ranunculus* sp, *Castilleja integrifolia* y *D. codonanthum*. Ningún otro colibrí fue usado diferencialmente por las plantas, excepto, *C. herrani* por *B. lindeni* como indiqué en el objetivo específico A. Igualmente en el mismo objetivo específico indique que para *E. mosquera* las plantas más importantes fueron *B. lindeni*, y *M. rupestris*, la última si perteneció a su grupo morfológico. *C. lutetiae* fue otro colibrí que hizo uso diferencial de *M. rupestris*, *F. corollata*, *S. paramicola* y *S. giganteus*, pero entre estas no hubo diferencias de uso ($X^2=3,3$; $gl=3$; $0,5 > p > 0,25$) lo que indicó que este colibrí es morfológicamente generalista. Los demás colibríes no usaron los recursos diferencialmente.

10. DISCUSIÓN

Objetivo específico A: verificar los picos de los colibríes y las corolas de las plantas que usan forman grupos morfológicos con grados de cohesión mayores cuando los picos y las corolas incrementan su tamaño y curvatura, y si los colibríes y plantas con picos y corolas más similares morfológicamente interactúan entre si preferencialmente.

La mejor cohesión se presentó entre las especies de plantas y colibríes más generalistas eco-morfológicamente, cuando lo esperado era que sucediese con especies de picos largos y curvos que han sido consideradas especialistas eco-morfológicos como en (Linhart & Feinsinger 1980, Heinrich & Raven 1972, Bolten & Feinsinger 1978, Brand 1992 y Bucher & Mogens 2001) y en donde se evidenciaría mejor la similitud producida por el acople pico-corola y la co-evolución y en las cuales el efecto del proceso tendría que ser más notorio.

En el caso de las plantas usadas por los colibríes de pico pequeño; *M. tyrianthina*, *R. microrhynchum* y *C. herrani*, el generalismo ecológico llego a ser más que polifilia por interactuar estas con animales de diferentes clases, insectos y aves, lo cual, se observa también en los trabajos de Luteyn & Pedraza-peñaloza (2000), Ramírez (2002), Quevedo & Rosero (2007) y Solís (2010). Esto, también resalta el generalismo morfológico de ellas y no permiten que estas plantas sean consideradas como co-evolucionadas con colibríes. En el caso de las plantas asociadas con los colibríes de pico mediano (ver anexo A), también se destacó el generalismo eco-morfológico aunque restringido a las nueve especies de colibríes. El único caso coherente con la hipótesis co-evolutiva para esta predicción fue el de *M. rupestris*, y *E. mosquera* en los colibríes, estas dos especies hicieron uso preferencial entre si y pertenecieron al mismo grupo morfológico. Para el resto de los colibríes y plantas no hubo indicios de interacciones co-evolucionadas, pues el uso preferencial (como mínimo) y la especificidad a niveles muy altos es una condición imprescindible para la ocurrencia de esos procesos (Janzen 1980, Thompson 1984, Gómez & Zamora 1999, Gómez 2002).

Los casos de generalismo eco-morfológico muestran que las afinidades morfológicas pueden encontrarse en las interacciones sin que exista un nexo evolutivo estrecho entre ellas, lo cual es un fenómeno común como lo mencionan Oyama (1986), Gómez (2002), Thompson

(2003) y Herrera (2007). Es probable que las formas de picos y corolas se relacionen con factores diferentes a la interacción como ha sido señalado por Kershaw (2006) para las curvaturas de los picos de los colibríes en el parque nacional Cusuco en Honduras. Stiles (2005) propuso que existen más factores de selección sobre la forma de los picos de los colibríes como el forrajeo de artrópodos o selección sexual relacionado con los leks (Stiles 1985), estos fenómenos podrían haber influido la evolución de los picos y podrían explicar la falta de una mejor cohesión en los grupos de picos y corolas largos y curvos. Un ejemplo de una característica que podría no relacionarse con la interacción podría ser la curvatura hacia arriba del pico de *E. ensifera*.

Respecto a las formas tubulares de las corolas de las plantas que han sido vistas tradicionalmente como un producto de la interacción con colibríes (ver la literatura de la interacción citada aquí), surgen hechos inquietantes y es que algunos estudios han revelado contrariamente a lo esperado que las plantas de corolas tubulares son polifílicas (Ramírez 2002). Fuchs (1998) encontró que las abejas del género *Trigona* visitan con mayor frecuencia que los colibríes ermitaños a algunas flores de *Heliconias* que se cree son sumamente especializadas morfológicamente para la polinización por estos últimos, también las polinizan eficientemente y muchas plantas reconocidas como entomófilas presentan también flores con corolas tubulares y de tamaños y colores similares a las visitadas por los colibríes, y muchas veces estos últimos extraen néctar de ellas y aún pueden ser mejores polinizadores como se ve en Wolff *et al* (2000) y Castellanos (2007) y pueden terminar desplazando a los insectos completamente como lo indicó Castellanos (2007) este tipo de situaciones no permiten asegurar que las formas tubulares de las corolas sean producto de selección mediada por la polinización de los colibríes ¿a caso las plantas con que interactúan los colibríes evolucionaron junto a los insectos?

Si tenemos en cuenta que los colibríes y los insectos comparten muchas plantas y que la interacción de las angiospermas con los insectos es más antigua (Ollerton 1999), entonces, no es descabellado pensar que las morfologías de las flores que interactúan con los colibríes hayan evolucionado independientemente de estos. Viejo-Montesinos (1996) y Ollerton (1999) afirman que las flores de las angiospermas evolucionaron interactuando con insectos, y los árboles filogenéticos relacionados con los cambios de polinizadores en tiempo evolutivo muestran que las plantas polinizadas por los colibríes aparecen en los extremos (Castellanos 2007), indicando

que tales plantas se derivan de ellas y una relación más reciente con los colibríes. Es posible que los colibríes simplemente hayan aprovechado las plantas que ya existían, llegando a ser en algunos casos mejores polinizadores como se ha reportado para algunas especies del género *Penstemon* (Castellanos 2007).

La afirmación de Viejo- Montesinos (1996) y Ollerton (1999) se ve respaldada por el hecho de que las corolas tubulares han surgido también de forma independiente en lugares donde los colibríes no están presentes, como en Europa y Asia donde son polinizadas por insectos ver (Herrera 1989, Guitián *et al* 1993, López 2006, Marquez *et al* 2008). Thompson (2003) y Herrera (2007) mencionaron que los encuentros fortuitos de especies con complementariedades morfológicas son frecuentes y a veces las supuestas adaptaciones son extraordinarias y fácilmente pueden ser confundidas con casos de especialización extrema y co-evolución. Oyama (1986) hace referencia al abuso del término co-evolución debido a este tipo de situaciones.

Objetivo específico B: verificar si las diferencias morfológicas entre picos y corolas y frecuencia de visitas, están correlacionadas negativamente.

Las correlaciones entre afinidad morfológica pico-corola y frecuencia de interacción fueron significativas para *E. mosquera* y *L. lafresnayi*. Estos colibríes escogieron sus recursos siguiendo el acople pico-corola, lo cual demuestra que este es importante para esas especies. Es probable que las preferencias de los colibríes por micro hábitats, estratos verticales de bosque y disponibilidad de los recursos (Stiles & Wolf 1979, Stouffer & Bierregard 1995, Cotton 1998, Rosero 2003, Blake *et al* 1990 y Louiselle & Blake 1991) expliquen la ausencia de las correlaciones para el resto de especies y la variabilidad de las frecuencias de interacción que no fue explicada por la afinidad pico-corola en estos dos casos significativos.

Los demás colibríes no interactuaron más, o menos con las plantas cuando aumento, o disminuyó respectivamente, el ajuste pico-corola, indicando generalismo morfológico el cual se ha reportado en otros trabajos de la interacción y no solo desde “el punto de vista” de los colibríes, como en Ayala (1985), Camero (1997), Burbano & Sandoval-Sierra (2007), Baptiste *et al* (2007), Brand (1992), Smith-Ramirez (1993), Ramírez (2002), Pansarin (2003), Nassar & Ramírez (2004) y Ramirez (2004), Samboni (2010).

La estrategia generalista en las interacciones de animales y plantas es mucho más ventajosa porque les brinda a los primeros la oportunidad de adquirir la energía de diferentes fuentes y a las plantas la oportunidad de tener más polinizadores y puede ser por ello que es un fenómeno ecológico común en la naturaleza (Herrera 1996, Roubik 1992, Waser et al. 1996, Gómez & Zamora 1999, Dilley *et al* 2000, Lipook *et al* 2000, Olesen 2000, Thompson 2001, Gómez 2002). Del documento base se evidenció que el 30% del néctar total diario por flor ofrecido a los colibríes de la comunidad provenía de las plantas no CT, esto deja entrever la importancia que tienen estas plantas para los colibríes y del generalismo para suplir los requerimientos diarios de néctar.

La estrategia generalista también brinda a los organismos un mayor margen de seguridad de supervivencia (Medel *et al* 2009) y promueve nuevas interacciones ecológicas, las cuales al consolidarse pueden ampliar el nicho ecológico de los mismos. Aquí destaco que *A. cupripenis* interactuó con *Hypericum* sp siendo este un recurso que no se había reportado en el área de estudio y evidencia el oportunismo en la formación de nuevas interacciones. Estas situaciones propiciadas por el generalismo morfológico también fueron observadas por Murcia (2000), Amaya *et al.* (2001), Thompson (2003), Rodríguez & Stiles (2004) y Ramirez (2004) en donde los colibríes pueden establecer interacciones estables y fuertes con plantas de síndromes diferentes y otras que incluso no pertenecen al continente americano. Kershaw (2006) encontró que los colibríes en Cusuco visitaron con igual frecuencia las plantas nativas como invasoras en las zonas de amortiguación del parque.

Objetivo específico C: verificar si la divergencia morfológica entre los picos de las diferentes especies de colibríes de la comunidad de estudio e índice de sobre posición de uso de recursos están asociadas negativamente.

Las correlaciones entre similitud de uso de recursos y similitudes morfológicas entre los picos de los colibríes fueron significativas para *C. herrani*, *R. microrhynchum*, *M. tyrianthina* y *E. ensifera*. El hecho de que esto haya ocurrido para los colibríes de picos más pequeños y más grandes resalta el efecto limitante del tamaño en la escogencia de recursos ya que los colibríes de picos pequeños no tienen fácil acceso a las plantas a medida que las corolas crecen y por lo tanto

no usan demasiado las plantas usadas por colibríes de picos cada vez más largos y evidencia la ventaja de *E. ensifera* que tiene la posibilidad de libar de plantas con corolas más largas, las cuales proporcionan un mayor volumen de néctar (Gutiérrez-Z & Rojas-N 2004, Rodríguez & Stiles 2004, Gutiérrez-Z 2008).

Las correlaciones encontradas aquí no se relacionan con las del punto anterior ya que aquellas no se presentaron para estas especies. La ausencia de las correlaciones esperadas en los demás colibríes en este punto probablemente se deben al efecto del generalismo eco-morfológico que hace que los colibríes compartan más recursos entre si pero usándolos con menor similitud pudiendo servir como mecanismos de coexistencia para optimizar las posibilidades de supervivencia en redes de interacción complejas donde el generalismo tiene un papel preponderante (Medel *et al* 2009). Las redes complejas en la interacción colibrí-planta también existían en el pasado y los mecanismos de coexistencia debieron estar presentes, por lo cual, los patrones esperados no habrían tenido la oportunidad de desarrollarse con suficiente nitidez y por lo tanto, las condiciones para la ocurrencia de un proceso co-evolutivo entre picos y corolas tampoco, probablemente a esto se debe que en la interacción, no se han reportado patrones claros que permitan afirmar contundentemente la ocurrencia del proceso, por lo cual, en algunos estudios se ha recurrido al concepto de co-evolución difusa como en Amaya *et al* (2001), Cotton (1998) y Gutiérrez-Z (2008). El problema de este concepto es que prescinde de las condiciones de especificidad y simultaneidad de la definición de Janzen (1980) y de esa forma no es necesaria la ocurrencia de patrones claros para apoyar la hipótesis, lo cual no es deseable en una disciplina que trata de ser rigurosa (Popper 2001).

Samboni (2010) encontró resultados similares, en los que los colibríes más semejantes morfológicamente no necesariamente usaban los recursos de forma más similar, esto se relacionó en ese trabajo también con el generalismo ecológico de los colibríes.

Objetivo específico D: confirmar si los recursos florales para la comunidad de colibríes y para cada especie están conformados mayoritariamente por plantas (CT).

Los colibríes de la comunidad estudiada interactuaron con plantas no CT las cuales conforman aproximadamente el 50% de las plantas visitadas por la comunidad del área de

estudio. Este es un hecho común en varios estudios, como en Brand (1992), Smith-Ramirez (1993), Camero (1997), Fuchs (1998), Rodríguez & Stiles (2004), Gutiérrez-Z & Rojas-N (2001), Gutiérrez-Z (2008), Ramírez (2004), Riveros (1991) y Ruffini (1992) y un ejemplo a destacar es el de Smith-Ramirez (1993) quien encontró que *Sephanoides galeritus* tenía un espectro de recursos en el cual las plantas con síndromes diferentes al de ornitofilia conformaban el 82% del total. En este caso no hubo diferencias significativas en la proporción de plantas CT y no CT usadas por cada especie de colibrí, excepto para *L. lafresnayi*, lo cual podría estar indicando que para esta comunidad de colibríes la regla consiste en interactuar con plantas de morfología contrastante y síndromes distintos, sin embargo, es necesario tener mas datos que apoyen esto.

Este hecho no permitió asociar morfológicamente a los colibríes con un grupo de plantas, lo cual confirmó el generalismo en el área. Cabe destacar que en todos los trabajos de la interacción citados aquí, las plantas no CT hicieron parte de los recursos de los colibríes y cumplieron un importante papel, sin embargo, la atención se ha volcado a su interacción con las CT tal vez por la semejanza morfológica que los investigadores han observado y la especialización que se ha asumido para explicar las formas de picos y corolas.

Frecuentemente se hace referencia a la especialización como causa de la gran diversidad de especies y de las formas de las estructuras biológicas, como se evidencia en Thompson (2001), Gómez (2002), Valiente-Banuet (2002) y Waser *et al.* (1996). La interacción colibrí planta no ha sido la excepción como se puede ver en Gutiérrez *et al* (2004), Rodríguez & Stiles (2004), Rico (2006), Amaya *et al* (2001), Feinsinger (1976), Cotton (1998), Brown & Browsers (1984), Kershaw (2006) y Gutierrez (2008). La importancia que se le ha dado a la especialización deriva del principio teórico de polinizador mas eficiente formulado por Stebbins (1970) que postula que la selección natural favorecerá aquellos rasgos morfológicos, ecológicos y fisiológicos de las plantas que sirvan para atraer a aquellos visitantes florales que polinizan más eficientemente (Faegri & Van der Pijl 1979, Gomez 2002, Armbruster *et al.* 2000, Johnson & Steiner 2000). Consecuentemente según este principio las plantas deberían ser polinizadas por un grupo reducido de especies eficientes, fenómeno denominado especialización adaptativa mediada por polinizadores (Thompson 1994, Armbruster *et al.* 2000, Johnson & Steiner 2000). Sin embargo, los sistemas de polinización generalistas también indican en los organismos rasgos que parecen

producto de la especialización sin serlo realmente, como lo indican Endara (2000), Thompson (2001) y Oyama (1986) y son más frecuentes de lo que pensamos (Dilley *et al* 2000, Lippok *et al* 2000, Thompson 2001). El caso de los colibríes de picos pequeños y medianos mas arriba es una prueba de ello, pero, debido a la influencia de las ideas de Darwin sobre polinización y especialización y a que la mayor parte de investigadores se embarcaron en ello, los sistemas generalistas quedaron relegados (Gómez 2002).

El generalismo proporcionaría un amplio margen de libertad para la conservación de la inercia filogenética o la evolución no condicionada de las características morfológicas de los organismos involucrados en las interacciones y esto permitiría que las variaciones hereditarias neutrales presentes en los individuos no sean objeto de la selección negativa y tengan la oportunidad de fijarse en las poblaciones o al menos extenderse notablemente en ellas mediante procesos micro-evolutivos. Esto ha sido confirmado a nivel molecular en varias poblaciones (Kimura 1980, Blanc 1981, Kimura 1985 y Ohta citado por Chauvin 2000). Esta libertad de evolución se ve potenciada en los colibríes por las estrategias que usan para alcanzar el néctar de las flores estirando su lengua y alcanzando longitudes que doblan la del pico (Rodríguez & Stiles 2004) o perforando las flores y usando los orificios hechos por otros nectarívoros (Brand 1992), por lo cual, no están obligados a seguir el paso a la evolución de las corolas. También Kershaw (2006) encontró en Cusuco que los colibríes de picos cortos eran capaces de visitar plantas de corolas largas, curvas y estrechas a pesar de las diferencias de tamaño de picos y corolas.

Las variaciones neutrales que afectan la morfología de ciertas estructuras podrían ser revolucionarias en el sentido de que conllevarían a cambios evidentes y extremos. En nuestro caso podemos usar como ilustración los picos de *R. microrynchum*, *E. mosquera* y *E. ensifera* y las corolas de *M. rupestris*, *S. giganteus* y *F. corollata*. Los organismos generalistas no observarían las fuertes restricciones impuestas en los procesos de especialización y co-evolución y esto es una ventaja porque evitarían así, todos los perjuicios ocasionados por ello (Cope y Osborn citados por Thompson 2003, Bucher & Mogens 2001). Así, el generalismo podría explicar la proliferación de formas bastante dispares como pudo haber ocurrido aquí.

Objetivo específico E: confirmar si las frecuencias de interacción de los colibríes son mayores con el grupo de las plantas (CT).

Excepto *E. ensifera* los colibríes de la comunidad estudiada no interactuaron diferencialmente con sus plantas CT. Sin embargo, entre las plantas CT de *E. ensifera* que fueron heterogéneas morfológicamente, no hubo uso diferencial. Estos hechos no permitieron asociar morfológicamente a los colibríes con un grupo de plantas o especies particulares, lo cual reconfirmó el generalismo morfológico en el área.

Sin embargo, si comparamos las sumatorias de las frecuencias de interacción con cada grupo para cada especie de colibrí, con la excepción de los colibríes de picos pequeños, los demás si interactuaron más frecuentemente con las plantas CT, pero, esto fue por una o a lo sumo dos plantas (estas plantas son algunas de las que producen más néctar según el documento base) que fueron las que marcaron diferencias en cada caso lo cual no sugirió preferencias por alguno de estos grupos, si no una mayor interacción con plantas individuales pero sin diferencias estadísticas significativas como ya vimos. La cantidad de néctar que ofrecen las CT en conjunto fue casi tres veces superior a la que ofrecen en conjunto las no CT y que en últimas es lo más importante para los colibríes (Stiles 1976, Meléndez *et al* 1997). Gutiérrez-Z (2008) encontró que el valor calórico de la recompensa floral se correlacionó positivamente con las frecuencias de interacción en Torca. También podemos decir que la importancia de aspectos relacionados con el néctar para los colibríes se vio reforzada en los casos de *M. tyriantina*, *R. microrhynchum* y *C. herrani* quienes por su corto pico interactuaron más frecuentemente con plantas no CT conformadas en su mayoría por plantas entomófilas las cuales producen menos néctar pero tienen mayores concentraciones de azúcar y son más rentables energéticamente (Bolten & Feinsinger 1978, Ramírez 2004). Esta estrategia podría compensar las bajas cantidades de néctar que obtienen los colibríes pequeños.

Objetivo específico F: determinar si la cantidad de néctar ofrecida a los colibríes por el grupo de las plantas (CT) es mayor que la ofrecida por el grupo de las no (CT).

Como se indicó en el punto anterior, las plantas CT brindan una cantidad de néctar tres veces superior a la ofrecida por las no CT. Existen evidencias de una correlación positiva entre

las longitudes de las corolas y el volumen del néctar diario producido por las plantas (Gutiérrez-Z & Rojas-N 2004, Rodríguez & Stiles 2004, Gutiérrez-Z 2008). Esta condición puede explicar la mayor frecuencia de interacción de los colibríes medianos y grandes con ellas. Las anteriores características junto al color rojo, azul, violeta y anaranjado, habrían evolucionado para atraer a los colibríes (Feinsinger 1976; Brown & Codric-Brown 1979; Gutiérrez-Z *et al.* 2004a; Murcia 1983 y Smith 1993), sin embargo, debido a que la las predicciones no se cumplieron en la mayoría de los casos no tiene sentido considerarlo como un caso positivo a favor de la co-evolución y estas condiciones podrían estar relacionadas con el generalismo que puede llegar hasta polifilia (Ramírez 2002) pudiendo servir para satisfacer a varios vectores que garantizarían su reproducción y como mecanismo para compensar la dificultad de acceso al néctar impuesta a otros potenciales polinizadores. Una característica de las plantas de corolas más largas (*P. mixta*, *S. giganteus*, *S. paramicola*, *F. corollata*, *C. hartwegii*) que apoya esta última idea es que las estructuras sexuales de las plantas sobresalen de las corolas y están dispuestas de tal manera que casi cualquier visitante puede hacer contacto con los sacos de polen y transportarlo.

Los colores de las plantas que los colibríes prefieren, varían según la localidad y la comunidad estudiada y el mito del color rojo de las flores que se creía era mas fácil de detectar para los colibríes que para otros polinizadores no es cierto, según Santamaría & Rodríguez-Gironéz (2008), lo que indica que no existe una predisposición conductual de los colibríes respecto del color y no deja claro que esas característica haya surgido para atraerlos solo a ellos.

Objetivo específico G: confirmar si las asociaciones ecológicas de colibríes y plantas con base en la frecuencia de interacción mutuas están constituidas por especies con picos y corolas similares que hacen uso diferencial recíproco entre si.

Las asociaciones de colibríes y plantas no necesariamente se correspondieron con las del cluster morfológico, excepto en el caso de los colibríes de picos largos. Las seis plantas más importantes para los colibríes fueron *M. rupestris*, *F. corollata*, *S. paramicola*, *B. lindeni*, *Centropogon sp* y *S. giganteus* que coincidieron con las que marcaron diferencias en las sumatorias de las frecuencias de interacción entre los dos grupos (CT y no CT), por lo tanto, la

relación de causalidad morfológica entre picos y corolas debió buscarse en la relación de los colibríes con ellas, pero, solo *E. mosquera*, *C. lutetiae* y los colibríes de picos pequeños hicieron uso mayoritario de ellas. Aunque *C. lutetiae* hizo uso diferencial de *M. rupestris*, *F. corollata*, *S. paramicola* y *S. giganteus*, las frecuencias de interacción con estas fueron similares aunque fueron morfológicamente heterogéneas. Los de pico pequeño usaron a *B. lindeni* pero no perteneció a su grupo morfológico y por otra parte, casi todas las plantas con morfologías evidentemente contrastantes incluyendo las seis mencionadas usaron diferencialmente a *E. mosquera* como vector. *L. lafresnayi*, *P. cyanopterus*, *E. ensifera* y *A. cupripennis* no hicieron uso diferencial de los recursos con que se asociaron. Así no es coherente pensar que las formas de picos y corolas se hayan originado por presiones selectivas mutuas en esa interacción, excepto posiblemente en el caso de *E. mosquera* y *M. rupestris*.

En el análisis de correspondencia observé el patrón encontrado por Linhart & Feinsinger (1980), Heinrich & Raven (1972), Bolten & Feinsinger (1978), Brand (1992) y Gutiérrez-Z (2008) en el que las plantas polinizadas por insectos se asocian con los colibríes de picos más cortos, las plantas de corolas largas se asocian con los colibríes de picos largos, mientras que los colibríes con picos de longitud intermedia interactuaron con casi todos los tipos de plantas, lo cual parece ser una constante en todos los sistemas estudiados. Pero, no implica que los colibríes de picos cortos y largos, interactúen exclusivamente con plantas de corolas cortas y largas. Además, por los resultados obtenidos en este trabajo, esas asociaciones no pudieron interpretarse como preferencias con base en criterios de acople pico-corola y refleja mas bien las limitaciones no absolutas que imponen el tamaño y la curvatura del pico sobre la eficiencia con que se extrae el néctar, lo cual ha sido demostrado por Gutiérrez-Z & Rojas-N (2004) para *E. mosquera* en esta comunidad. Ese patrón indica que los colibríes incluyen a plantas de corolas más largas entre sus recursos a medida que los picos crecen en las diferentes especies, lo cual se evidenció aquí con una fuerte correlación ($r = 0,95$; $R^2 = 0,9$; $p = 0,0017$: ver anexo C) que no incluí en los resultados por no estar prevista desde el principio, y que sucede probablemente por la oferta de néctar que es mayor cuanto mas largas sean las corolas (Gutiérrez-Z & Rojas-N 2004, Gutiérrez-Z 2008) y esta importancia del néctar por sobre todo lo demás (Stiles 1976, Meléndez *et al* 1997) puede ser la causa real de tal fenómeno.

De esta manera, las limitaciones impuestas por la forma y el tamaño del pico que también han sido observadas por Kodric-Brown et al (1984), Buzato (1995), Cotton (1998), Rosero (2003), Buzato *et al* (2000), Rodríguez & Stiles (2004) y la importancia del néctar explicarían porque todos los colibríes incluyeron entre sus recursos a las plantas de corolas más largas y diferentes a sus picos como *F. corollata*, *S. giganteus* y *S. paramicola* y *P. mixta* aunque sea con bajas frecuencias de interacción. Así, las bajas o altas frecuencias de interacción de los colibríes con esas plantas se explicarían por las limitaciones o ventajas de la forma y el tamaño del pico, pero, el hecho de usarlas podría ser por razones asociadas al néctar, y no porque se guíen necesariamente por el acople morfológico pico-corola que es la condición principal para la ocurrencia del proceso co-evolutivo entre esas estructuras.

CONCLUSIONES

Conclusiones parciales:

Objetivo específico A: *E. mosquera* y *M. rupestris* fueron los únicos casos positivos para esta predicción ya que pertenecieron al mismo grupo morfológico en el cluster e hicieron uso diferencial recíproco según las pruebas de Ji-cuadrado. Los demás colibríes no hicieron uso diferencial de plantas más similares a sus picos y la cohesión morfológica no fue la mejor, también resaltaron su generalismo lo cual podría estar indicando que las afinidades pico-corola pueden producirse independientemente de la interacción o sin necesidad de nexos evolutivos estrechos como ocurrió en el caso de los colibríes pequeños con sus plantas polifíticas que presentaron buena cohesión.

Objetivo específico B: los resultados de las correlaciones de Spearman entre afinidad pico-corola y frecuencia de interacción demostraron que la mayoría de los colibríes del área de estudio no visitan con mayor o menor frecuencia a las plantas al aumentar o disminuir el acople morfológico pico-corola, excepto *E. mosquera* el más generalista de todos y *L. lafresnayi*. El generalismo eco-morfológico explica la ausencia de las correlaciones en los demás colibríes y puede ser una estrategia que les permite tener un mayor margen de supervivencia y más posibilidades de establecer nuevas interacciones con otras plantas.

Objetivo específico C: las correlaciones de Spearman entre las distancias morfológicas y la similitud en el uso de recursos se presentaron para las especies de colibríes generalistas eco-morfológicamente y que además fueron los de picos más pequeños y el de pico más grande, lo cual puede explicarse por el efecto limitante del tamaño. La ausencia de los patrones esperados para el resto de las especies pudo deberse al efecto del generalismo eco-morfológico que tiene un papel preponderante como mecanismo de co-existencia.

Objetivo específico D: de acuerdo con las pruebas de ji-cuadrado, no hubo diferencias en las proporciones de plantas CT y no CT que interactuaron con los colibríes, lo cual no permitió asociarlos ecológicamente ni evolutivamente con uno de los grupos, destacándose el generalismo morfológico de los colibríes y las condiciones que este probablemente propicia para la micro-evolución libre de características morfológicas neutrales y conservación de la inercia filogenética.

Objetivo específico E: salvo *E. ensifera* no hubo diferencias en las frecuencias de interacción de los colibríes con las plantas CT y no CT, pero *E. ensifera* no hizo uso diferencial de una planta en particular que permitiera asociarlo morfológicamente con ella, lo cual era necesario debido a que su espectro de plantas CT estuvo conformado por plantas morfológicamente heterogéneas.

Si hubo diferencias entre las frecuencias totales (sumatoria) de interacción de los colibríes de picos medianos y largos con las plantas, siendo mayor para las CT, pero se debió al uso de una o máximo dos plantas, lo cual sugirió mayor interacción con plantas individuales que pueden explicarse por los volúmenes de néctar que producen. Los colibríes de picos pequeños interactuaron más con las no CT lo cual puede explicarse por el hecho de que el néctar de estas es energéticamente más rentable y de más fácil acceso.

Objetivo específico F: La cantidad diaria promedio de néctar de las plantas CT en conjunto fue tres veces superior a la ofrecida por el grupo de las no CT, por lo cual son más visitadas y probablemente colmen las necesidades de más polinizadores para garantizar su reproducción y así compensar el efecto limitante de la forma y el tamaño de las corolas sobre algunos polinizadores.

Objetivo específico G: De acuerdo con el análisis de correspondencia y apoyados por las pruebas de Ji-cuadrado del primer objetivo, encontré que las especies asociadas fueron las más generalistas ecológicamente o poco afines morfológicamente y excepto los colibríes de picos pequeños, *C. lutetiae* y *E. mosquera* no hubo uso diferencial de las plantas asociadas con ellos, además casi todas las plantas con morfologías evidentemente contrastantes usaron

diferencialmente a *E. mosquera*, por lo cual no fue coherente apoyar la idea de que las formas de picos y corolas surgieron de esa interacción excepto para *E. mosquera* y *M. rupestris*.

-El patrón reportado también en otros trabajos que asocia a los colibríes de pico corto, largo y mediano con las plantas de corolas cortas, largas y con casi todas respectivamente, podría ser un efecto de las limitaciones que impone la forma y el tamaño del pico para extraer el néctar con eficiencia, y de la importancia del néctar para los colibríes sobre cualquier otro aspecto.

Conclusión general:

Las predicciones no se confirmaron en todos y para todos los casos, pero el de *E. mosquera* y *M. rupestris* es congruente con la hipótesis de co-evolución pico-corola ya que estas dos especies cumplieron con las dos predicciones más críticas. No fue posible apoyar la hipótesis co-evolutiva en casos como el de *L. lafresnayi* que no hizo uso diferencial de sus recursos o el de los colibríes de picos pequeños y *E. ensifera* que se explican por las limitaciones o ventajas del tamaño del pico. El generalismo morfológico y ecológico encontrado en todos los casos parece una mejor estrategia de supervivencia que probablemente no ha permitido la formación de modos de interacción claros que conlleven al desarrollo de procesos de especialización y co-evolución morfológica, siendo posible que las formas de esas estructuras sean producto de la inercia filogenética y procesos micro-evolutivos propiciados por ese generalismo, sin embargo este fue restringido de forma no absoluta por la forma y el tamaño del pico y el néctar pareció el factor más importante como criterio de escogencia de recursos, por lo cual, a medida que el pico de los colibríes crece en las diferentes especies pueden incluir entre sus recursos a plantas de corolas cada vez más largas.

RECOMENDACIONES

Para futuras aproximaciones es recomendable abordar la relación que las plantas con síndrome de ornitofilia tienen con grupos de animales diferentes a los colibríes porque esto permitirá al investigador disertar de forma más confiable sobre la posibilidad de que la polinización sea responsabilidad exclusiva de los colibríes.

También es necesario verificar que los colibríes son los únicos que hacen una polinización efectiva y eficiente, para disipar dudas sobre la posibilidad de que otros organismos también sean responsables de ello.

Es necesario diseñar un marco conceptual que no contemple los conceptos de co-evolución difusa o mosaico geográfico de la co-evolución y que permita hacer predicciones objetivas sobre la posible co-evolución entre picos y corolas, pues, de no ser así, deberíamos admitir que aunque las predicciones esperadas no se presenten, la co-evolución sí ha ocurrido ya que estos dos modelos parten de la asunción de que la co-evolución es un hecho.

Es importante hacer estudios que relacionen: las corolas tubulares, la ubicación de estructuras sexuales y producción de néctar, con insectos y colibríes para determinar con más seguridad una posible relación exclusiva de estas características con los colibríes.

BIBLIOGRAFÍA

- AIZEN, M. VÁZQUEZ, D & SMITH-RAMÍREZ, C. 2002. Historia natural y conservación de los Mutualismos planta-animal del bosque templado de Sudamerica austral. *Revista Chilena de Historia Natural*. 75:79-97.
- AMAYA, M. 2001. Interacción planta – colibrí en Amacayacu (Amazonas-Colombia): una perspectiva palinológica. *Caldasia* 23(1): 301-322.
- AMBRUSTER, W. FENTER, C & DUDASH, M. 2000. Pollination “principle” revisited. Specialization, pollination síndromes, and the evolution of flowers. *Det Norske Videnskaps-Akademi. I. Matematisk Naturvidenskapelige Klasse, Skrifter, Ny Serie*. 39: 179-200.
- AYALA, A. 1985. Aspectos de la relación entre *Thalurania furcata* colombica y las flores en que liba en un bosque subandino. Tesis de grado. Universidad Nacional de Colombia, Bogota. *Caldasia*. Pag. 549-562.
- BAPTISTE, M. BOLAÑOS, T & AHUMADA, J. 2007. Correspondencia morfológica entre la longitud de corola de algunas especies de plantas de bosque andino y la longitud del culmen de *Coeligena bonapartei* y *Heliangelus exortis* (Trochilidae: Aves). *Revista de resúmenes Ecología, Biodiversidad y Conservación*. www.botanica-alb.org/Publicaciones/Otros/7EcoCons.pd. Pag: 215.
- BAWA, K. 1990.- Plant-Pollinator interactions in tropical rainforest. *Annual review of Ecology and Systematics*, 21: 399-422.
- BLANC, M. 1981. “Las Teorias de la Evolucion Hoy”, *Mundo Cientifico*, 2 (12), 288 – 303

- BOLTEN, A & FEINSINGER, P. 1978. Why do hummingbird flowers secrete dilute nectar? *Biotropica* 10 (4):307-309.
- BRAND, M. 1992. Algunas interacciones entre el gremio de los colibríes y las ericáceas *Maclanea rupestris* y *Bejaria resinosa* en el páramo “El Granizo”, Cundinamarca, Colombia. Pag. 1.
- BROWN, J & KODRIC-BROWN. 1979. Convergence, competition, and mimicry in a temperature community of hummingbird-pollinated flowers. *Ecology* 60: 1022-1035
- BROWN, H & BOWERS, A. 1984. COMMUNITY ORGANIZATION IN HUMMINGBIRDS: RELATIONSHIPS BETWEEN MORPHOLOGY AND ECOLOGY. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Arizona, Tucson, Arizona 85721 USA. Pág : 251.
- BUCHERS, A & MOGENS, J. 2001. The Fragility of Extreme Specialization: *Passiflora mixta* and its pollinating Humingbird *Ensifera ensifera*. En: Journal of Tropical Ecology. Vol 17; P: 323-329.
- BURBANO, M. SANDOVAL- SIERRA, J. 2007. USO DE RECURSOS FLORALES POR EL SAMARRITO MULTICOLOR *ERIOCNEMIS MIRIABILIS* (TROCHILIDAE) EN EL PARQUE NACIONAL NATURAL MUNCHIQUE, COLOMBIA. Ornitología Colombiana N° 5: 64-77.
- CAMERO, A.1997. Estrategias de forrajeo de colibríes y su impacto en la biología reproductiva de *Aphelandra barkleyi* Leonard (ACANTHACEAE). Trabajo de grado.

- CARRANZA, A & ESTÉVEZ, V. 2008. ECOLOGÍA DE LA POLINIZACIÓN DE BROMELIACEAE EN EL DOSEL DE LOS BOSQUES NEOTROPICALES DE MONTAÑA. Bol.cient.mus.hist.nat. Vol. 12, pp. 38 - 47
- CARPENTER, F. 1976. Ecology and evolution of an Andean Hummingbirds (*Oreotrochilus stella*). University of California Publications in Zoology Vol 106. University California Prees.
- CASTELLANOS, M. 2007. Cambio de polinizador en tiempo evolutivo en plantas de *Penstemon scmidel* (Scrophulariaceae). Cuadernos de Biodiversidad. Centro Iberoamericano de la Biodiversidad. Pág. 3-9.
- CHAUVIN, R. 2000. Darwinismo el fin de un mito. espasa. Madrid.
- CHAVEZ-RAMÍREZ, F. & TAM, S. 1993. Habitat separation and arthropod resource use in three Lesser Antillean Hummingbirds. Condor 95:455-458.
- COTTON, P. 1998. Coevolution in an Amazonian hummingbird-plant community. 140:639-646.
- CRUDEN, R. 1972. Pollination in high-elevation ecosystems: the relative effectiveness of birds and bees. *Science* 176:1439-1440.
- CRUZ, A. 2001. Sociología una desmitificación. Barcelona. 204 p.s.
- DILLEY, J. WILSON, P. MESLER, M. 2000. The radiation of Calochortus: generalist flowers moving through a mosaic of potential pollinators. Oikos 89: 209-222.
- ENDARA, L. 2000. Ecología de la polinización de cuatro especies del género *Dracula* (Orchidaceae) al noroccidente del Ecuador. En ASANZA, M. FREIRE, A. NEIL, D. SANDOVAL, S & WELLING, J. 2000. La botánica en el nuevo milenio. Resúmenes del

- TERCER CONGRESO ECUATORIANO DE BOTÁNICA. Quito Octubre 25 al 27 del 2000. Pag: 15.
- ERLICH, P & RAVEN, P. 1964. Butterflies and plantas: A study in co-evolution. *Evolution* 18: 586-608.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1979. The principles of pollination ecology. Tercera edición. Pergamon Press, Oxford, United Kingdom. 244 pp.
- FERNANDEZ, J. 2000. Orobanchaceae (Bent); una familia de plantas holoparasitas nueva para el territorio colombiano. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 24(91): 173-182, 2000. ISSN 0370-3908.
- FONTÚRBEL, F. & MONDACA, D. 2000. Co-evolución insecto-planta en la Polinización. *Revista Estudiantil de Biología*, 1 (1): 18-27.
- FONTÚRBEL, F & MOLINA, C 2005. Mecanismos genéticos del proceso de co-evolución. *Elementos* N°. 57, Vol 12, Enero-Marzo. Pág: 21.
- FUCHS, E. 1998. comparación del éxito de abejas y colibríes en una planta ornitófila, *Heliconia latispatha* (Heliconiaceae) Zona sur. *Costa Rica*, P. 105-11.
- GÓMEZ, J & ZAMORA, R. 1999. Generalización vs especialización in the pollination system of *Hormatopylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology* 80: 796-805.
- GÓMEZ, J. 2002. Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista chilena de historia natural*. V. 75 n.1 Santiago mar.

- GUITIÁN, J. SANCHEZ, J. GUITIÁN, P. 1993. Biología y conservación de *Petrocoptis grandiflora* en el Noroeste Ibérico. *Bot. Complutensis* 18: 123-128.
- GUTIÉRREZ-Z, A & ROJAS-Z. 2001. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos del volcán Galeras (sur de Colombia). *Tesis de Biología Universidad Nacional de Colombia*. Pág: 3, 4, 6,10, 17, 19, 28, 67, 78, 87,95.
- GUTIERREZ-Z, A. CARRILLO, E & ROJAS, S. 2004a. Guia Ilustrada de los Colibries de la Reserva Natural Rio Ñambi. Bogota; FPAA, FECA, ECOTONO. 2004. Bogota, Colombia. 190 pgs. 8,15,16.
- GUTIERREZ, Z, A. G. ROJAS, N, S. STILES, F. 2004. Dinámica anual de la interacción colibrí – flor en ecosistemas altoandinos. *Ornitología neotropical (suppl 15)*: Pág. 3-8.
- HEINRICH, B & RAVEN, P. 1972. Energetics and pollination ecology. *Science* 176: 597-602.
- HERRERA, J.1989. Aminoacidos en el néctar de plantas del sur de España. *Anales Jard. Bot. Madrid* 45 (2): 475-482.
- HERRERA, C. 1996. Floral traits and plant adaptations to insect pollinators: a devil’s advocate approach. En: Barret SCH & DG Lloyd (eds) *Floral biology*: 65-87. Chapman & Hall, New York, New York.
- JOHNSON, S & STEINER, K. 2000. Generalization vs specialization in plant pollinations systems. *Trends in Ecology and Evolution*. 15: 140-143.
- JORDANO, P. 1999-2003. Coevolución: Patrones y Procesos. Universidad de Sevilla-CSIC. Curso de doctorado “Biogeografía y Evolución” Programa de Biología Vegetal y Ecología. Pag: 2.

- KERSHAW, F. 2006. THE CO-EVOLUTION OF HUMMINGBIRD BILL MORPHOLOGY AND FLORAL TRUCTURES WITH REGARD TO BOTH NATIVE AND NON-NATIVE FLOWER SPECIES. Department of Biology, School of Biological Sciences, Leeds University, Leeds, LS2 9JT. Pág. 33,34,35.
- KIMURA, M. 1980. Teoría neutralista de la evolución molecular.
- _____. 1985. Natural selection and neutral evolution, en Laurie y Godfrey, What Darwin began: modern darwinist and non darwinist perspectives, 73.93, Allen and Bacon, Boston.
- KHUN, T. 2001. La estructura de las revoluciones científicas. Fondo de la cultura económica. Madrid. Pág: 48.
- KODRIC-BROWN, A. BROWN, J. BEYERS, G & GORI, D. 1984. Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. Ecology 65: 1358-1368.
- LINHART, Y & FEINSINGER, P. 1980. Plant-hummingbird interactions: effects the island size and degree of specialization on pollination. Journal of Ecology 68: 745-760.
- LIPPOK, B. GARDINE, A. WILLIAMSON, P. RENNER, S. 2000. *Pollination by flies, bees, and beetles of Nuphar ozarkana and N. advena* (Nymphaeaceae). American Journal of Botany 87: 898-902.
- LOAYZA, A. 1998. Efecto de la temperatura y la humedad sobre la producción de néctar por *Nicotiana glauca* (Solanaceae) y su influencia sobre las horas de forrajeo de los visitantes florales. Tesis de Grado para optar al Título de Licenciatura en Biología-UMSA, La Paz, 10–13, 35–36, 54.
- LOPEZ, N. 1994. Guía de manejo del Santuario de Flora y Fauna Galeras. Universidad de Nariño, Tesis de Post-grado, especialización en ecología.

- LÓPEZ, G. 2006. Los árboles y arbustos de la península Ibérica e Islas Baleares. 2 edición. Grupo mundi prensa Barcelona. Editorial Aedos. Pág. 1339-1341.
- LUTEYN, J & PEDRAZA-PEÑALOZA, P. 2000. The plant family Ericaceae. The New York Botanical Garden.
- MARQUEZ, B. HIDALGO, P. HERAS, A. VELASCO, R. CORDOBA, R. 2008. *Erica Andevalensis*: Un brezo endémico y en peligro de extinción de la zona minera de huelva. Pág. 5.
- MAYNARD, J. 1984. La teoría de la evolución. Madrid, Pág. 15, 29
- MEDEL, R. AIZEN, M & RENGIFO ZAMORA. 2009. Ecología y Evolución de Interacciones Planta-Animal: Conceptos y Aplicaciones.
- MURCIA, C. 1983. Estructura y dinámica del gremio de colibríes (Aves: Trochilidae) en bosque Andino. Tesis Biología; Universidad del Valle.
- _____. 2000. Co-evolución de los colibríes y las flores. En: MAZARIEGOS, LUIS. Joyas Aladas de Colombia. Colombia. Imprelibros. P: 120-130.
- NARVÁEZ, Z & SORIANO, P. 1996. Composición y estructura de la comunidad de Sphingidae (Insecta. Lepidoptera) de una selva nublada andina. Sociedad Venezolana de Ecología. ECOTÓPICOS. 9(1): 9-20.
- NASSAR, J & RAMÍREZ, N. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Pl. Syst. Evol.* 248: 31-44.

- OLESEN, J. 2000. Exactly how generalised are pollination interactions? Det Norske Videnskaps-Akademi. I. Matematisk Naturvidenskabelige Klasse, Skrifter, Ny Serie 39: 161-178.
- OLLERTON, J. 1999. La evolución de las relaciones polinizador-planta en los artrópodos. Evolución y filogenia de Arthropoda. Bol. S.E.A, n° 26. Sección V de ecología evolutiva. Pág: 741-758.
- OYAMA, K. 1986. La co-evolución. Ciencias, revista de difusión. Pág 64.
- PANSARIN, E. 2003. Biología floral de *Cleisthes macrantha* (Barb.Rodr.) Schltr. (Orchidaceae:Vanilloideae: Pogoniinae). Revista Brasil. Bot. 26: 73-80.
- PARÉ, P. & TUMLINSON, J. 1999. Plant Volatiles as a Defense against Insect Herbivores. Plant Physiology, October, 121: 325–331.
- PLAN DE MANEJO DEL SANTUARIO DE FLORA Y FAUNA GALERAS 2006-2010. Pág: 55,56, 57, 58.
- POPPER. C. 2001. La lógica de la investigación científica. Tecnos Madrid
- QUEVEDO, Y & ROSERO, L. 2007. Biología de la polinización de *Gaulthria rigida Kunth* (ERICACEAE) en el parque natural municipal ranchería, Boyaca-Colombia
- RAMIREZ, N. 2002. Niveles de especialización floral y polinización. Simposio de evolución y biogeografía de plantas neotropicales: la perspectiva filogenética II. P. 514
- _____. 2004. Patrones de uso de los recursos florales por la comunidad de colibríes (Aves: Trochilidae) del sector Charguayaco, Parque Natural Nacional Munchique, El Tambo, Cauca. Pág: 47-62.

- _____. 2007. Biología reproductiva de *Amasonia campestris* (AUBL) Moldenke (Verbenaceae) en los llanos centrales de Venezuela. Acta Bot. Venez. 30 (1): 385-414.
- RAVEN, P. 1972. Why are bird - visited flowers predominantly red? Evolution 26 (4) 674
- RICO, A. 2008, Relaciones entre morfología y forrajeo de artrópodos en colibríes de bosque altoandino. Ornitología Colombiana No.7 (2008). Pág: 3, 9, 10.
- RIVEROS, M. 1991. Aspectos sobre la biología reproductiva en dos comunidades del sur de Chile, 40oS. Tesis de Doctorado en Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile. Xxi + 301 pp.
- RODRIGUEZ C. STILES, F. 2004. Analisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la amazonia colombiana. Pág: 20,21.
- ROJAS- NOSA, S. 2007. Estrategias de extracción de néctar por pinchaflores (Aves: Diglossa y Diglossopsis) y sus efectos sobre la polinización de plantas sobre los altos Andes. Ornitología colombiana N° 5: 21-39.
- ROUBIK, D. 1992. Loose niches in tropical communities: Why are there so few bees and so many trees? En: Hunter MD, Ohgushi T & PW Price (eds) effects our resource distribution on animal-plant interactions. Academic Press, San Diego, California.
- RUFFINI, A. 1992. Interacciones entre *Sephanoides sephaniodes* (Molina) y las plantas que poliniza en el bosque de *Nothofagus*. Tesis de Licenciatura, Centro Regional Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina. 81 pp.

- SAMBONI, G, V. 2006. INTERACCIÓN COLIBRÍ-FLOR EN UN BOSQUE FRAGMENTADO SECO MONTANO. (RESERVA NATURAL EL CHARMOLÁN). VEREDA HATOTONGOSOY. BUESACO. Trabajo de grado. Pág: 57.
- SANTAMARÍA, L. RODRIGUEZ-GIRONÉZ, M. 2008. Relaciones interespecíficas en la Biología de la Conservación. Coevolución lábil planta-polinizador. Simposio internacional. Fundación Ramón Areces. Pág: 1,2.
- SCHUCHMANN, K. 1999. Family trochilidae (Hummingbirds).- In: Handbook of the Birds of the world, Vol. 5, pp. 468-680. Lynx, Barcelona. Handbook.
- SILVA, D. 2005. Guía ambiental apícola. Anexo 1.
- SMITH, C. 1993. Los picaflores y su recurso floral en el bosque templado de la isla de Chiloé, Chile. Revista Chilena de Historia Natural 66: 65-73.
- SMITH, R. & T. SMITH. 2001. Ecología. 4º edición, Addison Wesley, Madrid, p 609.
- SNOW, B & SNOW, D. 1972. Feeding niches of hummingbirds in a Trinidad Valley. J: Anim. Ecol. 41:471-485.
- _____. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool. 38: 105-139.
- SOLIS, A. 2010. Ericaceas de zarcerero. www.zarcerero.co.cr. Artículo de Google, Domingo 26 de Septiembre de 2010.
- STEBBINS, G. 1970. Adaptive Radiation of Reproductive Characteristics in Angiosperms, I: Pollination Mechanisms. Annual Review of Ecology and Systematics 1: 307-326.

STILES, F. 1975. *Guía de aves de Costa Rica*, Cornell University, 56, 285 – 301

_____. 1976. Taste preferentes, color preferentes, and flower Choice in hummingbirds. *Condor* 78: 10-26.

_____. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10 (13): 194-210.

_____. 1985. Seasonal patterns and coevolución in the huminbird-flower community of a Costa Rican subtropical forrest. Escuela de biología, universidad de Costa Rica, ciudad universitaria. Costa Rica. Pag. 757-785.

_____. 2000. Evaluando la disponibilidad y el uso de los recursos florales para los colibríes. Mesa de Trabajo. En: J. Aguirre (ed.). *Memorias del 1er Congreso de Botánica*. Abril 26-30/1999. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Santafé de Bogotá, Colombia.

_____. 2000. CURSO “MUESTREO Y ANÁLISIS ESTADÍSTICO EN INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS” Pag: 120.

_____. 2002. La interacción coli-flor: picos, corolas y mas allá. Simposio de evolución y biogeografía de plantas neotropicales: la perspectiva filogenética II. P. 515.

TEMELES, E. 1996. A new dimension to hummingbird - flower relationships. *Ecología*. Pág: 517-523.

THOMPSON, J. 2001. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral desing in a generalist pollination system? *Oecologia* 126: 386-394.

- TERBORGH, J. 1977. Bird Species Diversity on an Andean Elevational Gradient. *Ecology* 58: 1007-1019.
- VÁZQUEZ, D. & AIZEN, M. 2003.- Null model analyses of specialization in plant-pollinator interactions.
- _____. 2004.- Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology*, 85:1251-1257.
- VALIENTE-BANUET, A. 2002. Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares de México. *Revista Chilena de Historia Natural*. (75): 99-104.
- VIEJO-MONTESINOS, J. 1996. Co-evolución de plantas e insectos. *Bol. SEA n° 13: 13-19*.
- WASER, N. CHITTKA, L. PRICE, M. WILLIAMS, N & OLLERTON, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- WEIBLEN, G. 2000. Phylogenetic relationships of functionally dioecious *Ficus* (Moraceae) based on ribosomal DNA sequences and morphology. *American Journal of Botany*, 87 (9): 1342–1357.
- WOLF, L, STILES, F & HAINSWORTH, F. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *J. Anim. Ecol.* 32: 349-379.
- WOLFF, D. BRAUN, M. DIETER, A & LIEDE, S. 2000. *Iserta alba* (Rubiaceae): una planta esfingófila polinizada por colibríes? En ASANZA, M. FREIRE, A. NEIL, D. SANDOVAL, S & WELLING, J. 2000. La botánica en el nuevo milenio. Resúmenes del TERCER CONGRESO ECUATORIANO DE BOTÁNICA. Quito Octubre 25 al 27 del 2000. Pag: 26

YOUNG, A. 1982. Population biology of tropical insects. Plenum press.

PAGINAS WEB:

<http://acuario.unicauca.edu.co/aida/articulos/2008/8/22/Exobiologia/planeta%20Tierra/El-origen-y-evolucion-de-la-Tierra-cuestiones-pendientes/> (Fuente 1).

<http://www.flickrriver.com/photos/billbouton/sets/72157616475693340/> (Fuente 2).

http://www.pululahuahostal.com/html/flores_del_pululahua_-_flores_.html (Fuente 3).

http://www.pululahuahostal.com/html/flores_del_pululahua_-_flores_.html (Fuente 4).

<http://www.toni-hofreiter.de/wissenschaftler.php> (Fuente 5).

http://www.botanicalgarden.ubc.ca/potd/2007/12/bejaria_resinosa.php (Fuente 6).

<http://www.flickrriver.com/photos/tags/brachyotum/interesting/> (Fuente 7).

ANEXOS

Anexo A

Indica la afinidad entre el pico de los colibríes y las corolas de las plantas de sus respectivos espectros de recursos. Debido a que la afinidad se midió con distancias euclidianas los valores más alejados de cero indican mayor diferencia entre el pico y las corolas.

<i>A. cupripennis</i>		<i>C. lutetiae</i>		<i>C. herrani</i>	
<i>M. rupestris</i>	0,03568	<i>G. candelab</i>	0,41568	<i>B. ledifolium</i>	0,078497
<i>B. lindenii</i>	0,071361	<i>M. rupestris</i>	0,4642	<i>T. orbicular</i>	0,13202
<i>Cavendishia</i>	0,12488	<i>B. lindenii</i>	0,57624	<i>G. erecta</i>	0,15699
<i>T. orbicular</i>	0,18911	<i>Cavendishia</i>	0,62976	<i>P. prostrate</i>	0,18911
<i>B. ledifoli</i>	0,24263	<i>F. corollata</i>	0,66648	<i>Cavendishia</i>	0,19624
<i>D. codonant</i>	0,53877	<i>T. orbicular</i>	0,69398	<i>D. codonan</i>	0,21765
<i>F. corollta</i>	1,1422	<i>G. erecta</i>	0,98299	<i>B. lindenii</i>	0,24976
<i>Centropog</i>	1,7907	<i>Centropog</i>	1,733	<i>M. rupestris</i>	0,3568
<i>S. paramico</i>	2,5303	<i>P. mixta</i>	2,1536	<i>G. candelab</i>	0,41032
<i>S. giganteus</i>	3,4023	<i>S. paramico</i>	2,3698	<i>B. linifolia</i>	0,86769
		<i>S. giganteus</i>	3,165	<i>F. corollata</i>	1,455
				<i>S. paramico</i>	2,6774

<i>E. mosquera</i>		<i>E. ensifera</i>		<i>L. lafresnayi</i>	
<i>M. rupestris</i>	0,03568	<i>P. mixta</i>	0,59711	<i>Centropog</i>	0,26444
<i>B. lindenii</i>	0,071361	<i>F. corollata</i>	0,93767		
<i>G. candelab</i>	0,089201	<i>M. rupestris</i>	2,027	<i>S. paramico</i>	1,0218
<i>P. prostrata</i>	0,51023	<i>T. orbicula</i>	2,2498	<i>F. corollata</i>	1,709
<i>T. orbicular</i>	0,18911	<i>S. paramico</i>	2,2599	<i>G. candelab</i>	1,7353
<i>B. ledifol</i>	0,24263	<i>Sgiganteus</i>	2,6119	<i>M. rupestris</i>	1,7392
<i>G. erecta</i>	0,47812			<i>B. lindenii</i>	1,7519
<i>D. codonant</i>	0,53877			<i>Cavendishia</i>	1,7607
<i>B. linifolia</i>	0,90655			<i>S. giganteus</i>	1,9809
<i>F. corollata</i>	1,1422				
<i>Centropog</i>	1,7907				

<i>S. paramico</i>	2,5303
<i>S. giganteus</i>	3,4023

<i>M. tyrianthina</i>		<i>P. cyanopterus</i>		<i>R. microrhynchum</i>	
<i>G. erecta</i>	0,12131	<i>M. rupestris</i>	0,26047	<i>B. ledifol</i>	0,019232
<i>P. prostrata</i>	0,15343	<i>B. lindeni</i>	0,36751	<i>G. erecta</i>	0,043173
<i>T. orbicula</i>	0,1677	<i>F. corollata</i>	0,85912	<i>D. codonant</i>	0,10383
<i>D. codonant</i>	0,18197	<i>S. paramico</i>	2,4247	<i>T. orbicula</i>	0,24584
<i>Cavendishia</i>	0,23192	<i>S. giganteus</i>	3,2557	<i>B. lindanii</i>	0,36358
<i>M. rupestris</i>	0,39248			<i>M. rupestris</i>	0,47,62
<i>B. linifolia</i>	0,8706			<i>F. corollata</i>	1,5667
<i>Centropog</i>	1,9125				
<i>S. giganteus</i>	3,6035				

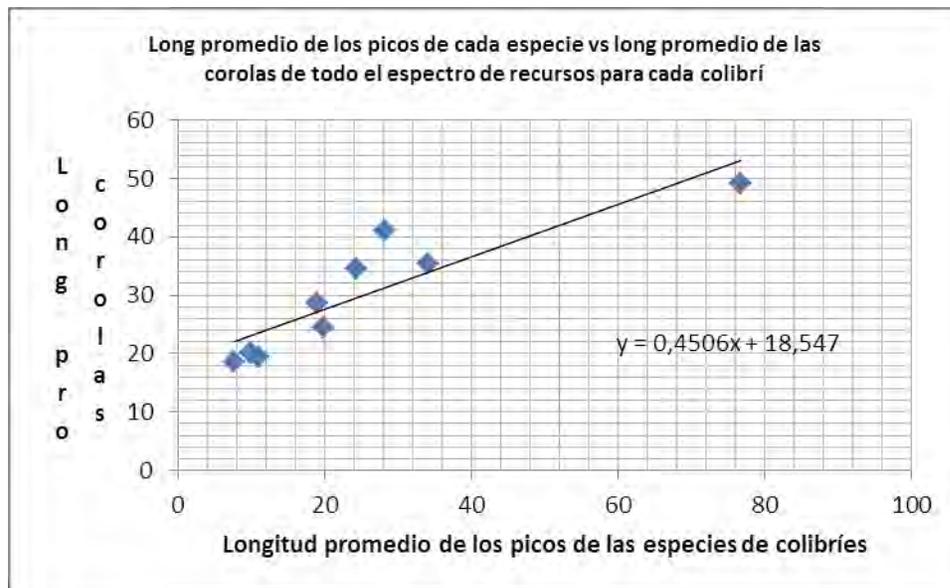
Anexo B

La tabla indica las medianas (M) y desviación estándar (S) de las variables alométricas medidas para cada especie en las que se realizó el tratamiento morfológico.

Especie	N	AC		CC		CC/AC	
		M	s	M	s	M	S
<i>B. lindenii</i>	37	18	1,8	18	1,8	1	0
<i>B. resinosa</i>	30	34,4	2,41	34	2,4	0,99	0,013
<i>B. linifolia</i>	26	12,7	2	12,3	1,9	0,97	0,023
<i>Cavendishia</i>	26	16,5	0,67	16,5	0,67	1	0
<i>D. codonanthun</i>	26	4,9	0,5	4,9	0,5	1	0
<i>Centropogon</i>	26	33,5	1,49	32	1,38	0,94	0,017
<i>Elleanthus</i> sp	26	10,3	0,6	9,8	0,6	0,95	0,023
<i>G. candelabrum</i>	7	22,5	1,49	22,5	1,49	1	0
<i>G. erecta</i>	26	6,6	0,52	6,6	0,52	1	0
<i>P. prostrata</i>	26	5,7	0,31	5,7	0,31	1	0
<i>T. orbicularis</i>	8	14,7	0,53	14,7	0,53	1	0
<i>S. paramicola</i>	25	51	3,8	47	0,68	0,92	0,022
<i>B. ledifolium</i>	25	13,2	1,62	13,2	1,5	1	0
<i>F. corollata</i>	25	52	7,9	50	8	0,99	0,019
<i>M. rupestris</i>	25	21	1,7	21	1,7	1	0
<i>P. mixta</i>	25	95	15,3	93	15,42	0,99	0,011
<i>S. giganteus</i>	25	74	4,41	67	3,7	0,9	0,04
<i>A. cupripenis</i>	15	20	0,5	20	0,5	1	0
<i>C. lutetiae</i>	16	34,15	2,84	34,15	2,84	1	0
<i>C. herrani</i>	13	11	1,5	11	1,5	1	0
<i>E. mosquera</i>	21	20	2	20	2	1	0
<i>E. ensifera</i>	5	77,7	3,6	76,8	3,7	0,99	0,0027
<i>L. lafresnayi</i>	13	26,3	1,6	24,4	1,67	0,94	0,018
<i>M. tyrianthina</i>	16	10	0,96	10	0,96	1	0
<i>P. cyanopterus</i>	16	28,3	1,6	28,3	1,6	1	0
<i>R. microrhynchum</i>	12	7,81	0,74	7,81	0,74	1	0

Anexo C

La figura8. Indica que ha medida que la longitud del pico crece en las diferentes especies de colibríes, las longitud promedio de corola para todo el espectro de recursos de cada colibrí también. La correlación de Speerman se realizó con el programa PAST y arrojó los resultados entre paréntesis ($r = 0,95$; $R^2 = 0,9$; $p = 0,0017$). Se indica también la ecuación de la recta generada en Excel.



La figura8. Indica que ha medida que la longitud del pico crece en las diferentes especies de colibríes, las longitud promedio de corola para todo el espectro de recursos de cada colibrí también. Fuente de esta investigación

Anexo D

Aquí se indica la forma en que se calcula el índice de sobreposición de uso de recursos comunes (índice de Feinsinger) entre dos especies de colibríes hipotéticas. Si las dos especies comparten las plantas y, z, entonces, tomamos el número de observaciones (Obs) que corresponden al número de individuos de esas especies de colibríes A y B que visitaron a esas especies de plantas, luego, transformamos las observaciones en frecuencias relativas (Frec) y escogemos los menores valores de estas, ya que representan los valores parciales de sobreposición en el uso que los colibríes hacen de cada una de esas especies de plantas, por último, sumamos esos valores parciales obtenidos para cada especie de planta y obtenemos el índice de sobreposición total de uso de recursos entre las dos especies de colibríes. En el siguiente ejemplo, el valor del índice total de sobreposición es 0.7.

	Colibrí A		Colibrí B		Menor valor
	Obs	Frec	Obs	Frec	
Planta y	9	0.9	6	0.6	0.6
Planta z	1	0.1	4	0.4	0.1
Total	10	1	10	1	

Índice de Sobreposición entre especies A y B = 0.7

Tomado y modificado de Gutiérrez-Z & Rojas-N (2004)