

**Interacciones ecológicas de colibríes
en alta montaña: preferencia de
visitas a flores del chivito de páramo
(*Oxypogon stuebelii*)**

Shara Chaves Castaño

Universidad de Caldas
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Programa de Biología
Manizales, Colombia
2024

Interacciones ecológicas de colibríes en alta montaña: preferencia de visitas a flores del chivito de páramo (*Oxypogon stuebelii*)

Shara Chaves Castaño

Trabajo de investigación presentado como requisito para optar al título de:
Bióloga

Directora:
Ph.D., Maria Fabiola Ospina Bautista

Codirector:
Ph.D.-c David Ocampo Rincón

Universidad de Caldas
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Programa de Biología
Manizales, Colombia

2024

Agradecimientos

Quiero agradecer a al Fondo François Vuilleumier de Neotropical Ornithological Society y al fondo de becas Lora multicolor de la Sociedad Caldense de Ornitología, por su apoyo financiero que hizo posible la ejecución de este proyecto. Por otro lado, agradezco a la empresa CHEC-grupo EPM por permitirme usar sus predios para la toma de datos en campo.

Agradecimientos especiales al Instituto de Estratigrafía y Paleontología de la Universidad de Caldas y las personas de allí que, desde su conocimiento y experiencia me ayudaron en la ejecución del proyecto. A Marcela Castañeda por su conocimiento brindado para la identificación del material palinológico.

Mi más sincero agradecimiento a mis directores por sus valiosos aportes que fueron fundamentales para la elaboración de este proyecto. Su orientación y experiencia han sido verdaderamente inspiradoras. A mi familia, amigas y amigos, gracias por su apoyo emocional brindado que me ayudó mucho a culminar este gran proceso.

Resumen

Conocer la interacción colibrí-planta en ecosistemas altamente sensibles como lo son los páramos, desde una perspectiva ecológica y evolutiva es un aspecto clave tanto en la gestión como en la conservación de áreas protegidas. El chivito de páramo (*Oxypogon stuebelii*) es un colibrí de alta montaña restringido casi completamente a los límites del Parque Nacional Natural Los Nevados en los Andes centrales de Colombia. Debido a su distribución restringida, ha sido categorizado como una especie amenazada a escala nacional e internacional; sin embargo, se desconocen aspectos básicos de su biología como el uso de hábitat. Mediante la identificación palinológica de muestra tomadas de la cabeza, pico y garganta se evaluó la preferencia de plantas visitadas, así como la estrategia de forrajeo del *O. stuebelii*. Se evaluó el cambio de fenología floral en tres diferentes temporadas para comparar la disponibilidad de recurso con el comportamiento de búsqueda de alimento por parte del colibrí. Se encontró una preferencia por las plantas de la familia Asteraceae, especialmente las especies *Pentacalia vaccinioides* y *Pentacalia vernicosa*, y un cambio de estrategia de forrajeo especialmente por los machos pasando de territorial a rutero cuando la disponibilidad del recurso cambió. Esta información es clave para identificar el grado de sensibilidad de la especie, con base en su uso de hábitat, y direccionar estrategias de conservación enfocado en los requerimientos específicos de especies altamente amenazadas.

Palabras clave: Trochilidae, mutualismo, palinológica, forrajeo, fenología.

Abstract

Understanding hummingbird-plant interactions in highly sensitive ecosystems such as the páramos, from an ecological and evolutionary perspective, is a key aspect in the management and conservation of protected areas. Buffy Helmetcrest (*Oxypogon stuebelii*) is a high mountain hummingbird restricted almost entirely to the limits of Los Nevados National Park in the central Andes of Colombia. Due to its restricted distribution, it has been categorized as a nationally and internationally threatened species; however, basic aspects of its biology, such as habitat use, are unknown. By means of palynological identification of samples taken from the head, beak and throat, the preference of plants visited and the foraging strategy of *O. stuebelii* was evaluated. The change in floral phenology was evaluated in three different seasons to compare resource availability with the foraging behavior of the hummingbird. We found a preference for plants of the Asteraceae family, especially the species *Pentacalia vaccinioides* and *Pentacalia vernicosa*, and a change in foraging strategy especially by males from territorial to roosting when resource availability changed. This information is key to identify the degree of sensitivity of the species, based on its habitat use, and to direct conservation strategies focused on the specific requirements of highly threatened species.

Keywords: Trochilidae, mutualism, palynological, foraging, phenology

Tabla de Contenido

Introducción	7
Métodos	10
Resultados.....	14
Conclusiones.....	24
Referencias	25

Introducción

Entender las interacciones entre especies desde perspectiva ecológica y evolutiva representan un aporte al conocimiento del funcionamiento y la estructura de los ecosistemas, además de ser un aspecto clave en la gestión y conservación de áreas protegidas especialmente en ecosistemas altamente sensibles (Bernal 2017). La pérdida entre interacciones ecológicas puede acelerar la extinción de especies locales y traer efectos negativos como el deterioro de funciones de los ecosistemas además del colapso en los servicios ecosistémicos (Díaz et al 2013, Valiente-Banuet et al 2015). Entre las interacciones bióticas, una de las más relevantes es la interacción planta-agente polinizador el cual puede ser realizado por diferentes grupos animales, incluidas aves nectarívoras como los colibríes (Dalsgaard et al 2021, Michel et al 2020, Rodríguez-Flores et al 2019). Estos, reciben como recompensa néctar floral, que es altamente eficiente en términos energéticos, para suplir sus elevadas tasas metabólicas (Bartholomew y Lighton 1986, Nagy 1987). Debido a que el néctar floral carece de componentes esenciales, los colibríes complementan sus dietas consumiendo pequeños artrópodos, que ofrecen proteínas y vitaminas (Remsen et al.1986). Los colibríes han sincronizado su ciclo de vida con la fenología de las plantas por lo cual son especies clave para estudiar las interacciones ecológicas en ecosistemas sensibles como los páramos (Stiles 1975, Gutiérrez-Z. 2008).

Los Páramos como ecosistemas altamente sensibles, están distribuidos entre 3000 y 4800 m.s.n.m. a lo largo de los Andes (Rincón 2015). Pueden considerarse como Islas, rodeados de bosques montanos, debido a su distribución y a la influencia de los procesos glaciares y preglaciares durante el cuaternario (Luteyn et al 1999). Lo que ha dado como lugar unas altas dinámicas evolutivas y un alto grado de especiación (Hedberg y Hedberg 1979; Monasterio y Sarmiento1991; Madriñán et al.2013). La interacción planta-animal evaluado en los Páramos de América del sur, cubren en su mayoría a los Paramos de Venezuela, seguido por Colombia y Ecuador, donde se ha evaluado interacciones de herbívora, dispersión de semillas y polinización (Pelayo *et al.* 2019).

Dentro de los colibríes más representativos en los ecosistemas de páramo en Colombia y Venezuela están los del género *Oxygogon*. Al interior del género, las especies son similares

ecológica y fenotípicamente, y presentan distribuciones aisladas y restringidas a la parte alta de las montañas. Sin embargo, su nomenclatura taxonómica no siempre ha sido clara. Inicialmente fueron descritas 4 especies, por Boissoneau en 1840 (*O. guerinii*), Parzudaki en 1845 (*O. lindenii*), Salvin & Godman en 1880 (*O. cyanolaemus*) y Meyer de Suansen en 1884 (*O. stubelii*). Tiempo después, Peters (1954) agrupó los 4 taxones en *Oxyopogon guerinii*, con base en similitudes morfológicas. Recientemente, Collar y Salaman (2013) proponen regresar a la nomenclatura inicial, reconociendo las cuatro especies con base en comparaciones morfológicas detalladas y diferencias vocales, principalmente entre *O. lindenii* y *O. stubelii*. Las cuatro especies del género *Oxyopogon* están distribuidas exclusivamente en páramos del norte de los andes (i.e., > 3,000 msl): *O. guerinii* en la Cordillera Oriental, *O. lindenii* en la Sierra de Mérida de Venezuela, *O. cyanolaemus* en la Sierra Nevada de Santa Marta y *O. stubelii* en la Cordillera Central de Colombia.

En el complejo de paramos del Parque Nacional Natural Los Nevados y sus alrededores habita *O. stubelii*, especie endémica de Colombia. Está catalogada como en peligro (EN) por la IUCN (Birdlife International 2021) y vulnerable (VU) a nivel nacional (Renjifo et al. 2016). Se desconocen aspectos básicos su ecología, con únicos registros reportado interacciones con *Espeletia hartwegiana*, frailejón también endémico de los páramos de la Cordillera Central de los Andes (Snow 1983). Es posible que visite otras especies como *Castilleja fissifolia*, que florece durante todo el año y produce néctar con altos volúmenes y concentraciones de azúcares (Pelayo 2019). Sin embargo, los reportes son tan limitados que se hace difícil determinar que especies vegetales está visitando.

Para entender los tipos de interacciones de la especie con diferentes especies de plantas en estos hábitats de alta montaña altamente amenazados, es importante conocer los cambios que pueda tener la disponibilidad de recursos y cómo estos pueden estar influenciando las decisiones de forrajeo. Es por eso que este estudio evaluó los patrones de uso de hábitat de colibríes en el Páramo, empezando con la identificación de preferencias en las visitas a flores de diferentes familias de plantas, en donde se espera que haya una preferencia de visita hacia la familia Asteracea (*Espeletia hartwegiana*). De igual manera, se reconocerá el efecto de la disponibilidad de recursos florales en las preferencias de visitas al igual que los cambios en las estrategias de forrajeo entre machos

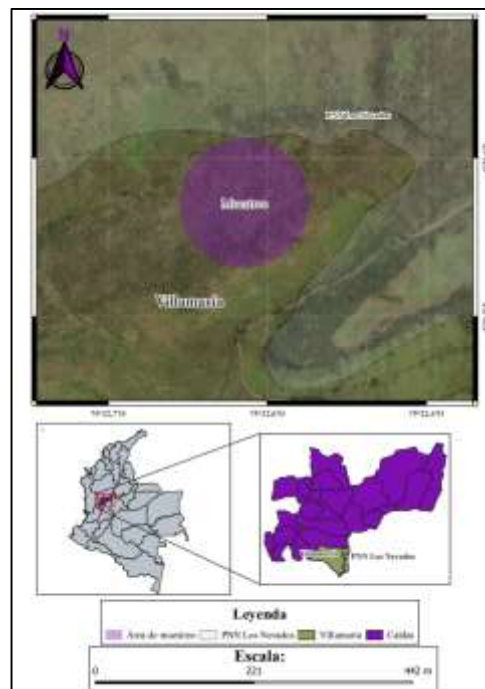
y hembras del colibrí *O. stuebelii*, en donde se espera en primera instancia un nivel de especialización oportunista por parte del colibrí y sincronización con la fenología floral, del mismo modo que diferencias en el comportamiento territorial entre sexos influenciados por la disponibilidad de recursos. Lo que nos permitiría entender el grado de sensibilidad a las perturbaciones de especies de importancia en conservación en uno de los ecosistemas más altamente amenazados como los son los Páramos.

Métodos

1. Área de estudio

El estudio se realizó en la zona más alta del predio Romeral II, que se encuentra ubicado en las veredas, Romerales y Termales en zona amortiguadora del Parque Nacional Natural los Nevados, en jurisdicción del municipio de Villamaría. El área evaluada cuenta con 10 hectáreas con una elevación altitudinal entre los 3700 y 4000m. Además, cuenta con vegetación típica de páramo y con alto grado de intervención. La precipitación promedio anual es de 1736 mm y los valores de humedad relativa son cercanos al 80%. En general presenta pocas horas de sol, nieblas frecuentes, vientos fuertes y lluvias en los meses abril-mayo y octubre-noviembre (PNN, 2017). Romeral II, fue adquirido el 13 de diciembre del 2013, por CHEC una empresa EPM quien implementó un programa de restauración, uso sostenible y conservación ecológica con el fin de incrementar el caudal de las fuentes hídricas y la biodiversidad de esa zona. La zona que se estableció para el estudio es una de la más recuperadas hasta entonces y los estratos de forrajeo más representativos son el terrestre y un estrato arbustivo emergente.

Figura 1. Mapa con la ubicación del área de estudio, Romeral II, Caldas.



2. Muestreo

2.1. Preferencia de visitas floral

La estimación de preferencia floral se realizó mediante la identificación de granos de polen tomados de la cabeza pico y garganta del colibrí *Oxypogon stuebelii*. Para esto se capturaron individuos con redes de niebla de 3x12 en tres épocas climáticas: húmeda (H), seca (S) y de transición de seca a lluvias (T). Las redes se ubicaron cerca de las plantas en donde se reportaban observaciones del colibrí, en jornadas desde las 6:00 hasta las 12:00 h con un esfuerzo de muestreo por temporada de tres días consecutivos. La ubicación de las redes se fue variando en cada mes según como se iba registrando la actividad de captura de los colibríes. Las cargas de polen fueron tomadas de los individuos, inmediatamente era liberado de la red, pasando una pequeña cantidad de gelatina con fucsina por la cabeza, cuello y garganta. Posteriormente se les tomó datos de edad, estado reproductivo, medidas morfológicas y peso. Los individuos capturados fueron liberados.

La identificación taxonómica de los granos de polen presentes en las muestras tomadas del colibrí *O. stuebelii*, se realizó revisando atlas palinológicos y claves taxonómicas (Velásquez *et al* 2024; Velásquez 1999). Además, se creó un material de referencia tomando muestras de botones florales de las especies vegetales presentes en la zona. Para las muestras de los botones florales y las muestras del polen tomadas del colibrí se realizó la metodología de acetólisis de Erdtman (1969), con algunas modificaciones, la cual consiste en la hidrólisis ácida del polen y de varios ciclos de centrifugado, provocando que la exina se vuelva transparente y facilite su observación en el microscopio. El montaje de las placas para su posterior observación se realizó con 2 μ L de muestra, mezclada con gelatina glicerinada y sellada con parafina. Las identificaciones se realizaron utilizando el microscopio Nikon eclipse 55i, el cual tenía incorporada una cámara Nikon DS-Fi1. Todos los granos de polen encontrados fueron descritos al igual que fotografiados y medidos con los programas ImageJ y Elements.

2.2. Fenología vegetal

Se realizó un conteo de abundancia floral en las tres épocas del año H, S y T, dividiendo el área total en tres transectos de aproximadamente 15x10m cada uno. En cada transecto se realizó un conteo del número estimado de flores abiertas. Para el caso de las Asteraceae se consideró cada capítulo como una flor sin tener en cuenta el número de floretas por capítulo (Salamanca-Reyes 2011).

3. Análisis estadísticos

Se creó una matriz de interacción entre los dos sexos de *O. stuebelii* y las especies vegetales de acuerdo con la identificación del polen encontrados en las muestras, con base en la frecuencia de los granos de polen registrada en cada placa. Una vez construida la matriz, se elaboró una red de interacción utilizando el paquete de software R “Bipartite” (Dormann, Gruber, y Fruend, 2008; R Development Core Team, 2016). Las métricas calculadas fueron el grado de especialización complementaria a partir del índice $H2'$, donde los valores cercanos a uno indican una mayor especialización (Blüthgen, Menzel, y Blüthgen, 2006; Fründ, Linsenmair, y Blüthgen, 2010). La conectancia c , donde los valores cercanos a uno indican una conectancia perfecta (Dunne, Williams, & Martinez, 2002) y el índice de anidamiento NODF, donde los valores altos indican un mayor anidamiento. También, se construyeron redes de interacción entre sexo del colibrí y especies vegetales para cada época climática.

Por otra parte, se clasificó el polen según el tipo de polinización más frecuente para cada taxa, dividiendo los resultados en dos grupos: zoófilo (transportado por animales), y anemófilo (transportado por el viento), esto con el fin de no incluir en los análisis el polen que no es típicamente transportado por agentes polinizadores que por alguna otra razón pueda estar presente en las muestras. Se evaluó el hábito de crecimiento de cada planta

identificada de tipo polínico zoófilo encontrado en cada sexo para la red en general y para cada temporada.

Para analizar la posible existencia de diferencias en la comunidad de especies vegetales florecidas entre las épocas climáticas se calculó la riqueza de especies vegetales florecidas y la composición de especies por medio del análisis ANOSIM (análisis de similitudes), que es una prueba estadística no paramétrica en donde los valores de R cercanos a 1 indican mayor disimilitud entre comunidades y valores cercanos a cero más parecidas son las comunidades entre ellas (Clarke 1993, Warton *et al.* 2012) . Para representar gráficamente la disimilitud de la composición de las comunidades se realizó el análisis NMDS. Los análisis fueron llevados a cabo en el software R versión 4.3.2.

Se realizó una comparación entre la presencia y ausencia de los granos de polen en el pico de los colibríes y la fenología de las tres familias de plantas más frecuentes en ambos casos, utilizando las siguientes funciones:

1) Presencia continua en ambos casos, es decir, que flor y polen estuvieron presente en las tres temporadas (H, S, T) en este caso se utilizó el modelo matemático:

$$f(x) = 1$$

en donde, X= Tiempo (H, S, T), como variable continua.

2) Presencia por temporada en ambos casos, es decir que, hubo únicamente presencia de las flores y el polen en las temporadas S y T, donde el modelo matemático usado para la gráfica fue:

$$\frac{1}{1 + e^{-X}}$$

3) Presencia continua y presencia por temporada, en donde la flor tuvo presencia continua y el polen presencia por temporada, los modelos matemáticos usados para la gráfica fueron:

Para la flor, $f(x) = 1$

Para el polen, $\frac{1}{1+e^{-x}}$

Resultados

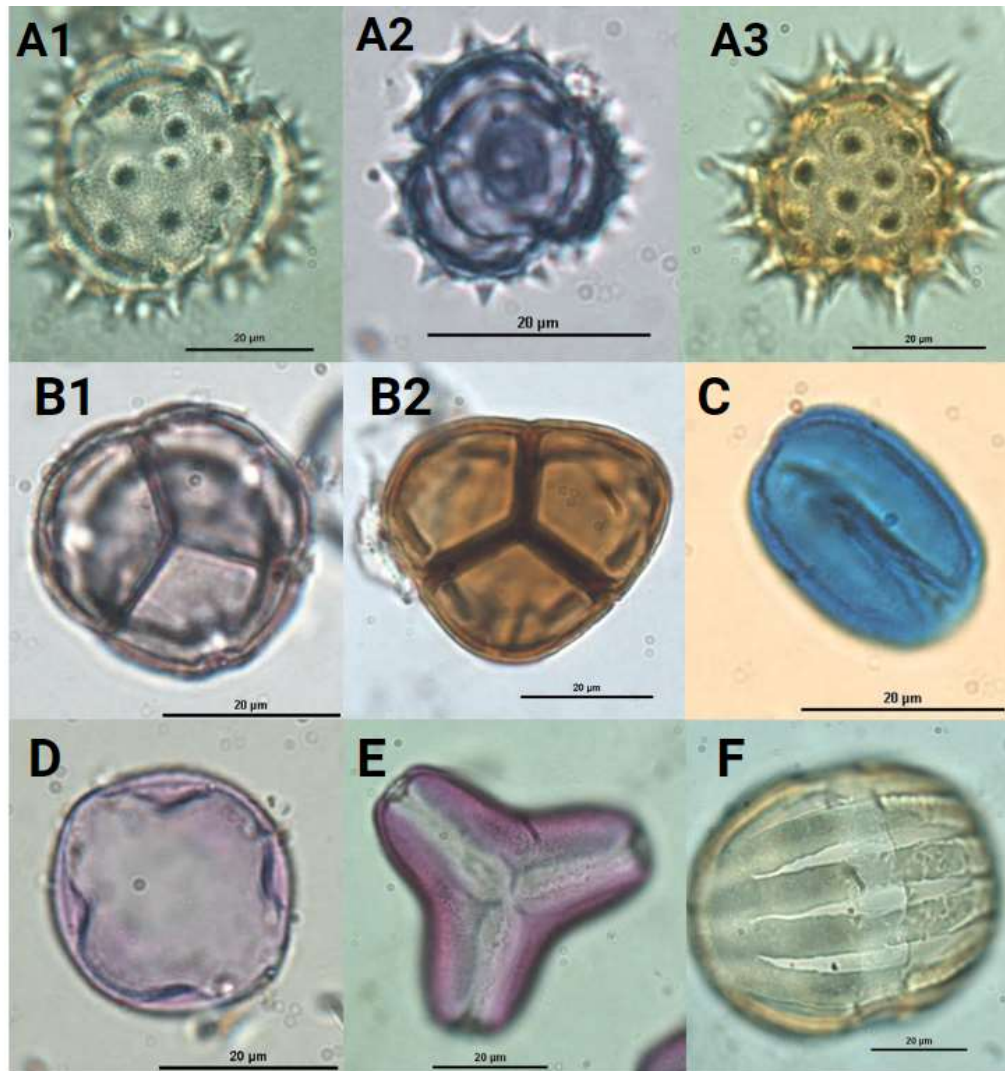
Preferencia de visitas florales

Durante tres épocas climáticas de muestreo se capturaron un total de 30 individuos de *O.stuebelii*. El mayor número de capturas se dio en la época de transición(T) (n=12), seguido por seca (S) y húmeda (H) con 11 y 7 respectivamente. en general, se capturaron más hembras que machos, sin embargo, para la época seco se capturaron más machos que hembras. La mayoría de machos fueron juveniles, con excepción de tres individuos que exhibieron plumaje completo de adulto. En las hembras, solo un individuo fue juvenil.

Después de implementar el protocolo de optimización con acetólisis de placas con polen para el análisis, se pudo utilizar 14 muestras, 8 de hembra y 6 de macho. En el total de las muestras analizadas se identificaron 38 polimorfos. De estas, 14 fueron identificadas a nivel de especie, 10 a nivel de género, 10 familia y 4 indeterminadas. La familia con mayor presencia en las muestras de polen fue Asteraceae (47%) seguido por Orobanchaceae (6%), Ericaceae (5%), Melastomataceae (5%), otras (38%) (Figura 2). Dentro de la familia Asteraceae, el género *Pentacalia* (con las especies *Pentacalia vaccinioides* y *Pentacalia vernicosa*) fue el más común, seguido de *Lasiocephalus*, *Diplostephium*, *Ambrosia* y *Espeletia* (*Espeletia hartwegiana*).

Figura 2. Tipos polínicos presentes en las muestras de cabeza pico y garganta de *O. sutebelii*. **Asteraceae:** **a1)** *Pentacalia vaccinioides*, **a2)** *Pentacalia vernicosa*, **a3)** *Espeletia hartwegiana*. **Ericaceae:** **b1)** *Gaultheria anastomosans*, **b2)**, *Disterigma empetrofolium*.

Orobanchaceae: c) *Castilleja fisifolia*. Fabaceae: d) *Lupinus killipianus*. e) Loranthaceae.
Polygalaceae: f) *Monnina salicifolia*.



Los índices calculados en la red en general dieron un grado de especialización ($H2'$) de: 0,1037, lo que indica que no es una red especialista. El índice de anidamiento (NODF) con valor: 39,84, muestra las plantas que compartían los machos y las hembras del colibrí que además son las plantas que ambos sexos más época muestran cambios de interacciones entre los sexos y las especies vegetales (Figura 3). Por otro lado, los índices calculados en estas temporadas muestran una mayor especialización ($H2'$) en la temporada T, seguido

por la temporada H (Tabla 1). Al mismo tiempo en la temporada S con menor disponibilidad de recurso, hubo un mayor índice de anidamiento (NODF) y una mayor conectancia © (Figura 4).

Figura 3. Red de interacción entre macho y hembra de *O. stuebelii* y los tipos polínicos encontrados, líneas grises indican la frecuencia en la que se encontraron los tipos polínicos en las diferentes muestras.

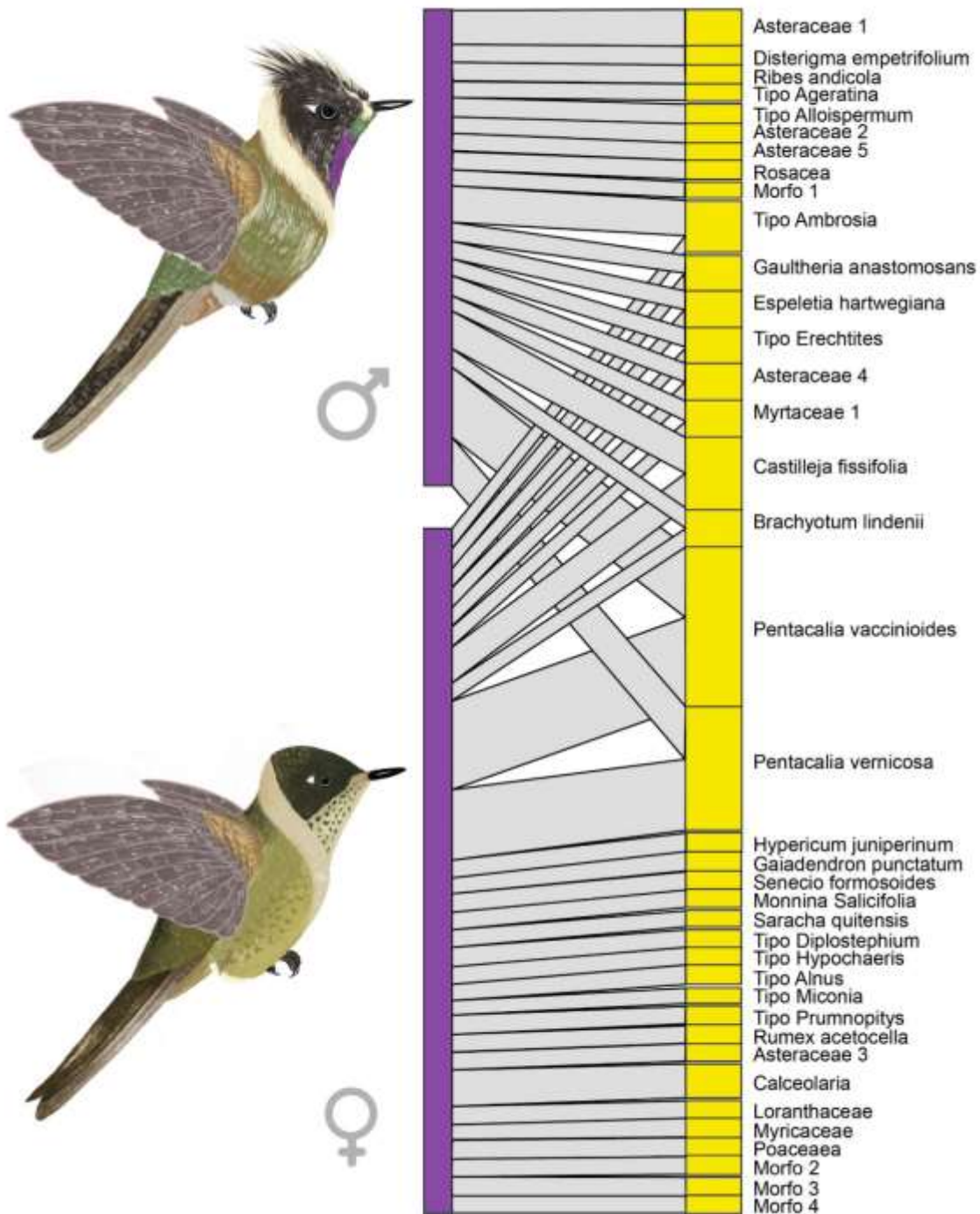


Figura 4. Red de interacción entre macho y hembra de *O. stuebelii* y los tipos polínicos encontrados en las diferentes temporadas

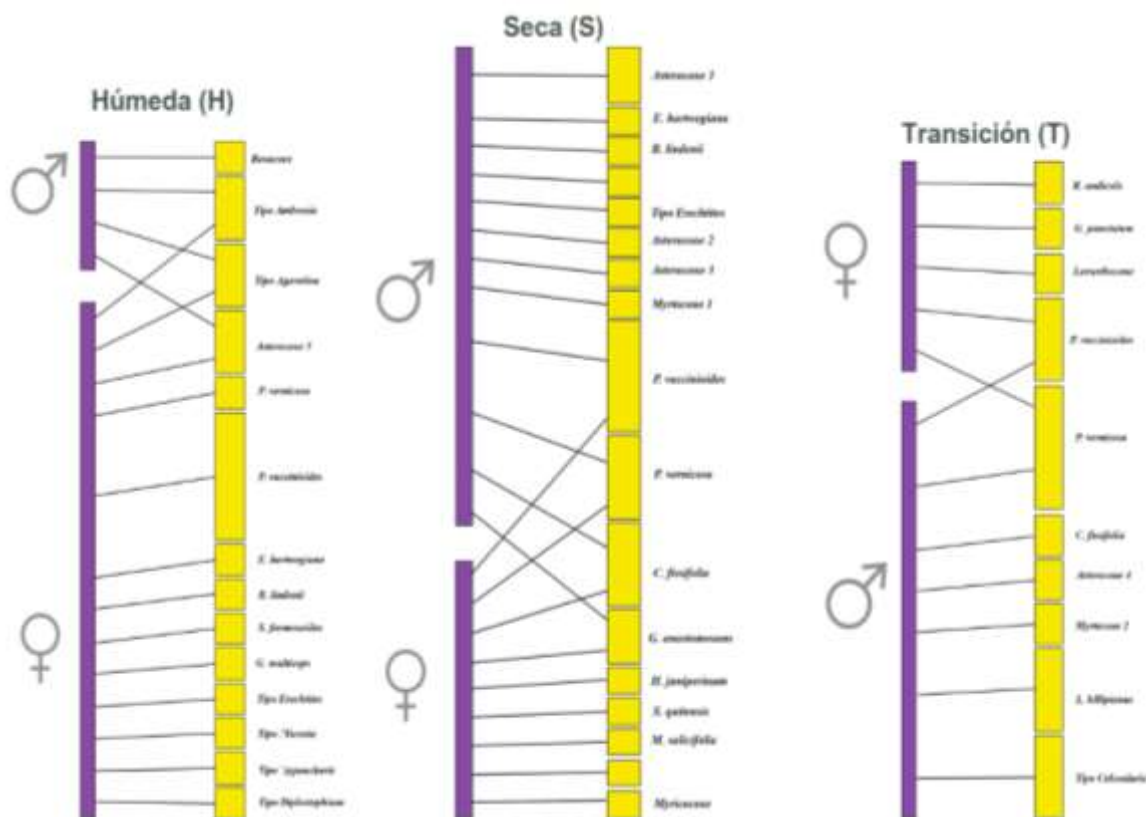
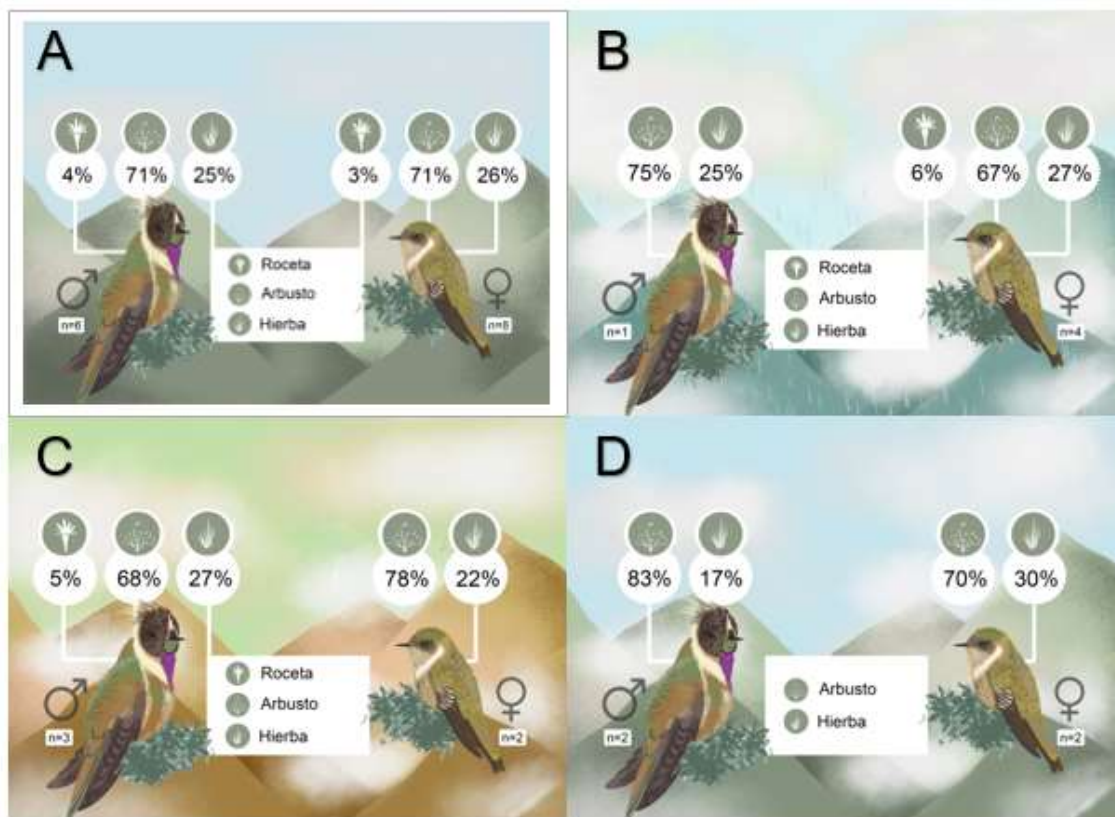


Tabla1. Valores de los índices de las Redes construidas por temporadas.

Índices	Húmeda (H)	Seca (S)	Transición (T)
Conectancia (C)	0,600	0,6071	0.6176
Especialización (H2')	0,4568	0,3510	0.2039
Anidamiento (NODF)	35,6521	36,6847	38.28

Los arbustos fueron el tipo de hábito vegetal que en su mayoría visitaron los individuos de *O. stuebelii*, seguidos de las hierbas y las rosetas (Figura 5, a). Las visitas a plantas con hábito de crecimiento roseta cambio entre sexos de acuerdo a la época climática; en la temporada H fue visitado exclusivamente por las hembras, mientras en la S por los machos y en la temporada T no fue utilizado (Figura 5, b).

Figura 5. Hábitos de crecimiento de las plantas visitadas por el colibrí *Oxypogon stuebelii* con base en los tipos polínicos encontrados de las muestras del polen de contacto. **a)** evaluado en general. **b)** evaluado en temporada H. **c)** evaluado en temporada S. **d)** evaluado en T



Variaciones temporal

En los conteos de abundancia floral en total las familias más representativas fueron Asteraceae (32%), Roseaceae (12%), Ericaceae (8%) e Hypericaceae (8%) otros (40%). La mayor riqueza de planta florecidas se dio en la época de transición (Tabla 2) y la composición de especies vegetales florecidas difirió entre las épocas climáticas en la floración en las tres temporadas (Tabla 2, Figura 6). De los tipos polínicos identificados en las muestras del colibrí, solo el 31% corresponde a plantas que se encontraban en la zona de muestreo (Tabla 2). Mientras el 69% corresponde a plantas que en su mayoría se encontraban a un radio aproximado de 2 km en una altitud más baja, con excepción de la especie *Espeletia hartwegiana* que se encuentra en la parte más alta.

Figura 6. Gráfico de NMDS (Escalamiento multidimensional no métrico) que muestra las diferencias en las especies florecida en los tres transectos de cada temporada (H, S, T).

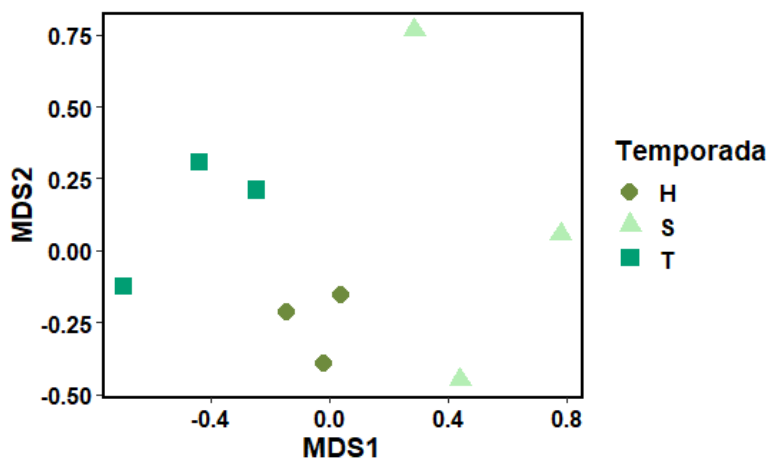


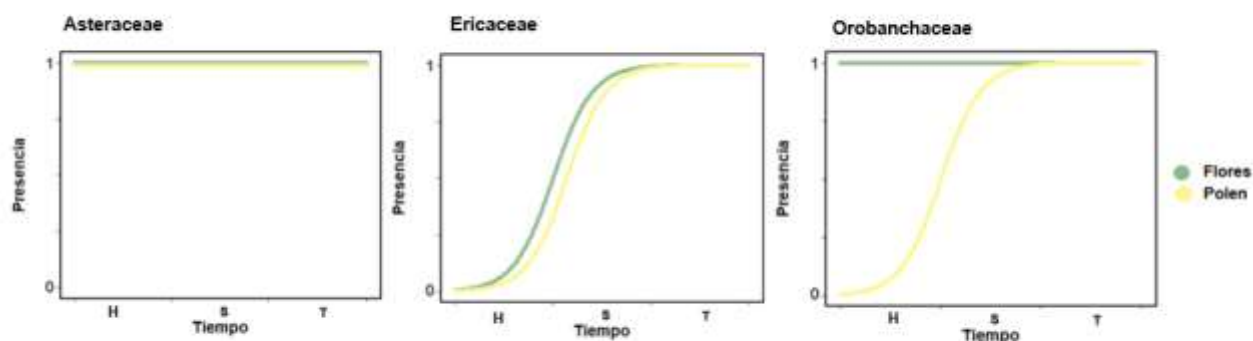
Tabla 2. Características de la comunidad de las plantas de la zona de muestreo, en los diferentes meses de floración.

	<i>Húmeda</i>	<i>Seca</i>	<i>Transición</i>
No. Total especies con flores	12	10	14
No. Total especies que usó	7	4	4
ANOSIM¹ R		0,6369	
ANOSIM¹ P		0.007	

¹ANOSIM es calculada para las tres temporadas, mostrando la similitud o disimilitud de especies florecidas.

Al comparar fenología floral con las visitas realizadas por el colibrí en cada temporada, se pudo identificar que la familia Asteraceae estuvo florecida en las tres temporadas y al mismo fue visitada en esas tres temporadas (Figura 6). Por otro lado, la familia Ericaceae tuvo comportamiento similar con la diferencia que únicamente estuvo florecida y fue visitada en las temporadas S y T. Finalmente la familia Orobanchaceae estuvo florecida en las tres temporadas, pero únicamente fue visitada por el colibrí en las temporadas seca y de transición (Figura 6).

Figura 6. Relación entre las visitas del colibrí (medido por el polen identificado) con la floración de las plantas de las familias Asteraceae, Ericaceae y Orobanchaceae, a través de las tres temporadas (H, S, T).



Discusión

La familia más representativa en las muestras polínicas fue la familia Asteracea, que es una de las familias más dominantes en los ecosistemas de páramo. Se ha mencionado en diferentes ocasiones que algunos rasgos morfológicos, como el tamaño de pico corto, puntiagudo y angosto, son adaptaciones de los colibríes para visitar eficientemente esta familia de plantas que tienen unos tubos florares angostos (Pedraza et al. 2005, Salamanca-Reyes 2011).

El índice de especialización bajo y el alto anidamiento en la red en general, muestra un comportamiento generalista por parte del colibrí a las plantas que visita, lo que está relacionado al hábitat del páramo y el comportamiento típico generalista de las especies que allí habitan (MacArthur 1955, Fagua y González 2007, Medina y Parra 2017). De igual manera los hábitos de crecimiento más visitados por ambos sexos son muy similares y en su mayoría son arbustos que es el hábito de crecimiento más representativo de la familia Asteraceae. Las especies de Asteraceas *Pentacalia vaccinioides* y *Pentacalia vernicosa*, que fueron las más frecuentadas por el colibrí y las más representativas en la zona de muestreo, indica el comportamiento oportunista por parte del colibrí en preferencia de visitas a las plantas que estén en un determinado parche de vegetación.

Lo encontrado en las redes de interacción de cada temporada muestra un cambio de estrategia por parte de los machos en donde pasa de ser especialista en las temporadas de abundancia (H y T) a ser rutero cuando hay escases de recurso (S), este cambio de estrategia de forrajeo ya se ha documentado anteriormente para colibríes oportunistas en donde van acoplándose al recurso disponible en cada cambio en fenología floral (Feinsinger y Chaplin 1975). Por otro lado, varios estudios de colibríes han demostrado que la defensa de los territorios florales la llevan a cabo principalmente los machos (Feinsinger 1976, Temeles et al. 2000, Wolf et al. 1976). y en consecuencia la actividad de forrajeo de los machos va a estar más limitadas espacialmente. Por otro lado, las hembras mostraron un comportamiento rutero aunque parece ser que no comparte las mismas plantas que el macho, especialmente cuando la abundancia de recurso lo permite; las hembras tienen a

forrajear en recursos no defendidos debido a su estatus subordinado a los machos (Carpenter *et al.* 1993).

Se ha reportado el uso del frailejón por el género *Oxypogon*, por ejemplo, *O. guerinii* ahora *O. lindenii* (Merida, Venezuela), es un polinizador importante de *E. fluccosa* y de *E. schultzii* (Berry & Calvo 1989, 1994), *O. guerinni* (Cordillera Oriental, Colombia) en el páramo de Suncusi es un polinizador importante para varias especies de frailejón, pero en el páramo de Chingaza (Cordillera Oriental, Colombia) es un polinizador poco eficiente de *E. grandiflora* (Fagua & Bonilla 2005, 2006). *Espeletia hartwegiana* es la única especie de frailejón endémico del área de distribución *Oxypogon stuebelli*,; es una planta que no estaba presente en la zona de estudio y su polen se encontró únicamente en dos individuos de colibrí. Esto puede ser debido precisamente al comportamiento oportunista del colibrí ya que en esta zona prefirió otras Asteraceas que estaban presentes, en la temporada S el frailejón no fue visitado, lo que puede deberse a varias cosas, una es que no sea la temporada de floración del frailejón, también puede ser que el colibrí simplemente prefirió visitar otras plantas, o incluso también puede estar asociado a la temporada reproductiva del colibrí. Aunque, para esto último se sugiere complementar con más información. Sin embargo, existen otros usos que le puede dar el colibrí a la planta de frailejón, por ejemplo, el material de construcción de sus nidos (Snow 1983, Salamanca-Reyes 2011). Se ha mencionado que la planta *Castilleja fissifolia* (Orobanchaceae) es una especie clave para el mantenimiento del gremio de polinizadores en temporadas secas ya que está florecida en las diferentes temporadas (Pelayo 2019), lo que se confirma en este estudio, mostrando que es una planta que visita el colibrí en la temporada S, cuando baja la disponibilidad de recurso. Las familias Asteraceae y Ericaceae van a ser visitadas siempre y cuando estén florecidas.

Los individuos de *Oxypogon stuebelli*, no visitaron todas las plantas presentes en la zona de estudio, lo cual está relacionado con el síndrome de Ornitofilia (Faegri y van der Pijl 1979). Los colibrís visitan las plantas que se caracterizan por la calidad del néctar, la eficiencia de extracción y el color de la corola (Medina y Parra 2017). De acuerdo con las especies que visitaron se puede deducir que *Oxypogon stuebelli* prefiere plantas con flores de colores amarillo y rojo; con respecto a la calidad del néctar, a futuro se sugiere evaluar la calidad del néctar de las plantas visitadas y su variación temporal. *Oxypogon stuebelli* puede estar realizando migraciones a otros paramos cercanos de acuerdo con la presencia de granos de polen de especies vegetales no reportadas en la zona de estudio. En otras

especies como *Oxypogon guerini* se ha reportado migraciones con el fin de suplir sus necesidades calóricas especialmente en temporadas de escasas (Salamanca-Reyes 2011).

Conclusiones y recomendaciones

Conclusiones

Este estudio mostró que el colibrí *Oxypogon stuebelli*, prefirió las plantas del género *Pentacalia* de la familia *Asteraceae*. Al mismo tiempo hubo cambios en la estrategia de forrajeo en los machos, pasando de territorial a ruterero los cuales están asociados a la disponibilidad de recursos entre estaciones, en donde, a menor disponibilidad de recursos los machos fueron más rutereros. Por otra parte, la fenología floral entre temporadas influencia comportamientos generalistas por parte del colibrí con una amplia capacidad a ser oportunistas.

Recomendaciones

Para entender los comportamientos de forrajeo de una especie, es importante estudiar sus preferencias con observaciones y técnicas como el estudio del polen, además de tener en cuenta que puede estar afectados por factores intrínsecos al colibrí, que estudie por diferencias entre sexos, y factores extrínsecos como la disponibilidad de recurso. Entender aspectos básicos de la ecología del *Oxypogon stuebelli*, una especie endémica, es un primer paso para comprender las interacciones colibrí-planta en ecosistemas amenazados como el páramo y desarrollar planes de conservación de especies endémicas de estos ecosistemas.

Referencias bibliográficas

- Bartholomew, G. A. & J. R. B. Lighton. (1986). Oxygen consumption during hover-feeding in free-ranging anna hummingbirds. *Journal of Experimental Biology* 123: 191-199.
- Bernal-Toro, J. A. (2017). Relaciones mutualistas entre plantas y aves frugívoras y nectarívoras en el sector sur del Parque Ecológico Distrital de Montaña Cerro la Conejera en la Ciudad de Bogotá
- Berry, P. E., & Calvo, R. N. (1989). Wind pollination, self-incompatibility, and altitudinal shifts in pollination systems in the high Andean genus *Espeletia* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 76(11), 1602-1614.
- BirdLife International. (2021). *Oxygogon stuebelii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2021e.T22726810A190694196. 3.RLTS.T22726810A190694196.en. Accessed on 28 February 2022.
- Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecol*, 6(1), 9.
- Carpenter, F. L., Hixon, M. A., Temeles, E. J., Russell, R. W., & Paton, D. C. (1993). Exploitative compensation by subordinate age-sex classes of migrant rufous hummingbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiología*, 33, 305-312.
- Collar, N. J., & Salaman, P. (2013). The taxonomic and conservation status of the *Oxygogon* helmetcrests. *Conservación Colombiana*, 19, 31-38.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18, 117–143.
- Dalsgaard, B., Maruyama, P.K., Sonne, J., Hansen, K., Zanata, T.B., Abrahamczyk, S., Alarcon, R., Araujo, A.C., Araújo, F.P., Buzato, S., Chávez-Gonzalez, E., Coelho, A.G., Cotton, P.A., Díaz-Valenzuela, R., Dufke, M.F., Enríquez, P.L., Martins Dias Filho, M., Fischer, E., Kohler, G., Lara, C., Las-Casas, F.M.G., Rosero Lasprilla, L., Machado, A. O., Machado, C.G., Maglianesi, M.A., Malucelli, T.S., Marín-Gomez, E.

- O.H., MartínezGarcía, V., Mendes de Azevedo-Júnior, S., Neto, E.N., Oliveira, P.E., Ornelas, J.F., Ortiz-Pulido, R., Partida-Lara, R., Patino-González, B.I., Najara de Pinho Queiroz, S., Ramírez-Burbano, M.B., Rech, A.R., Rocca, M.A., Rodrigues, L.C., Rui, A.M., Sazima, I., Sazima, M., Simmons, B.I., Tinoco, B.A., Varassin, I.G., Vasconcelos, M.F., Vizentin-Bugoni, J., Watts, S., Kennedy, J.D., Rahbek, C., Schleuning, M., Martín Gonzalez, A.M. (2021). The influence of biogeographical and evolutionary histories on morphological trait-matching and resource specialization in mutualistic hummingbird-plant networks. *Funct. Ecol.* 35, 1120–1133.
- Diaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J.H.C., Mace, G.M., Donoghue, M.J., Ewers, R.M. et al. (2013) Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution*, 3, 2958–2975 (6) (PDF) Beyond species loss: The extinction of ecological interactions in a changing world.
- de Colombia, P. N. N. (2017). Plan de manejo 2017-2022, Parque Nacional Natural los Nevados. Manizales: Pasques Nacionales Naturales de Colombia.
- Dunne, J., Williams, R., & Martinez, N. (2002). Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *PNAS*, 99(20), 12917-12922.
- Dormann, C. (2011). How to be a specialist? Quantifying specialization in pollination networks. *Network Biology*, 1-20.
- Dormann, C., Gruber, B., & Fruend, J. (2008). Introducing the Bipartite Package: analyzing Ecological Networks. *R News*, 8-11.
- Erdtman, G. (1969). *Handbook of palynology: morphology, taxonomy, ecology*. New York: Hafner Pub.Comp.
- Fagua, J. C. & M. A. Bonilla. (2005). Ecología de la Polinización de *Espeletia grandiflora* en el Parque Chingaza. Págs. 246-271 en: M. A. Bonilla (ed.) *Estrategias adaptativas de plantas del páramo y del bosque altoandino en la cordillera Oriental de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Faegri K, van der Pijl L (1979) *The principles of pollination ecology*. 3 ed. Pergamon, Oxford.

- Feinsinger, P. (1976). Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs*, 46, 257-291.
- Feinsinger, P., & Chaplin, S. B. (1975). On the relationship between wing disc loading and foraging strategy in hummingbirds. *The American Naturalist*, 109(966), 217-224.
- Frankie, G., G. Baker & P. Opler., (1974). Comparative phenological studies of threes in tropical wet and dry forests of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 62: 881-919.
- Fründ, J., Linsenmair, K., & Blüthgen, N. (2010). Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity. *Oikos*, 119(10), 1581 - 1590.
- Fagua, J. C., & Gonzalez, V. H. (2007). Growth rates, reproductive phenology, and pollination ecology of *Espeletia grandiflora* (Asteraceae), a giant Andean caulescent rosette. *Plant Biology*, 9(01), 127-135.
- Gutiérrez-Zamora, A. (2008). Las interacciones ecológicas y estructura de una comunidad altoandina de colibríes y flores en la cordillera oriental de Colombia. *Ornitología Colombiana*, 7, 17-42.
- Hedberg I & O Hedberg. 1979. Tropical-alpine life-forms of vascular plants. *Oikos* 33: 297-307.
- Luteyn, J. L., Churchill, S. P., Griffin, D., Gradstein, S. R., Sipman, H. J., & Mauricio R. Gavilanes A. (1999). *Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature (Vol. 278)*. New York: New York Botanical Garden Press.
- Maglianesi, M. A., Maruyama, P. K., Temeles, E. J., Schleuning, M., Zanata, T. B., Sazima, M., ... & Dalsgaard, B. (2022). Behavioural and morphological traits influence sex-specific floral resource use by hummingbirds. *Journal of Animal Ecology*, 91(11), 2171-2180.
- Madriñán, S., Cortés, A. J., & Richardson, J. E. (2013). Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in genetics*, 4, 56606.
- MacArthur, R. (1955). Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *ecology*, 36(3), 533-536.

- Michel, N.L., Whelan, C.J., Verutes, G.M., 2020. Ecosystem services provided by Neotropical birds. *Condor* 122, 1–21.
- Medina, P., & Parra-Tabla, V. (2017). Interacciones planta-colibrí en la duna costera. *Ecología funcional de la Reserva de la Biósfera Ría Lagartos*. En Ramos-Zapata et al.(Eds.) SIIES-UADY-UNAM, 249-265.
- Monasterio M & L Sarmiento. 1991. Adaptive radiation of *Espeletia* in the cold Andean tropics. *Trends in Ecology & Evolution* 6(12): 387-391.
- Nagy, K. A. (1987). Field metabolic rate and food requirements in mammals and birds. *Ecological Monographs* 57:111-128
- Pelayo, R.C, N.J Márquez, P.J Soriano & L. Navarro. (2019). Phenological patterns and pollination network structure in a Venezuelan Páramo: a community-s
- Peters, J. L. (1954). Check-list of birds of the world, 5. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Renjifo, Lm, Amaya-Villarreal, Am, Burbano-Girón, J., Y Velásquez-Tibatá, J. (2016). Libro rojo de aves de Colombia, Volumen II: Ecosistemas abiertos, secos, insulares, acuáticos continentales, marinos, tierras altas del Darién y Sierra Nevada de Santa Marta y bosques húmedos del centro, norte y oriente del país. Editorial Pontificia Universidad Javeriana e Instituto Alexander von Humboldt. Bogotá, DC, Colombia.
- Remsen. J. V., F. G. Stiles. & P. E. Scott. (1986). Frequency of arthropods in stomachs of tropical hummingbirds. *Auk* 103:436-441.
- Rincón, L. N. G. (2015). Los páramos en Colombia, un ecosistema en riesgo. *Ingeniare*, (19), 127-136.
- Rodríguez-Flores, C.I., Ornelas, J.F., Wethington, S., del Coro Arizmendi, M. (2019). Are hummingbirds generalists or specialists? Using network analysis to explore the mechanisms influencing their interaction with nectar resources. *PLoS One*.
- R Development Core Team. (2016). R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing

- Salamanca-Reyes, J. R. (2011). Ecología del barbudito de páramo (*Oxygogon guerinii*, Trochilidae) en el páramo de Siscunsi, Boyacá, Colombia. *Ornitología colombiana*, 11, 58-75.
- Snow Dw. 1983. The use of Espeletia by paramo hummingbirds in the Eastern Andes of Colombia. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 103: 89–94
- Stiles, F. G., 1978.- Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica*, 10: 194-210.
- Temeles, E. J., Rah, Y. J., Andicoechea, J., Byanova, K. L., Giller, G. S., Stolk, S. B., & Kress, W. J. (2013). Selección mediada por polinizadores en un sistema especializado colibrí-Heliconia en el Caribe Oriental. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(2), 347-356.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M. A., Alcántara, J. M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., & Zamora, R. (2015). Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, 29(3), 299-307.
- Wolf, L. L., Stiles, F. G., & Hainsworth, F. R. (1976). Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology*, 45, 349-379.
- Warton, D.I., Wright, T.W., Wang, Y. 2012. Distance-based multivariate analyses confound location and dispersion effects. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 89–101