

Hábitos alimenticios y simpatria de tres robamieles (*Diglossa*) en un bosque andino de Nariño*

Silvia Alexandra Montenegro Muñoz¹ ✉

Sandra Lorena Álvarez Ordóñez²

Jhon Jairo Calderón Leytón³

Elkin A. Noguera Urbano⁴

Cómo citar este artículo / To reference this article / Para citar este artículo: Montenegro, S., Álvarez, S., Calderón, J. y Noguera, E. (2015). Hábitos alimenticios y simpatria de tres robamieles (*Diglossa*) en un bosque andino de Nariño.

Revista UNIMAR, 33(1), 215-227.

Fecha de recepción: 03 de marzo de 2015

Fecha de revisión: 05 de mayo de 2015

Fecha de aprobación: 13 de julio de 2015

RESUMEN

Los pinchaflores (*Diglossas*) se caracterizan por tener el pico con forma de gancho, el cual usan para perforar las flores y robar el néctar. Pese a sus similitudes morfológicas, habitan en competencia interespecífica en los bosques andinos. Hasta el momento se sabe poco sobre las estrategias de alimentación que les permiten mitigar la competencia. En este estudio se describe las estrategias que utilizan tres especies de pinchaflores (*Diglossa humeralis*, *D. lafresnayii* y *D. cyanea*) para evitar la competencia por recursos alimenticios en un bosque alto andino de Nariño. Para ello se realizó avistamientos en campo, y se colectó muestras fecales de los pinchaflores para describir sus presas. Se encontró que las tres especies tienen formas similares de acceder al néctar, pero poseen preferencias en las especies vegetales y tipo de presas. *D. humeralis* es mucho más generalista, mientras que *D. lafresnayii* y *D. cyanea* tienen menor amplitud en su alimento. Esto sugiere que las diferencias en la riqueza de los recursos alimenticios que toman las tres especies, la exclusión geográfica temporal y las adaptaciones morfológicas del pico, les permiten ser simpátricas.

Palabras clave: Andes, competencia, hábitos alimenticios, pinchaflores, simpatria.

Feeding habits and sympatry of flower piercers (*Diglossia*) in an Andean forest of Nariño

ABSTRACT

Flower piercers (*Diglossia*) have a modification in the bill tip like a hook, which is used for drilling a hole in the corolla of flowers and obtaining the nectar. These birds share morphological similarities among them, but they are in inter-specific competition in the Andean forest. However, it is little the knowledge about the feeding strategies that they use to mitigate the interspecific competition. The goal of this study was to describe the strategies that three species of flower piercers (*Diglossa humeralis*, *D. lafresnayii* y *D. cyanea*) use to avoid competition for feeding resources in an Andean forest from Nariño. We made field direct observations of some individuals of *Diglossa* to describe the feeding strategies. Moreover, fecal samples of the three species were collected to study their preys. We found that the three species of flower piercers had similar forms of obtaining nectar, but they select some species of plants and type of prey. *D. humeralis* is much more generalist than *D. lafresnayii* and *D. cyanea*, which have lower amplitude

* Artículo Resultado de Investigación. Este artículo es el resultado de la fase de campo del proyecto: *Ventanas de biodiversidad*, realizado desde febrero a noviembre de 2013 en el Santuario de Flora y Fauna Volcán Galeras, departamento de Nariño, Colombia.

¹ ✉ Bióloga, Universidad de Nariño; integrante Asociación GAICA, San Juan de Pasto, Nariño, Colombia. Correo electrónico: silvimomu@gmail.com

² Magíster en Ciencias Agrarias, Universidad de Nariño; Bióloga, Universidad de Nariño; integrante del Grupo de Investigación de Ecología Evolutiva, San Juan de Pasto, Nariño, Colombia. Correo electrónico personal: diglossandra@gmail.com

³ Magíster en Ciencias Biológicas, Universidad del Valle; Licenciado en Biología, Universidad de Nariño; profesor titular Universidad de Nariño; Director del Grupo de Investigación de Ecología Evolutiva, San Juan de Pasto, Nariño, Colombia. Correo electrónico: jjcalderl@gmail.com

⁴ Candidato a Doctor en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México; Magíster en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México; Biólogo, Universidad de Nariño; integrante del Grupo de Investigación de Ecología Evolutiva, San Juan de Pasto, Nariño, Colombia. Correo electrónico personal: elkalexno@gmail.com

in their feeding resources. This suggests that differences in the richness of food resources of the three species, their temporal geographic exclusion and morphological adaptations of the bill allow them occupying the same geographic area and being sympatric.

Key words: Andes, competence, feeding habits, flower piercers, sympatry.

Hábitos alimentares e simpatria de perfuradores de flores (*diglossia*) em uma floresta andina de Nariño

RESUMO

Os pinchaflores (*Diglossas*) são caracterizados por o bico em forma de gancho, o qual é utilizado para a perfuração das flores e roubar o néctar. Apesar de suas semelhanças morfológicas, eles vivem na competição interespecífica nas florestas andinas. Até agora, pouco se sabe sobre as técnicas de alimentação que lhes permitam atenuar a competição. Este estudo descreve as técnicas utilizadas por três espécies do pinchaflores (*D. humeralis*, *D. lafresnayii* e *D. cyanea*) para evitar a competição por recursos alimentares em uma floresta andina alta de Nariño. Nós usamos avistamentos no campo e coleta de amostras fecais dos pinchaflores para descrever suas presas. Nós descobrimos que as três espécies têm formas semelhantes de acesso ao néctar, mas eles têm preferências em espécies de plantas e tipo de presa. *D. humeralis* é muito mais geral, enquanto *D. lafresnayii* e *D. cyanea* ter menos fontes de alimento. Isto sugere que a simpatria é suportada por diferenças na riqueza de recursos alimentares, exclusão geográfica temporária e morfologia de pico das três espécies.

Palavras-chave: Andes, competência, hábitos alimentares, pinchaflores, simpatria.

I. Introducción

Las especies del género *Diglossa* son consideradas robadoras de néctar, por tomar el recurso directamente de la cámara de néctar a través de una perforación en la corola (Malooft & Inouye, 2000). Los pinchaflores (*Diglossa*) poseen una modificación en la punta del pico parecida a un gancho, el cual es utilizado para perforar la flor (Stiles, Ayala & Giron, 1992; Moynihan, 1963), compitiendo por el néctar entre especies del mismo género, con colibríes y otros animales que dependen de ese recurso.

Los pinchaflores son aves altamente nectarívoras (Stiles, 1981). El género está conformado por 18 especies (Isler M. & Isler P., 1987; Sibley & Monroe, 1990) y son el único grupo de tangaras nectarívoras distribuidas en altas elevaciones en los Andes de Sur América. Las especies de pinchaflores están restringidas a los bosques y matorrales de alta montaña del neotrópico, desde el Sur de México a través de América Central hasta el Norte de Argentina, alcanzan su máxima diversidad en los Andes y sus dos flancos en Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia (Graves, 1982b).

En Nariño se distribuyen ocho especies de pinchaflores (*D. albilatera*, *D. caerulescens*, *D. sittoides*, *D.*

cyanea, *D. glauca*, *D. humeralis*, *D. indigotica* y *D. lafresnayii*), de las cuales *D. albilatera*, *D. sittoides*, *D. humeralis*, *D. cyanea* y *D. lafresnayii* se encuentran en el Santuario de Fauna y Flora Galeras (SFF Galeras; Calderón-Leytón, Flórez, Cabrera-Finley y Rosero, 2011). En varias localidades andinas los pinchaflores (*Diglossa*) son simpátricas, lo cual implica competencia interespecífica (Moynihan, 1979), que puede ser mitigada por diferencias en su nicho de forrajeo y restricciones microgeográficas representadas en el uso diferencial de estratos vegetales o tipos diferentes de vegetación (Rojas, 2005).

Estudios de los hábitos alimenticios de los pinchaflores (*Diglossa*) proponen que factores como la diferencia en el uso del recurso (cantidad y disponibilidad de néctar), la utilización de diferentes estrategias de forrajeo (visita legítima o ilegítima) y diferencias en el uso del hábitat (variaciones mensuales) (Graves, 1982a, Stiles et. al. 1992 y Rojas, 2005), han permitido la coexistencia de algunas especies de robamieles (*Diglossa*) en un lugar determinado. Sin embargo, la descripción de los diferentes recursos y las estrategias de forrajeo de los robamieles han sido vagamente mencionados y descritos, lo cual ha imposibilitado su generalización.

En este estudio presentamos información sobre la dieta de *D. humeralis*, *D. lafresnayii* y *D. cyanea* y las estrategias que utilizan para evitar la competencia por recursos alimenticios en un bosque alto andino de los andes nariñenses (Santuario de Fauna y Flora Galeras, SFF Galeras). Mencionamos los recursos de dieta caracterizados, las especies vegetales que prefieren, recursos que complementan las dietas, los horarios de alimentación y las conductas empleadas para tomar los recursos en la flor. Así, nuestras observaciones permitieron caracterizar las similitudes y diferencias en las estrategias que les permiten la coexistencia a las tres especies de robamieles (*Diglossa*). Esperamos que futuros estudios permitan evaluar directamente la migración local de las tres especies, ya que nuestros resultados siguieren una posible migración de ese tipo.

2. Materiales y Métodos

Zona de muestreo

Este trabajo fue realizado en la ladera oriental del SFF Galeras (77°19' - 77°27' W y 1°4' - 1°11' N), Nariño, Colombia; ubicado en la cordillera Centro-Oriental, con alturas entre los 2.200 y 4.276 msnm. Los ecosistemas presentes en el SFF Galeras son Páramo seco (3.125 Ha.), Bosque Andino (3.825 Ha.) y ecosistemas transformados (1.150 Ha.) (Armenteras, Gast & Villareal, 2003). Las temperaturas medias anuales en el

área oscilan entre 3° C y 13° C (Parques Nacionales Naturales de Colombia, 2009). Se establecieron tres estaciones de muestreo de acuerdo a la altitud y al estado de conservación del bosque (ver Figura 1).

La estación 1 (SFFG-E1; 1°10'32" N- 77°24'37" W). Se caracterizó por presentar ecosistemas transformados, ubicada entre 2.700 y 3.000 msnm. En el área hay carreteras y actividades agrícolas. La vegetación está dominada por arbustos e incluye especies como: *Barnadesia spinosa* y *Fuchsia corollata* pertenecientes a las familias Asteraceae y Onagraceae.

La estación 2 (SFFG-E2; 1°10'44" N- 77°23'27" W). Hace parte del bosque Andino, entre 3.100 y 3.500 msnm, con características típicas de la zona de vida de bosque húmedo montano (Holdridge, 1967). En esta zona predominaron especies como: *Brachyotum ledifolium*, *Barnadesia spinosa* y *Macleania rupestris*, de las familias botánicas Melastomataceae, Asteraceae y Ericaceae respectivamente que no superan los tres metros de alto.

La estación 3 (SFFG-E3; 1°10'32" N- 77°23'10" W). Se caracteriza por ser Páramo Seco, entre 3.600 y 3.900 msnm. Es una zona donde predominaron las especies vegetales del tipo arbusto (*Brachyotum lindenii*-Familia Melastomataceae) y pajonal (*Calamagrostis* sp.- Familia Poaceae).

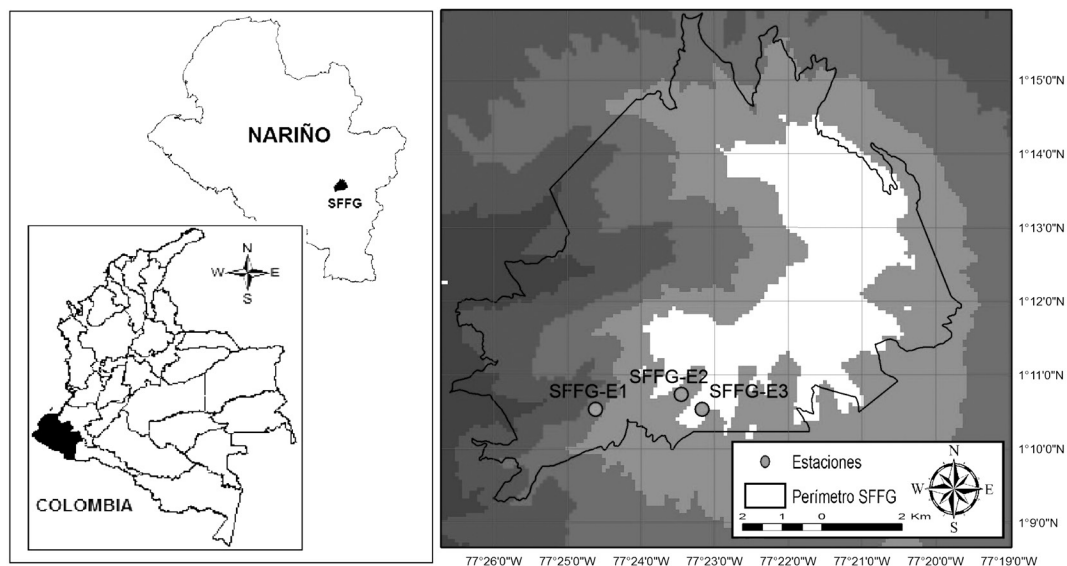


Figura 1. Ubicación geográfica de las tres zonas de muestreo en el Santuario de Fauna y Flora Galeras (SFFG) Nariño-Colombia (Izquierda). Se indica dentro del perímetro del SFFG, con puntos las estaciones de muestreo (Derecha): SFFG-E1: Estación 1; SFFG-E2: Estación 2 y SFFG-E3: Estación 3.

Fase de campo

Se realizaron salidas de campo (4 días/mes) en el sitio de muestreo desde febrero hasta noviembre de 2013. En cada salida durante las horas de la mañana se hicieron observaciones con binoculares a ejemplares de las tres especies de pinchaflores (*Diglossa humeralis*, *D. lafresnayii* y *D. cyanea*). Las especies de pinchaflores (*Diglossa*) fueron identificadas utilizando guías de campo de aves distribuidas en Colombia (Fjeldså & Krabbe, 1990; Asociación Bogotana de Ornitología (ABO) 2000; Hilty y Brown, 2001).

Para determinar las especies de plantas de las cuales se alimentaron las aves se realizaron avistamientos por el método de puntos fijos (Ralph et al., 1996). Se tuvo en cuenta la hora del día y estrategias de forrajeo. La frecuencia de las visitas se calculó teniendo en cuenta el número de veces que el ave se alimentaba. Finalmente, se colectaron muestras botánicas de las plantas utilizadas en la alimentación de los pinchaflores (*Diglossa*), con el fin de correlacionar las especies vegetales y las especies de pinchaflores. Las muestras botánicas fueron herborizadas e identificadas en el Herbario PSO de la Universidad de Nariño, la identificación se hizo por comparación y utilizando claves taxonómicas especializadas (Cronquist, 1981; Gentry, 1993).

Para determinar las presas que consumían las tres especies de pinchaflores se colectaron muestras fecales a partir de la captura de individuos. Los individuos fueron capturados desde las 6:00 h hasta las 18:00 h usando siete redes de niebla (10 x 2.5 m de alto y 36 mm ojo de malla) por estación. Las muestras fecales se obtuvieron introduciendo los individuos dentro de bolsas de tela y se agitaron suavemente para estimular la defecación. Una vez se obtuvieron las muestras fecales, las aves fueron medidas y liberadas. Cada muestra fue etiquetada y se conservaron en frascos con la mezcla alcohol al 70 % más glicerina (Escalante-Pliego, 1993). Posteriormente, las muestras fueron llevadas al laboratorio de entomología de la Universidad de Nariño en donde se compararon con la colección de referencia (invertebrados) para su determinación taxonómica.

Análisis de hábitos y recursos alimenticios

Se realizó una prueba de χ^2 para evaluar diferencias en la frecuencia de las especies de *Diglossa* en cada especie vegetal visitada. Para calcular la frecuencia de *Diglossa* en cada especie vegetal visitada se tuvo en cuenta el número de veces que visitaban a las plantas.

Cada una de las muestras fecales fue procesada siguiendo las consideraciones de Kleintjes y Dahlsten (1992), que consiste en inspección directa de tejidos o segmentos en un estereoscopio, con el fin de categorizar cada uno de los segmentos que componen la muestra. En este caso se utilizó el taxón de orden como categoría clasificatoria de los segmentos de invertebrados, la clasificación se realizó en la colección entomología de la Universidad de Nariño (PSO-CZ). Para cada especie de robamieles se determinó la presencia de los órdenes de invertebrados contenidos en sus muestras fecales, estos se representaron en un diagrama de barras.

A partir de fotografías de campo y observaciones con binoculares se graficaron las estrategias generales de forrajeo utilizadas por las tres especies de pinchaflores (*Diglossa*) en el SFF Galeras.

3. Resultados

Las tres especies (*D. humeralis*, *D. lafresnayii* y *D. cyanea*) se alimentaron principalmente de néctar de 10 especies vegetales, con variaciones de acuerdo a la floración. *D. lafresnayii* y *D. cyanea* prefirieron alimentarse de *Macleania rupestris* y *Brachyotum ledifolium* ($\chi^2 = 0.029$, $P > 0.05$); mientras que *D. humeralis* fue generalista y visitó el 90 % de las especies vegetales. *D. lafresnayii* visitó el 50 %, *D. cyanea* prefirió el 30 % (ver Figura 2). La preferencia está relacionada con la distribución altitudinal del recurso floral visitado y la distribución altitudinal de las especies de los pinchaflores (*Diglossa*) (media) (ver Figura 3).

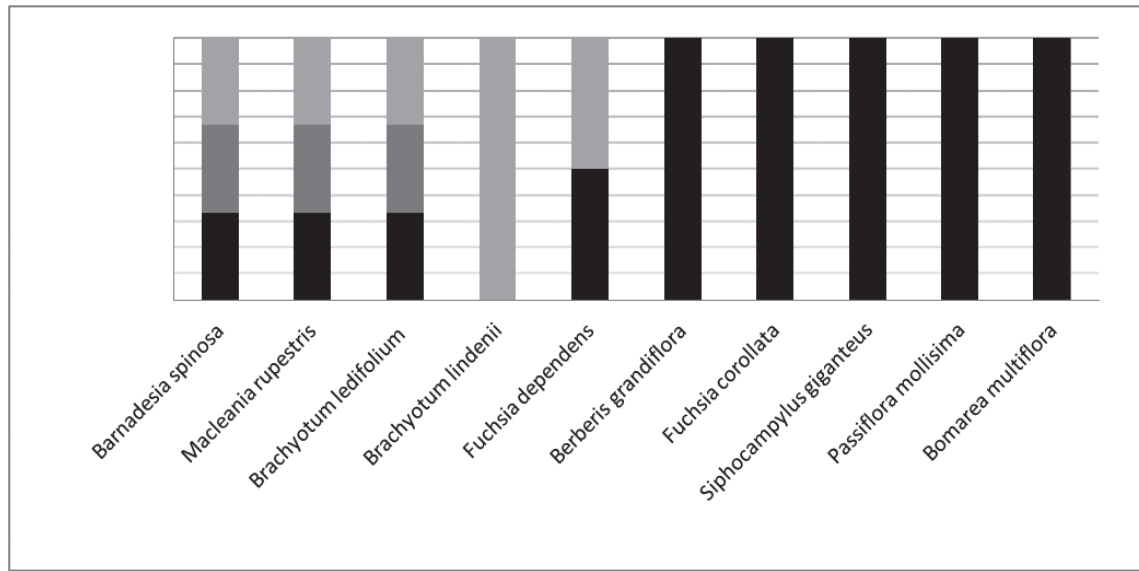


Figura 2. Especies vegetales visitadas por los robamieles (*Diglossa*). Cada color indica la presencia de una especie observada visitando la especie vegetal. El color (gris oscuro) es *D. cyanea*, el color (negro) es *D. humeralis* y el color (gris claro) es *D. lafresnayii*.

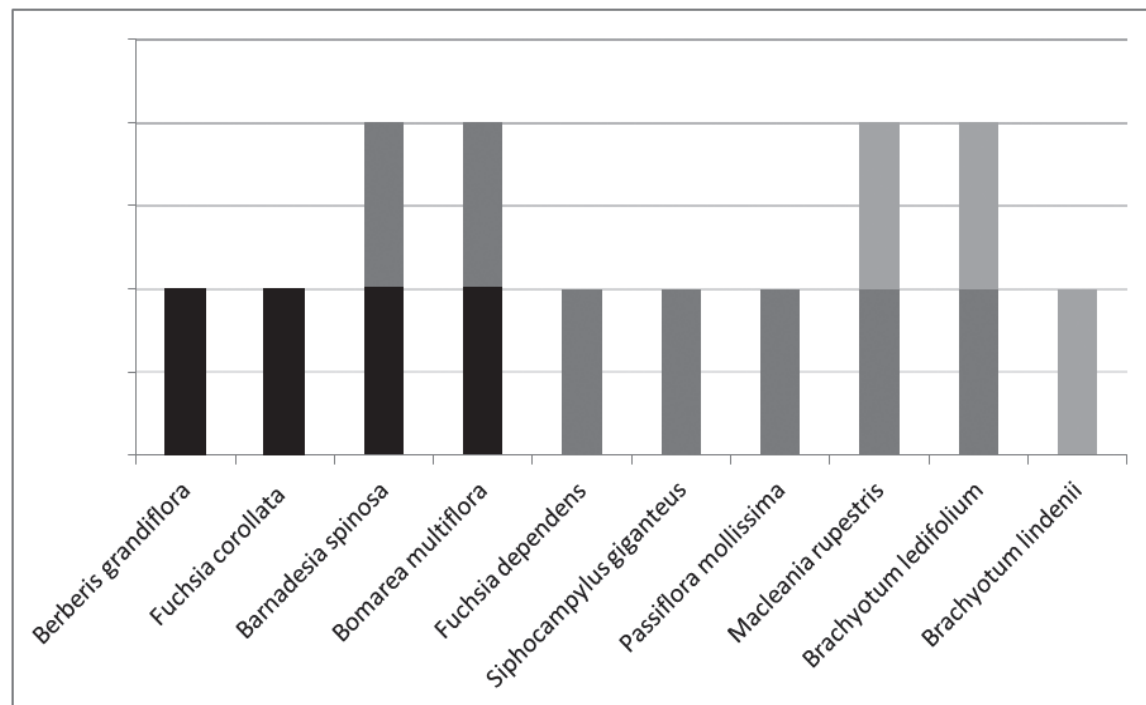


Figura 3. Distribución altitudinal de las especies vegetales visitadas por las especies de *Diglossa*. Cada barra representa la presencia de la especie vegetal en una determinada franja altitudinal. En color (negro) se representa la presencia entre los 2700 y 3000 msnm. El color (gris oscuro) indica la presencia de la especie entre 3100 y 3500 msnm. En color (gris claro) se representa la presencia entre los 3600 y 3900 msnm.

La abundancia de las tres especies de los pinchaflores (*Diglossa*) está relacionada con la abundancia de cada especie vegetal, a pesar de que no se realizaron conteos de flores ni se cuantificó la abundancia de las especies vegetales, se observó mayor cantidad de plantas de *Brachyotum ledifolium*, y por lo tanto, el número de visitas de las aves a esta planta fue mayor. La abundancia de los pinchaflores (*Diglossa*) fue similar en *Macleania rupestris* y *Fuchsia dependens*. Por otra parte, la abundancia de los pinchaflores presentó variaciones entre meses relacionada con los periodos de floración de las plantas que visitaron (ver Tabla 1), por ejemplo, *D. humeralis* tuvo mayor abundancia en los meses de julio-agosto y en los meses de octubre-noviembre las abundancia de las tres especies fue similar.

Tabla 1. Época de floración de algunas especies vegetales visitadas por *D. humeralis*, *D. lafresnayii* y *D. cyanea* en el Santuario de Fauna y Flora Galeras.

Especie	Época de floración
<i>Barnadesia spinosa</i>	Julio- agosto
<i>Fuchsia dependens</i>	Julio- agosto
<i>Bomarea multiflora</i>	Julio- agosto
<i>Siphocampylus giganteus</i>	Julio- agosto
<i>Macleania rupestris</i>	Octubre- Noviembre
<i>Passiflora mollissima</i>	Octubre- Noviembre
<i>Brachyotum ledifolium</i>	Octubre- Noviembre

En cuanto al horario de alimentación se encontró que las tres especies presentan un pico de actividad entre las 06:00 y las 10:00 h, posiblemente esto se debe a que a esta hora la cantidad de néctar disponible es mayor, luego se observa una disminución paulatina en horas de la tarde. *Diglossa humeralis* presentó el mayor número de registros con 80 observaciones, seguida de *D. lafresnayii* con 50 y *D. cyanea* con 45 (Figura 4).

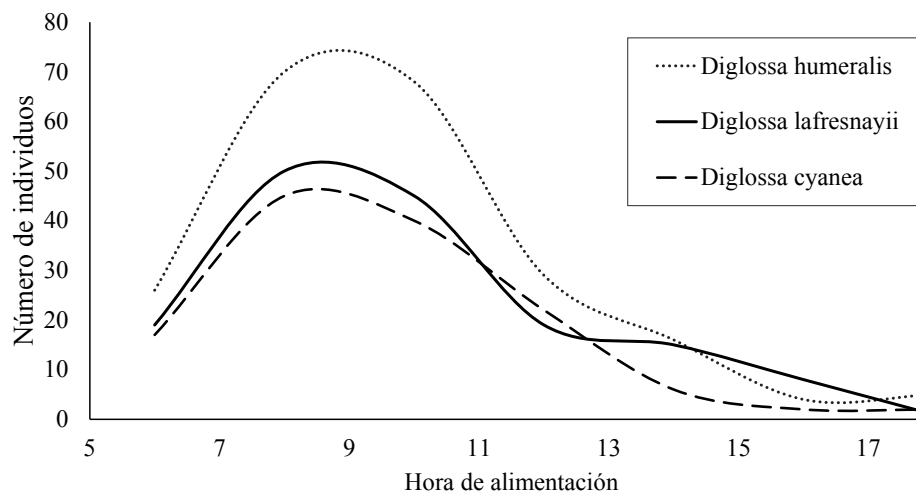


Figura 4. Se muestra las curvas del horario de alimentación de las tres especies de pinchaflores (*Diglossa*).

En las muestras fecales de las tres especies de los pinchaflores (*Diglossa*), los segmentos encontrados fueron caracterizados como fragmentos de hojas e insectos (alas, élitros, patas y antenas). Cuatro órdenes de invertebrados fueron identificados, indicando que la dieta puede ser complementada con insectos. La especie *D. humeralis* presentó fragmentos de (Coleoptera, Diptera, Himenoptera y Lepidoptera), es decir, fue genera-

lista en su dieta de insectos; mientras que en las muestras de *D. lafresnayii* y *D. cyanea* solo se encontraron fragmentos de Díptera (ver Figura 5).

Los pinchaflores (*Diglossa*) cambiaron las estrategias de forrajeo según las características de las flores de las que se alimentaron (Tabla 2), sin embargo, no se encontró ninguna diferencia significativa entre las tres especies (promedio). En general, se observó que cuando la corola de la flor es larga como el caso del género *Fuchsia* y *Siphocampylus*, se perchan en una rama horizontal, la cual se encuentra más arriba de la flor, e inclinan el cuerpo hacia abajo (ver Figura 6a), se perchan en una rama horizontal ubicada debajo de la flor y dirigen el cuerpo hacia arriba (ver Figura 6c), o se perchan en una rama que se encuentra diagonal a la flor e inclinan el cuerpo en dirección a ésta (Figura 6g).

Cuando se trata de flores como las de *Barnadesia spinosa* (forma tubular alargada), se perchan en una rama horizontal ubicada a la misma altura de la flor (ver Figura 6b). Cuando se trata de flores con la morfología del género *Brachyotum* y *Macleania* (tubulares cortas) se perchan en una rama perpendicular a la flor y dirigen el cuerpo hacia arriba (Figura 6d), o se perchan en una rama que se encuentra debajo de la flor dirigen el cuerpo hacia ésta (ver Figura 6e), o se perchan en una rama que se encuentra sobre la flor e inclinan el cuerpo en dirección a la flor (ver Figura 6f). La disposición de las flores y las ramas contiguas al parecer está relacionada con la estrategia de forrajeo que utilizan estas aves para acceder al recurso.

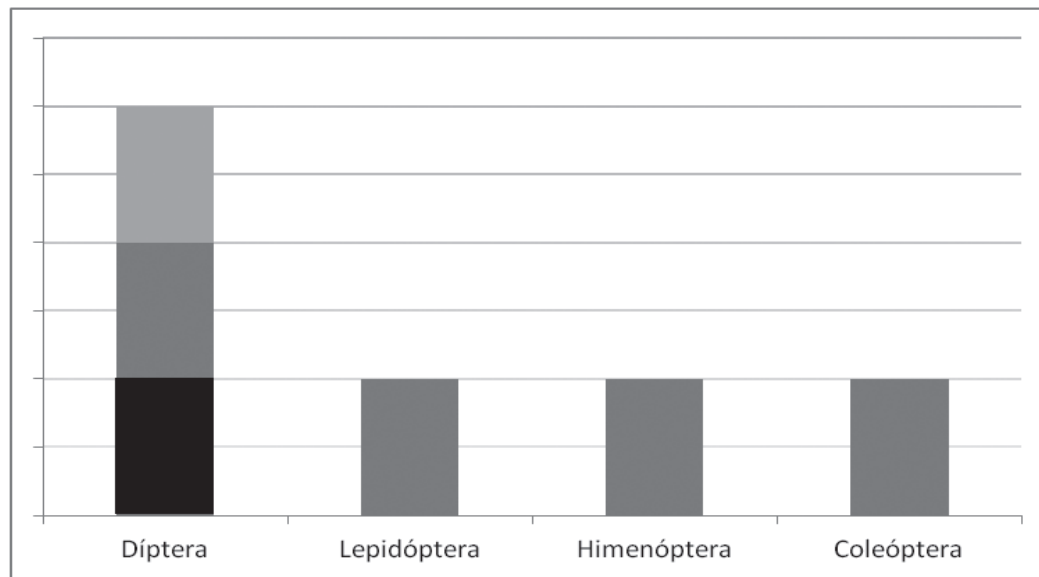


Figura 5. Órdenes de insectos encontrados en las muestras fecales de los robamieles (*Diglossa*). Cada uno de los colores indica la presencia de un determinado orden de invertebrado detectado en las muestras fecales de las especies de *Diglossa*. El color (gris claro) indica la presencia en *Diglossa cyanea*, el color (gris oscuro) indica la presencia en *Diglossa humeralis* y el color (negro) indica la presencia en *Diglossa lafresnayii*.

Tabla 2. Características morfológicas de las flores de las que se alimenta *Diglossa*. Larga: Mayor a 59.6 cm; Mediana: entre 59.6- 29.6 cm; Pequeña: menor de 29.6 cm.

Especie	Color de la corola	Forma de la corola	Tamaño de la corola
<i>Berberis grandiflora</i>	Blanca	Compuesta de inflorescencias de flores con corola abierta	15 mm
<i>Fuchsia corollata</i>	Roja a fucsia	Tubular	60 mm
<i>Barnadesia spinosa</i>	Blanca a rosada	Abierta	20 mm
<i>Fuchsia dependens</i>	Roja a fucsia	Tubular	60 mm

<i>Macleania rupestris</i>	Roja	Tubular	20 mm
<i>Brachyotum ledifolium</i>	Beige	Tubular	12.85 mm
<i>Brachyotum lindenii</i>	Morada	Tubular	13.5 mm
<i>Siphocampylus giganteus</i>	Blanca a crema	Curva	59.66 mm
<i>Passiflora mollissima</i>	Rosada	Tubular	49.8 mm
<i>Bomarea multiflora</i>	Vermellón a escarlata	Tubular	29.06 mm

Se observó a *D. cyanea* forrajeando en arbustos de *Barnadesia spinosa*, introducía su pico dentro de la flor. Las flores tienen cáliz engrosado y sépalos coriáceos, característica que probablemente no le permitió robar la miel. Por otra parte, cuando la cantidad de flores disminuyó, *D. lafresnayii* y *D. cyanea* se marcharon del lugar. La agresión entre colibríes y *D. humeralis*, que permaneció en el sitio, aumentó transformándose en una agresión física, los colibríes desplazaban con empujones a la diglosa, que se encontraba sobre las plantas productoras de néctar.

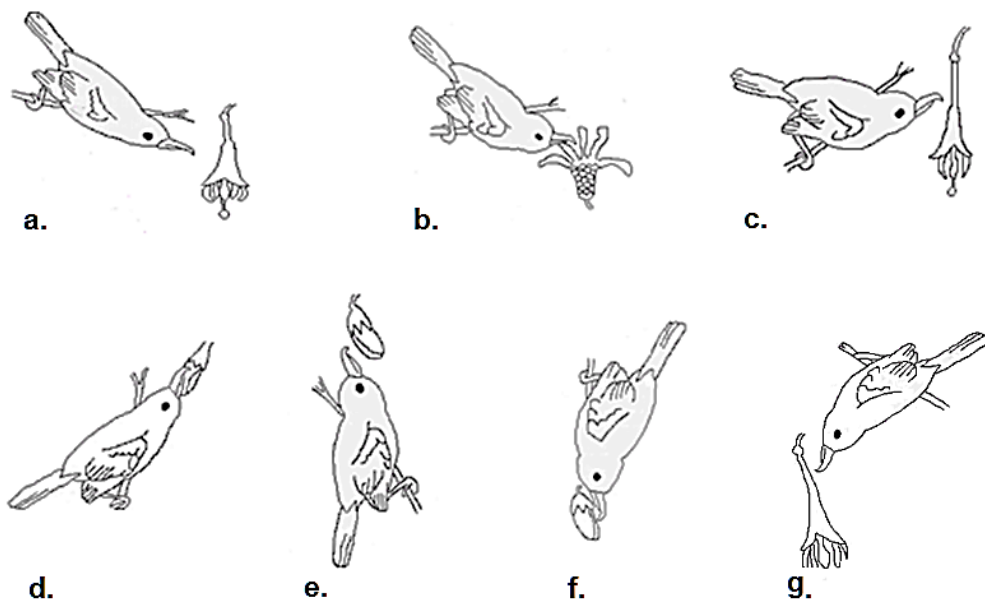


Figura 6. Estrategias de forrajeo de tres especies de pinchaflores (*Diglossa*): a) Perchado horizontal, cuerpo diagonal hacia abajo, en dirección a la flor, b) Perchado y cuerpo horizontal en dirección a la flor, c) Perchado horizontal, cuerpo ligeramente diagonal hacia arriba, d) Perchado vertical, cuerpo diagonal hacia arriba, e) Perchado y cuerpo vertical hacia abajo, f) Perchado y cuerpo vertical hacia arriba y g) Perchado diagonal y cuerpo diagonal en dirección a la flor.

4. Discusión

En el Santuario de Fauna y Flora Galeras se presenta un área de simpatría de las tres especies de pinchaflores (*D. humeralis*, *D. lafresnayii* y *D. cyanea*), que se encuentra entre 3.100 y 3.500 msnm. De acuerdo, a los resultados obtenidos las tres tienen diferentes preferencias en el uso de los recursos (ver Figura 2), así como también en el tiempo de visita a la planta, siendo *Diglossa humeralis* la que domina sus visitas sobre el recurso. Posiblemente, la competencia ha llevado a *Diglossa humeralis* a aprovechar mayor número de

recursos en comparación con las otras dos especies cuando se trata de aprovechamiento del recurso alimentario, de acuerdo con Maier (2001) cuando dos o más especies compiten por el mismo tipo de alimento al mismo tiempo, por lo general surgen conflictos importantes y una especie termina imponiéndose.

En el SFF Galeras hay variedad de plantas que ofrecen el recurso suficiente para que las especies de pinchaflores convivan. Cuando escasean los alimentos, posiblemente las especies adoptan estrategias como desplazarse a altitudes mayores o menores o modifican sus métodos de forrajeo, horarios de alimentación, comportamiento y pautas alimenticias. El desplazamiento altitudinal es una alternativa que podría tener las tres especies de pinchaflores para evitar la competencia, sin embargo, fuentes de evidencia a partir de seguimientos de individuos permitirían descartar o corroborar esta hipótesis.

Diglossa humeralis ocupa una posición filogenética más reciente y presenta gancho relativamente largo y pico corto (Mauck & Burns, 2009). El pico relativamente diferente de *D. humeralis* y su tiempo de especiación, con respecto a las otras especies congéneres, podría indicar un grado más alto de especialización, sin embargo, en este estudio pudimos determinar que *D. humeralis* es la especie más generalista en cuanto al consumo de insectos, ya que presentó la mayor diversidad en presas (Coleoptera, Diptera, Himenoptera, Lepidoptera).

Las tres especies, podrían estar disminuyendo una posible competencia flexibilizando su dieta, por ello, *Diglossa humeralis* visita nueve especies de plantas y alterna su dieta con cuatro órdenes de insectos diferentes, mientras que *D. lafresnayii* y *D. cyanea* visitan cinco y tres especies de plantas respectivamente y consumen un solo orden de insectos (Diptera). Llama la atención, que al analizar sobre la filogenia propuesta por Mauck y Burns (2009), la optimización del tamaño del gancho con relación a la longitud del pico de las tres especies, en la parte basal de la filogenia se encuentra *D. cyanea* con un gancho pequeño, en la parte media *D. lafresnayii* con un gancho intermedio, mientras que en la parte superior de la filogenia *D. humeralis* se caracteriza por tener un gancho grande en el pico, esto indicaría que *D. humeralis* está más altamente especializado en el robo de néctar.

Sin embargo, se pudo determinar que *D. humeralis* es mucho más generalista en comparación con sus congéneres en el área de estudio. En el caso de *D. lafresnayii*, que presentó hábitos alimenticios que se completan entre recursos florales e insectos, tener un gancho mediano posiblemente le posibilita alternar recursos e integrar una mayor riqueza dentro de su dieta. Es posible que la estrategia de *D. humeralis* sea alimentarse de las especies vegetales que tienen corolas largas, Rojas-Nossa (2013) encontró que aquellas especies con flores de mayor longitud producen mayores cantidades de néctar.

El mayor número de registros fue para *D. humeralis* con 80 observaciones, estos datos concuerdan con el estudio realizado por Calderón (1997) quien encontró mayor abundancia de *D. humeralis* en el SFF Galeras, seguido de *D. lafresnayii* con 50 y *D. cyanea* con 45. La abundancia de *D. humeralis* se podría explicar porque esta especie presenta una dieta generalista, característica que permite que sus poblaciones sean numerosas, al tener recursos disponibles durante todo el año.

A pesar de que la diferencia en el horario de visita entre las tres especies de pinchaflores es mínima, probablemente las mínimas diferencias de visita contribuyen a que las tres especies puedan vivir sin agredirse físicamente en la misma área geográfica. Las especies de *Diglossa* no se sobrelapan en sus dietas porque cada especie tiene su dieta establecida, *D. cyanea* y *D. lafresnayii* tienen una dieta especializada, se alimentan probablemente de plantas que producen mayor cantidad de néctar, por otro lado *D. humeralis* tiene una estrategia generalista, por esta razón tiene una distribución amplia y es abundante.

De acuerdo a Rojas (2005) muchas aves nectarívoras que coexisten en el mismo hábitat difieren en tamaño corporal, forma y longitud del pico, comportamiento de forrajeo y agresividad. Estas tienden a explotar grupos diferentes de plantas en la comunidad lo que genera una disminución en la competencia interespecífica por néctar y permite un mayor grado de especialización en los polinizadores; otras especies como *D. baritula* tiene un ciclo bianual y está relacionado o sincronizado con los picos de floración de plantas de las que se alimenta (Schondube, Santana & Ruan-Tejeda, 2003), algo semejante podría estar ocurriendo con *D. humeralis*.

El sitio en el cual se encontraron las especies simpátricamente corresponde a una zona de bosque húmedo montano, que se caracteriza por la presencia de siete especies de plantas ornitófilas aprovechadas por los pinchaflores como: *Macleania rupestres*, *Brachyotum ledifolium* y *Fuchsia dependens*. Cuando estas plantas se encuentran en época de floración, ofrecen el néctar suficiente para satisfacer las necesidades tanto de los pinchaflores como de colibríes; además, la abundancia del recurso disminuye la competencia entre los pinchaflores y entre estos y los colibríes.

Durante los muestreos realizados, no se observó ningún tipo de comportamiento agresivo entre pinchaflores, ni entre colibríes y robamieles, mientras las especies ornitófilas estaban en época de floración; sin embargo, cuando terminó la época de floración se observó agresión entre colibríes y pinchaflores, pero no entre pinchaflores, este comportamiento también fue observado por Wolf, Stiles y Hainsworth (1976) en donde especies de colibríes tratan de desplazar a *D. plumbea* de su territorio. Generalmente, los colibríes desplazan a los pinchaflores protegiendo las flores preferidas por ellos (Colwell, Betts, Pille, Carpenter & Feinsinger, 1974). Para *Diglossa plumbea* en Costa Rica, no se ha descrito cambios estacionales o en el uso de flores (Naoki, 1998).

De acuerdo con los resultados obtenidos en este estudio pensamos que las tres especies de pinchaflores (*D. humeralis*, *D. lafresnayii* y *D. cyanea*) cuando se encuentran en simpatria posiblemente tienen migraciones locales, ya que claramente *D. humeralis* es la especie dominante en abundancia y en diversidad de recursos aprovechados. De ser así, cuando los recursos alimenticios disminuyen, *D. lafresnayii* y *D. cyanea* posiblemente los buscan en otras partes del SFF Galeras o en bosques vecinos. Sugerimos realizar estudios con marcaje de las especies para conocer la dinámica temporal de las tres especies.

Con respecto a las estrategias de visita de las flores y obtención del alimento, algunos robadores de miel tienen un efecto positivo en las plantas que visitan y esto depende de la estructura de la flor o la inflorescencia (Navarro, 2000), este es el caso de *D. cyanea*, especie que se observó alimentándose de *Barnadesia spinosa*, la corola de esta especie es dura y la especie de pinchaflores introduce su pico por la abertura de

la flor, entrando en contacto con las anteras y el polen, de esta manera aporta en la polinización de esta especie en el SFF Galeras. Stiles et al. (1992) afirma que *D. lafresnayii* y *D. humeralis* actúan como polinizadores legítimos de dos especies de *Brachyotum*, mientras que otras especies de robamieles aportan directamente en la polinización de *Tristerix longibracteatus* en el norte del Perú (Graves, 1982a).

Los pinchaflores (*Diglossas*) utilizan diferentes estrategias de forrajeo o posiciones para acceder al néctar de las flores que visitan y esto se relaciona con aspectos que demuestran el costo-beneficio que implica al ave el emplear energía para conseguir su alimento. Los robamieles emplearon estrategias de perchado desde horizontal, diagonal hasta vertical, poniéndose totalmente de cabeza, es posible que las flores visitadas tengan gran cantidad de aminoácidos y calorías y su calidad sea alta, por lo cual no importa la posición que deba adoptar el ave para alimentarse (Moermond, 1986; Maloof & Inouye, 2000).

Diferentes estudios en la producción diaria de néctar demuestran que la cantidad varía desde 1 μ l hasta más de 100 μ l (Feinsinger, 1978). Especies vegetales pertenecientes a los géneros *Macleania* y *Bomarea* producen más de 15 μ l de néctar en 12 horas, la mayoría de las flores producen néctar para más de un día. La eficiencia con la que estas aves extraen u obtiene energía depende particularmente del volumen de la lengua y del volumen de néctar en las flores (Wolf et al., 1976) y según nuestros resultados también puede depender de la posición que adopte el ave para llegar de la mejor manera al néctar.

Previamente, se ha reportado que algunas especies de *Diglossa* soportan y evitan la competencia por su diferenciación morfológica, estrategias de acceso a recursos múltiples, ocupación de hábitats y microhábitats diferentes, niveles de agresividad y estrategias de sociabilidad distintas (Lyon & Chadek, 1971; Moy-nihan, 1979; Isler M. & Isler P., 1987). En este estudio, se presentaron evidencias que muestran la evitación de competencia de las tres especies de robamieles (*D. humeralis*, *D. lafresnayii* y *D. cyanea*). En las aves, un mismo grupo pueden exhibir diferentes rangos de elevación en distintas montañas, indicando flexibilidad en la ocupación de hábitat (Terborgh, 1985; Diamond, 1970), sin embargo, hasta el momento se desconocen valores de simpatria geográfica que den

indicios a escala geográfica de partición del hábitat por baja flexibilidad de ocupación, con la consecuente limitación de colonización de nuevos territorios y dispersión (Connor & Bowers, 1987). En esa medida, se cree que para el caso de las tres especies de pinchaflores estudiadas, se está presentando algún tipo de exclusión geográfica como reflejo de la competencia pasada y presente en el aprovechamiento de recursos, ya que las abundancias de las tres especies así como el uso de los recursos no son equitativos.

En este estudio se comprobó que *D. cyanea* baja su frecuencia de registros, cuando las especies vegetales que aprovecha ya no están en floración, esto posiblemente sea un indicio de migración hacia una zona con disponibilidad de recursos. En la dinámica de explotación de recursos espaciales y alimenticios, se registra que *D. lafresnayii* visita cinco especies de plantas, de las cuales comparte tres especies con *D. humeralis* y otras tres con *D. cyanea* (ver Figura 2). El grado intermedio de especialización del pico de *D. lafresnayii* ha ocasionado que compita con las dos especies y posiblemente sea relativamente excluida y limitada geográficamente a un área pequeña, se conoce que la competencia interespecífica restringe a grupos de aves dentro de determinados rangos altitudinales o a determinadas áreas (Terborgh, 1971; Terborgh & Weske, 1975).

Ya se ha propuesto que ocurren de manera general múltiples interacciones entre los pinchaflores (*Diglossa*) (Rojas, 2005), así como la tendencia en la eficiencia en el robo de miel hace parte de una compensación evolutiva del grupo (Schondube & Martínez, 2003), por lo tanto, en *D. lafresnayii* las condiciones intermedias en la morfología del pico le brindarían una eficiencia también intermedia en el robo de néctar, al igual que *D. cyanea*, el número de observaciones de *D. lafresnayii* en el SFF Galeras disminuyó cuando las especies que frecuentaba se quedaron sin flor, pensamos que puede haber ajustes distribucionales locales (Terborgh, 1985) como alternativa para evitar la competencia con las otras especies de *Diglossa*. En esencia, la competencia favorece la variabilidad extrema en la elección del alimento y en las pautas de alimentación (Maier, 2001), así como también, conservación de áreas grandes sin simpatria entre las tres especies, lo cual debe ser probado.

5. Conclusiones

Los pinchaflores que habitan el bosque andino ubicado en el Santuario de Fauna y Flora Galeras tienen diferentes estrategias que les permiten coexistir en un espacio determinado, complementan su dieta con invertebrados que encuentran en las mismas flores que visitan, la disminución en el número de observaciones de las tres especies permite argumentar que existen desplazamientos altitudinales o a otros lugares según la etapa de floración de las especies vegetales que visitan. Las tres especies de pinchaflores (*D. humeralis*, *D. lafresnayii* y *D. cyanea*) presentaron formas similares de acceder al néctar desde la posición horizontal, diagonal y vertical o cabeza abajo; sin embargo, en cuanto a las especies vegetales que prefiere cada una e insectos con los cuales complementan su dieta, *D. humeralis* es mucho más generalista, mientras que *D. lafresnayii* y *D. cyanea* tienen menor amplitud en los recursos que toman. Pensamos que la exclusión geográfica temporal relacionada con los periodos diferentes de floración y las adaptaciones morfológicas particularmente del pico las hacen conservar áreas en simpatria.

6. Agradecimientos

Al sistema de investigaciones de la Universidad de Nariño (VIPRI) entidad que financió esta investigación. A GAICA por su apoyo logístico y académico. A las colecciones e instituciones por los registros y evidencias: Corporación Regional de Antioquia (Corantioquia), Instituto Alexander Von Humboldt (IAvH-A) y la Red Nacional de Observadores de Aves (RNOAA). A Parques Nacionales Naturales de Colombia por permitir el acceso al SFF Galeras. A Yulieth Castillo, Mauricio Rodríguez y Jairo Rodríguez por su colaboración en campo y laboratorio. EANU agradece al posgrado en Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y al programa de becas 2011-2017 del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México (CONACyT), por el soporte dado durante las adecuaciones finales de este documento.

Referencias

Armenteras, D., Gast, F. & Villarreal, H. (2003). Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia. *Biological Conservation*, 113, 245-256.

- Asociación Bogotana de Ornitología (ABO). (2000). *Aves de la Sabana de Bogotá, Guía de Campo*. Bogotá, Colombia: Quebecos impreandes.
- Calderón-Leyton, J. (1997). *Ecología de comunidades avia-rias en paramos del suroccidente colombiano*. (Tesis de Magister). Universidad del Valle, Cali, Valle del Cauca, Colombia.
- Calderón-Leytón, J., Flórez, C., Cabrera-Finley, A. y Rosero, Y. (2011). Aves del departamento de Nariño, Colombia. *Biota Colombiana*, 12 (1), 31-116.
- Colwell, R., Betts B., Pille B., Carpenter, F. & Feinsinger, P. (1974). Competition for the nectar of *Centropogon vale-rii* by the hummingbird colibri *Thalassinus* and the flower-piercer *Diglossa plumbea*, and its evolutionary implications. *The condor*, 76, 447-484.
- Connor, E. & Bowers, M. (1987). The spatial consequences of interspecific competition. *Annales Zoologici Fennici*, 24, 213-226.
- Cronquist, A. (1981). *An integrated system of classification of flowering plants*. Nueva York: Columbia University Press.
- Diamond, J. (1970). Ecological consequences of island colonization by Southwest Pacific birds, I. Types of niche shifts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 67, 529-536.
- Escalante-Pliego, P. (1993). *Curación moderna de colecciones ornitológicas*. *Union de ornitólogos americanos*. Washington D. C.
- Feinsinger, P. (1978). Ecological interactions between plants and hummingbirds in a Successional Tropical Community. *Ecological Monographs*, 48(3), 269-287.
- Fjeldså, J. & Krabbe, N. (1990). *Birds of the high Andes: A manual to the birds of the temperate zone of the Andes and Patagonia, South America*. Copenhagen Svendborg: Apollo booksellers.
- Gentry, A. (1993). Diversity and floristic composition of Neotropical dry forest. In: S. Bullock, H. Mooney & E. Medina (eds.), *Seasonally Tropical forest*. Cambridge University press (pp. 146-194). Great Britain.
- Graves, G. (1982a). Pollination of a *Tristerix mistletoes* (Loranthaceae) by *Diglossa* (aves, Thraupidae). *Biotropica* 14(4), 316-317.
- _____. (1982b). Speciation in the carbonated flower-piercer (*Diglossa carbonaria*) complex of the Andes. *Condor*, 34, 1-14.
- Hilty, S. y Brown, W. (2001). *Guía de aves de Colombia*. Estados Unidos: Princeton.
- Holdridge, L. (1967). *Life Zone Ecology*. San José, Costa Rica: Tropical Science Center.
- Isler, M. & Isler, P. (1987). *The tanagers: Natural history, distribution, and identification*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Kleintjes, P. & Dahlsten, D. (1992). A comparison of three techniques for analyzing the arthropod diet of plain titmouse and chest-backed cickadee nestlings. *Journal of Field Ornithology*, 63, 276-285.
- Lyon, D. & Chadeck, C. (1971). Exploitation of nectar resources by hummingbirds, bees (*Bombus*), and *Diglossa baritula* and its role in the evolution of *Penstemon kunthii*. *Condor*, 73, 246-248.
- Maier, R. (2001). *Comportamiento animal un enfoque evolutivo y ecológico*. España: Editorial McGraw-Hill.
- Maloof, J. & Inouye, D. (2000). Are Nectar Robbers cheaters or mutualists? *Ecology*, 81(10), 2651-2661.
- Mauck, W. & Burns, K. (2009). Phylogeny, biogeography, and recurrent evolution of divergent bill types in the nectar-stealing flowerpiercers (Thraupini: *Diglossa* and *Diglossopsis*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 98, 14-28.
- Moermond, T. (1986). A mechanistic approach to the structure of animal communities: *Anolis* lizards and birds. *American Zoologist*, 26, 23-37.
- Moynihan, M. (1963). Interspecific relations between some Andean birds. *Ibis*, 105, 327-339.
- _____. (1979). *Geographic variation in social behaviour and in adaptations to competition among Andean birds*. Cambridge MA: Nuttall Ornithological Club.
- Naoki, K. (1998). Seasonal change of flower use by the slaty flowerpiercer (*Diglossa plumbea*). *The Wilson bulletin*, 110(3), 393-397.
- Navarro, L. (2000). Pollination ecology *Anhillus vulneraria* sbsp. *Vulgaris* (Fabaceae): Nectar robbers as pollinators. *American Journal of Botany*, 87(7), 980-985.
- Parques Nacionales Naturales de Colombia. (2009). Santuario de Fauna y Flora Galeras. Recuperado de <http://www.parquesnacionales.gov.co/PNN/portel/libreria/php/decide.php?patron=01.02022202>.
- Ralph, C., Geupel, G., Pyle, P., Martin, E., DeSante, D. & Milá, B. (1996). *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-159. Albany, CA: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, 33 pp.

- Rojas, S. (2005). *Ecología de la comunidad de pinchaflores (Aves: Diglossa y Diglossopsis) en un bosque altoandino*. (Tesis de Maestría en Biología línea Ecología). Universidad Nacional de Colombia, Programa de Biología, Bogotá, Cundinamarca, Colombia.
- Rojas-Nossa, S. (2013). Asociación entre el robo de néctar y las características florales en una comunidad montana de los Andes colombianos. *Ecosistemas* 22(2), 107-112.
- Sibley, C. & Monroe, B. (1990). *Distribution and Taxonomy of Birds of the World*. New Haven, Connecticut: Yale University Press.
- Schondube, J., Santana, E. & Ruan-Tejeda, I. (2003). Bimonthly Cycles of the Cinnamon-bellied Flowerpiercer. *Biotropica*, 35(2), 250-261.
- Schondube, J. E. & Martínez del Río, C. (2003). Concentration-dependent sugar preferences in nectarfeeding birds: mechanisms and consequences. *Functional Ecology*, 17, 445-443.
- Stiles, G. (1981). Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68, 323-351.
- Stiles, G., Ayala, A. & Girón, M. (1992). Polinización de las flores de *Brachyotum* (Melastomataceae) por dos especies de *Diglossa* (Emberizidae). *Caldasia*, 17(1), 47-54.
- Terborgh, J. (1971). Distribution on environmental gradients: Theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology*, 52, 23-40.
- _____. (1985). The role of ecotones in the distribution of andean birds. *Ecology*, 66, 1237-1246.
- Terborgh, J. & Weske, J. (1975). The role of competition in the distribution of andean birds. *Ecology*, 56, 562-576.
- Wolf, L., Stiles, G. & Hainsworth, F. (1976). Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *The Journal of Animal Ecology*, 45(2), 349-379.