

Estrategias de forrajeo de cuatro especies de picaflores (Aves, Trochilidae) en la ceja de monte yungueña (La Paz, Bolivia)

Foraging strategies of four hummingbird species (Aves, Trochilidae) in “ceja de monte yungueña” (La Paz, Bolivia)

Vanesa Serrudo-González¹, Daniela Arteaga-Voigt², Susy Fuentes-Bazán², Emilia García-Estigarribia¹ & Ruddy Luna-Barrón²

¹Herbario Nacional de Bolivia, Calle 27 de Cota Cota, Casilla 10077 – Correo Central, La Paz Bolivia, Email: vanesaserrudo@yahoo.es, Autora de correspondencia

²Centro de Investigación Genética de la Policía Boliviana, Av. Hugo Ernest N° 7404, La Paz, Bolivia

La ceja de monte yungueña está distribuida en Bolivia entre 2.900-4.200 m (Navarro 2002). Se caracteriza por presentar nieblas casi constantes y niveles de precipitación de un bioclima húmedo a hiperhúmedo. Contiene la mayor proporción de especies de aves de rango restringido y el mayor porcentaje de especies ornitológicas insuficientemente protegidas (Herzog *et al.* 2005).

En este hábitat las cuatro familias más ricas en especies de aves son: Trochilidae, Tyrannidae, Thraupidae y Parulidae. La primera familia ha desarrollado al menos dos estrategias de forrajeo o búsqueda de alimento: el ruterismo y territorialismo (Feinsinger & Colwell 1978). La estrategia de forrajeo ruterista consiste en la búsqueda de alimento a través de una ruta más o menos regular donde las flores se encuentran muy dispersas y producen recompensas de néctar acorde al gasto energético (Feinsinger & Colwell 1978, Gill 1988, Garrison & Gass 1999). El territorialismo se define como la defensa de un área por un animal para ganar más acceso exclusivo al recurso, por cuanto la estrategia de forrajeo territorialista consiste en la vigilancia y defensa de territorios en parches de alta densidad de flores (Feinsinger & Colwell 1978, Camfield 2006).

La persecución, según Camfield (2006), representa la respuesta más común de los dueños de los territorios contra los intrusos. Boyden (1978) mostró que los picaflores emplean con más frecuencia este comportamiento cuanto mayor es el grado de amenaza de robo de alimento desde sus parches. El objetivo del presente trabajo es evaluar las estrategias de forrajeo de cuatro especies de picaflores (Trochilidae): *Helianthus amethysticollis*, *Metallura tyrianthina*, *Pterophanes cyanopterus* y *Coeligena violifer* en la ceja de monte yungueña, utilizando el número de persecuciones y desarrollando una nueva metodología basada en índices.

El estudio se llevó a cabo desde enero a mayo de 2010 con un esfuerzo de muestreo de 33 horas. Durante estos meses se apreciaron mayores picos de floración y estas especies no defienden territorios destinados a la reproducción. Se trabajó a lo largo de los cuatro primeros kilómetros de la senda Sillutinkara dentro el Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado (PN-ANMI) Cotapata (SERNAP 2001) desde 2.980-3.460 m de altitud. Se establecieron siete parches florales utilizados por las especies de picaflores, distanciados entre sí por más de 150 m. Dos de estos parches (primero y segundo) se encontraban en una misma matriz compuesta por sólo dos especies de plantas, mientras que los restantes cinco estaban compuestos por más de dos especies de plantas y no pertenecían a una misma matriz. Éstos fueron definidos como parches florales por encontrarse separados uno del otro a una distancia considerable y estar compuestos por especies vegetales que los picaflores visitaban con regularidad.

Cada estrategia de forrajeo (p.e. territorial, rutero) se evaluó mediante: 1) número promedio de persecuciones/h/parche; 2) tiempo promedio de estadía en el parche min/h y 3) presencia de la especie en el parche. Se define como persecución cuando el individuo bajo estudio vuela agresivamente detrás de otro (intra o interespecífico). El tiempo de estadía en el parche es el que el individuo se establece en unos puntos de percheo (este punto no necesariamente es el mismo, puede establecerse hasta en tres puntos distintos); la presencia en el parche se refiere al registro de la especie bajo estudio dentro de los límites del parche. El valor obtenido para cada especie de picaflor fue la sumatoria de cada variable arriba mencionada. Para definir dos comportamientos: territorialista y rutero, se trabajó con tres índices:

$$A_j = \frac{\% \sum_{n=1}^N p}{\% \sum_{n=1}^N t}$$

Donde, A = Índice de agresividad, que determina el grado de agresividad de la especie; j = especie; p = número de persecuciones totales/parche/hora/especie; t = tiempo total de estadía en el parche min/hora/especie; n = parche muestreado y N = número total de parches muestreados. Al obtener el número de persecuciones totales de cada especie, todas fueron sumadas para determinar el 100% de las agresiones en el sitio y determinar en porcentaje cuál especie fue la más agresiva.

En el caso del tiempo de estadía en el parche, se consideró como 100% el tiempo de estadía más largo para las cuatro especies, determinándose el porcentaje de las otras por regla de tres:

$$M_j = \frac{\% \sum_{n=1}^N r}{\% \sum_{n=1}^N t}$$

donde, M = índice de movilidad, que determina el grado de movilidad de la especie o grado de ruterismo; j = especie; r = número total de parches en los que la especie fue registrada; t = tiempo total de estadía en el parche (min)/hora/especie; n = parche muestreado y N = número total de parches muestreados. Para la variable r, se consideró como 100 % la presencia de la especie en los siete parches estudiados:

$$T = \frac{A}{M}$$

Donde, T = índice de territorialidad, A = índice de agresividad y M = índice de movilidad. El índice T identifica a una especie más territorialista que la otra, cuando su valor se encuentra más cercano a 1. Se utilizó una sumatoria de los datos obtenidos en cada parche porque no existe la seguridad de que cada individuo evaluado se mantenga en un solo parche floral, bajo el supuesto de que podría utilizar a lo largo del tiempo cualquiera de los parches muestreados.

Como resultados, al evaluar los comportamientos separadamente (Tabla 1), se evidenció la tendencia hacia el ruterismo por *Metallura tyrianthina* y *Pterophanes cyanopterus*, llegándose a la ausencia de persecuciones en ambas especies. El tiempo de vigilancia entre ambas especies también se asemeja, diferenciándose del de *Heliangelus amethysticollis* y *Coeligena violifer*, de entre las cuales la primera mostró una mayor tendencia a permanecer más tiempo en la percha y la segunda un comportamiento más agresivo. Los resultados con los índices empleados (Tabla 2) muestran la tendencia hacia el ruterismo por *Metallura tyrianthina* y *Pterophanes cyanopterus* y hacia el territorialismo por *Heliangelus amethysticollis* y *Coeligena violifer*.

De acuerdo con las características morfológicas estudiadas por Feinsinger & Colwell (1978), *C. violifer* (de pico y cuerpo largos) debió haber adoptado una estrategia de forrajeo rutera, lo cual no ocurrió. Una posible explicación podría ser la alta disponibilidad

Tabla 1. Comportamientos característicos de individuos territorialistas de la familia Trochilidae.

Especie	N° individuos	Horas de muestreo	N° promedio de persec./h	Tiempo promedio (min) de estadía/h
<i>Coeligena violifer</i>	8	4.17	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Metallura tyrianthina</i>	5	4.40	1.10±1.02	8.95±7.38
<i>Heliangelus amethysticollis</i>	6	4.16	1.72±3.17	7.22±11.36
<i>Pterophanes cyanopterus</i>	5	4.25	0.00±0.00	0.28±0.55

Tabla 2. Índices de agresividad (A), movilidad (M) y territorialialidad (T) de Trochilidae.

Especie	Índice de agresividad (A)	Índice de movilidad (M)	Índice de territorialialidad (T)
<i>Metallura tyrianthina</i>	1.2	8.7	0.1
<i>Heliangelus amethysticollis</i>	0.6	0.6	1.0
<i>Coeligena violifer</i>	2.7	5.7	0.5
<i>Pterophanes cyanopterus</i>	0.0	3.9	0.0

de alimento en el primer parche - donde dominaba la especie *Desfontainia spinosa* (Desfontainiaceae) con un alto número de flores (2.800 flores/día para dos individuos) - repitiéndose de este modo un patrón observado en Rastrorojo (Colombia a 2.200 m), sitio similar a la ceja de monte, donde *Coeligena prunellei* ocasionalmente estableció un comportamiento de defensa de recurso con *Psamisia penduliflora* (Ericaceae), especie dominante (Daza *et al.* 2006).

Una probable explicación del por qué *C. violifer* presentaría el mayor índice de agresividad se debería a que los sitios donde se hallaban sus territorios eran frecuentados por otras aves, ya que eran sitios de paso. Esto ocasionaría que los individuos se comporten más agresivamente al aumentar la densidad poblacional, factor no evaluado en el presente trabajo; sin embargo, se propone sea considerado en posteriores investigaciones.

Para *Pterophanes cyanopterus* - una especie con tendencia a la estrategia de forrajeo rutera - se corroboró la información obtenida por Gutiérrez & Rojas (2001), quienes estudiaron el bosque altoandino comprendido entre 3.100-3.500 m con una composición florística similar a la de la ceja. Sin embargo, ellos también mencionaron que en algunas épocas del año los individuos mostraron actividad territorial en flores de *Siphocampylus* (Campanulaceae) y *Puya* (Bromeliaceae), géneros presentes en la ceja, por lo cual es posible que se presente este comportamiento de junio a noviembre, meses que no fueron muestreados en este estudio.

Los resultados encontrados en el quinto parche, donde un individuo de *H. amethysticollis* mostró mayor tiempo de estadía que el otro, podrían deberse a diferencias de edad que determinan la experiencia, como el caso de la especie *Calypte anna* (Ewald & Rohwer 1980),

donde los adultos enfrentan mayor número de encuentros agresivos que los juveniles. Otro factor podría ser la diferencia en el estatus de dominancia, que si bien se ha demostrado a nivel interespecífico con el trabajo de Ewald & Bransfield (1987), donde *Archilocus alexandri* está subordinado a *Calypte anna*, podría darse también a nivel intraespecífico.

Analizando los resultados desde una visión fitocentrista, se sugiere que las especies de plantas estarían favorecidas si los picaflores optan por estrategias de forrajeo ratera, porque evitarían una depresión de las poblaciones por endogamia, lo cual fue demostrado por Linhart *et al.* (1987) con el género *Hansteinia* (Acanthaceae), polinizado por *Lampornis calolaema* que es un picaflor territorialista, a diferencia de *Razisea* (Acanthaceae, que presentó panmixia), polinizado por *Phaethornis guy*, un picaflor ratero. A esto se suma el que las condiciones climáticas (frío) impulsarían a que las especies de picaflores sean los principales polinizadores al ser visitantes florales homeotermos; por tanto, evaluar el grado de heterocigocidad en estas plantas sería un siguiente paso.

Agradecimientos

Agradecemos a todos aquellos que han contribuido a la revisión del manuscrito, al Instituto de Ecología por el financiamiento, Herbario Nacional de Bolivia, Colección Boliviana de Fauna, NP-ANMI Cotapata, Arely Palabral Aguilera, James L. Luteyn, Sandra Rojas y al grupo Tantasarañani.

Referencias

Boyden, T. 1978. Territorial defense against hummingbirds and insects by tropical hummingbirds. *The Condor* 80:216-221.
Camfield, A. F. 2006. Resource value affects territorial defense by Broad-tailed and Rufous hummingbirds. *Journal of Field Ornithology* 77(2): 120-125.

Daza, A., S. Villamarin & J. E. Cely. 2006. Estado poblacional, recursos florales y hábitat de *Coeligena prunellei* (Trochilidae), ave endémica en peligro de extinción en la Reserva Biológica Cachalú, municipio de Encino (Santander). pp. 138-157 En: Solano N., C. V. (ed.) Memorias del I Seminario Internacional de Roble y Ecosistemas Asociados, Bogotá.
Ewald, P. W. & R. J. Bransfield. 1987. Territory quality and territorial behavior in two sympatric species of hummingbirds. *Behavior Ecology Sociobiology* 20: 285-293.
Ewald, P. E. & S. Rohwer. 1980. Age, coloration and dominance in nonbreeding hummingbirds. A test of asymmetry hypothesis. *Behavior Ecology Sociobiology* 7: 273-279.
Feinsinger, P. & R. Colwell. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18 (4): 779-795.
Garrison, J.E. & C. Gass. 1999. Response of a traplining hummingbird to changes in nectar availability. *Behavioral Ecology* 10(6): 714-725.
Gill, F. B. 1988. Trapline foraging by hermit hummingbirds: competition for an undefended, renewable resource. *Ecology* 69 (6): 1933-1942.
Gutiérrez, E. & S. V. Rojas. 2001. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos del volcán Galeras, sur de Colombia. Tesis para optar a licenciatura en biología, Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Bogotá. 108 p.
Herzog, S., Soria, R. & B. Hennessey. 2005. Patrones ecoregionales de riqueza, endemismo y amenaza de la avifauna boliviana: prioridades para la planificación ecoregional. *Ecología en Bolivia* 40 (2): 27-40.

- Linhart, Y., W. Busby, J. Beach & P. Feinsinger. 1987. Forager behavior, pollen dispersal and inbreeding in two species of hummingbirds-pollinated plants. *Evolution* 41 (3): 679-682.
- Navarro, G. & M. Maldonado. 2002. Geografía ecológica de Bolivia: Vegetación y ambientes acuáticos. Centro de Ecología Simón I. Patiño, Santa Cruz. 719 p.
- SERNAP (Servicio Nacional de Áreas Protegidas). 2001. Ministerio de Desarrollo Sostenible y Planificación. 2da edición. La Paz. 218 p.

Nota recibida en: Abril de 2012.

Manejada por: Ramiro Pablo López

Aceptada en: Agosto de 2012.