

COMUNICACIONES

Forrajeo del colibrí *Selasphorus flammula* en relación con tamaños y distribución de parches florales.

Alejandro Gustavo Farji Brener

Depto. de Biología, Fac. de Cs. Exactas y Naturales, Univ. de Buenos Aires (1428), Argentina; y CIELAT, Fac. de Ciencias, Universidad de Los Andes. Mérida 5101 - Venezuela.

(Rec. 30-IV-1990. Acep. 10-X-1990)

Abstract: I examined the effects of the size and disposition of patches of the plant *Salvia iodochoea*, on visitation rates of the hummingbird *Selasphorus flammula*. Data were obtained in Cerro de la Muerte (3100 m), Costa Rica during February 1989. The study area was an overgrown, partly shaded pasture, in which *S. iodochoea* flowers occurred in one large patch and seven smaller ones at different distances from the large one. The quantity of visits and the visitation rate decreased in the smaller patches in direct relation to their distance from the large patch. The spatial disposition of the flowers in relation to other striking resources was important in determining the visitation pattern of the hummingbird.

Key words: Foraging, hummingbirds, flower patch, visitation.

Los colibrís están entre los animales más especializados del Neotrópico en forrajear néctar (Wolf et al. 1976). Su capacidad de obtener energía del néctar (respecto de la gastada para conseguirlo) es llamada "eficiencia de forrajeo", y se le supone "optimizada" por la selección natural (Wolf et al. 1976), particularmente en los colibríes pequeños y de altas elevaciones como *Selasphorus flammula* Salvin (colibrí de los Volcanes). La causa es la baja densidad del aire, que incrementa el costo del vuelo (Wolf et al. 1976, Feinsinger 1979). En consecuencia, *S. flammula* debería visitar parches grandes o bien pequeños pero dispuestos ventajosamente, por ejemplo. El uso óptimo de parches de flores por polinizadores ha sido observado en condiciones experimentales, pero no en trabajos de campo (Kato 1988).

El objetivo de este trabajo fue poner a prueba, en condiciones naturales, la hipótesis de que los parches pequeños son visitados por *S. flammula* según su cercanía de un parche grande (disposición espacial ventajosa).

Este trabajo se realizó en el "Cerro de la Muerte", Costa Rica, a 3100 m de altura. El área es conocida como "Villa Mills" (09° 34'N, 83° 41'W) y su vegetación natural es de bosques de robles, actualmente con áreas de potrero y crecimiento secundario. (Wolf et al. 1976). Los datos fueron obtenidos los días 19 y 20 de febrero de 1989 en la época de máxima abundancia de *S. flammula* y mayor "oferta de flores" de su especie preferida, *Salvia iodochoea*, (Wolf et al. 1976, Stiles 1983).

Se eligió un potrero semi-abandonado con una gran extensión de *S. iodochoea* y se modificó su disposición espacial mediante corte y remoción, quedando únicamente un parche central grande (350 flores) y siete pequeños (unas 50 flores cada uno) desde los cuatro hasta los 12 m del grande, dispuestos irregular y concéntricamente para dificultar el pasaje entre dos contiguos pequeños. Se realizaron once períodos de observación de 30 min cada uno (9 am-5pm, Cuadro 2).

La cantidad de visitas a los parches pequeños disminuye con su distancia al grande ($r = -.93$ $P < .01$) (Fig. 1A), así como la media de flores visitadas ($r = -.83$ $P < .01$) y las visitas flor/flores totales ($r = -.90$ $P < .01$) (Fig. 1b). La distancia de los parches pequeños al grande explica casi el 70% de la variación en la probabilidad de que una flor de *S. iodochoea* sea visitada. Una mayor cantidad de flores recibe más visitas, pero su mayor densidad no necesariamente aumenta la probabilidad de que una flor individual sea

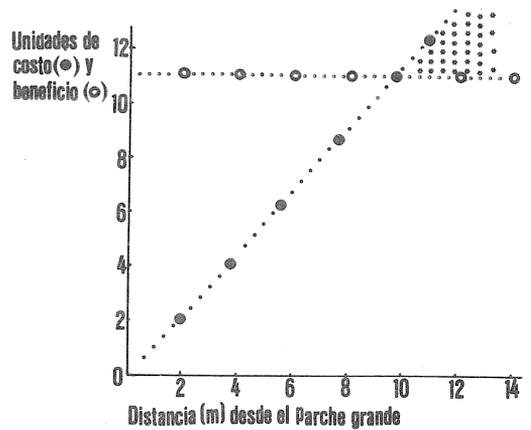
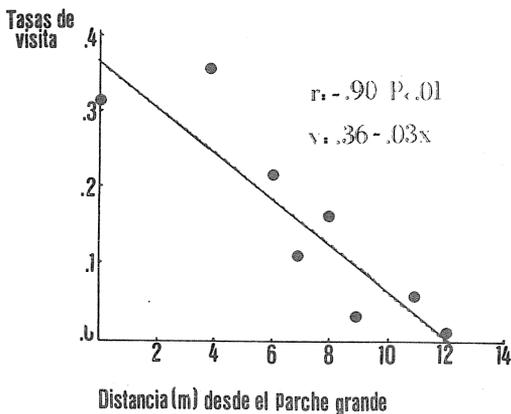
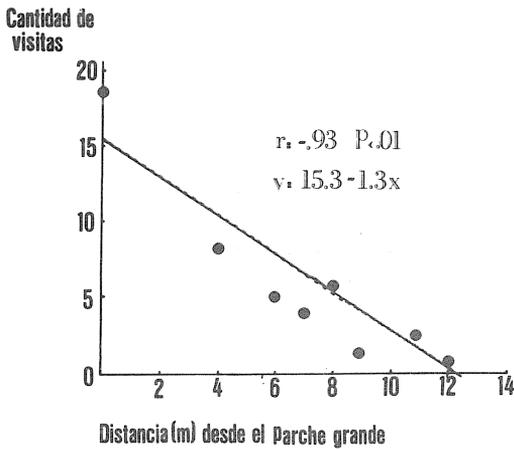


Fig. 1a: cantidad de visitas de *S. flammula* a los parches en función de su distancia al parche grande. El número de visitas disminuye linealmente a medida que los parches pequeños se encuentran más lejos del grande. Las visitas a distancias mayores de 11.7 m. serían poco probables. Fig. 1b: Tasa relativa de visita (visitas flor/flores totales) de *S. flammula* a los parches florales de *S. iodochroma*. La probabilidad de que una flor sea visitada disminuye con el aumento de la distancia de los parches pequeños al grande ($r = -.90$ $P < .01$, $n = 8$). Fig. 1c: Funciones de costo/beneficio de *S. flammula* en el forrajeo a los parches pequeños. El beneficio (considerado solamente como cantidad de flores) se mantiene constante al poseer todos los parches pequeños la misma cantidad, y los costos (considerando únicamente el viaje) aumentan linealmente al alejarse los parches del grande. Las unidades de costo/beneficio son arbitrarias y no representan ningún valor medido en el campo. Lo sombreado indica la zona en la cual los costos superan a los beneficios, siendo esas visitas negativamente seleccionadas.

visitada, tal como es propuesto por Sih (1987). El parche pequeño más cercano al grande (4 m) posee menos flores pero no difiere de éste en sus tasas de visitación media ni en sus coeficientes de variación (Cuadro 1), y tiene más porcentaje de flores visitadas por colibrí respecto al parche grande. Es posible que *S. flammula* se aproxime a ambos parches como si fueran una unidad de forrajeo, ya que el comportamiento de los colibrís puede variar en la naturaleza con cambios en el habitat (Stiles 1981) respondiendo directamente a la distribución de sus recursos alimenticios (Feinsinger 1988).

Las flores en parches pequeños y alejados de recursos llamativos para los colibrís podrían estar limitadas en su producción de semillas por atraer pocas visitas de polinizadores. Considerando nuestro sistema, a medida que nos alejamos del parche grande el beneficio de

los parches pequeños, medido solamente en cantidad de flores, se mantiene constante (ya que todos los parches pequeños poseen la misma cantidad). Por otro lado, el costo (medido exclusivamente como distancia de los parches pequeños al parche grande) aumenta de manera lineal. Existe una distancia a partir de la cual los costos superan a los beneficios, que en nuestro caso, ajustando a una regresión lineal ($y = 15.31 - 1.31x$) entre el número de visitas y la distancia al parche grande es de 11.7m., distancia a partir de la cual las visitas serán negativamente seleccionadas y/o mayoritariamente aleatorias (Fig. 1c). Este modelo simple no considera otras variables que podrían ser de importancia y afectar las funciones costo/beneficio (e.g. contenido de néctar por flor, competencia intraespecífica, etc.), y por lo tanto debería someterse a estudios más rigurosos; pero es una forma simple de explicar la disminución de las tasas de visita de

CUADRO 1

Cantidad de visitas y número de flores visitadas por colibríes (S. flammula) a los diferentes parches de S. iodochoa durante los días 19 y 20 de febrero de 1989

Parche (dist. al grande en mts.)	0	4	6	7	8	9	11	12
# de flores en cada parche	350	50	50	50	50	50	50	50
# de visitas de ind. de <i>S. flammula</i> (total)	18	9	5	4	6	2	3	1
# de flores visitadas (total)	1175	193	114	59	80	18	25	4
# de flores visitadas (media)	107	17.5	10.4	5.4	7.3	1.6	2.3	.4
(desv. std)	113	16	22	10.6	11.3	4.3	4.3	1.2
C.V. (ds/x)	1.1.	0.9	2.1	2	1.5	2.7	1.9	3
visitas flor/flores totales	.31	.35	.21	.11	.15	.03	.05	.01

Los valores medios y sus desviaciones fueron calculados a partir de once observaciones de 30 minutos cada una (Cuadro 2), y los valores totales son la sumatoria de los once muestreos. En cada período de observación se contabilizaron, para cada parche de flores, el número de visitas de cada individuo de *S. flammula* y el número de flores visitadas.

CUADRO 2

Número de flores de S. iodochoa visitadas en cada parche. Los muestreos son intervalos de 30 minutos cada uno muestreo/distancia (m) al parche grande

	0	4	6	7	8	9	11	12
1	60	--	40	--	5	--	--	--
2	5	40	--	--	--	--	--	--
3	100	30	66	35	--	--	--	--
4	87	--	--	10	20	--	11	--
5	91	6	5	--	--	4	--	--
6	480	25	--	4	10	14	4	--
7	50	31	--	--	10	--	10	--
8	247	4	3	10	35	--	--	4
9	40	40	--	--	--	--	--	--
10	35	--	--	--	--	--	--	--
11	70	17	--	--	--	--	--	--
Totales	1175	193	114	59	80	18	25	4
media	107	17.5	10.4	5.4	7.3	1.6	2.3	0.4
desv.st.	113	16	22	10.6	11.3	4.3	4.3	1.2
coefic. de variac. (d.st/x)	1.1	.9	2.1	2	1.5	2.7	1.9	3
tasa de visita	.31	.35	.21	.11	.15	.03	.05	.01

S. flammula en este sistema. Parches pequeños y aislados reciben pocos colibrís estando limitados por polinizadores, pero podrían obtener otros beneficios en cuanto a competencia, depredación de semillas y herbivoría. Por otro lado, las escasas visitas a flores en parches alejados podrían justificarse por un beneficio mayor para los pocos colibrís que las visiten, debido a la oferta de una mayor concentración de néctar por flor.

En conclusión, además del tamaño del parche, su disposición espacial posee efectos sobre el forrajeo de *S. flammula* y posiblemente sobre la dinámica poblacional de *S. iodochroa*.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado durante el curso Ecología de Poblaciones 1989 de la Organization for Tropical Studies (OTS) y la Universidad de Costa Rica y con su apoyo financiero, técnico y humano. Agradezco a F.G. Stiles, F. Squeo, M. Molinillo y a dos revisores anónimos por sus críticas y sugerencias que me permitieron mejorar el trabajo original.

REFERENCIAS

- Feinsinger, P., R. Colwell, J. Terborgh & S. Chaplin. 1979. Elevation and the morphology, flight energetics and foraging ecology of tropical hummingbirds. *Amer. Nat.* 113(4):481-497.
- Feinsinger, P., W. Busby, K. Murray, J. Beach, W. Pounds & B. Linhart. 1988. Mixed support for spatial heterogeneity in species interactions: hummingbirds in a tropical disturbance mosaic. *Amer. Nat.* 131(1):33-57.
- Kato, M. 1988. Bumblebee visits to *Impatiens* spp.: pattern and efficiency. *Oecologia* 76:364-370.
- Sih, A. & M. Baltus. 1987. Patch size, pollinator behavior, and pollinator limitation in Catnip. *Ecology* 68(6):1679-1690.
- Stiles, F.G. 1981. Geographical aspects of a bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 68:323-351.
- Stiles F.G. 1983. *Pantherpe insignis* (colibrí garganta de fuego), p. 593-594 In D.H. Janzen (ed.) *Costa Rican Natural History*. University of Chicago Press.
- Wolf, L.L. 1975 Energy intake and expenditures in a nectar feeding sunbird. *Ecology* 56:92-104.
- Wolf, L.L., F.G. Stiles & F.R. Hainsworth. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *J. anim. Ecol.* 45:349-379.