

Los picaflores y su recurso floral en el bosque templado de la isla de Chiloé, Chile

Hummingbirds and their floral resources in temperate forests of Chiloé Island, Chile

CECILIA SMITH-RAMIREZ

Laboratorio de Sistemática y Ecología Vegetal, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile

RESUMEN

En el bosque templado de la isla de Chiloé se encontraron al menos doce especies de plantas visitadas por el picaflor *Sephanoides galeritus* (Trochilidae). Estas especies de plantas florecen principalmente en los meses de primavera y verano, presentando poca sobreposición en su floración. Hay sólo una especie, *Tristerix corymbosus*, que presenta flores en los meses de otoño e invierno. Las flores que visita *S. galeritus* presentan gran variedad de tamaños. La longitud del pico, cabeza y lengua del picaflor le permiten llegar incluso hasta el néctar de las flores más grandes. Los volúmenes y las concentraciones de azúcar del néctar de las flores visitadas por este picaflor presentan una alta variabilidad intra e interespecífica. Se encontró que *S. galeritus* transporta polen de ocho de los taxa de plantas que visita. Se concluye que *S. galeritus*, no sólo visita a estas plantas, sino que también sería un polinizador efectivo. La interacción planta-picaflor sería importante en la isla de Chiloé, excepto en los meses de invierno, en que el picaflor disminuye su actividad o emigra, por falta de fuentes de néctar.

Palabras claves: Floración, migración, néctar, polen, polinización.

ABSTRACT

In the temperate rainforest of Chiloé island least twelve species of plants are frequented by the hummingbird *Sephanoides galeritus* (Trochilidae). Most of these species flower in spring and summer, with few sobreposition in their flowering. Only one, *Tristerix corymbosus*, flowers in autumn and winter. The flowers that *S. galeritus* visits are highly variable in size but the combined length of the bill, head, and tongue of this hummingbird provides access to nectar of even the largest flowers. The volumes and concentrations of sugar in the nectar of the flower visited vary greatly among species. *S. galeritus* carries the pollen of eight plant taxa. I conclude that this hummingbird not only visits these plants but also is their chief pollinator. The activities of this hummingbird and the phenologies of the plants it visits suggest a very strong dependence between their populations in Chiloé Island. This interaction persists year-round, except in the winter months, when the hummingbird either reduces its activity or migrates due to the lack of nectar sources.

Key words: Flowering, migration, nectar, pollen, pollination.

INTRODUCCION

La interacción mutualista entre plantas y picaflores ha sido ampliamente estudiada tanto en los bosques tropicales húmedos y secos (Feinsinger 1978, Kodric-Brown *et al.* 1984, Feinsinger *et al.* 1986, Murray *et al.* 1987, Arizmendi & Ornelas 1991) como en la zona mediterránea y templada del hemisferio norte (Grant 1966, Grant & Grant 1966, Brown & Kodric-Brown 1979), pero es escasamente conocida en el bosque templado del hemisferio sur. La interacción picaflor-planta sería básicamente del tipo mutualista. Las flores proveerían de néctar a las aves, y éstas a su

vez trasladarían el polen, permitiendo la reproducción cruzada de las plantas (Kodric-Brown *et al.* 1984). Se postula que esta interacción ha modelado consistentemente la evolución de la ecología de estas aves, así como la morfología floral, secreción de néctar y posiblemente la fenología de las plantas con que se relacionan (Feinsinger 1976, 1987, 1978, Stiles 1978, Brown & Kodric-Brown 1979).

La ecología de los picaflores chilenos es muy poco conocida (Johnson 1965, Belmonte 1988). Sólo existen dos picaflores en Chile que tienen una distribución amplia, estos son los Trochilidae *Sephanoides galeritus* y *Patagona gigas* (Araya & Millie 1986) los cuales

tienen a su disposición una gran cantidad de plantas que les sirven como fuente de néctar. El único picaflor presente en abundancia en los bosques templados del hemisferio sur es *Sephanoides galeritus*. Ocasionalmente ha sido reportado *Patagona gigas* y *Oreotrochilus leucopleurus* (C. Aguila comunicación personal).

Los objetivos de este estudio fueron: 1) establecer las fuentes de néctar del picaflor *Sephanoides galeritus* en el bosque de Chiloé, durante un ciclo anual, especialmente en los meses de invierno, en que disminuye la cantidad de flores (Smith 1992); y 2) conocer la magnitud de la interacción mutualista entre este picaflor y las plantas que visita. Es decir, si la floración de las especies que el picaflor visita ocurre en la misma temporada que el picaflor se encuentra en la isla, si este picaflor estaría actuando como un visitante o polinizador de las flores, y en este último caso qué tan efectivo sería. Se espera que tanto estas aves como las plantas que polinizan hayan evolucionado en conjunto, adaptando sus morfologías, fenologías, sistemas reproductivos y de secreción de néctar, a los requerimientos conductuales y energéticos del polinizador.

MATERIALES Y METODOS

Este estudio se realizó en la vertiente oriental de la cordillera de Piuchué, en la Isla Grande de Chiloé (42°, 50'S-74°, 10'W), 12 km al noroeste de la ciudad de Castro, abarcando un gradiente altitudinal entre los 150 y 500 m.

El bosque en esta área está constituido por una mezcla de especies pertenecientes al bosque Valdiviano y al bosque Nordpatagónico (Villagrán *et al.* 1986). Las áreas más bajas de este sitio han sido intensamente perturbadas para uso ganadero, agrícola y recolección de leña. Las especies dominantes del bosque secundario incluyen a: *Embothrium coccineum*, *Lomatia hirsuta*, *Myrceugenia ovata*, *Myrceugenia parvifolia*, *Drimys winteri* y *Rhaphithamnus spinosus*. Sobre los 300 m el dosel es continuo, prácticamente sin perturbación humana. Las especies dominantes incluyen a: *Laurelia philippiana*, *Nothofagus dombeyi*, *Cadcluvia paniculata*, *Amomyrtus luma* y *Drimys winteri*. Sobre de los 500 m se en-

cuentra un área de suelos permanentemente húmedos, con especies leñosas dominantes como: *Nothofagus nitida*, *Gaultheria antarctica* y *Myrteola nummularia*.

El clima del área es templado-húmedo, con una fuerte influencia oceánica. La temperatura máxima promedio ocurre en los meses de enero y febrero (17,6°C), y la mínima promedio en julio y agosto (0,3°C, Smith 1992). La precipitación para 7 años de registro muestra un promedio de 1.598 mm, a los 150 m (Hajek & Di Castri 1975). El valor anual de precipitación en las zonas más altas (500 m) no ha sido registrado, pero se estima en aproximadamente 3.500 mm (Pérez *et al.* 1992). La humedad relativa del aire a los 450 m, para los años 1987 y 1988, osciló entre un 82% a un 95%. En invierno las heladas son frecuentes y suelen ocurrir nevadas ocasionales sobre los 300 m (Smith 1992).

Se registró mensualmente el número de especies e individuos en floración y la cantidad de flores por individuo de todas las especies leñosas del área de estudio, 61 especies en total. Este muestreo se realizó desde diciembre de 1986 a noviembre de 1988, a lo largo de un transecto altitudinal de 7 km. Se estudió un promedio de 7-8 individuos por especie. Se realizaron visitas al sitio de estudio en verano (9 días), invierno y primavera (4 días) de 1989, en las cuales se identificaron las plantas visitadas por *S. galeritus*. Se usó la prueba exacta de Fisher (Sokal & Rohlf 1969) y los análisis de sobreposición de pares de especies de Colwell & Futuyama (1971), para determinar si existían diferencias en los patrones de floración de las especies visitadas por *Sephanoides galeritus* y las especies que no eran visitadas por este picaflor. En el análisis de sobreposición de la prueba exacta de Fisher se usaron cuatro parámetros en las correspondientes celdas, éstos fueron: número de especies en flor y número de especies que no estaba en flor, de los grupos de especies visitados y no visitados por el picaflor. Se realizó este análisis para todos los meses de estudio. Se registraron las medidas morfológicas de las flores de todas las especies de plantas visitadas por *Sephanoides galeritus*. Las flores (en promedio 44 por especie) fueron colectadas de diferentes individuos. Se escogieron flores sanas y que presentaban evidencias de haberse abierto recientemente. Se registró el conte-

nido de néctar de cada una de las flores medidas, mediante micropipetas de 5, 10, 15 y 20 ul. Se evaluó la concentración de azúcar (porcentaje peso/peso) de estas flores con un refractómetro Bauch & Lomb. Las flores muestreadas fueron previamente cubiertas con mallas durante un día y una noche para evitar que el néctar fuese consumido antes de ser evaluado. Las flores de *Fascicularia bicolor* y *Notanthera heterophylla* no fueron cubiertas por encontrarse únicamente en el dosel. Sin embargo, en todos los casos, se hizo la colecta y medición de néctar durante la mañana. El cálculo de calorías aportadas por cada flor se hizo a través del método de Bolten *et al.* (1979). Mediante redes de niebla se capturaron picaflores para registrar sus medidas morfológicas, y coleccionar el polen que transportaban en su cabeza y pico. El polen se colectó mediante una cinta adhesiva (scotch) que fue conservado sobre un portavidrio (P. Feinsinger, comunicación personal). Se usó un microscopio óptico para cuantificar y clasificar las nuestras de polen. La mayoría de estas muestras de verano fueron colectadas por Peter Feinsinger en enero de 1989.

RESULTADOS

Morfología floral

Se encontraron 12 especies de plantas, con síndrome de ornitofilia (Faegri y Van der Pijl

1979), visitadas por *Sephanoides galeritus*, pertenecientes a 9 familias (Tabla 1). Las características de estas flores están descritas en Muñoz (1980) y Hoffman (1982). También se encontraron plantas visitadas por *S. galeritus* que no presentan el síndrome de ornitofilia, como *Amomyrtus luma*, *Tepualia stipularis*, *Berberis darwinii* y *Eucryphia cordifolia*.

Las especies visitadas por *S. galeritus* que presentan el síndrome de ornitofilia (Tabla 1) tienen un amplio rango de tamaños de flores. Desde las pequeñas flores de *Fascicularia bicolor* hasta las de *Philesia magellanica*, 13 veces más grandes (Tabla 2). El largo del pico de *S. galeritus* (Tabla 3) le permite llegar hasta el néctar de estas flores introduciendo la cabeza en las flores más grandes. Para llegar hasta el néctar de *Philesia magellanica*, *S. galeritus* fue observado perchándose en las flores, e introduciendo parte del cuerpo en ésta. La lengua de *S. galeritus* mide aproximadamente 20 mm, aumentando su capacidad de llegar al néctar de las flores que visita.

Fenología

Los patrones de floración de las especies visitadas por picaflores (ornitófilas, Tabla 1) y del resto de las especies de la comunidad (no-ornitófilas, 59 especies) difieren en cuatro aspectos:

1. Las especies no-ornitófilas permanecen en floración un período de tiempo (2,8 ± 1,0

TABLA 1
Especies de plantas visitadas por *Sephanoides galeritus* en Chiloé
Plant species visited by *Sephanoides galeritus* in Chiloé

species	Familia	Forma de vida	Color de la flor
<i>Philesia magellanica</i>	Philesiaceae	Enredadera	Rosado
<i>Desfontainia spinosa</i>	Desfontainiaceae	Arbusto	Rojo/amarillo
<i>Littraria coccinea</i>	Gesneriaceae	Epifita	Naranja
<i>Ampsidium valdivianum</i>	Bignoniaceae	Enredadera	Carmesí
<i>Notanthera ovata</i>	Gesneriaceae	Epifita	Rojo
<i>Philesia magellanica</i>	Onagraceae	Arbusto	Rojo/violeta
<i>Aristerix corymbosus</i>	Loranthaceae	Hemiparasita	Rojo/amarillo
<i>Artemisia repens</i>	Gesneriaceae	Epifita	Rojo
<i>Ambothrium coccineum</i>	Proteaceae	Arbol	Rojo
<i>Phaphihamnus spinosus</i>	Verbenaceae	Arbol	Púrpura
<i>Notanthera heterophylla</i>	Loranthaceae	Hemiparasita	Rojo
<i>Fascicularia bicolor</i>	Bromeliaceae	Epifita	Celeste*

Las hojas basales de *Fascicularia bicolor* adquieren un color rojo cuando está en floración.

TABLA 2

Medidas morfológicas de las flores visitadas por *Sephanoides galeritus* en Chiloé
Morphological measurements of flowers visited by *Sephanoides galeritus* in Chiloé

Especies	Corola		Estambre		Estigma x̄ (mm)
	Largo x̄ (mm)	Ancho x̄ (mm)	Largo x̄ (mm)	Corto x̄ (mm)	
<i>Philesia magellanica</i>	56,1	30,8	45,0	40,0	48,1
<i>Desfontainia spinosa</i>	45,4	12,6	34,0	31,1	35,0
<i>Mitraria coccinea</i>	38,6	7,0	33,9	32,0	32,0
<i>Campsidium valdivianum</i>	37,4	4,6	38,9	35,0	35,7
<i>Asteranthera ovata</i>	31,0	7,5	44,1	43,8	41,0
<i>Fuchsia magellanica</i>	29,4	5,0	42,8	36,8	50,8
<i>Tristerix corymbosus</i> (I)	21,9	3,5	42,5	38,2	46,1
<i>Tristerix corymbosus</i> (V)	27,0	4,9	40,3	37,0	43,5
<i>Sarmienta repens</i>	26,2	3,1	30,1	29,0	31,0
<i>Embothrium coccineum</i>	16,0	3,5	21,3	18,8	34,6
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	14,8	2,0	14,7	13,4	14,0
<i>Notanthera heterophylla</i>	8,3	2,4	13,0	13,0	12,0
<i>Fascicularia bicolor</i>	4,2	—	24,0	24,0	17,0

I = colectado en invierno

V = colectado en verano

TABLA 3

Medidas morfológicas y peso de *Sephanoides galeritus* (n = 19)

Morphological measurements and weight of *Sephanoides galeritus* (n = 19)

	Promedio	Desv. estándar
Largo pico	1,73 cm	0,17
Largo cabeza	1,99 cm	0,09
Largo cuerpo	6,05 cm	0,19
Ancho pecho	1,79 cm	0,13
Peso	5,60 g	0,89

meses, promedio \pm D.S.) que es significativamente menor que las especies ornitófilas (5,2 \pm 2,5 meses, Wilcoxon, $p < 0,005$).

2. La prueba exacta de Fisher reveló diferencias significativas en los patrones de floración de estos dos grupos de especies en cinco meses de 1987 (febrero $p \leq 0,004$, marzo $p \leq 0,0015$, abril $p \leq 0,003$, mayo $p \leq 0,041$ y junio $p \leq 0,05$) y meses de 1988 (febrero, $p \leq 0,008$, marzo, $p \leq 0,0012$, abril, $p \leq 0,041$, junio, $p \leq 0,05$, agosto, $p \leq 0,05$). Es decir, las principales diferencias fenológicas entre las especies ornitófilas y las no-ornitófilas se dan en parte de los meses de verano y en otoño e invierno, pero no en primavera.

3. La sobreposición entre pares de especies en los meses de floración, basadas en el número de individuos en floración, fue estadísticamente mayor para las especies ornitófilas (mediana $\leq 0,41$) que para las especies no-

ornitófilas (mediana $\leq 0,29$). Sin embargo, la sobreposición de pares de especies calculada en base al número de flores por individuo no fue estadísticamente diferente para estos dos grupos de especies.

4. No sólo la floración de cada una de las especies ornitófilas es más prolongada que la floración del resto de las especies, sino que, en conjunto, muestran un período más extendido de floración. Así, vemos que la primera especie en florecer de la comunidad es ornitófila: *Campsidium valdivianum*. La última especie en florecer (en 1987) también fue una especie ornitófila *Asteranthera ovata*. La única especie en floración durante el invierno fue *T. corymbosus* (también una especie ornitófila).

Estas especies presentaron una alta sincronía en los meses de inicio de la floración en los dos años de estudio. Un 80% de las especies iniciaron la floración en el mismo mes en los dos años, pero sólo un 44,4% de éstas tuvieron el máximo de floración en el mismo mes. Las diferencias en la ocurrencia de los máximos de floración en los dos años no fueron mayores de un mes.

Ocho de estas especies florecen en verano, tres florecen a fines de invierno y primavera y una especie florece todo el año, con un leve máximo en otoño (Fig. 1). Todas estas especies son abundantes y se encuentran distribuidas diferencialmente a diferentes altitudes y grados de perturbación en el bosque.

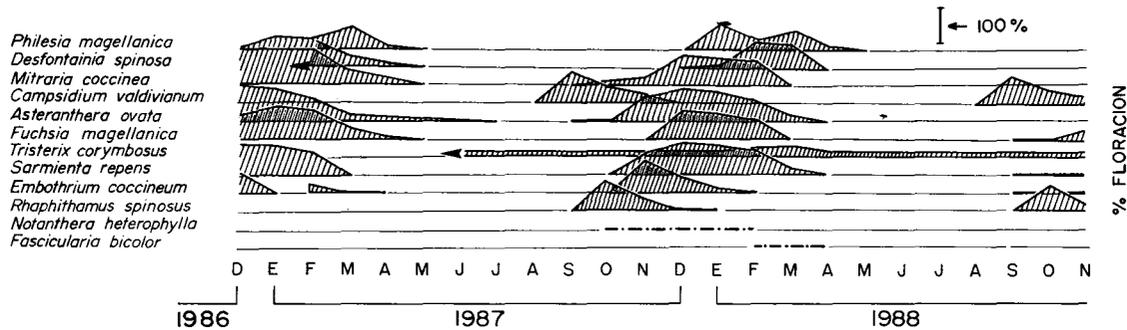


Fig. 1: Porcentaje mensual del número de individuos en flor para cada especie visitada por el picaflor *Sephanoides galeritus* en Chiloé.

Monthly percentage of the number of individuals in flower for the plant species visited by *Sephanoides galeritus* in Chiloé.

Néctar

Los volúmenes de néctar por especie (Tabla 4) presentan gran variabilidad entre individuos. Los volúmenes menores de néctar corresponden a las especies con flores más pequeñas. Los volúmenes mayores de néctar y calorías lo presentan dos Gesneriaceae: *Mitraria coccinea* y *Sarmienta repens*. Los volúmenes y concentraciones de néctar de *T. corymbosus* tomados en invierno y verano no difieren estadísticamente entre sí. En tres flores de *T. corymbosus* colectadas en invierno, se encontraron pequeños insectos muertos (con un peso $\leq 0,0001$ g) en el néctar, los que al ser consumidos pueden aumentar el número de calorías aportados por esta flor.

Polen

Nueve picaflores capturados en verano y primavera presentaron cargas de polen de ocho axa (siete especies y una familia) (Tabla 5). Las cargas de polen de las especies de Gesneriaceae fueron indistinguibles al microscopio óptico. La cantidad de granos de polen de *Embothrium coccineum* encontrados en los picaflores en febrero, mes de su segunda y mucho menos notable floración (Fig. 1) sugieren una gran preferencia por esta flor. Los 16 granos de polen de *Campsidium valdivianum*, encontrados en primavera, provenían de sólo un individuo, mientras que otros cinco individuos presentaron granos de polen de *Embothrium coccineum*. Los granos de *Nolanthera heterophylla* fueron encontrados en la punta del pico, los granos de las Gesneriaceae y *Fuchsia magellanica* se distribuían

en su mayoría entre la base del pico y el comienzo de la cabeza. Los granos de *Embothrium coccineum* se distribuyen en la parte media del pico del picaflor.

DISCUSION

Se observó que *Sephanoides galeritus* estaba presente todo el año en el sitio de estudio, aunque con una población más reducida en invierno (observación personal) como también fue registrado por Barros (1952). En el bosque Valdiviano de Osorno (40°S), García (1982) registró poblaciones de *S. galeritus* en invierno, con una abundancia relativa de 10 a 20% de la avifauna. Sabag (1992) encontró que la abundancia relativa de picaflores en agosto, cerca del sitio de estudio (en Chiloé), era de 25%. La densidad de los picaflores en primavera y verano varía entre 1,6 y 2,4 individuos por hectárea (Sabag 1992).

Las especies omitófilas representan el 18% de las especies leñosas de la comunidad estudiada en la isla de Chiloé. En bosques tropicales húmedos y deciduos el porcentaje de la flora total (leñosas y herbáceas) que es polinizada por aves es mucho más baja que en el bosque templado de Chiloé. Por ejemplo, en Guanacaste, Costa Rica, las flores polinizadas por aves representan el 2,1%, en Barro Colorado, Panamá, representan un 3,3% y en La Selva, Costa Rica, representan un 3,4% de la flora total (Stiles 1985).

En Chiloé casi todas las especies con síndrome de ornitofilia fueron visitadas por picaflores. Excepto por *Ourisia coccinea*, una hierba con flores tubulares rojas y con abun-

TABLA 4

Volumen, concentración (% peso/peso), joules y calorías del néctar de las flores visitadas por *Sephanoides galeritus* en Chiloé

Volume, Concentration (% weight/weight), joules and calories from flowers visited by *Sephanoides galeritus* in Chiloé

Especies	Volumen (ul) $\bar{x} \pm SD$	Concentración (%) $\bar{x} \pm SD$	Joules \bar{x}	Calorías \bar{x}
<i>Philesia magellanica</i>	16 ± 9,6	30,1 ± 7	5,6	20,4
<i>Desfontainia spinosa</i>	12 ± 9,6	20 ± 4,8	3,6	10,7
<i>Mitraria coccinea</i>	23 ± 11	26,3 ± 3,8	4,7	26,4
<i>Campsidium valdivianum</i>	5 ± 3,3	26 ± 3,1	4,7	5,8
<i>Asteranthera ovata</i>	15 ± 9,9	27,6 ± 4,8	4,9	17,9
<i>Fuchsia magellanica</i>	20 ± 16,5	23,1 ± 3,2	4,2	20,5
<i>Tristerix corymbosus</i> (I)	5 ± 3,4	22 ± 4,6	4,5	4,7
<i>Tristerix corymbosus</i> (V)	4,1 ± 1,4	24,5 ± 2,7	4,5	4,4
<i>Sarmienta repens</i>	21 ± 8,2	23,4 ± 5,3	3,8	19,6
<i>Embothrium coccineum</i>	6 ± 3,4	21,2 ± 5,3	3,8	5,5
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	1,8 ± 0,8	15,1 ± 9,6	5,5	2,4
<i>Nothanthera heterophylla</i>	0,8 ± 0,4	11,4 ± 2,3	2	0,4
<i>Fascicularia bicolor</i>	3,5 ± 2,1	8,4 ± 1,5	1,4	1,2

I = Invierno

V = Verano

TABLA 5

Tipos, número de granos de polen, en primavera y verano, y número de picaflores que los transportan en las dos temporadas

Numbers and types of pollen grains in spring and summer, and number of hummingbirds which carry them in both seasons

Tipos de granos de polen	Número de granos de polen		Número de picaflores transportando polen
	Verano	Primavera	
Gesneriaceae	70.218	1	10
<i>Fuchsia magellanica</i>	1.163	5	6
<i>Embothrium coccineum</i>	548	170	9
<i>Campsidium valdivianum</i>	0	616	1
<i>Nothanthera heterophylla</i>	74	0	4
<i>Philesia magellanica</i>	3	0	1
<i>Tristerix corymbosus</i>	4	0	2
<i>Tepualia stipularis</i>	3	0	1
Total de granos	72.013	792	

dante néctar. La ausencia de visitas de los picaflores a este género también fue registrada por Arroyo & Peñaloza (1990). Además de las 12 especies estudiadas, existen otras tres especies con síndrome de ornitofilia visitadas por picaflores que no fueron incluidas en este trabajo por no encontrarse en abundancia en el sitio de estudio, éstas son: *Escallonia rubra*, *Crinodendron hookerianum* y *Tropaeolum speciosum*.

Durante todo el año hay fuentes de néctar para los picaflores de Chiloé, pero con una marcada disminución en especies y número de individuos en flor a fines de otoño e invier-

no, los meses más húmedos y fríos del año. Esta disminución de especies ornitófilas en los meses más húmedos del año también fue encontrada por Stiles (1978), Frankie *et al.* (1974), en bosques húmedos y secos de Costa Rica y por Carpenter (1983) en California. La única fuente de néctar en invierno para *S. galeritus* lo constituyen las flores de *T. corymbosus*. El mayor número de visitas y encuentros agresivos entre picaflores fueron registrados en estas flores. Se registraron visitas a un individuo de *T. corymbosus* (en verano) cada 3,5 minutos y fueron escuchados y vistos picaflores alrededor de éste cada 23 segundos.

El contenido calórico del néctar de las Gesneriaceae *Mitraria coccinea*, *Sarmienta repenes* y *Asteranthera ovata*, son comparables a las calorías registradas por Belmonte (1988), para la Bignoniaceae *Eccremocarpus scaber* (21 calorías), de la zona central de Chile. Las flores de mayor tamaño (Tabla 2) tienen concentraciones de azúcar cercanas a las encontradas por Kodric-Brown *et al.* (1984), en especies ornitófilas del suroeste de Puerto Rico. Sin embargo, están fuera del rango de calorías encontrada por Carpenter (1983) en especies ornitófilas de Sierra Nevada, California ($x = 0,9$ cal, para seis especies). *S. galeritus* también ha sido observado consumiendo insectos, aunque esto último no ha sido evaluado. Es probable que los insectos sean su principal alimento en los meses de invierno. Se necesitarían 1.550 flores de *T. corymbosus* para proveer la cantidad de calorías diarias requeridas por un Trochilidae en verano (Belmonte 1988). En invierno es necesario considerar que necesita más energía debido a las bajas temperaturas. Por otra parte, es probable que este mayor requerimiento energético sea compensado en parte por los estadios de sopor o hipotermia que realizan los Trochilidae (Carpenter 1974). La cantidad de flores abiertas por individuo, que produce esta especie de *Tristerix* en Chiloé, es muy baja. La cantidad de néctar producida por *T. corymbosus* sería insuficiente para mantener durante el invierno las mismas poblaciones de picaflores que se encuentran en el verano. Un insecto de aproximadamente 0,0001 g, como los encontrados en las flores de invierno de *T. corymbosus*, produce sólo 0,5 calorías (libre de minerales no digeribles), según las estimaciones para un insecto adulto (Griffiths 1977).

Se desconoce dónde migran los picaflores que no se quedan en la Isla de Chiloé durante el invierno. Existe la posibilidad que las poblaciones realmente no migren de la isla, permaneciendo parte del tiempo en una actividad baja y en sopor (R., C. y C. Aguila comunicación personal), lo que impediría la visualización de estas aves en invierno. Es probable que estas aves puedan permanecer en la isla en los meses de invierno, a pesar de las bajas temperaturas. Existen antecedentes de una alta tolerancia a bajas temperaturas del Trochilidae *Calypte anna*, del hemisferio nor-

te, incluyendo varios días con temperaturas bajo cero (incluso -35°C), en condiciones de un buen suplemento de néctar (Taylor & Kamp 1985).

S. galeritus no sólo sería un visitante de las flores ornitófilas estudiadas, sino que también las estaría polinizando. Antecedentes de esto es el hecho de que transporta polen de la mayoría de las flores que visita. No se encontró que transporte polen de todas estas especies, probablemente porque aquellas especies que están en su máximo de floración atraen más a los picaflores en desmedro de las especies que están empezando o terminando de florecer. Para tener un mejor registro del polen que *S. galeritus* transporta sería necesario hacer muestreos durante todo el año. Para que exista una interacción mutualista entre las plantas y el picaflor es necesario que la planta requiera de un vector de polen. Riveros (1991) encontró que las especies con síndrome de ornitofilia del bosque Valdiviano (40°S), eran autoincompatibles y otras autocompatibles, con una alta necesidad de polinizador en ambos casos (100% de dependencia), excepto por *Rhaphithamnus spinosus*, que tiene una necesidad parcial de polinizador (95% de dependencia). Ella encontró que además de *S. galeritus* también visitan a las especies ornitófilas insectos de los órdenes Lepidoptera e Hymenoptera. Considerando el amplio espectro de especies de plantas que visitan estos tipos de insectos (de 48 a 93% de las plantas estudiadas por Riveros 1991) serían mucho menos efectivos como polinizadores que *S. galeritus* (que visita sólo el 18,5% de estas plantas). Además, el reducido tamaño del cuerpo de los insectos en relación a las flores con síndrome de ornitofilia, no permite un contacto efectivo y un traslado de polen en diferentes partes del cuerpo, dando lugar a una mayor contaminación de polen interespecífico. Belmonte (1988) deduce que los polinizadores más efectivos de la flor tubular de *Eccremocarpus scaber*, son los picaflores *Patagona gigas* y *Sephanoides galeritus*, en comparación con *Bombus dalhombi* (Apidae) y *Tatochila mercedis* (Pieridae). Por otra parte, Humaña y Riveros (datos no publicados) encontraron que las escasas visitas de *S. galeritus* a *Lapageria rosea*, eran suficientes para una efectiva polinización. Todos estos antecedentes indican que no sólo *Sephanoides* poliniza las especies de flores

que visita en Chiloé, sino que además sería un polinizador mucho más efectivo que las especies de insectos que visitan a estas plantas.

S. galeritus se comporta como un nectarívoro que sigue la floración de las especies que producen abundante néctar, es decir, que potencialmente podría permanecer en abundancia (o en mayor actividad) en el bosque templado en los meses de invierno, si hubiese una cantidad suficiente de flores que le proveyeran de néctar. La interacción entre plantas y picaflores parece haber estructurado la actividad estacional de floración de esta comunidad en los meses de fines de invierno y principios de otoño (Fig. 1) aumentando la cantidad de tiempo en que las especies y el gremio de plantas polinizadas por picaflores está en floración. Sin embargo, la falta de flores en tres y/o cuatro meses de invierno, posiblemente no se deba a la falta de polinizador, ya que estos podrían estar potencialmente en gran cantidad, sino más bien a restricciones climáticas sobre la fisiología de las plantas. Es un caso interesante para estos bosques templados en que se dispone en abundancia de un polinizador que necesita grandes cantidades de energía para pasar el invierno, pero de escasísimas flores que polinizar. Además, es posible que la época de invierno sea una etapa limitante del tamaño poblacional de esta ave, que a su vez repercutiría en el éxito de la polinización de las especies ornitófilas el resto del año. También es interesante la baja diversidad de nectarívoros (una especie) comparada con la gran cantidad de especies de plantas con síndrome de ornitofilia en el bosque de Chiloé. Esta gran cantidad de plantas por picaflor es sólo homologable a lo encontrado por Murray *et al.* (1987) en el bosque nuboso de Monteverde, Costa Rica, para los gremios de plantas polinizadas por picaflores de pico largo y pico corto.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Peter Feinsinger la entrega de las muestras de polen de enero de 1989 y su ayuda para montar el conteo de los granos de polen, así como también su consejo en la elaboración de algunas de las metodologías de este trabajo. Agradezco a C. Sabag por la información acerca del peso de los picaflores,

y a J. Armesto, M. Riveros y E. Belmonte por sus importantes revisiones y comentarios. Agradezco especialmente a la familia Aguila, de Chiloé, su ayuda en terreno y consejos. Este trabajo se financió con el proyecto Fondecyt 88-860.

LITERATURA CITADA

- ARAYA MB & GH MILLIE (1986) Guía de campo de las aves de Chile. Editorial Universitaria, Santiago.
- ARIZMENDI MDC & JF ORNELAS (1991) Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* 22: 172-180.
- ARROYO M & A PEÑALOZA (1990) Genetic self-compatibility in a South-American species of *Ourisia* (Scrophulariaceae). *New Zealand Journal of Botany* 28: 467-470.
- BARROS R (1952) Nuestros picaflores del género *Sephanoides*. Leída en la sesión del 26 de octubre de 1952 de la Academia Chilena de Ciencias Naturales.
- BELMONTE E (1988) Características de la secreción de néctar en *Eccremocarpus scaber* R. et P. (Bignoniaceae) en relación a los hábitos de sus polinizadores. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- BOLTEN A, P FEINSINGER, H BAKER & I BAKER (1979) On the calculation of sugar concentration in flower nectar. *Oecologia* 41: 301-304.
- BROWN J & A KODRIC-BROWN (1979) Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. *Ecology* 60: 1022-1035.
- CARPENTER FL (1983) Pollination energetics in avian communities; simple concepts and complex realities. Jones & Little. (eds.), *Handbook of experimental pollination biology*, pp. 215-234. Scientific and Academic Editions, New York.
- CARPENTER FL (1974) Torpor in an Andean hummingbird: Its ecological significance. *Science* 183: 545-547.
- COLWELL RK & DJ FUTUYMA (1971) On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 567-576.
- FAEGRI K & PIJL VAN DER (1979) *The principles of pollination ecology*. 3rd revised. Pergamond Press. London.
- FEINSINGER P (1976) Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monograph* 46: 257-291.
- FEINSINGER P (1978) Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecological Monograph* 48: 269-287.
- FEINSINGER P, G MURRAY, S KINSMAN & W BUSBY (1986) Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. *Ecology*: 449-464.
- FEINSINGER P (1987) Approaches to nectarivore-plant interactions in the New World. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 285-319.
- FRANKIE GW, HG BAKER, & PA OPLER (1974) Comparative phenological studies of trees in a tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 281-293.
- GARCÍA JR (1982) Comunidad avifaunística del delta del río Golgol, una necesidad de conservación. Tesis, Instituto de Zoología, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.
- GRANT KA (1966) A hypothesis concerning the prevalence of red coloration in California hummingbird flowers. *American Naturalist* 100: 85-97.

- GRANT V & KA GRANT (1966) Records of hummingbird pollination in the Western American flora. *Aliso* 6: 51-66.
- GRIFFITHS D (1977) Caloric variation in Crustaceae and other animals. *Journal of Animal Ecology* 46: 593-605.
- HAJEK E & F DICASTRI (1975) *Bioclimatología de Chile*. Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- HOFFMANN A (1982) *Flora silvestre de Chile. Zona Austral*. Ediciones Fundación Claudio Gay. Santiago, Chile.
- JOHNSON AW (1965) The birds of Chile and adjacent regions of Argentina, Bolivia and Peru. *Platt Establecimientos Gráficos*, Buenos Aires.
- KODRIC-BROWN A, JBG BROWN, GS BYERS & D GORI (1984) Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. *Ecology* 65: 1358-1368.
- MUÑOZ MS (1980) *Flora del Parque Nacional de Puyehue*. Editorial Universitaria S.A. Santiago, Chile.
- MURRAY KG, P FEINSINGER, W BUSBY, YB LINHART, JH BEACH, S KINSMAN (1987) Evaluation of character displacement among plants in two tropical pollination guilds. *Ecology* 68: 1283-1293.
- PEREZ C, JJ ARMESTO & B RUTHSATZ (1992) Descomposición de hojas, biomasa de raíces y características de los suelos en bosques mixtos de coníferas y especies laurifoliadas en el Parque Nacional Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 479-490.
- RIVERO M (1991) Aspectos sobre la biología reproductiva en dos comunidades en el sur de Chile, 40°S. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile, pp. 315.
- SABAG C (1992) El rol de las aves en la dispersión de semillas en el bosque templado de Chiloé. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, pp. 92.
- SMITH C (1992) Fenología de plantas leñosas del bosque de Chiloé: relación con factores bióticos y abióticos. Tesis de magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile, pp. 109.
- SOKAL RR & JF ROHLF (1969) *Biometry*. W.H. Freeman and Company. San Francisco, California, USA.
- STILES FG (1978) Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10: 194-210.
- STILES FG (1985) Conservation of forest birds in Costa Rica: Problems and perspectives. ICBP Technical Publication 4: 141-168.
- TAYLOR M & J KAMP (1985) Feeding activities of the Anna's hummingbird at subfreezing temperatures. *The Condor* 87: 292-293.
- VILLAGRAN C, JJ ARMESTO & R LEIVA (1986) Recolonización postglacial de Chiloé insular. Evidencias basadas en la distribución geográfica y en los modos de dispersión de la flora. *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 19-39.