

Nectarivoría y polinización por aves en *Embothrium coccineum* (Proteaceae) en el bosque templado del sur de Chile

Avian nectarivory and pollination in *Embothrium coccineum* (Proteaceae) in temperate forests of southern Chile

CECILIA SMITH-RAMIREZ^{1,3} y JUAN J. ARMESTO²

¹Laboratorio de Ecología Terrestre, ²Laboratorio de Sistemática y Ecología Vegetal, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile, e Instituto de Investigaciones Ecológicas Chiloé, Ancud, Chile
³E-mail: csmith@pregrado.ciencias.uchile.cl

RESUMEN

Existen escasas referencias de nectarivoría por Passeriforme en América del Sur, estando casi restringida esta conducta a la familia Trochilidae. Sin embargo, durante la época de máxima floración de *Embothrium coccineum* Forst. (Proteaceae) en bosques templados de la Isla de Chiloé, en el sur de Chile, nueve especies de aves, ocho Passeriformes y un Psittaciforme, consumen néctar de sus flores. Observaciones realizadas en un total de 242 períodos de 30 minutos cada uno, durante noviembre de 1992 y 1993, muestran que el principal nectarívoro que visita las flores de *E. coccineum* fue *Elaenia albiceps* (Tyrannidae), especie descrita anteriormente como insectívora y frugívora. También fueron visitantes importantes de esta flor el picaflores, *Sephanoides galeritus* (12% de las visitas), el jilguero, *Carduelis barbatus* (5,6%) y el cometocino, *Phrygilus patagonicus* (5%). Las otras cinco especies de aves presentaron frecuencias de visitas <1%. *E. albiceps* frecuentemente establece territorios en árboles de *E. coccineum* en flor, los cuales defiende activamente de otras aves visitantes. Las flores de *E. coccineum* secretan diariamente en promedio 16 µl de néctar con un aporte energético de 6,9 calorías. Las flores pueden secretar néctar más de una vez al día y tienen una vida media de cuatro días. El aporte energético de una flor durante su período de vida sería comparable al de algunos frutos consumidos por las aves en la misma zona. Se demostró que *E. albiceps* y *S. galeritus* transportan granos de polen de *E. coccineum* y, por lo tanto, serían polinizadores de esta Proteácea. *S. galeritus* visita un mayor número de flores de *E. coccineum* en cada vuelo que *E. albiceps*, pero esta última especie transporta tres veces mayor cantidad de granos de polen y es un visitante más específico de las flores de *E. coccineum*. Las concentraciones de sacarosa vs. hexosas en el néctar de las flores de *E. coccineum* son intermedias entre valores característicos del néctar de flores polinizadas exclusivamente por Trochilidae en el Neotrópico (predominancia de sacarosa) y de flores polinizadas por otras aves o insectos (predominancia de hexosas: fructosa y glucosa).

Palabras clave: picaflores, *Elaenia albiceps*, *Embothrium coccineum*, Embotriinae, néctar, nectarivoría, polinización por aves.

ABSTRACT

During the period of peak flowering of the Proteaceous tree *Embothrium coccineum* Forst. in the temperate forests of Chiloé Island, in southern Chile (42°30'S), nine bird species, eight Passerines, one Psittaciforme, consume nectar from its flowers. The major nectar-feeding bird visiting the flowers of *E. coccineum* (77% of all the visits by birds in 242 periods of 30 minutes each, in November 1992 and 1993) was the Tyrannid *Elaenia albiceps*, which had been described earlier as insectivore and frugivore. The hummingbird, *Sephanoides galeritus* (12% of the visits), and the Passerines *Carduelis barbatus* (5.6%) and *Phrygilus patagonicus* (5%) followed in importance. The remaining five bird species accounted for <1% of the visits each. *E. albiceps* frequently establishes territories in flowering *Embothrium* trees, actively expelling other visiting birds. The flowers of *E. coccineum* secrete 16 µl of nectar daily, with an average supply of 6.9 calories. Flowers can secrete nectar more than once in a day and have an average life span of four days. The energy supply of a flower during its life span is comparable to that of some fleshy fruits consumed by birds in the same area. We showed that both the hummingbird and *E. albiceps* carry pollen of *E. coccineum* in their bodies and hence these species are the pollinators of this tree. *S. galeritus* visits a larger number of flowers in each flight than *E. albiceps*, but the latter bird carries three times as many pollen grains and is a more specific visitor of the flowers of *E. coccineum*. The relative concentrations of saccharose and hexoses in the nectar of *E. coccineum* flowers are intermediate between the values described for the nectar of flowers pollinated primarily or exclusively by hummingbirds in the Neotropics (with predominance of saccharose) and those of flowers pollinated by other birds or insects (with predominance of hexoses).

Key words: hummingbirds, *Elaenia albiceps*, *Embothrium coccineum*, Embotriinae, nectarivory, nectar, bird pollination.

(Recibido el 4 de marzo 1997; aceptado el 21 de octubre 1997; manejado por Guillermo Riveros)

INTRODUCCION

Numerosas especies de aves de ambientes tropicales y templados tienen hábitos nectarívoros. Algunos de los grupos de nectarívoros más diversificados en el orden Passeriformes están representados por los "sunbirds" (Nectariniidae) en África, y por los "honeyeaters" (Meliphagidae) en Australia (Collins & Rebelo 1987, Collins & Briffa 1982, Collins 1983, Paton 1986, Ramsey 1989). En el Neotrópico, en cambio, la nectarivoría especializada está restringida principalmente a la diversa familia Trochilidae ("picaflor"), con más de 300 especies. A pesar de la predominancia de los picaflor, las flores de varias especies de plantas en comunidades neotropicales son también visitadas por algunas aves Passeriformes (Stiles 1981). Así por ejemplo, visitan y consumen néctar de las flores de especies del género *Erythrina* en Centroamérica (Baker & Baker 1983) y del género andino *Puya* (Scogin & Freeman 1984). No se ha documentado, sin embargo, casos de nectarivoría ni polinización por aves Passeriformes en bosques templados de Sudamérica.

Un grupo de plantas de ambientes templados en las cuales la nectarivoría y polinización por aves Passeriformes es conocida es la familia de las Proteáceas. Las Proteáceas son una de las familias de plantas más diversas del hemisferio sur, especialmente en regiones mediterráneas y templadas de Sudáfrica y Australia (Collins & Rebelo 1987). Las especies de esta familia presentan una multiplicidad de despliegues florales, atrayendo una amplia variedad de animales nectarívoros, incluyendo aves, mamíferos y artrópodos (Collins & Rebelo 1987).

Barros (1945) observó que las abundantes flores rojas de *E. coccineum* (Proteaceae) atraían una variedad de especies de aves Passeriformes. Sin embargo, este autor no aclara si las aves acuden a las flores para consumir el néctar o en busca de insectos, ni tampoco discute la posibilidad de que ellas puedan actuar como agentes polinizadores de *E. coccineum*. En las mono-

grafías publicadas sobre aves chilenas (Johnson 1967, Araya & Millie 1986) tampoco se hace mención al hábito nectarívoro entre los Passeriformes.

El objetivo de este estudio fue precisar el tipo de interacción que existe entre *Embothrium coccineum* y las aves que visitan sus flores en bosques de la Isla de Chiloé (42°30' S), en el sur de Chile. Se abordaron las siguientes preguntas respecto a esta interacción: 1) ¿cuál es la identidad de las especies de aves que visitan las flores de *Embothrium coccineum* en bosques de Chiloé y cuál es su importancia relativa en términos de la tasa específica de visitas?; 2) ¿cuál es el valor calórico del néctar de *E. coccineum* y cuáles son los posibles beneficios energéticos para las aves nectarívoras?, y 3) además de los picaflor, ¿existen otras especies de aves que pudiesen actuar como polinizadores de *E. coccineum*?

En relación con la interacción entre aves nectarívoras y *E. coccineum*, se exploraron dos hipótesis. Primero, por sus características morfológicas (e.g., forma y largo del pico, menor tamaño corporal, Egli 1996) y conductuales (e.g., rápida movilidad entre flores), el picaflor *Sephanoides galeritus* es un nectarívoro más especializado y debería ser un polinizador más efectivo de *E. coccineum* que los Passeriformes que visitan sus flores, independientemente del número de visitas. En consecuencia, postulamos que los Passeriformes, aunque pueden consumir el néctar, son de escasa importancia como polinizadores de *E. coccineum*.

Segundo, existe evidencia experimental (Baker & Baker 1983, Martínez del Río et al. 1992) que el néctar de las flores polinizadas exclusivamente por picaflor tiene una mayor proporción de sacarosa que de las hexosas: fructosa y glucosa. En cambio, el néctar de las flores de especies visitadas por aves Passerinas presenta comúnmente una mayor concentración de hexosas que de sacarosa (Baker & Baker 1983, Martínez del Río et al. 1992). Martínez del Río et al. (1992) atribuyen esta diferencia a la menor

capacidad de algunas aves Passerinas para hidrolizar sacarosa. Esto se debería, por una parte, a la ausencia de la enzima sacarasa en algunas familias de aves, especialmente frugívoros pequeños, tales como Muscipidae, Sturnidae y Mimidae, y por otra parte al rápido paso de alimento por el tracto digestivo de las aves, lo que dificulta la hidrólisis de sacarosa. En consecuencia, las diferencias en la calidad química del néctar estarían asociadas a las diferentes preferencias de alimento de las aves nectarívoras. Así, si el néctar de *Embothrium coccineum* representa un recurso alimenticio importante y atractivo para una variedad de especies de aves Passeriformes, es esperable que contenga una mayor proporción de hexosas que de sacarosas, tal como se ha documentado en otras especies de plantas cuyo néctar es consumido por estas aves (Baker & Baker 1983). Sin embargo, es de notar que estos resultados se esperan sólo si las aves nectarívoras no tuvieran la enzima sacarasa. Por otra parte, es de destacar que otras aves Passeriformes, como *Zonotrichia capensis* que comparte parte del hábitat de las aves nectarívoras de este estudio, pero que sin embargo no fue observada consumiendo néctar de *E. coccineum*, y *Diuca diuca*, sí poseen la enzima sacarasa (Pablo Sabat, comunicación personal).

METODOS

El estudio se realizó en el bosque templado del sur de Chile, específicamente al norte de la Isla Grande de Chiloé (42°S, 73° 35' W), entre los sectores de Huelden y Caipulli (distantes entre sí aproximadamente 30 km), y a unos 20 km al este de Ancud.

En la región templada de Chile existen seis especies de Proteáceas leñosas, cuyas flores, de acuerdo a estudios de Riveros (1991), son visitadas y polinizadas por picaflores e insectos. Una de las especies de Proteáceas de más amplia distribución en Chile es *Embothrium coccineum* Forst., árbol endémico del bosque templado de

Sudamérica, que llega a medir hasta 18 m de alto y crece generalmente en bosques secundarios, en los márgenes de bosques primarios, en la cercanía de los cursos de ríos y en áreas de turberas. Presenta una extensa distribución altitudinal, desde el nivel del mar hasta los 1 200 m (Romero et al. 1987), y su ámbito latitudinal se extiende desde Linares (35° S) hasta Tierra del Fuego (55° S). Es también una especie ornamental frecuente en plazas y orillas de caminos (Rodríguez et al. 1985). Sus flores tubulares, de un color rojo intenso, son hermafroditas y están compuestas por cuatro tépalos fusionados con las anteras, con una abundante producción de néctar (Smith-Ramírez 1993). En la Isla de Chiloé (42° S), la floración de *E. coccineum* se concentra desde fines de septiembre a principios de diciembre, aunque es máxima en noviembre (Smith-Ramírez & Armesto 1994, Riveros & Smith-Ramírez 1996).

Se seleccionaron para este estudio árboles adultos de *Embothrium coccineum* (>8 m de alto), que tuvieran una abundante producción de flores en los años de estudio. La mayoría de los árboles se encontraban en el borde de bosques de crecimiento secundario, creados a partir de la expansión agrícola y ganadera del lugar. También se realizaron observaciones en árboles aislados, remanentes en medio de pastizales. Frecuentemente, junto a *E. coccineum*, se encontraban como parte del dosel de los fragmentos de bosques, individuos de las especies *Drimys winteri* (Winteraceae), *Amomyrtus luma* (Myrtaceae) y *Lomatia hirsuta* (Proteaceae), además de arbustos, como *Berberis buxifolia* y *B. darwinii* (Berberidaceae). En total se realizaron observaciones en 53 árboles de *E. coccineum*, durante el mes de noviembre de 1992 y 1993.

Censos de aves

Las visitas de aves a los árboles de *E. coccineum* se cuantificaron durante 242 períodos de observación de 30 minutos cada uno, en la segunda y tercera semanas de

noviembre, en dos años sucesivos de estudio (1992 y 1993). En el primer año los muestreos se realizaron diariamente en forma continua, entre las 7:00 y las 20:30. Debido a que la mayor actividad de las aves, determinada en el primer año de estudio, se concentró en las primeras horas de la mañana y al atardecer, al año siguiente se redujeron los muestreos diarios a dos períodos del día: el primero entre las 7:00 y las 10:30, y el segundo entre las 17:30 y las 20:30. Sólo se consideraron en este trabajo los datos tomados en días sin lluvia, que correspondieron a alrededor de 75% de los períodos de observación. En total se registraron 1 647 visitas de aves a flores de *E. coccineum*.

En cada período de observación se registró el número de individuos y de especies de aves que visitaron las flores de *Embothrium coccineum*, tomando notas sobre su conducta de alimentación y cerciorándose visualmente del consumo de néctar. En 55 de esas visitas se pudo registrar, además, el número total de flores visitadas por un mismo individuo. En algunos períodos de muestreo se observaron encuentros agresivos entre individuos, en cuyo caso se registró el número de agresiones y las especies de aves involucradas.

Para el propósito de identificar la avifauna asociada a las flores de *Embothrium coccineum* fue necesario distinguir los visitantes ocasionales de aquellas aves que consumían el néctar regularmente. Se definieron como aves regularmente nectarívoras aquellas que visitaron las flores en una proporción mayor o igual al 5% del total de visitas registradas en cada período de estudio anual y que, además, defendieran activamente los árboles y las flores como parte de su territorio.

Análisis del néctar

Se estimó el aporte energético del néctar de las flores de *Embothrium coccineum* determinando, en primer lugar, el volumen del néctar disponible en la mañana (N = 69 flo-

res) y su concentración en porcentaje peso/peso (N = 23 flores). La concentración de azúcares se determinó mediante un refractómetro manual (Reichert-Jung). El aporte energético de las flores (en calorías) se calculó usando el protocolo descrito por Bolten et al. (1979).

Se comprobó si las flores vaciadas por las aves nectarívoras en la mañana volvían a secretar néctar en el mismo día. Para ello se vació manualmente, alrededor de las 10 AM, un total de 64 flores, de 5 individuos, extrayendo entre 20 y 25 μ l de néctar de cada flor. Las flores vacías fueron cubiertas con bolsas para evitar que fueran visitadas por aves o insectos y se volvió a coleccionar su néctar a las 5 PM del mismo día.

Para estimar la producción de néctar y el largo de vida de cada flor, se marcaron en total 209 flores, en 10 inflorescencias de 2 individuos, registrando el período del día y la fecha de apertura de la flor y el número de días que se mantuvo abierta y secretando néctar.

Para determinar la composición de azúcares en el néctar floral de *Embothrium coccineum* se coleccionaron 35 muestras de néctar, provenientes de cuatro individuos, extrayéndoles un volumen conocido mediante papel absorbente Whatman. Posteriormente, se determinó la proporción de azúcares simples (glucosa y fructosa) y de sacarosa en el néctar mediante un cromatógrafo de alta resolución (HPLC) con columna de azúcares.

Transporte de polen

Para determinar si las principales aves nectarívoras visitantes de las flores de *Embothrium coccineum* transportaban polen en sus cuerpos, es decir, podrían ser polinizadores, se capturaron seis individuos de *Sephanoides galeritus* y cinco individuos de *Elaenia albiceps*, mediante redes de niebla. Usando cinta adhesiva, se recogió el polen adherido a la cabeza y el cuello de las aves. Posteriormente, los granos de polen fueron contados bajo microscopio, e identificados a nivel de especie, en base a muestras de polen de especies de la localidad.

RESULTADOS

Aves visitantes

En total, en los 242 períodos de observación sin lluvia, se registraron 1 647 visitas de aves a flores de *E. coccineum*. Durante noviembre de 1992 y 1993 se registraron visitas de nueve especies de aves a las inflorescencias de *Embothrium coccineum* (Fig. 1, Tabla 1). Debido a que durante todo el período de observación el número acumulado de especies de aves visitantes a las flores se aproximó a una asíntota (Fig.1), consideramos que este estudio permitió identificar el ensamble de especies de aves interactuantes con *E. coccineum* en bosques del sur de Chile.

Elaenia albiceps (Tyrannidae) resultó ser el principal visitante de las flores de *E. coccineum*, acumulando un 77% de las visitas a árboles, en los dos años de estudio (Tabla 1). Para alcanzar el néctar de las flores de *E. coccineum*, *Elaenia albiceps* frecuentemente se sostuvo suspendido volan-

do en el aire, de la misma manera que los picaflor, acercando su pico a las flores para extraer el néctar, visitando en cada vuelo una o dos flores de una sola inflorescencia (Fig. 2). Cuando las flores se encontraban accesibles desde una rama, *E. albiceps* consumió el néctar inclinándose hacia la flor, sin volar. Ambas conductas fueron igualmente frecuentes durante los períodos de observación.

El segundo visitante en importancia fue el picaflor, *Sephanoides galeritus*, que acumuló un 12% de todas las visitas de aves realizadas en los períodos de observación (Tabla 1). Aunque esta especie acumuló un porcentaje menor de las visitas que *E. albiceps*, en cada vuelo sin detenerse, el picaflor visitó un mayor número de flores de una o más inflorescencias en comparación con las otras especies de aves nectarívoras. En cada visita a un individuo de *E. coccineum*, *Sephanoides galeritus* visitó en promedio 24 flores (N = 43 observaciones, Tabla 2).

Otras aves visitantes relativamente frecuentes de las flores de *Embothrium coccineum*

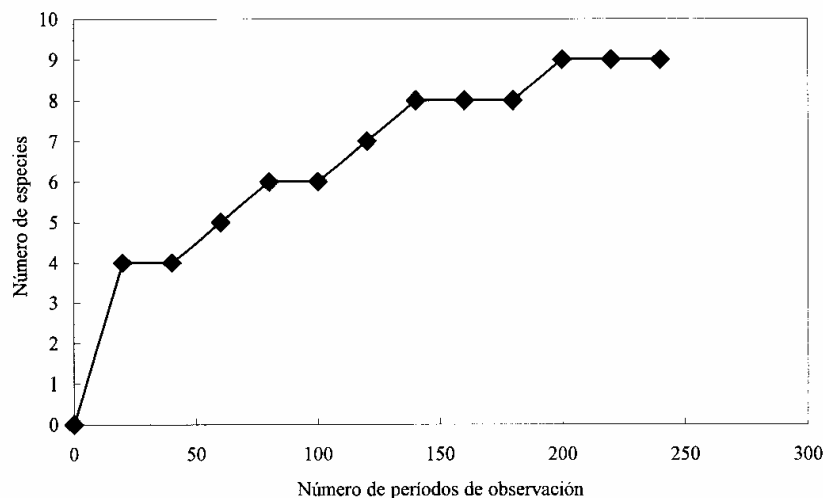


Fig. 1: Número acumulado de especies de aves nectarívoras visitantes de las flores de *Embothrium coccineum* (Proteaceae) durante los 242 períodos de observación en el bosque templado de Chiloé.

Accumulated number of nectar-feeding birds visiting the flowers of *Embothrium coccineum* (Proteaceae) during 242 observation periods in the temperate forests of Chiloé.

TABLA I

Especies de aves que consumen néctar de las flores *Embothrium coccineum* y su importancia relativa basada en el número de visitas a árboles durante 242 períodos de observación de 30 minutos cada uno.

Avian species feeding on nectar from flowers of *Embothrium coccineum* and their relative importance based on the number of visits to trees in 242 periods of observation of 30 minutes each.

Especies	Nombre común	Peso* (g)	Número de visitas	Frecuencia (%)
<i>Elaenia albiceps</i>	Fío-fío	17,0	1 260	76,6
<i>Sephanoides galeritus</i>	Picaflor	6,5	194	11,8
<i>Carduelis barbatus</i>	Jilguero	14,6	92	5,6
<i>Phrygilus patagonicus</i>	Cometocino	22,0	82	5,0
<i>Curaeus curaeus</i>	Tordo	73,0	8	0,5
<i>Molothrus bonariensis</i>	Mirlo	-	3	0,2
<i>Enicognathus leptorhynchus</i>	Choroy	-	2	0,1
<i>Zonotrichia capensis</i>	Chincol	21,5	2	0,1
<i>Anairetes parulus</i>	Cachudito	6,2	2	0,1
Total			1 645	

* Datos de Sabag (1993)

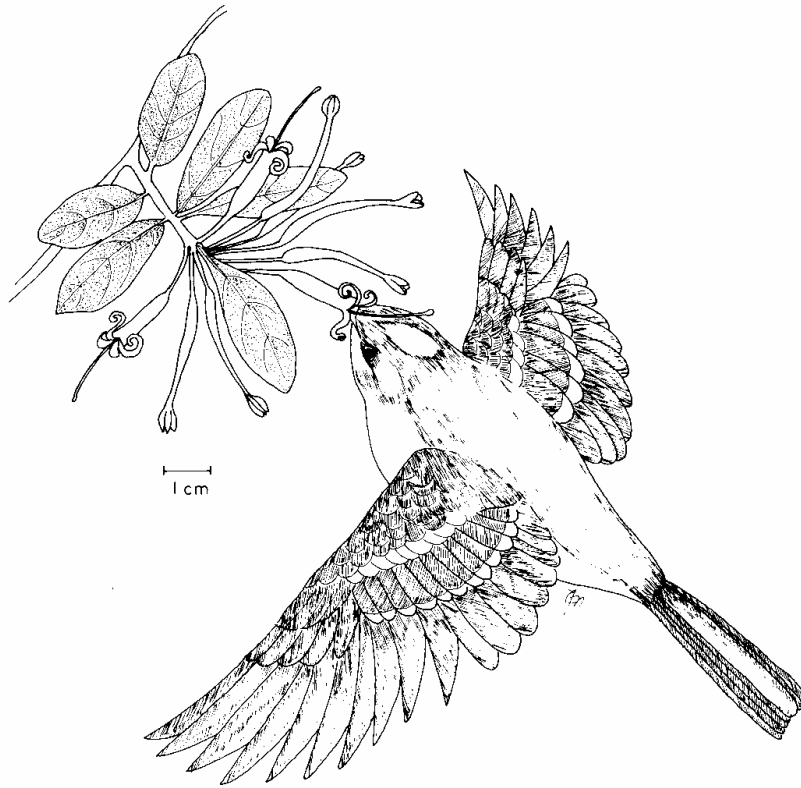


Fig. 2: Consumo de néctar de *Embothrium coccineum* (Proteaceae) por *Elaenia albiceps* (Tyrannidae) en el bosque templado de Chiloé. Frecuentemente, esta ave consume néctar de una o dos flores cada vez, manteniéndose en vuelo a la manera de los picaflores.

Elaenia albiceps (Tyrannidae) feeding on nectar of the flowers of *Embothrium coccineum* (Proteaceae) in temperate forests of Chiloé. Frequently, this bird feeds on nectar from one to two flowers at a time, while hovering in the same way as hummingbirds.

TABLA 2

Cuadro comparativo de rasgos que afectarían la efectividad de los dos principales polinizadores de *Embothrium coccineum*, el Passeriforme *Elaenia albiceps* y el Troquilido *Sephanoides galeritus*.

Comparative analysis of traits affecting the effectiveness of the two major avian pollinators of *Embothrium coccineum*, the Passerine *Elaenia albiceps* and the Trochilid *Sephanoides galeritus*.

	<i>Elaenia albiceps</i>	<i>Sephanoides galeritus</i>
Tasa de visitas a flores (N° aves/30 minutos)	5,2	0,80
N° granos polen de <i>Embothrium</i> transportados:		
Promedio/individuo	728 (N = 5)	27 (N = 6)
Rango	287-1 451	0-108
Otros granos de polen	0-38	2-596
Movilidad entre individuos	menor	mayor
N° flores visitadas por vuelo	1,5 (1-2)	24 (2-170)
Especificidad	alta	baja

neum fueron *Carduelis barbatus* y *Phrygilus patagonicus* (Tabla 1). Los individuos de estas dos especies se paraban en la rama que sostenía la inflorescencia y extraían el néctar inclinándose hacia las flores (Fig. 3). Nunca se les observó acercarse a las flores durante el vuelo. Visitantes menos frecuentes y, por lo tanto, considerados sólo nectarívoros ocasionales durante el período de este estudio fueron *Curaeus curaeus*, *Molothrus bonariensis* y *Enicognathus leptorhynchus* (Tabla 1). Los individuos de estas especies obtenían el néctar del mismo modo que *C. barbatus*, pero, por su mayor tamaño, particularmente en el caso del choroy, *E. leptorhynchus*, destruían una gran cantidad de flor al extraer el néctar.

En muchas ocasiones, las aves que se acercaban a los árboles fueron expulsadas por otras aves nectarívoras que habían arribado antes, produciéndose encuentros agresivos, probablemente de naturaleza territorial. *Elaenia albiceps*, *Sephanoides galeritus* y *Phrygilus patagonicus* defendieron uno o más árboles de *E. coccineum*, como parte de sus territorios, expulsando a todas las aves que se aproximaron, incluso si eran de mayor tamaño. Las agresiones fueron más frecuentes entre dos individuos de *E. albiceps* (86% del total de encuentros agresivos, N =

37), aunque se registraron con menor frecuencia encuentros agresivos entre *E. albiceps* y *Sephanoides galeritus* (N = 1), entre *E. albiceps* y *Carduelis barbatus* (N = 1) y entre *E. albiceps* y *Pyrope pyrope* (N = 1). En todas las ocasiones *E. albiceps* expulsó a sus oponentes. Se registraron además dos encuentros territoriales entre picaflores.

Otro visitante frecuente, colector del polen y néctar de las flores de *Embothrium coccineum*, fue el Himenóptero *Diphaglossa gayi*. Esta es una especie generalista, que visita flores de un gran número de especies de plantas en bosques del sur de Chile (Riveros 1991). No se observaron otros himenópteros o lepidópteros consumiendo néctar de flores de *E. coccineum*.

Néctar

Las 209 yemas florales marcadas en ramas de *E. coccineum* se abrieron en forma secuencial durante un período de 8 días. Un 65% de las flores marcadas se abrieron durante el día y un 35% durante la noche. Cada flor estuvo abierta durante cuatro días (promedio = 4, rango = 3-5 días).

Todas las flores marcadas cuyo néctar fue removido manualmente por la mañana, volvieron a secretar néctar hacia el final de

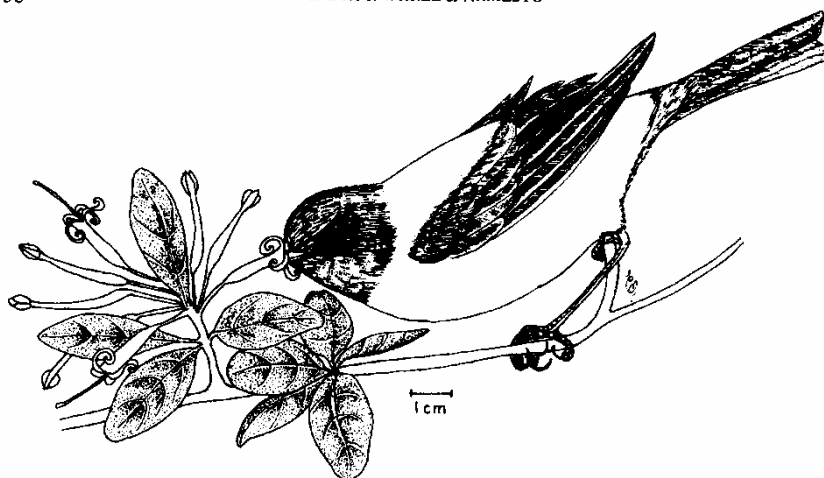


Fig. 3: Consumo de néctar de *Embothrium coccineum* (Proteaceae) por *Phrygilus patagonicus* (Fringillidae) en el bosque templado de Chiloé. El ave se inclina hacia las flores y consume néctar mientras se mantiene posado en una rama. El otro fringílido, *Carduelis barbatus*, consume el néctar de la misma manera.

Phrygilus patagonicus (Fringillidae) feeding on nectar of the flowers of *Embothrium coccineum* (Proteaceae) in temperate forests of Chiloé. This birds feeds on nectar from several flowers while perched on a twig of the tree. The other fringillid, *Carduelis barbatus*, consumes nectar in the same way.

la tarde. El 91% de las flores marcadas ($N = 64$) llenaron completamente la columna del estilo durante el curso de un día, es decir, repusieron un volumen equivalente al inicial. El 9% restante secretó néctar hasta aproximadamente la mitad o menos del volumen inicial.

En promedio, una flor de *E. coccineum* secretó 15,6 ml de néctar ($DE = 11,8$), al comienzo de la mañana, con una concentración promedio de 10,3% peso/peso de azúcares ($DE = 5,5$). Esta concentración equivale a 27,8 joules/flor (Bolten et al. 1979), los que a su vez corresponden a 6,9 calorías/flor. Una inflorescencia de *E. coccineum* presenta en promedio 22 flores ($N = 300$ inflorescencias), las cuales se abren progresivamente durante un período que varía entre una semana y un mes. La antesis comenzó con las flores ubicadas en el centro de la inflorescencia y continuó hacia la periferia. En promedio, en cada inflorescencia se abrió al menos una nueva flor cada día. De los antecedentes anterior-

res se puede estimar que una inflorescencia promedio produciría como mínimo 154 calorías en la forma de néctar durante todo su período de vida.

Las concentraciones de distintos azúcares en el néctar fueron las siguientes: sacarosa = 287,6 mg/ml ($DE = 33,3$), glucosa = 170 mg/ml ($DE = 16,4$) y fructosa = 257,5 mg/ml ($DE = 20,5$). En consecuencia, la composición de azúcares del néctar fue 40% sacarosa, 36% fructosa y 24% glucosa y la proporción de sacarosa versus hexosas, fue aproximadamente de 1:1,5.

Transporte de polen

Se contabilizaron en promedio 728 ($DE = 500$) granos de polen de *Embothrium coccineum* y 10 ($DE = 16$) granos de polen de otras especies de plantas en individuos de *Elaenia albiceps* capturados con redes de niebla en el área de estudio (Tabla 2). Los individuos de *Sephanoides galeritus* transportaban en promedio 27 ($DE = 44$) granos

de polen de *Embothrium coccineum*, y 183 (DE = 273) granos de otras especies de plantas. Además de *E. coccineum*, los picaflores transportaban principalmente granos de polen de dos especies de enredaderas de la familia Gesneriácea y del arbusto *Fuchsia magellanica* (Onagraceae). Se observó que ambas especies de aves llevaban el polen de *E. coccineum* casi exclusivamente adherido al plumaje del cuello.

DISCUSION

El consumo de néctar sería un comportamiento oportunista en un número importante de especies de aves del bosque templado de Chiloé, frente a una oferta limitada de otros recursos alimenticios durante los meses de primavera. Usamos el término oportunista para hacer referencia a la respuesta conductual de las aves a la abundancia estacional de un determinado recurso alimenticio. Por su frecuencia en bosques secundarios y márgenes de bosque, *Embothrium coccineum* sería una fuente importante de energía en forma de néctar para las aves en el área de estudio (Willson et al. 1996b).

Las principales aves visitantes de las flores de *E. coccineum*, con la excepción de *Sephanoides galeritus*, han sido descritas previamente como especialistas en el consumo de otros recursos, tales como semillas o insectos (Johnson 1967). Durante primavera, sin embargo, la oferta de frutos maduros y semillas en el bosque templado de Chiloé es la más baja del año (Smith-Ramírez & Armesto 1994). No existen antecedentes sobre la abundancia de insectos en esta área, pero es esperable que su mayor abundancia sea en los meses más cálidos, es decir, diciembre a febrero. En consecuencia, el néctar de *E. coccineum* se convertiría en un recurso valioso para las aves en los meses de primavera.

Por otra parte, debido a que tanto *E. albiceps* como *S. galeritus* transportan polen de *E. coccineum* en sus cuerpos es posible afirmar que, además de alimentarse, al menos al-

gunas especies de aves serían potenciales polinizadores de las flores de *E. coccineum*, estableciendo una interacción de tipo mutualista con esta especie arbórea. La siguiente discusión se centra en los aspectos ecológicos y evolutivos de la interacción entre *E. coccineum* y los dos nectarívoros que son los visitantes más importantes de sus flores: *Elaenia albiceps* y *Sephanoides galeritus*. En la Tabla 2 se comparan las cualidades de estos dos nectarívoros que determinan su importancia relativa como potenciales polinizadores.

Debido a que *E. albiceps* es más pesado (Tabla 1; Sabag 1993), tiene un pico más corto (Armesto et al. 1987) y realiza vuelos más breves entre flores, es un nectarívoro menos especializado que el picaflores. Si bien *Elaenia albiceps* acumula un número mayor de visitas a árboles de *E. coccineum* que *S. galeritus* (Tabla 2), esta última especie visitó un mayor número de flores en cada vuelo sin detenerse. De acuerdo a nuestras observaciones, *E. albiceps* transportaría polen frecuentemente dentro de un mismo árbol, debido a que establece territorios que incluyen uno o unos pocos árboles cercanos de *E. coccineum* (C. Smith-Ramírez & C. Sabag, obs. pers.). En contraste, los picaflores tienen territorios más extensos, transportando polen entre un mayor número de árboles más alejados de *E. coccineum*. Estos antecedentes apoyarían la hipótesis de que *Sephanoides galeritus* sería el polinizador más importante de *E. coccineum*.

Sin embargo, los picaflores utilizan una mayor amplitud de recursos florales en el área de estudio (Smith-Ramírez 1993) que *E. albiceps*, que consume solamente néctar de *E. coccineum* (López-Callejas et al. 1997) así lo corroboran la menor cantidad de polen de otras especies de plantas transportado por *E. albiceps* en su plumaje (Tabla 2). Esta diferencia podría incidir negativamente en la polinización exitosa de *E. coccineum* por el picaflores, debido a la deposición de polen de otras especies de plantas en los estigmas de *E. coccineum*. En segundo lugar, el número promedio de granos de polen de *E. coccineum* transportados por

cada individuo de *E. albiceps* es considerablemente mayor que el número de granos de polen transportados por los picaflores. El análisis de la Tabla 2 sugiere, por lo tanto, que aunque *E. albiceps* es un nectarívoro menos especializado, puede ser un polinizador de *E. coccineum* tanto o más importante que *S. galeritus*, a diferencia de nuestra impresión inicial.

Considerando los Passeriformes que consumen néctar de las flores de *E. coccineum* y la historia evolutiva de esta Proteácea, se podría esperar que la composición de azúcares del néctar de *E. coccineum* fuese diferente al de las plantas polinizadas exclusivamente por picaflores en el Neotrópico, que se caracterizan por una alta concentración de sacarosa (Stiles & Freeman 1993). *E. coccineum* es miembro de la tribu Embotriinae de las Proteáceas, cuyas flores son visitadas principalmente por Passeriformes en Australia y Oceanía (Collins & Rebeo 1987). Inicialmente postulamos que el néctar de *E. coccineum* debería presentar menor concentración de sacarosa que de hexosas. Efectivamente encontramos que los niveles de sacarosa (40%) son menores que los de glucosa + fructosa (60%). Los niveles de sacarosa en *E. coccineum* son menores que los determinados por Stiles & Freeman (1993) en una muestra de 104 especies de plantas principalmente visitadas por Troquílidos en Costa Rica. De acuerdo a estos autores existe una notable convergencia en la composición de azúcares del néctar de especies polinizadas por Trochilidae, con altas proporciones de sacarosa, 60-75%. Las proporciones de sacarosa en las plantas polinizadas por picaflores de Costa Rica coinciden con las determinadas en especies polinizadas por picaflores en el suroeste de Estados Unidos y en el noroeste de México (Freeman et al. 1984, 1985). Los niveles de sacarosa en *E. coccineum*, aunque menores que los de especies polinizadas por Trochilidae en el Neotrópico son más altos que los correspondientes a flores visitadas por Passeriformes o insectos, generalmente <10% (Baker & Baker 1983). A

pesar de la larga historia evolutiva de las Proteáceas en el Neotrópico, en contacto con los picaflores, las concentraciones de sacarosa en el néctar de *E. coccineum* no indican una clara selectividad por los picaflores como polinizadores. Sin embargo, es de notar que los niveles de concentración de azúcares de las flores de esta especie son cercanamente semejantes a los de flores de *Erithryna* polinizadas por picaflores (Martínez del Río et al. 1992). Antecedentes sobre la composición de azúcares en el néctar de Proteáceas de Oceanía afines a *E. coccineum* serían de gran interés para entender el papel selectivo de los polinizadores en la composición química del néctar floral. Asimismo, es necesario conocer si existe de la enzima sacarasa en *E. albiceps* para poder establecer en forma adecuada la relación entre concentración de azúcares y las razones de su preferencia por aves.

Elaenia albiceps, el principal visitante de las flores de *E. coccineum*, muestra una extraordinaria plasticidad conductual en su alimentación en bosques templados del sur de Chile. Esta especie migratoria es principalmente insectívora a mediados de otoño (Johnson 1965), principalmente frugívora en verano y principios de otoño (Sabag 1993) y, de acuerdo a nuestros resultados, es principalmente nectarívora en primavera. También consume frutos en su hábitat de invierno en Paraguay (Foster 1987). Martínez del Río et al. (1992) sugieren que Passeriformes del linaje Sturnidae-Muscicapidae, de dieta insectívora o frugívora, tienen dificultades en la digestión de sacarosa. Por lo general, la pulpa azucarada de los frutos carnosos contiene altas concentraciones de fructosa y glucosa, pero muy bajas concentraciones o ausencia de sacarosa (Martínez del Río et al. 1992). Martínez del Río et al. (1992) argumentaron que la actividad de sacarasa se habría perdido probablemente en los ancestros insectívoros de algunos grupos de Passeriformes, antes de la radiación de este grupo hacia hábitos frugívoros y nectarívoros.

Es probable que la conducta nectarívora de *Elaenia albiceps* sea una respuesta a la

gran abundancia de flores de *Embothrium coccineum* durante su máxima floración, en noviembre y diciembre. El néctar de *E. coccineum* es un recurso atractivo por su abundancia, alto aporte energético y la alta concentración de glucosa y fructosa. La utilización de determinados recursos alimenticios por parte de las aves se relaciona tanto con su disponibilidad en el hábitat, como con las necesidades energéticas individuales, así como con la presencia o ausencia de otros individuos y especies competidoras (Reecher & Gebisky 1990). En este caso, el néctar de *E. coccineum* constituye prácticamente la única fuente de alimentación de *Elaenia albiceps* en el bosque templado de Chiloé, a fines de octubre. Estimamos el aporte calórico del néctar de una flor de *E. coccineum* en 7 calorías. Este valor es cercano a las 5,5 calorías/flor estimadas previamente por Smith-Ramírez (1993) para *E. coccineum*, en otro sector de Chiloé.

Otras fuentes de alimento para *Elaenia albiceps* en la primavera son los arilos carnosos de la conífera *Podocarpus nubigena* (Willson et al. 1996a). Sin embargo, las tasas de visitas de *E. albiceps* a árboles de esta especie durante la época de producción de propágulos son menos frecuentes que las visitas a árboles de *E. coccineum* durante su máximo de floración en bosques de Chiloé (Willson et al. 1996a). No existe evidencia de que *E. albiceps* establezca territorios en *P. nubigena* como lo hace en individuos de *E. coccineum*. Por otra parte, se ha observado que en la época de primavera *Elaenia albiceps* prácticamente no consume insectos. En 150 horas de observación en este trabajo, sólo en una ocasión se observó un individuo de *E. albiceps* consumiendo pequeños insectos en vuelo.

El aporte energético del néctar de *E. coccineum* es comparable a los aportes promedio de los principales tipos de frutos carnosos consumidos por *E. albiceps* durante el verano en bosques del área de estudio (Sabag 1993). Se ha estimado que el valor calórico promedio de los frutos de *Drimys winteri* (Winteraceae), *Berberis buxifolia*

(Berberidaceae) y *Amomyrtus luma* (Myrtales) en los bosques de Chiloé es de 6, 13 y 47 calorías por fruto, respectivamente (Sabag 1993). Estos aportes calóricos son similares, o 2 a 7 veces mayores, que el aporte energético del néctar de una flor de *E. coccineum*, sin tomar en cuenta el costo energético de cada evento de alimentación. Para fines comparativos, debemos considerar que una vez que el néctar de una flor es consumido por un ave nectarívora, la flor vuelve a producir la misma cantidad dentro de un día y que, además, el tiempo de vida promedio de una flor es de cuatro días. Tomando en cuenta estos antecedentes, se puede inferir que en todo el tiempo de vida de una flor de *E. coccineum* esta puede producir una cantidad de calorías equivalentes a las de un fruto de *Amomyrtus luma*. Los frutos de esta especie se encuentran entre los más nutritivos y de mayor consumo por aves frugívoras en el bosque de Chiloé (Armesto et al. 1987).

CONCLUSION

El néctar de las flores de *Embothrium coccineum* (Proteaceae) es una importante fuente de alimento para al menos cuatro especies de aves del bosque templado de Chile durante la primavera, la estación con menor oferta de frutos y semillas. *Elaenia albiceps* (Tyrannidae) y *Sephanoides galearius* (Trochilidae) especies consideradas pivotales para la polinización y dispersión de frutos del bosque templado (Armesto et al. 1995), son los principales visitantes de *E. coccineum*, siendo además sus principales polinizadores, sin embargo, la efectividad relativa de estas dos especies en la polinización de *E. coccineum* debe ser determinada experimentalmente.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos especialmente la colaboración logística y las discusiones con Mary Willson, Tony de Santo y Carlos Sabag.

Agradecemos a Emma Elgueta, Claudia Hernández, Erica Salazar y Enrique Couve por su ayuda y compañía en el terreno, y a todos los propietarios que nos permitieron realizar estudios en sus bosques en Chiloé, en particular a Rodrigo Mandiola y Josefa Silva. Apreciamos la colaboración en laboratorio de Leonora Rojas, Claudia Ortiz y Gustavo Zúñiga, y los comentarios de María Victoria López y Peter Feinsinger y dos revisores anónimos. Agradecemos especialmente la elaboración de los dibujos (Figs. 2 y 3) realizados por Cecilia Fernández. Este trabajo fue financiado en parte por Fondecyt 92-1135 (labor en terreno). Por un grant de National Science Foundation, International Program a M. F. Willson. Cecilia Smith es Becaria de Conicyt. Esta es la publicación N° 7 de la Estación Biológica "Senda Darwin", Instituto de Investigaciones Ecológicas Chiloé.

LITERATURA CITADA

- ARAYA B & MILLIE G (1986) Guía de campo de las aves de Chile. Primera edición. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- ARMSTRONG JA (1987) Waratahs their biology, cultivation and conservation. Australian National Botanic Gardens. Occasional Publication Num. 9. Ed. Armstrong, Australian Government Publishing Service, Canberra, Australia.
- ARMESTO JJ, R ROZZI, P MIRANDA & C SABAG (1987) Plant-fruitivore interaction in South American temperate forests. *Revista Chilena de Historia Natural* 60:321-336.
- ARMESTO JJ, C SMITH-RAMIREZ & C SABAG (1995) The importance of Plant-mutualisms in Temperate Rainforest of Southern South America. En: RG Lawford, P Alaback & E Fuentes (eds) High Latitude Rain Forests and Associated Ecosystems of the West Coast of the Americas: Climate, Hydrology, Ecology and Conservation. Pp. 248-265 Springer-Verlag, Berlín.
- BAKER HG & I BAKER (1983) Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. En: C.E. Jones & R.J. Little (eds) Handbook of Experimental Pollination Biology: 117-141. Van Nostrand Reinhold, New York.
- BARROS R (1945) Aves polinizadoras y flores ornitófilas de Maullín. Actas de las Sesiones de la Academia Chilena de Ciencias Naturales, pp. 73-78.
- BELMONTE E, L CARDEMIL & MT KALIN ARROYO (1994) Floral nectarivory structure and nectar composition in *Eccelemocarpus scaber* (Bignoniaceae) a hummingbird-pollinated plant of Central Chile. *American Journal of Botany* 81: 493-503.
- BOLTEN P, P FEINSINGER, H BAKER & Y BAKER (1979) On the calculation of sugar concentration in flower nectar. *Oecologia* 41: 301-304.
- COLLINS BG (1983) Pollination of *Mimetes hirtus* (Proteaceae) by Cape Sugarbirds and Orange breasted Sunbirds. *Journal of South African Botany*. 49:124-142.
- COLLINS BG & P BRIFFA (1982) Seasonal variation in abundance and foraging of three species of Australian honeyeaters. *Australian Wildlife Research* 9: 557-569.
- COLLINS, B & T REBELO (1987) Pollination biology of the Proteaceae in Australia and southern Africa. *Australian Journal of Ecology* 12: 387-421.
- EGLI, G (1996) Biomorfología de algunas aves de Chile Central. *Boletín Chileno de Ornitología* 3: 2-9.
- FOSTER, M. (1987) Feeding methods and efficiencies of selected frugivorous birds. *The Condor* 89: 566-580.
- FREEMANN CE, WH REID, JE BECVAR & R SCOGIN (1984) Similarity and apparent convergence in the nectar sugar composition of some hummingbird-pollinated flowers. *Botanical Gazette* 145:132-135.
- FREEMAN CE, R WORTHINGTON & R CORRAL (1985) Some floral nectar-sugar compositions from Duran and Sinaloa, México. *Biotropica* 17: 309-313.
- JOHNSON AW (1967) The birds of Chile and adjacent regions of Argentina, Bolivia, and Peru. *Platt Establecimientos Gráficos*, Tomo II, 447 pp., Buenos Aires.
- LOPEZ-CALLEJAS M, P BOZINOVIC & C MARTINEZ DEL RIO (1997) Effects of sugar concentration on hummingbird feeding and energy use. *Comparative Biochemistry and Physiology* (en prensa).
- MARTINEZ DEL RIO C (1990) Sugar preferences in hummingbird: the influence of subtle chemical differences food choice. *Condor* 92: 1022-1030.
- MARTINEZ DEL RIO C, HG BAKER & I BAKER (1992) Ecological and evolutionary implications of digestive processes: Bird preferences and the sugar constituents of floral nectar and fruit pulp. *Experientia* 48: 544-551.
- PATON DC (1986) Honeyeaters and their plants in south-eastern Australia. En: E. Ford & D.C. Paton (eds) *The Dynamic Partnership: Birds and Plants in Southern Australia*: 32-41. Government Printer, Adelaide.
- RAMSEY MW (1989) The seasonal abundance and foraging behaviour of honeyeaters and their potential role in the pollination of *Banksia menziesii*. *Australian Journal of Ecology* 14:33-40.
- REECHER H & V GEBSKI (1990) Analysis of the foraging ecology of Eucalypt forest birds: sequential versus single point observations. Avian foraging theory, methodology and applications studies. En: *Studies in Avian Biology* No. 13. Cooper Ornithological Society.
- RODRIGUEZ, R, O MATTHEI & M QUEZADA (1985) Flora Arbórea de Chile. Imprenta Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- ROMERO MM, M RIVEROS, C COX & M ALBERDI (1987) Growth dynamics and phenology of *Embothrium coccineum* Forst. at different altitudes. *Revista Brasileira de Botânica* 10:139-145.
- RIVEROS M (1991) Aspectos sobre la biología reproductiva en dos comunidades en el sur de Chile, 40° S. Tesis de Doctorado, Universidad de Chile, Santiago.
- RIVEROS M & C SMITH-RAMIREZ (1996) Patrones de floración y fructificación en bosques del sur de Chile. En: J Armesto, C Villagrán y MTK Kalin (eds) *Ecología de los bosque nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago.

- SCOGIN R & CE FREEMAN (1984) Floral pigments and nectar constituents in the genus *Puya* (Bromeliaceae). *Aliso* 10: 617-619.
- SABAG C (1993) El rol de las aves en la dispersión de semillas en un bosque templado secundario de Chiloé (42° S). Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, 79 pp.
- SMITH-RAMIREZ C (1993) Los picaflores de Chiloé y su recurso floral. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 65-73.
- SMITH-RAMIREZ C & JJ ARMESTO (1994) Flowering and fruiting patterns in the temperate rainforest of Chiloé, Chile: ecologies and climatic constraints. *Journal of Ecology* 82: 353-365.
- STILES FG (1981) Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68:323-351.
- STILES FG & CE FREEMAN (1993) Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. *Biotropica* 25: 191-205.
- WILLSON MF, C SABAG, J FIGUEROA & JJ ARMESTO (1996a) Frugivory and seed dispersal of *Podocarpus nubigena* in Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 343-349
- WILLSON MF, C SMITH-RAMIREZ, C SABAG & JF HERNANDEZ (1996b) Mutualismos entre plantas y animales en bosques templados de Chile. En: JJ Armesto, C Villagrán & MTK Arroyo (eds) *Ecología de los bosque nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago.