



MORPHOLOGICAL CO-EVOLUTION BETWEEN
HUMMINGBIRDS' PEAKS AND PLANTS' COROLLAS?

¿CO-EVOLUCIÓN MORFOLÓGICA ENTRE LOS PICOS DE LOS
COLIBRÍES Y LAS COROLAS DE LAS PLANTAS?

Jorge Eduardo Burbano-Álvarez

Grupo de Investigación en Biología, Ecología y Conservación de Organismos Tropicales
(Biotropicun), Universidad de Nariño-Colombia, Cr 41B/N°16A-98/B: El Dorado/Ciudad: San
Juan de Pasto (Nariño-Colombia)-código postal: 520001-520099

ABSTRACT

In studies of the hummingbird-plant interaction the researchers have observed a pattern in which these organisms seem to be associated according to the morphological adjustment between hummingbird's peaks and plant's corollas, and is believed to be the result of morphology co-evolution between these structures, but, certain facts not consistent with this idea could lead to another interpretation of the phenomenon. I propose a different idea through analysis from: the morphological and ecological generalism in the interaction, and the importance of nectar for hummingbirds, phenomena that could explain the pattern. Probably the morphology of hummingbird's peak and plant's corollas have different causes to the interaction.

Key words: hummingbird-plant interaction, co-adaptation, morphological generalism, ecological generalism, morphological specialism, ecological specialism.

Correspondence to author:

joredubur@gmail.com

RESUMEN

En los estudios de la interacción colibrí-planta se ha registrado un patrón en el que estos organismos parecen asociarse de acuerdo al ajuste morfológico entre picos y corolas, y se cree producto de co-evolución morfológica entre esas estructuras, pero, ciertos hechos no consistentes con esa idea podrían dar lugar a otra interpretación del fenómeno. Aquí se propone una a partir del análisis de: el generalismo morfológico y ecológico en la interacción, y la importancia del néctar para los colibríes. Esto último y las limitaciones sobre el generalismo ejercidas por las formas y tamaños de picos y corolas explicarían por qué a medida que aumenta el tamaño de los picos de los colibríes en diferentes especies, estos incluyen entre sus recursos a plantas de corolas más largas, generándose así el patrón en cuestión. Es probable que las formas de picos y corolas no se relacionen con el uso que los colibríes hacen de ciertos tipos de corolas o el uso que las plantas hacen de los colibríes con ciertas formas de picos, si no, con procesos micro-evolutivos e inercia filogenética propiciados por el generalismo mencionado que no habría permitido la ocurrencia de patrones de interacción claros que produzcan procesos co-evolutivos.

Palabras clave: co-adaptación, generalismo morfológico, generalismo ecológico, especialismo morfológico, especialismo ecológico, néctar.

INTRODUCCIÓN

La interacción entre colibríes y plantas ha sido muy estudiada y varios investigadores piensan que la estrecha relación entre estos dos grupos de organismos involucra a procesos co-evolutivos. Características de las plantas tales como el color de las flores, la secreción de néctar, orientación, disposición de estructuras sexuales y forma tubular de las corolas, entre otras, se consideran producto de esa co-adaptación respecto a ciertas características de los colibríes, como su capacidad visual, dependencia del néctar, forma de sus picos, patrón de vuelo, etc. Pero, un aspecto muy destacado en la literatura de la interacción, se relaciona con la forma tubular de las corolas y la forma del pico de los colibríes que se cree producto de una relación especializada y co-evolucionada. Investigadores como Amaya-Márquez et al., (2001), Rodríguez y Stiles (2005) y Gutiérrez-Z (2008) destacan esta idea apoyándose en análisis eco-morfológicos que asignan a determinados grupos de plantas determinados grupos de colibríes, entre los que parece haber correspondencia morfológica pico-corola (corolas tubulares curvas y rectas, largas o cortas, se asocian especialmente con colibríes cuyos picos corresponden con esas formas y longitudes). Sin embargo, existen ciertos fenómenos de la interacción no considerados, que no parecen apoyar esa perspectiva y sugieren una explicación diferente de la hipótesis co-evolutiva pico colibrí- corola planta. En este ensayo, el único que ha abordado el tema y el primer trabajo en proponer una explicación diferente a la de la co-evolución, se hace evidente esa explicación analizando los resultados de varios estudios.

Darwin propuso la existencia del fenómeno llamado co-evolución aunque el término fue acuñado por Erlich y Raven (1964). Este ocurre entre dos o más organismos con estrechas relaciones ecológicas que ejercen presiones selectivas mutuas y sincrónicas, sin intercambio de material genético y que conducen a adaptaciones específicas recíprocas (Smith y Smith, 2001). El proceso es estimulado en interacciones entre especialistas porque existirá un efecto sobre la eficacia de supervivencia de los organismos (Fonturbel y Molina, 2005). El proceso co-evolutivo requiere especificidad, la evolución de un rasgo en una especie es debida a presiones selectivas de otros rasgos de otras especies del sistema, pues, los participantes de este evolucionan conjuntamente y al mismo tiempo en tiempo geológico (Janzen, 1980).

El fenómeno se ha reportado en varios modelos biológicos y ha sido concebido por los ecólogos como omnipresente en toda interacción (Thompson, 2003), dicha interacción entre plantas y colibríes no es la excepción, como se pone de manifiesto en los trabajos de Wolf et al., (1976), Snow y Snow, (1980), Brown y Bowers, (1984), Cotton, (1998), Amaya-Márquez et al., (2001), Gutiérrez-Z et al., (2004a), Rico, 2008 y Gutiérrez-Z, (2008). Se ha establecido que los colibríes escogen sus flores de acuerdo al ajuste morfológico pico-corola que influye en la eficiencia de extracción del néctar (Gutiérrez-Z y Rojas-N, 2001 y Gutiérrez-Z, 2008) y se cree producto de especialización y co-evolución entre esas estructuras (Kodric-Brown et al., 1984; Stiles, 1985; Amaya-Márquez et al., 2001; Cotton, 1998; Stiles, 2002; Kershaw, 2006).

La elección de recursos por acople pico-corola se ha ilustrado con asociaciones eco-morfológicas colibrí-planta donde las longitudes de picos y corolas parecen explicar las asociaciones de las especies, pero, la homogeneidad entre esas estructuras es débil. En los trabajos de Heinrich y Raven, (1972); Linhart y Feinsinger, (1980); Bucher y Mogens, (2001); Amaya-Márquez et al., (2001); Rodríguez y Stiles, (2005) y Gutiérrez-Z, (2008) queda claro que no se ha demostrado que los colibríes y las plantas pertenecientes a una asociación eco-morfológica determinada interactúen entre si de forma diferencial, por lo cual, plantas de corolas diferentes podrían ser usadas con similares frecuencias por colibríes de picos diferentes como lo ha manifestado Burbano-Álvarez (2012), lo que no sería coherente con la hipótesis de co-evolución.

En los trabajos de Smith-Ramirez, (1993), Camero, (1997), Amaya-Márquez et al., (2001), Gutiérrez-Z y Rojas, (2001), Gutiérrez et al., (2004a) y Rodríguez y Stiles, (2005) que apoyan la co-evolución pico-corola, se dice que los colibríes interactuaron también con plantas de síndromes diferentes al de ornitofilia; sin embargo no todos los colibrís se guían por el "criterio" mencionado para escoger recursos, como *Thalurania furcata* Gmelin, 1788 (Ayala, 1986) y que defienden territorios de plantas entomófilas como *Chalybura buffonii* Lesson 1832 (Camero, 1997). Otros prefieren corolas más largas y curvas que sus picos como *Threnetes leucurus* Linnaeus 1766 y *Phaethornis ruber* Linnaeus 1758 (Rodríguez y Stiles, 2005), otro de los colibríes de quien se duda sigan forrajeando de la forma típica es *T. leucurus* (Amaya-Márquez et al., 2001), colibríes con picos rectos como *Thalurania fannyi* DeLatre y Bourcier 1846, y extremadamente curvos como *Eutoxeres aquila* Bourcier 1847, que usan géneros de plantas con morfologías muy parecidas como *Heliconias*, *Costus* y otros (Gutiérrez-Z et al., 2004a), el mismo fenómeno también ha sido registrado por Amaya-Márquez et al., (2001) con otras especies. Por su parte Gutiérrez-Z y Rojas (2001), han observado altos niveles de competencia por flores entre especies con picos diferentes; Feinsinger y Tiebout, (1991) observaron interferencia en el transporte de polen entre plantas ornitófilas que afectan los procesos a nivel poblacional e interfieren en los procesos de selección natural, necesarios para que ocurra co-evolución morfológica entre picos y corolas.

Los comportamientos anteriores no apoyan la idea de la co-evolución morfológica pico-corola. Si para los colibríes es importante el acople pico-corola, tanto como para producir una fuerte especialización que desembocó en un proceso co-adaptativo entre esas estructuras, ¿Por qué ocurren las anteriores situaciones? Los colibríes no siempre prefieren las plantas que supuestamente han co-evolucionado con ellos y usan con similar frecuencia otros tipos de plantas, además, el acople morfológico señalado en las asociaciones eco-morfológicas no restringe eficazmente la interacción de las especies de una asociación con especies de otras asociaciones (Burbano-Álvarez, 2012). Investigadores como Ayala, (1986), Smith-Ramírez, (1993), Camero, (1997), Aizen et al., (2002) y Ramírez, (2004) no observaron que los colibríes busquen acople pico-corola para escoger recursos florales, ¿La escogencia de recursos y la co-evolución que depende de ellos son reales y omnipresentes?, ¿Qué tan general es ese patrón?, ¿La interpretación co-evolutiva para explicar las formas de picos de los colibríes y corolas de las plantas es necesaria en esta interacción?

Gutiérrez-Z y Rojas-N, (2001) demostraron que para el caso del colibrí *Eriocnemis mosquera* De Latre y Bourcier 1846, la forma y tamaño de picos y corolas afectan la eficiencia de extracción del néctar; Kodric-Brown et al., (1984), Buzato, (1995), Cotton, (1998), Rosero, (2003), Rodríguez y Stiles, (2005) y Buzato et al., (2000) han observado el mismo fenómeno para otras especies, no obstante la limitación no es absoluta, los colibríes visitan flores con corolas más largas o cortas que sus picos aunque sea en bajas frecuencias. Ahora bien, probablemente lo más importante para los colibríes en la elección de las flores son los aspectos relacionados con el néctar, como el volumen y el valor calórico que ofrecen (Stiles 1976 y Melendez-Akerman et al., 1997); Gutiérrez-Z, (2008) observó que el valor calórico del néctar se correlaciona positivamente con las frecuencias de visitas de los colibríes. Autores como Heinrich y Raven, (1972), Bolten y Feinsinger, (1978) y Linhart y Feinsinger, (1980) observaron que los colibríes de picos pequeños tienen recursos que en su mayoría son plantas entomófilas y plantas con síndrome de ornitofilia de corolas cortas, las primeras producen menos néctar pero con más concentración de azúcar y más energía (Bolten y Feinsinger, 1978 y Ramírez, 2004), lo que puede ser una estrategia para compensar la dieta.

Otro hecho documentado indica que cuando las corolas crecen en longitud, la cantidad de néctar ofrecido por las flores también aumenta (Gutiérrez-Z et al., 2004b; Rodríguez y Stiles, 2005; Gutiérrez-Z, 2008), esto podría explicar porqué los colibríes de picos cada vez más largos e inclusive los de picos cortos procuran incluir entre sus recursos a plantas de corolas cada vez más largas, aunque estos últimos las usen con menor frecuencia debido a las dificultades de acceso al néctar.

Lo que se propone es que las limitaciones o ventajas de la forma y el tamaño de los picos de los colibríes y las corolas de las plantas, explican las bajas o altas frecuencias de interacción entre estos organismos, pero, la importancia de los aspectos relacionados con el néctar explican el hecho de usarlas a pesar de esas limitaciones o ventajas. Estos dos aspectos importantes para los colibríes indicarían porqué los colibríes de picos grandes se asocian con plantas de corolas grandes y porqué los de picos pequeños se asocian de forma no exclusiva con plantas de corolas pequeñas y plantas entomófilas ya que es más fácil alcanzar el néctar, y porque a medida que el pico crece en las distintas especies de colibríes, tienden a incluir entre sus recursos a plantas con corolas cada vez más largas. Estos factores podrían estar produciendo el patrón eco-morfológico encontrado en los estudios. Por otro lado, la hipótesis del acople pico-corola para escoger recursos se ha puesto a prueba quizás solo tres veces (Kershaw, 2006, Samboni, 2010 y Burbano-Álvarez, 2012) y los resultados de los tres trabajos no sustentan dicha hipótesis, sin embargo, se encontró un patrón en el trabajo de Burbano-Álvarez, (2012) que indica que a medida que los picos de los colibríes crecen en las diferentes especies, el promedio de la longitud de las corolas de sus respectivos recursos florales también, lo cual, inicialmente apoya la hipótesis propuesta.

¿La forma de los picos y de las corolas son productos de la co-evolución morfológica en la interacción colibrí-planta?, algunos aspectos no han sido considerados, pero, son cruciales para abordar este tema. La co-evolución requiere un alto grado de especialización (Janzen, 1980; Smith y Smith, 2001). Los colibríes deberían estar altamente especializados en libar de plantas con corolas similares a sus picos. Las especies de plantas también deberían ser polinizadas cada una por colibríes con picos bastante similares a la forma y tamaño de sus corolas. Además, los colibríes deberían ser los únicos visitantes legítimos de tales plantas o no se podría estar seguro de que las corolas tubulares son producto de la interacción con los colibríes (las corolas tubulares representan el aspecto más importante en este contexto ya que esta es la característica producto de co-adaptación con los picos de los colibríes mencionada en la literatura), sin embargo, no se han encontrado estas condiciones en los trabajos que han apoyado la idea del proceso de co-evolución morfológica. Las plantas de los colibríes de pico pequeño son más que polifílicas por interactuar con insectos y aves, como lo demuestran los trabajos de Luteyn y Pedraza-Peñalosa, (2008), Ramírez, (2002) y Quevedo y Rosero, (2007). El generalismo morfológico y ecológico de ellas no permite que sean consideradas como co-evolucionadas con colibríes. Las plantas asociadas con los colibríes de pico mediano, también son generalistas ecológicos y morfológicos pero restringidas a especies de colibríes y en menor grado a insectos, sin embargo, en los dos casos es posible encontrar similitudes morfológicas entre picos y corolas, pero, la especificidad a niveles muy altos es una condición imprescindible para la ocurrencia de procesos co-evolutivos (Janzen, 1980; Gómez y Zamora, 1999; Gómez, 2002).

Las afinidades entre estructuras se encuentran en las interacciones a pesar del generalismo y es un fenómeno común (Oyama, 1986; Gómez, 2002; Thompson, 2003; Herrera, 2007). Es posible que las similitudes de picos y corolas se relacionen con factores diferentes a la interacción y sean solo casuales. Las curvaturas de los picos de los colibríes podrían relacionarse con factores diferentes a la interacción (Kershaw, 2006), es más, la forma de picos y corolas pudo no originarse directamente por la interacción (Burbano-Álvarez, 2012), Rodríguez y Stiles, (2005), señalaron que existen más factores de selección sobre la morfología de los colibríes ermitaños, como el forrajeo de artrópodos o selección sexual relacionado con los leks, fenómenos por fuera de la interacción podrían estar ocurriendo también en Trochilinae y haber influido en la evolución de los picos.

Investigadores como Ayala, (1986); Smith-Ramírez, (1993); Camero, (1997); Aizen et al., (2002); Ramírez, (2004); Samboni, (2006); Ramírez-Burbano y Sandoval-Sierra, (2007) y Burbano-Álvarez (2012) han resaltado el generalismo morfológico de los colibríes, no obstante, Ayala, (1986); Camero, (1997); Ramírez-Burbano y Sandoval-Sierra, (2007); Baptiste et al., (2007); Brand, (1992); Ramírez, (2002); Pansarin, (2003); Nassar y Ramírez, (2004); Ramírez, (2004) y Samboni, (2006) señalaron también el generalismo morfológico en plantas. La estrategia generalista en las interacciones de animales y plantas es más ventajosa porque brinda a los primeros la oportunidad de adquirir la energía de diferentes fuentes y a las plantas la oportunidad de tener más polinizadores, por ello es un fenómeno común en la naturaleza (Waser et al., 1996; Gómez y Zamora, 1999; Dilley et al., 2000; Lippok et al., 2000; Olessen, 2000; Thompson, 2001 y Gómez, 2002). Gutiérrez-Z y Rojas-N, (2001), encontraron que el 30% del néctar total diario por flor ofrecido a los colibríes provenía de plantas entomófilas y de otros síndromes diferentes al de ornitofilia, esto demuestra la importancia de estas para los colibríes y del generalismo para suplir los requerimientos de néctar.

La estrategia generalista brinda mayor margen de supervivencia (Medel et al., 2009) y promueve nuevas interacciones que amplían el nicho ecológico de los organismos. Se ha observado que los colibríes pueden establecer en poco tiempo interacciones fuertes con plantas traídas de otros continentes (Thompson, 2003). Estas situaciones propiciadas por el generalismo morfológico y ecológico también fueron observadas por Murcia, (2000) (ver Mazariegos, 2000) y otros autores como Amaya-Márquez et al., (2001); Thompson, (2003); Ramírez, (2004) y Rodríguez y Stiles, (2005); en estos trabajos se ha demostrado que la interacción entre colibríes y

plantas con síndromes diferentes al de ornitofilia es alta; Kershaw, (2006) reportó que los colibríes visitan con la misma frecuencia tanto a las plantas nativas como a las invasoras, con las que no se relacionaban de forma estrecha.

El generalismo es común en la interacción colibrí-planta (Riveros, 1991; Brand, 1992; Smith-Ramírez, 1993; Camero, 1997; Gutiérrez-Z y Rojas-N, 2001; Ramírez, 2004; Rodríguez y Stiles, 2005; Gutiérrez-Z, 2008). *Sephanoides galeritus* Molina 1782, presentó un espectro de recursos en el que las plantas con síndromes diferentes al de ornitofilia conformaban 82% (Smith-Ramírez, 1993) ¿En los colibríes la regla es interactuar con plantas de morfología contrastante y síndromes distintos?, estos hechos no permiten asociar morfológicamente a los colibríes con un grupo de plantas. En todos los trabajos sobre la interacción citados en el presente escrito, las plantas con síndromes diferentes al de ornitofilia son parte de los recursos de los colibríes, sin embargo, la atención se ha volcado a su interacción con las plantas de corola tubular, esto debido tal vez a la semejanza morfológica observada y la especialización que se ha asumido para explicar las formas de los picos y corolas mediante procesos de co-adaptación, pero, ¿Sólo la especialización explica las formas de esas estructuras?

Frecuentemente se recurre a la especialización como causa de la gran diversidad de especies y de las formas de las estructuras biológicas, entre los trabajos más relevantes sobre especialización se pueden citar los de Waser et al., (1996); Thompson, (2001); Gómez, (2002) y Valiente-Banuet, (2002). En los trabajos de Brown y Bowers, (1984); Cotton, (1998); Johnson y Steiner, (2000); Amaya-Márquez et al., (2001); Rico, (2008); y Gutiérrez, (2008), también se han tratado aspectos de especialización, todo lo anterior deriva del principio teórico del polinizador más eficiente, que señala que la selección natural favorecerá los rasgos morfológicos, ecológicos y fisiológicos de las plantas que sirvan para atraer a los visitantes florales que precisamente polinicen más eficientemente (Stebbins, 1970; Faegri y Van Der Pijl, 1979; Ambruster et al., 2000; Johnson y Steiner, 2000 y Gómez, 2002) Así, las plantas deberían ser polinizadas por un grupo pequeño de especies eficientes (Ambruster et al., 2000; Johnson y Steiner, 2000). Sin embargo, los sistemas de polinización generalistas también indican en los organismos rasgos que parecen producto de la especialización sin serlo (Oyama, 1986; Endara, 2000; Thompson, 2001; Gómez, 2002; Burbano-Álvarez, 2012) y son frecuentes (Dilley et al., 2000; Lippok et al., 2000; Thompson, 2001).

El generalismo proporcionaría mayor margen de libertad para conservar la inercia filogenética y la evolución no condicionada de características morfológicas de los organismos involucrados en las interacciones y esto permitiría que las variaciones hereditarias neutrales en los individuos no se seleccionen negativamente y tengan la oportunidad de fijarse en las poblaciones o al menos extenderse notablemente en ellas mediante procesos micro-evolutivos. Las variaciones neutrales han sido confirmadas a nivel molecular en varias poblaciones (Kimura, 1980; Blanc, 1981; Kimura, 1985 (citado en Chauvin, 2000)).

El margen de libertad de evolución se ve potenciado en los colibríes por las estrategias que usan para alcanzar el néctar de las flores estirando su lengua y alcanzando longitudes que doblan la del pico (Rodríguez y Stiles, 2005) o perforando las flores y usando los orificios hechos por otros nectarívoros (Brand, 1992), por lo cual, no están obligados a seguir el paso a la evolución de las corolas. Kershaw, (2006) observó que colibríes de picos cortos pueden visitar legítimamente a plantas de corolas largas, curvas y estrechas. Las variaciones neutrales en la morfología de las estructuras podrían ser revolucionarias en el sentido de que conllevarían a cambios evidentes y extremos. Se pueden emplear como ilustración los picos de los colibríes y las corolas de las plantas más pequeños y grandes respectivamente en un sistema colibrí-flor. Los organismos generalistas no observarían las restricciones de los procesos de especialización y co-evolución y evitarían así los perjuicios ocasionados por ello (Buchert y Mogens, 2001; Cope, 1896 y Osborn, 1917 (citados en Thompson, 2003)). Así, el generalismo podría explicar la proliferación de formas bastante dispares (Burbano-Álvarez, 2012).

Un aspecto empleado recurrentemente a favor de un proceso de especialización y co-evolución es el hecho de que en cada comunidad de colibríes se encuentran especies con picos de formas y tamaños distintos, pero, De duve, (1996) (citado en Chauvin, 2000), menciona que no todas las regiones del ADN son igualmente sensibles a las mutaciones, y Carlson, (1975) (citado en Blanc, 1981), propuso que existen regiones bastante conservadoras que controlan aspectos biológicos críticos y no permiten variaciones porque normalmente resultan letales, pero, hay regiones sensibles cuyas mutaciones no siempre afectan negativamente la eficacia biológica del organismo; es probable que aquella región que controla las características relacionadas con la forma y el tamaño del pico en los colibríes, sea sensible a las mutaciones y por ello el pico es tal vez la estructura que más varía en las comunidades de estas aves. El tamaño y la forma del pico podría no ser una característica crítica para la supervivencia de los colibríes y por lo tanto, tampoco la co-adaptación a las corolas de las plantas, siendo probablemente una estructura de libre evolución dentro de unos límites que parecen bastante separados gracias al generalismo morfológico en la selección de las flores. A pesar de que a los colibríes se les ha asociado con las plantas de corolas tubulares, no se cuenta con suficientes estudios que demuestren que los colibríes realmente interactúan más con ellas, por el contrario se ha encontrado que no existen diferencias en el uso que los colibríes hacen de plantas con corolas tubulares y otros tipos de plantas (Ayala, 1986; Smith-Ramírez, 1993; Aizen et al., 2002; Ramírez, 2004; Ramírez-Burbano y Sandoval-Sierra; 2007; Samboni, 2006; Burbano-Álvarez, 2012), lo que no permite asociarlos morfológicamente con un grupo de plantas o especies particulares.

Respecto a las formas tubulares de las corolas de las plantas vistas tradicionalmente como un producto de la interacción con colibríes, surgen hechos inquietantes que revelan contrariamente a lo esperado que las plantas de corolas tubulares son polifílicas (Ramírez, 2002) y muchas plantas reconocidas como entomófilas presentan también flores con corolas tubulares y de tamaños y colores similares a las visitadas por los colibríes, y muchas veces estos últimos extraen néctar de ellas y pueden ser mejores polinizadores (Wolf et al., 2000; Castellanos, 2007) y pueden terminar desplazando a los insectos (Castellanos, 2007), este tipo de situaciones no permiten asegurar que las formas tubulares de las corolas sean producto de selección mediada por la polinización de los colibríes, ¿a caso las plantas con que interactúan los colibríes evolucionaron junto a los insectos? Los colibríes y los insectos comparten un gran número de plantas y la interacción de las angiospermas con los insectos es más antigua (Ollerton, 1999), entonces, es probable que la morfología de las flores que interactúan con los colibríes hayan evolucionado independientemente de estos, de hecho, las flores de las angiospermas evolucionaron interactuando con insectos (Viejo-Montesinos, 1996; Ollerton, 1999). Esta afirmación es respaldada por el hecho de que las corolas tubulares han surgido de forma independiente en lugares donde los colibríes no están presentes como en Europa y Asia donde son polinizadas por insectos; ejemplos de esto se pueden encontrar en los trabajos de Herrera, (1989), Guitian et al., (1993), López, (2006) y Márquez et al., (2001).

Otro aspecto relevante es que los árboles filogenéticos relacionados con los cambios de polinizadores en tiempo evolutivo muestran que las plantas polinizadas por los colibríes aparecen en los extremos (Castellanos, 2007), indicando que se derivan de ellas y una relación más reciente con los colibríes. Es posible que los colibríes simplemente hayan aprovechado las plantas que ya existían, llegando a ser en algunos casos mejores polinizadores como se ha reportado para algunas especies del género *Penstemon* (Castellanos, 2007).

Los encuentros fortuitos de especies con complementariedades morfológicas son frecuentes y a veces las supuestas adaptaciones son extraordinarias y pueden confundirse con casos de especialización extrema y co-evolución (Thompson, 2003; Herrera, 2007). Este tipo de situaciones ha llevado al abuso del término co-evolución (Oyama, 1986).

Se puede concluir que el generalismo morfológico y ecológico extendido en las interacciones colibrí-planta no permite apoyar la idea de que las formas y tamaños de picos y corolas son producto de un proceso co-adaptativo y parece una mejor estrategia de supervivencia que probablemente no ha permitido la formación de modos de interacción claros que conlleven al desarrollo de procesos de especialización y co-evolución morfológica, siendo posible que las formas de esas estructuras sean producto de la inercia filogenética y procesos micro-evolutivos propiciados por ese generalismo u otros factores, sin embargo, el generalismo está restringido de manera no absoluta por la forma y el tamaño de picos y corolas. El néctar parece un factor importante en la elección de recursos, por lo cual, a medida que el pico de los colibríes crece en las diferentes especies, estas pueden incluir entre sus recursos a plantas de corolas cada vez más largas que producen más néctar, lo que puede explicar el patrón recurrente que ha sido interpretado como producto de co-adaptaciones entre los picos de los colibríes y las corolas de las plantas o procesos co-evolutivos.

REFERENCIAS

1. Aizen, M.A., D.P. Vázquez y C. Smith-Ramirez, 2002. Historia natural y conservación de los mutualismos planta-animal del bosque templado de Sudamérica austral. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 79-97.
2. Amaya-Márquez, M., F.G. Stiles y J.O. Rangel, 2001. Interacción planta-colibrí en Amacayacu (Amazonas-Colombia): una perspectiva palinológica. *Caldasia*, 23(1): 301-322.
3. Ambruster, W., C. Fenter y M. Dudash, 2000. Pollination "principle" revisited. specialization, pollination syndromes, and the evolution of flowers. *Det Norske Videnskaps-Akademi. I. Matematisk Naturvidenskabelige Klasse. Skrifter, Ny Serie*, 39: 179-200.
4. Ayala, A.M., 1986. Aspectos de la relación entre *Thalurania furcata colombica* (Aves: Trochilidae) y las flores en que liba, en un bosque subandino. *Caldasia*, 14 (68-70): 549-560.
5. Baptiste, M.P., T. Bolaños y J.A. Ahumada, 2007. Correspondencia morfológica entre la longitud de corola de algunas especies de plantas de bosque andino y la longitud del culmen de *Coeligena bonapartei* y *Heliangelus exortis* (Trochilidae: Aves). *Ecología, Biodiversidad y Conservación*, P. 215.
<http://www.botanica-alb.org/Publicaciones/Otros/7EcoCons.pdf> (accesado en marzo 20, 2009).
6. Blanc, M., 1981. "Las teorías de la evolución hoy". *Mundo Científico*, 2 (12): 288-303.
7. Bolten, A.B. y P. Feinsinger, 1978. Why do hummingbird flowers secrete dilute nectar? *Biotropica*, 10 (4): 307-309.
8. Brand, M., 1992. Algunas interacciones entre el gremio de los colibríes y las ericáceas *Maclanea rupestris* y *Bejaria resinosa* en el páramo "El Granizo", Cundinamarca, Colombia. 21 p. (Tesis profesional, Universidad Nacional, Colombia).
9. Brown, J.H. y M.A. Bowers, 1984. Community organization in hummingbirds: Relationships between morphology and ecology. *The Auk*, 102: 251-269.
10. Bucher, A. y J. Mogens, 2001. The fragility of extreme specialization: *Passiflora mixta* and its pollinating hummingbird *Ensifera ensifera*. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 323-329.

11. Burbano-Álvarez, J.E., 2012. Evaluación de la hipótesis de co-evolución morfológica pico colibrí-corola planta en un sistema colibrí-flor alto andino en el sur de Colombia (Volcán Galeras), Colombia. 90 p. (Tesis profesional, Universidad de Nariño, Colombia).
12. Buzato, S., 1995. Estudio comparativo de flores polinizadas por beija-flores en tres comunidades de Mata Atlántica no sudeste do Brazil. 103 p. (Tesis doctoral, Instituto de Biología, Universidad Estatal de Campinas, Brasil).
13. Buzato, S., M. Sazima y I. Sazima, 2000. Hummingbirds-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica*, 32 (4b): 824-841.
14. Camero, A., 1997. Estrategias de forrajeo de colibríes y su impacto en la biología reproductiva de *Aphelandra barkleyi* Leonard (Acanthaceae). 48 p. (Tesis profesional. Universidad Nacional, Colombia).
15. Castellanos, M.C., 2007. Cambio de polinizador en tiempo evolutivo en plantas de *Penstemon schmidel* (Scrophulariaceae). Cuadernos de Biodiversidad: P. 3-9. http://rua.ua.es/dspace/bitstream/10045/3212/1/cuadbiod24_01.pdf (accesado en noviembre 08, 2010).
16. Chauvin, R., 2000. Darwinismo, el fin de un mito. Espasa Forum. Madrid. 330 p.
17. Cotton, P.A., 1998. Coevolution in an Amazonian hummingbird-plant community. *Ibis*, 140: 639-646.
18. Dilley, J.D., P. Wilson y M.R. Mesler, 2000. The radiation of *Calochortus*: generalist flowers moving through a mosaic of potential pollinators. *Oikos*, 89: 209-222.
19. Endara, L., 2000. Ecología de la polinización de cuatro especies del género *Dracula* (Orchidaceae) al noroccidente del Ecuador. La botánica en el nuevo milenio. Resúmenes del Tercer congreso ecuatoriano de botánica, P. 1-124. <http://www.joethejuggler.com/Funbotanica/Resumenes.pdf> (accesado en junio 07, 2011).
20. Erlich, P.R. y P.H. Raven, 1964. Butterflies and plants: a study in co-evolution. *Evolution*, 18: 586-608.
21. Faegri, K. y L. Van Der Pijl, 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press. Oxford. 244 p.
22. Feinsinger, P. y H.M. Tiebout, 1991. Competition among plants sharing hummingbird pollinators: laboratory experiments on a mechanism. *Ecology*, 72: 1946-1952.
23. Fonturbel, F. y C. Molina, 2005. Mecanismos genéticos del proceso de co-evolución. *Elementos*, 57(12): 21-27.
24. Gomez, J.M., 2002. Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 105-116.
25. Gomez, J.M. y R. Zamora, 1999. Generalization vs specialization in the pollination system of *Hormatopylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology*, 80: 796-805.
26. Guitian, J., J.M. Sanchez y P. Guitian, 1993. Biología y conservación de *Petrocoptis grandiflora* en el Noroeste Ibérico. *Botánica Complutensis*, 18: 123-128.

27. Gutiérrez-Z, A., 2008. Las interacciones ecológicas y estructura de una comunidad altoandina de colibríes y flores en la cordillera oriental de Colombia. *Ornitología Colombiana*, 7: 17- 42.
28. Gutiérrez-Z.A. y S. Rojas-N, 2001. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos del volcán Galeras (sur de Colombia). 108 p. (Tesis profesional Universidad Nacional, Colombia).
29. Gutiérrez-Z, A., E. Carillo y S. Rojas (Eds.), 2004a. Guía Ilustrada de los colibríes de la reserva natural Rio Nambí. FPAA, FECA, ECOTONO, Bogotá. 156 p.
30. Gutiérrez- Z, A., S. Rojas-N y F. Stiles, 2004b. Dinámica anual de la interacción colibrí – flor en ecosistemas altoandinos. *Ornitología Neotropical*, 15: 1-9.
31. Heinrich, B. y P.H. Raven, 1972. Energetics and pollination ecology. *Science*, 176: 597-602.
32. Herrera, C.H., 2007. Azar, naturaleza y naturalidad. *Quercus*, 253: 6-7.
33. Herrera, J., 1989. Aminoácidos en el néctar de plantas del sur de España. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 45 (2): 475-482.
34. Janzen, D.H., 1980. When is it coevolution? *Evolución*, 34: 611-612.
35. Johnson, S.D. y K.E. Steiner, 2000. Generalization vs specialization in plant pollinations systems. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 140-143.
36. Kershaw, F.L.A., 2006. The co-evolution of hummingbird bill morphology and floral structures with regard to both native and non-native flower species. Department of Biology, School of Biological Sciences, Leeds University, Leeds, LS2 9JT. Pp. 33-35.
37. Kimura, M., 1980. Teoría neutralista de la evolución molecular. *Investigación y Ciencia*, 40: 46-55.
38. Kimura, M., 1985. Natural selection and neutral evolution. En: R. Chauvin (Ed.), *Darwinismo, Embriología y Genética*. Espasa Forum, Madrid. Pp. 213-231.
39. Kodric-Brown, A., J.H. Brown, G.S. Beyers y D.F. Gori, 1984. Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. *Ecology*, 65: 1358-1368.
40. Linhart, Y.B. y P. Feinsinger, 1980. Plant-hummingbird interactions: Effects of island size and degree of specialization on pollination. *Journal of Ecology*, 68: 745-760.
41. Lippok, B., A.A. Gardine, P.S. Williamson y S.S. Renner, 2000. Pollination by flies, bees, and beetles of *Nuphar ozarkana* and *N. advena* (Nymphaeaceae). *American Journal of Botany*, 87: 898-902.
42. López, G., 2006. Los árboles y arbustos de la península Ibérica e Islas Baleares. 2a edición. Aedos. Barcelona. 1341 p.
43. Luteyn, J. y P. Pedraza-Peñalosa, 2008. The plant family Ericaceae. The New York Botanical Garden. New York. <http://www.nybg.org/bsci/res/lut2/> (accesado en enero 02, 2008).
44. Márquez, B., P. Hidalgo, A. Heras, R. Velasco y R. Cordoba, 2001. *Erica Andevalensis*: Un brezo endémico y en peligro de extinción de la zona minera de Huelva. *Jornadas Técnicas de Ciencias Ambientales*, P. 5.

<http://www.uhu.es/francisco.cordoba/investigacion/divulgacion/pdf/Erica%20andevalensis.pdf> (accesado en noviembre 23, 2012)

45. Mazariegos, L., 2000. Joyas aladas de Colombia. Imprelibros. Cali. 256 p.
 46. Medel, R., M.A. Aizen, y R. Zamora (Eds.), 2009. Ecología y evolución de interacciones planta-animal. Universitaria. Santiago de Chile. 343 p.
 47. Melendez-Akerman, E., D.R. Campbell y N.M. Waser, 1997. Humingbird behavior and mechanism of selection on flower color in *Ipomopsis*. *Ecology*, 78 (8): 2532-2541.
 48. Murcia, C., 2000. Co-evolución de los colibríes y las flores. En: L. Mazariegos (Ed.), Joyas Aladas de Colombia. Imprelibros. Cali. Pp. 120-130.
 49. Nassar, J.M. y N. Ramirez, 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Systematics and Evolution of plants*, 248: 31-44.
 50. Olessen, J.M., 2000. Exactly how generalised are pollination interactions? *Det Norske Videnskaps-Akademi. I. Matematisk Naturvidenskapsklasse. Skrifter, Ny Serie*, 39: 161-178.
 51. Ollerton, J., 1999. La evolución de las relaciones polinizador-planta en los artrópodos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 26: 741-758.
 52. Oyama, K., 1986. La co-evolución. *Ciencias*, número especial: 64-73.
 53. Pansarin, E.R., 2003. Biología floral de *Cleistes macrantha* (Barb.Rodr.) Schltr. (Orchidaceae:Vanilloideae: Pogoniinae). *Revista Brasileira de Botânica*, 26: 73-80.
 54. Quevedo, Y.C. y L.L. Rosero, 2007. Biología de la polinización de *Gaulthria rigida* Kunth (ERICACEAE) en el parque natural municipal ranchería, Boyaca-Colombia. P 1.
- http://virtual.uptc.edu.co/drupal/files/015_biologia_polinizacion.pdf (accesado en marzo 07, 2010).
55. Ramírez, N., 2002. Niveles de especialización floral y polinización. Simposio de evolución y biogeografía de plantas neotropicales: la perspectiva filogenética II. P. 514. <http://www.botanica-alb.org/Publicaciones/Otros/17Simposios.pdf> (accesado en enero 21, 2011).
 56. Ramírez, M.B., 2004. Patrones de uso de los recursos florales por la comunidad de colibríes (Aves: Trochilidae) del sector Charguayaco, Parque Natural Nacional Munchique, El Tambo, Cauca, Colombia. 81 p. (Tesis profesional, Universidad del Cauca, Colombia).
 57. Ramírez-Burbano, M.B. y J.V. Sandoval-Sierra, 2007. Uso de recursos florales por el samarrito multicolor *Eriocnemis mirabilis* (Trochilidae) en el parque nacional natural Munchique, Colombia. *Ornitología Colombiana*, 5: 64-77.
 58. Rico, A., 2008. Relaciones entre morfología y forrajeo de artrópodos en colibríes de bosque altoandino. *Ornitología Colombiana*, 7: 43-58.
 59. Riveros, M., 1991. Aspectos sobre la biología reproductiva en dos comunidades del sur de Chile, 40°S. 302 p. (Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Chile).
 60. Rodríguez C.I. y F.G. Stiles, 2005. Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la amazonia colombiana. *Ornitología Colombiana*, 3: 7-27.

61. Rosero, L., 2003. Interacciones planta/beija-flor em tres comunidades vegetais da parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Amazonas (Colombia). 110 p. (Tesis doctoral, Instituto de Biología, Universidad Estatal de Campinas, Brazil).
62. Samboni, G.V., 2010. Interacción colibrí-flor en un bosque fragmentado seco montano. (Reserva Natural El Chormolán). Vereda Hatotongosoy. Buesaco, Colombia. 110 p. (Tesis profesional, Universidad de Nariño, Colombia).
63. Smith-Ramirez, C., 1993. Los picaflor y su recurso floral en el bosque templado de la isla de Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 66: 65-73.
64. Smith, R. y T. Smith (Eds.), 2001. *Ecología*. 4a edición, Addison Wesley, Madrid. 609 p.
65. Snow, B. y D. Snow, 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology*, 38: 105-139.
66. Stebbins, G.L., 1970. Adaptive Radiation of Reproductive Characteristics in Angiosperms, I: Pollination Mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 307-326.
67. Stiles, F.G., 1976. Taste preferences, color preferences, and flower Choice in hummingbirds. *Condor*, 78: 10-26.
68. Stiles, F.G., 1985. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornitología Neotropical*, 36: 757-787.
69. Stiles, F.G., 2002. La interacción colibrí-flor: picos, corolas y mas allá. Simposio de evolución y biogeografía de plantas neotropicales: la perspectiva filogenética II. P. 515. <http://www.botanica-alb.org/Publicaciones/Otros/17Simposios.pdf> (accesado en enero 29, 2010).
70. Thompson, J.D., 2001. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system? *Oecologia*, 126: 386-394.
71. Thompson, J., 2003. *El proceso coevolutivo*. Fondo de Cultura Económica. México. 420 p.
72. Valiente-Banuet, A., 2002. Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares de México. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 99-104.
73. Viejo-Montesinos, J.L., 1996. Co-evolución de plantas e insectos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 13: 13-19.
74. Waser, N.M., L. Chittka, M.V. Price, N.M. Willians y J. Ollerton, 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77: 1043-1060.
75. Wolf, L.L., F.G. Stiles y F.R. Hainsworth, 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology*, 45 (2): 349-379.
76. Wolff, D.A., M. Braun, A.D. Stevens y S. Liede, 2000. *Isera alba* (Rubiaceae): una planta esfingófila polinizada por colibríes? La botánica en el nuevo milenio. Resúmenes del tercer congreso ecuatoriano de botánica. P. 26.
<http://www.joethejuggler.com/Funbotanica/Resumenes.pdf> (accesado en enero 17, 2011).