UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Redes de interacción mutualista colibrí-flor en el Parque Nacional Natural Munchique: ¿La pérdida de un colibrí endémico y en peligro crítico de extinción, acarrea el colapso del sistema?

Mónica Beatriz Ramírez Burbano

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias, Departamento de Biología

Bogotá, Colombia

2013

Redes de interacción mutualista colibrí-flor en el Parque Nacional Natural Munchique: ¿La pérdida de un colibrí endémico y en peligro crítico de extinción, acarrea el colapso del sistema?

Mónica Beatriz Ramírez Burbano

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Ciencias – Biología

Director:

Ph.D. Frank Gary Stiles

Codirectora:

Ph.D. Catalina González

Línea de Investigación:

Ecología

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias, Departamento de Biología

Bogotá, Colombia

2013

"Esto sabemos.
Todo está conectado
como la sangre
que une a la familia...
Lo que le acaece a la tierra,
acaece a los hijos e hijas de la tierra.
El hombre no tejió la trama de la vida;
es una mera hebra de la misma.
Lo que le haga a la trama,
se lo hace a sí mismo."

Ted Perry (inspirado en el jefe Seattle)

Agradecimientos

A F. Gary Stiles de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá y Catalina González de la Universidad de Los Andes –Bogotá, por su apoyo incondicional y dirección durante la ejecución del estudio. A la Universidad Nacional de Colombia – sede Bogotá y la Universidad de los Andes por el apoyo logístico en la identificación del material polínico. A Julia Astegiano de la Universidad de São Paulo –Brasil por su apoyo y asesoría. A los profesores Pedro Jordano y Marco Mello, (Estación biológica Doñana CSIC, España y Universidade Federal de Minas Gerais, Brasil; respectivamente) quienes resolvieron varias dudas clave para la culminación de la tesis. A Bernardo Ramírez por identificación de material de herbario. A la Fundación Colibrí por permitir y financiar el montaje de muestras de polen. A Idea Wild por la financiación de equipos para muestreo en campo. A American Bird Conservancy y Fundación ProAves por el apoyo económico para muestreos del hábitat de *E. mirabilis* en Veinte de Julio. A Isaac Bedoya, director del PNN Munchique por su colaboración. A Vladimir Sandoval por su apoyo en campo y aportes al estudio. A Marciano Salazar (Q.E.P.D.) por su apoyo en campo en la localidad del Veinte de Julio. Así mismo a Los funcionarios del PNN Munchique: Jairo Arias, Huber Pino y Enrique Maca por todo su apoyo en el campo. A Orlando Rangel por permitir el uso del microscopio en su laboratorio, así como a Leider Palacios por su apoyo en la identificación del polen. A Beatriz Salgado por la compañía y apoyo durante los muestreos, quien junto a Carolina Alcázar fueron un gran apoyo durante la escritura del documento final. A mi madre Lina Burbano, por su apoyo incondicional, compañía y amor, tan invaluables para todo el desarrollo de este trabajo y así mismo a mi hermana Lina Marcela y mi abuela quienes siempre con amor y paciencia han apoyado el proceso. A mis entrañables amigos, hermanos de la vida, que siempre han estado al tanto de mi avance en el proyecto, con su apoyo y afecto: René Valencia, Diana Muñoz, Katerine Alzate, Claudia Valencia, Ana S. Tovar, Adriana Tapia, Juan P. López, Lix D. Mosquera, Angie Muñoz, Fernando Ayerbe, Juan Pablo López; y especialmente a Federico Nieves por su amor, paciencia y consejos. Por la presencia en mi vida de éstas personas me siento la más afortunada.

Resumen

El estudio de las especies y sus interacciones a manera de red permite la descripción de aspectos clave de la estructura y propiedades que determinan la estabilidad de estos sistemas ecológicos y por lo tanto, las consecuencias de las perturbaciones. Así son una herramienta útil en el análisis de sistemas donde interactúan especies en peligro de extinción y dar conceptos ecológicos claros para su conservación. En este estudio se analiza una red mutualista de interacciones entre colibríes y plantas en la que una especie de colibrí (*Eriocnemis mirabilis*) es endémico y se encuentra en peligro crítico de extinción, con el fin de encontrar los aspectos determinantes de su participación en la red de interacciones y sus preferencias particulares, así como conocer las características globales de la red, su estructura y aspectos determinantes de su estabilidad. Para esto se recopila la información del uso de recursos florales por los colibríes en dos localidades del PNN Munchique con los registros por observación directa y análisis del polen que acarrean en sus picos y plumaje; una localidad con datos comparativos de hábitats de presencia y ausencia de *E. mirabilis*. Finalmente se lleva a cabo el análisis de la red de interacciones a partir de los datos de uso de recursos florales por los colibríes, describiendo su topología y simulando la extinción aleatoria y selectiva de las especies para conocer su efecto sobre la misma y el papel de las especies participantes en la red de interacciones. Se encontró que *E. mirabilis* es una de las principales especies de la red, que aporta sustancialmente a su estructura junto a otras especies de colibríes (*Haplophaedia aureliae, Coeligena torquata, Metallura tyrianthina* y *Phaethornis syrmatophorus*). Estas especies son las más conectadas, poseen valores de dependencia relevantes de parte de especies de plantas, poseen valores de fuerza de interacción mayores y tienen medidas de centralidad que las ubican como primordiales en la red, sumado a que su extinción simulada puede provocar en mayor proporción la extinción en cascada de las demás especies participantes en la red. Tales características en especial de *E. mirabilis* hacen urgente la implementación de planes dirigidos a su conservación, teniendo en cuenta que es una especie categorizada como en peligro crítico de extinción.

Palabras clave: Redes mutualistas, Red de polinización, *Eriocnemis mirabilis,* especies clave, extinción, hábitat.

Abstract

The study of species and their interactions as a network, allow the description of key aspects of the structure and the properties that determine the stability of these ecological systems and consecuently, the consequences of disturbances. Therefore, they are a useful tool to analize systems where endangered species interact, and thus provide clear ecological concepts for their conservation. In this study, I analize a network of interactions between hummingbirds and plants, in which a hummingbird, *Eriocnemis mirabilis,* is endemic and critically endangered, in order to find the determinants of its participation network and its particular preferences,as well as to understand the overall characteristics of the network structure and determining aspects of its stability. I initially gathered information about floral resources used by hummingbirds in two localities of Munchique Natural National Park, by means of direct observation in the field and analysis of pollen the hummingbirds carried in their beaks and feathers; one of the localities with comparative data of habitats of presence and absence of *E. mirabilis*. Finally I performed the analysis of the interactions network from data of floral resources used by hummingbirds, describing its topology and simulating random and selective extinction of species to determine their effect on it and the role of the species participating in the network of interactions. It was found that *E. mirabilis* is a leading network species since it substantially contributes to its structure along with other species of hummingbirds (*Haplophaedia aureliae, Coeligena torquata* y *Metallura tyrianthina*). These species are the most connected ones, they have relevant plant dependence values, with greater interaction strength and centrality measures that located them in the network as primary, plus their simulated extinction could result in greater extinction cascades of the other species in the network. Such characteristics, particularly of *E. mirabilis,* make it urgent to implement plans aimed at its conservation, considering that it is a species categorized as critically endangered.

Keywords: Mutualistic networks, pollination networks, *Eriocnemis mirabilis*, keystone species, extinction, habitat

Contenido

Pág.

Resumen ..... **I**

Lista de figuras ..... **V**

Lista de tablas ..... **VI**

Introducción **7**

1. Área de Estudio **11**

2. Antecedentes **14**
2.1. Preferencia de hábitat de *Eriocnemis mirabilis* 15
2.2. Especies de colibríes y plantas visitadas 17
2.3. Interacciones mutualistas y análisis de redes de interacción 19

3. Métodos **23**
3.1. Conformación de las matrices de interacción 23
3.1.1. Análisis de polen. 23
3.2. Análisis de redes mutualistas de interacción 26

4. Resultados **31**
4.1. Topología de las redes 31
4.2. Simulación de extinción de especies 37
4.3. Red Polen 40
4.4. El colibrí *Eriocnemis mirabilis* en la red Munchique 45

5. Discusión **48**

6. Conclusiones **54**

ANEXOS **57**

A. Anexo 1: Plantas visitadas por los colibríes en la localidad Veinte de Julio. **57**

B. Anexo 2: Plantas visitadas por los colibríes en la localidad Charguayaco **59**

C. Anexo 3: Glosario Redes complejas de interacción **61**

D. Anexo 4: Referencia de las especies de plantas usadas por los colibríes en las redes de Charguayaco y Veinte de Julio. **64**

E. Anexo 5: Dependencia de los colibríes por las plantas y fuerza de la interacción de las plantas de la Red Munchique..... 65

F. Anexo 6: Dependencia de las plantas y fuerza de la interacción de los colibríes de la Red Munchique..... 66

G. Anexo 7: Asimetría de la dependencia entre plantas y colibríes en la red Munchique 67

H. Anexo 8: Dependencia y fuerza de la interacción de los colibríes y plantas de las sub-red de Charguayaco..... 69

I. Anexo 9: Asimetría de la dependencia entre plantas y colibríes en la sub-red Charguayaco..... 70

J. Anexo 10: Dependencia y fuerza de plantas y colibríes de la sub-red Veinte de Julio 71

K. Anexo 11: Asimetría de la dependencia de plantas y colibríes de la sub-red Veinte de Julio..... 72

L. Anexo 12: Centralidad para el nivel trófico superior (colibríes) en las redes Munchique, Charguayaco y Veinte de Julio 73

M. Anexo 13: Polen acarreado por los colibríes de Charguayaco. 75

N. Anexo 14: Registro fotográfico del polen de especies de plantas ornitófilas de Charguayaco, Parque Nacional Natural Munchique. 83

O. Anexo 15: Dependencia de las especies de colibríes por las especies de plantas y fuerza de interacción de las plantas de la Red Polen. 86

P. Anexo 16: Dependencia de las especies de plantas por ls de colibríes y fuerza de los colibríes en la Red Polen. 87

Bibliografía 88

Lista de figuras

Pág.

Figura 1-1. Puntos de registro de *Eriocnemis mirabilis* en las localidades de Charguayaco, El observatorio y Veinte de Julio del Parque Nacional Natural Munchique, Departamento del Cauca, Colombia. 13
Figura 3-1. Ilustración de una red bipartita y sus componentes 29
Figura 3-2. Tipos de gráficos de una red bipartita y sus posibles patrones de configuración de la estructura. 30
Figura 4-1. Representación gráfica de las interacciones entre colibríes y plantas de la red *Munchique* 32
Figura 4-2. Distribución del grado (*k*) de las especies de la red Munchique. 33
Figura 4-3. Pendientes de extinción secundaria de plantas y colibríes de la Red Munchique acorde a eliminaciones secuenciales de especies de uno de los gremios de manera a. y c. aleatoria, b.y d. por grado (*k*). 40
Figura 4-4. Gráfica bipartita de la red de interacciones entre colibríes y plantas de Charguayaco en la denominada *Red Polen*. 42
Figura 4-5. Pendientes de extinción secundaria de plantas y colibríes de la Red Polen acorde a eliminaciones secuenciales de especies de uno de los gremios de manera a. y c. aleatoria y b. y d. por grado (*k*). 44
Figura 4-6. Distribución de frecuencias del grado (*k*) de las especies de colibríes de las redes Munchique, Charguayaco, Veinte de Julio y Polen. 46

Lista de tablas

Pág.

Tabla 2-1. Especies de colibríes en Veinte de Julio y Charguayaco. X: Registro por captura *Registro por observación (Morfometría según F.G.Stiles, datos no publicados) 17
Tabla 2-2. Especies de plantas usadas por los colibríes en Charguayaco y Veinte de Julio (Registro por observación directa de la visita). Longitudes de corola: C= corta (≤ 9 mm), M= mediana (10-19 mm) y L= larga (≥20 mm). 18
Tabla 3-1. *Ejemplo de una matriz binaria de interacciones para una comunidad consistente en C= 5 especies de colibríes y P= 7 especies de plantas. Los elementos *aij* indican si existe (*aij* ≠0) o no (*aij* = 0) interacción de las especies *i* y *j*. Se registran 19 interacciones de las 35 posibles. 25
Tabla 3-2. Definición de las Métricas usadas para describir las redes de interacción 26
Tabla 4-1. Métricas a nivel de la red para las sub-redes de la Red Munchique correspondientes a las localidades de Charguayaco y Veinte de Julio. 35
Tabla 4-2. Valores de anidamiento (NODF) para las redes Charguayaco, Veinte de Julio y Munchique y de los modelos nulos ER y CE generados para cada una y su valor respectiva probabilidad. 36
Tabla 4-3. Valores de Robustez posteriores a la simulación de extinción aleatoria y por grado de especies de plantas y colibríes para las distintas redes evaluadas. 39
Tabla 4-4. Estructura y topología de las redes Munchique y Tigrillo (con presencia natural de *E. mirabilis*); Munchique sin *E. mirabilis* (con eliminación manual de *E. mirabilis*) y Bosque de Niebla (P ausencia natural de *E. mirabilis*). 39
Tabla 4-5. Valores de robustez posteriores a la simulación de extinción aleatoria y por grado de especies de plantas y colibríes para la Red Polen 41

Introducción

La gran complejidad de ambientes de la geografía de Colombia es responsable por una de las mayores diversidades biológicas del mundo y en ella la más rica avifauna global, que incluye la máxima riqueza de colibríes del planeta (Naranjo 2000). Es así como se han registrado 159 especies de colibríes (Salaman & Mazariegos 1998) de las cuales 41 están en el área particular de este estudio: el Parque Nacional Natural (PNN) Munchique (Cauca- Colombia) (Negret 1994, Plan de Ordenamiento Territorial del El Tambo 2011).
El PNN Munchique se encuentra inmerso en una de las 218 Áreas de Endemismo Aviar (con sus siglas en inglés: EBA) del mundo ("denominada 041 Choc"), identificadas por BirdLife y que representan áreas en las cuales se solapan las distribuciones de dos o más especies de aves restringidas a un área de distribución menor de 50.000 Km^2 (BirdLife 2012). Las especies de colibríes del EBA 041 registradas para el PNN Munchique en las localidades específicas de este estudio, Charguayaco y Veinte de Julio, son: *Boissonneaua jardini*, *Urosticte benjamini*, *Aglaiocercus cœlestis,Cœligena wilsoni, Heliodoxa imperatrix* y *Eriocnemis mirabilis*.

Esta última especie además de su endemismo ha sido categorizada a nivel global como en peligro crítico de extinción (CR) (Renjifo *et al*. 2002). La distribución es restringida a hábitats de bosque de niebla en altitudes entre los 2200 a los 2500 m., sólo con registros en dos localidades del PNN Munchique: el Cerro Charguayaco (la localidad típica) y el sector Veinte de Julio, todas con poblaciones aparentemente muy reducidas (e.g. Collar *et al*. 1992, Mazariegos & Salaman 1999, Renjifo *et al.* 2002, López-Ordoñez *et al*. 2008).

Las especies endémicas como *E. mirabilis*, por estar naturalmente restringidas a un área geográfica limitada, tienen mayor vulnerabilidad a la extinción que aquellas de amplia distribución (Hayla 1991, Kattan 1992, Kattan *et al*. 1994), por lo cual la pérdida del hábitat constituye una mayor amenaza para las poblaciones de especies con esta

particularidad. Conocer las características de los hábitats de este tipo de especies es relevante para su conservación, dado que en ellos confluyen todos los requerimientos biofísicos, climáticos y ecológicos que hacen que su distribución sea restringida (Klopfer 1963, Krebs 1985, Block and Brennan 1993, Arlt 2007, Gawlik & Crozier 2007).

En particular, los ecosistemas de bosques de niebla del mundo (sólo un 0,3% del total de bosques) son considerados de vital importancia no solamente por albergar una rica biodiversidad y un alto número de endemismos, sino por su aporte en regulación del ciclo hídrico, fuentes de agua y secuestro de carbono (Bubb *et al.* 2004). Sin embargo, éstos ecosistemas son frágiles con grandes amenazas y vulnerabilidad al cambio climático (Bubb *et al.* 2004). En el PNN Munchique, a pesar de estar en un lugar legalmente protegido, las amenazas ambientales se complican alrededor de una problemática social y de violencia asociada con los cultivos ilícitos y presencia de insurgencia en áreas del Parque y aledañas, lo que hace complicado el control de la deforestación y mal uso del terreno impide a las acciones de conservación. A pesar de esta problemática, el parque en sus 44 mil hectáreas alberga bosques de niebla y ecosistemas boscosos de gran importancia en la conservación de la biodiversidad, ejemplo de lo cual es el registro de 1048 especies de plantas superiores, 541 de aves, 182 de mamíferos y 71 de anfibios (Plan de manejo del PNN Munchique 2005-2009).

En cuanto a los colibríes, organismos de interés en este estudio, el PNN Munchique en sus bosques de niebla posee la oferta necesaria de hábitats y especies de plantas preferidas para su alimentación, las cuales se encuentran principalmente en las familias Ericaceae, Bromeliaceae, Rubiaceae y Gesneriaceae (Toledo 1975, Wolf, *et al.* 1976, Feinsinger 1978, Snow & Snow 1980, Murcia 1987, Arizmendi & Ornelas 1990, Stiles & Freeman 1993, Gutiérrez & Rojas 2001, Amaya *et al.* 2001, Ramírez-B *et al.* 2007) con diferencias en la composición de géneros y especies acorde al hábitat. En general para los colibríes, se ha demostrado que éstos pueden ser exigentes en cuanto al tipo de recursos de los cuales depende su existencia y por eso cada ambiente presenta una composición particular tanto de especies de plantas como de colibríes (Naranjo 2000).

Los colibríes son las aves consumidoras de néctar más especializadas en el mundo (Wolf *et al*. 1976, Stiles 1981), elemento de alto contenido calórico y de fácil digestión, características necesarias para estos organismos por ser los de metabolismo más

elevado de todos los vertebrados (Pearson 1950, Powers & Nagy 1988, Tiebout 1991, Murcia 2000). El néctar de las flores es esencialmente una solución acuosa de tres azúcares comunes: fructosa, glucosa y sacarosa, siendo el último usualmente el azúcar más predominante en las especies de plantas polinizadas por colibríes (Stiles 1976, Martínez del Río 1990, Stiles & Freeman 1993, Baker *et al.* 1998), mientras que las polinizadas por insectos tienden a tener néctares balanceados (Stiles 1976). Algunas flores exóticas con contenidos bajos de sacarosa son visitadas por colibríes pero no polinizadas (Stiles 1976). Sin embargo, el néctar no suministra una dieta completa a los colibríes, éste es una fuente de energía por lo que deben complementar su dieta con artrópodos como arañas, moscas y avispas que generalmente capturan al vuelo (Stiles 1995).

La interacción entre el colibrí y la planta comienza cuando la flor atrae al ave por medio de una coloración y morfología llamativas a larga distancia e indicativas del néctar óptimo para su consumo, sin embargo los colibríes no pueden determinarlo hasta visitar las flores, por lo cual la planta puede o no proveerles una recompensa energética y llevarlo a realizar visitas consecutivas a sus flores, con lo cual éstas se garantizan su polinización (Murcia 2000, Stiles 2000).

Esta interacción ha sido estudiada desde la perspectiva floral, así como la de los colibríes (y en general de los organismos nectarívoros y polinizadores) en cientos de trabajos acerca de temas como las características florales que atraen a los animales a las flores como el color, la morfología, el néctar, épocas de floración, así como el metabolismo y comportamiento de los animales en el uso de estas flores, la coevolución de la interacción y los efectos de las amenazas al hábitat sobre las interacciones (Por ejemplo: Pearson 1950, Faegri & Pijl 1979, Toledo 1975, Feinsinger & Colwell 1978, Feinsinger 1978, Stiles 1977 y 1981, Snow & Snow 1980, Gill 1987, Stiles & Freeman 1993, Sromberg & Johnsen 1990, Tiebout 1993, Renner 1998, Stouffer & Bierregaard 1995, McWhorther & López-Calleja 2000, Amaya-Márquez *et al.* 2001, Bürchet & Mogens 2001).

En la naturaleza, las redes de interacciones de especies hacen la arquitectura de la biodiversidad, puesto que la dinámica de una comunidad depende en gran medida de la manera en que las especies interactúan (Jordano *et al*. 2006, Bascompte & Jordano

2007, Bascompte 2009a) y es así como más recientemente los investigadores empezaron a analizar las interacciones entre animales por medio del uso de modelos matemáticos de redes, adaptados de los que previamente se realizaban a redes complejas como internet (Memmott 1999, Bascompte *et al.* 2003; Jordano *et al.* 2003; Vázquez & Aizen 2004, Memmott *et al.* 2006, Montoya *et al.* 2006, Olesen *et al.* 2006, Rezende *et al.* 2007, Bascompte 2009b, Kaiser-Bunbury *et al.* 2010, Guimaraes Jr. *et al.* 2011, Gilarranz & Bascompte 2012). Se encuentran así dos tipos de redes ecológicas: las antagonistas y las mutualistas. Entre éstas últimas se encuentran las redes de polinización y dispersión de semillas; y entre las redes antagonistas, las de depredación, herbivoría y parasitismo (Montoya *et al.* 2006)

Sistemas ecológicos como estos pueden ser descritos a manera de red, de tal manera que permiten entender la composición e interacciones de múltiples elementos y cuya aplicación en ecosistemas provee un marco conceptual para valorar consecuencias de perturbaciones a nivel de las comunidades (Bascompte & Jordano 2007).

Este estudio pretende describir y analizar la estructura de redes de interacciones mutualistas entre los colibríes y las plantas de bosque de niebla de las localidades de Charguayaco y Veinte de Julio del Parque Nacional Natural Munchique, donde se encuentra el colibrí en peligro crítico de extinción y endémico, *Eriocnemis mirabilis*. De esta manera se involucran temas clave de la ecología y la conservación en hábitats vulnerables como son los endemismos, riesgo de extinción y la polinización a través de análisis novedosos como los de redes complejas de interacción, lo que permite el análisis integrado de los componentes y la simulación de la eliminación de especies y sus efectos sobre la estructura del sistema. Este entendimiento es básico para el planteamiento fundamentado de la conservación de especies y ecosistemas y como estudio con potencial de replicación para muchas especies en situaciones similares en la naturaleza y en particular en nuestro país.

1. Área de Estudio

Este estudio fue realizado en el Parque Nacional Natural (PNN) Munchique en el Departamento del Cauca, al occidente de la ciudad de Popayán, en jurisdicción del municipio de El Tambo, entre los 2° 28' y 2° 55' de latitud Norte y los 76° 51' y 77° 10' de longitud Oeste (Fig. 1-1). Posee una superficie aproximada de 44.000 hectáreas ubicadas sobre la vertiente occidental de la Cordillera Occidental con aspectos físico-bióticos característicos de la Región Pacífica Caucana y político- socioeconómicos de ésta y de la Región Andina.

El Parque presenta una gran variación altitudinal que va desde los 500m.en la zona costera del Pacífico hasta los 3107 m. en el cerro Santana. La temperatura promedio varía desde 8-9 ºC en las partes altas hasta 27 ºC en las zonas bajas. La precipitación anual es de 5.258 mm (promedio de las estaciones meteorológicas de La Romelia y Veinte de Julio) y un régimen de lluvias bimodal, con los valores más bajos entre Julio y Agosto y máximos de Octubre a Diciembre. Entre los meses de Febrero y Marzo se presenta una disminución de la pluviosidad (veranillo) (Plan de manejo del PNN Munchique 2005).

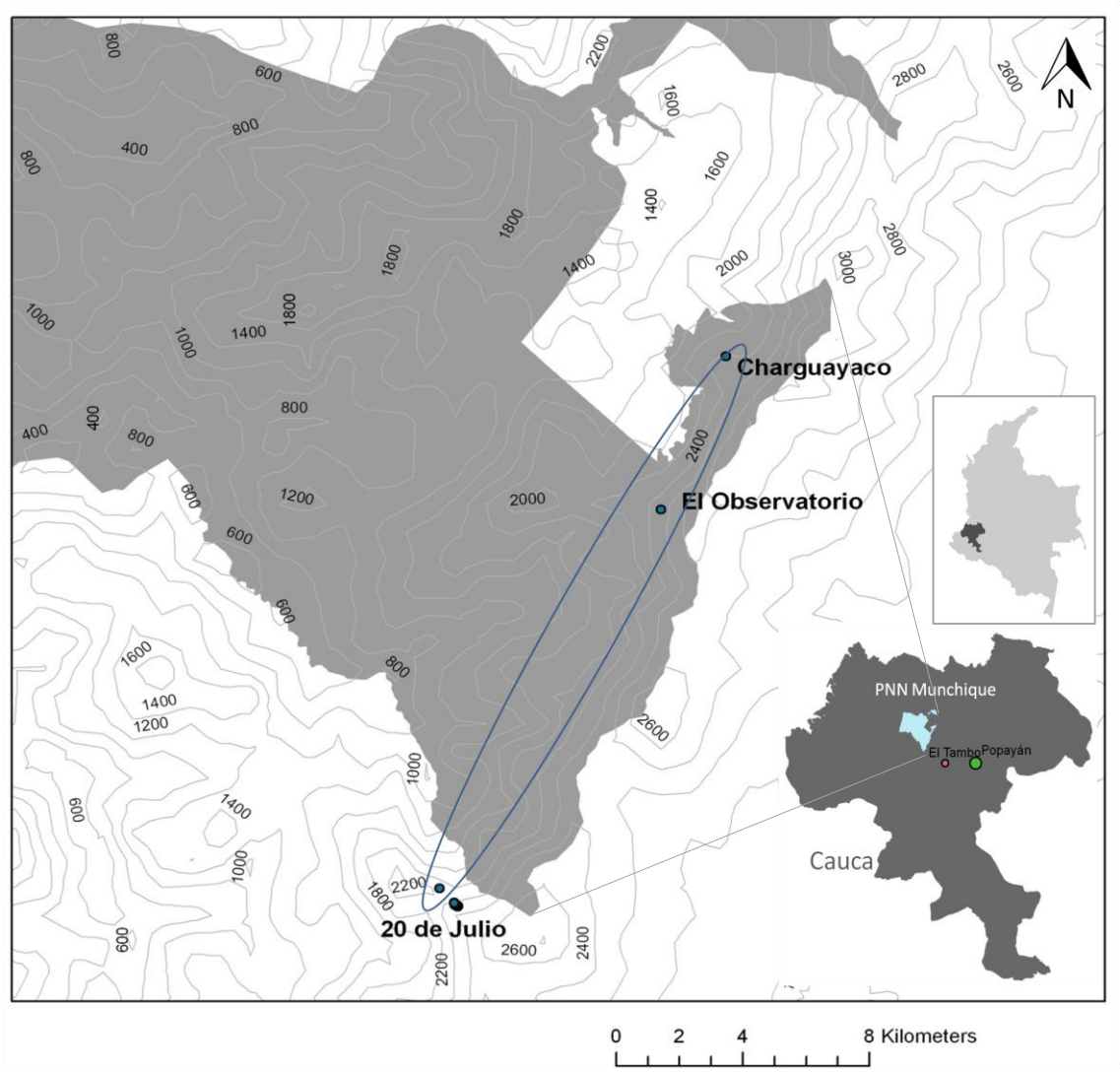
Específicamente este estudio se llevó a cabo en el ámbito de distribución del colibrí *Eriocnemis mirabilis* (altitudes entre los 2200 y 2500m.) en dos localidades de condiciones ambientales similares: Charguayaco y Veinte de Julio (Fig. 1-1), la primera llamada así por el cerro que lleva su nombre, también conocida como “el planchón” a nivel de la carretera (02° 40’ N, 76° 54’ W). Esta se encuentra a 8 km NW de la cabaña de control de La Romelia. El Planchón está a una elevación de 2450 m, con temperaturas entre 10 y 15°C y una precipitación superior a 3000 mm por año. Esta zona de bosque de

niebla se encuentra sobre una carretera no pavimentada en una montaña con pendientes pronunciadas de aproximadamente 50-80°. Estas pendientes pronunciadas delinean el terreno dada la producción de derrumbes que cambian el paisaje, lo que resulta en un hábitat de mosaico de vegetación sucesional que va desde roca expuesta y suelo desnudo a pequeños parches de bosque húmedo montano achaparrado, con densidades muy altas de vegetación epífita. La estructura del hábitat predominante es caracterizada por un dosel bajo (menor de 5 metros), una alta densidad de tallos una biomasa incrementada de briófitos. El estrato denso de sotobosque es dominado por epífitas, bromelias terrestres y musgos (Salaman *et al.* 2003, Plan de manejo del PNN Munchique 2005).

La otra localidad del estudio se encuentra en el sector del Veinte de Julio, específicamente en la Reserva Natural de las Aves Mirabilis Swarovski, con dos sitios de muestreo: Sendero El Tigrillo a una altitud entre los 2200 y 2400 m (N: 2º 31', W: 76º 58') y Sendero Bosque de Niebla a una altitud entre los 2200 a 2300 m (N: 2º 31', W: 76º 59').

Las localidades de Charguayaco y Veinte de Julio se encuentran a unos 20 Km de distancia entre sí, por lo cual las características estructurales del terreno son similares, presentando una intervención moderada por la presencia de caminos y carreteras, que son bordeados por especies ornitófilas características del tipo de hábitat y de las que los colibríes se alimentan regularmente, las cuales también se encuentran en los bordes del bosque y pertenecen principalmente a especies herbáceas o arbustos pequeños de las familias Ericaceae, Rubiaceae, Bromeliaceae, Melastomataceae y Campanulaceae (Olives 2000, Ramírez-B. 2004, Ramírez-B *et al.* 2007, Ramírez-B & Sandoval-S *en prep*., González 2007, González *et al*. 2007)

Figura 1-1. Puntos de registro de *Eriocnemis mirabilis* en las localidades de Charguayaco, El observatorio y Veinte de Julio del Parque Nacional Natural Munchique, Departamento del Cauca, Colombia.



2. Antecedentes

Las flores representan para los colibríes la fuente del recurso energético necesario para su subsistencia: el néctar, el cual está distribuido entre flores de diferentes especies de plantas, que son visitadas acorde a sus preferencias energéticas y posibilidades de utilizarlas (Murcia 2000). Tales posibilidades dependen principalmente de la morfología de las aves (tamaño de pico y cuerpo), lo que determina la posibilidad de acceso al néctar de las flores, tanto de manera mecánica (capacidad de obtener el néctar de una flor acorde a la longitud de su corola) como comportamental (capacidad de defender un territorio, escabullirse en medio de alguno protegido por otro, robarlo o volar largos trayectos de flor en flor) (Murcia 2000, Stiles 2000).

Para las plantas, los colibríes representan un polinizador, para el cual ofrecen el néctar como recompensa a su servicio y atrayente para nuevas visitas, por lo cual cada especie de planta tiene su estrategia en la búsqueda de la fidelidad de su polinizador (como la morfología de la corola, composición y cantidad del néctar) (Stiles 1976, Martínez del Río 1990, Stiles 2000).

Así, especies de plantas y colibríes y en general en cualquier sistema de plantas y sus polinizadores, con sus requerimientos particulares de reproducción o alimento, interactúan entretejiendo una red en la que se relacionan directa o indirectamente y en los que la pérdida de un elemento de ésta podría acarrear la inestabilidad del sistema (Bascompte &Jordano 2007, Montoya *et al.* 2006, Rezende *et al.* 2007).

En tales redes de interacción pueden existir especies con un grado de vulnerabilidad a la extinción mayor dadas las condiciones de su población y pérdida de hábitat; tal es el caso del colibrí llamado Zamarrito Multicolor (*Eriocnemis mirabilis*) endémico y categorizado a nivel global como en peligro crítico (CR) (Renjifo *et al*. 2002).

Hasta ahora se conoce que la especie es generalista en el uso de recursos florales (Ramírez-Burbano *et al*. 2007), comportamiento que sugiere que su distribución restringida puede estar determinada por una especialización por requisitos o características muy específicas del hábitat preferido. Los registros escasos de la especie desde su descubrimiento no han permitido un gran avance en su conocimiento, sin embargo se realizaron investigaciones en el hábitat de la localidad tipo (Charguayaco) (Olives-Peña 2000) y en la localidad de Veinte de Julio (Ramírez-B & Sandoval-S *en prep.*), así como sobre el uso de recursos florales por la especie y toda la comunidad de colibríes (Ramírez-Burbano *et al.* 2007)

2.1. Preferencia de hábitat de *Eriocnemis mirabilis*

En general los colibríes pueden ser relativamente flexibles en el uso del hábitat (Snow & Snow 1972, 1980; Feinsinger 1976, Feinsinger *et al.* 1988, Stouffer & Bierregaard 1995) e incluso son relativamente poco afectados por la fragmentación del bosque (Stouffer & Bierregaard 1995), tanto así, que muchas plantas de sucesión, dependen de los colibríes para la polinización ya que ellos incursionan en áreas abiertas para su alimentación (Feinsinger 1978). Sin embargo, muchas especies son sensibles a los cambios en las características del hábitat (Owino y Ryan 2006) más en el caso de las de distribución restringida y endémicas (Fjeldsa *et al.* 1999) como es el caso de *Eriocnemis mirabilis*.

En una comparación dirigida al conocimiento de las preferencias de hábitat de *E. mirabilis* en la localidad del Veinte de Julio, Ramírez-B & Sandoval-S (*en prep.*) encontraron que éste tiene preferencias muy específicas en cuanto a las características que se encuentran en senderos de la localidad, al punto que su presencia es detectable por observación y captura en redes de niebla en el Sendero denominado El Tigrillo y no en el sendero Bosque de Niebla a 800m. de distancia del anterior.

Olives (2000) en su estudio realizado en la localidad de Charguayaco considera que la presencia de especies utilizadas para la alimentación de *E.mirabilis* determina la presencia de la especie, sin embargo en el estudio comparado del hábitat de la especie en Veinte de Julio se llega a la conclusión de que éstas no determinan su presencia

puesto que estas plantas se encuentran tanto en lugares de presencia como ausencia de la especie (Ramírez-B & Sandoval-S *en prep.*). Se considera que las variables de hábitat clave para la presencia de *E.mirabilis* son la densidad total de especies vegetales, la densidad y presencia de especies vegetales en el estrato arbustivo (Olives 2000), así como que las variables que determinan la preferencia por un hábitat en orden de mayor a menor relevancia son: variables de estructura de la vegetación (DAP, altura total, altura de reiteración, área de copa, área basal y volumen de árboles), seguidas por variables de composición de especies con DAP mayor o igual a 2,5cm (diversidad y dominancia de familias y especies, y por último las variables medioambientales (humedad, pendiente y temperatura) (Ramírez-B & Sandoval-S *en prep*.).

La selección de estas características, en búsqueda de un microhábitat con las condiciones favorables para actividades como el anidamiento o la búsqueda de refugio, está relacionada a la estructura de la vegetación (Wecker 1964, McCollin 1998, Cahill & Matthysen 2007) la cual es un rasgo diferencial en las preferencias del hábitat de esta especie (Ramírez-B & Sandoval-S *en prep*.). González (2007) analizó variables de microhábitat, reportando que la velocidad del viento y la humedad relativa pueden ser los mejores predictores para la presencia del colibrí dado que aves como estas, de metabolismo elevado y requerimientos energéticos muy exigentes, podrían verse afectadas dado que la exposición a éstos, puede conllevar la pérdida de agua y energía. En general, la presencia de la especie está principalmente dada por las características del hábitat y no tanto por sus preferencias en cuanto a las especies de plantas que utiliza para su alimentación, dada su condición de generalista en el uso de recursos (Ramírez-B *et al.* 2007, Ramírez-B & Sandoval-S *en prep.*).

Un colibrí busca en su hábitat protección de la precipitación, temperaturas extremas y radiación solar directa e incluso se ha demostrado que la ubicación de la percha y del nido depende de variaciones microclimáticas y de hábitat muy concretas (Pearson 1953, Hovarth 1964, Calder 1973, Brown 1992, Badyaev *et al*. 1996, Rodríguez-Flores & Stiles 2005). Los troquílidos simpátricos a *E. mirabilis* tienen una amplia distribución y así usan hábitats diferentes y utilizan los distintos microhábitats presentes en ellos y sus recursos.

La presencia de *E. mirabilis* en Veinte de Julio, con un registro diferencial entre sitios dentro de la localidad, indica su poca vagilidad entre hábitats y residencia en un área

pequeña y su poca abundancia no es debida a posibles migraciones altitudinales, sino que correspondería a restricciones en el uso del hábitat (Ramírez-B & Sandoval-S *en prep*.).

2.2. Especies de colibríes y plantas visitadas

Se reportan 26 especies de colibríes distribuidas entre las dos localidades de distribución de *E. mirabilis* (Tabla 2-1), 14 de ellas en Charguayaco, cada una con distintas capacidades morfológicas y de comportamiento para explotar los recursos florales (Ramírez-B 2004, Ramírez-B *et al.* 2007, Ramírez-B & Sandoval-S *en prep.*).

Tabla 2-1. Especies de colibríes en Veinte de Julio y Charguayaco.
X: Registro por captura *Registro por observación (Morfometría según F.G.Stiles, datos no publicados)

Especie capturada	Largo del pico (mm)	Masa corporal (g)	Veinte de Julio	Charguayaco
Adelomyia melanogenys	14,9	5,3	X*	X*
Aglaiocercus coelestis	16,3	5,5	X*	X
Aglaiocercus kingi	15,8	5,2	X*	
Boissonneaua flavescens	17,4	8,0	X*	X*
Boissonneaua jardini	19,8	9,8	X*	
Calliphlox mitchellii	14,5	3,0	X*	
Chlorostilbon mellisugus	14,2	2,7	X	
Coeligena coeligena	29,3	6,4	X	
Coeligena torquata	33,2	7,0	X*	X*
Coeligena wilsoni	34,3	6,8	X*	X
Colibri coruscans	23,8	7,6	X	
Colibri thalassinus	20,3	5,5	X*	
Doryfera ludoviciae	32,4	5,8	X*	X
Ensifera ensifera	82,3	9,8	*	
Eriocnemis mirabilis	17,4	3,8	X*	X*
Haplophaedia aureliae	19,5	5,1	X*	X*
Heliangelus exortis	15,9	4,8	X*	X*
Heliodoxa imperatrix	25,0	8,8	X	X
Heliodoxa rubinoides	21,6	7,1	X	
Lafresnaya lafresnayi	26,1	5,4	X	
Metallura tyrianthina	11,3	3,5	X*	X*
Ocreatus underwoodii	13,2	2,8	X*	X
Phaethornis syrmatophorus	39,1	5,8	X*	X*
Schistes geoffroyi	14,8	3,6	X	
Urochroa bougueri	31,6	11,1	X	
Urosticte benjamini	19,3	3,9	X	X
26			26	14

Las especies de colibríes fueron registradas por observación directa en plantas de las que se alimentaban, de las cuales registré 36 especies en Charguayaco (Ramírez-B 2004, Ramírez-B *et al.* 2007) y 17 especies en Veinte de Julio (Ramírez-B &Sandoval-S *en prep.*), las cuales pertenecieron principalmente a 12 familias, entre las más representadas Ericaceae, Rubiaceae y Bromeliaceae, con longitudes de corola variables (Tabla 2-2), que variaron así:

Tabla 2-2. Especies de plantas usadas por los colibríes en Charguayaco y Veinte de Julio (Registro por observación directa de la visita). Longitudes de corola: C= corta (≤ 9 mm), M= mediana (10-19 mm) y L= larga (≥20 mm).

Familia	Especie	Longitud Corola	Charguayaco	Veinte de Julio
Alstroemeriaceae	*Bomarea polyneura*	L	x	
Bromeliaceae	*Guzmania andreana*	M	x	
	Guzmania gracilior	M	x	
	Pitcairnia exserta	L	x	
	Pitcairnia lehmanii	L	x	x
	Tillandsia delicatula	L	x	x
	Tillandsia sp.	M	x	
Clusiaceae	*Clusia coremandra*	M	x	x
	Clusia sp.	M	x	x
Campanulaceae	*Burmeistera carnosa*	L	x	
	Burmeistera ceratocarpa	L	x	
	Burmeistera killipii	L	x	
Ericaceae	*Antopterus oliganthus*	M	x	x
	Cavendishia bracteata	L	x	x
	Disterigma alaternoides	C	x	
	Disterigma aff.cryptocalyx	C	x	
	Disterigma cf. noyesiae	C	x	x
	Gaultheria erecta	C	x	
	Gaultheria foliolosa	C	x	
	Gaultheria insípida	C	x	
	Psammisia sp.	M	x	x
	Psammisia columbiensis	L	x	
	Psammisia dolichopoda	M	x	x
	Themistoclesia cf. lehmannii	M	x	x
	Thibaudia sp.	M	x	
Gesneriaceae	*Besleria quadrangulata*	M	x	
	Gasteranthus pansamalanus	M	x	x
Hypericaceae	*Vismia* sp.	M	x	
Marcgraviaceae	*Marcgravia* sp.	M	x	
Melastomataceae	*Miconia stipularis*	C	x	
	Miconia micayana	C	x	
	Miconia sp.1.	C	x	x

Familia	Especie	Longitud Corola	Charguayaco	Veinte de Julio
Orchidaceae	*Elleanthus aurantiacus*	C	x	
Rubiaceae	*Palicourea angustifolia*	M	x	
	Palicourea sp.1	M		x
	Palicourea sp.2	M		x
	Palicourea sp.3	M		x
	Palicourea killipii	M		x
	Palicourea cuatrecasasii	M		x
	Palicourea sp.	M	x	
Symplocaceae	*Symplocos theiformis*	C	x	
12	Número de especies		36	17

El listado de especies de plantas visitadas en Veinte de Julio y las especies de colibríes registradas y su frecuencia de visita se encuentran en el Anexo 1. Las especies de plantas visitadas por los colibríes en Charguayaco se encuentran en el Anexo 2.

Es prioritaria la conservación de los sitios de registro de *E. mirabilis* como zonas de protección de la especie. La extensión de actividades antrópicas a estos sitios debe ser restringida, para lo cual el Sistema de Parques Nacionales debe establecer medidas a corto plazo para promover la persistencia de esta especie que se encuentra en una zona de problemas sociales y políticos complicados (fuerzas militares al margen de la ley, narcotráfico, pobreza, extensión de cultivos ilícitos y aprovechamiento inadecuado de los bosques por parte de las comunidades humanas) que hacen de esta especie en peligro crítico de extinción, un problema de baja prioridad y difícil manejo para las autoridades ambientales y políticas. Sin embargo, acciones prontas de educación ambiental a las comunidades aledañas y de restricción del avance de sus actividades hacia los sitios de presencia de la especie pueden ser una buena medida para frenar su extinción.

2.3. Interacciones mutualistas y análisis de redes de interacción

La polinización en particular constituye uno de los procesos ecológicos en los que la interacción entre especies involucra un servicio ecológico de importancia altamente relevante en los ecosistemas, pues de su existencia depende la producción de frutos de

plantas silvestres y cultivadas, el mantenimiento de su variabilidad genética y la persistencia de las especies, siendo un ejemplo de esto que en los bosques tropicales más del 80% de las especies dependen de los polinizadores para su reproducción (Gentry 1982).estando entre los vertebrados los colibríes como los más importantes en el sotobosque, los murciélagos en el dosel, mientras que los insectos son importantes a todos los niveles (Stiles, *com. pers*.)

Entre los polinizadores los colibríes han evolucionado en paralelo con las plantas, con adaptaciones que permiten e incentivan la interacción, hasta encontrarse en la naturaleza ejemplos de extrema especialización mutua, tanto que los picos de los colibríes pueden adaptarse a ciertas corolas de flores como llave en cerradura (Stiles 1981, Murcia 2000, Bürchet & Mogens 2001). Las interacciones entre especies de plantas y animales configuran una red en la que los participantes moldean la dinámica de la comunidad, conformando lo que Jordano *et al.* (2006) llaman “la arquitectura de la biodiversidad”.

Descritas y analizadas a manera de red, estas interacciones muestran la composición e interacciones de múltiples elementos cuya aplicación en ecosistemas provee un marco conceptual para valorar consecuencias de perturbaciones a nivel de las comunidades (Bascompte *et al.* 2009).

Las interacciones de mutualismo son la base del funcionamiento de los ecosistemas y del mantenimiento de la biodiversidad, ya que en ellos está involucrada la reproducción de las especies y su alimentación, cuando polen y semillas son acarreados por animales que son atraídos a las plantas para su uso como alimento (Bascompte & Jordano 2007, Jordano & Bascompte 2008). Por medio del análisis de estas interacciones a manera de redes ecológicas, se está reconociendo que las especies están relacionadas no sólo por pares sino que éstas a la vez están interactuando indirectamente a través de otras, entretejiendo así una red (Montoya *et al.* 2006). Las redes creadas se pueden interpretar además a partir de la historia evolutiva de sus integrantes, por lo cual se ha encontrado que las especies más emparentadas tienden a tener un papel similar en la red (Rezende *et al.* 2007), lo que desde el punto de vista de la conservación implica que la extinción de una especie puede provocar avalanchas de extinción de especies, ya que todas ellas tienden a interactuar en el mismo conjunto, perdiéndose así también la misma historia evolutiva de las mismas (Rezende *et al.* 2007).

Como lo plantea Bascompte (2010), para entender la dinámica de una comunidad, los ecólogos deben tratar dos cuestiones: primero describir la arquitectura o estructura de las redes ecológicas y segundo, dilucidar cómo la arquitectura influencia la extinción o persistencia de las especies. En este estudio, se aborda el análisis de las interacciones colibrí-flor a manera de redes complejas, elaborando una red mutualista de interacción colibrí-flor en el Parque Nacional Natural Munchique, en la que participa el colibrí endémico y en peligro crítico de extinción *Eriocnemis mirabilis* (UICN), para así describir la estructura de la red, entender los aspectos que definen la estabilidad de la misma, las dinámicas presentes en este sistema ecológico, así como determinar sus puntos frágiles, que determinarían la pérdida de especies y/o el colapso del sistema general a través del análisis de redes complejas de interacción.

Hasta ahora en Colombia no se han realizado estudios de mutualismos a manera de redes complejas de interacción mutualista, pero sí muchos estudios de mutualismos de polinización, dispersión de semillas o la protección hormiga-planta desde la perspectiva de la ecología de comunidades; procesos de gran relevanciapara el mantenimiento de sistemas ecológicos y para los cuales su entendimiento permite el adecuado manejo y conservación de los mismos (Gimaraes *et al.* 2006, Bascompte 2009b).

Los estudios han mostrado que las redes mutualistas pueden ser descritas por dos propiedades: Primero, son muy heterogéneas, esto quiere decir que las especies tienen pocas interacciones y que además unas pocas especies están mucho más conectadas de lo esperado por azar (Jordano *et al.* 2003). Segundo, están altamente anidadas, esto es, las especies especialistas interactúan con subconjuntos bien definidos de especies generalistas, lo que da como resultado una marcada asimetría en la especificidad de las interacciones (Bascompte *et al.* 2003, Vázquez y Aizen 2004, Jordano *et al.* 2006). El anidamiento (también llamado encajamiento) es un patrón prevalente cuya base biológica e implicaciones sólo recientemente se están comenzando a entender (Bascompte y Jordano 2007, Jordano *et al.* 2009).

Las modificaciones antropogénicas y disturbios a los hábitats naturales pueden crear condiciones que incrementen la probabilidad de colapso de las redes de interacción, por lo cual hoy en día el interés en conservación se está dirigiendo a la preservación de las interacciones ecológicas (Kaiser *et al.* 2010), sin embargo, las extinciones de éstas

pueden ser más difíciles de notar que las extinciones de especies individuales, sin embargo es importante tener presente que cada integrante de la interacción no existe aislado y con la pérdida de las piezas de la red ecológica a la que pertenecen, viene el futuro colapso de la estructura remanente (Kearns & Inouye 1997).

Recientemente se han empezado a explorar las consecuencias topológicas de la remoción de especies en redes abióticas (Albert *et al.* 2000), redes tróficas (Solé & Montoya 2001, Dunne *et al.* 2002) y más recientemente en redes mutualistas (Memmott *et al.* 2004, Jordano *et al.* 2005, Fortuna & Bascompte 2006, Kaiser *et al.* 2010). Este último estudio, realizado con redes cuantitativas o ponderadas, (aquellas que se analizan con datos de frecuencia de la interacción y no con datos de presencia-ausencia de la interacción, que se deonominarían redes binarias o cualitativas) investigó los efectos de la pérdida de especies y de las interacciones en una red de polinización, revelando que la pérdida de especies tiene un fuerte impacto en la red, con la pérdida del 50 al 60% de los animales más conectados (pero no para las plantas) lo que causa un repentino y rápido colapso del total de la fuerza de las interacciones, lo cual no fue visto con modelos cualitativos, por lo tanto es importante la inclusión de información cuantitativa de la frecuencia de las interacciones pues cambia las conclusiones sobre el impacto de la pérdida de especies .

3. Métodos

3.1. Conformación de las matrices de interacción

Los datos de las matrices de interacción entre colibríes y plantas fueron de dos tipos, unas provenientes de la observación directa de la interacción entre colibrí y planta en el campo (visitas de un colibrí a una especie de planta) y otra proveniente del análisis del polen acarreado por los colibríes en su pico y plumaje (número de individuos de colibrí que acarrean cada especie de polen) en dos localidades donde hasta ahora se ha reportado la presencia de *Eriocnemis mirabilis*, Charguayaco y Veinte de Julio. Estos datos provienen de trabajos previos realizados por la autora y colaboradores en tales localidades (Ramírez-B. *et al.* 2005, Ramírez-B & Sandoval-S *datos no publicados*).

Hicimos estas observaciones con binoculares a lo largo de recorridos por senderos, con paradas en lugares donde se encontraran especies de plantas ornitófilas florecidas; seobtuvieron 116 horas de observación en Charguayaco y 50 horas de observación en Veinte de Julio (véase anexos 1 y 2).

3.1.1. Análisis de polen. Con el fin de realizar la complementación de los datos de visitas de los colibríes a las plantas, se analizaron muestras de polen provenientes de la localidad de Charguayaco, que estaban preservadas y sin acetólisis; recolectadas durante la fase de campo del estudio previo (Ramírez-B. 2004). Éstas son un complemento a los registros por observación de plantas visitadas por los colibríes, dado que sus hábitos de forrajeo reales pueden no estar a la vista del observador en campo. Las muestras corresponden a las capturas de 81 individuos de colibríes de los cuales se obtuvo una muestra de la carga de polen

que llevaban sobre su pico y el plumaje de la cabeza y garganta, por medio del frotamiento de trozos de gelatina glicerinada (Erdtman 1986). Por otro lado procesaron las muestras de botones florales (preservados en alcohol) de plantas ornitófilas encontradas en campo, como material de referencia para identificación del polen encontrado en los colibríes, los cuales fueron disectados para la extracción de los estambres. Estas muestras fueron procesadas por el método de Acetólisis de Erdtman (1969), el cual consiste en una hidrólisis ácida del material polínico, en el que se elimina la celulosa y componentes orgánicos del polen (intina y protoplasma), lo que deja intacta la exina o capa externa para facilitar la observación al microscopio de luz de su estructura y escultura, permitiendo así la identificación del grano de polen.

Cada muestra fue montada en placas de vidrio para su observación al microscopio, teniendo como medio de montaje gelatina glicerinada con la preparación modificada por la Universidad Nacional (Fonnegra 1989). En el caso de las muestras de colibríes fueron montadas tantas placas hasta agotar el material colectado, con el fin de encontrar los granos de polen suficientes para el análisis y en el caso de las plantas, fueron montadas entre 2 y 3 placas por espécimen para obtener suficiente material de estudio y para el intercambio con investigadores.

Los granos de polen fueron fotografiados al microscopio, de tal manera que se obtuvo un registro de las especies de plantas presentes en la zona y así mismo este sirvió como referencia para la identificación del polen encontrado en los colibríes, el cual también fue fotografiado para su identificación y comparación con atlas polínicos. Estos registros fotográficos igualmente constituyen una base de referencia para futuros estudios.

El trabajo de procesamiento con acetólisis y montaje de los colibríes fue realizado en los laboratorios de la Fundación Colibrí en Cali-Valle del Cauca y la toma de fotografías e identificación del polen en el laboratorio de palinología de la Universidad de Los Andes en Bogotá.

Las especies de plantas visitadas fueron colectadas para su identificación en herbario, también se colectaron sus flores con el fin de obtener muestras de polen

de referencia de las especies de Charguayaco, las cuales fueron conservadas en alcohol al 70%. Estas se colectaron en lo posible cuando aún eran botones florales para evitar contaminación de la muestra de otros granos de polen. Con el mismo propósito fueron colectadas las especies de plantas, que así no hubieran sido observadas siendo visitadas, tenían síndrome de ornitofilia, obteniendo la muestra de herbario, así como las flores en alcohol al 70%.

Con la información de visitas de los colibríes a las plantas (determinadas por observación directa o por muestras de polen) se elaboraron matrices en las que se denotaron las interacciones de cada planta con cada colibrí con el dato de frecuencia de visita (red ponderada) o presencia de la interacción (red binaria) en las casillas. En las filas se representaron las especies de plantas y en las columnas las de colibríes con las que cada una interactúa. Si hay interacción entre el colibrí y la planta, en la casilla correspondiente irá el valor 1 (a_{ij}=1) en las redes binarias o el valor de frecuencia de visita en las redes cuantitativas y cuando no hay interacción, cero (a_{ij}=0) (tabla 3-1) (Medel *et al.* 2007).

Tabla 3-1. *Ejemplo de una matriz binaria de interacciones para una comunidad consistente en C= 5 especies de colibríes y P= 7 especies de plantas. Los elementos a_{ij} indican si existe ($a_{ij} \neq 0$) o no ($a_{ij} = 0$) interacción de las especies *i* y *j*. Se registran 19 interacciones de las 35 posibles.

	C1	C2	C3	C4	C5
P1	1	1	1	1	1
P2	1	1	0	1	1
P3	1	1	1	0	0
P4	0	1	1	0	0
P5	0	0	1	1	0
P6	1	1	0	1	1

Se elaboraron varias matrices, una para la red que comprende las dos localidades estudiadas, denominada *Red Munchique* y fue analizada como una *red ponderada o cuantitativa* con los datos de interacción entre cada especie de colibrí y planta participante, referida como un valor frecuencia de visita de cada especie de colibrí a cada especie de planta. Así mismo esta red cuantitativa fue convertida a binaria (presencia – ausencia de la interacción 1-0) para los análisis que así lo requerían. Adicionalmente se

analizaron por separado las sub-redes de cada una de las localidades (Charguayaco y Veinte de Julio) de la misma manera.

Finalmente con los datos de polen se elaboró una matriz cuantitativa o ponderada, denominada *Red Polen*, que incluye en las casillas el dato de número de individuos de cada especie de colibrí que acarrea a cada especie o tipo de polen. Se propone esta manera de usar la matriz de polen como cuantitativa, ya que el número de granos de polen no se considera una medida relacionada a la frecuencia de visita de los colibríes a las plantas, pues está más relacionada a las características particulares de cada planta. Este análisis podría abordarse con una matriz binaria, aunque algunas métricas no son posibles de calcular con este tipo de datos.

3.2. Análisis de redes mutualistas de interacción

Con estas matrices, por medio del uso del paquete *Bipartite* del software *R* (Dormann *et al.* 2008, 2009, Dormann 2011) se realizaron análisis de las métricas para describir la estructura de las redes mutualistas de interacción, algunas de ellas que analizan la red otras a nivel de las especies participantes y otras a nivel de la red. Las métricas usadas a nivel de la red fueron: *grado, conectancia,* H_2*, compartimentalización* y *anidamiento* – esta última fue analizada con el software Aninhado (Guimarães and Guimarães 2006).Para la descripción de la red a nivel de las especies se hallaron: *dependencia, asimetría de la dependencia* y *fuerza de la interacción* (Tabla 3-2).

Tabla 3-2. Definición de las Métricas usadas para describir las redes de interacción

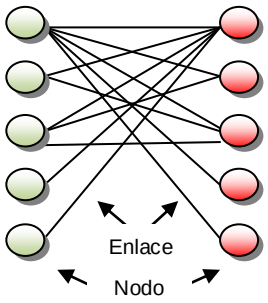
Métrica	Definición
A. Basadas en Redes no ponderadas o binarias:	
Grado (k)	Número de especies a las que una especie está relacionada (Jordano 1987). Una matriz de interacciones R tiene I interacciones y ki o kj interacciones por cada especie de animal o planta, respectivamente. Estos valores de ki o kj interacciones/especie se denominan el grado de cada nodo y en las matrices de interacción planta-animal indican la generalización-especialización de cada especie (Jordano *et al.* 2007).

Métrica	Definición
Anidamiento (NODF)	Cuando las especies generalistas interactúan con un amplio conjunto de especies, pero las más especialistas interactúan con un subgrupo de las más generalistas (Bascompte *et al.* 2003). Se usó el cálculo más reciente, propuesto por Almeida *et al.* (2008) llamado NODF (*nestedness measure based on overlap and decreasing fills*) el cual va de 0 para no anidamiento a 100 para perfecto anidamiento; usando el software Aninhado (Guimarães y Guimarães 2006) usando la matriz binaria de esta red. Se usaron dos modelos nulos que Aninhado tiene para comparar la matriz real con predicciones teóricas: 1. *ER*: las presencias están asignadas aleatoriamente a cualquier celda de la matriz; 2. *CE*: la probabilidad de que una celda aij muestre una presencia es $\frac{\left(\frac{P_i}{C}+\frac{P_j}{R}\right)}{2}$, en la cual P_i es el número de presencias en la fila i, P_j es el número de presencias en la columna j, C es el número de columnas y R es el número de filas. Se generaron 1000 réplicas de los modelos nulos en el análisis.
Compartimentalización o Modularidad	La existencia de grupos bien definidos de especies (compartimentos o módulos) con muchas relaciones intra-grupales y pocas inter-grupales (Dicks *et al.* 2002, Olesen *et al.* 2007). Medida como número de compartimentos en el software R.
Conectancia (C)	Se refiere al total de interacciones registradas, frente al número de interacciones posibles; C= I/(P ×A) donde I es el número de interacciones observadas, P el número de especies de plantas y A el número de especies animales. A medida que incrementa la riqueza de especies de una comunidad (P + A), incrementa también el número de interacciones registradas (I) pero la conectancia disminuye exponencialmente (Jordano 1987).
Distribución del grado	Es un histograma de frecuencias del grado (*k)* de las especies en una red (Jordano *et al.* 2003).
Pendiente de extinción	Es la pendiente hallada por la simulación de una secuencia de extinciones de especies dentro de un nivel trófico y calculando el número de extinciones secundarias en el otro nivel trófico. Estos valores son promediados (de las varias réplicas corridas) y graficadas contra el número de especies exterminadas. La proporción de los que persisten (en el eje Y) en regresión contra la proporción de los exterminados (en el eje X), a través de lo cual una regresión hiperbólica es ajustada y la pendiente de esta línea de regresión es retornada como un *índice de sensibilidad a la extinción*. A mayor pendiente, mayor la extinción en el otro nivel trófico y por lo tanto mayor la redundancia en el nivel trófico bajo consideración. Se calculó simulando la extinción de las especies por dos métodos: aleatorio y por grado (*k*), con 100 réplicas. (Memmot *et al.* 2004)
Robustez (R)	Es el cálculo del área bajo la curva de extinción, como una medida de la robustez del sistema a la pérdida de especies, introducida por Burgos *et al.* (2007) con un parámetro sencillo: R. R=1 correspondería a una curva que decrece sutilmente hasta el punto en que casi todas las especies son eliminadas lo que sería consistente con un sistema muy robusto, por ejemplo, la mayoría de especies de plantas sobreviven incluso si una gran fracción de las especies de animales son eliminadas, Por el contrario, R=0 corresponde a un sistema que decrece abruptamente tan pronto alguna especie se pierde, consistente con un sistema frágil en el cual por ejemplo, incluso si una fracción muy pequeña de las especies animales es eliminada, la

Métrica	Definición
	mayoría de plantas pierde todas su interacciones y se extinguen.
B. Basadas en Redes ponderadas o cuantitativas:	
H_2	H_2' es una medida de la especialización a nivel de la red bipartita como un todo. Va desde 0 (para no especialización, por lo tanto todas las especies interactúan con los mismos compañeros) a 1 para especialización completa (cada especie interactúa con un subgrupo particular de compañeros). Cuan más selectiva es una especie, mayor es el H2' para la red. (Blüthgen *et al.* 2006)
Dependencia	Un estimado de la extensión a la cual una especie depende de otra. Es expresado en la proporción de interacciones para cada especie y suma 1 para cada una. Estas son objeto de debate y son calculadas como el valor en una matriz dividido por la suma de las filas (para el nivel trófico menor) o la suma de las columnas (para el nivel trófico mayor). Así cada polinizador observado una sola vez recibirá una dependencia de 1, indicando una perfecta dependencia de la especie de planta, lo que podría no ser verdad, dado que es una muestra de tamaño 1, por lo cual datos de este tipo fueron omitidos del análisis como lo propone Bascompte *et al.* (2006).
Fuerza de la interacción	Un estimado del impacto ecológico de una especie sobre otra. La dependencia de una especie A sobre otra especie B es usualmente definida como la fuerza de B sobre A. Es una medida de la complejidad de la red. Por ejemplo, la fuerza de una especie animal es definida como la suma de las dependencias de las plantas que dependen de este animal; es una medida de la importancia de este animal desde la perspectiva del grupo de plantas. (Bascompte *et al.* 2006).
Asimetría de la Dependencia (AS)	Es un índice de asimetría de cada par de especies interactuantes que muestra la disimilitud entre las dos dependencias mutuas, osea el desbalance en la interacción de dependencia de dos especies interactuantes. Para cada par de especies de plantas *i* y de especies de colibríes j se calculó la asimetría de las dependencias mutuas usando: $AS(i,j) = \left\lvert d_{ij}^{P} - d_{ji}^{A} \right\rvert / max\left(d_{ij}^{P}, d_{ji}^{A}\right)$ donde d_{ij}^{P} y d_{ji}^{A} son las dependencias relativas de las especies de plantas *i* sobre las especies de colibríes *j* y de las especies de animales *j* sobre las especies de plantas *i,* respectivamente; $max\left(d_{ij}^{P}, d_{ji}^{A}\right)$ se refiere al valor máximo entre d_{ij}^{P} y d_{ji}^{A}. (Bascompte *et al.* 2006).
Centralidad por cercanía	Mide la proximidad de un nodo a todos los demás nodos en la red, de tal manera que nodos con valores altos pueden afectar rápidamente a otros nodos y viceversa. Computada en el software R como *weighted closeness* que representa la métrica a partir de la red ponderada o cuantitativa.
Centralidad por intermediación	Describe la importancia de un nodo como conector entre diferentes partes de la red, de tal manera que nodos con valores mayores a cero conectan áreas de la red que de otra manera estarían esparcidos o totalmente desconectados. Se muestra la importancia de las especies para la cohesividad de la red. Computada en el software R como *weighted betweeness* que representa la métrica a partir de la red ponderada o cuantitativa.

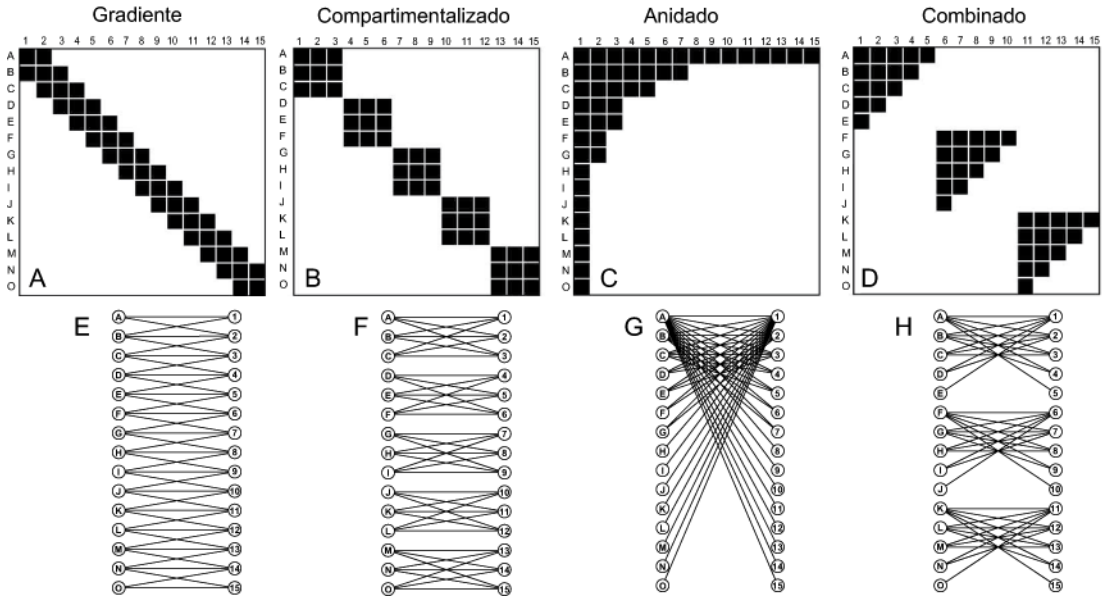
Las redes mutualistas de polinización son redes bipartitas o bi-modales, dado que sólo existen conexiones entre dos clases diferentes de nodos (planta-polinizador) y su representación gráfica permite mostrar patrones en su configuración o estructura, por lo tanto se realizaron dos tipos de gráficos, uno de la matriz a manera de cuadrícula y uno con las interacciones a manera de nodos y enlaces (Fig. 3-1 y Fig.3-2). Estas matrices representadas gráficamente proveen una visualización de patrones de la red, tales como la compartimentalización o el anidamiento en la misma (Fig 3-2); esto se realizó con el paquete *Bipartite* de *R*.

Figura 3-1. Ilustración de una red bipartita y sus componentes



Una vez caracterizada la Red Munchique y sus componentes, las sub-redes Charguayaco y Veinte de Julio se procedió a analizar la extinción secuencial de especies de los dos niveles tróficos en ellas (plantas y colibríes) por medio del software R con su paquete Bipartite (Dormann *et al.* 2008, 2009, Dormann 2011), se graficaron las pendientes de extinción acorde a lo explicado en la tabla 3-2, y se hallaron los valores de robustez (R) de la red posterior a la extinción. Se realizó la eliminación manual de *Eriocnemis mirabilis* en la red Munchique y se compara su robustez con la red original y se comparan en Veinte de Julio las localidades de El Tigrillo y Bosque de Niebla, con presencia natural de *E. mirabilis* y sin ella (respectivamente).

Figura 3-2. Tipos de gráficos de una red bipartita y sus posibles patrones de configuración de la estructura. A, B, C, D matriz a manera de cuadrícula; E, F, G, H interacciones a manera de nodos y enlaces. A y E estructura de las interacciones a manera de gradiente, B y F estructura compartimentalizada, C y G estructura anidada, D y H estructura combinada (anidada y compartimetalizada)



*Tomado y modificado de Lewinsohn & Prado 2006

Posteriormente, puesto que el interés particular de este trabajo es la importancia de *E. mirabilis* en la red y dado que las medidas de centralidad por cercanía y por intermediación (junto al grado -*k* de las especies) han sido consideradas como importantes indicadores de la importancia de un nodo o especie en una red (Martín González *et al*. 2010) para esta especiey los demás colibríes que lo acompañan en el nivel trófico superior en las redes estudiadas, se hallaron los valores de centralidad por cercanía y centralidad por intermediación, explicadas en la tabla 3-2.

En el anexo 3 se encuentra referenciado el glosario de términos de redes de interacción.

4. Resultados

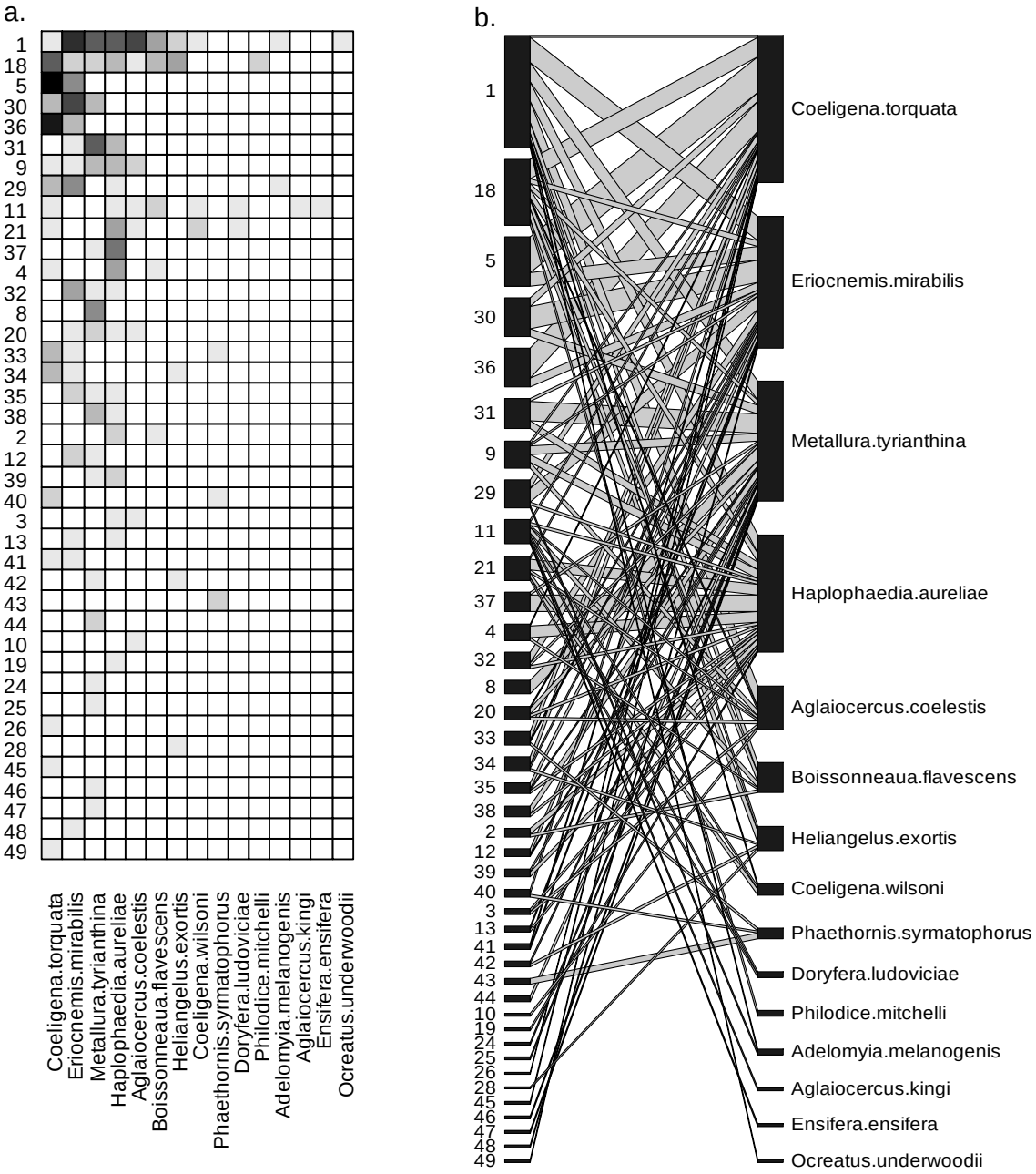
4.1. Topología de las redes

La red de *Munchique* está compuesta por 40 especies de plantas (Anexo 4) que fueron visitadas por 15 especies de colibríes (Fig. 4-1); lo que representa un total de 600 (15x40) interacciones posibles, de las cuales sólo un 103 fueron observadas directamente en el campo en un total de 242 visitas (tabla 4-1). Esto corresponde a una conectancia de 0,17 explicable dada la limitación natural de las especies para interactuar entre ellas, por lo que no todas las interacciones posibles se dan, por limitaciones tales como el tamaño de la corola con relación al tamaño del pico, o las preferencias particulares de las especies de colibríes por el néctar de ciertas especies.

Las interacciones entre cada especie de colibrí y planta de la red tuvieron una frecuencia variable, por lo tanto no todas las plantas fueron visitadas en la misma proporción, lo que se puede ver en la intensidad del color en las casillas en la matriz de la figura 4-1a y en el grosor de las líneas en la figura 4-1b, característica que corresponde al grado de las especies (k).

Las especies de plantas y colibríes en esta red se caracterizan porque la mayoría poseen pocos enlaces y unas pocas tienen muchos enlaces. En general la distribución del grado (k) entre las especies de plantas como entre las de colibríes de esta red, tiene una distribución heterogénea y en particular en la de los colibríes se observaron valores más altos en cantidad de enlaces que en la distribución de grado de las especies de plantas, es decir que en esta red hay colibríes que usan mayor cantidad de especies de plantas como alimento que las plantas a los colibríes como polinizadores o visitantes (Fig. 4-2).

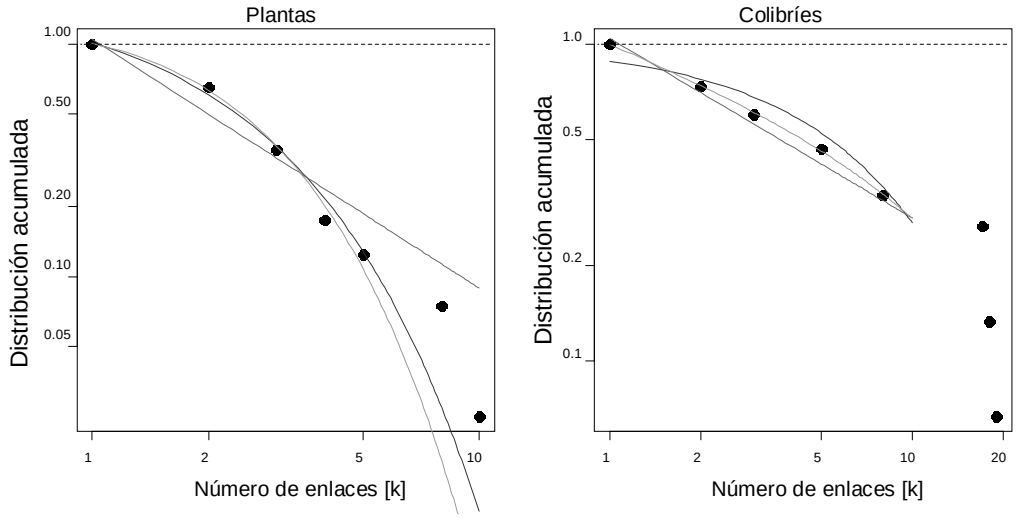
Figura 4-1. Representación gráfica de las interacciones entre colibríes y plantas de la red *Munchique*. **a.** Matriz de interacciones a manera de cuadrícula, visualizando las especies de plantas en las filas y las de colibríes en las columnas, indicando en escala de grises la intensidad de la interacción entre cada planta y animal. **b.** Gráfica bipartita de la red de interacciones, el ancho de la línea del enlace indica la intensidad de la interacción. Referencia de nombres de especies de plantas en Anexo 4.



La distribución del grado (*k*) puede ajustarse a diferentes modelos (modelo de ley de la potencia, modelo de la potencia truncada y modelo exponencial) sin embargo este

análisis funciona mejor en redes con centenas o millares de vértices, mientras queen redes pequeñas como ésta no es muy poderoso, (Marco Mello, *com. pers*.) sin embargo su representación gráfica es útil para visualizar la distribución del grado comparada de las plantas y colibríes de la red (Fig. 4-2).

Figura 4-2. Distribución del grado (k) de las especies de la red Munchique. La línea oscura representa el modelo de ley de la potencia, la línea oscura y curva representa el modelo de la potencia truncada y la línea clara y curva representa el modelo exponencial.



Las especies más especialistas de la red tendieron a interactuar con las más generalistas, lo que llevó a un patrón anidado en su estructura, que además no tuvo una separación en compartimentos de interacciones sino que se trató de una sola red consolidada (Fig. 4-1, tabla 4-1). El valor de anidamiento de la matriz de la *Red Munchique* (NODF=42,49) fue significativamente mayor que cualquiera de las matrices aleatorias generadas por los modelos nulos ER y CE con un NODF promedio de 19,16 y 25,64 respectivamente (P<0,001).

Esta red es de preponderancia generalista en cuanto a los hábitos de las especies que la componen acorde al índice de especialización H_2 (tabla 4-1) por lo tanto la mayoría de las especies interactúan entre ellas y no hay subgrupos de interacción especialista, aunque en particular encontremos algunas especies especialistas en el uso de recursos por ejemplo *Phaethornis syrmatophorus* que por su morfología de pico curvo y largo hace que la explotación de flores sea más específica y limitada.

En cuanto a las métricas de la red a nivel de especie, en la métrica de dependencia se reflejó que la mayoría de las especies de colibríes por las especies de plantas de las que se alimentan, no se encontraron valores relevantes (mayores a 0,5; según Bascompte *et al.* 2006), incluyendo a *Eriocnemis mirabilis*, el colibrí endémico y en peligro de extinción. Sin embargo especies como *Aglaiocercus coelestis* mostraron una dependencia relevante por *Besleria quadrangulata* (0.533) y *Heliangelus exortis*por *Clusia* sp.1 (0,5). Existen otros valores de dependencia de 0,5 para *Phaethornis syrmatophorus, Doryfera ludoviciae y Adelomyia melanogenys*, sin embargo para estas sólo fueron registradas dos especies de plantas de las que se alimentan y la dependencia se reparte entre ellas equitativamente (Anexo 5), lo que pudo deberse a efectos del muestreo.

La dependencia de las plantas por los colibríes no es equivalente a la de los colibríes por las plantas, encontrándose para las últimas valores más altos de dependencia así como más especies de plantas con valores de dependencia significativos, tales como *Marcgravia* sp. por *Haplophaedia aureliae* (0,857); *Thibaudia* sp.1 de 0,786 por *Coeligena torquata*; seguida de *Cavendishia bracteata* por *Coeligena torquata* (0,722) (Anexo 6).

Los valores de dependencia reflejaron una **fuerza de la interacción** variable para cada especie en la red (Anexos 5 y 6), en el caso de los colibríes *Haplophaedia aureliae* es el colibrí con mayor valor (6,30) seguido por *Eriocnemis mirabilis* (5,50); por lo tanto son las especies de colibríes más importantes para el grupo de plantas de la comunidad, lo cual es una característica importante a resaltar en la estructura de esta red, sobre todo para esta última especie que tiene mayor vulnerabilidad a desaparecer del sistema.

Entre las plantas, *Besleria quadrangulata* fue la especie con mayor fuerza de interacción del sistema (2,49) seguida por *Palicourea cuatrecasasii* (1,18) y *Clusia* sp.1 (1,15), las cuales tuvieron épocas de floración diferentes en la zona y que fueron reportadas en localidades distintas, puesto que *B. quadrangulata* florece entre junio y julio en Charguayaco con una evidente floración masiva comparada a las otras especies presentes en la zona y a lo que puede deberse tal importancia para los colibríes por representar un recurso abundante. *Palicourea cuatrecasasii* se reporta para el Veinte de Julio con floración de duración amplia en el año, pero no tan abundante como *B. quadrangulata* y *Clusia* sp. en Charguayaco y Veinte de Julio, donde tienen una floración de varios meses del año (Ramírez-B. & Sandoval-S *en prep.*).

Por otro lado, se halló que la dependencia de los colibríes por las plantas respecto la de las plantas por los colibríes era asimétrica en todos los pares de especies interactuantes, resaltándose que 70 de los 85 pares de interacciones, tiene valores de asimetría de dependencia mayores a 0,50 (Anexo 7) lo que puede ser una ventaja para el sistema en cuanto a su estabilidad en el caso de pérdida de alguno de sus elementos.

Se encontraron valores similares en las métricas a nivel de la red al considerar la estructura de cada una de las sub-redes que componen la red Munchique (correspondientes a las localidades Charguayaco y Veinte de Julio), sin embargo estos valores no son comparables estadísticamente dado que el tamaño de las redes es diferente y cada métrica corresponde a una variable sin una distribución conocida, por lo tanto no tendríamos los errores estándar y por lo tanto un intérvalo de confianza para compararlas (Jordano P., *com. pers.*). Por lo tanto el cómputo de estas métricas para estas subredes se muestra de manera descriptiva de las mismas.

A pesar de que en las localidades el esfuerzo de muestreo fue diferente y en años diferentes (2001 para Charguayaco y 2005 para Veinte de Julio), las mediciones de estas sub redes, de igual forma que la red global Red Munchique son anidadas, tienen un solo módulo en el que las especies interactúan, a pesar de sus diferencias en número de especies de los dos gremios interactuantes (tabla 4-1).En particular por los valores de H2 se observa que la red Charguayaco es más especializada que la red global Munchique y la subred de Veinte de Julio.

Tabla 4-1. Métricas a nivel de la red para las sub-redes de la Red Munchique correspondientes a las localidades de Charguayaco y Veinte de Julio.

Métricas a nivel de red	**Red Charguayaco**	**Red Veinte de Julio**	**Red Munchique**
No. de especies de colibríes	8	14	15
No. de especies de plantas	27	19	40
Interacciones por especie	1,571	1,667	1,872
Conectancia	0,255	0,207	0,172
Anidamiento (NODF)	43,44	49,88	42,49
Número de compartimentos	1	1	1
H_2	0,466	0,258	0,341

El anidamiento de cada una de las sub-redes (Red Charguayaco y de la Red Veinte de Julio) fue significativamente diferente que cualquiera de la matrices aleatorias generadas

por los modelos nulos ER y CE al igual que lo hallado en el anidamiento de la Red Munchique (tabla 4-2).

Tabla 4-2. Valores de anidamiento (NODF) para las redes Charguayaco, Veinte de Julio y Munchique y de los modelos nulos ER y CE generados para cada una y su valor respectiva probabilidad.

Red	NODF	NODF (ER)	P(Er)	NODF (CE)	P(Ce)
Charguayaco	43.44	27.71	<0.00	32.67	<0.01
Veinte de Julio	49.88	22.58	<0.00	29.70	<0.00
Munchique	42.49	19.16	<0.00	25.64	<0.00

En la sub-red de Charguayaco los colibríes no tuvieron ningún valor de dependencia superior a 0,5 al igual que en la red global de Munchique; los valores iguales a 0,5 se trataron de especies a las cuales se les registraron sólo dos especies de plantas de las cuales se alimentan, por lo tanto la proporción está repartida entre estas, lo cual pudo deberse a efectos del muestreo y a dificultades de registro de visitas de colibríes a otras especies de plantas (Anexo 8). Las especies de colibríes más relevantes para las plantas en esta red son *Eriocnemis mirabilis* y *Coeligena torquata,* acorde a los valores de fuerza de la interacción (Anexo 7), el primero coincide con la red Munchique en la que fue el que tuvo el segundo valor en fuerza de la interacción después de *Haplophaedia aureliae* (Anexo 6).

Las especies de plantas de la sub-red Charguayaco tuvieron valores de dependencia más altos que los colibríes hacia ellas, con valores significativos en especies como *Marcgravia* sp. Por *Haplophaedia aureliae* con la mayor de las dependencias para esta red (0,86), seguida por *Psammisia columbiensis* por *Coeligena torquata* (0,79) y *Disterigma alaternoides* por *Metallura tyrianthina* (0,75) (Anexo 7). Las especies de plantas mas relevantes para la comunidad de colibríes, acorde a la medida de fuerza de la interacción corresponden a *Guzmania andreana* y *Bomarea polyneura* (con 0,62 cada una), seguidas por *Tillandsia* sp.2, *Guzmania gracilior* y *Elleanthus aurantiacus* (con 0,56; 0,55 y 0,55; respectivamente) (Anexo 8).

Así como en la red global Munchique, las relaciones de dependencia fueron asimétricas entre colibríes y plantas en la red Charguayaco, en este caso más del 80% de las interacciones fueron asimétricas en valores mayores a 0,50 (Anexo 9).

En la sub-red Veinte de Julio se presenta una baja proporción de dependencias fuertes o significativas de los colibríes por las plantas y vice-versa, el mayor valor de dependencia encontrado es de 0,67 presente en la del colibrí *Heliangelus exortis* por *Clusia* sp.1, así como para las plantas *Palicourea killipii y Palicourea* sp.3 por *Haplophaedia aureliae;* y *Antopterus oliganthus* por *Eriocnemis mirabilis* (Anexo 10). La mayor fuerza de interacción la ofrece *Haplophedia aureliae* (3,35), seguida por *Aglaiocercus coelestis* (1,55) entre los colibríes, mientras que para las plantas los valores de fuerza de la interacción más altos se presentaron para *Besleria quadrangulata* (2,36) y *Clusia* sp.1 (1,99).

De igual manera, la sub-red Veinte de Julio fue asimétrica en las dependencias de los colibríes por las plantas y viceversa, sin embargo los valores superiores a 0,50 no superaron el 60% del total de las interacciones registradas, es decir que las asimetrías en la dependencia son menores que en las otras dos redes estudiadas. La interacción más asimétrica fue la conformada por *Haplophaedia aureliae* y *Palicourea* sp.4 (0,92), seguida por *Aglaiocercus coelestis* y *Palicourea* sp.4. (0,87) (Anexo 11).

4.2. Simulación de extinción de especies

La simulación de la extinción presentó curvas de extinción diferentes acorde al método de eliminación de las especies que se aplicó acada gremio, ya fuera aleatoria o por grado (*k*), en las que debido a la eliminación simulada de una fracción de especies de uno de los gremios (por ejemplo: plantas), un número de especies del otro gremio (en este caso colibríes), se extinguieron y vice-versa. Las pendientes de extinción mostraron la tolerancia del sistema a la extinción de las especies que la componen y fueron corroboradas con el cálculo de Robustez (Fig 4-3, tabla 4-3) con particularidades como que en la Red Munchique la extinción de los colibríes hace mas frágil a la red si ésta se da acorde al grado, ya que las extinciones secundarias (de las plantas) se hacen mayores a medida que los colibríes más conectados (con mayor número de interacciones) son eliminados (R=0,29) por lo tanto la eliminación de especies de colibríes con mayor número de enlaces como *Coeligena torquata* y *Eriocnemis mirabilis* hará que la red sea menos robusta y por lo tanto tienda a colapsar. En cuanto a las

plantas, no existe una diferencia si la extinción de las especies se hace aleatoria o por grado, la robustez de la red es casi la misma en ambos casos (tabla 4-3).

Se tienen tres escenarios más para comparar la robustez de las redes alrededor de la presencia o ausencia de *Eriocnemis mirabilis*, primero al eliminar manualmente a *Eriocnemis mirabilis* de la red Munchique, junto a los dos escenarios planteados por Ramírez-B. y Sandoval-S (*en prep.*) en Veinte de Julio donde naturalmente esta especie prefiere un hábitat al otro, en los senderos Bosque de Niebla (de ausencia de *E. mirabilis*) y El Tigrillo (de presencia de *E. mirabilis*); cada uno correspondiente a una red más. En todos los escenarios la robustez es menor para la extinción por grado de los colibríes; que para las especies de plantas no representa mayor diferencia si se trata de una extinción aleatoria o por grado (tabla 4-3).

Una particularidad de la Red Munchique sin *E. mirabilis* es que al eliminar a esta especie manualmente de la red, se pierde la planta *Miconia micayana* (Ref. 48) puesto que no tiene registro de otra especie de colibrí que la haya visitado (aunque especies como esta son visitadas por otros polinizadores como abejas o mariposas). Las dos redes de Veinte de Julio con ausencia y presencia de *E. mirabilis* no presentaban las mismas especies que la red Munchique, por lo tanto la red a nivel de especies no podría ser comparada, sin embargo sí pueden ser comparadas a nivel de su estructura global y topología.

La pérdida de robustez de todas las redes es más notoria si la extinción primaria se da de los colibríes que de las plantas, lo que podría estar relacionada con que los colibríes de la red sean mas generalistas que las plantas, por lo tanto al perder recursos (extinción de plantas) podrán explotar otros disponibles más fácilmente; mientras que si se pierden colibríes, para las plantas, si son mas especialistas (por ejemplo con corolas largas que limitan la polinización por determinado grupo de colibríes) es mas difícil encontrar un reemplazo de polinizador y por lo tanto la especie tiende a la extinción.

Tabla 4-3. Valores de Robustez posteriores a la simulación de extinción aleatoria y por grado de especies de plantas y colibríes para las distintas redes evaluadas.

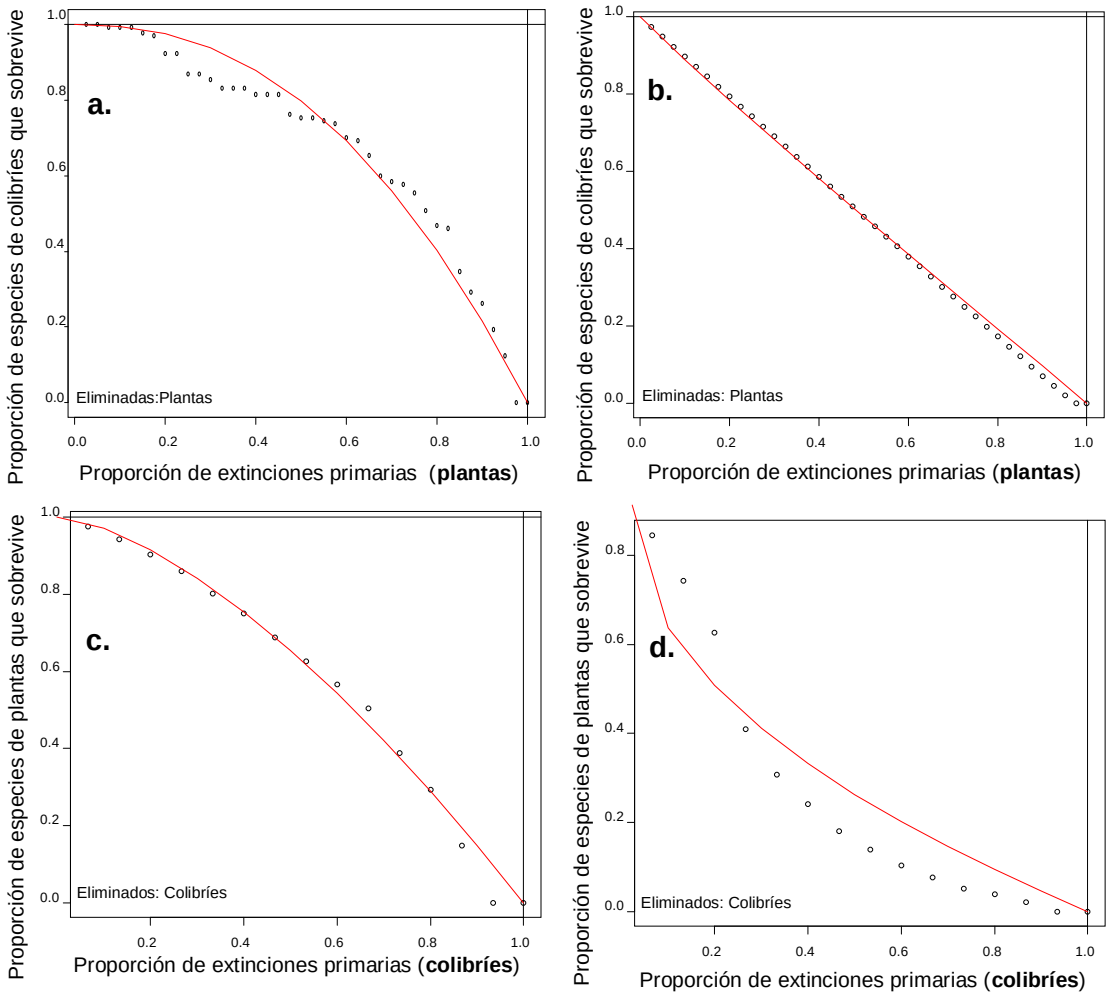
Tipo de extinción	Red	Robustez por extinción primaria de:	
		Plantas	**Colibríes**
Aleatoria	Munchique	0,49	0,60
	Munchique sin *E. mirabilis*	0,49	0,57
	Veinte de Julio (Tigrillo - Presencia *E. mirabilis*)	0,45	0,54
	Veinte de Julio (Bosque de Niebla - Ausencia *E. mirabilis*)	0,46	0,50
Por Grado	Munchique	0,48	**0,29**
	Munchique sin *E. mirabilis*	0,48	**0,25**
	Veinte de Julio (Tigrillo - Presencia *E. mirabilis*)	0,44	**0,30**
	Veinte de Julio (Bosque de Niebla - Ausencia *E. mirabilis*)	0,46	**0,31**

La estructura y topología de estas redes difiere en sus valores de conectancia, anidamiento, número de enlaces por especie, y H_2, pero todas son redes no compartimentalizadas (tabla 4-4). Estas métricas al ser sensibles al tamaño de la red y no tener una distribución teórica conocida no son comparables con los valores obtenidos, por eso se trata cada red por separado y se nombran las generalidades de las mismas.

Tabla 4-4. Estructura y topología de las redes Munchique y Tigrillo (con presencia natural de *E. mirabilis*); Munchique sin *E. mirabilis* (con eliminación manual de *E. mirabilis*) y Bosque de Niebla (P ausencia natural de *E. mirabilis*).

Métrica	Munchique	Munchique sin *E. mirabilis*	Veinte de Julio (Tigrillo -Presencia *E. mirabilis*)	Veinte de Julio (Bosque de Niebla - Ausencia *E. mirabilis*)
Sps colibríes	15	14	13	9
Sps plantas	40	39	11	13
Interacciones por especie	1,82	1,62	1,46	1,14
Conectancia	0,17	0,16	0,24	0,21
Compartimentos	1	1	1	1
H_2	0,34	0,39	0,26	0,31
Anidamiento (NODF)	42,49	39,94	42,57	37,51

Figura 4-3. Pendientes de extinción secundaria de plantas y colibríes de la Red Munchique acorde a eliminaciones secuenciales de especies de uno de los gremios de manera **a.** y **c.** aleatoria, **b.**y **d.** por grado (*k*).



4.3. Red Polen

La red conformada por las especies de colibríes capturadas en Charguayaco y los tipos de polen que acarreaban en sus picos y plumaje, está compuesta por 13 especies de colibríes y 98 tipos de polen (Anexo 13) los cuales conforman una estructura de red con 1,56 interacciones por especie, conectancia de 0,14; en un solo compartimento. Así como las *Red Munchique* ésta red es anidada con un NODF de 25,89; confirmada por la generación aleatoria de matrices con el modelo nulo ER que tuvo un NODF de 15,16 y una significancia menor a 0,00. La configuración de la red se observa en la figura 4-4. La

red fue de preponderancia generalista en cuanto a los hábitos de las especies (H_2= 0,33), por lo tanto no hay subgrupos de interacción especialista.

Las especies de colibríes no tuvieron dependencia de alguna especie de planta en particular (los valores de dependencia fueron menores a 0,5 –Anexo 15) mientras que las plantas sí, con sus mayores dependencias por los colibríes *Coeligena torquata* y *Eriocnemis mirabilis* (Anexo 16).

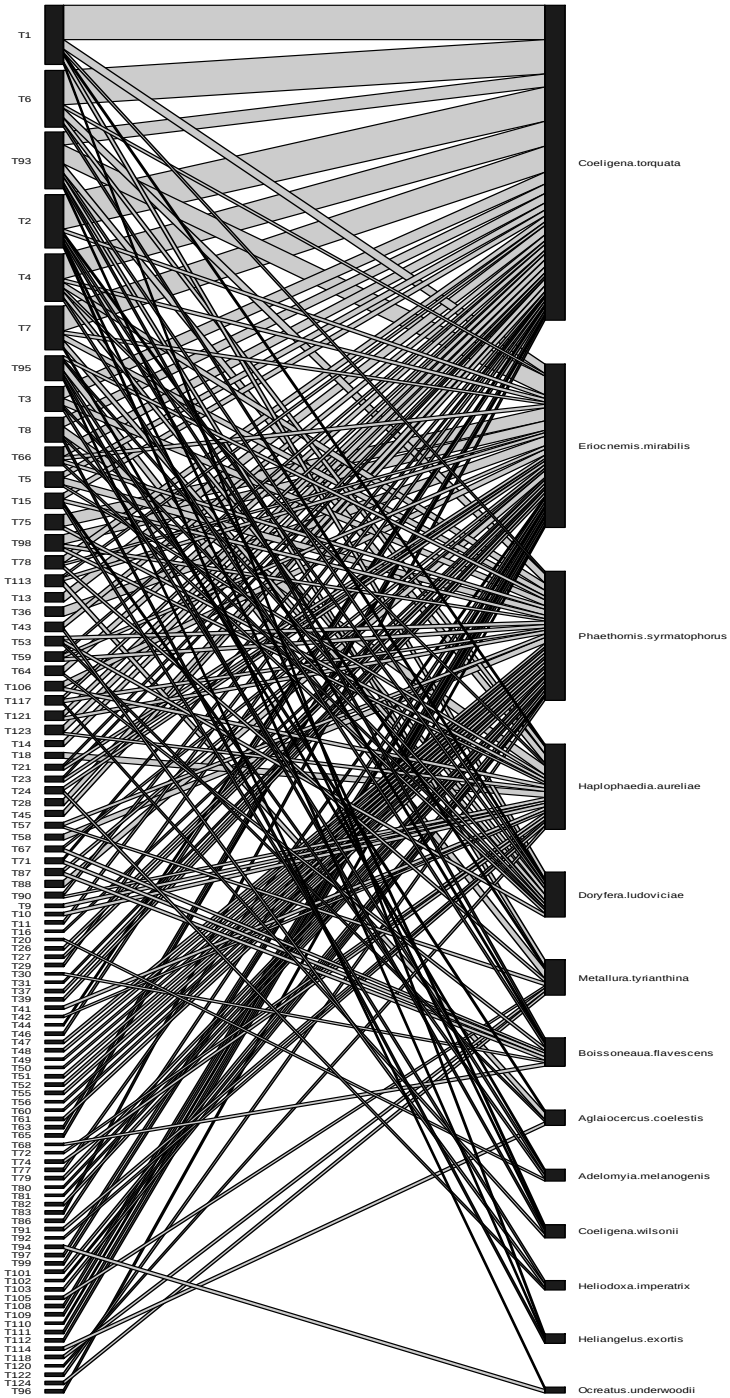
La fuerza de la interacción de las especies de colibríes estuvo liderada por *Coeligena torquata* (11,42) y por *Eriocnemis mirabilis* (6,44), mientras que la de las plantas por Tipo 93, Tipo 2 y Tipo 95 con valores mucho más bajos que la de los colibríes (1,14, 1,08 y 1,03, respectivamente) lo que está directamente relacionado a los valores de dependencia de los colibríes por las plantas que no fueron relevantes (Anexos 15 y 16).

La extinción de los colibríes en la red polen, si se da por grado, tiene un mayor efecto sobre la robustez de la misma, que la que se da de manera aleatoria; la extinción de las plantas ya sea aleatoria o por grado, tienen un efecto similar sobre la robustez de la red (tabla 4-5); por lo tanto los colibríes con mayor número de conexiones, *Eriocnemis mirabilis* y *Coeligena torquata* son los que su extinción afectaría en mayor proporción a la configuración de la red y provocaría la mayor cantidad de extinciones secundarias y por lo tanto la inestabilidad de la red.

Tabla 4-5. Valores de robustez posteriores a la simulación de extinción aleatoria y por grado de especies de plantas y colibríes para la Red Polen

Tipo de extinción	Red	Robustez por extinción primaria de:	
		Plantas	**Colibríes**
Aleatoria	Polen	0,49	0,52
Por Grado	Polen	0,49	0,28

Figura 4-4. Gráfica bipartita de la red de interacciones entre colibríes y plantas de Charguayaco en la denominada *Red Polen*. (Nombres de las plantas en Anexo 13 a y b T=Tipo)

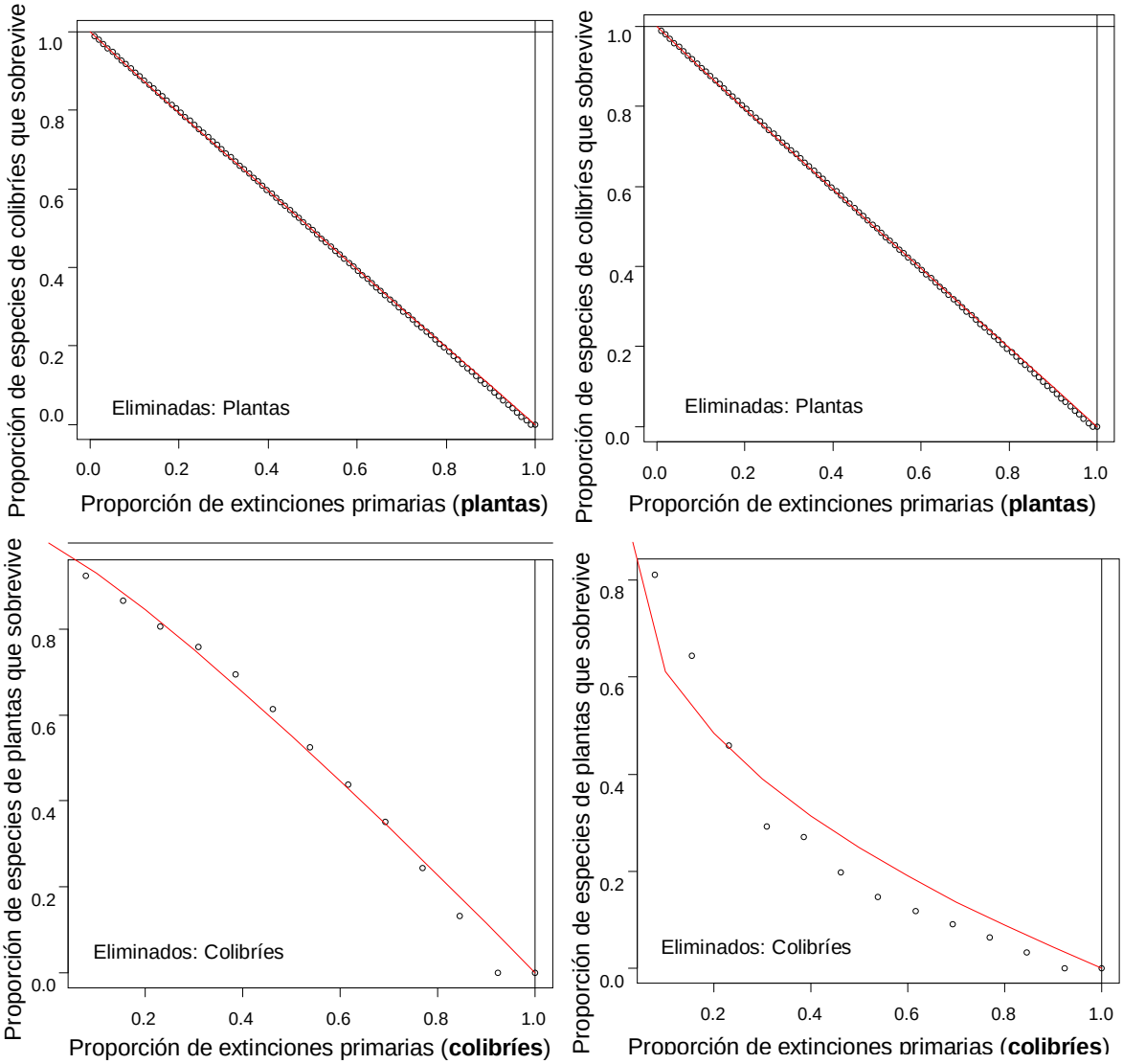


Las pendientes de extinción generadas de la simulación de la extinción aleatoria y por grado de las especies de plantas y colibríes de la Red Polen muestran la mayor tendencia a extinciones secundarias si las primarias son de colibríes con mayor número de conexiones, por lo tanto la extinción por grado de estos tendrá la mayor influencia sobre la estructura de la red (Fig. 4-5).

Las especies con mayor grado (*k*) en la Red Polen son *Eriocnemis mirabilis, Coeligena torquata* y *Phaethornis syrmatophorus*, las cuales serían las que al ser eliminadas provocan mayor cambio en la estructura de la red por generar en mayor proporción extinciones secundarias.

En general, la Red Polen, aunque incluye mayor cantidad de nodos para las plantas, posee características generales en su estructura que se reflejan en las encontradas para la Red Munchique y sus sub-redes, a excepción de la inclusión de *P. syrmatophorus* que como otra especie estructuradora de la red al lado de *E. mirabilis, C. torquata;* estas dos últimas coincidientes en todas las redes y *H. aureliae* y *M. tyrianthina* aportadas por las redes de datos observación directa en campo.

Figura 4-5. Pendientes de extinción secundaria de plantas y colibríes de la Red Polen acorde a eliminaciones secuenciales de especies de uno de los gremios de manera **a.** y **c.** aleatoria y **b.** y **d.** por grado (*k*).



Se anexan las fotografías del polen de plantas que fueron colectadas en Charguayaco las cuales fueron referencia para la identificación del material polínico encontrado en los colibríes y que fueron colectadas por su síndrome de ornitofilia, las cuales servirán de referencia para futuros estudios (Anexo 14).

4.4. El colibrí *Eriocnemis mirabilis* en la red Munchique

Esta especie de colibrí, con sus registros de distribución ubicados en un área tan reducida, tiene una importancia especial en las redes estudiada, no sólo por las características mencionadas, sino porque posee rasgos que hacen que esta pueda ser una especie clave (en términos de redes dado su aporte a la estructura) para el sistema estudiado, entre ellas:

El grado (*k*) de *E. mirabilis* en la Red Munchique es el tercero más alto y en la Red Charguayaco y la Red Polen (que corresponde a Charguayaco) es el más alto (Fig. 4-6), por lo tanto es una especie que aporta de manera preponderante a la conectividad de estas redes. En la red Veinte de Julio no es así, dado el bajo registro de observaciones en esta localidad, explicada por la menor presencia de la especie en la zona (a pesar de que las especies que consume en Charguayaco se encuentran presentes en Veinte de Julio y su potencial capacidad de explotar esos recursos).

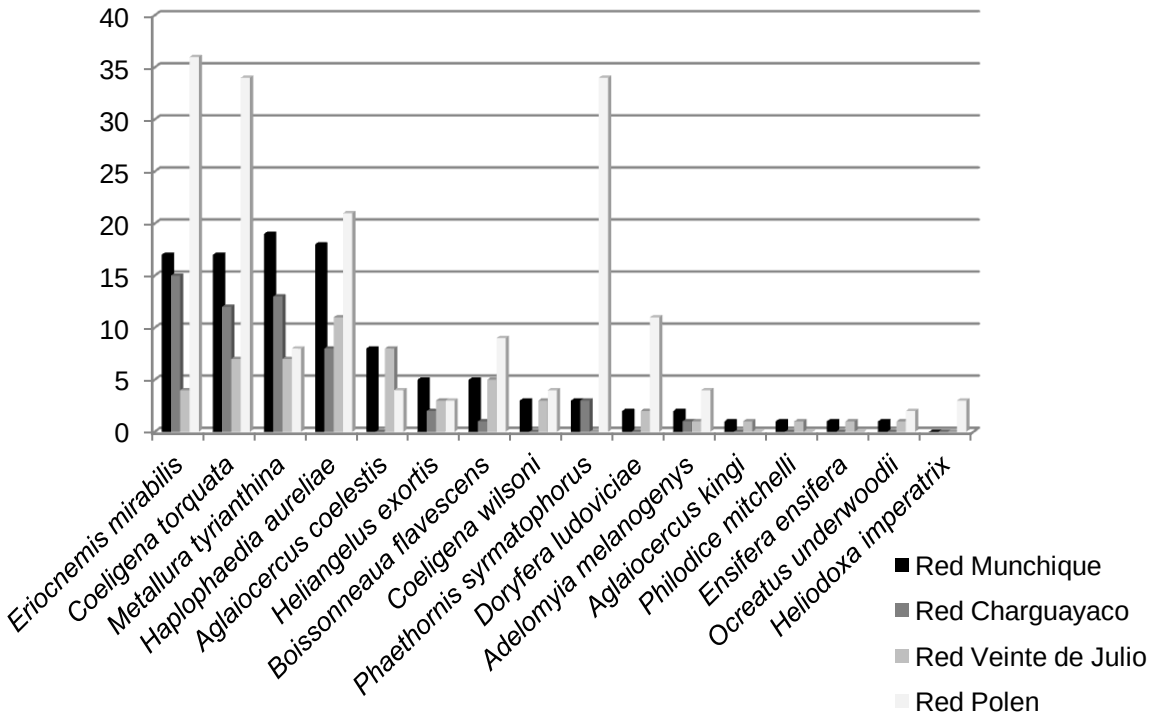
Particularmente en la Red Polen, la especie *Phaethornis syrmatophorus* revela un mayor grado que en las otras redes (Fig. 4-6) que fueron obtenidas a partir de la observación directa de las visitas en el campo, posiblemente por la poca visibilidad de la especie en el campo. Por lo tanto, el registro del polen que acarrea es una buena herramienta para conocer sobre el uso de recursos real de epecies como estas.

De esta manera, junto a *E. mirabilis,* las especies *Coeligena torquata, Haplophaedia aureliae* y *Metallura tyriathina* son los colibríes que mayormente aportan a la conectividad en la red al tener la mayor cantidad de enlaces en todas las redes; en especial *E. mirabilis* en la localidad de Charguayaco, donde sus poblaciones están mejor conservadas que en Veinte de Julio y la especie es mas común.

A partir de la simulación de las extinciones se puede notar además que hay una variación en el anidamiento de las redes al eliminar a *E. mirabilis* de la Red Munchique o en la ausencia natural del mismo (Bosque de Niebla en Veinte de Julio), así como con las medidas de conectancia, el número de interacciones por especie disminuye, mientras

que es mayor el grado de especialización de la red (H_2) al ser éste un gran generalista en la red.

Figura 4-6. Distribución de frecuencias del grado (*k*) de las especies de colibríes de las redes Munchique, Charguayaco, Veinte de Julio y Polen.



Se resalta que *E. mirabilis* no posee una dependencia significativa por ninguna especie de planta de las que se alimenta en la red Munchique, ni en el análisis separado de las subredes que la componen (Charguayaco y Veinte de Julio). Mientras que 5 especies de plantas dependen de esta especie en la red (*Palicourea angustifolia, Antopterus oliganthus, Thibaudia* sp.*, Burmeistera killipii* y *Miconia stipularis*) (Anexo 5, 6, 8 y 10) que son especies de plantas que difirieron en su distribución en las localidades estudiadas: *P. angustifolia, Thibaudia* sp., *B, killipiii* y *Miconia stipularis* no se encuentran en Veinte de Julio y *A. oliganthus* no está en Charguayaco, por lo cual se considera a *E. mirabilis* una especie importante para la red, lo que se reflejada además en la medida de fuerza de la interacción de 5,50 que corresponde al segundo valor más alto en la Red Munchique (Anexo 6), después de *H. aureliae* (6.30); mientras que en la sub-red de la localidad de Charguayaco es la especie principal (fuerza: 5,06) seguida por *C. torquata* (4,29) (Anexo 8).

Besleria quadrangulata es la especie de planta con mayor fuerza en las plantas en la red Munchique (2,49) usada por *E. mirabilis* y que tiene una floración en Junio y Julio en Charguayaco y entre mayo y junio en Veinte de Julio. En esta última localidad, la red analizada tiene como especie de mayor fuerza de interacción también a *B. quadrangulata* (2,36) mientras que en Charguayaco lo fueron equitativamente *Guzmania andreana* y *Bomarea polyneura* (0,62).

Por otro lado, al ser *E. mirabilis* de las especies más conectadas en la Red Munchique y en particular en la Red Charguayaco donde es la de mayor grado, en las simulaciones de extinción de especies acorde al grado, al ser eliminada la curva de extinción se hace mas pronunciada, lo que conlleva al colapso del sistema con mayor preponderancia que si se eliminara otra especie con menor grado en la red.

Las medidas de centralidad muestran la importancia de *E. mirabilis* principalmente en la red Charguayaco donde se muestra con los mayores valores de cercanía e intermediación. Esto no sucede en Veinte de Julio donde la intermediación es nula y la cercanía es menos de la mitad de la especie principal, que en este caso es *Haplophaedia aureliae*. En el caso de la Red Munchique que combina a las dos anteriores, *E. mirabilis* es la segunda en aportar a la cohesividad de la red tanto por los valores de cercanía como cohesividad, que para el primero la especie principal fue *Haplophaedia aureliae* y para el segundo *Coeligena torquata* (Anexo 12).

5. Discusión

La estructura de las redes de interacciones mutualistas entre plantas y animales afecta la proporción en que las especies pueden desaparecer en caso de disturbios como la pérdida de hábitat (Fortuna & Bascompte 2006). No todas las especies de una red aportan a su estabilidad y dinámica de la misma manera y por lo tanto no son igualmente importantes para su persistencia (Martín-González 2010, Saavedra *et al.* 2011). En particular, la red en que interactúa *Eriocnemis mirabilis* en el Parque Nacional Natural Munchique presenta una serie de características estructurales que determinan su estabilidad y dinámica. La topología o estructura de esta red muestra patrones que están dados por la manera heterogénea en que las especies se conectan, en la que la mayoría de plantas y colibríes tienen pocos enlaces y otras pocas son generalistas. Esta cantidad heterogénea de interacciones por especie determina la manera en que la red está cohesionada y su sensibilidad a la pérdida de nodos o especies; ya que se considera que la robustez de una red está directamente relacionada a una alta conectividad en la misma (Dunne *et al.* 2002).

Este tipo de conectividad en las redes estudiadas llevó a un patrón anidado en las mismas. Este es un patrón común en las redes mutualistas de interacción y se caracteriza porque muchas especies que tienen pocos enlaces (especialistas) interactúan con las que tienen muchos enlaces (generalistas) (Bascompte *et al.* 2003). Así mismo, los generalistas interactúan con los generalistas, que son el centro cohesivo alrededor del cual se organiza la red, lo cual genera que el sistema sea mas redundante, de tal forma que si una interacción se pierde se puedan generar interacciones que atenúen el daño de tal perturbación, característica por la cual el patrón anidado ha sido considerado una causa de tolerancia a la extinción de las redes mutualistas (Memmot *et al.* 2004, Fortuna & Bascompte 2006, Bascompte 2009b). Así mismo el anidamiento se ha reconocido como minimizador de la competencia entre especies, permitiendo una mayor biodiversidad (Bastolla *et al.* 2009), al permitir la coexistencia de más especies y ha sido

recientemente demostrado que los nodos que aportan con mayor proporción al anidamiento son a la vez los más vulnerables a la extinción (Saavedra *et al.* 2011).

Otra característica que ha sido relacionada a la tolerancia a la extinción en las redes es la compartimentalización, ya que en un sistema en el que todas las especies tienen el potencial de interactuar, por pertenecer a un solo compartimento, un disturbio como la extinción de una especie o la transmisión de un contaminante se puede propagar más fácilmente por toda la red (Stouffer & Bascompte 2011). En este estudio las redes estudiadas no tenían compartimentos sino que todos sus componentes pertenecen a un mismo módulo; esto podría representar una desventaja para la red en caso de perturbaciones en la misma. Sin embargo, puede ser que el gremio de los colibríes pertenezca a un compartimento de la gran red de polinizadores de la zona, que incluiría abejas, mariposas, moscas, murciélagos, lo que debería ser evaluado posteriormente en nuevos estudios.

En una red compartimentada ciertas especies tienden a interactuar mas frecuentemente y con mayor intensidad entre sí que con otras especies de la red generando módulos o compartimentos de interacciones dentro de una red global, reflejando con su presencia heterogeneidad del hábitat, especialización trófica, relaciones filogenéticas y alta estabilidad histórica, en las que están implícitas las limitantes que favorecen o restringen las interacciones entre ciertas especies (Prado & Lewinsohn 2004, Lewinsohn *et al.* 2006, Olesen *et al.* 2007). La presencia de compartimentos puede llevar como consecuencia el aislamiento de dinámicas poblacionales que podrían evitar las extinciones en cascada y el aumento de su persistencia a largo plazo (Melián & Bascompte 2002, Stouffer & Bascompte 2011). La modularidad podría ser la clave que explique la coevolución, en la que la selección recíproca lleva a la convergencia de caracteres en especies no relacionadas (Olesen *et al.* 2007).

Las especies de colibríes y plantas en las redes estudiadas tienen una dependencia y fuerza asimétrica de sus interacciones, característica que corresponde a otra estrategia natural de las especies para promover el mantenimiento de sus interacciones a largo plazo y facilitar la preservación de la biodiversidad (Bascompte *et al.* 2006). Así mismo las redes mutualistas se caracterizan por bajo número de dependencias fuertes y alta heterogeneidad en las fuerzas de las interacciones, lo que promueve la coexistencia en

la comunidad (Bascompte *et al.* 2006). Se ha reconocido además que la ocurrencia de pares de interacciones fuertes de dos niveles tróficos en redes ecológicas tienen el potencial de desestabilizarlas al provocar efectos sobre la biomasa y abundancia de las especies (Bascompte*et al.* 2005). En el caso particular de *E. mirabilis*, que no posee dependencia por alguna especie de planta y por lo tanto su persistencia no está determinada por alguna especie en particular de la que se alimente, se deduce que su distribución restringida probablemente no está determinada por una dependencia directa de las especies de plantas que usa como alimento,. Por lo tanto, otros factores que pueden estar más ligados a parámetros de microhábitat podrían estar determinando su alto endemismo.

De manera contraria, cinco especies de plantas dependen de *E. mirabilis* en las redes, principalmente la especie *Miconia stipularis,* la cual al realizar el análisis con la eliminación manual de *E. mirabilis* queda por fuera del sistema por no estar relacionada a otra especie de colibrí (aunque esto pudo ser debido a efectos del muestreo en campo y/o que esta especie puede estar entre los tipos no identificados de polen y por lo tanto sí sea visitada por otras especies de colibríes de la red, pero en particular a que esta es una especie más visitada por abejas, dada su morfología y oferta de néctar de bajo volumen). Esto resalta la importancia de *E. mirabilis* en la red y se ve reflejado en los valores de fuerza de la interacción del mismo que principalmente en Charguayaco es la mayor de todas.Se resalta el hecho de que en las redes estudiadas la dependencia es mayor de las plantas por los colibríes que *vice-versa*.

El riesgo de extinción no es igual para todas las especies en una red, o en un ecosistema. Se considera que éste es mayor para las especies en niveles tróficos superiores, especies raras, así como los especialistas (Memmot *et al.*2005). Algunas especies aportan de mayor manera a la cohesividad de la red, por lo cual su pérdida puede llevar a grandes cambios que pueden acarrear extinciones en cascada. Por ejemplo, las especies con más enlaces tienen mayor potencial de afectar la estructura completa de la comunidad (Solé & Montoya 2001, Dunne *et al.* 2002).

Lo anterior se vio reflejado en los análisis de extinción secundaria de especies, en el que se muestra que al eliminar las que tienen mayor grado(*k*), las extinciones secundarias se hacen mayores y por lo tanto la curva de extinción es mas pronunciada y la robustez

menor, lo que coincide con lo encontrado por Dunne *et al.* (2002) y Solé & Montoya (2001). Esta característica ha sido revelada para otras redes, como redes tróficas u otras mutualistas en que la remoción aleatoria de especies afecta en menor proporción la robustez de una red, que la que se da al remover especies con más enlaces tróficos con otras especies (Dunne *et al.* 2002, Ives & Cardinale 2004, Memmott et al. 2004). Además, se ha demostrado que la robustez incrementa con la conectancia (Dunne *et al.* 2002, Blüthgen *et al.* 2008). Tales cascadas de extinción han sido relacionadas con los procesos históricos evolutivos, con la cuantificación del papel de la filogenia de plantas y animales y su concordancia con los patrones en las redes, de tal forma que papeles similares en la red de interacciones son llevados a cabo por especies filogenéticamente afines y que las extinciones pueden afectar a su vez a especies emparentadas, afectando aún más la diversidad taxonómica (Rezende *et al.* 2007).

E. mirabilis, al ser un gran generalista, principalmente en Charguayaco, está aportando considerablemente a la conectividad y por lo tanto a la robustez de la red y que dada su categorización de amenaza a la extinción, requiere atención primordial entre las demás especies en cuanto a planes de conservación se trata. Su comportamiento generalista lo defiende de la extinción secundaria provocada por la pérdida de especies de plantas, puesto que se considera que las especies más especialistas tienen una mayor probabilidad de extinción, sin embargo esta especie posee un endemismo aún inexplicado que puede estar determinado por características propias del hábitat y que las actividades humanas y el cambio climático fácilmente pueden cambiar, llevando consigo su extinción.

La identificación de los nodos centrales en la estructura de una red es importante para el conocimiento de su funcionamiento, estabilidad y predicción de respuestas a disturbios (Martín –González *et al.* 2010). Las medidas de centralidad por cercanía y por intermediación utilizadas en este estudio identificaron a *E. mirabilis* como un nodo central en la red, especialmente en la red Charguayaco, mientras que *Haplophaedia aureliae* lo es en la Red global Munchique y en particular en la localidad de Veinte de Julio. El valor de centralidad por intermediación más alto para *E. mirabilis* en Charguayaco, *Haplophaedia aureliae* en Veinte de Julio y *Coeligena torquata* enla Red Munchique implica que éstas especies son las más importantes para la conectividad de cada red. Esta medida es un indicador de nodos que conectan áreas de la red que de otra forma

estarían esparcidas o no conectadas (Martín-González *et al.* 2010). En cambio, la centralidad por cercanía está relacionada a la proximidad de un nodo a los otros en la red, de tal manera que *Haplophaedia aureliae* en la red global Munchique y en Veinte de Julio y *E. mirabilis* en Charguayaco son los que al tener los valores más altos de esta métrica serían los que primordialmente afectan a la red a comparación con otros nodos.

*Metallura tyrianthina, Haplophaedia aureliae, Eriocnemis mirabilis, Coeligena torquata*y *Phaethornis syrmatophorus* son las especies de colibríes que tienen el potencial de que al ser eliminadas produzcan extinciones en cascada, determinado por la mayor cantidad de enlaces en las redes (distribución del grado). Son las especies que por sus medidas de centralidad se ubican como las de mayor influencia sobre la red, siendo *E. mirabilis* el que tiene la mayor relevancia en este aspecto en la localidad de Charguayaco. Además, son las especies que poseen la mayor fuerza de interacción siendo así las más importantes para la comunidad de plantas en términos de esta métrica.

Existe una correlación directa entre las especies que contribuyen más al anidamiento y las que su pérdida acarrea mayor probabilidad de deterioro de la red, y son las que en la arquitectura de la red tienen una mayor probabilidad de extinción, por su correlación con la medida de probabilidad de supervivencia(Saavedra *et al.* 2011).

De esta manera, son *E. mirabilis, H. aureliae, M. tyrianthina* y*C. torquata* y *P. syrmatophorus* con las características mencionadas, las que ejercen mayor influencia sobre la estructura de la red, dando un indicio de ser las especies clave de la misma, ya que su pérdida podría llevar a la fragmentación de la comunidad, o al colapso del sistema, dado que al ser los mayores generalistas son vitales en la cohesividad y estructura del mismo (Martín-González 2010). Las especies clave son definidas como las que tienen un papel estructural en el ecosistema y en las redes tróficas que interconectan, influencian la abundancia de otras especies y la dinámica del ecosistema (Power *et al.* 1996, Piraino *et al.* 2002).

A diferencia de las otras tres especies identificadas como clave en este estudio, *E. mirabilis* es la única que posee una distribución restringida y poblaciones que lo categorizan en peligro crítico de extinción y es además en Charguayaco la especie más importante en cuanto a conectividad se refiere, tanto por número de especies que utiliza

como la frecuencia en que lo hace. Por esto, esta especie requiere de mayor atención en planes de conservación.

La localidad de Charguayaco es clave para la conservación de *E. mirabilis*, tenida en cuenta como el mayor reservorio de individuos, puesto que ahí es una especie común, por lo cual su registro visual y de captura es frecuente (Ramírez-Burbano *et al.* 2007) ahí tiene la mayor fuerza de interacción, el mayor grado, por lo tanto el mayor aporte a la conectividad, es la especie principal; es un nodo que contribuye más a la arquitectura y por lo tanto su probabilidad de extinción es mayor, según lo encontrado por Saavedra *et al.* (2011) para las redes mutualistas de plantas e insectos que estudió. En el caso de la localidad Veinte de Julio, la frecuencia de registro de la especie es mucho menor, lo que puede estar relacionado con el estado del hábitat, puesto que esta localidad está por fuera de la protección de la Unidad de Parques Nacionales, sin embargo pertenece el área de amortiguamiento del mismo y está en área de reservas privadas (Tambito y Mirabilis Swarovski) quienes tendrán la mayor responsabilidad sobre las acciones que se planeen para su conservación.

6. Conclusiones

Eriocnemis mirabilis posee requerimientos muy particulares de hábitat que determinan su presencia y por lo tanto la posibilidad de ser registrado por los investigadores en el campo. El hábitat de Charguayaco en el PNN Munchique es el preferido por la especie, en donde es de frecuente registro en redes de niebla y por observación, mientras que en Veinte de Julio, sólo el sendero El Tigrillo tiene la suma de características que la especie prefiere, sin embargo no es tan común como en la localidad de Charguayaco.

El hábitat de *Eriocnemis mirabilis* tiene rasgos muy claros en cuanto a la estructura del bosque, la composición de especies de plantas y las características medioambientales, que en conjunto establecen condiciones que podrían determinar la presencia de la especie en este sitio. Factores microclimáticos y de microhábitat son características a estudiar en los hábitats donde *E. mirabilis* se ha registrado, ya que pueden ser determinantes en su distribución restringida; el tipo de alimento o las especies de colibríes que habitan con él parecen no determinar sus preferencias de hábitat. Un estudio de su fisiología relacionado a los factores microclimáticos puede dar una pista acerca de su particular endemismo.

E. mirabilis actúa como una especie clave en el sistema de interacciones entre plantas y colibríes en las localidades del Parque Nacional Natural Munchique donde ha sido registrado. Además de ser endémica y estar en peligro crítico de extinción, tiene un papel estructurador en la red, que dado su alto riesgo de extinción, hace que a la vez peligre la globalidad de los procesos ecológicos inmersos en las interacciones que se dan a su alrededor. Las especies clave que lo acompañan en tal proceso estructurador en la red son *Haplophaedia aureliae, Coeligena torquata* y *Metallura tyrianthina* acorde a los datos de las redes obtenidas de las observaciones directas de visitas en campo. Adicionalmente, la red resultante del análisis de las cargas polínicas de los colibríes revela a *Phaethornis syrmatophorus* como una especie que puede acompañar a estas en

el proceso estructurador de la red, dado que posee un grado (*k*) alto en conjunto con estas otras especies mencionadas y muestra una fuerza de interacción mucho mayor a la registrada en las otras redes. Sin embargo, no existen dependencias de plantas por esta especie de colibrí. Con todo esto *P. syrmatophorus* está jugando un papel más importante en la red de lo que pudo registrarse a través de observación directa en campo. La adición de esta especie por el método de cargas polínicas puede ser explicado por la poca visibilidad en campo de esta especie debido a su método de forrajeo entre el dosel que dificulta el registro por observación directa. Por lo tanto, el método de análisis de cargas polínicas puede ser un buen complemento para el registro de tales especies, que podrían estar jugando un papel estructurador en una red. Así, redes obtenidas por datos de observación directa de visitas y por cargas polínicas podrían ser complementarias para la elaboración de estas redes y la búsqueda de los caracteres estructurales clave de su estabilidad.

La protección de los hábitats donde ha sido registrado *E. mirabilis* por parte de las autoridades ambientales gubernamentales como son la Unidad de Parques Nacionales Naturales y la Corporación Autónoma Regional del Cauca, así como por las reservas privadas como Tambito y Mirabilis Swarovski, es de vital importancia para la conservación de esta especie de colibrí. La localidad de Charguayaco es la de mayor importancia para esta especie como reserva de la mayor cantidad de individuos de la misma; pero Veinte de Julio es la de mayor vulnerabilidad por estar en el área de amortiguamiento del PNN Munchique y donde hay mayor actividad antrópica.

Es prioritaria la conservación de los sitios de registro de *E. mirabilis* como zonas de protección de la especie, la extensión de actividades antrópicas a estos sitios debe ser restringida, para lo cual el Sistema de Parques Nacionales debe establecer medidas a corto plazo para promover la persistencia de esta especie que se encuentra en una zona de problemas sociales y políticos complicados (fuerzas militares al margen de la ley, narcotráfico, pobreza, extensión de cultivos ilícitos y aprovechamiento inadecuado de los bosques por parte de las comunidades humanas) que hacen de esta especie en peligro crítico de extinción, un problema de baja prioridad y difícil manejo para las autoridades ambientales y políticas. Sin embargo, acciones prontas de educación ambiental a las comunidades aledañas y de restricción del avance de sus actividades hacia los sitios de presencia de la especie pueden ser una buena medida para frenar su extinción

Se espera que los resultados obtenidos en esta investigación sirvan de base para la estructuración y formulación de una estrategia adecuada de conservación de *Eriocnemis mirabilis* así como extrapolar las características del hábitat para la exploración de nuevos sitios de probable distribución de esta especie. Se propone que, dada la composición de especies de los sitios donde *E. mirabilis* se encuentra, que corresponden a vegetación secundaria probablemente producto de derrumbes o intervenciones naturales, la ubicación de sitios con tales características en áreas aledañas a estas, por medio de fotografías aéreas o satelitales, con el fin de encontrar focos de población de esta especie. Así mismo en estos efectuar acciones de recuperación de la vegetación para acelerar la sucesión a una etapa que podría soportar la presencia de la especie por medio de la siembra de especies de plantas ornitófilas preferidas por la especie, así como las de cobertura del bosque donde éste se encuentra.

ANEXOS

A. **Anexo 1:** Plantas visitadas por los colibríes en la localidad Veinte de Julio.

Especie de colibrí	Especie de planta	Familia de planta
Adelomyia melanogenys	*Besleria quadrangulata*	Gesneriaceae
Aglaiocercus coelestis	*Besleria quadrangulata*	Gesneriaceae
	Palicourea sp.4	Rubiaceae
	Clusia coremandra	Clusiaceae
	Psammisia sp.	Ericaceae
	Pitcairnia lehmannii	Bromeliaceae
	Clusia sp.1	Clusiaceae
	Tillandsia delicatula	Bromeliaceae
	Palicourea cuatrecasasii	Rubiaceae
Aglaiocercus kingi	*Pitcairnia lehmannii*	Bromeliaceae
Aglaiocercus sp.	*Palicourea cuatrecasasii*	Rubiaceae
Boissonneaua flavescens	*Besleria quadrangulata*	Gesneriaceae
	Palicourea sp.3	Rubiaceae
	Palicourea killipii	Rubiaceae
	Pitcairnia lehmannii	Bromeliaceae
	Clusia sp.1	Clusiaceae
Boissonneaua jardini	*Palicourea cuatrecasasii*	Rubiaceae
Coeligena torquata	*Palicourea killipii*	Rubiaceae
	Cavendishia bracteata	Ericaceae
	Clusia coremandra	Clusiaceae
	Pitcairnia lehmannii	Bromeliaceae
	Clusia sp.1	Clusiaceae
	Palicourea cuatrecasasii	Rubiaceae
	Gasteranthus pansamalanus	Gesneriaceae
Coeligena wilsoni	*Besleria quadrangulata*	Gesneriaceae
	Pitcairnia lehmannii	Bromeliaceae
	Palicourea cuatrecasasii	Rubiaceae
Doryfera ludoviciae	*Pitcairnia lehmannii*	Bromeliaceae
	Palicourea cuatrecasasii	Rubiaceae
Ensifera ensifera	*Pitcairnia lehmannii*	Bromeliaceae
Eriocnemis mirabilis	*Besleria quadrangulata*	Gesneriaceae
	Clusia coremandra	Clusiaceae
	Antopterus oliganthus	Ericaceae
	Clusia sp.1	Clusiaceae
Haplophaedia aureliae	*Besleria quadrangulata*	Gesneriaceae
	Palicourea sp.3	Rubiaceae
	Palicourea sp.4	Rubiaceae
	Palicourea killipii	Rubiaceae
	Clusia coremandra	Clusiaceae
	Pitcairnia lehmannii	Bromeliaceae
	Palicourea sp.1	Rubiaceae

Especie de colibrí	Especie de planta	Familia de planta
	Clusia sp.1	Clusiaceae
	Psammisia dolichopoda	Ericaceae
	Tillandsia delicatula	Bromeliaceae
	Palicourea cuatrecasasii	Rubiaceae
	Temistoclesia cf. lehmannii	Ericaceae
Heliangelus exortis	*Besleria quadrangulata*	Gesneriaceae
	Clusia sp.1	Clusiaceae
	Temistoclesia cf. lehmannii	Ericaceae
Metallura tyrianthina	*Besleria quadrangulata*	Gesneriaceae
	Disterigma cf. noyesiae	Ericaceae
	Clusia coremandra	Clusiaceae
	Antopterus oliganthus	Ericaceae
	Tillandsia delicatula	Bromeliaceae
	Vismia sp.	Hypericaceae
	Miconia sp.4	Melastomataceae
	Temistoclesia cf. lehmannii	Ericaceae
Ocreatus underwoodii	*Besleria quadrangulata*	Gesneriaceae
Philodice mitchelli	*Clusia sp.1*	Clusiaceae
Total general	19 especies	5 familias

B. **Anexo 2:** Plantas visitadas por los colibríes en la localidad Charguayaco.

Especie de Colibrí	Especie de planta	Familia de planta
Adelomyia melanogenys	*Burmeistera killipii*	Campanulaceae
Boissonneaua flavescens	*Besleria quadrangulata*	Gesneriaceae
Heliangelus exortis	*Guzmania gracilior*	Bromeliaceae
	Bomarea polyneura	Alstroemeriaceae
Cœligena torquata	*Besleria quadrangulata*	Gesneriaceae
	Bomarea polyneura	Alstroemeriaceae
	Burmeistera carnosa	Campanulaceae
	Burmeistera ceratocarpa	Campanulaceae
	Burmeistera killipii	Campanulaceae
	Cavendishia bracteata	Ericaceae
	Guzmania andreana	Bromeliaceae
	Pitcairnia lehmannii	Bromeliaceae
	Psammisia columbiensis	Ericaceae
	Psammisia sp.	Ericaceae
	Thibaudia sp.	Ericaceae
	Tilandsia sp.	Bromeliaceae
Eriocnemis mirabilis	*Besleria quadrangulata*	Gesneriaceae
	Bomarea polyneura	Alstroemeriaceae
	Burmeistera ceratocarpa	Campanulaceae
	Burmeistera killipii	Campanulaceae
	Cavendishia bracteata	Ericaceae
	Clusia sp.	Guttiferae
	Elleanthus aurantiacus	Orchidaceae
	Guzmania andreana	Bromeliaceae
	Guzmania andreana	Bromeliaceae
	Miconia micayana	Melastomataceae
	Miconia stipularis	Melastomataceae
	Palicourea angustifolia	Rubiaceae
	Palicourea sp.	Rubiaceae
	Psammisia columbiensis	Ericaceae
	Thibaudia sp.	Ericaceae
	Tilandsia sp.	Bromeliaceae
	Besleria quadrangulata	Gesneriaceae
	Burmeistera killipii	Campanulaceae
	Disterigma alaternoides	Ericaceae
	Elleanthus aurantiacus	Orchidaceae
	Gaultheria erecta	Ericaceae
	Marcgravia sp.	Marcgraviaceae
	Miconia stipularis	Melastomataceae
	Palicourea angustifolia	Rubiaceae
Metallura tyrianthina	*Besleria quadrangulata*	Gesneriaceae
	Clusia sp.	Guttiferae
	Disterigma aff. cryptocalyx	Ericaceae
	Disterigma alaternoides	Ericaceae
	Elleanthus aurantiacus	Orchidaceae

Especie de Colibrí	Especie de planta	Familia de planta
	Gaultheria erecta	Ericaceae
	Gaultheria foliolosa	Ericaceae
	Gaultheria insipida	Ericaceae
	Guzmania gracilior	Bromeliaceae
	Marcgravia sp.	Marcgraviaceae
	Miconia stipularis	Melastomataceae
	Palicourea angustifolia	Rubiaceae
	Thibaudia sp.	Ericaceae
Phæthornis syrmatophorus	*Guzmania andreana*	Bromeliaceae
	Pitcairnia exserta	Bromeliaceae
	Tilandsia sp.	Bromeliaceae

C. **Anexo 3:** Glosario Redes complejas de interacción

Término	Definición
Arista:	Corresponde a la relación entre dos vértices en un grafo; una línea no direccionada en un grafo; conexión, link, interacción.
Asimetría de la dependencia:	Cuando un vértice *i* y un vértice *j* están conectados entre si, se dice que hay asimetría de dependencia cuando la dependencia de *i* en relación a *j* no es igual a la dependencia de *j* en relación a *i.*
Asimetría de la interacción:	Cuando las interacciones en una red no son perfectamente homogéneas (ej. Todos los vértices con un mismo grado) se dice que hay asimetría de la interacción. El anidamiento es un tipo de asimetría de la interacción
Asimetría del grado:	El desbalance en el grado de dos especies interactuantes
Bipartito:	Grafo donde hay dos grupos de vértices y pueden haber aristas apenas entres vértices de dos tipos de grupos diferentes, por ejemplo: polinizadores x plantas, actores x filmes, científicos x artículos.
Coincidencia de carácter:	La ocurrencia de interacciones resultantes de la coincidencia de caracteres fenotípicos de las especies interactuantes. Hay dos tipos de coincidencia: *caracter complementario* (por ejemplo color de la flor o concentración de azúcar corresponden a las preferencias del polinizador) y *barreras de explotación o umbrales* (por ejemplo corolas largas excluyen visitantes florales con proboscides o picos cortos)
Comunidad:	Subgrupo cohesivo, subconjunto de vértices de la misma red, que están más densamente conectadas entre sí que con otros vértices; relacionado con los conceptos de módulo y componente, que no debe confundirse con el concepto de comunidad ecológica.
Componente:	Subconjunto de vértices de un grafo en el que existe un camino posible entre todos los vértices; relacionado con el concepto de una comunidad.
Conectancia:	Proporción de interacciones que se establecen en la red en relación con el número de interacciones que serían posibles; su fórmula depende del tipo de red (unipartita o bipartita) y la naturaleza de las conexiones (dirigido o no dirigido, etc.).
Conectado:	Se dice que un gráfico que está conectado, cuando hay una ruta posible entre todos sus vértices; gráfico con sólo un componente.
Conectividad:	Es el número de compañeros de interacción de una especie, una medida de su grado de generalización
Dependencia:	Cuando un vértice *i* y un vértice *j* están conectados, la dependencia de *i* en relación a *j* está definida como la proporción que j representa dentro del conjunto de interacciones de *i*; se pueden usar datos binarios o cuantitativos para el cálculo de dependencia.
Desconectado:	Un grafo que está desconectado cuando no existe un camino posible entre todos sus vértices; grafo que tiene dos o más componentes.
Distribución del grado:	Es la distribución de la cantidad de conexiones (grado *k*) que cada vértice tiene en una red, en la forma de un histograma; generalmente representado cumulativamente como la probabilidad de que un vértice tenga k o más conexiones, por lo general sigue la ley de potencia (libre escala), o la ley de potencia truncada (gran escala) en muchas redes complejas.

Término	Definición
Efectos del muestreo:	La distorsión de los patrones "reales" de la red por errores del muestreo o la observación (Vázquez & Aizen 2006, Nielsen & Bascompte 2007)
Enlace:	Relación entre dos nodos o vértices (especies)
Especialización:	Para Bascompte *et al*. (2006) el nivel de especialización de un vértice en una red ecológica bipartita está dada por el grado o el grado relativo, en comparación con otros vértices de la misma red - cuanto menor sea el grado, mayor es la especialización; para Blüthgen *et al.* (2007), el nivel de especialización de un vértice *i* (por ejemplo, polinizador) en una red ecológica bipartita está dada por la combinación de la frecuencia con la que interactúa con vértices diferentes *j* (por ejemplo, planta) en relación con la frecuencia de la interacción de estos vértices *j* con otros vértices *i*; la especialización también se pueden medir para la red en su conjunto, representando cuando los conjuntos de vértices de las interacciones son diferentes entre si, no hay que confundir estos conceptos de redes con los diferentes conceptos de especialización ecológica, que involucrar amplitud de nicho y asociaciones filogenéticas, entre otras características.
Fuerza de la interacción:	Para un vértice dado es la suma de las dependencias de todos los vértices en relación a él
Grafo:	Un conjunto de vértices y aristas que los conectan; conjunto de puntos y líneas en una figura matemática.
Grado	Número de interacciones por especie. Número de aristas que inciden en un vértice en un grafo. En un grafo direccionado, puede estar dividido en grado de entrada (*in-degree;* conexiones que llegan a un vértice) y grado de salida (*out-degree;* conexiones que salen del vértice); para un grafo, el grado es el número de vértices.
Grado normalizado:	Proporción del valor del grado de determinado un vértice en relación al valor del grado del vértice de mayor grado en la red, el vértice de mayor valor se corresponde con el valor de 1 y los demás con proporcione de ese valor.
Matriz de adyacencia:	Otra forma de representar un grafo, una matriz que representa un grafo, enumerando sus vértices como filas y columnas, y sus aristas como valores de las celdas, dos vértices se dice que son adyacentes si hay una arista que los conecta.
Modularidad:	Propiedad de la red relacionada con el número de subconjuntos de vértices y la conectividad entre ellos, un módulo es un subconjunto de vértices, donde la densidad de las conexiones entre los vértices es mayor que el módulo entre estos y otros vértices (relacionado con el concepto de comunidad).
Módulo:	Ver modularidad
Neutralidad de la interacción	La ocurrencia de interacciones resultantes del encuentro al azar de individuos, ya que todos los individuos tienen la misma probabilidad de interactuar, a pesar de su identidad
Nodo	Ver vértice
Objeto:	Ver vértice
Peso:	Valor que se atribuye a cada arista de una red ponderada
Red:	Un grafo con información adicional de la naturaleza de los vértices y aristas, definición matemática: grafo sobre el cual incide una función de valores de las aristas.

Término	Definición
Rede binaria:	Una red es binaria cuando contiene información acerca de qué vértices están conectados entre sí, también llamada red cualitativa, es una red en la que las relaciones entre las especies se registran como presencia/ausencia (1-0).
Rede ponderada:	Una red es ponderada cuando contiene información no sólo acerca de que los vértices están conectados entre sí, sino que también asigna un peso a cada uno de estas aristas, el peso de las aristas en una red mutualista se puede definir, por ejemplo, como el número de veces en el que una especie de abejas se observaron visitando una especie de planta, también llamada red cuantitativa.
Red cuantitativa o ponderada	Una red en la que las relaciones entre las especies se registran como número de interacciones entre pares de especies, por lo cual en cada relación se da un peso, usualmente una medida de la fuerza de la interacción (Memmott 1999, Bascompte *et al.* 2006, Medel *et al.* 2007)
Sistema complejo:	Sistema compuesto de partes interconectadas, en la que todos presentan una o más propiedades que no son observables sólo basados en las propiedades de cada elemento que constituye del sistema, las redes complejas son un tipo de sistema complejo.
Tamaño:	Número de vértices de una red; también puede ser definida por el diámetro de la red; definición en la teoría de grafos: el tamaño de un grafo y su número de aristas, el grado de un grafo se define por el número vértices.
Red trófica:	Red ecológica definida por interacciones de alimentación; tradicionalmente una red trófica se define por la depredación, es unipartita, pero tiene varios niveles (productores, consumidores primarios, los depredadores, etc.), sin embargo, una red bipartita mutualista también puede ser llamada una red trófica en un sentido amplio.
Topología:	Estructura general de un grafo, considerando su tamaño, su grado y su disposición de las aristas. La topología de la red de interacciones es la forma en que se distribuyen los enlaces entre las especies, esto es, la distribución del grado, *k*, o el número de interacciones por especie.
Vértice:	Unidad menor en una red; sinónimos: nodo, punto, elemento, objeto.

D. **Anexo 4:** Referencia de las especies de plantas usadas por los colibríes en las redes de Charguayaco y Veinte de Julio.

Referencia Planta Visitada	Especie
1	*Besleria quadrangulata*
2	*Palicourea* sp.3
3	*Palicourea* sp.4
4	*Palicourea killipii*
5	*Cavendishia bracteata*
8	*Disterigma cf. noyesiae*
9	*Clusia coremandra*
10	*Psammisia* sp.
11	*Pitcairnia lehmannii*
12	*Antopterus oliganthus*
13	*Palicourea* sp.1
18	*Clusia* sp.1
19	*Psammisia dolichopoda*
20	*Tillandsia delicatula*
21	*Palicourea cuatrecasasii*
24	*Vismia* sp.
25	*Miconia* sp.4
26	*Gasteranthus*
28	*Temistoclesia cf.*
29	*Burmeistera killipii*
30	*Thibaudia* sp.1
31	*Elleanthus aurantiacus*
32	*Palicourea angustifolia*
33	*Guzmania andreana*
34	*Bomarea polyneura*
35	*Miconia stipularis*
36	*Psammisia columbiensis*
37	*Marcgravia* sp.
38	*Disterigma alaternoides*
39	*Gaultheria erecta*
40	*Tillandsia* sp.2
41	*Burmeistera ceratocarpa*
42	*Guzmania gracilior*
43	*Pitcairnia exserta*
44	*Gaultheria insipida*
45	*Burmeistera carnosa*
46	*Disterigma aff.*
47	*Gaultheria foliolosa*
48	*Miconia micayana*
49	*Psammisia* sp.2

E. **Anexo 5:** Dependencia de los colibríes por las plantas y fuerza de la interacción de las plantas de la Red Munchique

Dependencia de los colibríes por las plantas

Especie	*Coeligena torquata*	*Eriocnemis mirabilis*	*Metallura tyrianthina*	*Haplophaedia aureliae*	*Aglaiocercus coelestis*	*Boissonneaua flavescens*	*Heliangelus exortis*	*Coeligena wilsoni*	*Phaethornis syrmatophorus*	*Doryfera ludoviciae*	*Adelomyia melanogenys*	Fuerza Plantas
1	0,020	0,191	0,212	0,167	0,533	0,364	0,25	0,25	0	0	0,5	2,49
18	0,137	0,043	0,061	0,071	0,067	0,273	0,5	0	0	0	0	1,15
5	0,255	0,106	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,36
30	0,059	0,170	0,091	0	0	0	0	0	0	0	0	0,32
36	0,216	0,064	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,28
31	0	0,021	0,212	0,071	0	0	0	0	0	0	0	0,30
9	0,020	0,021	0,091	0,071	0,133	0	0	0	0	0	0	0,34
29	0,059	0,106	0	0,024	0	0	0	0	0	0	0,5	0,69
11	0,020	0	0	0,024	0,067	0,182	0	0,25	0	0,5	0	1,04
21	0,020	0	0	0,095	0,067	0	0	0,5	0	0,5	0	1,18
37	0	0	0,030	0,143	0	0	0	0	0	0	0	0,17
4	0,020	0	0	0,095	0	0,091	0	0	0	0	0	0,21
32	0	0,085	0,030	0,024	0	0	0	0	0	0	0	0,14
20	0	0,021	0,061	0,024	0,067	0	0	0	0	0	0	0,17
33	0,059	0,021	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0	0,58
34	0,059	0,021	0	0	0	0	0,13	0	0	0	0	0,21
35	0	0,043	0,030	0,024	0	0	0	0	0	0	0	0,10
38	0	0	0,091	0,024	0	0	0	0	0	0	0	0,11
2	0	0	0	0,048	0	0,091	0	0	0	0	0	0,14
12	0	0,043	0,030	0	0	0	0	0	0	0	0	0,07
39	0	0	0,030	0,048	0	0	0	0	0	0	0	0,08
40	0,039	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0	0,54
3	0	0	0	0,024	0,067	0	0	0	0	0	0	0,09
13	0	0,021	0	0,024	0	0	0	0	0	0	0	0,05
41	0,020	0,021	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,04
42	0	0	0,030	0	0	0	0,13	0	0	0	0	0,16
	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	

*Se consideraron relevantes los valores de dependencias mayores o iguales a 0,5. Las especies que tuvieron sólo una interacción registrada no se incluyeron en el análisis para evitar la sobrestimación de la dependencia como lo recomienda Bascompte *et al.* 2006.

F. **Anexo 6:** Dependencia de las plantas y fuerza de la interacción de los colibríes de la Red Munchique

Dependencia de las plantas por los colibríes												
Ref, Planta	***Coeligena torquata***	***Eriocnemis mirabilis***	***Metallura tyrianthina***	***Haplophaedia aureliae***	***Aglaiocercus coelestis***	***Boissonneaua flavescens***	***Heliangelus exortis***	***Coeligena wilsoni***	***Phaethornis syrmatophorus***	***Doryfera ludoviciae***	***Adelomyia melanogenys***	
1	0,03	0,23	0,18	0,18	0,2	0,1	0,05	0,03	0	0	0,03	1
18	0,318	0,091	0,091	0,136	0,045	0,136	0,182	0	0	0	0	1
5	0,722	0,278	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
30	0,214	0,571	0,214	0	0	0	0	0	0	0	0	1
36	0,786	0,214	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
31	0	0,091	0,636	0,273	0	0	0	0	0	0	0	1
9	0,1	0,1	0,3	0,3	0,2	0	0	0	0	0	0	1
29	0,3	0,5	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0,1	1
11	0,143	0	0	0,143	0,143	0,286	0	0,143	0	0,143	0	1
21	0,111	0	0	0,444	0,111	0	0	0,222	0	0,111	0	1
37	0	0	0,14	0,857	0	0	0	0	0	0	0	1
4	0,167	0	0	0,667	0	0,167	0	0	0	0	0	1
32	0	0,667	0,167	0,167	0	0	0	0	0	0	0	1
20	0	0,2	0,4	0,2	0,2	0	0	0	0	0	0	1
33	0,6	0,2	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0	1
34	0,6	0,2	0	0	0	0	0,2	0	0	0	0	1
35	0	0,5	0,25	0,25	0	0	0	0	0	0	0	1
38	0	0	0,75	0,25	0	0	0	0	0	0	0	1
2	0	0	0	0,667	0	0,333	0	0	0	0	0	1
12	0	0,667	0,333	0	0	0	0	0	0	0	0	1
39	0	0	0,333	0,667	0	0	0	0	0	0	0	1
40	0,667	0	0	0	0	0	0	0	0,333	0	0	1
3	0	0	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	1
13	0	0,5	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	1
41	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
42	0	0	0,5	0	0	0	0,5	0	0	0	0	1
Fuerza de Colibríes	5,25	5,5	4,29	6,3	1,4	1,02	0,93	0,39	0,53	0,25	0,13	

*Se consideraron relevantes los valores de dependencias mayores o iguales a 0,5. Las especies que tuvieron sólo una interacción registrada no se incluyeron en el análisis para evitar la sobrestimación de la dependencia como lo recomienda Bascompte *et al.* 2006.

G. **Anexo 7:** Asimetría de la dependencia entre plantas y colibríes en la red Munchique

Especie de colibrí	Sp. planta	Dependencia Colibrí por Planta	Dependencia Planta por colibrí	Asimetría
Eriocnemis mirabilis	13	0,02	0,50	**0,96**
Eriocnemis mirabilis	41	0,02	0,50	**0,96**
Eriocnemis mirabilis	12	0,04	0,67	**0,94**
Eriocnemis mirabilis	35	0,04	0,50	**0,91**
Eriocnemis mirabilis	20	0,02	0,20	0,89
Eriocnemis mirabilis	33	0,02	0,20	0,89
Eriocnemis mirabilis	34	0,02	0,20	0,89
Eriocnemis mirabilis	32	0,09	0,67	0,87
Eriocnemis mirabilis	29	0,11	0,50	0,79
Eriocnemis mirabilis	9	0,02	0,10	0,79
Eriocnemis mirabilis	31	0,02	0,09	0,77
Eriocnemis mirabilis	30	0,17	0,57	0,70
Eriocnemis mirabilis	36	0,06	0,21	0,70
Eriocnemis mirabilis	5	0,11	0,28	0,62
Eriocnemis mirabilis	18	0,04	0,09	0,53
Eriocnemis mirabilis	1	0,19	0,23	0,15
Coeligena torquata	41	0,02	0,50	**0,96**
Coeligena torquata	40	0,04	0,67	**0,94**
Coeligena torquata	33	0,06	0,60	0,90
Coeligena torquata	34	0,06	0,60	0,90
Coeligena torquata	4	0,02	0,17	0,88
Coeligena torquata	11	0,02	0,14	0,86
Coeligena torquata	21	0,02	0,11	0,82
Coeligena torquata	9	0,02	0,10	0,80
Coeligena torquata	29	0,06	0,30	0,80
Coeligena torquata	36	0,22	0,79	0,73
Coeligena torquata	30	0,06	0,21	0,73
Coeligena torquata	5	0,25	0,72	0,65
Coeligena torquata	18	0,14	0,32	0,57
Coeligena torquata	1	0,02	0,03	0,22
Metallura tyrianthina	42	0,03	0,50	**0,94**
Metallura tyrianthina	12	0,03	0,33	0,91
Metallura tyrianthina	39	0,03	0,33	**0,91**
Metallura tyrianthina	35	0,03	0,25	0,88
Metallura tyrianthina	38	0,09	0,75	0,88
Metallura tyrianthina	20	0,06	0,40	0,85
Metallura tyrianthina	32	0,03	0,17	0,82
Metallura tyrianthina	37	0,03	0,14	0,79
Metallura tyrianthina	9	0,09	0,30	0,70
Metallura tyrianthina	31	0,21	0,64	0,67
Metallura tyrianthina	30	0,09	0,21	0,58
Metallura tyrianthina	18	0,06	0,09	0,33
Metallura tyrianthina	1	0,21	0,18	0,17

Especie de colibrí	Sp. planta	Dependencia Colibrí por Planta	Dependencia Planta por colibrí	Asimetría
Haplophaedia aureliae	3	0,02	0,50	**0,95**
Haplophaedia aureliae	13	0,02	0,50	**0,95**
Haplophaedia aureliae	2	0,05	0,67	**0,93**
Haplophaedia aureliae	39	0,05	0,67	**0,93**
Haplophaedia aureliae	35	0,02	0,25	0,90
Haplophaedia aureliae	38	0,02	0,25	0,90
Haplophaedia aureliae	20	0,02	0,20	0,88
Haplophaedia aureliae	32	0,02	0,17	0,86
Haplophaedia aureliae	4	0,10	0,67	0,86
Haplophaedia aureliae	37	0,14	0,86	0,83
Haplophaedia aureliae	11	0,02	0,14	0,83
Haplophaedia aureliae	21	0,10	0,44	0,79
Haplophaedia aureliae	29	0,02	0,10	0,76
Haplophaedia aureliae	9	0,07	0,30	0,76
Haplophaedia aureliae	31	0,07	0,27	0,74
Haplophaedia aureliae	1	0,17	0,18	0,05
Haplophaedia aureliae	18	0,07	0,14	0,48
Aglaiocercus coelestis	3	0,07	0,50	0,87
Aglaiocercus coelestis	20	0,07	0,20	0,67
Aglaiocercus coelestis	1	0,53	0,20	0,62
Aglaiocercus coelestis	11	0,07	0,14	0,53
Aglaiocercus coelestis	21	0,07	0,11	0,40
Aglaiocercus coelestis	9	0,13	0,20	0,33
Aglaiocercus coelestis	18	0,07	0,05	0,32
Boissonneaua flavescens	2	0,09	0,33	0,73
Boissonneaua flavescens	1	0,36	0,10	0,72
Boissonneaua flavescens	18	0,27	0,14	0,50
Boissonneaua flavescens	4	0,09	0,17	0,45
Boissonneaua flavescens	11	0,18	0,29	0,36
Heliangelus exortis	1	0,25	0,05	0,80
Heliangelus exortis	42	0,13	0,50	0,75
Heliangelus exortis	18	0,50	0,18	0,64
Heliangelus exortis	34	0,13	0,20	0,38
Coeligena wilsoni	1	0,25	0,03	0,90
Coeligena wilsoni	21	0,50	0,22	0,56
Coeligena wilsoni	11	0,25	0,14	0,43
Phaethornis syrmatophorus	33	0,50	0,20	0,60
Phaethornis syrmatophorus	40	0,50	0,33	0,33
Doryfera ludoviciae	21	0,50	0,11	0,78
Doryfera ludoviciae	11	0,50	0,14	0,71
Adelomyia melanogenys	1	0,50	0,03	**0,95**
Adelomyia melanogenys	29	0,50	0,10	0,80

.

H. **Anexo 8:** Dependencia y fuerza de la interacción de los colibríes y plantas de las sub-red de Charguayaco

	Dependencia de las plantas por los colibríes						
Especies	***Eriocnemis mirabilis***	***Metallura tyrianthina***	***Coeligena torquata***	***Haplophaedia aureliae***	***Phaethornis syrmatophorus***	***Heliangelus exortis***	
30	0,57	0,21	0,21	0	0	0	1
36	0,21	0	**0,79**	0	0	0	1
1	**0,73**	0,09	0,09	0,09	0	0	1
31	0,09	0,64	0	0,27	0	0	1
29	0,56	0	0,33	0,11	0	0	1
5	0,5	0	0,5	0	0	0	1
37	0	0,14	0	**0,86**	0	0	1
32	0,67	0,17	0	0,17	0	0	1
33	0,20	0	0,6	0	0,20	0	1
34	0,20	0	0,6	0	0	0,20	1
38	0	**0,75**	0	0,25	0	0	1
35	0,5	0,25	0	0,25	0	0	1
18	0,33	0,67	0	0	0	0	1
39	0	0,33	0	0,67	0	0	1
40	0	0	0,67	0	0,33	0	1
41	0,5	0	0,5	0	0	0	1
42	0	0,5	0	0	0	0,50	1
Fuerza colibríes	5,06	3,75	4,29	2,67	0,53	0,70	

	Dependencia de los colibríes por las plantas						
Especies	***Eriocnemis mirabilis***	***Metallura tyrianthina***	***Coeligena torquata***	***Haplophaedia aureliae***	***Phaethornis syrmatophorus***	***Heliangelus exortis***	**Fuerza de las plantas**
30	0,20	0,14	0,09	0	0	0	0,44
36	0,08	0	0,34	0	0	0	0,42
1	0,20	0,05	0,03	0,06	0	0	0,34
31	0,03	0,33	0	0,19	0	0	0,55
29	0,13	0	0,09	0,06	0	0	0,28
5	0,13	0	0,16	0	0	0	0,28
37	0	0,05	0	0,38	0	0	0,42
32	0,10	0,05	0	0,06	0	0	0,21
33	0,03	0	0,09	0	0,50	0	0,62
34	0,03	0	0,09	0	0	0,50	0,62
38	0	0,14	0	0,06	0	0	0,21
35	0,05	0,05	0	0,06	0	0	0,16
18	0,03	0,10	0	0	0	0	0,12
39	0	0,05	0	0,13	0	0	0,17
40	0	0	0,06	0	0,50	0	0,56
41	0,03	0	0,03	0	0	0	0,06
42	0	0,05	0	0	0	0,50	0,55
	1	1	1	1	1	1	

*Se consideraron relevantes los valores de dependencias mayores o iguales a 0,5. Las especies que tuvieron sólo una interacción registrada no se incluyeron en el análisis para evitar la sobrestimación de la dependencia como lo recomienda Bascompte *et al.* 2006.

I. **Anexo 9:** Asimetría de la dependencia entre plantas y colibríes en la sub-red Charguayaco

Sp. planta	Especie Colibrí	Dependencia Colibrí por Planta	Dependencia de Planta por Colibrí	Asimetría
41	*Eriocnemis mirabilis*	0,03	0,50	**0,95**
18	*Eriocnemis mirabilis*	0,03	0,33	**0,92**
35	*Eriocnemis mirabilis*	0,05	0,50	0,90
33	*Eriocnemis mirabilis*	0,03	0,20	0,88
34	*Eriocnemis mirabilis*	0,03	0,20	0,88
32	*Eriocnemis mirabilis*	0,10	0,67	0,85
29	*Eriocnemis mirabilis*	0,13	0,56	0,78
5	*Eriocnemis mirabilis*	0,13	0,50	0,75
1	*Eriocnemis mirabilis*	0,20	0,73	0,73
31	*Eriocnemis mirabilis*	0,03	0,09	0,72
30	*Eriocnemis mirabilis*	0,20	0,57	0,65
36	*Eriocnemis mirabilis*	0,08	0,21	0,65
42	*Metallura tyrianthina*	0,05	0,50	**0,90**
18	*Metallura tyrianthina*	0,10	0,67	0,86
39	*Metallura tyrianthina*	0,05	0,33	0,86
38	*Metallura tyrianthina*	0,14	0,75	0,81
35	*Metallura tyrianthina*	0,05	0,25	0,81
32	*Metallura tyrianthina*	0,05	0,17	0,71
37	*Metallura tyrianthina*	0,05	0,14	0,67
31	*Metallura tyrianthina*	0,33	0,64	0,48
1	*Metallura tyrianthina*	0,05	0,09	0,48
30	*Metallura tyrianthina*	0,14	0,21	0,33
41	*Coeligena torquata*	0,03	0,50	**0,94**
40	*Coeligena torquata*	0,06	0,67	**0,91**
33	*Coeligena torquata*	0,09	0,60	0,84
34	*Coeligena torquata*	0,09	0,60	0,84
29	*Coeligena torquata*	0,09	0,33	0,72
5	*Coeligena torquata*	0,16	0,50	0,69
1	*Coeligena torquata*	0,03	0,09	0,66
36	*Coeligena torquata*	0,34	0,79	0,56
30	*Coeligena torquata*	0,09	0,21	0,56
39	*Haplophaedia aureliae*	0,13	0,67	0,81
35	*Haplophaedia aureliae*	0,06	0,25	0,75
38	*Haplophaedia aureliae*	0,06	0,25	0,75
32	*Haplophaedia aureliae*	0,06	0,17	0,63
37	*Haplophaedia aureliae*	0,38	0,86	0,56
29	*Haplophaedia aureliae*	0,06	0,11	0,44
31	*Haplophaedia aureliae*	0,19	0,27	0,31
1	*Haplophaedia aureliae*	0,06	0,09	0,31
33	*Phaethornis syrmatophorus*	0,50	0,20	0,60
40	*Phaethornis syrmatophorus*	0,50	0,33	0,33
34	*Heliangelus exortis*	0,50	0,20	0,60
42	*Heliangelus exortis*	0,50	0,50	0,00

J. **Anexo 10:** Dependencia y fuerza de plantas y colibríes de la sub-red Veinte de Julio

	Dependencia de las plantas por los colibríes									
Sp. planta	***Haplophaedia aureliae***	***Metallura tyrianthina***	***Aglaiocercus coelestis***	***Coeligena torquata***	***Boissonneaua flavescens***	***Heliangelus exortis***	***Eriocnemis mirabilis***	***Coeligena wilsoni***	***Doryfera ludoviciae***	
1	0,22	0,22	0,30	0	0,11	0,07	0,04	0,04	0	1
18	0,16	0	0,05	0,37	0,16	0,21	0,05	0	0	1
9	0,3	0,30	0,20	0,10	0	0	0,1	0	0	1
11	0,14	0	0,14	0,14	0,29	0	0	0,14	0,14	1
21	0,44	0	0,11	0,11	0	0	0	0,22	0,11	1
4	0,67	0	0	0,17	0,17	0	0	0	0	1
20	0,25	0,5	0,25	0	0	0	0	0	0	1
2	0,67	0	0	0	0,33	0	0	0	0	1
12	0	0,33	0	0	0	0	0,67	0	0	1
3	0,50	0	0,50	0	0	0	0	0	0	1
Fuerza de colibríes	3,35	1,36	1,55	0,89	1,05	0,28	0,86	0,40	0,25	

	Dependencia de los colibríes por las plantas									
Sp. planta	***Haplophaedia aureliae***	***Metallura tyrianthina***	***Aglaiocercus coelestis***	***Coeligena torquata***	***Boissonneaua flavescens***	***Heliangelus exortis***	***Eriocnemis mirabilis***	***Coeligena wilsoni***	***Doryfera ludoviciae***	**Fuerza de Plantas**
1	0,24	0,50	0,53	0	0,3	0,33	0,20	0,25	0	2,36
18	0,12	0	0,07	0,64	0,3	0,67	0,20	0	0	1,99
9	0,12	0,25	0,13	0,09	0	0	0,20	0	0	0,79
11	0,04	0	0,07	0,09	0,2	0	0	0,25	0,50	1,15
21	0,16	0	0,07	0,09	0	0	0	0,50	0,50	1,32
4	0,16	0	0	0,09	0,1	0	0	0	0	0,35
20	0,04	0,17	0,07	0	0	0	0	0	0	0,27
2	0,08	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0,18
12	0	0,08	0	0	0	0	0,40	0	0	0,48
3	0,04	0	0,07	0	0	0	0	0	0	0,11
	1	1	1	1	1	1	1	1	1	

*Se consideraron relevantes los valores de dependencias mayores o iguales a 0,5. Las especies que tuvieron sólo una interacción registrada no se incluyeron en el análisis para evitar la sobrestimación de la dependencia como lo recomienda Bascompte *et al.* 2006.

K. **Anexo 11:** Asimetría de la dependencia de plantas y colibríes de la sub-red Veinte de Julio

Especie Colibrí	Sp. planta	Dependencia colibrí por planta	Dependencia planta por colibrí	Asimetría de Dependencia
Haplophaedia aureliae	3	0,04	0,50	**0,92**
Haplophaedia aureliae	2	0,08	0,67	0,88
Haplophaedia aureliae	20	0,04	0,25	0,84
Haplophaedia aureliae	4	0,16	0,67	0,76
Haplophaedia aureliae	11	0,04	0,14	0,72
Haplophaedia aureliae	21	0,16	0,44	0,64
Haplophaedia aureliae	9	0,12	0,30	0,60
Haplophaedia aureliae	18	0,12	0,16	0,24
Haplophaedia aureliae	1	0,24	0,22	0,07
Metallura tyrianthina	12	0,08	0,33	**0,75**
Metallura tyrianthina	20	0,17	0,50	0,67
Metallura tyrianthina	1	0,50	0,22	0,56
Metallura tyrianthina	9	0,25	0,30	0,17
Aglaiocercus coelestis	3	0,07	0,50	**0,87**
Aglaiocercus coelestis	20	0,07	0,25	0,73
Aglaiocercus coelestis	11	0,07	0,14	0,53
Aglaiocercus coelestis	1	0,53	0,30	0,44
Aglaiocercus coelestis	21	0,07	0,11	0,40
Aglaiocercus coelestis	9	0,13	0,20	0,33
Aglaiocercus coelestis	18	0,07	0,05	0,21
Coeligena torquata	4	0,09	0,17	**0,45**
Coeligena torquata	18	0,64	0,37	0,42
Coeligena torquata	11	0,09	0,14	0,36
Coeligena torquata	21	0,09	0,11	0,18
Coeligena torquata	9	0,09	0,10	0,09
Boissonneaua flavescens	2	0,10	0,33	**0,70**
Boissonneaua flavescens	1	0,30	0,11	0,63
Boissonneaua flavescens	18	0,30	0,16	0,47
Boissonneaua flavescens	4	0,10	0,17	0,40
Boissonneaua flavescens	11	0,20	0,29	0,30
Heliangelus exortis	1	0,33	0,07	**0,78**
Heliangelus exortis	18	0,67	0,21	0,68
Eriocnemis mirabilis	1	0,20	0,04	**0,81**
Eriocnemis mirabilis	18	0,20	0,05	0,74
Eriocnemis mirabilis	9	0,20	0,10	0,50
Eriocnemis mirabilis	12	0,40	0,67	0,40
Coeligena wilsoni	1	0,25	0,04	**0,85**
Coeligena wilsoni	21	0,50	0,22	0,56
Coeligena wilsoni	11	0,25	0,14	0,43
Doryfera ludoviciae	21	0,50	0,11	**0,78**
Doryfera ludoviciae	11	0,50	0,14	0,71

L. **Anexo 12:** Centralidad para el nivel trófico superior (colibríes) en las redes Munchique, Charguayaco y Veinte de Julio

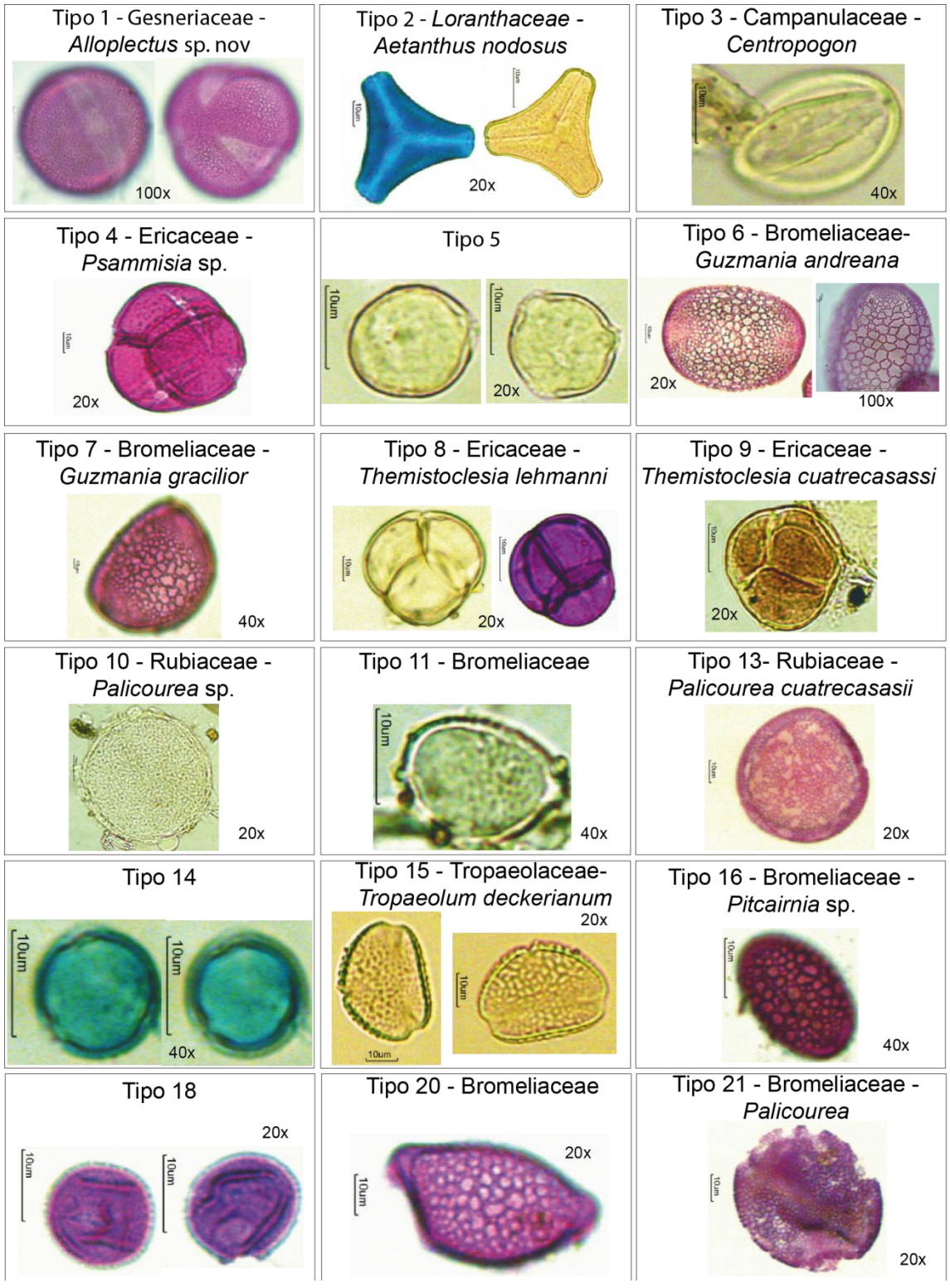
Red Munchique			
Colibrí	**Centralidad por cercanía**	**Colibrí**	**Centralidad por intermediación**
Haplophaedia aureliae	0,067	*Coeligena torquata*	0,377
Eriocnemis mirabilis	0,066	*Eriocnemis mirabilis*	0,217
Coeligena torquata	0,063	*Haplophaedia aureliae*	0,217
Metallura tyrianthina	0,061	*Boissonneaua flavescens*	0,159
Aglaiocercus coelestis	0,057	*Aglaiocercus coelestis*	0,029
Boissonneaua flavescens	0,052	*Metallura tyrianthina*	0,000
Heliangelus exortis	0,041	*Heliangelus exortis*	0,000
Coeligena wilsoni	0,030	*Coeligena wilsoni*	0,000
Philodice mitchelli	0,019	*Phaethornis syrmatophorus*	0,000
Doryfera ludoviciae	0,019	*Doryfera ludoviciae*	0,000
Adelomyia melanogenys	0,018	*Philodice mitchelli*	0,000
Phaethornis syrmatophorus	0,017	*Adelomyia melanogenys*	0,000
Aglaiocercus kingi	0,011	*Aglaiocercus kingi*	0,000
Ensifera ensifera	0,011	*Ensifera ensifera*	0,000
Ocreatus underwoodii	0,010	*Ocreatus underwoodii*	0,000

Red Charguayaco		
Colibrí	**Centralidad por cercanía**	**Centralidad por intermediación**
Eriocnemis mirabilis	0,160	0,511
Coeligena torquata	0,149	0,362
Metallura tyrianthina	0,117	0,128
Haplophaedia aureliae	0,092	0
Phaethornis syrmatophorus	0,038	0
Heliangelus exortis	0,022	0
Adelomyia melanogenys	0,022	0
Boissoneaua flavescens	0,022	0

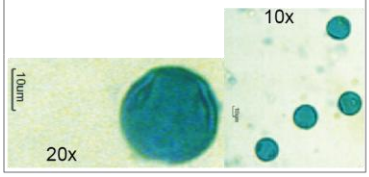
Red Veinte de Julio			
Colibrí	**Centralidad por cercanía**	**Colibrí**	**Centralidad por intermediación**
Haplophaedia aureliae	0,105	*Haplophaedia aureliae*	0,448
Aglaiocercus coelestis	0,095	*Aglaiocercus coelestis*	0,219
Coeligena torquata	0,084	*Boissonneaua flavescens*	0,190
Metallura tyrianthina	0,081	*Coeligena torquata*	0,105
Boissonneaua flavescens	0,079	*Metallura tyrianthina*	0,038
Heliangelus exortis	0,065	*Heliangelus exortis*	0
Coeligena wilsoni	0,048	*Eriocnemis mirabilis*	0
Eriocnemis mirabilis	0,041	*Coeligena wilsoni*	0
Philodice mitchelli	0,031	*Doryfera ludoviciae*	0
Doryfera ludoviciae	0,031	*Philodice mitchelli*	0
Aglaiocercus kingi	0,019	*Adelomyia melanogenys*	0
Ensifera ensifera	0,019	*Aglaiocercus kingi*	0
Adelomyia melanogenys	0,018	*Ensifera ensifera*	0
Ocreatus underwoodii	0,018	*Ocreatus underwoodii*	0

M. **Anexo 13:** Polen acarreado por los colibríes de Charguayaco.

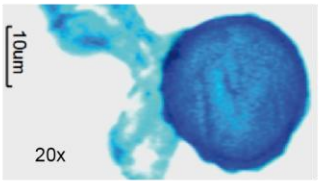
a. Registro fotográfico:



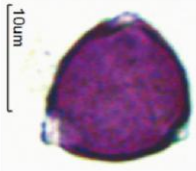
Tipo 23 - Scrophulariaceae - *Stemodia*



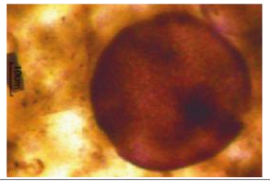
Tipo 24



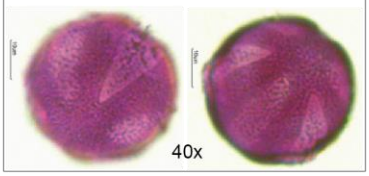
Tipo 26 - Campanulaceae - *Burmeistera pteridophyta*



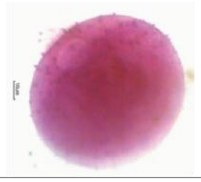
Tipo 27



Tipo 28 - Lamiaceae - *Hyptis*

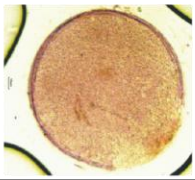


Tipo 29 - Acanthaceae

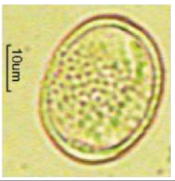


Tipo 30 - Rubiaceae - *Psychotria*

Tipo 31 - Rubiaceae

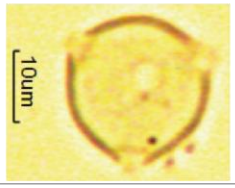


Tipo 36 - Bromeliaceae

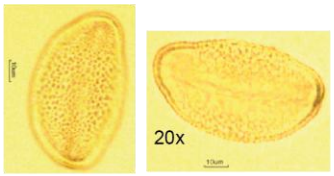


Tipo 39 - Bromeliaceae - *Pitcairnia*

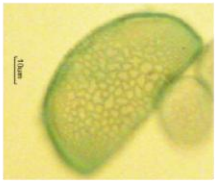
Tipo 41



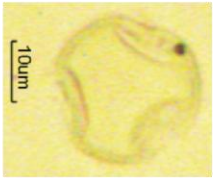
Tipo 42 - Bromeliaceae - *Pitcairnia*



Tipo 43 - Bromeliaceae



Tipo 44

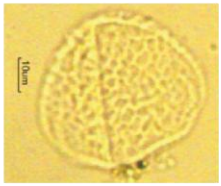


Tipo 45 - Bromeliaceae - *Guzmania*

Tipo 46 - Rubiaceae

Tipo 47

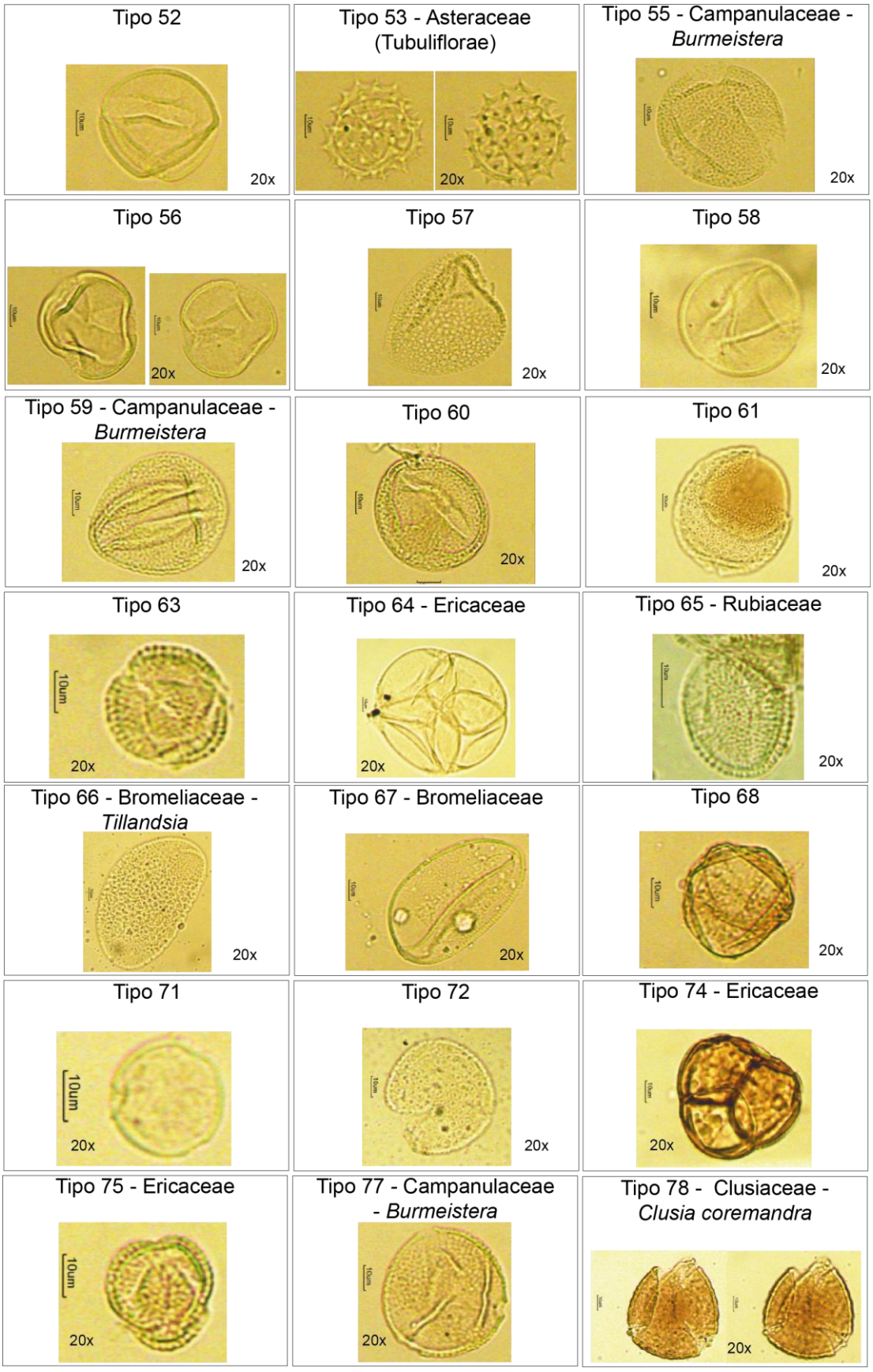
Tipo 48



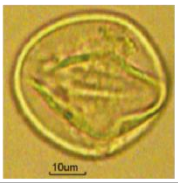
Tipo 49 - Campanulaceae - *Burmeistera*

Tipo 50 - Campanulaceae - *Centropogon*

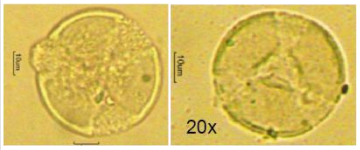
Tipo 51 - Campanulaceae - *Burmeistera*


Tipo 52
20x
Tipo 53 - Asteraceae (Tubuliflorae)
20x
Tipo 55 - Campanulaceae - *Burmeistera*
20x
Tipo 56
20x
Tipo 57
20x
Tipo 58
20x
Tipo 59 - Campanulaceae - *Burmeistera*
20x
Tipo 60
20x
Tipo 61
20x
Tipo 63
10um
20x
Tipo 64 - Ericaceae
20x
Tipo 65 - Rubiaceae
20x
Tipo 66 - Bromeliaceae - *Tillandsia*
20x
Tipo 67 - Bromeliaceae
20x
Tipo 68
20x
Tipo 71
10um
20x
Tipo 72
20x
Tipo 74 - Ericaceae
20x
Tipo 75 - Ericaceae
10um
20x
Tipo 77 - Campanulaceae - *Burmeistera*
20x
Tipo 78 - Clusiaceae - *Clusia coremandra*
20x

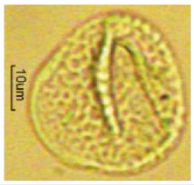
Tipo 79 - Campanulaceae



Tipo 80 - Campanulaceae



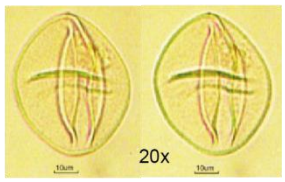
Tipo 81



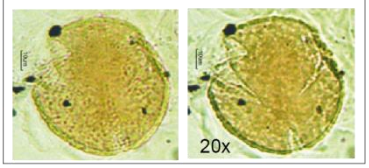
Tipo 82 - Bromeliaceae

Tipo 83

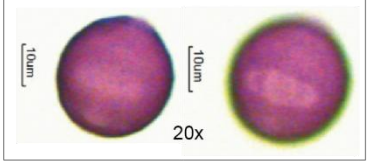
Tipo 86



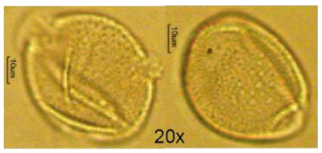
Tipo 87 - Clusiaceae



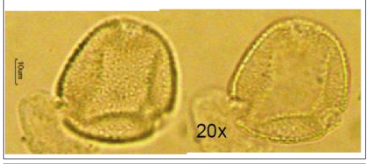
Tipo 88 - Gesneriaceae



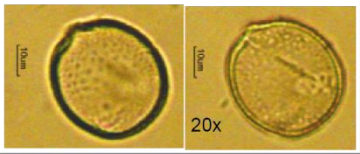
Tipo 90



Tipo 91 - Rubiaceae - *Manettia*

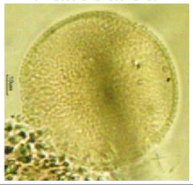


Tipo 92

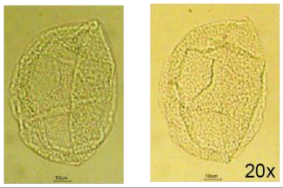


Tipo 93 - Ericaceae

Tipo 94 - Rubiaceae - *Palicourea*



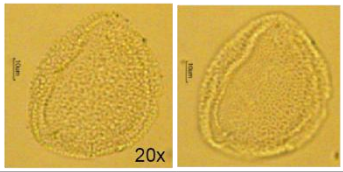
Tipo 95 - Bromeliaceae - *Tillandsia*



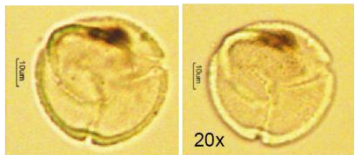
Tipo 96

Tipo 97 - Campanulaceae - *Centropogon*

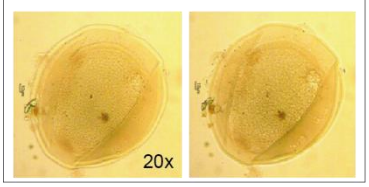
Tipo 98 - Rubiaceae - *Palicourea*



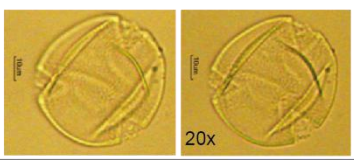
Tipo 99



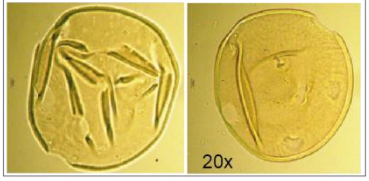
Tipo 101



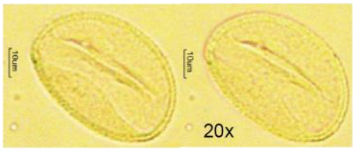
Tipo 102



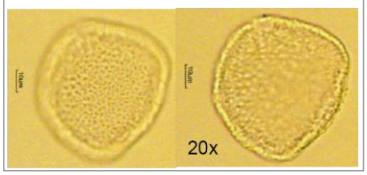
Tipo 103 - Apocynaceae - *Mandevilla*



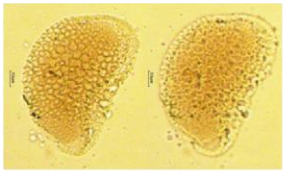
Tipo 105



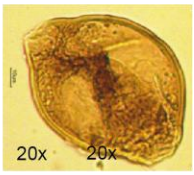
Tipo 106 - Rubiaceae



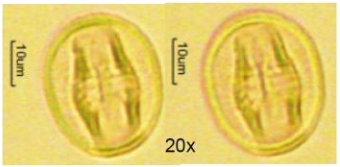
Tipo 108 - Bromeliaceae



Tipo 109 - Onagraceae - *Fuchsia*

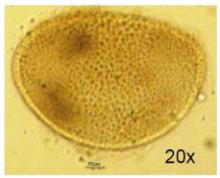


Tipo 110 - Euphorbiaceae - *Alchornea*

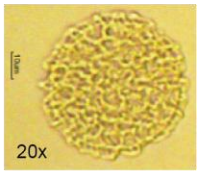


Tipo 111 - Apocynaceae

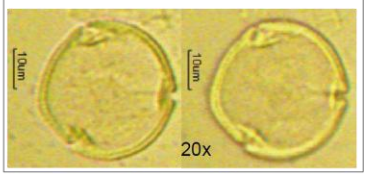
Tipo 112 - Bromeliaceae



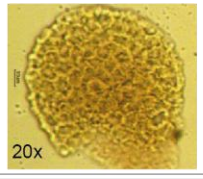
Tipo 113 - Acanthaceae - *Ruellia*



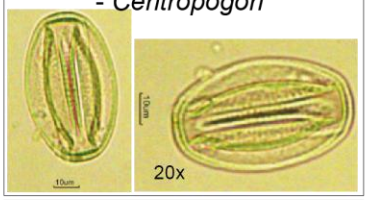
Tipo 114



Tipo 115 - Acanthaceae - *Ruellia*

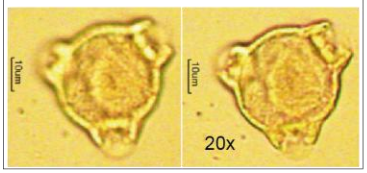


Tipo 117 - Campanulaceae - *Centropogon*

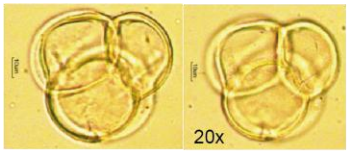


Tipo 118 - Melastomataceae

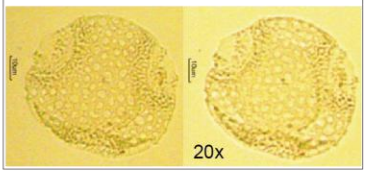
Tipo 120 - Rubiaceae - *Faramea*



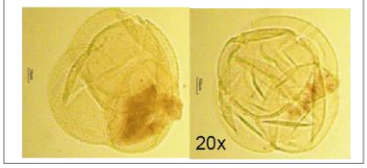
Tipo 121 - Ericaceae



Tipo 122



Tipo 123 - Ericaceae



Tipo 124

b. Cuadro de referencia de cada tipo de polen en cada especie de colibrí:

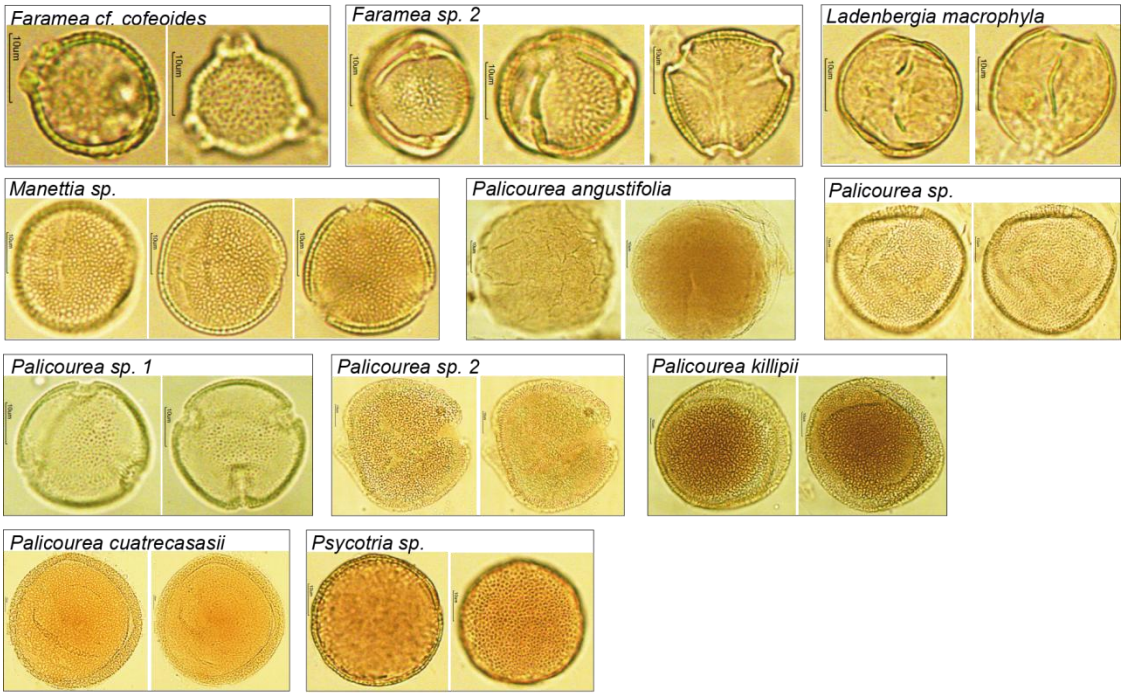
	Eriocnemis mirabilis	***Coeligena torquata***	***Phaethornis syrmatophorus***	***Haplophaedia aureliae***	***Doryfera ludoviciae***	***Metallura tyrianthina***	***Boissoneaua flavescens***	***Aglaiocercus coelestis***	***Adelomyia melanogenys***	***Coeligena wilsonii***	***Heliodoxa imperatrix***	***Heliangelus exortis***	***Ocreatus underwoodii***
Tipo 1	X	X	X	X	X							X	
Tipo 2	X	X			X	X	X			X		X	
Tipo 3		X	X		X				X				
Tipo 4	X	X	X	X	X		X						
Tipo 5		X	X	X									
Tipo 6	X	X	X	X	X								
Tipo 7	X	X	X		X				X				
Tipo 8		X		X	X							X	
Tipo 9				X									
Tipo 10				X									
Tipo 11		X											
Tipo 13		X											
Tipo 14		X											
Tipo 15		X	X						X		X		
Tipo 16	X												
Tipo 18				X									
Tipo 20									X				
Tipo 21	X	X											
Tipo 23	X	X											
Tipo 24	X										X		
Tipo 26	X												
Tipo 27	X												
Tipo 28		X											
Tipo 29		X											
Tipo 30							X						
Tipo 31	X												
Tipo 36	X												
Tipo 37	X												
Tipo 39	X												
Tipo 41				X									
Tipo 42				X									
Tipo 43		X									X		
Tipo 44		X											
Tipo 45		X											

	Eriocnemis mirabilis	*Coeligena torquata*	*Phaethornis syrmatophorus*	*Haplophaedia aureliae*	*Doryfera ludoviciae*	*Metallura tyrianthina*	*Boissoneaua flavescens*	*Aglaiocercus coelestis*	*Adelomyia melanogenys*	*Coeligena wilsonii*	*Heliodoxa imperatrix*	*Heliangelus exortis*	*Ocreatus underwoodii*
Tipo 46		X											
Tipo 47			X										
Tipo 48			X										
Tipo 49			X										
Tipo 50			X										
Tipo 51			X										
Tipo 52			X										
Tipo 53			X		X			X					
Tipo 55			X										
Tipo 56			X										
Tipo 57			X			X							
Tipo 58			X										
Tipo 59	X	X	X										
Tipo 60			X										
Tipo 61			X										
Tipo 63		X											
Tipo 64		X					X						
Tipo 65		X											
Tipo 66	X	X	X		X								
Tipo 67	X						X						
Tipo 68							X						
Tipo 71		X					X						
Tipo 72				X									
Tipo 74				X									
Tipo 75	X			X									
Tipo 77	X												
Tipo 78	X	X				X							
Tipo 79			X										
Tipo 80			X										
Tipo 81			X										
Tipo 82			X										
Tipo 83		X											
Tipo 86	X												
Tipo 87	X						X						
Tipo 88	X												
Tipo 90		X		X									

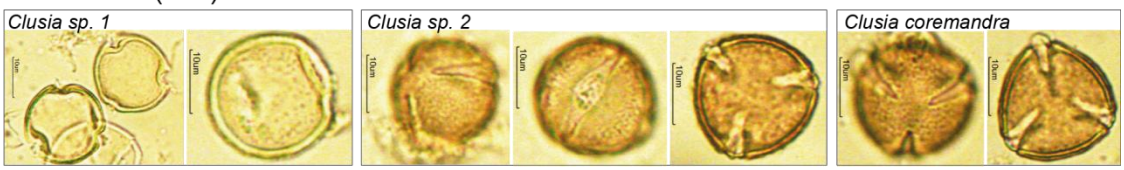
	Eriocnemis mirabilis	*Coeligena torquata*	*Phaethornis syrmatophorus*	*Haplophaedia aureliae*	*Doryfera ludoviciae*	*Metallura tyrianthina*	*Boissoneaua flavescens*	*Aglaiocercus coelestis*	*Adelomyia melanogenys*	*Coeligena wilsonii*	*Heliodoxa imperatrix*	*Heliangelus exortis*	*Ocreatus underwoodii*
Tipo 91				X									
Tipo 92				X									
Tipo 93	X	X		X	X	X	X			X			
Tipo 94													X
Tipo 95			X		X	X		X		X			X
Tipo 96	X												
Tipo 97	X												
Tipo 98	X		X	X									
Tipo 99	X												
Tipo 101			X										
Tipo 102			X										
Tipo 103			X										
Tipo 105						X							
Tipo 106	X			X									
Tipo 108	X												
Tipo 109	X												
Tipo 110	X												
Tipo 111	X												
Tipo 112	X												
Tipo 113	X	X						X					
Tipo 114								X					
Tipo 117		X	X							X			
Tipo 118						X							
Tipo 120				X									
Tipo 121		X	X										
Tipo 122			X										
Tipo 123		X		X									
Tipo 124						X							
98	36	34	34	21	11	8	9	4	4	4	3	3	2

N. **Anexo 14:** Registro fotográfico del polen de especies de plantas ornitófilas de Charguayaco, Parque Nacional Natural Munchique.

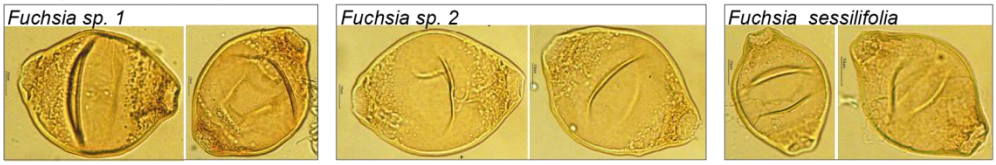
Rubiaceae (20x)



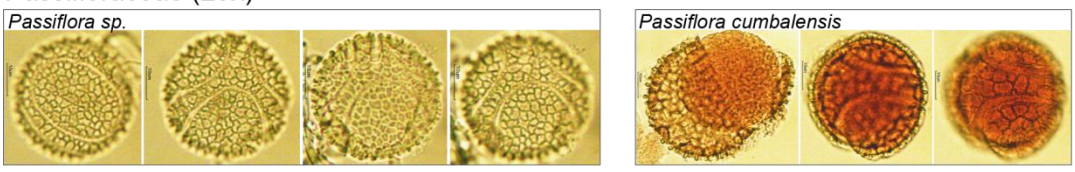
Clusiaceae (20x)



Onagraceae (20x)

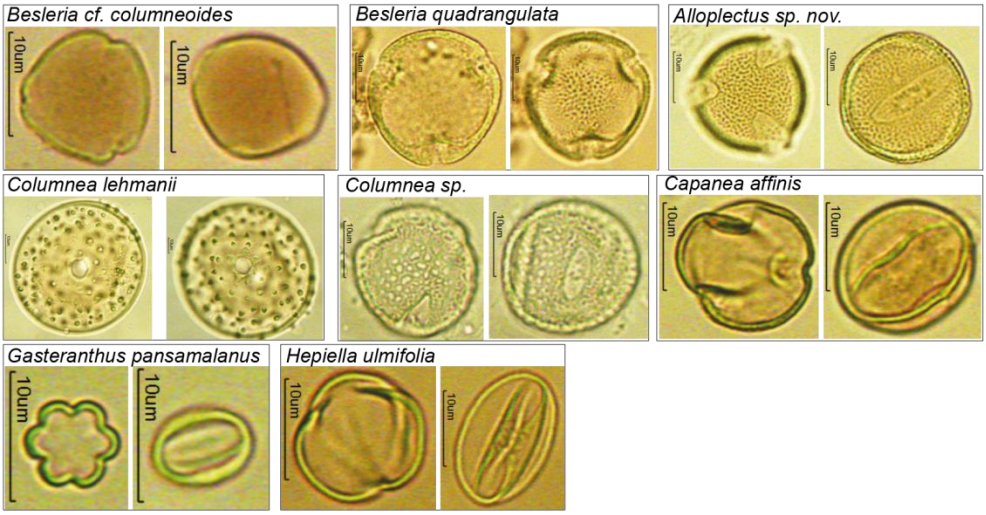


Passifloraceae (20x)



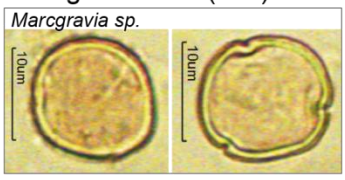
Scrophulariaceae (20x)

Gesneriaceae (20x)

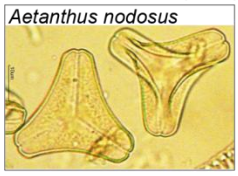


Alstroemeriaceae (20x)

Marcgraviaceae (20x)

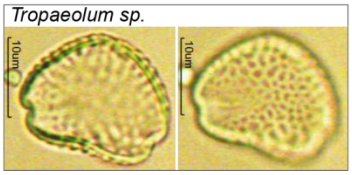


Loranthaceae (20x)

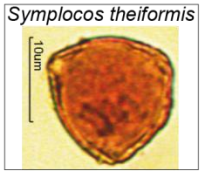


Melastomataceae (20x)

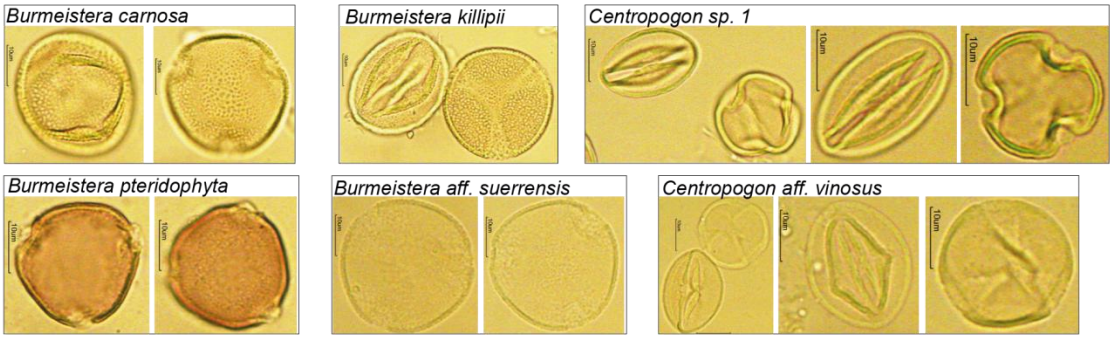
Tropaeolaceae (20x)



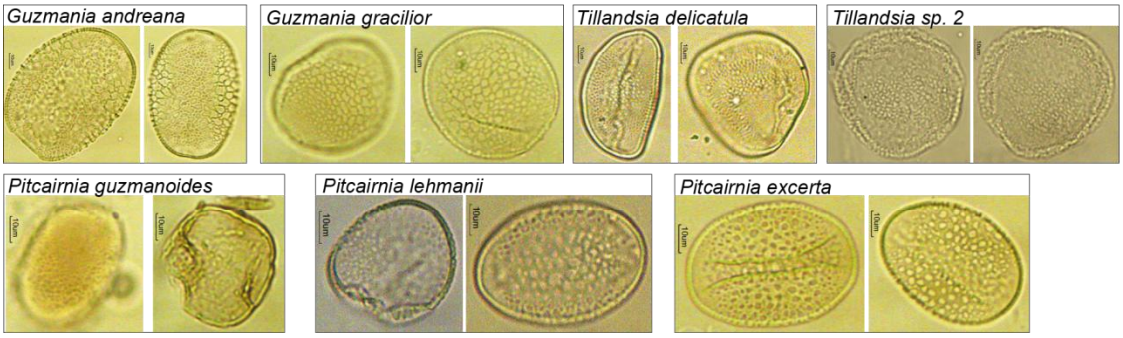
Symplocaceae (20x)



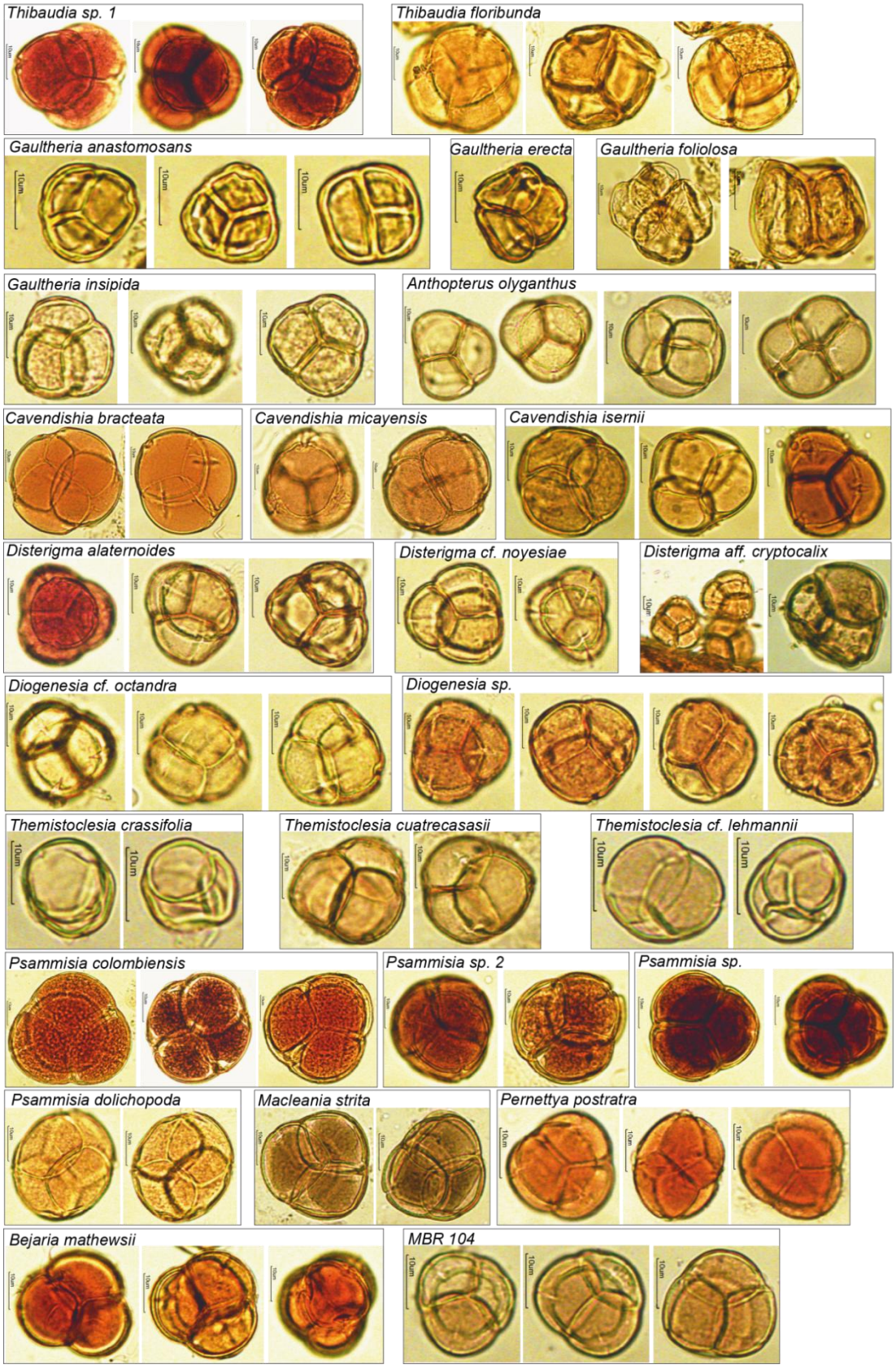
Campanulaceae (20x)



Bromeliaceae (20x)



Ericaceae (20x)



O. **Anexo 15:** Dependencia de las especies de colibríes por las especies de plantas y fuerza de interacción de las plantas de la Red Polen.

	Dependencia de colibríes por plantas (Red Polen)												
	Coeligena torquata	***Eriocnemis mirabilis***	***Phaethornis syrmatophorus***	***Haplophaedia aureliae***	***Doryfera ludoviciae***	***Metallura tyrianthina***	***Boissoneaua flavescens***	***Aglaiocercus coelestis***	***Adelomyia melanogenys***	***Coeligena wilsonii***	***Heliodoxa imperatrix***	***Heliangelus exortis***	**Fuerza Plantas**
Tipo 1	0,13	0,09	0,05	0,06	0,14	0	0	0	0	0	0	0,33	0,81
Tipo 6	0,13	0,03	0,14	0,13	0,07	0	0	0	0	0	0	0	0,50
Tipo 93	0,05	0,19	0	0,19	0,07	0,25	0,14	0	0	0,25	0	0	1,14
Tipo 2	0,13	0,03	0	0	0,07	0,13	0,14	0	0	0,25	0	0,33	1,08
Tipo 4	0,10	0,03	0,10	0,06	0,14	0	0,14	0	0	0	0	0	0,57
Tipo 7	0,10	0,03	0,10	0	0,14	0	0	0	0,33	0	0	0	0,70
Tipo 95	0	0,03	0,05	0	0,07	0,38	0	0,25	0	0,25	0	0	1,03
Tipo 3	0,05	0	0,10	0	0,07	0	0	0	0,33	0	0	0	0,55
Tipo 8	0,04	0	0	0,19	0,07	0	0	0	0	0	0	0,33	0,63
Tipo 66	0,04	0,03	0,05	0	0,07	0	0	0	0	0	0	0	0,19
Tipo 5	0,02	0	0,10	0,06	0	0	0	0	0	0	0	0	0,18
Tipo 15	0,02	0	0,05	0	0	0	0	0	0,33	0	0,33	0	0,74
Tipo 75	0	0,13	0	0,06	0	0	0	0	0	0	0	0	0,19
Tipo 98	0	0,09	0,05	0,06	0	0	0	0	0	0	0	0	0,20
Tipo 78	0,02	0,03	0	0	0	0,13	0	0	0	0	0	0	0,18
Tipo 113	0,01	0,03	0	0	0	0	0	0,5	0	0	0	0	0,54
Tipo 43	0,02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,33	0	0,36
Tipo 53	0	0	0,05	0	0,07	0	0	0,25	0	0	0	0	0,37
Tipo 59	0,01	0,03	0,05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,09
Tipo 64	0,02	0	0	0	0	0	0,14	0	0	0	0	0	0,17
Tipo 106	0	0,06	0	0,06	0	0	0	0	0	0	0	0	0,13
Tipo 117	0,01	0	0,05	0	0	0	0	0	0	0,25	0	0	0,31
Tipo 121	0,02	0	0,05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,07
Tipo 123	0,02	0	0	0,06	0	0	0	0	0	0	0	0	0,09
Tipo 21	0,01	0,03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,04
Tipo 23	0,01	0,03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,04
Tipo 24	0	0,03	0	0	0	0	0	0	0	0	0,33	0	0,36
Tipo 57	0	0	0,05	0	0	0,13	0	0	0	0	0	0	0,17
Tipo 67	0	0,03	0	0	0	0	0,14	0	0	0	0	0	0,17
Tipo 71	0,01	0	0	0	0	0	0,14	0	0	0	0	0	0,15
Tipo 87	0	0,03	0	0	0	0	0,14	0	0	0	0	0	0,17
Tipo 90	0,01	0	0	0,06	0	0	0	0	0	0	0	0	0,07
	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	

P. **Anexo 16:** Dependencia de las especies de plantas por ls de colibríes y fuerza de los colibríes en la Red Polen.

	Dependencia de plantas por colibríes (Red Polen)											
	Coeligena torquata	***Eriocnemis mirabilis***	***Phaethornis syrmatophorus***	***Haplophaedia aureliae***	***Doryfera ludoviciae***	***Metallura tyrianthina***	***Boissoneaua flavescens***	***Aglaiocercus coelestis***	***Adelomyia melanogenys***	***Coeligena wilsonii***	***Heliodoxa imperatrix***	***Heliangelus exortis***	
Tipo 1	0,58	0,16	0,05	0,05	0,11	0	0	0	0	0	0	0,05	1
Tipo 6	0,61	0,06	0,17	0,11	0,06	0	0	0	0	0	0	0	1
Tipo 93	0,22	0,33	0	0,17	0,06	0,11	0,06	0	0	0,06	0	0	1
Tipo 2	0,65	0,06	0	0	0,06	0,06	0,06	0	0	0,06	0	0,06	1
Tipo 4	0,53	0,07	0,13	0,07	0,13	0	0,07	0	0	0	0	0	1
Tipo 7	0,57	0,07	0,14	0	0,14	0	0	0	0,07	0	0	0	1
Tipo 95	0	0,13	0,13	0	0,13	0,38	0	0,13	0	0,13	0	0	1
Tipo 3	0,5	0	0,25	0	0,13	0	0	0	0,13	0	0	0	1
Tipo 8	0,38	0	0	0,38	0,13	0	0	0	0	0	0	0,13	1
Tipo 66	0,5	0,17	0,17	0	0,17	0	0	0	0	0	0	0	1
Tipo 5	0,4	0	0,4	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Tipo 15	0,4	0	0,2	0	0	0	0	0	0,2	0	0,2	0	1
Tipo 75	0	0,8	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Tipo 98	0	0,6	0,2	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Tipo 78	0,5	0,25	0	0	0	0,25	0	0	0	0	0	0	1
Tipo 113	0,25	0,25	0	0	0	0	0	0,5	0	0	0	0	1
Tipo 43	0,67	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,33	0	1
Tipo 53	0	0	0,33	0	0,33	0	0	0,33	0	0	0	0	1
Tipo 59	0,33	0,33	0,33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Tipo 64	0,67	0	0	0	0	0	0,33	0	0	0	0	0	1
Tipo 106	0	0,67	0	0,33	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Tipo 117	0,33	0	0,33	0	0	0	0	0	0	0,33	0	0	1
Tipo 121	0,67	0	0,33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Tipo 123	0,67	0	0	0,33	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Tipo 21	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Tipo 23	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Tipo 24	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	1
Tipo 57	0	0	0,5	0	0	0,5	0	0	0	0	0	0	1
Tipo 67	0	0,5	0	0	0	0	0,5	0	0	0	0	0	1
Tipo 71	0,5	0	0	0	0	0	0,5	0	0	0	0	0	1
Tipo 87	0	0,5	0	0	0	0	0,5	0	0	0	0	0	1
Tipo 90	0,5	0	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Fuerza plantas	11,42	6,44	3,67	2,54	1,43	1,29	2,01	0,96	0,40	0,57	1,03	0,24	

Bibliografía

Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães, P. R., Loyola, R. D. and Ulrich, W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. Oikos, 117: 1227–1239.

Amaya-Márquez, M., F. G. Stiles & O. Rangel. 2001. Interacción planta-colibrí en Amacayacu (Amazonas, Colombia): una perspectiva palinológica. Caldasia 23: 301-322.

Arizmendi, M., & J. F. Ornelas. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. Biotropica 22: 172-180.

Arlt, D. 2007. Habitat selection: demography and individual decisions. Ph.D. thesis.Swedish Univ. of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden.

Badyaev, A. V., T. E. Martin, & W. J. Etges. 1996. Habitat sampling and habitat selection by female wild turkeys: ecological correlates and reproductive consequences. Auk 113: 636-646.

Baker, H., I. Baker & S. Hodges. 1998. Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. Biotropica. 30: 559-586.

Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J. & Olesen, J.M. 2003. The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 100:9383–9387.

Bascompte, J., C. J. Melián & E. Sala. 2005. Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 10.1073/pnas.0501562102.

Bascompte, J., Jordano, P. and Olesen, J. M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. Science 312, 431–433

Bascompte, J. & P. Jordano. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. 38: 567-593.

Bascompte, J. y Jordano, P. 2008. Redes mutualistas de especies. Investigación y Ciencia. Septiembre.

Bascompte, J. 2009. Disentangling the Web of Life.Science 325: 416-419.

Bascompte, J. 2009b. Mutualistic networks.Frontiers in Ecology and the Environment 7:429-436.

Bastolla, U., Fortuna, M.A., Pascual-Garcia, A., Ferrera, A., Luque, B. and Bascompte, J. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. Nature 458: 1018-1020.

BirdLife International. 2012. Endemic Bird Area factsheet: Choc. http://www.birdlife.org

Block, W.M., & L. A. Brennan. 1993. The habitat concept in ornithology, theory and applications. Pp. 35–91. *In* Power, D. E. M. (ed.). Current Ornithology.Volume 11. Plenum Press, New York.

Blüthgen, N., Menzel, F. and Blüthgen, N. (2006) Measuring specialization in species interactionnetworks.BMC Ecology 6, 9.

Brown, B. T. 1992. Nesting chronology, density and habitat use of black-chinned hummingbirds along the Colorado River, Arizona. J. Field Ornithol. 63: 393-400.

Bubb, P., May, I., Miles, L., Sayer, J. 2004 Cloud Forest Agenda. UNEP-WCMC, Cambridge, UK. Online at: http://www.unep-wcmc.org/resources/publications/UNEP_WCMC_bio_series/20.htm

Bürchet, A. & J. Mogens. 2001. The fragility of extreme specialization: *Passiflora mixta* and its pollinating hummingbird *Ensifera ensifera*. Journal of Tropical Ecology 17: 323-329.

Burgos, E.,H. Ceva, R.P.J. Perazzo, M. Devoto, D. Medan, M. Zimmermann, and A. Maria Delbue. 2007. Why nestedness in mutualistic networks? Journal of Theoretical Biology 249: 307–313

Calder, W. 1973.Microhabitat selection during nesting of hummingbirds in the Rocky Mountains.Ecology. 54: 127-134

Collar, N. J., L. P. Gonzaga, N. Krabbe, A. Madroño-Nieto, L. G. Naranjo, T. A. Parker III, & D. C. Wege 1992. Threatened Birds of the Americas: The ICBP/IUCN Red Data Book. 3rd edition, Pt. 2.Cambridge, UK.

Cortés-Diago, A., L. Ortega, L. Mazariegos-Hurtado, & A. Weller. 2007. A new species of *Eriocnemis* (Trochilidae) from southwest Colombia. Ornit.Neotrop. 18: 161–170.

Dicks LV, Corbet SA, Pywell RF. 2002. Compartmentalization in plant–insect flower visitor webs. Journal of Animal Ecology 71: 32–43.

Dormann, C.F., Gruber B. & Fr"und, J. (2008). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks.R news Vol 8/2, 8 - 11.

Dormann, C.F., Gruber B. & Fr"und, J. (2008). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks.R news Vol 8/2, 8 - 11.

Dormann, C.F., Fründ, J., Blüthgen, N. & Gruber B. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. The Open Ecology Journal 2: 7-24.

Dunne, J.A., Williams, R.J., and N.D. Martinez.2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. Ecology Letters 5: 558-567.

Faegri, K., & L. Van der Pijl 1979.The Principles of Pollination Ecology. Pergamon Press. Oxford.

Feinsinger, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. Ecol. Monogr. 48: 269-287.

Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. Ecol. Monogr. 46: 257-291.

Feinsinger P. & R. K. Colwell. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. American Zoology 18:779-795.

Feinsinger, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. Ecological Monographs 48: 269-287.

Feinsinger, P., W. H. Busby, K. G. Murray, J. H. Beach, W. Z. Pounds, & Y. B. Linhart. 1988. Mixed support for spatial heterogeneity in species interactions: hummingbirds in a tropical disturbance mosaic. Am. Nat. 131: 33–57.

Fjeldsa, J., E. Lambin, & B. Mertens. 1999. Correlation between endemism and local ecoclimatic stability documented by comparing Andean bird distributions and remotely sensed land surface data. Ecography 22: 63-78.

Fortuna, M.A. & J. Bascompte. 2006. Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. Ecological Letters 9:281-286.

Gawlik, D., & G. E. Crozier. 2007. A test of cues affecting habitat selection by wading birds. Auk 124: 1075-1082.

Gill, F. B. 1987. Ecological fitting: use of floral nectar in *Heliconia stilesii* Daniels by three species of hermit hummingbirds. The Condor 89: 779-787.

Gilarranz ,L. J. & J., Bascompte. 2012. Spatial network structure and metapopulation persistence. Journal of Theoretical Biology 297: 11-16.

González, M. F. 2007. Características importantes del hábitat del Paramero de Munchique Eriocnemis mirabilis (Aves, Trochilidae) en el sector Charguayaco, Parque Nacional Natural Munchique, Cauca, Colombia. Trabajo de grado, Universidad del Cauca. Popayán, Colombia.

González, M.F., F. Ayerbe, J.P. López, y L.G. Gómez 2007. Evaluación del estado poblacional del Paramero de Munchique (Eriocnemis mirabilis), como una iniciativa para su conservación. Memorias del II Congreso de Ornitología Colombiana, Asociación Colombiana de Ornitología, Bogotá, Colombia.

Guimaraes, P. R., P. Guimaraes. 2006. Improving the analyses ofnestedness for large sets of matrices. Environmental Modelling and Software.21: 1512-1513.

Guimaraes, P.R., V. Rico-Gray, S. F. dos Reis, J.N. Thompson. 2006. Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 273: 2041-2047.

Guimaraes, P.R., P. Jordano, J. N. Thompson. 2011. Evolution and coevolution in mutualistic networks. Ecology Letters 14:877-885.

Gutiérrez, E. A. & S. V. Rojas. 2001. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos del volcán Galeras, Sur de Colombia. Trabajo de grado, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Hammer, Ø., D. Harper, & P. D. Ryan. 2001. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica 4(1):9pp.

Hayla, Y. 1991. Implications of landscape heterogeneity for birds conservation. Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici. Symposium 42: 2286-2291.

Horvath, O. 1964. Seasonal differences in Rufous Hummingbird nest height and their relation to nest climate. Ecology 45: 235-241.

Ives, A. R. & B. J. Cardinale. 2004. Food-web interactions govern the resistance of communities after non-random extinctions. Nature 429:174-177.

Jordano, P., Bascompte, J. & Olesen, J.M. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecol. Lett.* 6:69–81.

Jordano, P., Bascompte, J., and Olesen, J. M. 2006.The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. pp. 173-199. En: Waser NM & J Ollerton (eds). Plant-Pollinator Interactions from specialization to generalization. Oxford University Press, Oxford.

Kaiser-Bunbury, C.N., Muff, S., Memmott, J., Müller, C.B., Caflisch A. 2010. The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behavior. Ecology Letters. 13: 442–452.

Kattan, G. 1992. Rarity and vulnerability: the birds of the cordillera central of Colombia. Conserv. Biol. 8: 64-70.

Kattan, G., H. Alvarez-Lopez, & M. Giraldo.1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. Conserv. Biol. 8: 138-146

Klopfer, P. H. 1963. Behavioral aspects of habitat selection: a preliminary report on stereotypy in foliage preferences of birds. Wilson Bull. 77: 376-381.

Krebs, C. J. 1985. Ecología - Estudio de la distribución y la abundancia. 2ª ed. Industria editorial Mexicana, México, D. F.

Krebs, C. J. 1989. Ecological Methodology.Harper-Collins Publishers.New York, USA.

Lewinsohn TM, Prado PI, Jordano P, Bascompte J, Olesen JM. 2006. Structure in plant – animal interaction assemblages. Oikos 113:174-184.

López-Ordoñez, J. P., C. A. Páez, J. V. Sandoval-Sierra, & P. Salaman. 2008. Una segunda localidad para *Eriocnemis mirabilis* en la Cordillera Occidental de Colombia. Cotinga 29: 169-171.

Martín-González, A.M., B. Dalsgaard& J. M. Olesen. 2010. Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. Ecological complexity 7: 36-43.

Martínez del Río, C. 1990. Sugar preferences in hummingbirds: the influence of subtle chemical differences on Food Choice. The Condor.92 : 1022-1030.

Mazariegos, L., & P. Salaman. 1999. Rediscovery of the Colorful Puffleg *Eriocnemis mirabilis*. Cotinga 11: 34-38.

McWhorther, T. J. & M. V. López-Calleja. 2000. The integration of diet, physiology, and ecology of nectar-feeding birds. Rev. Chil. Hist. Nat. 73: 451-460.

Medel, R., Zamora, R., Aizen, M., Dirzo, R. y (eds). 2007. Interacciones planta–animal y la conservación de la biodiversidad. CYTED, Madrid. 400p.

Melián, C.J. & Bascompte, J. (2002).Complex networks: two ways to be robust? Ecological Letters 5: 705–708.

Memmott., J. 1999. The structure of plant-pollinator food web. Ecology Letters 2:276-280.

Memmott, J., D. Alonso, E.L. Berlow, A. Dobson, J.A. Dunne, R. Sole, and J. Wietz. 2006. Biodiversity loss and ecological network structure. Pages 325-347 in Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs. M. Pascual and J.A. Dunne, eds. Oxford University Press.

Memmott, J., Waser, N. M. and Price, M. V. 2004. Tolerance of pollination networks to speciesextinctions. Proceedings of the Royal Society B 271: 2605–2611.

Montoya, J.M., S.LPimm & R.V. Sole. 2006. Ecological networks and their fragility. Nature 442: 259-64.

Murcia, C. 1987. Estructura y dinámica del gremio de colibríes (Aves: Trochilidae) en un bosque andino. Humboldtia 1: 29-63.

Murcia, C. 2000. Coevolución de los colibríes y las flores. En: Mazariegos, L. (ed). Joyas aladas de Colombia. Imprelibros, Cali, Colombia. p. 120-130

Naranjo, L. G. 2000. Colombia a vuelo de colibrí. En : Mazariegos, L. (ed). Joyas Aladas de Colombia. Imprelibros, Cali, Colombia. p. 16-23.

Negret, A. 1994. Lista de aves registradas en el Parque Nacional Munchique-Cauca. Novedades Colombianas. Nueva Época. 6: 69-83.

Nielsen A, Bascompte J. 2007. Ecological networks, nestedness and samplingeffort. Journal of Ecology 95: 1134–1141.

Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P. 2006. Thesmallest of all worlds: pollination networks. Journal of Theoretical Biology 240: 270–276

Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P. 2007. The modularity ofpollination networks. Proceedings of the National Academy of Sciences ofthe USA 104:19891–19896.

Olives-Peña, M. 2000. Caracterización del hábitat y abundancia relativa del colibrí de Zamarros Blancos (*Eriocnemis mirabilis*), Parque Nacional Natural Munchique, El Tambo Cauca. Trabajo de grado. Fundación Univ. de Popayán, Popayán, Colombia.

Owino, A. O., & P. G. Ryan. 2006. Habitat associations of papyrus specialist birds at three papyrus swamps in western Kenya. Afr. J. Ecol. 44: 438–443.

Pearson, O. P. 1950. The metabolism of hummingbirds. Condor 52: 145-152.

Pearson, O. P. 1953.Use of caves by hummingbirds and other species at high altitudes in Peru.Condor 55: 17-20.

Piraino, S., Fanelli, G., Boero, F., 2002.Variability of species'roles in marine communities: change of paradigms forconservation priorities. Mar. Biol. 140: 1067–1074.

Plan de manejo del Parque Nacional Natural Munchique 2005-2009. Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales, Popayán. 190p. http://www.parquesnacionales.gov.co/PNN/portel/libreria/pdf/pmmunchique.pdf

Plan de Ordenamiento Territorial de El Tambo, Cauca. 2011. Tomo 1: http://eltambo-cauca.gov.co/apc-aa-files/65646231623131303937306537396539/Plan_de_Ordenamiento_Terriotorial_2011__tomo1_.pdf

Power, M.E., Tilman, D., Estes, J.A., Menge, B.A., Bond, W.J.,Mills, L.S., Daily, G., Castilla, J.C., Lubchenco, J., Paine, R.T. 1996. Challenges in the quest for keystones.Bioscience 468: 609–620.

Powers, D. R., and K. A. Nagy. 1988. Field metabolic rate and food consumption by free-living Anna's hummingbirds (*Calypte anna*). Physiological Zoology 61:500-506.

Prado, P. I. and Lewinsohn, T. M. 2004.Compartments ininsect/plant associations and their consequences for communitystructure.Journal of Animal Ecology 74: 1168-1178.

Ramírez-Burbano, M. B. 2004. Patrones de uso de recursos florales por la comunidad de Colibríes (Aves: Trochilidae) del sector Charguayaco, Parque Nacional Natural Munchique. Trabajo de grado, Univ. del Cauca. Popayán, Colombia.

Ramírez-B, M.B. *(en prep.).* Preferencia dehábitat del Zamarrito Multicolor, *Eriocnemis mirabilis* en la reserva Mirabilis Swarovsky, Cauca- Colombia.

Ramírez-Burbano, M., Sandoval-Sierra, J. V. & Gómez-Bernal, L. G. 2007. Uso de recursos florales por el Zamarrito Multicolor *Eriocnemis mirabilis* (Trochilidae) en el Parque Nacional Natural Munchique, Colombia. Ornitología Colombiana 5: 64-77.

Renjifo, L. M., A. M. Franco-Maya, J. D. Amaya-Espinel, G. Kattan & B. López-Lanus (eds.). Libro rojo de aves de Colombia. Serie de libros rojos de especies amenazadas de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá, Colombia.

Renner SS. 1998. Effects of habitat fragmentation of plant pollinator interactions in the tropics. Pp. 339-360 En: DM Newbery; HHT Prins & ND Brown (eds.). *Dynamics of tropical communities*.Blackwell Science. London, RU.

Rezende, E., J. E. Lavabre, P. R. Guimaraes, P. Jordano, J. Bascompte. 2007. Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. Nature. 448: 925-928.

Rodríguez-Flores C., L. & G. Stiles. 2005. Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la amazonia colombiana. Colombia. Ornitología Colombiana 3: 7-27.

Saavera, S., D. Stouffer, B. Uzzi & Bascompte, J. Strong contributors to network persistence are the most vulnerable to extinction. Nature 478:233-235.

Salaman, P. & L. Mazariegos. 1998. The hummingbirds of Nariño, Colombia. Cotinga 10:28-33.

Salaman, P., P. Coopmans, T. M. Donegan, M. Mulligan, A. Cortés, S. L. Hilty & L. A. Ortega. 2003. A new species of woodwren (Troglodytidae: Henicorhina) from the western Andes of Colombia. Ornitología Colombiana 1: 4-21.

Snow, B. K., & D. W. Snow. 1972. Feeding niches of hummingbirds in a Trinidad valley. J. Anim. Ecol. 41: 471-485.

Snow, B. K., & D. W. Snow. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in Andes of Colombia. Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.). 38: 105-139.

Solé, R.V. and J.M. Montoya. 2001. Complexity and fragility in ecological networks. Proceedings of the Royal Society of London B268:2039-2045.

Stiles, F. G. 1976. Taste preferences, color preferences and flower choice in hummingbirds. The Condor 78:10-26.

Stiles, F. G. 1977. Coadapted competitors: the flowering season of hummingbird pollinated plants in a tropical forest. Science 196:1177-1178.

Stiles, F. G. 1981.Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America.Ann. Missouri Bot. Gard. 68: 323-351.

Stiles, F. G. & C. E. Freeman. 1993. Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. Biotropica 25:191-205.

Stiles, F. G. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. The Condor 97:853-878.

Stiles, F. G. 2000. Evaluando la disponibilidad y el uso de los recursos florales para los colibríes. Mesa de Trabajo. En: J. Aguirre (ed.). *Memorias del 1er. Congreso Colombiano de Botánica*. Abril 26-30/1999 (2000). Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Santafé de Bogotá, Colombia.

Stouffer, P. C., & R. O. Bierregaard. 1995. Effects of forest fragmentation on understory hummingbirds in Amazonian Brazil. Conservation Biology 9: 1085-1094.

Stouffer, D. B, &Bascompte J. 2011. Compartmentalization increases food-web persistence. Proc Natl Acad Sci U S A. 108:3648-52.

Stromberg , M. R. and P. B. Johnsen. 1990. Hummingbird Sweetness Preferences: Taste or Viscosity? The Condor 92: 606-612.

Tiebout, H. M. 1991. Daytime Energy Management by Tropical Hummingbirds: Responses to Foraging Constraint. Ecology 72:839–851.

Tiebout, H. M. 1993. Mechanisms of Competition in Tropical Hummingbirds: Metabolic Costs for Losers and Winners. Ecology 74:405–418.

Toledo, V. M. 1975. La estacionalidad de las flores utilizadas por los colibríes de una selva tropical húmeda en México. Biotropica 7:63-70.

Vázquez, D.P. & Aizen, M.A. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. Ecology. 85:1251–1257.

Vázquez, D.P. & Aizen, M.A. 2006.Community-wide patterns of specialization inplant–pollinator interactions revealed by null-models.En: Waser NM,Ollerton J eds, Plant–pollinator interactions: from specializationto generalization.Chicago: University of Chicago Press, 200–219.

Vázquez, D. P., N. Blüthgen, L. Cagnolo & N. P. Chacoff. 2009. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. Annals of Botany 103:1445-1457.

Wolf, L. L., F. G. Stiles & F. R. Hainsworth. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. Journal of Animal Ecology 32: 349-379.

Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis.Fourth edition.Prentice Hall. New Jersey, USA.