

Redes de interacción mutualista colibrí-flor en el Bosque alto andino Parque Nacional Natural

Chingaza: una herramienta para la conservación



Javier Ricardo Salamanca Reyes

Trabajo de grado para optar por el título de Magister en

Conservación y Uso de la Biodiversidad

Modalidad de investigación

Director: Alejandro Rico-Guevara, PhD

Pontificia Universidad Javeriana

Facultad de Estudios Ambientales y Rurales

Maestría en Conservación y Uso de la Biodiversidad

2020

Redes de interacción mutualista colibrí-flor del Bosque alto andino Parque Nacional Natural

Chingaza: una herramienta para la conservación

Javier Ricardo Salamanca Reyes

Trabajo de grado para optar por el título de Magister en

Conservación y Uso de la Biodiversidad

Modalidad de investigación

Director: Alejandro Rico-Guevara, PhD

Evaluador

María Ángela Echeverry-Galvis, PhD

Evaluador

Óscar Laverde-Rodríguez, PhD

Pontificia Universidad Javeriana

Facultad de Estudios Ambientales y Rurales

Maestría en Conservación y Uso de la Biodiversidad

2020

Nota de Advertencia: Artículo 23 de la Resolución N° 13 de

Julio de 1946.

“La Universidad no se hace responsable por los conceptos emitidos por sus alumnos en sus trabajos de tesis. Solo velará por qué no se publique nada contrario al dogma y a la moral católica y por qué las tesis no contengan ataques personales contra persona alguna, antes bien se vea en ellas el anhelo de buscar la verdad y la justicia”.

INTRODUCCIÓN GENERAL

En los ecosistemas terrestres, las especies de plantas y animales se relacionan de diferentes modos, dando lugar a redes complejas de interacciones (Jordano, 1987; Burgos et al, 2007). El ejemplo más claro de una red mutualista es la polinización que a su vez es uno de los principales servicios ecosistémicos, interacciones que mantienen la biodiversidad y funcionalidad de las comunidades naturales y han tenido un papel central en la evolución de la biodiversidad terrestre (Thébaud & Fontaine, 2010; Thompson, 1997; Jordano, Bascompte, & Olesen, 2003). Este trabajo aporta bajo un contexto de conservación y uso. Primero porque está contribuyendo al conocimiento de la polinización el cual es un servicio ambiental fundamental para mantener el equilibrio en los bosques alto andinos, los cuales son fuente de agua para el consumo humano, información que repercute en aspectos clave para la conservación.

Con este estudio quiero dar respuesta a la pregunta: ¿Cómo las redes de interacción mutualistas entre colibríes y flores desde la perspectiva de la eficiencia de forrajeo pueden ser usados como una herramienta de conservación, con la pérdida de especies?

Buscando aportar al conocimiento de las redes de polinización y evaluar cómo responden a la pérdida de diferentes especies teniendo como parámetros: la fenología de las plantas, el acople pico-corola, y la eficiencia de forrajeo de néctar. Adicional simular extinciones de pérdida selectiva de colibríes y sus efectos relativos a su grado de especialización o generalización. E identificar las especies claves en la red, información importante para la toma de decisiones en proyectos de conservación.

1 **REDES DE INTERACCIÓN MUTUALISTA COLIBRÍ-FLOR DEL BOSQUE ALTO ANDINO PARQUE**

2 **NACIONAL NATURAL CHINGAZA: UNA HERRAMIENTA PARA LA CONSERVACIÓN**

3

4 **Javier Ricardo Salamanca Reyes¹**

5 ¹ calle 152D # 102B 10 Bogotá Colombia.

6 ¹ ricardo.salamanca@javeriana.edu.co

7 **REDES COLIBRÍES BOSQUE ALTOANDINO**

8

9 **ABSTRACTA**

10 Understanding the mechanistic details of the interactions among nectarivores and the flowers they
11 visit, is of uttermost importance to comprehend energetic processes and ecosystem services (e.g.,
12 pollination), that are key to the preservation of both species and ecological integrity. I built three
13 hummingbird-plant networks: 1) including all interactions (nectar robbing and legitimate visits), 2)
14 taking into consideration only legitimate visits, and 3) only including the most abundant species of
15 hummingbirds. To obtain the data from the network, I employed three methods: camera traps,
16 observation transects, and high-speed videography. I analyzed the interaction network based on the
17 data of floral resource use by hummingbirds, describing their topology and simulating the random
18 and selective extinction of the species to know their effect on the integrity of the network. I found
19 a strong network, simulation of species extinction corresponds to an extinction of plants and
20 hummingbirds decreasing in parallel. Analysis of detailed data of the visits and the relation of the
21 the bill-corolla match, indicated the a good coupling does not translate into higher foraging
22 efficiency. Additionally, the use of high-speed cameras that provided detailed information on the
23 visits, showed visits that cast doubt on the concept of "legitimate visit", finding an ecological
24 interaction that has not been described yet.

25

26 **RESUMEN**

27 Entender los detalles mecánicos de las interacciones entre nectarívoros y las flores que visitan es
28 de suma importancia para comprender procesos energéticos y de servicios ecosistémicos (e.g.,
29 polinización), que son claves para la preservación tanto de especies como de la integridad ecológica.
30 Construí tres redes de plantas y colibríes: 1) incluyendo todas las interacciones (robo de néctar y
31 visitas legítimas), 2) tomando en cuenta sólo las visitas legítimas, y 3) sólo con las especies de
32 colibríes más abundantes. Para obtener los datos de la red usé tres métodos: cámaras de rastreo,
33 transectos de observación y grabaciones de visitas con cámaras de alta velocidad. Analicé la red de
34 interacciones a partir de los datos de uso de recursos florales por los colibríes, describiendo su
35 topología y simulando la extinción aleatoria y selectiva de las especies para conocer sus efectos
36 sobre la integridad de la red. Hallé una red fuerte, la simulación de extinción de especies
37 corresponde a una extinción de plantas y colibríes que decrecen paralelamente. El análisis de los
38 datos detallados de las visitas y la relación del acople del pico y la corola sorprendentemente indicó
39 que un acople bueno no implica una mayor eficiencia de forrajeo. Adicionalmente, el uso de cámaras
40 de alta velocidad proporcionó información detallada de las visitas, mostró visitas que ponen en duda
41 el concepto de “visita legítima”, encontrando una interacción ecológica que hasta el momento no
42 ha sido descrita.

43

44 **Key words:** foraging efficiency, hummingbirds, hummingbird-plant networks, simulation of species
45 extinction, high andean forest.

46

47

48 **INTRODUCCIÓN**

49 Los colibríes son el grupo de aves consumidoras de néctar más diverso del mundo (Wolf et al. 1976;
50 Stiles 1981), alimento de alto contenido calórico y de fácil digestión, lo que permite que éstas aves
51 tengan las tasas metabólicas más altas de todos los vertebrados (Pearson 1950, Powers y Nagy 1988;
52 Tiebout 1991; Murcia 2000). El néctar de las flores es esencialmente una solución acuosa de tres
53 azúcares comunes: fructosa, glucosa y sacarosa, siendo el último usualmente el azúcar
54 predominante en las especies de plantas polinizadas por colibríes (Stiles 1976; Martínez del Río
55 1990; Stiles y Freeman 1993; Baker et al. 1998), mientras que las polinizadas por insectos tienden a
56 tener néctares balanceados y más concentrados (Stiles 1976). Algunas flores exóticas con
57 contenidos bajos de sacarosa son visitadas por colibríes, pero no polinizadas (Stiles 1976). Sin
58 embargo, el néctar no suministra una dieta completa a los colibríes, aunque éste es su principal
59 fuente de energía también necesitan proteínas y otros nutrientes, por lo que deben complementar
60 su dieta con artrópodos como arañas, moscas y avispas que generalmente capturan al vuelo (Stiles
61 1995; Rico-Guevara 2008).

62 La especialización es un concepto central en la ecología de comunidades puesto que influye en la
63 coexistencia de las especies y en la estructura y estabilidad de las comunidades ecológicas (Waser
64 et al. 1996). Un ejemplo de especialización ocurre cuando algunas plantas son visitadas por una
65 proporción relativamente pequeña de los polinizadores disponibles en una comunidad (Johnson y
66 Steiner 2000) y viceversa, cuando los polinizadores restringen el uso de los recursos florales a un
67 subconjunto de especies de plantas en relación con la disponibilidad general de recursos florales
68 (Maglianesi et al. 2014).

69 Al interior del bosque alto andino y páramos, el cual tiene importantes muestras de biodiversidad y
70 endemismos, se regulan procesos ecológicos fundamentales, razón por la cual es considerado un

71 ecosistema estratégico (Sarmiento, Cadena, Sarmiento, Zapata, & León, 2013). Este ecosistema se
72 encuentra altamente amenazado por estar ubicado en zonas densamente pobladas por el ser
73 humano, lo que causa un acelerado avance de la frontera agrícola y tala selectiva (Cavelier, Lizcano,
74 Pizarro, & Carmona., 2000). La conservación de los bosques andinos es fundamental porque en ellos
75 habitan múltiples especies endémicas, presentan una elevada diversidad de interacciones,
76 mantienen funciones ecológicas esenciales para los ecosistemas ubicados en tierras bajas, como el
77 suministro de agua dulce que consumen aproximadamente la mitad de las personas del planeta
78 (FAO, 2002).

79 Los ecosistemas de alta montaña son vulnerables a muchos impactos antropogénicos. La
80 modificación de los usos del suelo (Macdonald, y otros, 2000) y el cambio climático (Foster, 2001)
81 son las principales amenazas a la integridad funcional de las montañas. Recientemente, se ha
82 añadido la preocupación por una creciente presencia de especies invasoras (Pauchard, y otros,
83 2009). Estos impactos afectan no sólo a las especies, sino también a sus interacciones; por ejemplo,
84 la polinización (Goulson, 2003); (Morales & Traveset, 2009); (Gibson, Pauw, & Richardson, 2013);
85 (Dupont, Hansen, Valido, & Olesen, 2004). El cambio climático está provocando desplazamientos
86 altitudinales de polinizadores; por ejemplo, las mariposas diurnas (Wilson, y otros, 2005). Además,
87 se prevé que el cambio climático puede cambiar la fenología tanto de plantas como de
88 polinizadores, y ello resultar en una reducción neta de polinizadores (Memmott, Craze, Waser, &
89 Price, 2007).

90 Las interacciones entre plantas y polinizadores pueden ser interpretadas en el contexto de redes de
91 polinización (Blüthgen, Menzel, & Blüthgen, 2006); (Olesen J., Bascompte, Dupont, & Jordano,
92 2007), como una útil herramienta para analizar la complejidad de las comunidades ecológicas (Ings,
93 y otros, 2009). Para el estudio de las redes de interacción, se han desarrollado diversos métodos
94 para entender la organización de las comunidades ecológicas (Memmott, Waser, & Price, 2004);

95 (Blüthgen & Klein, 2011). Así mismo, la organización y mantenimiento de la biodiversidad están
96 influenciadas por la estructura de las redes de especies que interactúan, dado que de ellas depende
97 gran parte de la reproducción y reclutamiento exitoso de muchas especies de plantas.
98 Consecuentemente, estas interacciones mantienen la biodiversidad y funcionalidad de las
99 comunidades naturales y han tenido un papel central en la evolución de la biodiversidad terrestre
100 (Thébault & Fontaine, 2010), (Thompson, 1997), (Jordano, Bascompte, & Olesen, 2003).

101 La fenología y la variabilidad morfológica (e.g., acople entre pico y corola) de las especies
102 involucradas en las redes mutualistas durante la temporada de floración se han identificado como
103 las principales fuerzas estructuradoras de las redes de visitantes de flores y las plantas con las que
104 interactúan (Olesen J. , y otros, 2011). Las principales fuerzas para que se presente una interacción
105 son la fenología y las morfología entre especies; por ejemplo, a mayor similitud de rasgos, mayores
106 frecuencias de asociaciones interespecíficas (González-Varo & Traveset, 2016); (Jordano,
107 Bascompte, & Olesen, 2003); (Maglianesi M. A., Blüthgen, Böhning-Gaese, & Schleuning, 2014)).
108 Esta es la base de la teoría de vínculos prohibidos ("*forbidden links*" en Inglés), que parte del hecho
109 de que las interacciones entre especies pueden ser limitadas por sus rasgos morfológicos (García,
110 2016); (Vázquez, Blüthgen, Cagnolo, & Chacoff, 2009). La falta de un desplazamiento de las aves de
111 pico largo a las flores de corola cortas más abundantes enfatiza la importancia de la eficiencia de la
112 extracción de néctar de recursos bien adaptados (Feinsinger 1976; Rico-Guevara y Rubega 2011;
113 Maglianesi et al 2014). Estos resultados apoyan los rasgos de coincidencia y partición de nicho entre
114 los colibríes como posibles mecanismos que promueven la co-ocurrencia de una comunidad tropical
115 diversa (Stiles 1978; Maglianesi et al 2015; Sazatornil et al 2016). Además, un buen acople (cuando
116 hay concordancia entre el tamaño y forma del pico y la corola) reduciría los costos de forrajeo y
117 aumentaría la eficiencia de extracción de néctar (Burbano-Álvarez, 2013); (Maglianesi M. A.,
118 Blüthgen, Böhning-Gaese, & Schleuning, 2014); (Wolf, Hainsworth, & Stiles, 1972); (Wolowski,

119 Carvalheiro, & Freitas, 2017). La razón radica en el concepto de eficiencia de forrajeo, la cual está
120 relacionada con la distancia desde la punta del pico a la superficie del néctar entre más cerca esté
121 la punta del pico a la cámara de néctar, la lengua tiene que viajar menos distancia y coleccionar el néctar
122 más rápido (Rico-Guevara y Rubega 2011; Rico-Guevara et al. 2015). Una mayor eficiencia de
123 forrajeo de los colibríes en las flores con morfologías coincidentes puede fortalecer aún más la
124 especialización de las especies de pico largo en las flores correspondientes (Temeles et al 2009;
125 Maglianesi et al. 2014), especialmente durante períodos de baja disponibilidad de recursos
126 (Robinson y Wilson 1998).

127 A la hipótesis de los vínculos prohibidos se contraponen la hipótesis de neutralidad, que afirma que
128 las interacciones en las redes mutualistas surgen al azar y dependen mayormente de las
129 abundancias de las especies involucradas (García, 2016); (Jordano, Bascompte, & Olesen, 2003);
130 (Vázquez, Blüthgen, Cagnolo, & Chacoff, 2009); (Vizentin-Bugoni, Maruyama, & Sazima, 2014).
131 También se ha planteado la posibilidad de que haya presiones evolutivas adicionales a la ecología
132 de la alimentación, que pueden modificar las interacciones entre polinizadores y plantas (Rico-
133 Guevara, Rubega, Hurme, & Dudley, 2019). Por ejemplo, en colibríes se presentan modificaciones
134 morfológicas que otorgan ventajas durante conflictos físicos (usando el pico como arma) y que a su
135 vez influyen en la eficiencia de forrajeo (Rico-Guevara, Rubega, Hurme, & Dudley, 2019).

136 Las interacciones mutuamente beneficiosas entre las plantas con flores y sus polinizadores
137 representan un "servicio ecosistémico" crítico bajo amenaza de extinción antropogénica (Memmott,
138 Waser, & Price, 2004). Tanto el funcionamiento del ecosistema como la prestación de servicios del
139 ecosistema están positivamente relacionados con la biodiversidad (Loreau, y otros, 2001), y por lo
140 tanto ambos están en riesgo cuando ocurre una pérdida de especies.

141 Las investigaciones sobre extinciones de especies en las redes de interacción de especies se han
142 centrado en gran medida en las redes alimentarias y en las interacciones tróficas (Dunne et al., 2002,
143 Dunne y Williams, 2009). El trabajo que analiza las redes de interacción se ha centrado típicamente
144 en extinciones globales (donde las especies son removidas de la comunidad local y de todas las
145 comunidades circundantes, evitando así la recolonización), aunque las extinciones también pueden
146 ser locales (donde las especies pueden volver a entrar en la comunidad o en comunidades
147 adyacentes). Se cree que los mutualismos mantienen la biodiversidad (por ejemplo, Bascompte y
148 Jordano, 2007, Allesina y Tang, 2012, LaBar et al. 2013). Memmott et al. (2004) encontraron que las
149 verdaderas comunidades de plantas-polinizadores eran resistentes a la eliminación aleatoria de
150 polinizadores, pero más vulnerables a la remoción de la especie con mayor interacción. En cuanto a
151 la tolerancia de los polinizadores a la extinción, de especies en la red de colibríes y sus plantas
152 polinizadas en ecosistemas de páramo, se espera que las especies especialistas (picos largos o
153 curvos) definidas como las especies que interactúan con un número limitado de socios (Vázquez y
154 Aizen 2006), serán las especies más sensibles basadas en su grado de especialización, lo que influye
155 en la estabilidad de la red y en las funciones asociadas del ecosistema (Blüthgen y Klein 2011). Por
156 el contrario, las especies con baja especialización (picos cortos) promueven una alta estabilidad de
157 la red, ya que, si una especie se pierde, los enlaces en la red serán mantenidos por otras especies
158 con patrones de interacción similares, lo que disminuirá la probabilidad de extinciones secundarias
159 (Tinoco 2017).

160 El objetivo de este estudio es aportar al conocimiento de las redes de polinización y evaluar cómo
161 responden a la pérdida de diferentes especies teniendo como parámetros: la fenología de las
162 plantas, el acople pico-corola, y la eficiencia de forrajeo de néctar. Empleando modelos de pérdida
163 selectiva de colibríes y sus efectos relativos a su grado de especialización o generalización. Con estos

164 modelos identificaré las especies claves en la red, información clave para la toma dediciones en
165 proyectos de conservación.

166

167 **MÉTODOS**

168

169 **ÁREA DE ESTUDIO**

170

171 El estudio se llevó a cabo en un fragmento de bosque alto andino ubicado en el área de
172 amortiguamiento del Parque Nacional Natural (PNN) Chingaza, en la reserva protectora nacional del
173 Río Blanco y Negro en el municipio de la calera, departamento de Cundinamarca, Colombia, en el
174 sector de Palacio (O 4º 41' 52.31" N, 73º 50' 50.98") (**Figura 1**), se encuentra a una altura de 2930
175 msnm. La zona presenta un régimen de lluvias monomodal (Vargas y Pedraza 2004 Cit. Por Schmidt-
176 Mumm y Vargas 2012). Con un pico intenso de lluvias en los meses de mayo a agosto con una
177 precipitación de 365.02 mm. Siendo los meses de diciembre a febrero los más secos (Vargas &
178 Pedraza, 2003).

179 El bosque se caracteriza por presentar un dosel de 13 a 17m con especies arbóreas de *Verbesina* sp.
180 (arboloco-Asteraceae), *Brunellia* sp. (cedro-Asteraceae), *Weinmannia* sp. (encenillo-Cunoniaceae),
181 *Clusia* sp. (Gaque-Clusiaceae), *Drymis granatensis* (Ajiso-Winteraceae). El sotobosque con
182 individuos *Miconia bogotensis* (Melastomataceae), *Clusia multiflora*, *Dryopteris wallichiana*
183 (Dryopteridaceae), *Palicourea demissa*. (Rubiaceae), *Rubus bogotensis* (mora-Rosaceae), *Macleania*
184 *rupestris* (uva de monte-Ericaceae), *Tibouchina grossa* (Melastomataceae) con predominio de
185 *Chusquea* sp (Chusque -Asteraceae).

186 **FENOLOGÍA FLORAL**

187 Se contaron las flores abiertas entre enero y diciembre del año 2018, en un transecto de 1 km
188 abarcando un área de bosque altoandino en regeneración y su ecotono en un gradiente de elevación
189 de 2912 a los 2965 m. durante dos días en cada uno de los 12 meses del año, para cuantificar la
190 oferta de flores que podían ser visitadas por los colibríes dentro de 5m a cada lado del transecto
191 preestablecido. Para cada planta conté el número de flores; cuando se trataba de plantas con flores
192 en todas las ramas (Ej. *Cestrum buxifolium*) extrapolé la abundancia de flores multiplicando el
193 número de flores de tres ramas por el número total de ramas. Por último, calculé el índice de
194 solapamiento fenológico con el fin de ver el grado de sincronía de la floración, en donde los valores
195 cercanos a 1 corresponden a solapamiento de floración de todas las especies y cuando son cercanos
196 a 0 no hay solapamiento (Arroyo, 1988).

197

198 **RASGOS FUNCIONALES**

199 Los rasgos funcionales de los colibríes se tomaron de ejemplares colectados en el PNN Chingaza y
200 áreas adyacentes, que se encuentran depositados en la Colección Ornitología del Museo de Historia
201 Natural de la Universidad Nacional de Colombia. Para cada espécimen de museo tome las medidas
202 del culmen total en milímetros, el peso de las aves se tomó en gramos de los datos registrados en
203 la etiqueta por el colector de cada espécimen.

204

205 Los rasgos funcionales de las de plantas los tomé directamente en campo, midiendo la longitud total
206 de la corola (mm), definida como la distancia desde la apertura de la flor hasta la parte posterior de
207 la corola, en al menos una flor de tres plantas por especie, en las primeras horas de la mañana tomé
208 los °Brix de cada flor con la ayuda de un refractómetro de mano labscient de 0-32 % BRIX ATC. Con
209 los grados °Brix , analicé la ganancia energética que le brinda el néctar al colibrí

210

211 Con el objeto de evaluar la relación entre la longitud de picos y corolas realicé una correlación de
212 Pearson con el programa PAleontological SStatistics Version 3.25 (Hammer, Harper, & Ryan, 2019).

213

214 **RED DE INTERACCIONES PLANTA – POLINIZADOR**

215 Para obtener los datos de las interacciones usé cámaras de rastreo (Bushnell 119876C Trophy Cam
216 Aggressor HD Camera, 20 Megapixel, No Glow, Tan), instaladas a una distancia de 1 a 2 metros de
217 las flores identificadas en el transecto en el que realicé los conteos de flores. Instalando hasta 8
218 cámaras dependiendo del número de especies florecidas, usando una cámara por especie, por dos
219 días por mes; buscando abarcar todas las especies que se encontraban en floración, alejadas en un
220 rango de entre 50 a 200 m. Las cámaras se programaron para grabar desde las 5:30 hasta las 18:00
221 horas por lo menos 24 horas por mes. Se consideró como visita legítima cuando el colibrí introdujo
222 el pico en la flor y también se registraron instancias de robo de néctar. Adicionalmente se filmaron
223 visitas con cámaras de alta velocidad (JVC GC-PX100 Videocámara FullHD) y se realizaron
224 observaciones con binoculares (Nikon Monarch 8x42) en el mismo transecto del conteo de flores.
225 Los datos de cámaras de alta velocidad y observaciones se incluyeron en los análisis descritos a
226 continuación.

227

228 Con los datos obtenidos realicé tres matrices bipartitas alimentadas con: *i*) las frecuencias de visitas
229 legítimas de los colibríes a las flores (red de polinizadores), *ii*) con todas las visitas de los colibríes
230 (red de interacciones), y la *iii*) con la frecuencia de lengüetazos en las visitas de cinco especies de
231 colibríes *Metallura tyrianthina*, *Coeligena helianthea*, *Lafresnaya lafresnayi*, *Heliangelus*
232 *amethysticollis* y *Colibri coruscans*) (red de eficiencia de forrajeo).

233

234 **EFICIENCIA DE FORRAJEO**

235 El estudio de la eficiencia de forrajeo se realizó en el mismo transecto en el que se evaluó la
236 fenología de las flores con la ayuda de dos cámaras de alta velocidad JVC GC-PX100, configuradas
237 para que grabaran a 240 FPS, con la función de telemacro para lograr una clara visualización sin
238 interferir con el comportamiento de los colibríes (Rico-Guevara & Mickley, 2017). Las cámaras se
239 instalaron aleatoriamente a un metro o más de las flores buscando no interferir con la visita del
240 colibrí a la flor. Antes de empezar las grabaciones se verificó mediante observaciones con
241 binoculares que la flor fuera visitada por colibríes para garantizar videos con visitas legítimas.

242 Para calcular la eficacia de forrajeo se tomaron las siguientes variables: i) **tiempo de ajuste**: tiempo
243 que le toma al colibrí introducir y acomodar su pico en la flor, justo antes de empezar a libar (Rico-
244 Guevara & Mickley, 2017); ii) **tiempo de manejo**: el tiempo requerido por el colibrí en insertar su
245 pico, extraer néctar y sacar su pico en una sola visita (Grant y Temeles, 1992); iii) **tasa de lamido**:
246 número de lengüetazos realizados por el colibrí en cada visita sobre el tiempo de manejo (ms), en
247 las grabaciones con retroiluminación se confirmó que cada lengüetazo dentro de la flor
248 correspondía con un movimiento hacia abajo (extensión de la lengua) y hacia arriba (retracción) de
249 la garganta y cuando las condiciones de luz no eran favorables se calculaba con movimientos de la
250 garganta (Rico-Guevara & Mickley, 2017); iv) **beneficio**: interpretado como el beneficio alcanzado
251 por el colibrí al libar la flor, calculado a partir de los °Brix por número de lengüetazos y asumiendo
252 un volumen de colecta constante por lengüetazo (Rico-Guevara & Mickley, 2017). Basado en que la
253 energía obtenida por el colibrí incrementa a medida que aumenta la cantidad de azúcar en el néctar
254 (Ball, 2006; Heyneman, 1983; Rico-Guevara & Hurme, 2019). v) **Costo de forrajeo**: costo del vuelo
255 de los colibríes desde el momento en que el colibrí llega a la flor, hasta el momento en que extrae
256 su pico después de libar y parte, basada en la siguiente fórmula: 215 calorías/gramos x hora (Wolf,
257 Hainsworth, & Stiles, 1972; Pardo-Urbe, 2019). En este caso, los tiempos fueron convertidos a
258 segundos. vi) **eficiencia de forrajeo**: basado en el beneficio/costo de forrajeo (Pardo-Urbe, 2019).

259 Con el fin de evaluar si existen diferencias significativas en entre las variables de tiempos de ajuste
260 y tiempo de manejo, y entre tasa de lamido y el acople se realizó la prueba no paramétrica de Kruskal
261 Wallis con el programa Paleontological STatistics Version 3.25 (Hammer, Harper, & Ryan, 2019);
262 para encontrar las visitas en los videos y posterior análisis se usó el software MotionMeerkat V2.0.5.
263 (Weinstein B. G., 2015). La eficiencia de forrajeo se efectuó con el fin de evaluar su importancia en
264 la red de polinización.

265

266 **RED DE INTERACCIONES Y MÉTRICAS.**

267 Desarrollé tres redes de interacciones entre colibríes y plantas, *i)* red polinizadores: cuando el colibrí
268 realizó una visita legitima a la flor; *ii)* red de interacciones: se incluyeron las especies de colibríes
269 que no realizaron visitas legitimas; y *iii)* red eficiencia de forrajeo: realizada con el número de
270 lengüetazos usados por el colibrí en cada visita.

271 Para cada una de las redes calculé sus propiedades estructurales mediante las siguientes métricas:
272 calculé la **conectancia** como la proporción de los posibles enlaces que se pueden dar en la red. Sin
273 tener en cuenta los enlaces que no se pueden dar por los rasgos de las especies (Jordano, 1987).
274 Además calculé la **diversidad de Shannon** para conocer la diversidad de las interacciones, adicional
275 analicé la **complementariedad de especialización de la red (H_2)**, el cual es un índice diseñado para
276 medir la especialización en la red para matrices de interacción cuantitativa y describe cómo las
277 especies restringen sus interacciones de aquellas que se esperan al azar en función de la
278 disponibilidad del socio, que va de 0 a 1, entre más cercano a 1 mayor especialización. (Blüthgen,
279 Menzel, & Blüthgen, 2006). Por otra parte, medí **La anidación (NODF)**, ésta cuantifica el grado en
280 que las interacciones de especies especialistas crean subconjuntos de interacciones de las especies
281 más generalistas en las redes y su variación cuantitativa **wNODF** (Almeida-Neto & Ulrich, 2011), el

282 cual va de 0 para no anidamiento a 100 para perfecto anidamiento. Adicional, usé la **modularidad**
283 **Quantitative (QuanBiMo)**, la cual calcula los módulos de una red ponderada bipartita, basado en
284 una jerarquía representada en la frecuencia de las ubicaciones óptimas de las especies en los
285 módulos. La Modularidad Q se da rangos de 0 para redes configuradas al azar a 1 para redes
286 compuestas por módulos perfectos (Dormann & Strauss, 2014).

287 **Pendiente de extinción** fue hallada por la simulación de una secuencia de extinciones de especies
288 dentro de un nivel trófico y calculando el número de extinciones secundarias en el otro nivel trófico,
289 siguiendo (Memmott, Waser, & Price, 2004), simulando la extinción de las especies por dos
290 métodos: aleatorio y por grado (k), con 100 réplicas. Por último, calculé el área bajo la curva de
291 extinción como la **Robustez del sistema a la pérdida de especies (R)**, en donde valores cercanos a 1
292 indican una curva que decrece sutilmente hasta el punto en que casi todas las especies son
293 eliminadas, lo cual lo considera como un sistema robusto y 0 corresponde a un sistema que decrece
294 abruptamente con la pérdida de una especie, consistente con un sistema frágil (Burgos, y otros,
295 2007).

296 Se realizó la eliminación manual de las especies para las que se analizó la eficiencia de forrajeo
297 *Coeligena helianthea*, *Colibri coruscans*, *Metallura tyrianthina*, *Lafresnaya lafresnayi* y *Heliangelus*
298 *amethysticollis* en la red de polinizadores y se comparó su robustez con la red original, con la
299 presencia de los colibríes y sin ellas (respectivamente), con extinciones aleatorias y por grados K ,
300 con el fin de evaluar el comportamiento de la red sin las especies con mayor número de
301 interacciones.

302 El análisis de las redes se realizó por medio del uso del paquete *Bipartite versión 2.14* del software
303 *R* (Dormann, Gruber, & Fruend, 2008; Dormann, Frueund, Bluethgen, & Gruber, 2009; Dormann,
304 2011).

305

306 **RESULTADOS**

307

308 **OFERTA DE FLORES**

309 La oferta de alimento para los colibríes se basó en la floración de 14 especies de plantas,
310 pertenecientes a 11 familias. Las familias más ricas en especies fueron Gentianaceae (3 especies) y
311 Melastomataceae (2 especies) (**Tabla 1**). La mayoría de las especies florecieron en la transición de
312 estación de la época de lluvia a seco; algunos de ellos con períodos de floración explosiva limitados
313 a un solo mes por año (**Tabla 1**). Otras especies, como *Fuchsia petiolaris* y *Tropaeolum adpressum*
314 mostraron una floración continua durante todo el año. El resto de las especies mostraron un largo
315 período de floración, excepto en los meses secos, con picos de floración al comienzo y al final de la
316 temporada de lluvias. El índice de superposición fenológica entre especies de plantas fue de 0.3
317 mostrando, poca sincronía en la floración entre especies.

318 **MÉTRICAS DE LAS REDES DE INTERACCIÓN**

319 La red de interacciones (con visitas no legítimas), está comprendida por 11 especies de colibríes y
320 14 especies de plantas; la red de polinizadores (visitas legítimas) la comprenden 10 especies de
321 colibríes y 14 plantas; mientras que para la red de eficiencia de forrajeo se incluyeron 5 colibríes y
322 10 plantas (**Tabla 2 y Figura 2**).

323 La diferencia entre las redes de interacciones y la de polinizadores radica en que *Opisthoprora*
324 *euryptera*, es un colibrí muy raro en el área de estudio con reportes en marzo y abril, y nunca realizó
325 visitas legítimas a las flores, libaba el néctar por los orificios de las corolas hechos por las *Diglossas*
326 spp. de las corolas de *Passiflora cuatrecasasii* y de *Fussia petiolaris*. Los colibríes que interactúan

327 con mayor frecuencia en las redes de interacciones y polinización fueron *Metallura tyrianthina*,
328 *Coeligena helianthea* y *Heliangelus amethysticollis*, durante todo el año. En la red de eficiencia de
329 forrajeo *C. helianthea* y *M. tyrianthina*, fueron los más frecuentes (**Figura 3**). Basados en la riqueza
330 de interacciones estimada por el índice de Shannon muestra que la riqueza es similar en las redes
331 de interacciones y polinización, mientras que la red de eficiencia es menor.

332 Las conectancias de las redes de interacción y la de polinización presentan una proporción de
333 interacciones baja, lo cual es entendible debido a desajustes fenológicos y a la preferencia de los
334 colibríes por el néctar de algunas especies, lo que impide que se presenten todas las interacciones
335 posibles. En cuanto al anidamiento (NODF y wNODF) encontré que las tres redes están poco
336 anidadas, lo cual se puede explicar porque son redes con poca riqueza de especies (**Tabla 2, Figura**
337 **2**). Las redes de interacciones y polinización presentan una estructura modular débil, a diferencia
338 de la red de eficiencia de forrajeo (**Tabla 2, Figura 2 y Figura 3**).

339 Las redes de interacciones y de polinización presentan resultados de complementariedad de
340 especialización de la red similares de las especies especialistas y generalistas en cuanto a sus
341 hábitos; por el contrario la red de eficiencia de forrajeo presenta un alto número de especies
342 especialistas (**Figura 2**).

343

344 **EFICIENCIA DE FORRAJEO**

345 Se logró grabar con las cámaras de alta velocidad un total de 112 visitas, de cinco especies de
346 colibríes a las flores de diez especies de plantas (**Figura 3, Anexo 2**). Para *C. helianthea* se obtuvo 51
347 grabaciones en siete especies de plantas, *M. tyrianthina* 22 grabaciones en dos especies de plantas,
348 *H. amethysticollis* 16 grabaciones en tres especies de plantas, *L. lafresnayi* 13 grabaciones en dos
349 especies de plantas y *C. coruscans* con 10 grabaciones una especie de planta.

350 En cuanto al acople picos y corolas más cercano a cero está dado por la interacción entre *H.*
351 *amethysticollis* - *P. demissa* (1.76 mm) y *C. coruscans* y *M. rupestris* (-1.19 mm). Por el contrario, la
352 interacción en la que se presentó mayor desacople fue entre *H. amethysticollis* y *M. nicotianifolia*
353 (39.04 mm), en donde la longitud de la corola es mayor que la longitud del culmen (Anexo 2).

354 En cuanto a los tiempos de manejo para las cinco especies de colibríes se encontraron diferencias
355 en el acople y el tiempo de manejo ($p=0,0018$, $gl=1$ $\alpha=0,05$). Entre más pequeño el pico se evidencia
356 una tendencia a menor tiempo de manejo. Los colibríes que se demoran más en ajustar los picos
357 son *L. lafresnayi* (pico curvo y largo) y *C. helianthea* (pico largo) especialmente en las flores de *B.*
358 *hirsuta* y *P. demissa*.

359 Existen diferencias marcadas entre la tasa de lamido y el acople ($p=2,170$, $gl=1$ $\alpha=0,05$) con un mejor
360 acople mayor tasa de lamidos. Al igual que la tasas de lamido y el tiempo de manejo ($p=2,940$, $gl=1$
361 $\alpha=0,05$), Tasa de aleteo ($p= 1,096$, $gl=1$ $\alpha=0,05$) y el tiempo de vuelo ($p= 2,932$, $gl=1$ $\alpha=0,05$).

362 A nivel de especie *C. helianthea* posee el mejor acople con *T. adperson* (-3.4mm) y una tasa de
363 lamido (0.80), por el contrario, con *B. hirsuta* presenta el desacople más alto (31.59mm
364 lengüetazos/ms) y una tasa de lamido intermedia (0.47 lengüetazos/ms) en relación a las otras
365 especies que visita. *C. coruscans* y *M. rupestris* tiene el mejor acople (-1.19) de todas las
366 interacciones estudiadas y la segunda tasa de lamida más alta (0.65 lengüetazos/ms), después de la
367 interacción entre *C. ferrugineus* y *L. lafresnayi* (0.77 lengüetazos/ms) que tienen un acople de (-19.9
368 mm). *H. amethysticollis* el mejor acople lo tiene con *P. demissa* (1.76 mm) y la segunda tasa de
369 lamido más alta dentro de las especies que visita (0.60 lengüetazos/ms). Y *M. tyrianthina* visita dos
370 especies y con la de mejor acople mayor tasa de lamido (**Anexo 2**).

371 Al analizar la red de eficiencia de forrajeo, basada en el número de lengüetazos que el colibrí realizó
372 para cada visita, nos muestra una tendencia que, a mayor acople de picos y corolas, menor el

373 número de lengüetazos para desocupar la cámara de néctar; exceptuando el caso de *M. tyrianthina*
374 posiblemente afectado por el bajo número de visitas grabadas (**Figura 3**).

375 *C. helianthea*, es el colibrí que visita legítimamente la mayor cantidad de especies de plantas, tiene
376 el menor número de lengüetazos con *C. buxifolium* y fue aumentando la tasa de lengüetazos a
377 medida que disminuye la correlación con la corola (**Anexo 1, Anexo 2**).

378

379 **SIMULACIÓN DE EXTINCIÓN DE ESPECIES**

380 Al modelar la extinción de los colibríes y plantas por dos logaritmos diferentes (de manera aleatoria
381 y por grados K), eliminando primero a los colibríes y después a las plantas, causaron diferentes
382 patrones de extinciones secundarias en las redes proyectando comportamientos similares para las
383 dos redes (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**,

384 **Tabla 3).** La eliminación aleatoria de los colibríes provoca una disminución constante de plantas, las
385 extinciones de plantas se aceleran después de que desaparece el 20-30% de los colibríes. Cuando se
386 eliminaron las plantas de la red, la extinción de los colibríes más acelerada se da con el 10-20% las
387 plantas que se han desaparecido.

388 En el escenario en el que se eliminaron las especies dependiendo del número de interacciones por
389 especie (grado K), las plantas no se vieron afectadas con la eliminación del 60% de los colibríes,
390 momento en el que las especies de plantas caen precipitadamente. Al eliminar las especies de
391 plantas por grados K, con solo quitar una especie se pierde más del 15% de los colibríes, seguido de
392 una extinción lenta de colibríes hasta eliminar el 60% de las plantas (**Figura 4**).

393 Al analizar la robustez de la red sin colibríes en la red de polinización exhibe valores entre 6.0 y 6.8
394 con la extinción de plantas lo que muestra que la curva decrece sutilmente mostrando una red
395 robusta (el valor inicial de robustez de la red fue de 7.0 sin eliminar especies de colibríes). Por el
396 contrario, con la extinción de colibríes va desde 6.0 hasta 8.8 mostrando que con la extinción de
397 especies como *M. tyrianthina*, *H. amethysticollis* y *C. coruscans* la extinción acumulativa es alta, con
398 la simulación de extinción de especies más abundantes de colibríes (grados K) (

399 **Tabla 3).**

400 En cuanto a la red de interacciones la extinción acumulativa de plantas fue baja con la metodología

401 de extinción aleatoria valores de robustez de 0.59 a 7.4 (

402 **Tabla 3**), por el contrario al eliminar las especies más abundantes la robustez de la red se debilitó
403 especialmente al extinguir *M. tyrianthina*. (El valor inicial de robustez de la red fue de 6.9 sin eliminar
404 especies de colibríes).

405

406 **DISCUSIÓN**

407 **DISPONIBILIDAD DE FLORES Y RASGOS FUNCIONALES**

408 El ajuste, desde el punto de vista del colibrí, consiste en alcanzar la mínima distancia entre la punta
409 de su pico y la superficie del néctar; entre más cerca esté la punta del pico a la cámara de néctar, la
410 lengua tiene que viajar menos distancia en cada lengüetazo, lo que permite aumentar la tasa de
411 lamido, y permite coleccionar el néctar más rápido (Ewald & Williams, 1982; Rico-Guevara & Rubega,
412 2011; Rico-Guevara & Araya-Salas, 2015). Para entender mejor el forrajeo y la eficiencia de
413 extracción de néctar, deben tenerse en cuenta variables adicionales a la longitud de la corola, como
414 el diámetro de apertura de la entrada legítima (Temeles, Linhart, Mansonjones, & Mansojones,
415 2002; Maglianesi M., Blüthgen, Böhning-Gaese, & Schleuning, 2014).

416 La forma y tamaño del pico son identificados como factores clave para determinar los tipos de
417 especies de plantas utilizadas por los colibríes (e.g., Feinsinger, Wolfe, & Swarm, 1978; Stiles, 1981;
418 Maglianesi M. A., Blüthgen, Böhning-Gaese, & Schleuning, 2014). Uno de mis resultados
419 contrastantes es que la importancia del acople pico-corola en los colibríes, no evidencia una
420 preferencia en las especies de mejor acople, como sí lo era la disponibilidad del recurso. *C.*
421 *helianthea* presenta uno de los picos más largos, en enero se alimentaba regularmente de *F.*
422 *petiolaris* (corola larga), que florece junto, *B. hirsuta*, *M. nicotianifolia*, *P. demissa* y *T. adpressum*,
423 pero cambió su comportamiento de forrajeo con la disminución de oferta de flores de corolas largas,
424 lo que coincidió con la floración *C. buxifolium* (corola corta), siendo esta la especie que tomó como

425 su principal fuente de alimento durante ese periodo. Esto sugiere que las especies de colibríes de
426 pico largo pueden acaparar los recursos de néctar de especies de plantas poco comunes en épocas
427 de escasez de recursos, lo que explica que *C. helianthea* fue el colibrí que interactuó con el mayor
428 número de especies, desde corolas cortas hasta corolas curvas como la de *C. ferrugineus*. Lo que
429 coincide con otros estudios (Tinoco, Graham, Aguilar, & Schleuning, 2017), (Missagia & Alves, 2018)

430 En cuanto a los colibríes de picos cortos, no todos visitaron legítimamente corolas largas, indicando
431 que no son capaces de utilizar eficientemente recursos de estas especies de corolas largas debido a
432 restricciones morfológicas en concordancia con lo encontrado en Costa Rica por (Maglianesi M. ,
433 Blüthgen, Böhning-Gaese, & Schleuning, 2014). *O. euryptera* es un colibrí con un pico corto y
434 presenta una adaptación bastante inusual entre colibríes, tiene la punta del pico doblada hacia
435 arriba; al parecer estos rasgos de su pico lo hacen eficiente para robar néctar aprovechando las
436 perforaciones que realizan los Pinchaflores (*Diglossas* Sp) (Inouye, 1980). De otra parte, para *E.*
437 *ensifera*, la especie con el pico más largo, sólo registré visitas a flores de *P. cuatrecasasii*, no descarto
438 que interactúe con las flores *F. petiolaris* ya que es una especie que florece todo el año
439 (disponibilidad del recurso) y la morfología de la flor no presenta barrera morfológica, siendo la
440 disponibilidad y las restricciones morfológicas de las flores las principales fuerzas que estimulan las
441 visitas a las plantas (Olesen J. , y otros, 2011). Adicional es posible que también visite a *Mutisia*
442 *clematis* y *Vriesea spp* (Gutiérrez-Zamora, 2005) ésta última una bromelia con flor de corola corta
443 que posiblemente visite en escasez de Pasifloras.

444 El mayor número de visitas legítimas se registró para *C. helianthea* visitando *B. hirsuta* y
445 presentando uno de los desacoples más alto (31.60mm), un caso similar a la interacción entre *H.*
446 *amethysticollis* y *M. nicotianifolia* (39.04 mm) y con *M. tyrianthina* y *P. demissa*. El alto número de
447 visitas a estas flores se basa en que son flores con corolas que no presentan barreras con entradas
448 anchas en las que cabe fácilmente la cabeza del colibrí.

449 Feinsinger (1978) agrupa las flores según su morfología y la recompensa de néctar en cinco grupos:
450 i) "Flores de dispersión rica": flores dispersas con corolas largas o curvas que excluyen a la mayoría
451 de los insectos y colibríes, ofreciendo recompensas sustanciales de néctar. ii) Flores "ricas en
452 racimos": las flores que existen en grupos densos. Como la *Heliconia Stiles*, 1975). iii) Flores " Flores
453 de dispersión moderada": flores dispersas con corolas moderadamente largas que excluyen muchos
454 insectos, pero pocos colibríes, ofreciendo recompensas de néctar parcas. iv) Flores "Flores de
455 agrupación moderada": las flores que a menudo existen en grupos densos, ya sea en árboles o
456 arbustos individuales, o como agregaciones de enredaderas, sin embargo, estos grupos de flores
457 pueden contener tan poco néctar que operacionalmente entran en la siguiente categoría. v) "Flores
458 de insectos": flores con corolas cortas y recompensas mínimas de néctar, a menudo adaptadas para
459 la polinización por insectos especialmente polinizadas por polillas y murciélagos. Son flores que
460 atraen a los colibríes ocasionales.

461 Según lo observado para el presente estudio, a Feinsinger (1978) le faltaría incluir un sexto (vi)
462 grupo, en el que incluyan las flores ricas en néctar de corolas rectas que generalmente son
463 polinizadas por murciélagos como *B. hirsuta*.

464 **EFICIENCIA DE FORRAJEO**

465 *C. helianthea* al parecer es el colibrí más generalista de la red, al presentar la capacidad de visitar
466 flores con corolas morfológicamente diferentes entre sí con respecto a su pico. Este
467 comportamiento generalista no coincide con lo descrito en otros estudios para esta especie (Rojas-
468 González, 2018); (Burbano-Álvarez, 2013); (Gutiérrez-Zamora, 2005); (Maglianesi M. A., Blüthgen,
469 Böhning-Gaese, & Schleuning, 2014); (Weinstein & Graham, 2017), la falta de coincidencia en la
470 frecuencia de visitas a flores con corolas de longitudes diferentes a la del pico, probablemente se
471 explique por el uso de diferentes metodologías de muestreo, en los estudios anteriores usan

472 observación directa o cargas de polen para el registro de visitas; mientras que las cámaras de alta
473 velocidad proporcionan información detallada de las visitas. Logrando identificar y evaluar el
474 beneficio que obtienen plantas y colibríes en cada visita, repercutiendo en un diagnóstico más
475 preciso de la hipótesis de vínculos prohibidos o de neutralidad (Jordano, Bascompte, & Olesen,
476 2003; Vázquez, Blüthgen, Cagnolo, & Chacoff, 2009; Maglianesi M., Blüthgen, Böhning-Gaese, &
477 Schleuning, 2014; Vizentin-Bugoni, Maruyama, & Sazima, 2014; Abrahamczyk & Kessler, 2015;
478 García, 2016; González-Varo & Traveset, 2016).

479 Adicionalmente, las cámaras de alta velocidad registran claramente cualquier visitante, así sea muy
480 pequeño (e. g. Insectos) y/o presente en tiempos de visita muy breves. Usar cámaras de alta
481 velocidad disminuye las restricciones de los estudios de animales en su hábitat natural: no todas las
482 interacciones pueden ser registradas por las limitaciones sensoriales humanas (Rico-Guevara &
483 Mickley, 2017).

484 Teóricamente se postula que los organismos que visitan las flores “legítimamente” son aquellos que
485 toman el néctar introduciendo su cuerpo (o parte de él) a través de la apertura distal y más grande
486 de la flor, en la forma para la cual tanto flores como polinizadores parecen adaptados (Stiles, Ayala,
487 & Girón., 1992). Las visitas de *C. helianthea* a las flores de *C. ferrugineus* ponen en duda que todas
488 las visitas sean legítimas, a pesar de que visita la flor por el frente de la corola pero sin contacto con
489 el estigma, disminuyendo la posibilidad de que se deposite una carga mixta de polen sobre la flor.
490 En la cual el colibrí es muy eficiente para extraer el néctar de la flor, pero no favorece a la flor
491 cargando su polen, siendo este comportamiento consistente en todas las observaciones. Este es el
492 primer reporte de una visita legítima sin polinización o casi nula, interacción ecológica que hasta el
493 momento no ha sido descrita formalmente (**Figura 5 A; (ver suplemento1.**
494 <https://youtu.be/lrO20Lo5ENk>), que habrá que confirmar con capturas y toma de cargas de polen a
495 *C. helianthea* y modelos cinemáticos de la visita, de confirmarse coincide con la hipótesis de

496 neutralidad (Jordano, Bascompte, & Olesen, 2003; Vázquez, Blüthgen, Cagnolo, & Chacoff, 2009;
497 Vizentin-Bugoni, Maruyama, & Sazima, 2014; García, 2016); y apoya lo descrito Rico-Guevara et al.
498 (2019) en que hay presiones evolutivas adicionales a la ecología de la alimentación de los colibríes
499 que están moldeando la morfología del pico. Por el contrario, en las visitas de *L. lafresnayi* es claro
500 el traspaso de polen y un eficiente forrajeo de néctar (**Figura 5 B**; suplemento 2
501 <https://youtu.be/ki1oijPT2nw>).

502 Las variables de longitud del culmen expuesto y total se usan para determinar interacción entre el
503 tamaño del pico y el tamaño de la flor polinizada (Wolf, Stiles, & Hainsworth, 1976). No obstante,
504 esas variables no son realmente precisas para medir el ajuste morfológico. Se evidenció con las
505 visitas de *H. amethysticollis* y *M. nicotianifolia* en donde se observa claramente que hay un ajuste
506 entre la distancia que hay de la cabeza a la punta del pico y es permitido por el diámetro de entrada
507 de la flor.

508 Maglianesi M. A., y otros (2014) concluyen que los colibríes pasaron más tiempo alimentándose de
509 flores que no presentan un buen acople. Esto es consistente con la teoría óptima de alimentación
510 (Krebs & Davies, 1993), que predice que una alta coincidencia de rasgos debería conducir a una
511 mayor eficiencia en el uso de los recursos, reflejada en tiempos de manejo más cortos (Temeles,
512 1996), lo que se reafirma con mis resultados que indican que, a mayor acople (cercano a 0), mayores
513 las tasas de lamido (**Anexo 2**), y los colibríes pasaron menos tiempo alimentándose de flores que
514 tenían un mejor acople. Para *C. helianthea*, las tasas de lamido más bajas corresponden a las flores
515 de *C. buxifolium* (0.30 Lengüetazos/ms; n=2) con las que presentó uno de los mejores acoples (-7,30
516 mm), pero con *T. adpressum* fue con la flor que exhibió el mejor acople y la mayor tasa de
517 lengüetazos por segundo, esto podría explicarse porque la muestra de visitas a esas flores no fue
518 significativa. Adicionalmente, los colibríes con picos más largos tienen lenguas con una mayor

519 capacidad volumétrica para extraer el néctar (Rico-Guevara A. , 2014); (Rico-Guevara A. , 2017), por
520 lo cual se reduce la tasa de lamido (Rico-Guevara & Hurme, 2019).

521 El mejor acople de *H. amethysticollis* se dio con *P. demissa* (1.76 mm) y fue la tasa más alta de
522 lamidos, mientras que con *M. nicotifolia* muestra un desacople 39.4 mm y la segunda tasa de
523 lamidos. Con un acople moderado. *M. tyrianthina* visitó solamente flores de corolas cortas y rectas
524 con un buen acople a su pico, revelando que un buen acople puede alcanzar más fácilmente la
525 cámara de néctar (Grant & Temeles, 1992; Temeles & Roberts, 1993; Stang et al., 2007), lo cual
526 implica que puede coleccionar el néctar en una menor cantidad de tiempo (**Anexo 2**).

527 A nivel general un acople más cercano a cero (definido como bueno) no implica una mejor eficiencia
528 de forrajeo. El acople longitud de pico-corola no explica muchas interacciones y resultados
529 obtenidos, empezando por el hecho que la longitud es solamente una de las dimensiones del acople
530 (Grant & Temeles, 1992; Rico- Temeles et al., 2002, Guevara et al., 2019; Pardo-Urbe 2019). Los
531 colibríes tanto de picos largos como cortos están escapando de las limitaciones impuestas por el
532 acople pico-corola por medio del robo de néctar (Inouye, 1980; (Stiles, Ayala, & Girón., 1992; (Rico-
533 Guevara et al., 2019).

534 **VULNERABILIDAD A LA EXTINCIÓN**

535 Las redes interacciones y polinización fueron tolerantes a la extinción. La extinción al azar de
536 colibríes provocó una disminución lineal, mientras que al generar la extinción de las especies de
537 acuerdo a la distribución de frecuencia del número de interacciones por especie o "grado" (k) para
538 el conjunto de colibríes más vinculadas causa un colapso del sistema después de eliminar el 50% de
539 las especies tanto de plantas como de colibríes. A pesar de que el modelo indique que la extirpación
540 de un colibrí no afecta la red de polinización, la pérdida de una sola especie de colibrí sería trágica,
541 generando un efecto "en cascada", es decir, la desaparición de una especie puede llevar a la

542 desvanecimiento de otras más, con las que tenía diferentes tipos de interacción, dejando libre un
543 nicho que puede ser ocupado por especies invasoras, lo que causaría un desequilibrio en el sistema
544 de polinización. Sin embargo, en términos de funciones ecosistémicas, las plantas son más
545 tolerantes a la extinción de colibríes en su red y en el bosque alto andinos de Palacio del PNN
546 Chingaza se verían afectadas si extirpamos del sistema el 70% de los colibríes.

547 En cuanto a la redundancia, en la red de interacción hay mayor número de plantas que de colibríes.
548 Solo tres plantas están limitadas a una especie de colibrí *C. estrigosa*, *P. ferruginea* y *V. arborea* y
549 sólo registré cuatro colibríes que visitaron a una sola planta *C. mulsant*, *R. microrhynchum*, *E.*
550 *ensifera* y *C. coruscans* los cuales son colibríes que se pueden observar en pastos arbolados, jardines
551 y bordes de bosque (Hilty & Brown, 1986; Gutiérrez-Zamora, 2005).

552 Un contribuyente adicional después de eliminar los colibríes más especialistas, se encuentra en el
553 anidamiento de la red (Atmar & Patterson 1993; Bascompte et al. 2003, Memmott, Waser, & Price,
554 2004), la red de este bosque altoandino, presenta valores de anidamiento entre 29 a 37 con rango
555 máximo de 100, siendo redes poco anidadas lo que aparentemente la hace vulnerable, pero no hay
556 que olvidar que la anidación puede cambiar al incluir a todos los polinizadores, lo que nos podría
557 mostrar un patrón más preciso de la vulnerabilidad del proceso de polinización en el área de estudio,
558 buscando pautas de anidamiento en el que las plantas especializadas se asocian con polinizadores
559 generalistas (e. g. *Verbesina arborea* con abejas) y polinizadores especialistas con plantas
560 generalistas (Memmott, Waser, & Price, 2004) (e. g. *L. lafresnayi* visitando a *B. hisuta*).

561

562 **AGRADECIMIENTOS**

563 Quiero agradecer especialmente a Alejandro Rico-Guevara por la revisión y aportes al
564 estudio y facilitarme los equipos para realizar los videos. Por su apoyo incondicional a

565 Andrea Ardila, Fidel Salamanca, Juana Sofia Salamanca, Guillermo Salamanca, Rossy Reyes
566 y Rene Leal. A Camila Pardo-Uribe por la ayuda en campo, revisión de videos y toma de
567 variables de los mismos. A Luis Linares compañía en las jornadas de campo y facilitarme el
568 ingreso al parque. Por la compañía en campo a Juan Manuel Renjifo, Manuela Zuluaga,
569 Jorge Pérez. Por la realización del mapa del área de estudio Alejandro Bonilla. A Sandra Arias
570 por la identificación del material vegetal. A Sofia Arguello por sus aportes en el resumen. A
571 Gary Stiles por permitirme el ingreso a la colección y sus valiosos comentarios previos al
572 estudio. Por último, Al Parque Nacional Natural de Chingaza por aprobar y facilitarme las
573 instalaciones del punto de control para la elaboración del estudio.

574

575

576 **REFERENCIAS**

- 577 **Abrahamczyk, S., & Kessler, M. (2015). Morphological and behavioural adaptations to feed on**
578 **nectar: how feeding ecology determines the diversity and composition of hummingbird**
579 **assemblages. *Journal of Ornithology*, 156(2), 333-347.**
- 580 **Almeida-Neto, M., & Ulrich, W. (2011). A straightforward computational approach for measuring**
581 **nestedness using quantitative matrices. *Environ. Model. Softw.*, 26, 173–178.**
- 582 **Arias-Sosa, L. A., Salamanca-Reyes, J. R., Rodríguez-Africano, P. E., Ramos-Montaño, C., López-**
583 **Dulcey, J. R., & Cely-Reyes, A. O. (2020). Guía de Aves del Lago de Tota. TUNJA: Editorial UPTC.**
- 584 **Arroyo, J. (1988). Fenología de la floración en especies del matorral del sur de España. *Lagascalía*,**
585 **15, 593–606.**
- 586 **Ball, D. W. (2006). Concentration scales for sugar solutions. *Journal of chemical education*, 83(10),**
587 **1489.**
- 588 **Blüthgen, N., & Klein, A.-M. (2011). Functional complementarity and specialisation: The role of**
589 **biodiversity in plant–pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology*, 12(4), 282-291.**
- 590 **Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction**
591 **networks. *BMC Ecol.*, 6, 9.**
- 592 **Burbano-Álvarez, J. E. (2013). Morphological Co-Evolution Between Hummingbirds' Peaks And**
593 **Plants' Corollas? *BIOCYT*, 6(20), 308-409.**
- 594 **Burgos, E. H., Ceva, R. P., Perazzo, M., Devoto, D., Medan, M., Zimmermann, A., & Maria, D.**
595 **(2007). Why nestedness in mutualistic networks? *Journal of Theoretical Biology*, 249, 307–313.**

596 Cavelier, J., Lizcano, D., Pizarro, V., & Carmona, J. (2000). Distribución, tamaño poblacional y
597 actividad de la Danta de Montaña (*Tapirus pinchaque*) en Colombia. *Journal of Biogeography*, 29,
598 7-15.

599 Dormann, C. F. (2011). "How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination
600 networks.". *Network Biology*, 1(1), 1-20.

601 Dormann, C. F., & Strauss, R. (2014). A method for detecting modules in quantitative bipartite
602 networks. *Methods Ecol. Evol.*, 5, 90–98.

603 Dormann, C. F., Frueund, J., Bluethgen, N., & Gruber, B. (2009). "Indices, graphs and null models:
604 analyzing bipartite ecological networks.". *The Open Ecology Journal*, 2, 7-24.

605 Dormann, C. F., Gruber, B., & Freund, J. (2008). "Introducing the bipartite Package: Analysing
606 Ecological Networks.". *R News*, 8(2), 8-11.

607 Dupont, Y. L., Hansen, D. M., Valido, A., & Olesen, J. M. (2004). Impact of introduced honey bees
608 on natural pollination interactions of the endemic *Echium wildpretii* (Boraginaceae) on Tenerife,
609 Canary Islands. *Biological Conservation*, 118, 301-311.

610 Ewald, P. W., & Williams, W. A. (1982). Function of the bill and tongue in nectar uptake by
611 hummingbirds. *The Auk*, 99(3), 573-576.

612 FAO. (2002). Año Internacional de las Montañas. Roma: FAO. Obtenido de
613 <http://www.alianzamountanas.org>

614 Feinsinge, P., Wolfe, J. A., & Swarm, L. A. (1978). reduced hummingbird diversity and the
615 pollination biology of plants, Trinidad and Tobago, WestIndies. *Ecology*, 63, 494-506.

616 Foster, P. (2001). The potential negative impacts of global climate change on tropical montane
617 cloud forests. *Earth-Science Reviews*, 55, 73-106.

618 **García, D. (2016). Birds in Ecological Networks: Insights from Bird-Plant Mutualistic Interactions.**
619 **Ardeola, 63(1), 151–180. Obtenido de <https://doi.org/10.13157/arla.63.1.2016.rp7>**

620 **Gibson, M. R., Pauw, A., & Richardson, D. M. (2013). Decreased insect visitation to a native species**
621 **caused by an invasive tree in the Cape Floristic Region. *Biological Conservation*, 157, 196-203.**

622 **González-Varo, J. P., & Traveset, A. (2016). The labile limits of forbidden interactions. *Trends in*
623 ***Ecology & Evolution.*, 9(31), 700-710.****

624 **Goulson, D. (2003). Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology,*
625 ***Evolution, and Systematics.*, 34, 1-26.****

626 **Gutiérrez-Zamora, E. (2005). ECOLOGÍA DE LA INTERACCIÓN ENTRE COLIBRÍES (Aves: Trochilidae)**
627 **Y PLANTAS QUE POLINIZAN EN EL BOSQUE ALTOANDINO DE TORCA.**

628 **Hammer, Ø., Harper, D. A., & Ryan, P. (2019). PAST: Paleontological statistics software package**
629 **for education and data analysis.**

630 **Hegland, S., Dunne, J., Nielsen, A., & Memmott, J. (2010). How to monitor ecological communities**
631 **cost-efficiently: the example of plant–pollinator networks. *Biological Conservation*, 143, 2092–**
632 **2101.**

633 **Heyneman, A. J. (1983). Optimal sugar concentrations of floral nectars—dependence on sugar**
634 **intake efficiency and foraging costs. *Oecologia*, 60(2), 198-213.**

635 **Hilty, S. L., & Brown, W. L. (1986). A Guide to the Birds of Colombia. New Jersey: Princeton**
636 **University .**

637 **Ings, C., Montoya, J., Bascompte, J., Blütgen, N., Brown, L., Carsten, F., . . . Woodward, G. (2009).**
638 **Ecological networks: beyond food webs. *Journal of Animal Ecology*, 78, 253-269.**

639 Inouye, D. W. (1980). The terminology of floral larceny. *Ecology*, 61, 1251-1253.

640 Jordano, P. (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal:
641 connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Society of Naturalists*,
642 129, 657–677.

643 Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. (2003). Invariant properties in coevolutionary networks
644 of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, 6, 69-81.

645 Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. (2003). Invariant properties in coevolutionary networks
646 of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, 6, 69-81.

647 Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. (2003). Invariant properties in coevolutionary networks
648 of plant–animal interactions. *Ecology letters*, 6, 69–81.

649 Kaiser-Bunbury, C., & Blüthgen, N. (2015). Integrating network ecology with applied conservation:
650 a synthesis and guide to implementation. *AoB PLANTS*, 7(plv076), 1-15.

651 Kearns, C. A., Inouye, D. W., & Waser, N. M. (1998). Endangered mutualisms: the conservation of
652 plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, 83-112.

653 Krebs, J. R., & Davies, N. B. (1993). *An introduction to behavioural ecology*. Oxford, UK: Fourth
654 edition.

655 Linares-Romero, L. G., Acevedo-Charry, O., Avellaneda, F., Cortés-Herrera, O., Cuervo, A. M.,
656 Galindo-T, R., . . . Laverde-R., O. (2020). Aves del Parque Nacional Natural Chingaza y zona de
657 amortiguación, Cordillera Oriental de Colombia. 21(1).

658 Linares-Romero, L. G., Stiles, F. G., Rosselli, L., Camargo, P., Candil, J., Galindo-T, R., . . . Pulido, A.
659 R. (2017). *Guía de aves del Parque Nacional Chingaza*. Bogotá.

660 Loreau, M. S., Naeem, P., Inchausti, J., Bengtsson, J. P., Grime, A., Hector, D. U., . . . Wardle, D. A.
661 (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges.
662 *Science*, 294, 804-808.

663 Macdonald, D., Crabtree, J. R., Wiesinger, G., Dax, T., Stamou, N., Fleury, P., . . . Gibon, A. (2000).
664 Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: Environmental consequences and policy
665 response. *Journal of Environmental Management*, 59, 47-96.

666 Maglianesi, M. A., Blüthgen, N., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2014). Morphological traits
667 determine specialization and resource use in plant–hummingbird networks in the neotropics.
668 *Ecology*, 95(12), 3325-3334.

669 Maglianesi, M., Blüthgen, N., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2014). Morphological traits
670 determine specialization and resource use in plant–hummingbird networks in the Neotropics.
671 *Ecology*, 95(12), 3325-3334.

672 MAGLIANESI, M., BLÜTHGEN, N., BÖHNING-GAESE, K., & SCHLEUNING, M. (2014). Morphological
673 traits determine specialization and resource use in plant–hummingbird networks in the
674 Neotropics. *Ecology*, 95(12), 3325-3334.

675 Maloof, J. E., & Inouye, D. W. (2000). Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology*, 81, 2651-
676 2661.

677 MARUYAMA, P. V.-B., VIZENTIN-BUGONI, J., OLIVEIRA, G. M., OLIVEIRA, P. E., & DALSGAARD, B.
678 (2014). Morphological and spatio-temporal mismatches shape a neotropical savanna plant-
679 hummingbird network. *Biotropica*, 46(6), 740-747.

680 Mcintosh, R. P. (1985). *The background of ecology: concept and theory*. Cambridge.: Cambridge
681 University Press.

682 **Memmott, J., Craze, P. G., Waser, N. M., & Price, M. (2007). Global warming and the disruption of**
683 **plant-pollinator interactions. Ecology Letters, 10, 710-717.**

684 **Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species**
685 **extinctions. Proceedings of the Royal Society, 271, 2605–2611.**

686 **Missagia, C. C., & Alves, M. A. (2018). Does beak size predict the pollination performance of**
687 **hummingbirds at long and tubular flowers? A case study of a Neotropical spiral ginger. Journal of**
688 **Zoology, 305(1), 1-7.**

689 **Morales, C. L., & Traveset, A. (2009). A meta-analysis of impacts of alien vs. native plants on**
690 **pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. Ecology Letters., 12,**
691 **716-728.**

692 **Olesen, J., Bascompte, J., Dupont, Y., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks.**
693 **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America., 104(50),**
694 **19891–19896.**

695 **Olesen, J., Bascompte, J., Dupont, Y., Elberling, H., Rasmussen, C., & Jordano, P. (2011). Missing**
696 **and forbidden links in mutualistic networks. Proc R Soc Lond B, 278, 725–732.**

697 **Pardo-Uribe, C. (2019). ¿Importa la longitud? Acople pico-corola en la eficiencia de forrajeo de**
698 **tres especies de colibríes en Palacio (PNN Chingaza). Bogotá: Pontificia Universidad Javeriana.**

699 **Pauchard, A., Kueffer, C., Dietz, H., Daehler, C., Alexander, J., Edwards, P. J., . . . Seipel, T. (2009).**
700 **Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. Frontiers in Ecology and**
701 **the Environment, 7, 479-486.**

702 **Rico-Guevara, A. (2014). "Morphology and Function of the Drinking Apparatus in Hummingbirds"**
703 **Doctoral Dissertations. Obtenido de <https://opencommons.uconn.edu/dissertations/490>**

704 Rico-Guevara, A. (2017). Relating form to function in the hummingbird feeding apparatus. *PeerJ*,
705 5, e3449.

706 Rico-Guevara, A. A., & Mickley, J. (2017). Bring your own camera to the trap: An inexpensive,
707 versatile, and portable triggering system tested on wild hummingbirds. *Ecology and evolution*,
708 7(13), 4592-4598.

709 Rico-Guevara, A., & Araya-Salas, M. (2015). Bills as daggers? A test for sexually dimorphic
710 weapons in a lekking hummingbird. *Behavioral Ecology*, 26(1), 21-29.

711 Rico-Guevara, A., & Hurme, K. J. (2019). Introsexually selected weapons. *Biological Reviews*, 94
712 (1), 60-101.

713 Rico-Guevara, A., & Rubega, M. A. (2011). The hummingbird tongue is a fluid trap, not a capillary
714 tube. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108, 9356–9360.

715 Rico-Guevara, A., Rubega, M. A., Hurme, K. J., & Dudley, R. (2019). Shifting Paradigms in the
716 Mechanics of Nectar Extraction and Hummingbird Bill Morphology. *Integrative Organismal*
717 *Biology*, 1(1), 1-15.

718 Rojas-González, B. G. (2018). Efecto de la pérdida de especies en redes de interacción ‘planta-
719 colibrí’ en el bosque alto andino Yanacocha, faldas del volcán Pichincha, Ecuador. *Disertación*
720 *previa a la obtención del título de Licenciado en Ciencias Biológicas*. Quito: Pontificia Universidad
721 Católica del Ecuador Facultad de Ciencias Exactas y Naturales Escuela de Ciencias Biológicas.

722 Rosselli, L., Stiles, F. G., & Camargo, P. A. (2017). Changes in the avifauna in a high Andean cloud
723 forest in Colombia over a 24-year period. *Journal of Field Ornithology*, 88(3), 211-228.

724 Santamaría, S., & Méndez, M. (2013). 2009-2012 Cómo conservar las interacciones entre
725 polinizadores y plantas en ecosistemas de alta montaña con ayuda de la teoría de redes
726 complejas. *Proyectos de investigación en parques nacionales.*

727 Sanz de Santamaría, C. (1982). *Historia de una gran empresa.* Villegas Editores.

728 Sarmiento, C., Cadena, C., Sarmiento, M., Zapata, J., & León, O. (2013). Aportes a la conservación
729 estratégica de los páramos de Colombia: Actualización de la cartografía de los complejos de
730 páramo a escala 1:100.000. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von
731 Humboldt, 46.

732 Stiles, F. G. (1981). Geographical Aspects of Bird lower Coevolution with Particular reference to
733 Central America. *Ann. Missouri. Botanical Garden.*, 68, 323-351.

734 Stiles, F. G., Ayala, V., & Girón., M. (1992). Polinización de las flores de *Brachyotum*
735 (*Melastomataceae*) por dos especies de *Diglossa* (*Emberizidae*). *Caldasia.*, 17, 47-54.

736 Temeles, E. J. (1996). A new dimension to hummingbird–flower relationships. *Oecologia*, 105,
737 517–523.

738 Temeles, E. J., Linhart, Y. B., Mansonjones, M., & Mansojones, D. (2002). The role of flower width
739 inhummingbird bill length flower length relationships. *Biotropica*, 34, 68-80.

740 Thébault, E., & Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of
741 mutualistic and trophic networks. *Science*, 329, 853-856.

742 Thompson, J. N. (1997). Evaluating the dynamics of coevolution among geographically structured
743 populations. *Ecology.*, 78, 1619-1623.

744 Tinoco, B. A., Graham, C. H., Aguilar, J. M., & Schleuning, M. (2017). Effects of hummingbird
745 morphology on specialization in pollination networks vary with resource availability. *Oikos*, 126,
746 52–60. Obtenido de <https://doi.org/10.1111/oik.02998>

747 Vargas, O., & Pedraza, P. (2003). Parque Nacional Natural Chingaza. Bogotá: Gente Nueva
748 Editorial.

749 Vázquez, D. P., Blüthgen, N., Cagnolo, L., & Chacoff, N. P. (2009). Uniting pattern and process in
750 plant–animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*, 103(9), 1445-1457.

751 Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P., & Sazima, M. (2014). Processes entangling interactions in
752 communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird–plant
753 network. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281(1780).

754 Weinstein, B. G. (2015). "MotionMeerkat: integrating motion video detection and ecological
755 monitoring." *Methods in Ecology and Evolution*, 6(3), 357-362.

756 Weinstein, B. G., & Graham, C. H. (2017). Persistent bill and corolla matching despite shifting
757 temporal resources in tropical hummingbird-plant interactions. *Ecology letters*, 20(3), 326-335.

758 Wilson, R. J., Gutiérrez, D., Gutiérrez, J., Martínez, D., Agudo, R., & Monserrat, V. J. (2005).
759 Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change.
760 *Ecology Letters*, 8, 1138-1146.

761 Wolf, L. L., Hainsworth, F. R., & Stiles, G. S. (1972). Energetics of Foraging: Rate and Efficiency of
762 Nectar Extraction by Hummingbirds. *Science*, 176(4041), 1351–1352. Obtenido de
763 <https://doi.org/10.1126/science.176.4041.1351>

764 Wolf, L. L., Stiles, F. G., & Hainsworth, F. R. (1976). Ecological organization of a tropical highland
765 hummingbird community. *Journal of Animal Ecology*, 81, 186-194.

766 **Wolowski, M., Carneiro, L. G., & Freitas, L. (2017). Influence of plant–pollinator interactions on**
767 **the assembly of plant and hummingbird communities. *Journal of Ecology*, 105(2), 332–344.**

768

769 **Figura 1 Localización del área de estudio.** En verde los puntos en los que se realizó el transecto de
770 observación y estaciones de grabación.

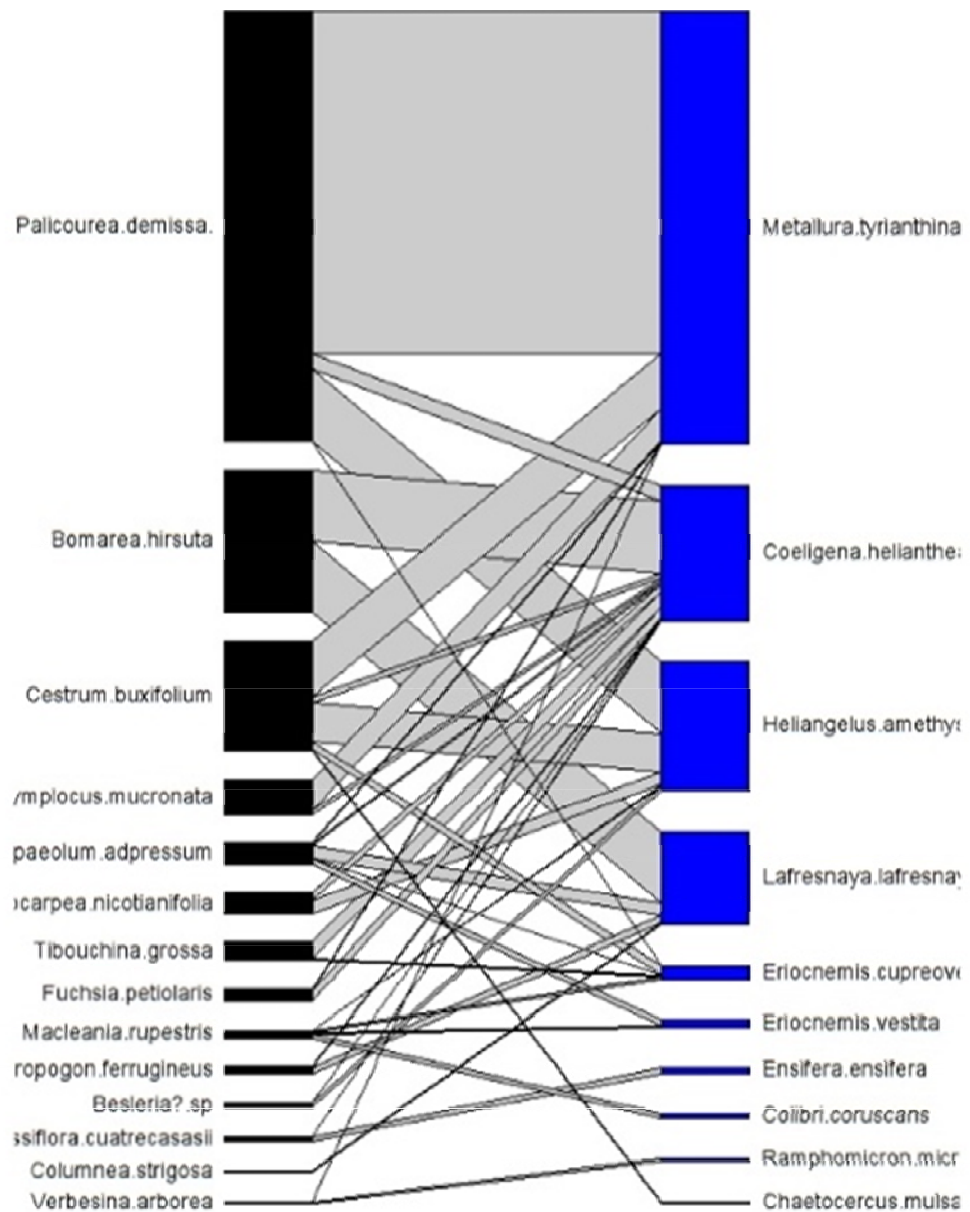


771

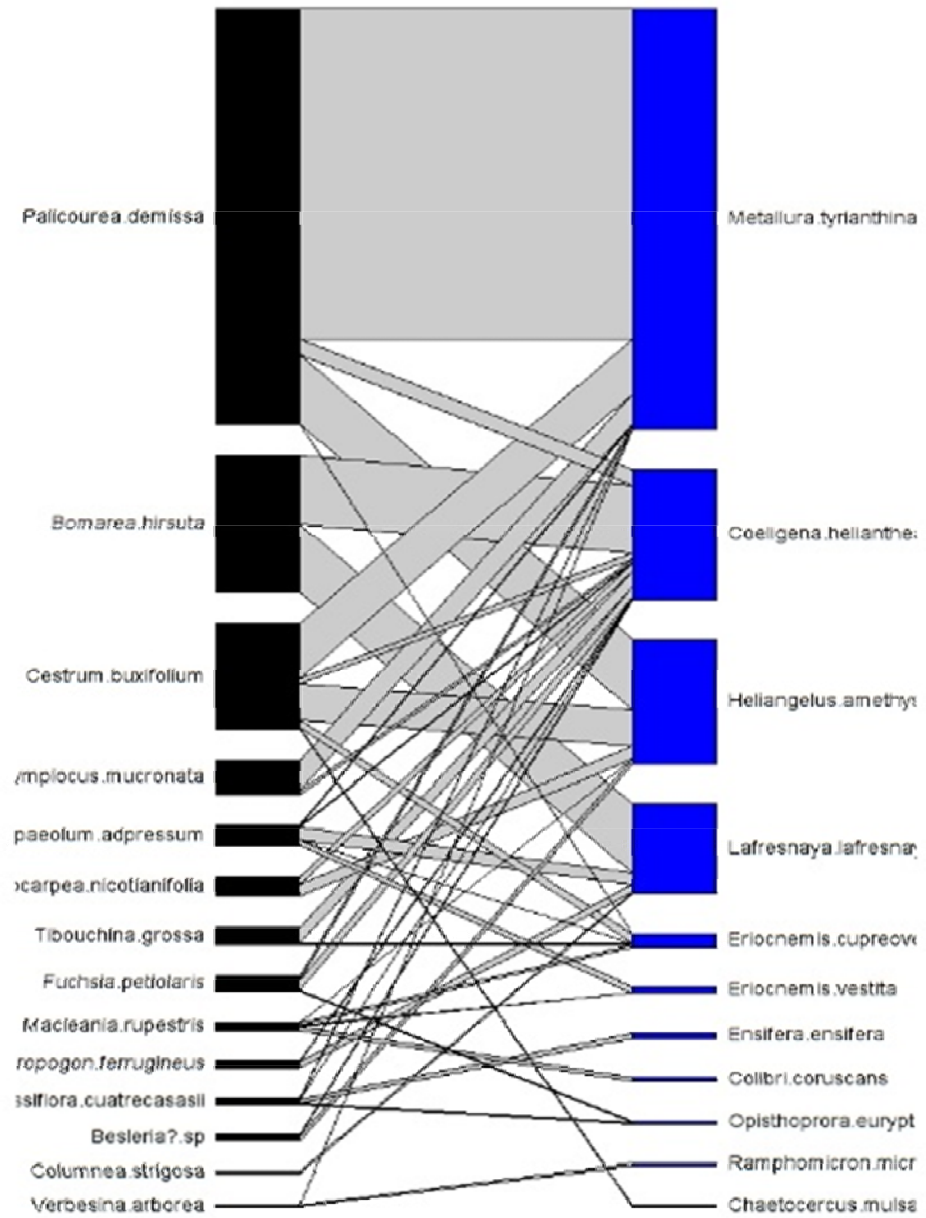
772

773 **Figura 2 Red bipartita de plantas y colibríes del Bosque del alto andino sector Palacio- Parque**
 774 **Nacional Natural Chingaza.** A) Polinizadores en la que se cuantifican las visitas legítimas a las
 775 flores; B) interacciones. Se incluyen las visitas de robo de néctar a las flores. El grosor de la barra
 776 representa el número total de interacciones para cada especie.

A) Red Polinizadores



B) Red Interacciones

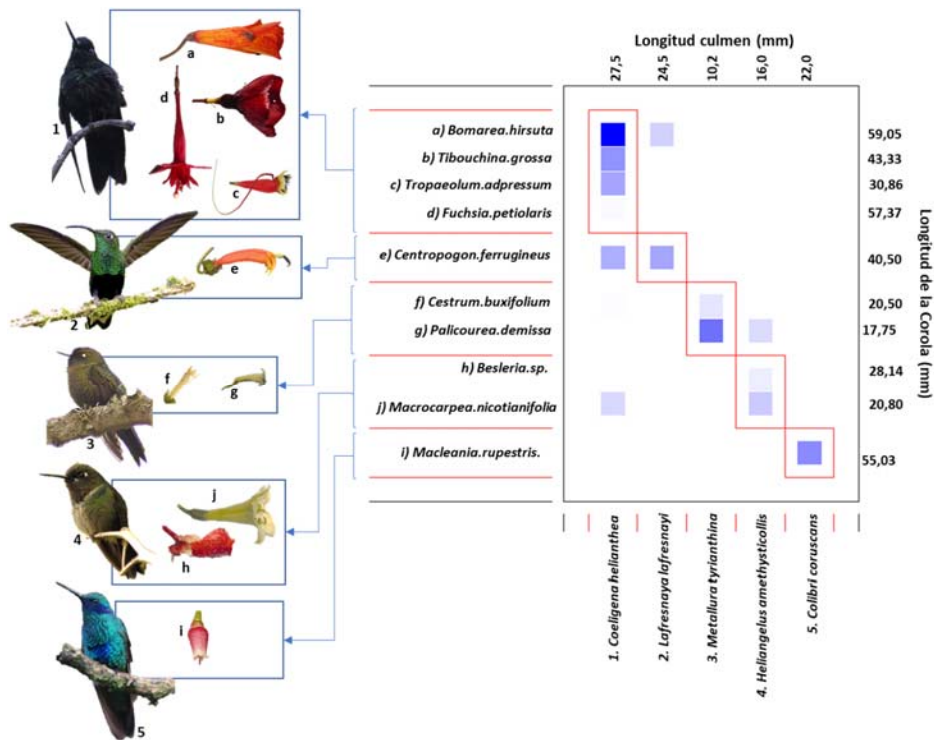


777

778

779 **Figura 3 Matriz de agrupamiento de la red de eficiencia de forrajeo, con cinco módulos**
 780 **identificados por QuanBimo.** Los colibríes y el tipo de flor se distribuyeron de la siguiente forma,
 781 Módulo 1: lo compone *C. helianthea* de pico largo y recto que visita flores de corolas rectas, cortas,
 782 largas, flores de corolas compuestas de pétalos (corola abierta) y curvas de *C. ferrugineus*; Módulo
 783 2: por *L. lafresnayi* con pico curvo y largo que visita flores con corolas curvas de *C. ferrugineus*;
 784 Módulo 3: *M. tyrianthina* de pico corto que visita la flor de *Palicourea demissa* y *C. ferrugineus* de
 785 corolas cortas; Módulo 4: compuesto por *H. amethysticollis* de pico corto que visita a *M.*
 786 *nicotianifolia* con flor de corola larga; Módulo 5: está *C. coruscans* con picos mediano que visitan las
 787 flores tubulares de *Macleania rupestris*. En Anexo 3, Anexo 4 los promedios y desviaciones estándar
 788 de las medidas morfológicas de las plantas y colibríes.

789

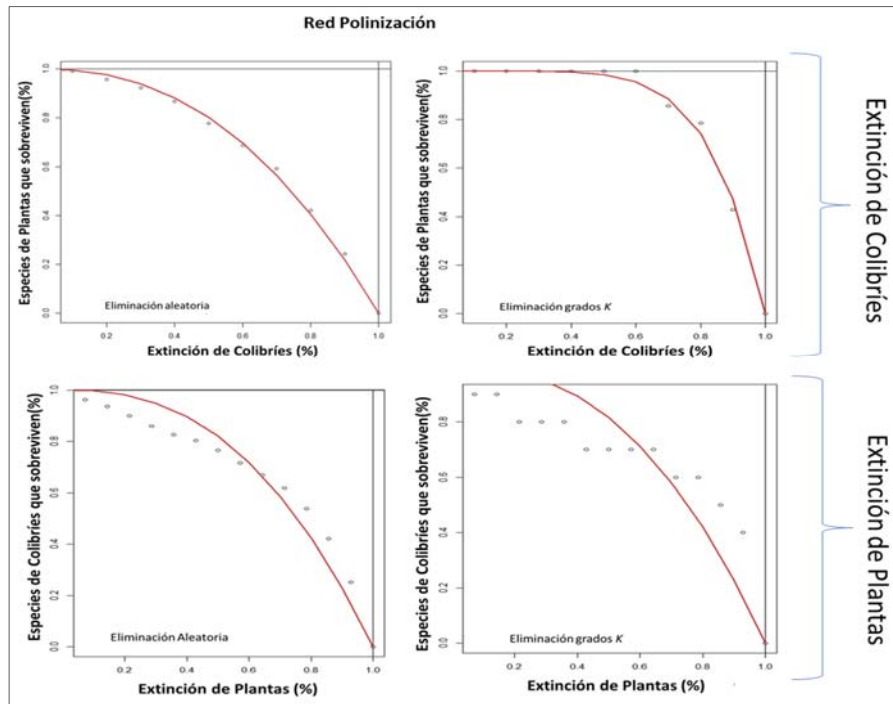


790

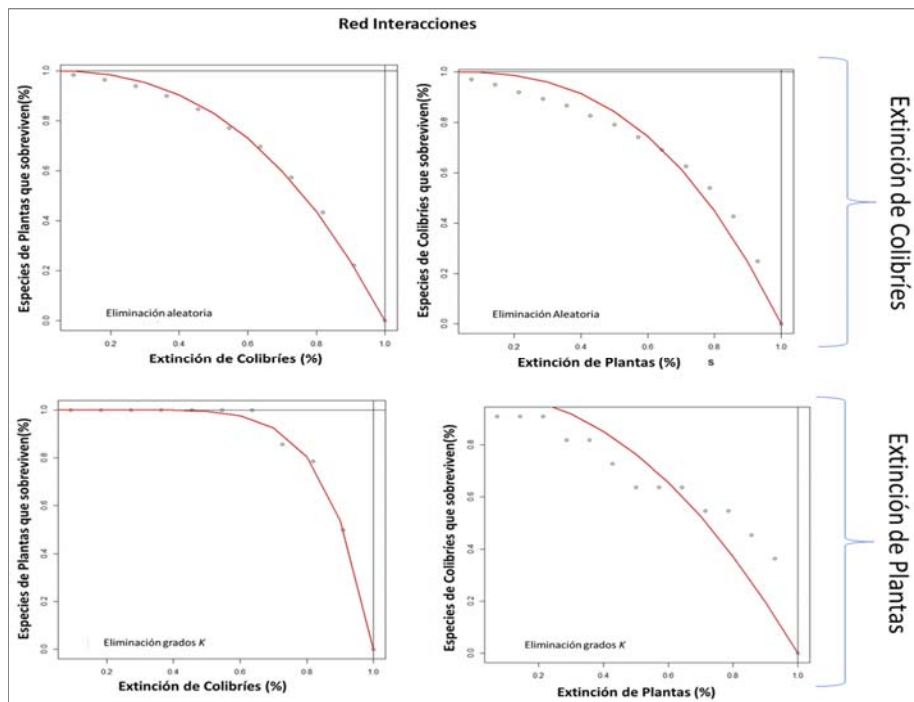
791

La ilustración de *L. lafresnayi* tomada (Arias-Sosa, y otros, 2020)

792 **Figura 4 Pendientes de extinción secundaria.** Calculadas para plantas y colibríes de la Red de
 793 polinizadores acorde a eliminaciones secuenciales de especies de uno de los gremios de manera
 794 aleatoria y por grado (k).



795



796

797 **Figura 5 Tipos de visitas florales.** A) Visitas de *C. helianthea* a flores de *C. ferruginia*. B) Visitas de *L.*
798 *lafresnayi* a las flores de *C. ferruginia*. A la derecha se muestra cómo el colibrí no toca el estigma ni
799 las anteras de la flor ubicadas en la parte inferior adaptada para la transferencia de polen. Mientras
800 que a la izquierda las partes reproductivas de la flor tocan la frente del colibrí asegurando su papel
801 como polinizador. Imágenes tomadas de los videos de alta velocidad a 240 FPS.

A. Visitas de *C. helianthea* a las flores de *C. ferruginia*

B. Visitas de *C. helianthea* y *L. lafresnayi* a las flores de *C. ferruginia*.



802

803

804 **Tabla 1. Frecuencia mensual relativa de oferta floral por especie, durante un año, en el bosque de**
 805 **alto andino sector Palacio en el PNN Chingaza.** La escala de negro a blanco indica la intensidad de
 806 la floración, blanco (sin flores) negro (frecuencia más alta de floración). Se indican los meses de
 807 estaciones: seca, transición y lluvias.

Especie	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic
<i>Besleria sp</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	3,12	15,60	0,00	2,72	0,31	0,00	0,00	0,00
<i>Bomarea hirsuta</i>	32,19	0,00	2,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,37	0,00	3,02
<i>Centropogon ferrugineus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	20,45	0,00	0,00
<i>Cestrum buxifolium</i>	0,00	0,00	0,00	97,74	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,34
<i>Columnea strigosa</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	9,05	30,05	89,67	19,07	5,23	0,40	5,52	0,00
<i>Fuchsia petiolaris</i>	1,37	12,22	0,00	1,79	23,10	16,06	9,24	70,82	59,08	7,12	3,90	3,43
<i>Macleania rupestris</i>	0,00	2,22	0,00	0,00	2,81	35,32	0,00	2,72	1,54	0,00	0,65	0,00
<i>Macrocarpea nicotianifolia</i>	6,85	10,00	6,00	0,00	9,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,57
<i>Palicourea demissa</i>	56,85	40,00	58,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,92	19,79	57,14	81,73
<i>Passiflora cuatrecasii Kilip</i>	0,00	0,00	34,00	0,28	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,32	4,40
<i>Symplocos mucronata</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	12,80	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Tibuchina grosa</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	8,95	1,38	0,00	3,50	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Tropaeolum adpressum</i>	2,74	35,56	0,00	0,19	31,11	1,61	1,09	1,17	32,92	3,03	32,47	1,51
<i>Verbesina arborea</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	46,83	0,00	0,00
Estación climática	Seco		Transición		Lluvias			Transición		Seco		

808

809

810 **Tabla 2. Métricas de la red para visitas y redes de polen, en el bosque de alto andino sector**

811 **Palacio en el PNN Chingaza**

Red (Rango)	Red de interacción		
	Polinización	Interacciones	Eficiencia de forrajeo
Riqueza colibríes	10	11	5
Riqueza plantas	14	14	10
Diversidad de Shannon	2.25	2.27	2.3
Conectancia	0.25	0.25	0.30
Robustez	0.70	0.69	0.637
NODF (0-100)	32.12	37.13	29.6
wNODF (0-100)	17.23	17.39	13.63
H ₂ (0-1)	0.51	0.51	0.74
QuanBiMo (0-1)	0.39	0.39	0.51

812

813

814 **Tabla 3. Robustez posterior a la simulación de extinción de especies por grado de especies de**
 815 **plantas y colibrís para las redes evaluadas**

Sin Colibrí	Extinción Planta		Extinción Colibrís	
	Aleatoria	Grado K (Abundancia)	Aleatoria	Grado K (Abundancia)
Polinizadores				
<i>M. tyrianthina</i>	0,69	0,66	0,68	0,88
<i>H. amethysticollis</i>	0,69	0,68	0,68	0,88
<i>C. helianthea</i>	0,68	0,68	0,62	0,87
<i>C. coruscans</i>	0,67	0,65	0,68	0,88
<i>L. lafresnayi</i>	0,60	0,60	0,64	0,78
Interacciones				
<i>M. tyrianthina</i>	0,66	0,87	0,67	0,66
<i>H. amethysticollis</i>	0,67	0,85	0,69	0,69
<i>C. helianthea</i>	0,67	0,71	0,60	0,82
<i>C. coruscans</i>	0,74	0,73	0,71	0,84
<i>L. lafresnayi</i>	0,59	0,60	0,63	0,76

816

817

Palacio en el PNN Chingaza

Plantas	<i>Colibri coruscans</i>	<i>Helianthus amethysticollis</i>	<i>Mettalia tyrianthina</i>	<i>Coeligena helianthea</i>	<i>Eriocnemis cupreiventris</i>	<i>Eriocnemis vestita</i>	<i>Opisthoprora euryptera</i>	<i>Ramphomicron microrhynchum</i>	<i>Chalcostigma heteropogon</i>	<i>Lafresnaya lafresnayi</i>	<i>Chaetocercus mulsant</i>	<i>Ensifera ensifera</i>
<i>Palicourea demissa</i>	0,80	0,66	0,66	0,77	0,79	0,98	0,98	0,66	0,79	0,98	0,66	-0,72
<i>Macrocarpea nicotianifolia</i>	0,78	0,89	0,89	0,81	0,79	0,43	0,05	0,89	0,79	0,05	0,89	0,50
<i>Bomarea hirsuta</i>	-0,96	-1,00	-1,00	-0,97	-0,97	-0,75	-0,44	-1,00	-0,97	-0,44	-1,00	-0,12
<i>Fuchsia petiolaris</i>	0,86	0,74	0,74	0,83	0,85	1,00	0,95	0,74	0,85	0,95	0,74	-0,64
<i>Tropaeolum adpressum</i>	-0,66	-0,50	-0,50	-0,63	-0,65	-0,92	-1,00	-0,50	-0,65	-1,00	-0,50	0,84
<i>Cestrum buxifolium</i>	1,00	0,96	0,96	0,99	0,99	0,94	0,73	0,96	0,99	0,73	0,96	-0,25
<i>Besleria sp.</i>	0,64	0,47	0,47	0,60	0,63	0,91	1,00	0,47	0,63	1,00	0,47	-0,86
<i>Columnea strigosa</i>	0,66	0,50	0,50	0,63	0,66	0,93	1,00	0,50	0,66	1,00	0,50	-0,84
<i>Tibuchina grosa</i>	0,71	0,56	0,56	0,68	0,70	0,95	1,00	0,56	0,70	1,00	0,56	-0,80
<i>Centropogon ferrugineus</i>	0,99	0,94	0,94	0,98	0,99	0,95	0,76	0,94	0,99	0,76	0,94	-0,29

Plantas	<i>Colibri coruscans</i>	<i>Helianthus amethysticollis</i>	<i>Metallura tyrianthina</i>	<i>Coeligena helianthea</i>	<i>Eriocnemis cupreiventris</i>	<i>Eriocnemis vestita</i>	<i>Opisthoptera euryptera</i>	<i>Ramphomicron microhynchum</i>	<i>Chalcostigma heteropogon</i>	<i>Lafresnaya lafresnayi</i>	<i>Chaetocercus mulsant</i>	<i>Ensifera ensifera</i>
<i>Macleania rupestris</i>	0,97	0,90	0,90	0,96	0,97	0,98	0,82	0,90	0,97	0,82	0,90	-0,38
<i>Symplocos mucronata</i>	0,69	0,54	0,54	0,66	0,69	0,94	1,00	0,54	0,69	1,00	0,54	-0,82
<i>Passiflora cuatrecasii</i>	0,28	0,46	0,46	0,31	0,28	-0,18	-0,54	0,46	0,28	-0,54	0,46	0,91

821

822 Anexo 2. Matriz eficiencia de forrajeo de *Heliangelus amethysticollis*, *Metallura tyrianthina*, *Colibri coruscans*, *Coeligena helianthea* y823 *Lafresnaya lafresnayi* en el Bosque de Palacio PNN Chingaza. Los datos son presentados en promedios, exceptuando número de visitas

Especie Colibrí	Especie planta	Número de visitas	Delta del Acople	Tasa de Lamido (lengüetazos/ms)	Tasa de aleteo (número de aletazos/ms)	Tiempo de ajuste (ms)	Tiempo de manejo (ms)	Tiempo total en vuelo (ms)	Costo de forrajeo (cal)	Beneficio	Eficiencia de forrajeo
	<i>Bomarea hirsuta</i>	84	31,60	0,47	0,97	7,96	11,60	32,30	0,01	119,53	16652,84
	<i>Centropogon ferrugineus</i>	3	-22,95	0,46	1,08	20,14	37,50	54,44	0,02	323,00	15475,31
	<i>Cestrum buxifolium</i>	2	-7,30	0,30	0,93	8,04	3,33	12,92	0,00	132,00	29619,84
<i>Coeligena helianthea</i>	<i>Fuchsia petiolaris</i>	1	24,92	0,33	1,06	16,92	8,96	18,88	0,01	51,00	5030,95
	<i>Macrocarpea nicotianifolia</i>	6	27,58	0,45	1,14	12,02	10,60	35,33	0,01	57,60	6590,04
	<i>Tibouchina grossa</i>	5	15,88	0,56	1,15	18,28	24,13	26,20	0,02	197,20	12238,23
	<i>Tropaeolum adpressum</i>	4	3,41	0,80	2,35	15,64	24,67	48,50	0,02	494,00	31743,07
<i>Colibri coruscans</i>	<i>Macleania rupestris</i>	14	-1,19	0,65	0,76	11,52	12,67	35,48	0,03	128,02	4601,74
	<i>Besleria sp.</i>	1	12,15	0,62	1,50	21,92	17,63	19,38	0,01	165,00	13646,56
<i>Heliangelus amethysticollis</i>	<i>Macrocarpea nicotianifolia</i>	9	39,04	0,42	0,84	18,03	11,60	53,17	0,01	56,57	6606,32
	<i>Palicourea demissa</i>	16	1,76	0,60	0,53	6,56	4,69	21,95	0,00	41,25	15262,73
	<i>Bomarea hirsuta</i>	21	34,59	0,33	0,96	9,03	9,63	31,64	0,01	71,05	6810,92
<i>Lafresnaya lafresnayi</i>	<i>Centropogon ferrugineus</i>	3	-19,96	0,78	1,12	5,56	27,08	35,56	0,02	354,67	20518,74

Espece Colibrí	Espece planta	Número de visitas	Delta del Acople	Tasa de Lamido (lengüetazos/ms)	Tasa de aleteo (número de aletazos/ms)	Tiempo de ajuste (ms)	Tiempo de manejo (ms)	Tiempo total en vuelo (ms)	Costo de forrajeo (cal)	Beneficio	Eficiencia de forrajeo
<i>Metallura tyrianthina</i>	<i>Cestrum buxifolium</i>	4	10,63	0,49	1,03	7,35	16,19	21,46	0,00	242,00	54478,08
	<i>Palicourea demissa</i>	50	7,58	0,54	0,86	6,60	8,09	42,11	0,00	67,50	24284,57

825 **Anexo 3 Peso y diámetro del culmen expuesto de colibríes.** Los datos corresponden al promedio y la
 826 desviación estándar de las variables morfológicas. La variable del pico presenta en milímetros (mm) y
 827 peso en gramos (g). El tamaño de la muestra (n) se presenta entre paréntesis.

Colibrí	Culmen expuesto	Peso
<i>Colibri coruscans</i>	21,99 ± 2,26 (10)	6,62 ± 3,24 (7)
<i>Heliangelus amethysticollis</i>	15,99 ± 0,88 (10)	5,12 ± 2,75 (5)
<i>Metallura tyrianthina</i>	10,17 ± 0,49 (10)	3,16 ± 1,64 (4)
<i>Coeligena helianthea</i>	27,45 ± 3,74 (10)	6,39 ± 3,39 (5)
<i>Eriocnemis cupreovertris</i>	17,16 ± 0,62 (10)	4,825 ± 2,49 (4)
<i>Eriocnemis vestita</i>	17,91 ± 1,18 (10)	4,63 ± 2,44 (5)
<i>Opisthoprora euryptera</i>	11,56 ± 0,4 (3)	6,41 ± 0,29 (3)
<i>Ramphomicron microrhynchum</i>	7,14 ± 0,82 (7)	5 ± 0 (1)
<i>Chalcostigma heteropogon</i>	11,35 ± 1,2 (10)	11,35 ± 2,85 (6)
<i>Lafresnaya lafresnayi</i>	24,45 ± 1,2 (9)	4,85 ± 2,13 (2)
<i>Chaetocercus mulsant</i>	16,6 ± 0,9 (6)	3,425 ± 1,83 (4)
<i>Ensifera</i>	82,03 ± 2,95 (3)	10,1 ± 5,85 (2)

828

829 **Anexo 4 Diámetro de la corola de las flores con las que los colibríes tuvieron interacción.** Los datos
 830 corresponden al promedio y la desviación estándar de las variables corola en milímetros (mm). El
 831 tamaño de la muestra (n) se presenta entre paréntesis.

Planta	Corola
<i>Palicourea demissa</i>	17,75 ± 1,85 (4)
<i>Macrocarpea nicotianifolia</i>	55,03 ± 0,55 (3)
<i>Bomarea hirsuta</i>	59,04 ± 1,06 (5)
<i>Fuchsia petiolaris</i>	52,36 ± 0,58 (3)
<i>Tropaeolum adpressum</i>	30,85 ± 1,08 (7)
<i>Cestrum buxifolium</i>	21,88 ± 0,7 (7)
<i>Besleria sp.</i>	28,14 ± 1,29 (5)

<i>Columnnea strigosa</i>	56,77 ± 1,86 (3)
<i>Tibuchina grosa</i>	43,33 ± 1,03 (3)
<i>Centropogon ferrugineus</i>	42,65 ± 1,56 (6)
<i>Macleania rupestris</i>	20,8 ± 1,24 (5)
<i>Symplocos mucronata</i>	12,78 ± 4,47 (5)
<i>Passiflora cuatrecasasii</i>	100,58 ± 7,3 (6)

832

833 **Suplemento**834 **Suplementos 1** Visitas de *C. helianthea* a las flores de *C. ferrugineus* <https://youtu.be/lrO20Lo5ENk>835 **Suplementos 2** Visitas de *L. lafresnayi* a las flores de *C. ferruginia* <https://youtu.be/ki1oijPT2nw>

836

837 **Posibles revistas a las que será sometido el artículo.**

- 838 • **Opción 1. Ornitología colombiana:** Ornitología Neotropical: por ser una revista que
839 se encuentra orientada a publicar contribuciones relacionadas con la documentación,
840 comprensión y conservación de la diversidad de las aves del neotrópico.
- 841 • **Opción 2.** Teniendo en cuenta que el estudio se realizó en Colombia es de interés
842 nacional dar a conocer los procesos que se están dando en los parques nacionales en
843 relación a sus aves. Adicional es una revista reconocida a nivel nacional.