

**INTERACCIÓN COLIBRÍ-FLOR EN UN BOSQUE FRAGMENTADO SECO MONTANO.
(RESERVA NATURAL EL CHARMOLÁN). VEREDA HATOTONGOSOY. BUESACO**

VIVIANA SAMBONÍ GUERRERO

**UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO
2010**

**INTERACCIÓN COLIBRÍ-FLOR EN UN BOSQUE FRAGMENTADO SECO MONTANO.
(RESERVA NATURAL EL CHARMOLÁN). VEREDA HATOTONGOSOY. BUESACO**

VIVIANA SAMBONÍ GUERRERO

Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar al título de Biólogo.

Director:

Msc. JHON JAIRO CALDERÓN LEYTON

Director:

PhD. CÉSAR AUGUSTO VELÁSQUEZ RUIZ

**UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO
2010**

Las ideas y conclusiones aportadas en el trabajo de grado son responsabilidad exclusiva del autor.

Artículo 1° del acuerdo No. 324 de octubre de 1966, emanado por el Honorable Consejo Directivo de la Universidad de Nariño

Nota de aceptación

Director

Director

Jurado

Jurado

San Juan de Pasto, junio de 2010

AGRADECIMIENTOS

Con mis más sinceras palabras de afecto quiero agradecer a todas aquellas personas sin las que no hubiera sido posible terminar este trabajo, el cual no considero un logro personal, sino el fruto del esfuerzo de muchos; de todos aquellos que aun sin saberlo motivaron mi continuidad en el camino, de los que teniendo conocimiento de causa me inspiraron a buscar nuevos rumbos y a continuar en ellos y a los que me encaminaron por el sendero correcto cuando me sentía perdida, pero sobre todo quiero agradecer al corazón de todos ellos, que construyen la luz y la fuerza que aun me mantiene en pie.

Quiero agradecer con toda mi alma y corazón a mi familia, quien con paciencia vio y vivió la evolución de este trabajo, sin ella aun me encontraría perdida en medio de la oscuridad, ustedes son la base de mi ser y la esencia de mis sueños, gracias por estar ahí en cada paso y a cada momento; a mi mamá, por ser y estar, a mi papa por pensar y proponer y a mi corazón hermoso por creer y sentir. Los quiero con mí ser.

Con especial cariño quiero agradecer a la Universidad de Nariño, en la cual nací y crecí en la biología, dentro de su alma mater aprendí a amar y comprender la vida como una fuerza creadora y organizadora de magia, y me llevó por el camino junto a gente que ahora llevo en el corazón.

A la Universidad Nacional, Sede Medellín, especialmente al Laboratorio de Palinología y Paleoecología, por permitirme conocer el maravilloso mundo que se esconde en el polen y por sembrar la semilla del renacer a la biología.

Mis más sinceros agradecimientos a la Asociación para el Desarrollo Campesino ADC y ASOUNIFICADOS, quienes me permitieron ser parte de su tierra, me cedieron el privilegio de ser encantada por su cielo y sentirme segura bajo el calor de sus manos.

A Jhon Jairo Calderón por ser más que la persona encargada de llenar mi cabeza de conocimiento, rayar este trabajo hasta convertirlo en una gran mancha roja y regañar cuando debía hacerlo, simplemente gracias por ser guía y camino dentro de todo este proceso.

Al profesor César Velázquez por permitirme entrar al mundo de la palinología, por compartir conmigo todo su conocimiento, tiempo y anécdotas, por abrirme las puertas del laboratorio de palinología, mi segundo hogar por más de un año y por ser parte de la hermosa familia que ahí conocí.

A Iván Gil y Guillermo Castillo, porque supieron ser más que jurados de este trabajo, fueron la base que me motivó a ser más y mejor a nivel académico, sus correcciones

fueron más que eso, significaron valiosos aportes en el camino de fortalecimiento de mis ideas y el peso que me llevó a tierra cuando volé sin rumbo.

A los profesores Ramiro Fonnegra de la Universidad de Antioquia, Elia Ramírez y Enrique Martínez, de la Universidad Nacional Autónoma de México, por compartir conmigo todo su conocimiento en morfología polínica, por motivarme a continuar por el camino de la palinología, y principalmente por ser grandes personas y maestros.

Con especial alegría, entusiasmo y sobre todo mucho corazón, quiero darle mi más grande abrazo de gratitud a Ana María Bastidas, Sandra Álvarez y Natalia Bacca por compartir conmigo más que un aula de clase y un innegable amor por la biología, juntas fuimos más, llegamos más lejos y alcanzamos mucho más de lo que pensamos. Las quiero mucho.

Por su compañía en campo durante la realización de este trabajo, por las muchas noches y días que compartimos juntos, por la presencia en cada momento y por su preocupación, quiero agradecerle a Mercedes Ortega, Andrés Hidalgo, Galo Ramírez, Ana María Bastidas, Sandra Álvarez, Ana Escobar y Jhon Jairo Calderón.

A Marcela Jojoa, Diana Isabel Vergara, Gerardo Barbosa y Omaira Rosa Sierra, por hacer de mi presencia en Medellín una inolvidable experiencia, por saber convertir el 111 del 19a en un hogar para mí, por cada momento que pasamos juntos para descubrir que la biología vive en nosotros, por ser una familia en un lugar ajeno a nuestras raíces y por crecer en una nueva vida que comenzamos juntos.

A Diana Isabel Vergara y Sandra Urbano por sembrar en mí la semilla del amor y admiración hacia esos seres maravillosos que por mucho tiempo tuve retenidos en el olvido, gracias a ustedes aprendí a ver más allá del color y forma de una flor con recompensa para mis colibríes en una planta.

A la profesora Martha Sofía Gonzales, Alejandro Cabrera y Felipe Benavides por el tiempo en el que dejaron de hacer sus cosas por estar conmigo sentados frente a un computador tratando de comprender los números que sustentan este trabajo, gracias por su apoyo en la realización de los análisis estadísticos.

A Ángela Rodríguez, Mauricio de la Espriella y Nora Rosero por motivarme a continuar por aquel camino aun sin descifrar, muchas gracias.

*Con todo mi amor para aquella persona quien es mi luz,
mi fuerza y mi más grande orgullo, Jenny.*

CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN	16
1. OBJETIVOS	19
1.1 OBJETIVO GENERAL	19
1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	19
2. MARCO TEÓRICO	23
2.1 INTERACCIÓN COLIBRÍ-FLOR	23
2.2 COMPETENCIA Y COEXISTENCIA	23
2.2.1 Competencia y coexistencia de especies vegetales	23
2.2 Competencia y coexistencia de especies animales	25
2.3 AMPLITUD Y SOLAPAMIENTO DEL NICHOS	26
2.4 FACTORES ESTRUCTURALES DE LA COMUNIDAD	27
2.5 INTERACCIÓN COLIBRÍ FLOR EN ÁREAS FRAGMENTADAS	29
3. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	31
4. MATERIALES Y MÉTODOS	32
4.1 ÁREA DE ESTUDIO	27
4.2 TRABAJO DE CAMPO	35
4.2.2 Muestras vegetales	37
4.2.3 Muestras animales	37

4.3 TRABAJO DE LABORATORIO	38
4.3.2 Preparación del material polínico	38
4.3.3 Montaje de placas	40
4.3.4 Conteo de palinomorfos	41
4.3.5 Caracterización morfológica de los palinomorfos	41
4.3.6 Identificación de los palinomorfos	42
4.4 ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN	43
5. RESULTADOS	46
5.1 COMUNIDAD DE COLIBRÍES	46
5.1.1 Composición de la comunidad de colibríes	48
5.1.2 Análisis morfométrico	48
5.1.3 Variación temporal de la comunidad de colibríes	50
5.1.4 Variación espacial de la comunidad de colibríes	51
5.2 COMUNIDAD DE PLANTAS	51
5.2.1 Comunidad de plantas de la Reserva El Charmolán ofrecida a la comunidad de colibríes como fuente alimenticia	51
5.2.2 Comunidad de plantas de la Reserva Natural el Charmolán visitada por los colibríes	53
5.3 INTERACCIÓN COLIBRÍ-FLOR	56
5.3.1 Preferencia y solapamiento del nicho alimenticio	56
5.3.2 Variación temporal de la interacción colibrí-flor	59
5.3.3 Análisis morfométrico de la interacción colibrí-flor	60
5.3.4 Análisis palinológico de la interacción colibrí-flor	64

6. DISCUSIÓN	80
6.1 COMUNIDAD DE COLIBRÍES	80
6.2 COMUNIDAD DE PLANTAS	84
6.3 INTERACCIÓN COLIBRÍ-FLOR	89
7. CONCLUSIONES	104
8. RECOMENDACIONES	106
BIBLIOGRAFÍA	108
ANEXOS	120

LISTA DE CUADROS

	Pág.
Cuadro 1. Riqueza y abundancia total de la comunidad de colibríes de la Reserva Natural El Charmolán.	46
Cuadro 2. Morfometría de ocho especies de la comunidad de colibríes de la Reserva Natural El Charmolán.	48
Cuadro 3. Peso de las variables morfométricas dentro del análisis de componentes principales (PCA).	49
Cuadro 4. Variación temporal de la riqueza de la comunidad de colibríes y su variación temporal.	51
Cuadro 5. Plantas presentes en la Reserva El Charmolán, visitadas por los colibríes de la comunidad estudiada.	54
Cuadro 6. Morfometría de las especies vegetales visitadas por la comunidad de colibríes dentro de la Reserva Natural El Charmolán.	55
Cuadro 7. Peso de las variables morfométricas dentro del análisis de componentes principales (PCA).	55
Cuadro 8. Valores estadísticos dentro de la prueba Q de Cochran para definir preferencia por el recurso utilizado.	57
Cuadro 9. Índice de solapamiento entre las especies que conforman la comunidad de colibríes de la Reserva Natural El Charmolán con base a la frecuencia de aparición de los granos de polen encontrados en las cargas polínicas.	58
Cuadro 10. Orden jerárquico de las especies vegetales utilizadas por Cada colibrí dentro de la Reserva El Charmolán.	62
Cuadro 11. Valores de p del análisis de correlación de Spearman para algunas variables morfométricas dentro de la interacción colibrí-flor.	62
Cuadro 12. Número de palinomorfos encontrados en las cargas polínicas de las diferentes especies de la comunidad de colibríes de la Reserva Natural El Charmolán.	65
Cuadro 13. Frecuencia de registro de las plantas encontradas en las cargas polínicas de la comunidad de colibríes.	67
Cuadro 14. Abundancia y repartición de los palinomorfos en cuatro zonas anatómicas del colibrí para la comunidad completa.	68
Cuadro 15. Lugar de deposición de las especies vegetales que presentaron una sola ubicación anatómica dentro del colibrí como vector polínico.	69
Cuadro 16. Tendencia de ubicación de doce especies vegetales dentro de las cuatro regiones anatómicas del colibrí, teniendo en cuenta a la comunidad nuclear.	75

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Localización de la Reserva Natural El Charmolán.	32
Figura 2. Precipitación máxima, mínima y media de los últimos 19 años y durante el periodo de muestreo en el área de la Reserva Natural El Charmolán.	33
Figura 3. Temperatura máxima, mínima y media de los últimos 19 años y durante el periodo de muestreo en el área de la Reserva Natural El Charmolán.	33
Figura 4. Caracteres florales tenidos en cuenta dentro del estudio.	35
Figura 5. Regiones anatómicas del colibrí que entran en contacto con polen.	38
Figura 6. Riqueza y abundancia de la comunidad secundaria de colibríes de la Reserva Natural El Charmolán teniendo en cuenta datos de capturas y avistamientos.	47
Figura 7. Distribución de las especies de colibríes por el análisis de componentes principales (PCA) a partir de las variables morfométricas.	49
Figura 8. Abundancia de la comunidad de colibríes de la Reserva Natural El Charmolán.	50
Figura 9. Abundancia de la comunidad de colibríes dentro dos tipos de bosque de la Reserva Natural El Charmolán teniendo en cuenta datos de avistamientos y capturas durante los diez meses de muestreo.	52
Figura 10. Ciclo anual de floración y fructificación de las especies vegetales en la reserva, y precipitación promedio mensual en el área de la Reserva Natural El Charmolán.	53
Figura 11. Distribución de las especies de plantas por el análisis de componentes principales (PCA) a partir de las variables morfométricas.	56
Figura 12. Dendrograma de agrupación de la comunidad de colibríes con base en la frecuencia de aparición de 54 especies en sus cargas polínicas.	59
Figura 13. Variación temporal de la riqueza de especies florales utilizadas como fuente alimenticia por la comunidad de colibríes.	60
Figura 14. Variación temporal de la comunidad de colibríes y la de oferta del recurso alimenticio.	61
Figura 15. Ubicación de las especies de colibríes a partir de los valores obtenidos en la primera variable canónica morfológica y la primera variable canónica ecológica.	63
Figura 16. Ubicación de las especies vegetales visitadas por la	63

comunidad de colibríes dentro de la Reserva Natural El Charmolán a partir de los valores obtenidos en la primera variable canónica morfológica y la primera variable canónica ecológica.	
Figura 17. Abundancia de las esporas de criptógamas y de hongos encontradas en las cargas polínicas de la comunidad de colibríes de la Reserva Natural El Charmolán.	68
Figura 18. Dendrograma de agrupación con base en datos de riqueza de los palinomorfos transportados en cuatro regiones anatómicas de las especies que hacen parte de la comunidad de colibríes.	70
Figura 19. Tendencia de ubicación de las especies vegetales dentro de las cuatro regiones anatómicas del colibrí, teniendo en cuenta a la comunidad de colibríes.	71
Figura 20. Tendencia de ubicación de las especies vegetales visitadas por <i>A. melanogenys</i> , dentro de las cuatro regiones anatómicas del colibrí.	72
Figura 21. Tendencia de ubicación de las especies vegetales visitadas por <i>C. coruscans</i> , dentro de las cuatro regiones anatómicas del colibrí.	72
Figura 22. Tendencia de ubicación de las especies vegetales visitadas por <i>C. thalasinus</i> , dentro de las cuatro regiones anatómicas del colibrí.	73
Figura 23. Tendencia de ubicación de las especies vegetales visitadas por <i>C. mellisugus</i> , dentro de las cuatro regiones anatómicas del colibrí.	73
Figura 24. Tendencias generales de la morfología de los palinomorfos transportados por la comunidad de colibríes de la Reserva Natural El Charmolán.	76
Figura 25. Variación temporal de la riqueza de especies florales utilizadas como fuente alimenticia por la comunidad de colibríes y del número de esporas transportados por la misma.	78
Figura 26. Variación temporal del número de esporas transportadas por la comunidad de colibríes y la precipitación anual en el área de influencia de la Reserva Natural El Charmolán.	79
Figura 27. Variación temporal del número de esporas transportadas por los colibríes y el ciclo reproductivo de la comunidad de colibríes.	79

LISTA DE ANEXOS

ANEXO A. Plantas de la Reserva Natural El Charmolán morfológicamente aptas para ser visitadas por colibríes y sus descripciones.	120
ANEXO B. Especies de palinomorfos transportados por la comunidad de colibríes de la Reserva Natural El Charmolán.	123
ANEXO C. Valores estadísticos para determinar las diferencias entre la abundancia de los palinomorfos, diferenciando granos de polen, esporas fúngicas y esporas de criptógamas, transportados por los colibríes en cuatro regiones anatómicas de los mismos.	126
ANEXO D. Listado del nombre, abreviatura y número de las especies vegetales utilizadas por la comunidad de colibríes de la Reserva Natural El Charmolán.	128
ANEXO E. Listado del nombre, abreviatura y número de las especies vegetales utilizadas por la comunidad de colibríes de la Reserva Natural El Charmolán	129

RESUMEN

La fragmentación, o transformación del bosque en unidades pequeñas y aisladas, cambia la estructura y composición del bosque al crear nuevas condiciones para el establecimiento de comunidades, modificando diferentes procesos biológicos. Los procesos más afectados son los establecidos dentro del proceso de polinización (colibrí-planta), por el cambio de oferta y disponibilidad del recurso alimenticio.

La comunidad de colibríes del bosque fragmentado de la Reserva Natural El Charmolán, suroccidente colombiano, está compuesta por una comunidad nuclear: cuatro especies y una secundaria: ocho especies. La comunidad completa utiliza 54 especies vegetales como recurso alimenticio; la nuclear, presenta bajos niveles de solapamiento, sustentados en la poca intensidad de competencia por la repartición del recurso, basada en la naturaleza de éste. La comunidad secundaria muestra altos niveles de solapamiento, mitigados por la repartición del recurso en el tiempo como estrategia de coexistencia.

La explotación del recurso no es al azar; se basa en el uso generalista y no en relaciones especializadas derivadas de patrones morfológicos coevolutivos; además, no se encontró evidencia del síndrome ornitófilo dentro de la interacción, ni datos que demuestren un síndrome palinológico, donde los colibríes pueden ser actores antagónicos al transportar además, esporas fitopatógenas.

Como conclusión, la fragmentación ha disminuido la oferta de recursos que mantienen una pequeña comunidad nuclear, la oferta de recursos permite la llegada de una comunidad secundaria en diferentes épocas, convirtiéndola en un sumidero con oferta temporal de recursos. Esta baja oferta permite un solapamiento alto entre especies secundarias, obligándolas a visitar zonas alejadas, como páramos o ecosistemas cercanos relacionados con el corredor Charmolán–Laguna de La Cocha o zonas bajas del Patía, por lo que se puede decir que las condiciones de fragmentación del hábitat han contribuido a la estructuración de la comunidad.

ABSTRACT

The fragmentation or transformation of forests into small and isolated units, changes the structure and composition of a forest when creating new conditions for the establishment of communities, modifying different biological processes. The most affected processes are those established in the pollination process (humming bird – plant) by the offer change and the disposition of the feeding resources.

The fragmented forest humming bird community of “el Charmolán” nature reserve, located in the south west part of Colombia, is composed by a nuclear community of four species and a secondary one divided into eight species. The whole community use fifty-four plant species as feeding resources. The nuclear one which presents low levels of overlapping based on a little intensity of competition for the resource distribution centred on the nature of it. The secondary community shows high levels of overlapping mitigated by the resource distribution during a period of time as a strategy of coexistence.

The exploitation of resources is not at random. It is based on the general use and not on specialised relationships derived from co evolutionary morphological patterns. Besides neither evidence was found about ornithophilic syndrome within the interaction, nor data that demonstrate a palynological syndrome where humming birds could be antagonistic actors by transporting phitopathological spores as well.

As a conclusion, the fragmentation has diminished the resource offer which keep a small nuclear community. the resource offer allows the arrival of a secondary community at different times turning it into a drain with a temporary resource offer. This low offer allows a high overlapping among secondary species forcing them to go to further zones such as moors nearer ecosystems related to the Charmolán – la Cocha path or lower zones of Patía. That is why it can be said the habitat fragmentation conditions have contributed to the community formation.

INTRODUCCIÓN

Los bosques andinos presentan una alta sensibilidad al efecto ocasionado por el proceso de transformación de bosques continuos en unidades más pequeñas y aisladas o proceso de fragmentación, conforme a Bustamante y Grez¹ y Murcia², el cual ha conducido a la pérdida de aproximadamente el 90% del área de bosque andino en territorio colombiano, según Parques Naturales de Colombia; y de forma más puntual, al aislamiento de pequeños parches de bosques dentro de una matriz de vegetación en diferentes estados sucesionales dentro de la Reserva Natural El Charmolán al suroccidente colombiano.

Razones socio-económicas basadas en la pobreza de los suelos, deficiencia de oferta hídrica y contaminación ambiental; han llevado a los habitantes de la zona a aumentar las prácticas de tumba y quema del bosque con el fin de incrementar el área de producción y los beneficios económicos que conlleva, reportan Calderón, Samboní y Álvarez^{3,4}. Esta situación de pérdida y deterioro del territorio ha cambiado la estructura y composición del bosque dentro de la reserva, alterando las condiciones abióticas del hábitat y la oferta de los recursos disponibles, lo que puede generar cambios y crear nuevas condiciones que rigen el establecimiento de las comunidades, modificando así las interacciones y diferentes procesos biológicos que aquí se llevan a cabo.

Estos cambios pueden afectar la intensidad de las relaciones existentes entre los organismos o generar nuevas interacciones de mutualismo, comensalismo, depredación, parasitismo y competencia, (Bustamante y Grez⁵, Soler⁶), dentro de las cuales, las relaciones más afectadas son las interacciones planta-animal establecidas dentro del proceso de polinización (Aisén, Vásquez y Smith⁷) estas interacciones se ven alteradas por

¹ BUSTAMANTE, Ramiro y GREZ, Audrey. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. En: Ambiente y Desarrollo. Vol. 11, No. 2 (1995); p. 58–63

² MURCIA, Carolina. 1987. Estructura y dinámica del gremio de colibríes (Aves: Trochilidae) en un bosque Andino. En: Humboldtía. Vol. 1, p. 29-64.

³ CALDERÓN LEYTÓN, Jhon Jairo; SAMBONÍ GUERRERO, Viviana y ÁLVAREZ ORDOÑEZ, Sandra. Variación temporal de la comunidad de aves de la Reserva Natural El Charmolan. Documento no publicado

⁴ Ibid.

⁵ BUSTAMANTE y GREZ, Op. cit., p. 58–63.

⁶ SOLER, Manuel. Coevolución. En: SOLER, Manuel. Evolución: La base de la biología. 2 ed. Granada : Proyecto Sur, 2002. p.. 221-234

⁷ AIZEN, Marcelo; VÁZQUEZ, Diego y SMITH RAMIREZ, Cecilia. Historia natural y conservación de los mutualismos planta-animal del bosque templado de Suramérica austral. En: Revista de Historia Natural. No. 75. (2002); p.: 79-97.

el cambio de oferta y disponibilidad del recurso alimenticio dentro de las nuevas condiciones del hábitat, ya que el alimento es el recurso limitante que rige estas relaciones, Wiens⁸.

Las diferencias y similitudes con respecto a la utilización y aprovechamiento de este recurso determinan el grado de competencia entre las poblaciones (Begón, Harper y Colin⁹), lo que rige directa o indirectamente la composición y estructura de la comunidad, basándose en las cualidades competitivas enfocadas a su obtención (Kearns, Intuye y Wasen¹⁰). Estas cualidades, al mismo tiempo permiten la coexistencia de las poblaciones dentro de la comunidad, ya que permiten una repartición heterogénea del recurso.

El estudio de estos procesos ecológicos y la evaluación de los mecanismos tendientes a la coexistencia de la comunidad como respuesta a las nuevas condiciones impuestas por los disturbios antrópicos, sirve como base para la generación de alternativas de gestión y restauración (Valiente¹¹), información necesaria para el fortalecimiento del plan de manejo y restauración de la reserva y para el fortalecimiento de las estrategias de producción-conservación que aquí se llevan a cabo, las cuales tienden a detener el avance de los procesos de desertización, erosión del suelo y pérdida de fuentes de agua y cobertura vegetal.

Por estas razones se hizo necesaria la realización de un trabajo basado en el estudio de algunos aspectos biológicos y ecológicos relacionados con la interacción colibrí-flor como respuesta a la fragmentación del hábitat, con el fin de comprender los mecanismos que presenta una comunidad de colibríes para lograr la coexistencia dentro de un hábitat fragmentado, teniendo como eje principal la amplitud y el solapamiento del nicho alimenticio de la comunidad de colibríes y sus implicaciones a nivel de estructura y composición.

Con ello fue posible conocer la composición de la comunidad de colibríes de la reserva, la oferta alimenticia del bosque, y las especies utilizadas por los colibríes que aquí coexisten y patrones espaciales con respecto a la preferencia de los colibríes por algunos parches de

⁸ WIENS, Jhon A. The ecology of bird communities. Cambridge : Cambridge University Press, 1992. (V. 1 : Foundations and patterns)

⁹ BEGON, Michael; HARPER, Jhon y COLIN, Townsend. Ecología: individuos, poblaciones y comunidades. London : Blackwell Scientific Publications, 1995.

¹⁰ KEARNS, Carol; INOUE, David Y WASER, Nickolas. Endangered Mutualisms: The Conservation of Plant-Pollinator Interaction. En: Ecological Systematic. No. 29 (1998); p 83–112.

¹¹ VALIENTE, Alfonso. 2002. Vulnerability of pollination systems of columnar cacti of Mexico. En: Revista Chilena de Historia Natural. No. 75(2002); p 99-104.

los bosques estudiados. Estos fragmentos se diferencian en su composición florística, de la cual se obtuvo información sobre algunos de sus patrones estacionales y características más importantes a nivel palinológico y morfológico que permiten el desarrollo de la interacción con los colibríes.

Una herramienta fundamental en este estudio fue el análisis palinológico, el cual permitió la elaboración de tres atlas para la reserva, material con el que fue posible aclarar el ensamblaje colibrí-flor que se desarrolla dentro de esta interacción, además de profundizar en el estudio de los colibríes como vectores de polen y esporas. Por otra parte, este estudio generó información que apoya la teoría de la existencia de un corredor biológico que interconecta a la laguna de La Cocha con la Reserva El Charmolán, cuyo establecimiento ha sido considerado como primordial por parte de las comunidades de las veredas dentro de su área de influencia.

1. OBJETIVOS

1.1 OBJETIVO GENERAL

Analizar y evaluar las interacciones colibrí-flor y sus implicaciones a nivel de estructura y composición de la comunidad de colibríes en un bosque fragmentado de la Reserva Natural El Charmolán, Buesaco-Nariño.

1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Identificar las especies de plantas utilizadas por la comunidad de colibríes y evaluar si la morfología floral afecta la preferencia por el recurso alimenticio.

Evaluar la relación entre la amplitud del nicho alimenticio y la composición de la comunidad de colibríes.

Determinar el grado de solapamiento del nicho alimenticio dentro de la comunidad de colibríes.

Evaluar la relación entre el solapamiento del nicho alimenticio y la estructura y composición de la comunidad de colibríes.

2. MARCO TEÓRICO

Las comunidades biológicas tienen propiedades que resultan de la suma de los individuos y sus interacciones. Estas interacciones pueden explicar el comportamiento y la estructura de la comunidad entera, evaluada en riqueza de especies (número de especies) y abundancia (número de individuos de cada especie), que se enmarcan bajo la influencia de diferentes factores bióticos y abióticos (Begón, Harper y Colin¹²). Uno de ellos y posiblemente el más importante, es el recurso alimenticio, el cual es claramente limitante para las poblaciones, dentro de las cuales, las similitudes o diferencias que presenten respecto a su uso y aprovechamiento establecen las condiciones y patrones que definen su interacción, y de esta forma, la estructura de la comunidad (Wiens¹³).

Cualquier grado de semejanza con respecto al uso del recurso alimenticio permite la generación de competencia entre las poblaciones de la comunidad (Begón, Harper y Colin) y por lo tanto, define de una u otra forma la composición de la misma, ya que especies no aptas para la competencia dejarán de formar parte de la comunidad, permitiendo el aumento de las poblaciones de especie presentes o dando paso al ingreso de nuevas especies por la disponibilidad de nichos (Wiens¹⁴).

2.1 INTERACCIÓN COLIBRÍ-FLOR

La interacción colibrí-flor se basa en diferentes mecanismos de ajuste morfológico, ecológico y etológico que permiten restringir el grupo de visitantes florales y el número de especies visitadas; grupos que muchas veces pueden ser compartidos entre las especies de una comunidad y generar interacciones de competencia por el recurso, además de la búsqueda de estrategias que generen la repartición heterogénea del recurso y logren minimizar el grado de competencia, además de permitir la coexistencia entre las poblaciones (Amaya¹⁵, y Stiles¹⁶).

¹² BEGON, HARPER y COLIN, Op. cit.

¹³ WIENS, Op. cit.

¹⁴ Ibid.

¹⁵ AMAYA, Marisol. 1991. Análisis palinológico de la flora del Parque Nacional Natural Amacayacu (Amazonas) visitadas por colibríes (Aves: Trochilidae). Santa fe de Bogotá 1991. Trabajo de grado (Biólogo). Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Departamento de Biología.

¹⁶ STILES, Gary. 1994. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. En: The condor No.97 (1994); p. 853-878.

Dentro de la interacción colibrí-flor estas estrategias se relacionan con el nivel de acoplamiento de las dos partes, el cual se determina por aspectos morfológicos y fisiológicos como: el grado de unidad pico-corola, color de la flor, forma, tamaño y orientación espacial de la corola, fenología floral (Stiles¹⁷) y disponibilidad del néctar (Gutiérrez¹⁸); estas flores tienden a poseer corolas frecuentemente tubulares o constrictas para que su néctar sea inaccesible o accesible con dificultad para los visitantes no deseados; son inoloras, lo que las hace menos atractivas a los insectos, y normalmente son rojas, color inconspicuo para los insectos y no para las aves (Reaven¹⁹).

Estos factores determinan el éxito de la polinización, dentro de la cual, los polinizadores influyen fuertemente en el éxito reproductivo y en el flujo de genes de las poblaciones de plantas, al determinar la dispersión del polen. Este es uno de los factores más importantes del flujo de genes, el cual se puede ver alterado por la interferencia de granos heteroespecíficos (Campbell²⁰) que disminuyen el éxito reproductivo de las poblaciones de plantas (Feinsinger, *et al.*²¹), al interferir química o fisiológicamente la adhesión de los granos coespecíficos con la superficie estigmática (Murcia y Feinsinger²²).

La cantidad de polen que llega a las flores coespecíficas está determinado no sólo por los polinizadores compartidos, sino también por la distancia que el polen permanece en ellos. Si un polinizador transporta polen de muchas especies, aumenta la distancia a la que el polen puede viajar y disminuye las posibilidades de que sea llevado a su destino: el estigma de plata coespecifica, lo que influye potencialmente en la tasa de transferencia polínica y de dispersión de genes (Campbell²³). Otro factor que influye en la cantidad de

¹⁷ STILES, Gary. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* No. 68 (1981). p. 323-351.

¹⁸ GUTIERREZ, Aquiles, ROJAS, Sandra. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos del Volcán Galeras, sur de Colombia. Bogotá, 2001. Trabajo de grado. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología.

¹⁹ RAVEN, Peter. Why are bird-visited flowers predominantly red? *En: Evolution*, Vol. 26; No. 4 (1972); p. 674-674.

²⁰ CAMPBELL, Diane. Pollen and gene dispersal: the influences of competition for pollination. *En: Evolution* vol. 39, No. 2 (1985); p. 418-431.

²¹ FEINSINGER, Peter; MURRAY, Greg; KINSMAN, Sharon and BUSBY, William. Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. *En: Ecology*. Vol. 62, No. 2. (1986); p. 449-464.

²² MURCIA, Carolina y FEINSINGER, Peter. Interspecific pollen loss by hummingbird visiting flower mixtures: effects on floral architecture. *En: Ecology*. Vol. 77, No. 2. (1996); p. 550-560.

²³ CAMPBELL, Op. cit., p. 418-431.

polen coespecífico depositado, es la cantidad de granos de polen disponibles en cada flor, la cual está determinada por la apertura gradual de las anteras, definida por la estrategia de polinización de la especie y por algunas de las condiciones bajo las cuales se desarrolla la interacción; por ejemplo, las plantas que reciben muchas visitas, maximizan la cantidad de polen que donan a otros estigmas haciéndolo en presentaciones de dosis pequeñas (Thomson, *et al*²⁴).

Las especies polinizadas por insectos presentan anteras que se abren de forma gradual en numerosas dosis, ya que altas dosis significarían malgastar el polen, debido a que la tasa de remoción de polen es alta y la de deposición baja, contrario a las especies polinizadas por colibríes, cuyas anteras presentan el polen de forma menos restrictiva, en menos dosis, pero más grandes, debido a que sus polinizadores tienen altas tasas de deposición y bajas de remoción (Castellanos, Wilson y Thomson^{25,26}).

Estos aspectos se resumen en la “teoría de la presentación del polen”, la que sugiere que además de las características florales mencionadas anteriormente, el horario y control de la liberación de los granos de polen también ejercen una fuerza de selección para el éxito de la polinización (Thomson, *et al.* ²⁷).

En general, la morfología, el comportamiento de los visitantes florales, la estructura genética y la dispersión espacial de las poblaciones de plantas ejercen la mayor influencia directa sobre el sistema de polinización; sin embargo, otros factores que no corresponden a la efectividad de la transferencia del polen pueden intervenir, como: la interacción polen-estigma y una variedad de mecanismos de incompatibilidad, el polen de diferentes individuos en la misma población puede alterar su efectividad, o herbívoros pueden intervenir en el desarrollo de los frutos (Stiles²⁸).

²⁴ THOMSON, James et al. Pollen presentation and pollination syndromes, with special reference to *Penstemon*. En: Plant Species Biology, No. 15. (2000); p. 11-29.

²⁵ CASTELLANOS, María Clara; WILSON, P. Y THOMSON J. D. Pollen transfer by hummingbird and bumblebees, and the divergence of pollination modes in *Penstemon*. En: Evolution. Vol. 57, No. 12. (2003); p. 2742-2752

²⁶ CASTELLANOS, María Clara; WILSON, P. Y THOMSON J. D. Anti-bee and pro-bird changes during the evolution of hummingbird pollination in *Penstemon* flowers. En: Journal evolution biology No. 17. (2004); p. 876-885.

²⁷ THOMSON, James et al. Op. cit., p.11-29.

²⁸ STILES, Gary. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. En: Biotropica. Vol. 10, No. 3 (1978); p. 194-210.

2.2 COMPETENCIA Y COEXISTENCIA

La interacción colibrí-flor entabla una relación de mutualismo (Stiles²⁹) y a su vez establece interacciones de competencia intra e interespecífica por la obtención de un polinizador efectivo para las especies vegetales y de néctar y polen para los colibríes, recursos ofrecidos por las flores como recompensa por la polinización (Amaya, Stiles y Rangel³⁰).

2.2.1 Competencia y coexistencia de especies vegetales. La competencia entre las especies vegetales se basa en que muchas veces éstas comparten sus polinizadores, lo que afecta el rendimiento de sus procesos individuales de polinización (Stiles³¹); sin embargo, la competencia disminuye al reducir el solapamiento fenológico (Grases y Ramírez³² y Cole³³) y separar la ubicación de las cargas de polen sobre el polinizador (Camero³⁴, Gutiérrez, Carrillo y Rojas³⁵), y Rodríguez y Stiles³⁶).

Esta segregación espacial permite un menor solapamiento de las cargas de polen, y por lo tanto, una menor interferencia en los procesos de polinización (Lagos³⁷), la cual disminuye entre especies relacionadas filogenéticamente, ya que presentan un mayor

²⁹ STILES, Gary. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* No. 68. (1981), p. 323-351.

³⁰ AMAYA, Marisol; STILES, Gary y RANGEL, Orlando. Interacción planta-colibrí en Amacayacu (Amazonas, Colombia): Una perspectiva palinológica. *En: Caldasia*. Vol. 3; No. 1. (2001); p. 301-322.

³¹ STILES, Gary. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* No. 68. (1981); p. 323-351.

³² GRASES, C., RAMÍREZ, N. 1998. Biología reproductiva de cinco especies ornitófilas en un fragmento de bosque caducifolio secundario en Venezuela. *En: Biología tropical* Vol. 46, No. 4 (1998); p. 1095-1108

³³ COLE, Blaine. 1981. Overlap, regularity and flowering phenologies. *En: The American Naturalist*. Vol. 117, No. 6. (1981); p. 993-997.

³⁴ CAMERO, Alejandro. Estrategias de forrajeo de colibríes y su impacto en la biología reproductiva de *Aphelandra barkleyi* (Acanthaceae). Santa fe de Bogotá, 1997. 50 p. Trabajo de grado, (Biólogo). Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología.

³⁵ GUTIERREZ, Aquiles; CARRILLO, Esteban y ROJAS, Sandra. 2004. Guía ilustrada de los colibríes de la Reserva Natural Río Nambí. Bogotá : FPAA : FELCA : ECOTONO, 2004.

³⁶ RODRIGUEZ FLOREZ, Claudia y STILES, Gary. 2005. Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la Amazonía colombiana. *En: Ornitología colombiana*. No. 3. (2005); p. 7-27.

³⁷ LAGOS, Nicolas. Efecto diferencial de la fragmentación del hábitat en especies con sistema de polinización especialista y generalista. *En: Curso de ecología en ambientes fragmentados*. Santiago de Chile : Universidad de Chile, 2005.

distanciamiento en la ubicación de sus palinomorfos dentro del vector (Gutiérrez, Rojas y Stiles³⁸), ésta está determinada por la longitud, curvatura y orientación de la flor que determinan la posición en la que el colibrí liba de la flor, y por lo tanto, el lugar del cuerpo del colibrí en el que quedará depositada la carga de polen (Stiles³⁹) al restringir directamente la orientación del visitante (Fenster⁴⁰, y Rodríguez, y Stiles⁴¹).

La inexistencia de dicha segregación o bajos niveles de ésta, generan la contaminación de los granos interespecíficos, lo que genera diferentes problemas para el éxito reproductivo de las plantas; por ejemplo, se ha reportado la disminución del 51% de granos transportados, por acción de la presencia de granos de otras especies, lo que sugiere que el movimiento de polen interespecífico tiene el potencial de actuar como una gran fuerza selectiva a través de la cual, las especies florales compiten (Campbell⁴²), lo que hizo necesario el desarrollo de mecanismos de repartición del espacio morfológico de sus vectores de polinización.

En consecuencia, en grupos florales mixtos, las especies que presentan divergencias en su arquitectura sexual tienden a tener menos transferencia de polen intraespecífico y menos obstrucción de los componentes reproductivos, tanto femeninos como masculinos, que las plantas con arquitectura sexual similar. Esta hipótesis es llamada “hipótesis de la arquitectura sexual” según la cual, la selección natural favorece a la divergencia en la arquitectura de las partes reproductivas (localización de anteras y estigma) entre especies muy relacionadas taxonómicamente o que crecen generalmente en grupos mixtos de plantas y que comparten polinizadores, como un mecanismo para reducir la competencia (Murcia y Feinsinger⁴³).

Por otra parte, la fenología de una población de plantas puede afectar el éxito reproductivo de otras especies por competición por polinizadores; en el caso en el que se

³⁸ GUTIERREZ, ROJAS y STILES. Op. cit., p. 1-9. GUTIERREZ, Aquiles; ROJAS, Sandra y STILES, Gary. Las interacciones ecológicas y estructura de una comunidad altoandina de colibríes y flores en la cordillera oriental de Colombia. En: Ornitología Colombiana. No.7. (2008); p.17-42.

³⁹ STILES, Gary. 1975. Ecology, flowering phenology , and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. En: Ecology. Vol. 56. (1975); p. 285-301.

⁴⁰ FENSTER, Charles. Selection on floral morphology by hummingbirds. En: Biotropica Vol. 23, No. 1. (1991); p.: 98-101.

⁴¹ RODRIGUEZ y STILES, Op. cit, p.7-27.

⁴² CAMPBELL, Diane. Pollen and gene dispersal: the influences of competition for pollination. En: Evolution. Vol. 39, No. 2. (1985); p. 418-431.

⁴³ MURCIA y FEINSINGER, Op. cit., p.550-560

presenten pocos polinizadores y muchas flores, los polinizadores visitarán flores más “gratificantes” energéticamente (Cole⁴⁴), disminuyendo la frecuencia de visitas a las otras especies; mientras que en el caso contrario, donde hayan pocas especies florales y una alta riqueza de polinizadores, aumenta la frecuencia de visitas a especies no tan “gratificantes” energéticamente, lo que favorece el transporte de una alta cantidad de polen contaminado, ocasionando una baja efectividad de la polinización (Feinsinger⁴⁵).

2.2.2 Competencia y coexistencia de especies animales. De igual manera, los colibríes presentan diferentes estrategias tendientes a disminuir la competencia, tanto intra como interespecífica, las cuales se basan en aspectos ecomorfológicos (Ayala⁴⁶, Amaya, Stiles y Rangel⁴⁷, Camero,⁴⁸ y Rodríguez y Stiles⁴⁹) y etológicos de las especies (Ayala⁵⁰ y Gutiérrez, Carrillo y Rojas⁵¹).

Donde las diferencias inter e intraespecíficas con respecto a la longitud y curvatura del pico, tamaño del cuerpo y disco de sustentación del ala, además de estrategias de forrajeo y preferencia de micro hábitats, son aspectos importantes para disminuir la competencia por el recurso y generar la coexistencia entre las especies dentro de la comunidad.

Los mecanismos de coexistencia entre las especies que conforman la comunidad nuclear deben ser más efectivos, ya que es el grupo de especies que se presenta durante la mayor parte del año dentro de un área, y por lo tanto, comparten tiempo, espacio y recursos

⁴⁴ COLE, Op. cit., p. 993-997.

⁴⁵ FEINSINGER, Peter. 1987. Ecological interactions between plants and hummingbird in successional tropical community. En: Ecological Monographs No. 48. (1987); p. 269-287.

⁴⁶ AYALA, Victoria. Aspectos de la relación entre *Thalurania furcata colombica* (Aves: Trochilidae) y las flores en que liba, en un bosque subandino. En: Caldasia. Vol. 14. (1986); p.550-562

⁴⁷ AMAYA, Marisol., STILES, Gary y RANGEL, Orlando. Interacción planta-colibrí en Amacayacu (Amazonas, Colombia): Una perspectiva palinológica. En: Caldasia Vol. 3, No. 1. (1991); p. 301-322.

⁴⁸ CAMERO, Alejandro. Estrategias de forrajeo de colibríes y su impacto en la biología reproductiva de *Aphelandra barkleyi* (Acanthaceae). Santa fe de Bogotá, 1997. 50 p. Trabajo de grado, (Biólogo). Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología.

⁴⁹ RODRIGUEZ y STILES, Op. cit, p.7-27.

⁵⁰ AYALA, Victoria. 1986. Aspectos de la relación entre *Thalurania furcata colombica* (Aves: Trochilidae) y las flores en que liba, en un bosque subandino. En: Caldasia. Vol. 14. (1986); p.550-562.

⁵¹ GUTIERRES, CARRILLO, y ROJAS, Op. cit.

GUTIERREZ, Aquiles; ROJAS, Sandra y STILES, Gary. 2004. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos. En: Ornitología Neotropical. No. 15. (2004); p. 1-9.

ofrecidos; contrario a la comunidad secundaria conformada por las especies raras u ocasionales (Feinsinger y Colwell⁵²).

No obstante, cuando la abundancia del recurso aumenta y declina su diversidad, los colibríes utilizan con mayor frecuencia los recursos abundantes; esta convergencia puede incrementar el solapamiento del nicho, el que puede ser irrelevante si los recursos son superabundantes. Por el contrario, cuando el nivel de los recursos declina, la coexistencia entre las especies debería evitar el solapamiento.

Otra forma para evitar el solapamiento del nicho, es la tendencia de los colibríes de similares tamaños corporales a segregarse en diferentes elevaciones y tipos de hábitats, lo que sugiere que presentan competencia excluyente entre ellos por recursos similares; mientras que especies de diferentes tamaños frecuentemente coexisten localmente en el mismo tipo de hábitat, lo que hace pensar que utilizan diferentes recursos (Kodric-Brown, *et al*⁵³).

2.3 AMPLITUD Y SOLAPAMIENTO DEL NICHOS

El término de nicho se define como el rango completo de condiciones y recursos dentro del cual un organismo puede vivir y reproducirse. En este rango se encuentran aquellas, a las cuales el organismo está adaptado (nicho fundamental), la porción de éste que la especie realmente explota en presencia de competidores es el nicho efectivo o la amplitud del nicho (Rougharden⁵⁴ y Smith y Smith⁵⁵) y la cantidad de éste que es compartido entre dos o más especies se define como solapamiento del nicho.

La cantidad de nicho solapado es proporcional al grado de competencia por el recurso; sin embargo, un alto grado de solapamiento no siempre indica una alta interacción competitiva; de hecho, no tiene por qué haber escasez de recursos; un extenso solapamiento de nicho puede indicar que hay poca competencia y que los recursos son abundantes (Smith y Smith⁵⁶).

⁵² FEINSINGER, Peter y COLWELL, Robert. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. En: American zoologist No. 18. (1978); p. 779-795.

⁵³ KODRIC BROWN, Astrid et. al. Organization of a tropical island community of hummingbird and flowers. En: Ecology. Vol. 65, No. 5. (1984); p. 1358-1368.

⁵⁴ ROUGHGARDEN, Jhonathan. Evolution of niche width. En: The American Naturalist. Vol. 952, No. 106. (1972).

⁵⁵ SMITH, Roberto Y SMITH, Thomas. Ecología. 4 ed. Madrid : Pearson Educación, 2001.

⁵⁶ Ibid.

El cambio de la amplitud del nicho, o de su solapamiento, está asociado a cambios en el tamaño de la población, ya que un incremento en la densidad de la población obliga a algunos individuos, o a la población completa, a explotar un más amplio rango de hábitats y de recursos para evitar la competencia intraespecífica; esta expansión del nicho puede incrementar el solapamiento con otras especies (Feinsinger⁵⁷); no obstante, la competencia es denso-dependiente, su fuerza depende de la cantidad de solapamiento del nicho entre los diferentes individuos, la cantidad de solapamiento depende de la amplitud del nicho de las especies y ésta a su vez, de la cantidad de individuos incluidos en la interacción (Fenster⁵⁸).

Los recursos cambian temporalmente en abundancia y diversidad, lo que puede generar cambios en la amplitud del nicho y solapamiento, o cambios en la tasa de inmigración o emigración de la comunidad como respuesta a la disponibilidad de los recursos. (Feinsinger⁵⁹). Por otra parte, el nivel de solapamiento del nicho puede ser alto sin que esto resulte en una eventual exclusión competitiva; la carencia de interacciones especialistas en áreas en procesos de sucesión permite a los individuos y al gremio en general, responder plásticamente a la disponibilidad de néctar (Feinsinger⁶⁰).

2.4 FACTORES ESTRUCTURALES DE LA COMUNIDAD

La especialización y la repartición de los recursos son muy importantes en la estructura de las comunidades (Saénz⁶¹), ya que el número de especies que puede coexistir en un gremio refleja la diversidad de la disponibilidad de sus recursos; la baja diversidad de recursos, incluso con un incremento en la abundancia de los mismos, puede generar una reducción de la diversidad de especies (Feinsinger⁶²).

⁵⁷ FEINSINGER, Peter. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. Ecological monographs No. 46 (1976); p. 257-291.

⁵⁸ FENSTER, Op. cit., p. 98-101.

⁵⁹ FEINSINGER, Op. cit., p. 257-291.

⁶⁰ Ibid., p. 257-291.

⁶¹ SÁENZ, Julio Cesar. 2003. Comparación entre cargas de polen transportadas por *Coeligena torquata* y *Helianthus exortis* (Aves: Trochilidae) en un bosque montano de la cordillera central de Colombia. Medellín, 2003. Tesis de maestría. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Ciencias Forestales.

⁶² FEINSINGER, Op. cit., p. 257-291.

Esto se debe a que la riqueza está regulada por la competencia entre los miembros de la comunidad, al considerar la diversidad de especies como la función de tres factores: 1). La diversidad de recursos disponible. 2). La porción promedio de los recursos usados por cada especie (amplitud del nicho) y 3). El promedio del nicho de una especie que es compartido con otro taxa (solapamiento de nicho) (Terborgh y Weske⁶³),

La interacción mutualista es al menos tan importante como la competencia interespecífica entre los colibríes, en la determinación de la organización de la comunidad (Kodric⁶⁴), ya que el incremento en la abundancia de una de las partes interactuantes puede aumentar la abundancia de la otra al disminuir el solapamiento del nicho por diversos factores de solapamiento entre ellos (Heithaus⁶⁵).

Por otra parte, una población en competencia, al aumentar su densidad, disminuye la densidad de las demás especies con las que está compitiendo, y posiblemente genera exclusión de la misma, alterando la abundancia y la riqueza dentro de la comunidad (Feinsinger, Tiebout III y Young⁶⁶), sin embargo, es necesario tener en cuenta las variaciones temporales de los recursos, ya que dada la velocidad de la tasa de variación de su abundancia, las especies pueden coexistir sin dar tiempo a que una de ellas se extinga y así poder predominar alternativamente (Margalef⁶⁷).

No obstante, no siempre la competencia estructura la comunidad, ya que factores externos como la depredación, la baja calidad de los alimentos o el clima, pueden mantener la abundancia a bajos niveles, en los que la competencia puede resultar despreciable. Incluso cuando la competencia es potencialmente intensa, las especies pueden coexistir, en este caso, la competencia puede afectar la abundancia de las poblaciones, pero no determina necesariamente la composición de la comunidad (Begón, Harper y Colin⁶⁸).

⁶³ TERBORGH, Jhon and WHESE, Jhon. The role of competition in the distribution of Andean birds. En: Ecology No 56 (1975); p. 572-576.

⁶⁴ KODRIC, Op. cit., p. 1358-1368.

⁶⁵ HEITHAUS, Raymond. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. En: Annals of the Missouri Botanical Garden. No. 61. (1974); p. 675-691.

⁶⁶ FEINSINGER, Peter; TIEBOUT III, Harry y YOUNG, Bruce. 1991. Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interaction? Field experiments. En: Ecology. Vol. 72, No. 6. (1991); p. 1953-1963

⁶⁷ MARGALEF, Ramón. Ecología. 3 ed. Barcelona : Planeta, 1983.

⁶⁸ BEGON, Michael; HARPER, Jhon Y COLIN, Townsend. 1995. Ecología: individuos, poblaciones y comunidades. London : Blackwell Scientific Publications, 1995.

2.5 INTERACCIÓN COLIBRÍ FLOR EN ÁREAS FRAGMENTADAS

La descripción anterior de la interacción colibrí-flor, y lo que ello conlleva, resulta de estudios realizados en comunidades naturales, donde su composición florística es, en su mayoría, especies nativas; sin embargo, actualmente se presenta un gran número de disturbios antrópicos sobre las áreas naturales que generan áreas fuertemente intervenidas (Grases y Ramírez⁶⁹), situación que ha modificado la dinámica de polinización.

Esta dinámica se ve alterada principalmente por la invasión de especies animales y vegetales no nativas a los ecosistemas naturales, lo que altera los procesos ecológicos y evolutivos (Lagos⁷⁰, Valiente⁷¹) al intensificar la competencia entre las especies nativas por el vector polínico; hecho que afecta la biología reproductiva de estas poblaciones y genera la aparición de polinizadores sustitutos a los naturales, además de fomentar competencia y la posible exclusión de las especies nativas (Grases y Ramírez⁷²).

Estos factores inducen grandes cambios en la disponibilidad de los recursos, la creación de nuevas relaciones y/o la destrucción de las existentes (Lagos⁷³); por ejemplo, la fragmentación de los bosques modifica la estructura y composición vegetal del bosque al afectar la permanencia de muchas especies vegetales y presumiblemente de sus mutualistas (Aizen, Vásquez y Smith⁷⁴). Además, promueve la disminución de la tasa de visitas florales (Cane⁷⁵, 2001 y Lagos⁷⁶) por sus polinizadores, lo que altera la dinámica de la interacción planta-polinizador dentro del bosque; sin embargo, el grado de especialización de la polinización determina la respuesta de la planta al disturbio, ya que los animales se han convertido en un mecanismo eficiente de polinización y han creado

⁶⁹ GRASES, C., RAMÍREZ N. Biología reproductiva de cinco especies ornitófilas en un fragmento de bosque caducifolio secundario en Venezuela. En: Biología tropical Vol. 46, No. 4. (1998); p. 1095-1108.

⁷⁰ LAGOS, Nicolás. Efecto diferencial de la fragmentación del hábitat en especies con sistema de polinización especialista y generalista. En: Curso de ecología en ambientes fragmentados. (2005). Santiago : Universidad de Chile, 2005.

⁷¹ VALIENTE, Alfonso. Vulnerability of pollination systems of columnar cacti of Mexico. En: Revista Chilena de Historia Natural. No. 75: (2002); p. 99-104.

⁷² GRASES y RAMÍREZ, Op. cit., p. 1095-1108

⁷³ LAGOS, Op. cit.

⁷⁴ AIZEN, VASQUEZ Y SMITH, Op. cit., P. 79-97.

⁷⁵ CANE, James. 2001. Habitat, fragmentation and native bees: a premature verdict? En: Conservation Ecology. Vol. 5, No. 1. (2001); p. 56-69.

⁷⁶ LAGOS, Op. cit.

una dependencia que ha aumentado la susceptibilidad de las plantas a la fragmentación y a otras formas de perturbación del hábitat (Ashwort *et al*⁷⁷),

⁷⁷ASHWORT, Lorena et. al. Why do pollination generalist and specialist plants species show similar reproductive susceptibility to hábitat fragmentation. En: Journal of ecology. No. 92. (2004); p. 717-719.

3. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

Afecta la amplitud del nicho alimenticio a la composición de la comunidad de colibríes en un bosque fragmentado?

Es el solapamiento del nicho un factor que determina la estructura y la composición de la comunidad de colibríes en un bosque fragmentado?

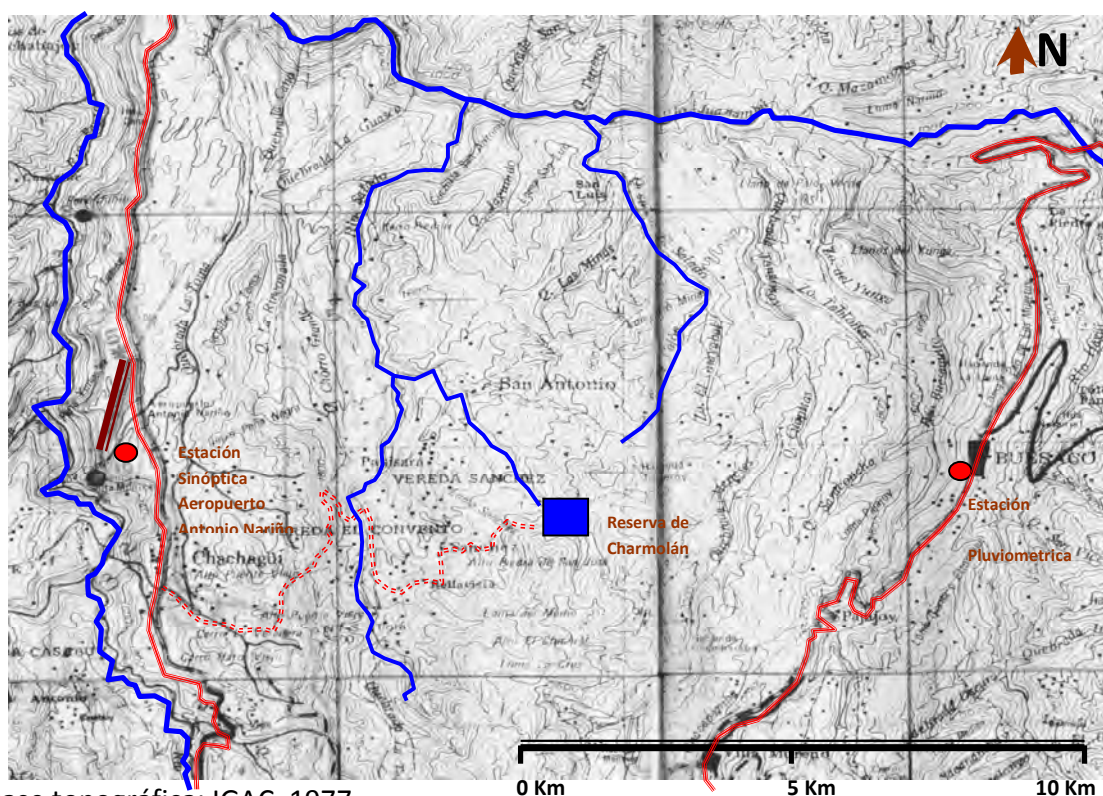
Es la morfología floral un factor que determina el uso del recurso alimenticio de la comunidad de colibríes en un bosque fragmentado?

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en un bosque seco montano a los 2.200 m dentro de la Reserva Natural El Charmolán; ésta se ubica en la vertiente occidental de la cordillera centro-oriental, en la vereda Hatotongosoy, municipio de Buesaco-Nariño, figura 1. ($01^{\circ}22'38,00''$ N; $77^{\circ}13'28,00''$ W). En esta zona se presenta un patrón climático unimodal, en el cual, el periodo seco comprende los meses de junio hasta septiembre y la época de lluvias se presenta entre los meses de octubre y mayo, figura 2, la temperatura promedio es de 19° C y la precipitación media anual es de 1 160 mm/año (Narváez⁷⁸).

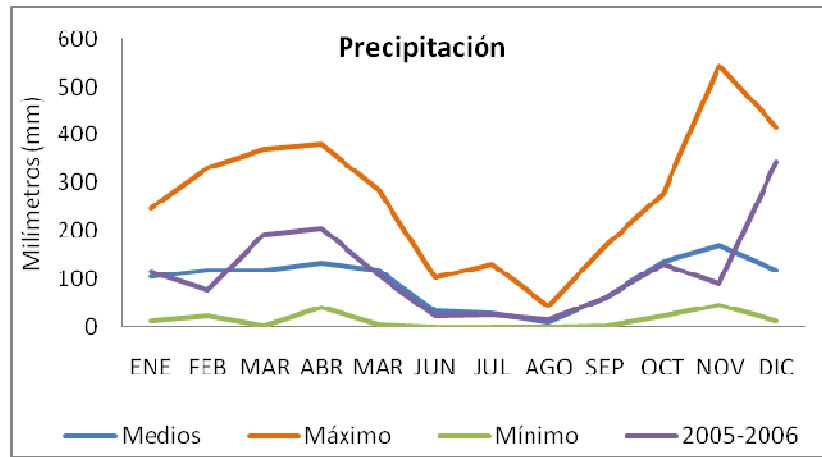
Figura 1. Localización de la Reserva Natural El Charmolán.



Base topográfica: IGAC, 1977

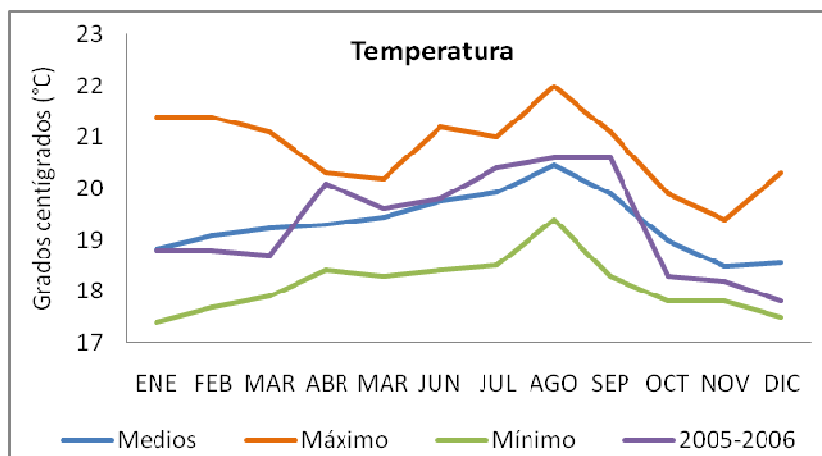
⁷⁸ NARVAEZ, Germán. Climatología de la región circundante a la Reserva Natural El Charmolán. Documento sin publicar. 2009.

Figura 2. Precipitación máxima, mínima y media de los últimos 19 años y durante el periodo de muestreo en el área de la Reserva Natural El Charmolán



Fuente: IDEAM, 2008

Figura 3. Temperatura máxima, mínima y media de los últimos 19 años y durante el periodo de muestreo en el área de la Reserva Natural El Charmolán



Fuente: IDEAM, 2008

Según la clasificación de zonas de vida de Holdridge⁷⁹, la reserva pertenece a una transición entre bosque húmedo premontano (bh-PM) y bosque seco premontano (bs-

⁷⁹ HOLDRIDGE, L.R. Ecología basada en zonas de vida. San Jose de Costa Rica : Instituto Interamericano de cooperación para la agricultura, 1996. 216 p.

PM), que comprende un área de 85 Ha y presenta pendientes entre los 5 y 60 grados, por lo que han sido topográficamente caracterizados como terrenos ondulados a fuertemente ondulados, (ASOCIACION PARA EL DESARROLLO CAMPESINO⁸⁰).

La reserva presenta zonas de cultivos, bosque de roble, bosques secos intervenidos, fragmentos en proceso de regeneración natural, pastizales y potreros con coberturas arbórea, (Ortiz⁸¹), encontrando extensiones con predominancia de especies herbáceas, zonas de bosque mixto, donde se entremezclan especies cultivadas y silvestres, y áreas de bosque natural en proceso de regeneración de diferentes edades (Velásquez⁸²).

El bosque en regeneración temprana presenta dominancia de arbustos y la presencia de estratos semiarbusivos y arbustivos, principalmente *Dodonaea viscosa* y *Monnina sp*, mientras que el bosque en regeneración avanzada presenta además de estos estratos el subarboreo, y está conformado principalmente por especies como *Anona quinduensis*, *Miconia versicolor*, *Piper bogotense* y *Geissanthus sp*.

En el bosque maduro se presenta una menor abundancia de individuos que en los bosques anteriores, pero una mayor diversidad con respecto a estratos vegetales, encontrando además de los presentes en el bosque en regeneración, el estrato arbóreo, del cual predominan especies como *Quercus humboldtii* y *Palicourea angustifolia*.

Por otra parte, en el bosque mixto se encuentran especies cultivadas y silvestres, presentándose aquellas dedicadas a la reforestación como *Cordia alliodora*, *Montanoa quadrangularis* y *Delostoma integrifolium*, y aquellas destinadas a la alimentación humana y animal como *Trichanthera gigantea*, *Erythrina edulis*, *Phaseolus dumosus* y *Saccharum officinarum* (Velásquez⁸³).

⁸⁰ ASOCIACION PARA EL DESARROLLO CAMPESINO – ADC-. Caracterización de la Reserva Natural Privada Charmolán. Buesaco : ADC. 2002.

⁸¹ ORTIZ R. A. Caracterización de la reserva el Charmolán, municipios de Chachagui y Buesaco, Nariño. Ibagué : Universidad del Tolima, Facultad de Ciencias, Programa de Biología, 2002.

⁸² VELÁSQUEZ, César. Atlas palinológico de la flora vascular paramuna de Colombia: Angiospermae. Medellín : Universidad Nacional de Colombia, 1999.

⁸³ Ibid.

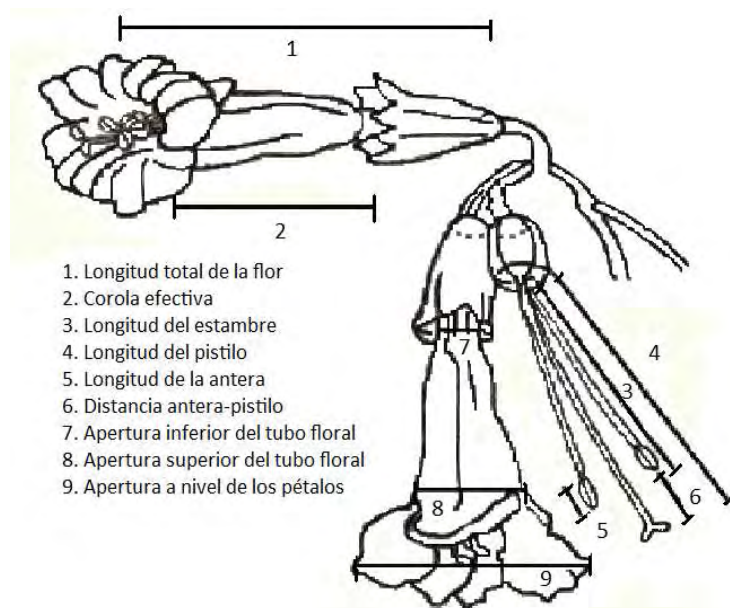
4.2 TRABAJO DE CAMPO

La fase de recolección de la información en campo se realizó dentro del proyecto “Heterogeneidad espacial y dinámica de comunidades aviarias en la Reserva Natural El Charmolán, municipio de Buesaco Nariño, Colombia”, en el cual se realizó un muestreo mensual de seis días durante diez meses; dentro de los cuales se trabajó con un esfuerzo de muestreo de doce horas/día. La jornada inició a las 06:00 h y culminó a las 18:00h.

4.2.1 Muestras vegetales. Se realizó un inventario de las especies dentro de la reserva que presentaran síndrome de ornitofilia; flores de colores brillantes, frecuentemente rojas, naranja y amarillas y corolas tubulares de diferentes longitudes y curvaturas.

Este inventario se realizó durante recorridos dentro de la reserva, en los cuales se tomaron muestras vegetales fértiles junto a sus respectivos botones florales; el material de cada especie fue rotulado y almacenado en bolsas plásticas diferentes para evitar una posible contaminación por transferencia de granos de polen entre muestras, estos datos fueron utilizados para la determinación de la riqueza del recurso ofrecido a la comunidad de colibríes a estudiar. La descripción de las flores obtenidas se realizó teniendo en cuenta características como: color de la flor, número y disposición de los estambres y posición del pistilo; se tomaron medidas de la longitud total de la flor, corola efectiva, largo de los estambres y pistilo, distancia entre anteras-pistilo y el diámetro de la abertura floral, como se puede apreciar en la figura 4.

Figura 4. Caracteres florales tenidos en cuenta dentro del estudio



Para la toma de cargas polínicas de botones florales, se tomaron cargas de polen de botones antes de anthesis para evitar muestras contaminadas debido a la posible transferencia de granos de polen por vectores polínicos, tales como viento, insectos, aves y/o mamíferos. Los botones escogidos presentaron un estado de madurez avanzado con el fin de evitar la presencia de granos de polen inmaduros en la muestra, los que pueden presentar características morfológicas diferentes a los granos maduros y viables (Velásquez⁸⁴).

La carga polínica de los botones de los individuos a analizar se obtuvo mediante la colecta de sus anteras, las cuales fueron extraídas de la flor y colocadas inmediatamente en tubos viales en solución alcohol-glicerina en proporción 3:1, con el objetivo de conservarlas hasta el momento de su procesamiento en el laboratorio. (Fonnegra⁸⁵). Los tubos fueron etiquetados con el nombre de la especie vegetal a la cual pertenece el material y la fecha de colecta.

Con el fin de obtener un material de referencia más completo, se procedió a la toma de cargas polínicas de botones herborizados procedentes del Herbario PSO de la Universidad de Nariño de especies reportadas para la reserva El Chormolán (Velásquez⁸⁶), para lo cual se colectaron botones florales de individuos pertenecientes a las especies reportadas para la reserva.

Los individuos seleccionados fueron aquellos que presentaron las condiciones anteriormente planteadas para ser considerados óptimos dentro de un estudio palinológico, que pertenecieran a zonas aledañas al área de estudio o que hayan sido reportadas en alturas semejantes a esta.

Esta última medida fue tomada en cuenta a pesar de que el grano de polen es considerado un carácter taxonómico interespecífico, y que por lo tanto no presenta modificaciones por cambios ambientales. Debido a esto, las cargas polínicas de una misma especie encontradas en hábitats diferentes van a presentar las mismas características morfológicas (Fonnegra⁸⁷).

Los botones colectados se almacenaron en bolsas de papel, que posteriormente fueron selladas y rotuladas con el nombre de la especie, localidad, altura, nombre y número de

⁸⁴ Ibid.

⁸⁵ FONNEGRA, Ramiro. Métodos de estudio palinológico. Medellín : Universidad de Antioquia, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Departamento de Biología, 2007.

⁸⁶ VELÁSQUEZ, Op. cit.

⁸⁷ FONNEGRA, Op.. cit.

colector; para ser posteriormente transportadas al Laboratorio de Palinología y Paleocología de la Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín, donde fueron procesadas.

4.2.2 Muestras animales. Se utilizaron redes de niebla para la captura de individuos y se realizaron observaciones de campo que permitieron confirmar y ampliar la lista de especies vegetales visitadas por los colibríes. Se realizaron observaciones de dos horas a lo largo de caminos pertenecientes a la reserva; registrando especialmente las visitas realizadas por los colibríes a las diferentes especies vegetales, teniendo en cuenta la fecha, hora de visita y especies involucradas.

Para la captura de individuos se extendieron 24 redes de niebla repartidas en bosque maduro y bosque en regeneración; estas permanecieron abiertas doce horas/día, de 06:00 h a 18:00h. Los colibríes capturados fueron identificados utilizando la Guía de Aves de Colombia (Hilty y Brown⁸⁸), y sus características morfométricas fueron registradas teniendo en cuenta las siguientes medidas: largo del culmen total, culmen expuesto, largo de la narina, alto del pico a nivel de la narina, ancho de la narina, ancho de la comisura, cuerda alar, largo del tarso y peso. Estos datos fueron relacionados con características morfológicas y anatómicas de las especies vegetales visitadas.

Con el fin de determinar patrones de repartición morfológica de los granos de polen dentro del vector, se tomaron cargas polínicas diferenciadas morfológicamente dentro del colibrí (Gutiérrez, Carrillo y Rojas⁸⁹, y Gutiérrez, Rojas y Stiles⁹⁰). Para esto se realizaron barridos con gelatina coloreada sobre las superficies de contacto: maxila (mandíbula superior), mandíbula (inferior) frente y garganta, señaladas en la figura 4. Las muestras se tomaron inmediatamente se retiró el individuo de la red, evitando así la manipulación de las superficies de contacto y consecuentemente la pérdida de las muestras, las cuales fueron conservadas herméticamente en un tubo viales rotulado con la fecha de colecta, especie a la cual pertenece y zona anatómica de la cual fue tomada.

Las cargas polínicas presentes en los colibríes no se tomaron directamente del individuo en la red, por considerar que al aumentar el tiempo de manipulación en esta, se genera una condición de mayor estrés en el individuo que posiblemente ocasione su muerte; por otra parte, de esta forma es posible disminuir el tiempo de contacto del colibrí con la red

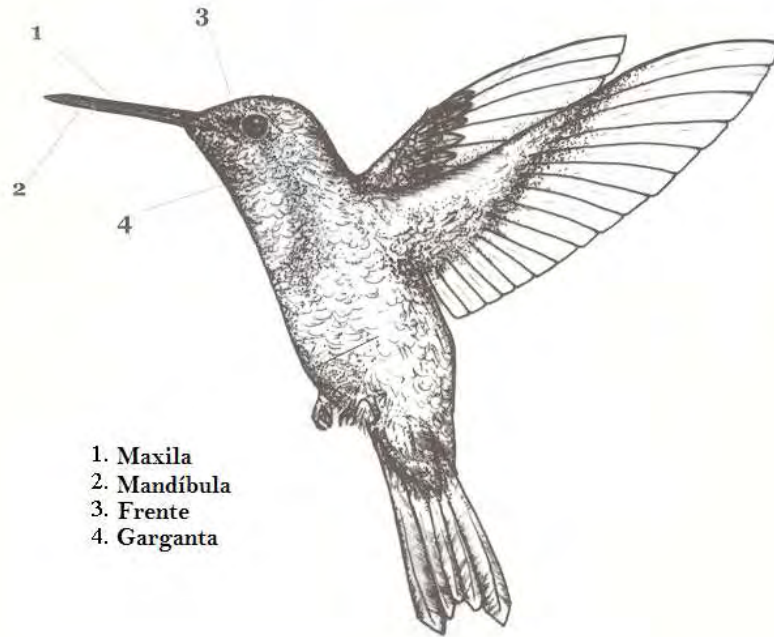
⁸⁸ HILTY, Steven y BROWN, William. Guía de las aves de Colombia. Ne York : Princeton University Press, 1986.

⁸⁹ GUTIERREZ, CARRILLO y ROJAS; Op.cit.

⁹⁰ GUTIERREZ, Aquiles; ROJAS, Sandra y STILES, GARY. 2004. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos. En: Ornitología Neotropical. No. 15. (2004); p. 1-9.

de niebla, y así minimizar las posibilidades de contaminar la carga por entrar en contacto con palinomorfos contaminantes presentes en la red y provenientes de otros vectores polínicos, principalmente de la lluvia polínica.

Figura 5. Regiones anatómicas del colibrí que entran en contacto con polen



Modificada de Gutiérrez *et al*, 2004

4.3 TRABAJO DE LABORATORIO

Se identificaron las muestras botánicas recolectadas en campo, mediante el empleo de claves taxonómicas en literatura especializada (Cronquist⁹¹, Gentry⁹², Harris y Woolf⁹³,

⁹¹ CRONQUIST, A. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. *En*: Brittonia. Vol. 34, No. 2. (Abril, 1982); p. 268-270. New York : Columbia University Press, 1982.

⁹² GENTRY, Alwyn. . A field guide to the families and genera of woody plants of northwestern South America (Colombia, Ecuador, Perú) with supplementary notes on herbaceous taxa. Washington : Conservation International, 1993. 895 p.

⁹³ HARRIS, J. Y WOOLF, M. 1994. Plant Identification terminology: An Illustrated glossary. Utah : Spring Lake Publishing, 1994.

Mendoza y Ramírez⁹⁴ y Mendoza, Ramírez y Jimenez⁹⁵), Adicionalmente se contó con la colaboración de personal calificado de los Herbarios PSO de la Universidad de Nariño y CAUP de la Universidad del Cauca.

4.3.1 Preparación del material polínico. La preparación previa al montaje y observación del material polínico es requerida para optimizar el proceso de identificación y descripción del material; sin embargo, algunos ensayos preliminares en laboratorio permitieron determinar que en caso de poseer una baja cantidad de palinomorfos en la muestra, es preferible trabajar con técnicas que aunque no son las óptimas para el trabajo palinológico, garantizan la integridad del material.

Para el caso de las cargas polínicas de los colibríes no se realizó ninguna preparación adicional antes del montaje de las muestras, ya que la cantidad de palinomorfos presentes fue muy pequeña; no obstante, el método utilizado en este caso, gelatina coloreada, permitió teñir y conservar las muestras. Esta técnica, garantizó la conservación de la muestra al evitar el contacto con hongos y aire, principal factor de deterioro (Fonnegra⁹⁶).

Además, facilitó la observación de las aberturas polínicas por el contraste generado por la coloración de fucsina y permitió la identificación del tipo del grano y la descripción de la ornamentación del mismo; sin embargo, en este aspecto no fue la técnica más adecuada, dado que la presencia del contenido citoplasmático dificultó las observaciones realizadas a la exina polínica.

Se contó con dos tipos de muestras florales: muestras frescas recogidas en campo y muestras herborizadas procedentes de exsiccados de herbario, para las cuales no hubo variaciones dentro del proceso de acetólisis; sin embargo, a las muestras frescas, al estar conservadas en alcohol-glicerina se les realizó un lavado inicial con alcohol con el fin de eliminar esta última sustancia, posteriormente se procedió a realizar el proceso normal de acetólisis.

⁹⁴ MENDOZA, Humberto y RAMÍREZ, Bernardo. ERNARDO. Guía Ilustrada de géneros Melastomataceae y Memecylaceae de Colombia. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Popayán : Universidad del Cauca, 2006. 288 p

⁹⁵ MENDOZA, Humberto; RAMIREZ, Bernardo y JIMENEZ, Luis Carlos. 2004. Rubiaceae de Colombia: Guía ilustrada de géneros. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2004. 130 p

⁹⁶ FONNEGRA, Op. cit.

En algunas ocasiones, en el caso del material herborizado hubo necesidad de hidratar los botones en agua tibia con el fin de facilitar la obtención de las anteras, las que en los dos tipos de material fueron sometidas al proceso de acetólisis planteado por Erdtman⁹⁷, con algunas modificaciones: a las muestras se les agregó ácido acético glacial para ser posteriormente centrifugadas a 3500 rpm por cinco minutos y luego se eliminaron excedentes, proceso después del cual se agregó 4,5 ml de solución acetolítica (anhidro acético + ácido sulfúrico, en proporción 9:1) y se llevó a baño maría por cinco minutos.

En este paso se procedió a abrir las anteras presionándolas suavemente con una varilla de vidrio contra las paredes del tubo, evitando que la presión sea excesiva con el fin de no romper los granos y consecuentemente dañar la muestra. A continuación se centrifugó bajo los mismos parámetros y se eliminaron los excedentes; se agregó ácido acético y nuevamente se centrifugó y los residuos fueron eliminados; adicionalmente se realizaron tres lavados con agua destilada y alcohol etílico al 98%, centrifugando y eliminando excedentes en cada caso.

Para finalizar, se agregó glicerina al 70% y se dejó reposar por quince minutos aproximadamente, transcurrido este tiempo se centrifugó nuevamente y se eliminó por completo la glicerina presente dejando el tubo de ensayo en posición invertida, quedando la muestra lista para su montaje.

Los residuos químicos de la reacción de acetólisis fueron destinados a contenedores específicos para éstos, y posteriormente fueron neutralizados según los parámetros de tratamiento de residuos químicos de la Universidad Nacional, Sede Medellín.

4.3.2 Montaje de placas. Las cargas polínicas extraídas de las áreas de contacto de los colibríes, como se muestra en la figura 5, fueron analizadas por separado, generando de esta forma cuatro placas por individuo: las obtenidas de la maxila, mandíbula, frente y cuello. Cada muestra fue colocada en un portaobjetos de vidrio donde se sometió a calor (50°C) por espacio de dos minutos o hasta que la gelatina se fundiera sin generar ebullición, posteriormente se cubrió con un cubreobjetos y se rotuló la placa con la información pertinente.

Las placas fueron montadas colocando el volumen de gelatina coloreada necesario para generar una delgada capa que permita la formación de un solo plano, donde los granos no se observen solapados ni amontonados, facilitando de esta forma la descripción y el conteo de los palinomorfos. En caso de que la muestra haya presentado volumen mayor al

⁹⁷ ERDMAN, Gunnar. Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms. An introduction to palinology. London: Hafner Publishing Company, 1996.

necesario para la realización de una placa, se montaron las placas necesarias para extender el volumen total.

Para las cargas polínicas de muestras florales se tomó un trozo de gelatina glicerizada, de aproximadamente 0,5 cm de lado con ayuda de un estilete limpio, con el que se tomó la muestra polínica contenida en el tubo de ensayo al impregnarlo con el precipitado que se encontraba en la base del tubo de ensayo, el cual aún permanecía en posición invertida.

La gelatina con el material polínico fue colocada sobre un portaobjetos limpio, el cual fue desengrasado e higienizado dejándolo en alcohol durante doce horas; la muestra fue sometida a calor (50°C) por dos minutos o hasta que la gelatina se derritió sin haber generado ebullición para evitar la formación de burbujas. Una vez derretida la gelatina, ésta fue homogenizada con ayuda del estilete por medio de movimientos circulares y suaves, con el fin de que los granos se distribuyeran de forma homogénea sobre la placa.

Después de esperar el tiempo necesario para que la gelatina solidificara, aproximadamente un minuto, se procedió a colocar parafina derretida alrededor de la muestra, formando un círculo que la rodeaba. Después de solidificada la parafina, se cubrió la muestra con un cubreobjetos limpio y se sometió a calor hasta que la gelatina y la parafina se derritieron completamente, se retiró la placa del calor y se esperó el tiempo necesario para que solidificaran. Transcurrido este tiempo se eliminó el excedente de parafina sobre la placa y se procedió a etiquetar la misma con los datos pertinentes: familia y nombre de la especie, nombre y número de colector, número de acetólisis y el nombre de quien procesó la muestra.

4.3.3 **Conteo de palinomorfos.** Cada placa fue observada realizando recorridos horizontales sucesivos, con el objetivo de 10X hasta finalizar la totalidad de la misma. Dentro de cada campo visual, con el objetivo de 100X se realizó el conteo y descripción de los granos de polen encontrados, además del conteo de esporas de hongos, musgos y líquenes encontrados. Adicionalmente se tomaron microfotografías al total del material.

4.3.4 **Caracterización morfológica de los palinomorfos.** La descripción palinológica se realizó bajo los siguientes criterios: unidad, forma, ámbito, simetría y polaridad de la unidad polínica; tipo, número y posición de las aberturas; y tipo, ornamentación y estructura de la exina. Para determinar la ornamentación de la exina (escultura), se utilizó el análisis de luz y oscuridad (análisis L.O-O.L), mientras que con el fin de establecer el tipo de exina y su estructura se realizaron cortes ópticos.

Dentro de esta caracterización no se incluyeron medidas morfométricas para determinar el tamaño y la forma real del grano de polen, debido a que Fonnegra⁹⁸ reporta que éstos son caracteres que tienen relativamente poco peso taxonómico, ya que varían según el método de preparación seguido para el estudio palinológico.

Para el análisis palinológico del estudio de las plantas utilizadas como recurso alimenticio de los colibríes se tuvieron en cuenta aquellos granos de polen que se presentaron en un número mayor a cuatro palinomorfos y/o que se encontraron en más de un mes dentro de las cargas polínicas de los colibríes; mientras que para el estudio de la comunidad de colibríes como vectores de diferentes palinomorfos se tuvo en cuenta la totalidad de éstos, contenidos en las cargas, sin tener en cuenta su frecuencia de aparición ni su abundancia, ya que sin importar estas condiciones, los palinomorfos presentes son transportados por los colibríes.

4.3.5 Identificación de los palinomorfos. La identificación de los palinomorfos se llevó a cabo por comparación de los caracteres morfológicos descritos anteriormente, entre los granos de polen encontrados en las cargas polínicas de los colibríes y el atlas palinológico de la zona de estudio realizado en este trabajo, aquellos granos que no mostraron correspondencia con la gama palinológica de la zona de estudio, fueron identificados por comparación de los palinomorfos encontrados en la palinoteca LIBUN del Laboratorio de Palinología y Paleoecología de la Universidad Nacional. Sede Medellín, o con los palinomorfos encontrados en atlas especializados: Modesto y Melhem⁹⁹; Melhem y Vitorino da cruz,¹⁰⁰; Erdtman¹⁰¹; Modesto y Melhem¹⁰²; Bartn y Melhem¹⁰³; Aguilar¹⁰⁴; Roubick y Moreno¹⁰⁵; Girón¹⁰⁶; Herrera y Urrego¹⁰⁷; Colinva¹⁰⁸ Aguilar¹⁰⁹.

⁹⁸ FONNEGRA, Op. cit.

⁹⁹ MODESTO, Zulmira y MELHEM, Therezinha. Agarista, Agauria e Leucothoe (Ericaceae)-revisao palinotaxomica. En: Revista Brasil. Bot 5. (1982); p. 83-101.

MODESTO, Zulmira y MELHEM, Therezinha . Flora polínica da Reserva do Parque Estadual deis Fontes de Ipiranga (Saó Paulo, Brasil) Familia 125-Malpighinaceae. En: Hoehnea No. 13. (1986); p.: 21-30.

¹⁰⁰MELHEM, Teresina y VITORINO DA CRUZ, Amelia.Estudios palinologicos sas Gauktheria L (Ericaceae). En: Anais IV Congreso SBSO 65-71. (1984).

¹⁰¹ ERDMAN, Gunnar. Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms. An introduction to palinology. London : Hafner Publishing Company, 1996.

¹⁰² MODESTO y MELHEM, Op. cit. p. 83-101

¹⁰³ BARTH, Monika Y MELHEM, Therezinha. Glossario ilustrado de palinologia. Editora Da Unicamp. Série Manuais. Cidade Universitária- Barão Geraldo, Campiñas : Editoroa Da Unicamp, 1988. (Serie Manuais).

4.4 ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN

4.4.1 Correspondencia binaria. Se utilizó para reconocer las asociaciones colibrí-flor, cuya interacción se basara en la similitud; teniendo en cuenta la preferencia alimentaria de los colibríes y la predilección de las especies vegetales por el vector polínico. Para lo cual se tuvo en cuenta información sobre la frecuencia de los registro de los tipos polínicos en cada especie de colibrí.

También permitió evaluar las tendencias de repartición de los palinomorfos dentro del vector, basándose en datos de abundancia de los palinomorfos dentro de cada una de las regiones anatómicas analizadas para cada especie de colibrí de la comunidad nuclear y de la comunidad en general.

4.4.2 Chi cuadrado. Mediante esta prueba fue posible determinar, según la frecuencia de aparición, la preferencia de las diferentes especies de colibríes, por el tipo de bosque presente en el área de estudio.

4.4.3 ANOVA de dos vías. Utilizada para aclarar las diferencias entre las abundancias de los palinomorfos transportados en las cuatro regiones anatómicas del colibrí analizadas. En el caso en el que la muestra no presentara las condiciones para la realización de una prueba paramétrica se utilizó la prueba no paramétrica Kruscal Wallis.

¹⁰⁴ AGUILAR, Clara Isabel. Contribución al estudio palinológico de la flora apícola del suroeste antioqueño. Universidad Nacional. Seccional Medellín. Medellín : Facultad de Ciencias. Programa de Investigación Melitológicas y Apícolas. Subprograma Apibotánica-Palinología, 1992. Convenio Universidad Nacional-CIID

¹⁰⁵ ROUBIK, D.W., MORENO, E.J. Pollen and Spores of Barro Colorado Island. Monograph in Systematic Botany from The Missouri Botanical Garden. No 36. (1991). Missouri. USA

¹⁰⁶ GIRÓN, Mercedes. Melitopalínología. Recolección de polen y néctar por *Apis mellifera* en algunas especies de plantas silvestres y cultivadas del municipio de Salgar (Antioquia). S.n. :Colciencias : Universidad del Quindío, 1996.

¹⁰⁷ HERRERA, Luisa Fernanda y URREGO, Ligia Estela. Atlas de polen de plantas útiles y cultivadas de la Amazonía colombiana. En: HOOGHMTRA, H (Editor) The Quaternary of Colombia. Vol. 23. (1996).

¹⁰⁸ COLINVAUX, Paul; DE OLIVEIRA, Paulo Eduardo y MORENO, Jorge Enrique. Amazon pollen manual and atlas. Amsterdam : Harwood Academic Publishers, 1999. 322 p.

¹⁰⁹ AGUILAR, op. cit.

4.4.4 Análisis de correlación de Spearman. Con ella se estableció la relación entre las características morfológicas de los colibríes y la utilización de sus recursos florales. Las variables morfológicas analizadas fueron la longitud del culmen expuesto de los colibríes vs la longitud de la corola efectiva de los recursos utilizados y el ancho de la comisura vs la amplitud de la abertura del tubo floral.

4.4.5 Índice de solapamiento de Feinsinger. Con este índice se comparó el patrón de visitas y el espectro de polen transportado por los colibríes en las cargas polínicas de la comunidad, generando agrupaciones basadas en la frecuencia de uso del recurso por parte de las diferentes especies de colibríes (Feinsinger¹¹⁰), Para este análisis se tuvo en cuenta aquellas especies que presentaron más de seis individuos capturados durante el tiempo de la investigación.

4.4.6 Coeficiente de correlación múltiple. Con la cual se evaluaron las relaciones entre las variables: - número de especies compartidas entre dos especies de colibríes y su índice de solapamiento - número de cargas polínicas y número de especies vegetales visitadas por los colibríes. - número de granos de polen y número de esporas transportados por los colibríes, tanto para la comunidad completa como para la comunidad nuclear.

4.4.7 Prueba Q de Cochran. Prueba no paramétrica con la que se determinó la preferencia de la comunidad de colibríes con respecto a las especies vegetales a utilizar como recurso alimenticio. Para este análisis se tuvo en cuenta la presencia o ausencia de las diferentes plantas dentro de la dieta de cada especie de colibrí.

4.4.8 Análisis de componentes principales (PCA). Con este análisis se esclareció la estructura morfológica de la comunidad de colibríes a partir de la matriz de correlación, buscando la conformación de subcomunidades a partir de las semejanzas y diferencias morfométricas de la comunidad completa.

Y se aclaró la estructura morfológica de la comunidad vegetal utilizada por los colibríes como recurso alimenticio dentro de la Reserva Natural El Charmolán, basándose en información morfométrica.

¹¹⁰ FEINSINGER, Op. cit., p. 257-291.

4.4.9 Análisis de correlación canónica (CCA). Con el que se estableció la relación entre las características morfológicas de los colibríes y la utilización de sus recursos florales. Las variables morfológicas analizadas fueron los valores de cada especie en el PCA, y como variables ecológicas se incluyeron el número de recursos totales y el número de recursos exclusivos visitados por cada especie de colibrí.

Y además se aclararon las relaciones entre las características morfológicas de especies vegetales y la utilización de los colibríes como vectores polínicos. Las variables morfológicas analizadas fueron los valores de cada especie en el PCA, y como variables ecológicas se incluyeron el número de recursos totales y el número de recursos exclusivos para cada especie vegetal.

5. RESULTADOS

5.1 COMUNIDAD DE COLIBRÍES

5.1.1 Composición de la comunidad de colibríes. Las observaciones en campo y las capturas con redes de niebla permitieron establecer que la comunidad de colibríes de la Reserva Natural El Charmolán se encuentra conformada por doce especies, las cuales se relacionan en el cuadro 1. De éstas, *Adelomyia melanogenys*, *Colibri coruscans*, *Chlorostilbon mellisugus* y *Colibri thalassinus* fueron las especies más comunes y abundantes a lo largo del periodo de muestreo, según el cuadro 1, las cuales conforman la comunidad nuclear de colibríes de la reserva, es decir, el grupo que está presente durante la mayor parte del año (Feisinger y Colwell¹¹¹), y que dentro de este estudio representa el 89% de los registros de observaciones y el 91% de las capturas totales.

Cuadro 1. Riqueza y abundancia total de la comunidad de colibríes de la Reserva Natural El Charmolán.

Especie de colibrí	Total de individuos capturados	Total de individuos observados	Total de individuos en bosque en regeneración	Total de individuos en bosque de roble	Total de meses de registro
<i>Adelomyia melanogenys</i>	25	16	21	20	10
<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	29	51	74	6	8
<i>Colibri thalassinus</i>	13	46	33	26	7
<i>Colibri coruscans</i>	7	16	23	0	7
<i>Coeligena coeligena</i>	5	5	5	4	7
<i>Lesbia nuna</i>	1	3	4	0	2
<i>Hylocharis grayi</i>	0	1	0	1	1
<i>Metallura tyrianthina</i>	0	2	2	0	1
<i>Ocreatus underwoodii</i>	3	1	4	0	2
<i>Aglaiocercus kingi</i>	1	2	2	0	2
<i>Chaetocercus mulsant</i>	0	2	2	0	1
<i>Lesbia victoriae</i>	0	2	2	0	2
TOTAL	84	147	172	57	

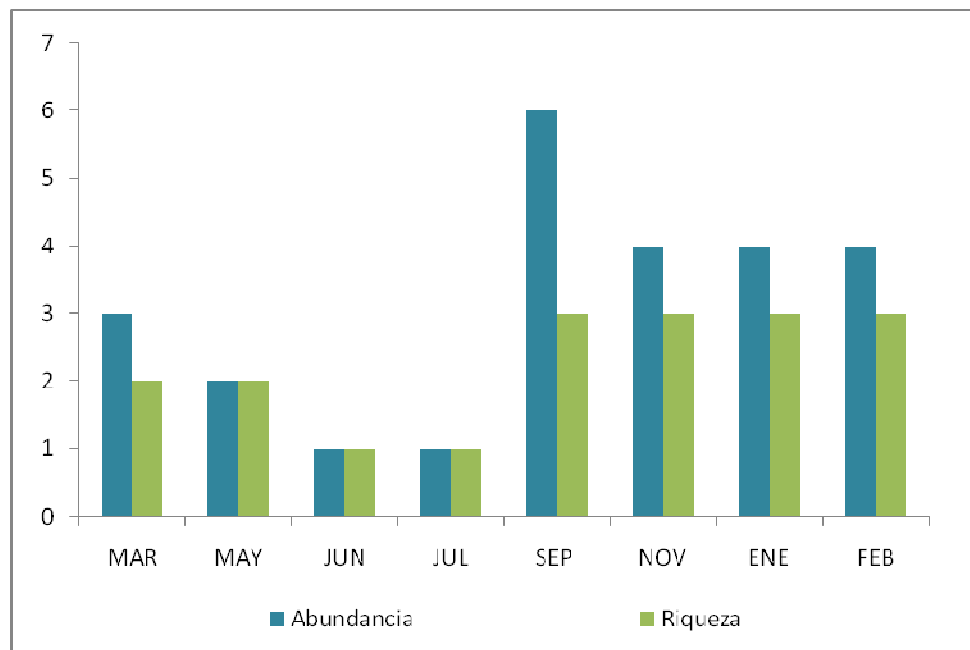
Las especies restantes, consideradas como raras u ocasionales, constituyen la comunidad secundaria (Feisinger y Colwell¹¹²), la cual tomada como un todo, se presenta durante la

¹¹¹ FEISINGER Y COLWELL, Op. cit., p. 779-795.

¹¹² Ibid.

mayor parte del tiempo de estudio (excepto en los meses de abril y agosto), con un pico de mayor abundancia hacia el mes de septiembre y uno menos significativo en marzo (figura 6), meses que coinciden con el descenso de la abundancia de las especies florecidas y con la época de mayor riqueza y abundancia de colibríes de la comunidad en la zona de estudio.

Figura 6. Riqueza y abundancia de la comunidad secundaria de colibríes de la Reserva El Charmolán teniendo en cuenta datos de capturas y avistamientos.



Teniendo en cuenta la variación espacial de la comunidad dentro de la reserva, *Chlorostilbon mellisugus* es la especie más abundante, la cual, según la prueba Chi cuadrado, basada en la frecuencia de aparición, prefiere el bosque en regeneración que el bosque de roble, donde fue reportado sólo el 7,5 % de los individuos de esta especie. El resto de la comunidad se distribuye equitativamente entre los tres tipos de bosque en regeneración presentes en la reserva: bosque en regeneración temprana, bosque en regeneración avanzada y bosque mixto, donde se encuentran parches de bosque entremezclados con cultivos.

Por su parte, *Adelomyia melanogenys*, *Coeligena coeligena* y *Colibri thalassinus*, según la prueba Chi cuadrado, no parecen tener ningún tipo de preferencia con respecto al

bosque, ya que se encontró igual número de individuos, tanto en bosque en regeneración como en bosque de roble, donde *C. thalassinus* es la especie más común y abundante.

Contrastando con las anteriores especies, *Agelaiocercus kingi*, *Chaetocercus mulsant*, *Colibri thalassinus*, *Lesbia nuna*, *Lesbia victoriae*, *Metallura tyrianthina* y *Ocreatus underwoodii* sólo fueron reportadas para el bosque en regeneración, tipo de bosque que en general presenta mayor abundancia y riqueza de colibríes que el bosque de roble, reportándose más del 75% de los individuos y el total de especies dentro de este hábitat.

5.1.2 Análisis morfométrico. Para este análisis se tuvo en cuenta 67 individuos pertenecientes a ocho de las doce especies, ya que las restantes sólo fueron reportadas por avistamientos, y por lo tanto no se cuenta con los datos requeridos para tal estudio, se relacionan en el cuadro 2.

Teniendo en cuenta las variables morfométricas analizadas (cuadro 2), mediante el Análisis de Componentes Principales (PCA), la comunidad de colibríes se agrupa, por una parte, de acuerdo a la longitud de la cuerda alar, culmen expuesto y culmen total, variables que presentan los mayores valores de eigenvectores dentro del primer componente principal (cuadro 3), por lo que las especies con mayores valores de estas variables, se encuentran a la derecha de la gráfica; mientras que las especies que poseen mayores valores del alto de la nariz y longitud del tarso, se encuentran hacia la parte inferior de la figura 7. Esta agrupación, teniendo en cuenta los tres primeros componentes principales se explica por el 87,40%, por lo que existe la posibilidad del 12,6% de que esta ordenación corresponda al azar.

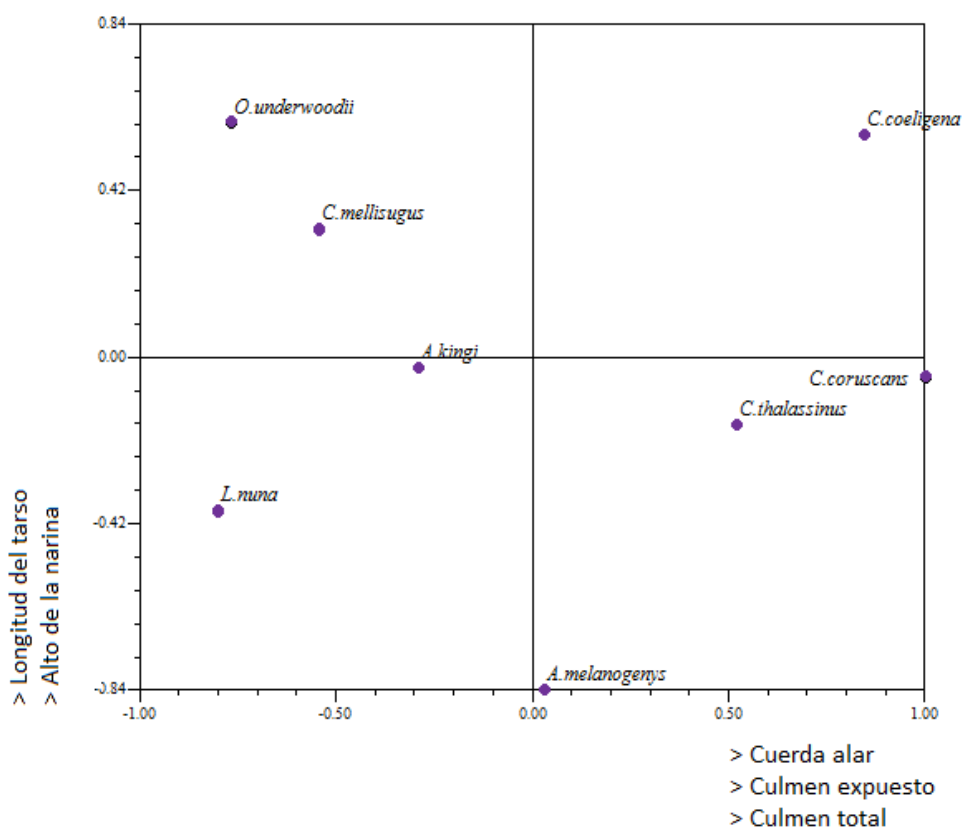
Cuadro 2. Morfometría de ocho especies de la comunidad de colibríes de la Reserva Natural El Charmolán.

Especie	Culmen expuesto (mm)	Culmen total (mm)	Alto nariz (mm)	Ancho nariz (mm)	Ancho comisura (mm)	Cuerda alar (mm)	Tarso (mm)	Cola (mm)	Peso (g)
<i>A.melanogenys</i>	16,27	20,17	3,44	3,15	4,78	50,55	5,74	36,36	4,17
<i>A. kingi</i>	15,12	20,51	1,94	2,42	4,53	52,31	5,52	47,74	5,4
<i>C. coeligena</i>	25,05	33,4	2,35	2,75	4,95	66,35	3,6	46,75	6,85
<i>C. coruscans</i>	23,50	29,90	2,52	3,50	4,85	69,04	4,85	46,80	6,92
<i>C.thalassinus</i>	20,57	26,55	2,58	3,21	5,07	63,54	4,75	42,74	4,61
<i>C. mellisugus</i>	17,04	20,63	1,96	2,65	4,32	44,27	4,07	26,32	3,12
<i>L. nuna</i>	11,12	15,18	2,59	2,59	4,14	51,05	4,28	109,7	3,5
<i>O. underwoodii</i>	16,37	21,43	1,99	2,45	3,42	44,12	3,77	24,12	3,7

Cuadro 3. Peso de las variables morfométricas dentro del análisis de componentes principales (PCA)

Variables	C1	C2	C3
Culmen expuesto	0.9027	0.3926	0.1290
Culmen total	0.8984	0.4255	0.0272
Alto narina	0.2945	-0.8160	0.0654
Ancho narina	0.7584	-0.4377	0.1741
Ancho comisura	0.8235	-0.3547	-0.0241
Cuerda alar	0.9352	-0.0107	-0.3201
Tarso	0.1094	-0.7945	0.3208
Cola	-0.1834	-0.3835	-0.9038
Peso	0.8601	0.1793	-0.2022

Figura 7. Distribución de las especies de colibríes por el análisis de componentes principales (PCA) a partir de las variables morfométricas

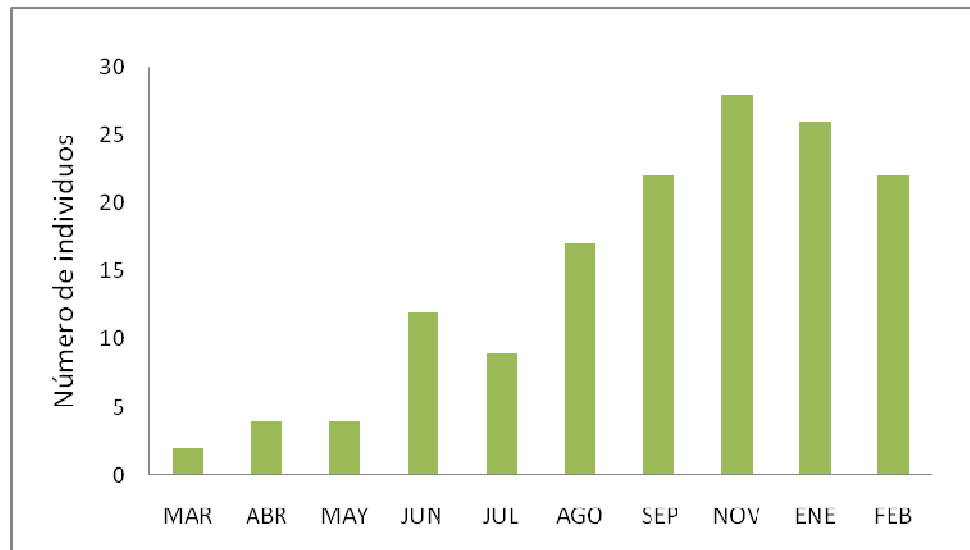


5.1.3 Variación temporal de la comunidad de colibríes. Teniendo en cuenta la riqueza y abundancia de la comunidad de colibríes de la reserva, y su variación en el tiempo, ésta se

caracteriza por ser una comunidad dinámica, cuya composición presenta fluctuaciones a través de todo el periodo de muestreo, con un promedio de $3,1 \pm 0,91$ y $4,8 \pm 1,98$ especies capturadas y observadas por mes, y $7,2 \pm 2,68$ y $16,1 \pm 7,88$ individuos capturados y observados por mes, respectivamente.

Estas variables muestran valores cada vez más altos a medida que pasa el tiempo, presentando la mayor elevación en los meses comprendidos entre septiembre y febrero, donde la abundancia se ve incrementada por la presencia de una alta cantidad de individuos de *C. mellisugus*; se puede apreciar visualmente que las curvas se encuentran relacionadas entre sí, lo que indica que al aumentar la riqueza aumenta la abundancia de individuos dentro de la comunidad, figura 8.

Figura 8. Abundancia de la comunidad de colibríes de la Reserva El Charmolán.



Al realizar un análisis temporal mes a mes, se encontró que las cuatro especies que conforman la comunidad nuclear se presentan dentro del área de estudio por más del 90% del tiempo de muestreo, tiempo en el cual *C. mellisugus* es la especie más abundante, presentando un máximo de quince individuos en el mes de noviembre, cuadro 4, mes que en general, presenta el mayor pico de abundancia reportado en el tiempo de muestreo, según la figura 8. Mientras que las especies de la comunidad secundaria, en general, se presentan en el 50% del tiempo, como se muestra en el cuadro 4. con un pico de abundancia y riqueza en el mes de septiembre (figura 8).

Cuadro 4. Variación temporal de la riqueza de la comunidad de colibríes y su variación temporal.

	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	NOV	ENE	FEB
<i>A. melanogenys</i> *	3	9	5	7	5	3	2	3	1	2
<i>C. mellisugus</i> *			4	7	5	13	7	20	13	11
<i>C. coruscans</i> *			2		2	3	4	4	3	5
<i>C. thalassinus</i> *				7	5	5	7	10	11	14
<i>C. coeligena</i> **	2		1	1			1	3	1	1
<i>L. nuna</i> **							3	1		
<i>L. victoriae</i> **							1		1	
<i>O. underwoodii</i> **					1					
<i>C. mulsant</i> **										2
<i>A. kingi</i> **								2		
<i>M. tyrianthina</i> **							1			

*Especies de la comunidad nuclear ** Especies de la comunidad secundaria.

5.1.4 Variación espacial de la comunidad de colibríes. La comunidad de colibríes presenta variaciones con respecto al uso de hábitat dentro de la reserva, en la cual se evaluó la presencia y uso del recurso dentro de dos tipos de hábitat: bosque maduro de roble y bosque en regeneración; encontrando que las especies de colibríes hacen uso diferenciado del hábitat, y muy posiblemente, del recurso ofrecido dentro de éstos, siendo el hábitat más utilizado el bosque en regeneración, del cual la comunidad secundaria hace uso exclusivo, al igual que *C. coruscans*, figura 9.

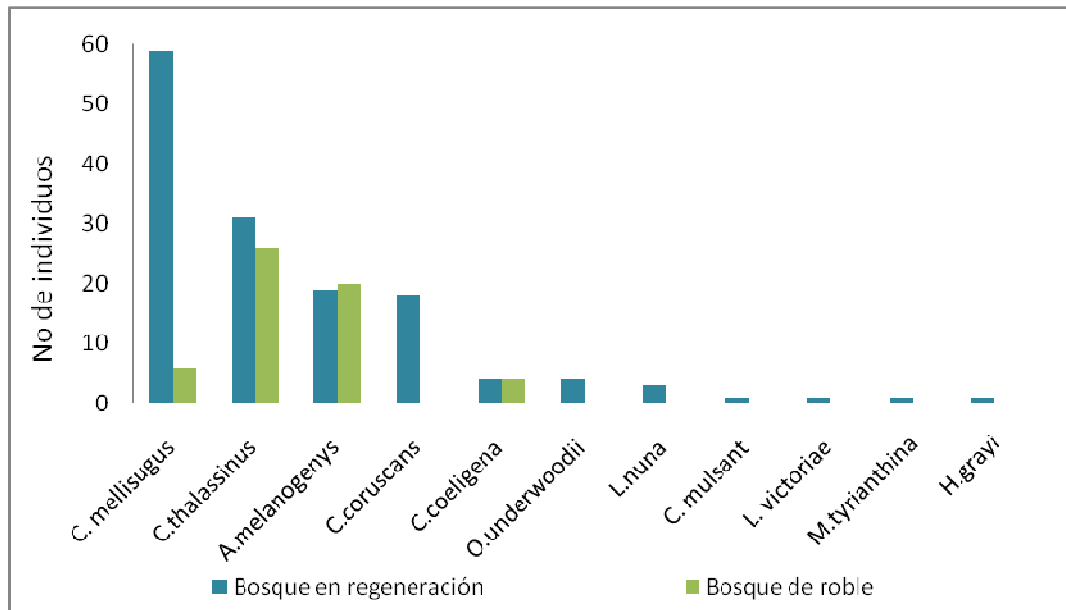
Las demás especies de la comunidad nuclear, a excepción de *C. mellisugus*, hacen uso indiferenciado de los dos tipos de bosque, mostrando abundancias muy similares dentro de éstos, figura 9, mientras *C. mellisugus* reporta una diferencia de 53 individuos más en el bosque en regeneración, haciendo de esta especie la única que muestra exclusividad al uso de un tipo de bosque.

5.2 COMUNIDAD DE PLANTAS

5.2.1 Comunidad de plantas de la Reserva El Charmolán ofrecida a la comunidad de colibríes como fuente alimenticia. Se registró un total de 72 especies vegetales dentro de la reserva, como se puede observar en el anexo A, que por sus características morfológicas fueron consideradas como aptas para ser visitadas por la comunidad de colibríes, sin que

esto significara que cumplieran con todas las características planteadas por el síndrome de ornitofilia.

Figura 9. Abundancia de la comunidad de colibríes dentro dos tipos de bosque de la Reserva Natural El Charmolán teniendo en cuenta datos de avistamientos y capturas durante los diez meses de muestreo.

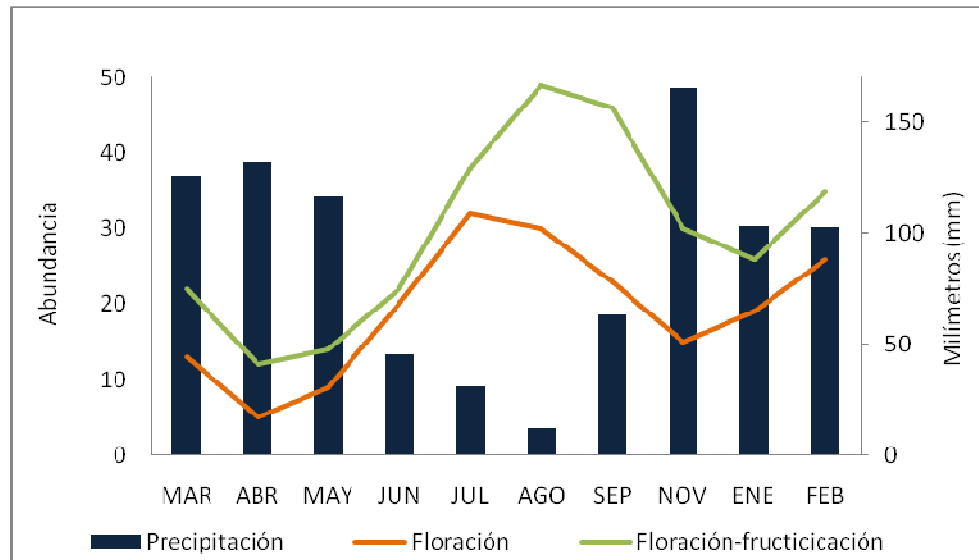


La época de floración y la de transición de floración a fructificación de estas especies presentan tres picos de abundancia, los cuales ocurren en los meses de febrero, julio-agosto y febrero del siguiente año, figura 10, donde el periodo de fructificación ocurre después de haber transcurrido los picos máximos de floración, fenómeno mejor reportado en los meses de julio-agosto.

El mayor pico de las variables florales evaluadas coinciden con el menor punto de precipitación dentro del área de estudio, según la figura 10, mientras que en las épocas de mayor humedad de cada semestre (abril y noviembre), se reportan los menores valores de floración y fructificación, situación que se evidencia estadísticamente, al encontrar estas variables correlacionadas ($p= 0,0081$ $\alpha=0,05$).

Estas especies en su mayoría son de hábitos herbáceos (34,72%), dentro de los cuales se encuentran hierbas escandentes, trepadoras y herbáceas en general. El blanco fue el color predominante dentro de las flores de las especies de interés, con el 38,88% de individuos, incluyendo combinaciones como blanco-violeta, blanco-rojo y blanco-amarillo como las más frecuentes.

Figura 10. Ciclo anual de floración y fructificación de las especies vegetales en la reserva, y precipitación promedio mensual en el área de la Reserva Natural El Charmolán



5.2.2 Comunidad de plantas de la Reserva Natural El Charmolán visitada por los colibríes. Por medio del método palinológico y los registros visuales realizados, se encontró un total de 17 especies de plantas visitadas por los colibríes dentro de la Reserva Natural El Charmolán, cuadro 5. Estas especies presentan una alta diversidad con respecto a sus hábitos (seis tipos de hábitos); en los cuales, los colibríes muestran una marcada preferencia por visitar las flores de especies arbustivas, las cuales representan el 47% de las especies muestreadas.

Por el contrario, no se encontró ninguna preferencia con respecto al color de la flor, presentándose especies de colores diversos dentro de la gama de las flores visitadas, siendo las más frecuentes las amarillas y blancas; colores dominantes en las flores pertenecientes a las familias mejor representadas dentro del espectro de especies visitadas y polinizadas por los colibríes: Asteraceae, Bignoniaceae, Lamiaceae y Fabaceae, las cuales principalmente son de hábitos arbóreos y arbustivos, conforme el cuadro 5.

Según las variables tenidas en cuenta para el análisis morfométrico de las especies vegetales presentes en el área de estudio, cuadro 6, y el Análisis de Componentes Principales (PCA), estas especies se agrupan basándose en las variables que presentan los mayores valores de eigenvectores, como puede verse en el cuadro 7: longitud total de la flor, corola efectiva y tubo floral; por lo que las especies distribuidas hacia el nivel superior de la gráfica, presentan valores altos para estas variables; mientras que las que se ubican hacia arriba, cuentan con estambres largos, grandes distancias anteras-pistilos y pétalos

de longitudes pequeñas, conforme la figura 11. Esta distribución está explicada en un 81,43%, por los tres primeros componentes.

Cuadro 5. Plantas presentes en la Reserva El Charmolán y visitadas por los colibríes de la comunidad estudiada

ESPECIE	HÁBITO	COLOR DE LA FLOR
AMARYLLIDACEAE <i>Bomarea sp</i>	Hierba trepadora	Amarillo-rojo
ASTERACEAE <i>Erechtites valerianifolius</i> <i>Steiractinia sodiroi</i>	Herbáceo Arbusto	Violeta Amarillo
BIGNONIACEAE <i>Delostoma integrifolium</i> <i>Tecoma stans</i>	Árbol Árbol	Blanco-violeta Amarillo
BRASSICACEAE <i>Brassica oleracea</i>	Hierba escandente	Amarillo
BROMELIACEAE <i>Pitcairnia pungens</i>	Hierba escandente	Rojo
CARICACEAE <i>Vasconcellea cundinamarsensis</i>	Subarbusto	Amarillo
ERICACEAE <i>Cavendishia bracteata</i>	Arbusto	Blanco con brácteas rojas
EUPHORBIACEAE <i>Ricinus communis</i>	Arbusto	Amarillo
FABACEAE <i>Inga densiflora</i> <i>Mimosa quitensis</i>	Árbol Arbusto	Blanco Blanco
LAMIACEAE <i>Salvia scutellarioides</i> <i>Salvia tortuosa</i>	Hierba escandente Arbusto	Violeta Fucsia
MALVACEAE <i>Malvaviscus arboreus</i>	Arbusto	Rojo
MELASTOMATACEAE <i>Miconia versicolor</i>	Arbusto	Blanco
SOLANACEAE <i>Solanum ovalifolium</i>	Arbusto	Violeta

Cuadro 6. Morfometría de las especies vegetales visitadas por la comunidad de colibríes dentro de la Reserva Natural El Charmolán

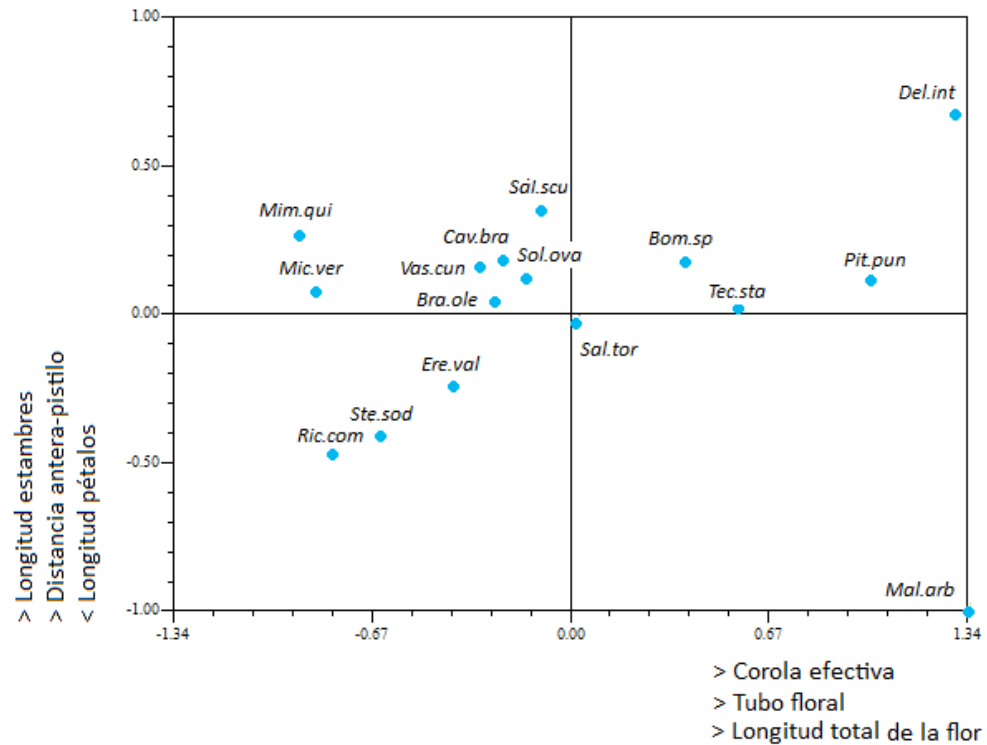
Especie	LTF	TF	P	ET	A	AP	ATS	ATI	LP	API	CE
<i>Bomarea sp</i>	29,39	29,39	29,40	21,80	6,21	10,90	10,90	4,52	16,50	6,86	32,13
<i>Brassica oleracea</i>	12,20	12,20	23,27	21,60	4,60	17,00	5,14	3,81	15,16	2,80	11,87
<i>Cavendishia bracteata</i>	16,72	15,60	1,60	13,70	11,50	5,30	3,21	6,26	18,00	3,56	18,22
<i>Delostoma integrifolium</i>	58,44	49,17	9,88	30,20	5,43	29,30	12,30	7,01	44,40	9,78	43,10
<i>Erechtites valerianifolius</i>	11,22	11,22	11,22	9,59	4,32	9,94	9,94	4,14	6,74	1,83	10,45
<i>Malvaviscus arboreus</i>	50,62	50,62	96,90	2,59	2,25	11,50	11,50	9,90	48,30	3,66	54,64
<i>Miconia versicolor</i>	9,87	-	9,80	8,90	4,60	23,60	-	-	6,20	2,90	-
<i>Mimosa quitensis</i>	15,23	-	-	15,23	11,20	-	-	-	10,45	2,32	-
<i>Pitcairnia pungens</i>	53,12	53,12	53,10	37,00	9,14	5,20	5,20	4,80	49,10	2,26	49,74
<i>Ricinus communis</i>	5,87	5,87	20,34	3,90	0,74	2,90	2,54	2,00	5,39	2,30	5,34
<i>Salvia scutellarioides</i>	21,31	13,64	8,90	25,80	2,60	7,95	3,26	2,89	25,10	7,60	17,94
<i>Salvia tortuosa</i>	31,38	19,00	14,00	17,10	3,96	15,20	6,39	2,26	33,10	2,21	21,64
<i>Solanum ovalifolium</i>	20,99	16,82	4,30	23,00	1,74	11,50	4,97	3,94	17,50	4,36	17,45
<i>Steiractinia sodiroi</i>	14,48	14,15	6,22	2,59	1,22	13,30	3,00	0,74	13,20	0,38	14,06
<i>Tecoma stans</i>	44,30	40,38	9,96	22,00	4,28	18,00	13,90	4,57	23,40	2,19	34,48
<i>V. cundinamarsensis</i>	17,43	15,77	5,38	17,40	5,14	13,70	4,54	3,21	10,20	4,20	15,99

LTF: longitud total de la flor, TF: longitud del tubo floral sin tener en cuenta los pétalos, P: longitud de los pétalos, ET: longitud total de los estambres, A: longitud de las anteras, AP: abertura de la flor a nivel de los pétalos, ATS: abertura del tubo floral a nivel superior, ATI: abertura del tubo floral a nivel inferior, LP: largo del pistilo, API: distancia antera-pistilo, CE: longitud de la corola efectiva.

Cuadro 7. Peso de las variables morfométricas dentro del análisis de componentes principales (PCA)

Variables	C1	C2	C3
Longitud total de la flor	0,9516	0,7801	0,2259
Longitud del tubo floral	0,9373	-0,8462	0,1042
Longitud de los pétalos	0,6567	-0,6481	0,1644
Longitud total de los estambres	0,4699	0,7369	0,1841
Longitud de las anteras	0,9137	0,4334	0,7694
Abertura a nivel de los pétalos	0,3172	0,2811	-0,7411
Abertura superior del tubo floral	0,7205	-0,7331	-0,3895
Abertura inferior del tubo floral	0,8307	-0,2027	-0,3285
Largo del pistilo	0,9278	-0,3439	0,1412
Dintancia antera-pistilo	0,4731	0,5746	-0,2918
Longitud corola efectiva	0,9545	-0,6655	0,1781

Figura 11. Distribución de las especies de plantas por el análisis de componentes principales (PCA) a partir de las variables morfológicas



5.3 INTERACCIÓN COLIBRÍ-FLOR

5.3.1 Preferencia y solapamiento del nicho alimenticio. Para definir si las especies de colibríes presentan algún tipo de preferencia con respecto al recurso floral utilizado, presente tanto dentro como fuera del área de estudio, se empleó la prueba no paramétrica Q de Cochran, realizada a aquellas especies que presentaron más de dos muestras (comunidad nuclear) que condujeran a determinar su dieta, ya sea por el método de avistamientos o palinológico.

Las especies de la comunidad secundaria fueron tenidas en cuenta al momento de definir la preferencia de la comunidad completa hacia algún tipo de especie floral como fuente de alimento; encontrando de forma significativa que ésta no utiliza el recurso al azar y que por lo tanto “elije” bajo algún criterio el recurso floral, siendo *Bejaria sp*, *Cavendishia bracteata* y *Salvia tortuosa* las especies preferidas por la comunidad en orden ascendente. De igual forma, la comunidad secundaria utiliza el recurso bajo criterios diferentes al azar, cuadro 8, visitando con mayor frecuencia especies como *Bejaria sp*, *Castilleja integrifolia*,

Cavendishia bracteata, *Pitcairnia pungens*, *Salvia aff obvallata*, *Salvia tortuosa* y *Vasconcellea cundinamarzensis* en igual proporción.

Dentro de esta comunidad, *Adelomyia melanogenys* prefiere utilizar a *Cavendishia bracteata* y *Aeschynomene sp* como recurso alimenticio, esta última es compartida con *Colibri coruscans*, quien además hace uso preferencial de *Rubus sp* y *Centropogon sp 2*, mientras que *Chlorostilbon mellisugus* no comparte ninguna de sus especies predilectas, *Brassica oleracea* y *Castilleja integrifolia*, con los demás colibríes. Contrario a esto, *Colibri thalasinus*, parece utilizar el recurso floral de forma independiente a su origen, ya que fue posible determinar de forma estadísticamente significativa que esta especie no presenta ningún tipo de preferencia con respecto a la utilización del recurso floral o nicho efectivo, según el cuadro 8.

Cuadro 8. Valores estadísticos dentro de la prueba Q de Cochran para definir preferencia por el recurso utilizado

	Q	χ^2	α	gl
Comunidad completa	246,11	15,51	0,05	8
Comunidad nuclear	176,95	7,81	0,05	3
<i>Adelomyia melanogenys</i>	298,33	32,67	0,05	21
<i>Colibri coruscans</i>	91,94	27,59	0,05	17
<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	112,24	38,88	0,05	26
<i>Colibri thalasinus</i>	23,29	26,29	0,05	16

Con respecto al solapamiento entre especies por el recurso alimenticio, según el índice propuesto por Feinsinger en 1976, en la organización de la comunidad de colibríes estudiada, los valores de solapamiento dentro de la comunidad van desde 0, donde no existe ningún tipo de traslape con respecto a la utilización del recurso florístico, hasta 0,64, donde las especies reportan el mayor solapamiento de recursos, reportado entre especies de la comunidad secundaria, mientras que dentro de la comunidad nuclear los valores son más bajos, siendo el más alto 0,50, cuadro 9.

Lo que muestra que el solapamiento es menor entre especies que comparten espacio y tiempo, permitiendo de esta forma la coexistencia entre ellas, al existir una repartición del recurso de acuerdo a su origen, mientras que las especies que se reparten el recurso temporalmente (comunidad secundaria) presentan un mayor índice de solapamiento.

El análisis complementario de la frecuencia de aparición de los palinomorfos encontrados en las cargas polínicas, por medio del análisis de clúster permitió el ordenamiento de la comunidad de colibríes de acuerdo a la frecuencia de uso de los recursos florales

disponibles, con el cual se encontraron dos grupos: el primero, conformado únicamente por *Metallura tyrianthina* con *Aeschynomene sp* como principal y único recurso, factor que lo excluye del resto de colibríes, ya que hace uso exclusivo de este recurso. El segundo grupo está compuesto por el resto de especies de colibríes, cuyos grupos más internos están conformados, bien sea por dos especies de la comunidad nuclear o dos de la comunidad secundaria, figura 12.

Esta agrupación evidencia, al ser comparada con el agrupamiento generado bajo criterios morfométricos (figura 7), que las semejanzas morfológicas de los colibríes no definen la similitud entre las especies en cuanto al uso del recurso ni el nivel de solapamiento que presenten. Esto debido a que especies más similares morfométricamente no muestran índices de solapamientos altos (cuadro 9) ni se agrupan de forma cercana dentro del clúster realizado bajo criterios de la frecuencia de la utilización del recurso, acorde con la figura 12.

Cuadro 9. Índice de solapamiento entre las especies que conforman la comunidad de colibríes de la Reserva El Charmolán con base a la frecuencia de aparición de los granos de polen encontrados en las cargas polínicas.

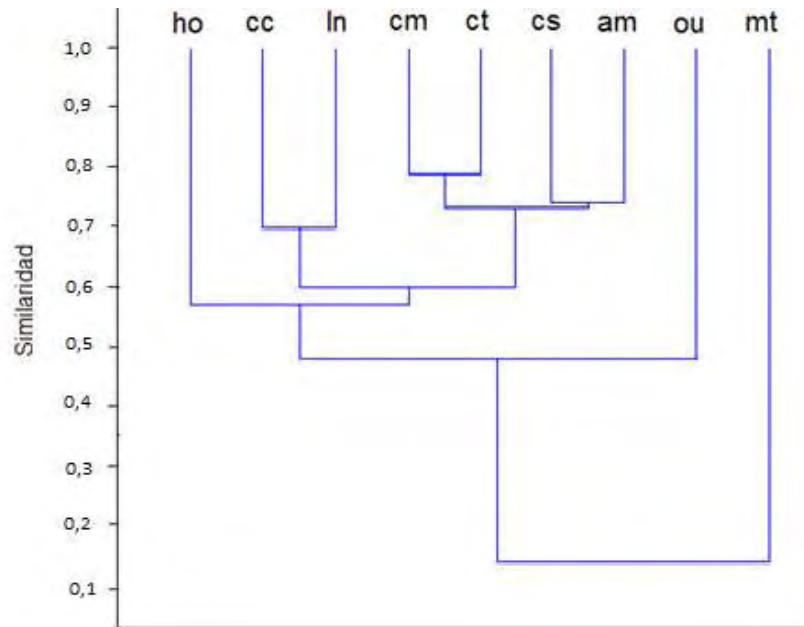
	am*	cs*	cm*	ct*	cc**	ln**	mt**	hg**	ou**
am*	1	0,3786	0,2621	0,3707	0,2794	0,2574	0,125	0,1618	0,1471
cs*	-	1	0,3678	0,344	0,2683	0,1951	0,122	0,122	0,0488
cm*	-	-	1	0,5024	0,1239	0,1327	0	0,1593	0,0885
ct*	-	-	-	1	0,359	0,2564	0,0256	0,2821	0,1538
cc**	-	-	-	-	1	0,6429	0,2857	0,3929	0,1429
ln**	-	-	-	-	-	1	0,25	0,5	0,25
mt**	-	-	-	-	-	-	1	0	0
hg**	-	-	-	-	-	-	-	1	0,5
ou**	-	-	-	-	-	-	-	-	1

*Especies de la comunidad nuclear. **Especies de la comunidad secundaria.

En negrilla los valores más altos y los más bajos reportados entre las parejas de especies

Al relacionar el número de especies vegetales compartidas entre dos especies de colibríes y su índice de solapamiento, mediante el índice de correlación múltiple de Spearman, se pudo determinar que estas variables están relacionadas ($p = 0,0155$ $\alpha = 0,05$); por lo tanto, entre más especies comparten, mayor va a ser su solapamiento; sin embargo, los valores más elevados de solapamiento se encuentran entre especies que comparten muy pocas especies vegetales, como *L. nuna* - *C. coeligena*, *H. grayi* - *L. nuna* y *H. grayi* - *O. underwoodii*, pares de especies que comparten entre dos y tres especies vegetales dentro de su dieta.

Figura 12. Dendrograma de agrupación de la comunidad de colibríes con base en la frecuencia de aparición de 54 especies en sus cargas polínicas



am: *Adelomyia melanogenys*, cs: *Colibri coruscans*, cm: *Chlorostilbon mellisugus*, ct: *Colibri thalassinus*, cc: *Coeligena coeligena*, ln: *Lesbia nuna*, mt: *Metallura tyrianthina*, ou: *Ocreatus underwoodii*, hg: *Hylocharis grayi*.

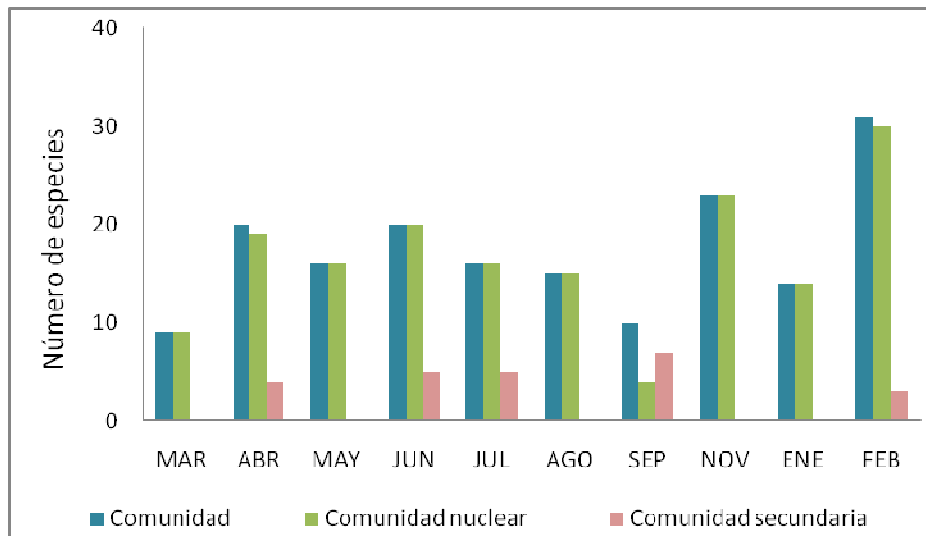
5.3.2 Variación temporal de la interacción colibrí-flor. La riqueza de especies utilizada por la comunidad de colibríes varía temporalmente a lo largo del estudio, presentando un pico marcado en el mes de febrero para la comunidad completa y nuclear, mientras que la riqueza de la flora utilizada por la comunidad secundaria fue baja, la menor con respecto a los meses en los que esta comunidad estuvo presente dentro del área de estudio, figura 13. En muy pocas ocasiones, la riqueza de las especies utilizadas por la comunidad nuclear fue menor que la reportada por la comunidad completa. Indicando que la comunidad nuclear hace uso de la totalidad del recurso disponible para todas las especies de colibríes; situación que no ocurre en el mes de septiembre, cuando la amplitud del nicho alimenticio de la comunidad secundaria es mayor que el de la comunidad nuclear.

En el mes de septiembre se da una fuerte elevación en la riqueza de colibríes dentro del área de estudio, figura 13, y al mismo tiempo una depresión en la riqueza de especies utilizadas por dicha comunidad (figura 14) y en el número de granos transportados por la misma. Esta tendencia es seguida de igual forma por la comunidad nuclear, la que sigue los mismos parámetros que la comunidad completa, mientras que la comunidad

secundaria muestra una relación directa; sin embargo, al relacionar la riqueza y abundancia de la comunidad de colibríes con el patrón temporal de la floración dentro de la reserva, se encuentra que no existe ningún tipo de dependencia entre estas variables, figura 14.

El aumento de la riqueza de la comunidad de colibríes generado en febrero, figura 14, se ve claramente relacionado con el presentado por la temporalidad de floración dentro de la reserva, la cual presentó un marcado pico de floración en dicho mes, figura 10. Esta variable también mostró relación con el número de especies florales utilizadas por la comunidad de colibríes estudiada como fuente alimenticia, figura 13; relación que no se presentó durante el pico de floración más elevado (julio-agosto), figura 10, en el que se evidencia una caída de la riqueza de especies utilizadas por los colibríes, figura 13, y al mismo tiempo el inicio de una curva ascendente en la abundancia de especies de colibríes dentro de la reserva, figura 9.

Figura 13. Variación temporal de la riqueza de especies florales utilizadas como fuente alimenticia por la comunidad de colibríes



5.3.3 Análisis morfométrico de la interacción colibrí-flor. Para este análisis se tuvo en cuenta a la comunidad completa de colibríes y a las especies vegetales que utilizan como recurso alimenticio que se encontraron dentro de la Reserva Natural El Charmolán, analizando variables como longitud del culmen vs longitud efectiva de la corola y el ancho de la comisura vs el ancho de la abertura del tubo floral.

Al relacionar las variables anteriormente mencionadas mediante un análisis de correlación múltiple, teniendo en cuenta a la comunidad de colibríes y al total de recursos utilizados por cada especie, agrupados jerárquicamente de acuerdo a la frecuencia de utilización por parte de cada colibrí, cuadro 10, se encontró que no existe ninguna relación morfométrica entre los colibríes y las flores que utilizan que favorezca o defina su utilización, cuadro 11; sin embargo, este análisis no aclara si la morfometría tiene peso al establecer algún tipo de preferencia por el recurso.

Cuadro 10. Orden jerárquico de las especies vegetales utilizadas por cada colibrí dentro de la Reserva El Charmolón

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
am	<i>C.bractea</i>	<i>S.tortuos</i>	<i>D.integrif</i>	<i>E.valeria</i>	<i>S.ovalifol</i>	<i>V.cundina</i>	<i>T.stans</i>	<i>P.pungens</i>	-
ak	<i>S.tortuos</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
cc	<i>S.tortuos</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
cs	<i>C.bractea</i>	<i>T.stans</i>	<i>P.pungen</i>	<i>S.scutellar</i>	<i>V.cundina</i>	-	-	-	-
ct	<i>S.tortuos</i>	<i>S.ovalifol</i>	<i>Bomarea</i>	<i>C.bractea</i>	<i>E.valeriani</i>	<i>P.pungens</i>	<i>V.cundina</i>	-	-
cm	<i>B.olerace</i>	<i>S.ovalifol</i>	<i>C.bractea</i>	<i>S.ovalifol</i>	<i>S.ovalifol</i>	<i>T.stans</i>	<i>V.cundina</i>	<i>P.pungens</i>	<i>S.tortuos</i>
ln	<i>S.tortuos</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
ou	<i>S.tortuos</i>	<i>D.integrif</i>	-	-	-	-	-	-	-

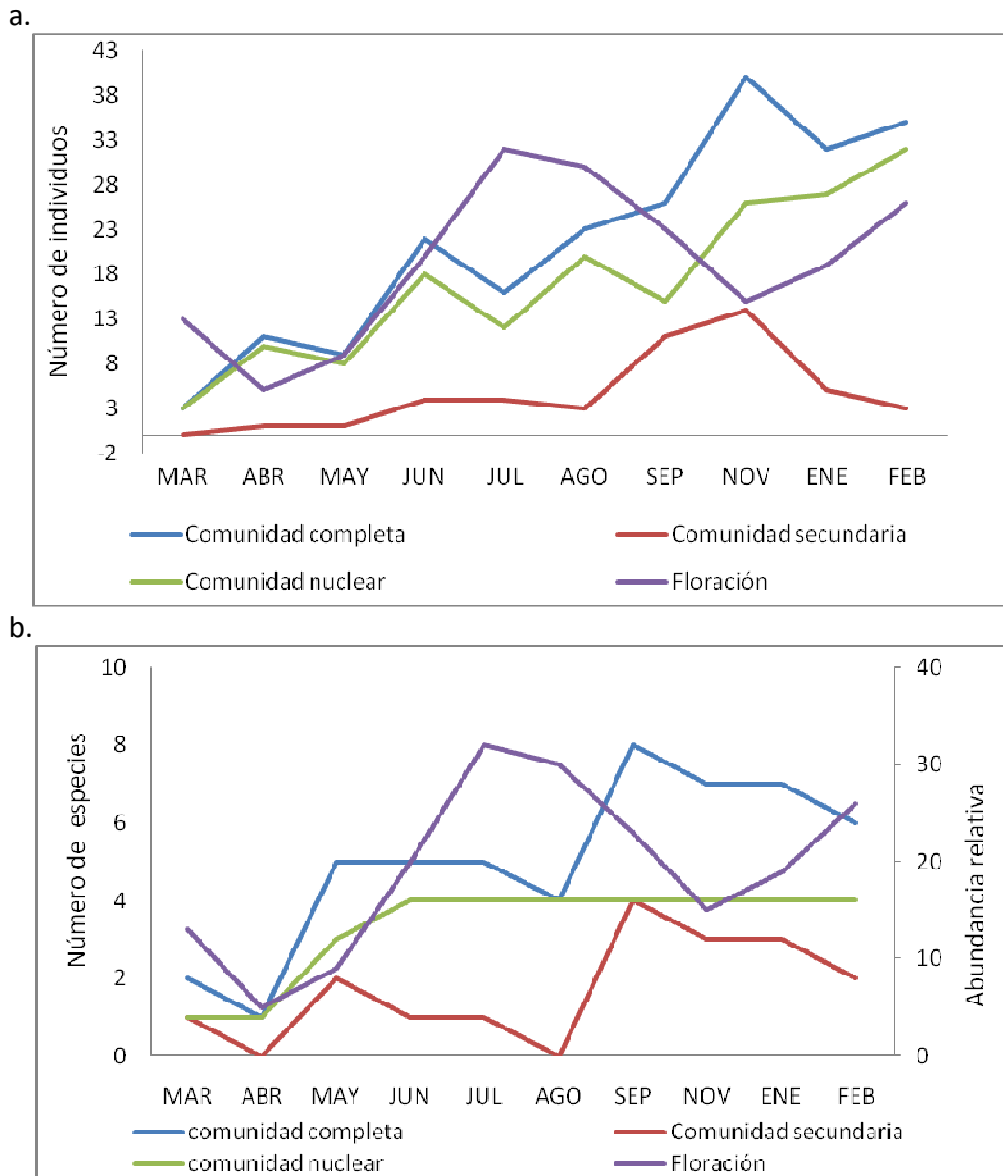
am: *Adelomyia melanogenys*, ak: *Agelaiocercus kingi*, cc: *Coeligena coeligena*, cs: *Colibri coruscans*, ct: *Colibri thalassinus*, cm: *Chlorostilbon mellisugus*, ln: *Lesbia nuna*, ou: *Ocreatus underwoodii*.

Cuadro 11. Valores de p del análisis de correlación de Spearman para algunas variables morfométricas dentro de la interacción colibrí-flor

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
Culmen total vs corola efectiva	0,871	0,740	0,696	0,8	0,262	0 *	0,333	0,355	0,846
Ancho comisura vs abertura tubo floral	0,134	0,932	0,6	0 *	0,666	0,603	1	0,825	0,554
Culmen total vs abertura tubo floral	0,885	0,604	0,6	0,4	0,8	0,666	0,333	0,319	0,846
Ancho comisura vs corola efectiva	0,974	0,433	0,6	0,8	0,051	0,666	1	0,766	0,554

*Valores de correlación estadísticamente significativa.

Figura 14. Variación temporal de la comunidad de colibríes y la de oferta del recurso alimenticio. a. Variación de la abundancia b. Variación de la riqueza.



Mediante el Análisis de Correlación Canónica (CCA) se relacionaron las características morfológicas de los colibríes y la utilización de sus recursos florales, teniendo en cuenta las variables morfológicas definidas como los dos primeros componentes principales dentro del PCA y como variables ecológicas se incluyó el número de recursos totales y el número de recursos exclusivos visitados por cada especie de colibrí. Se encontró que no hay ningún tipo de relación entre estas variables, por lo que se puede asegurar que el uso de las especies vegetales no depende de la morfometría de los colibríes, figura 15.

Figura 15. Ubicación de las especies de colibríes a partir de los valores obtenidos en la primera variable canónica morfológica y la primera variable canónica ecológica.

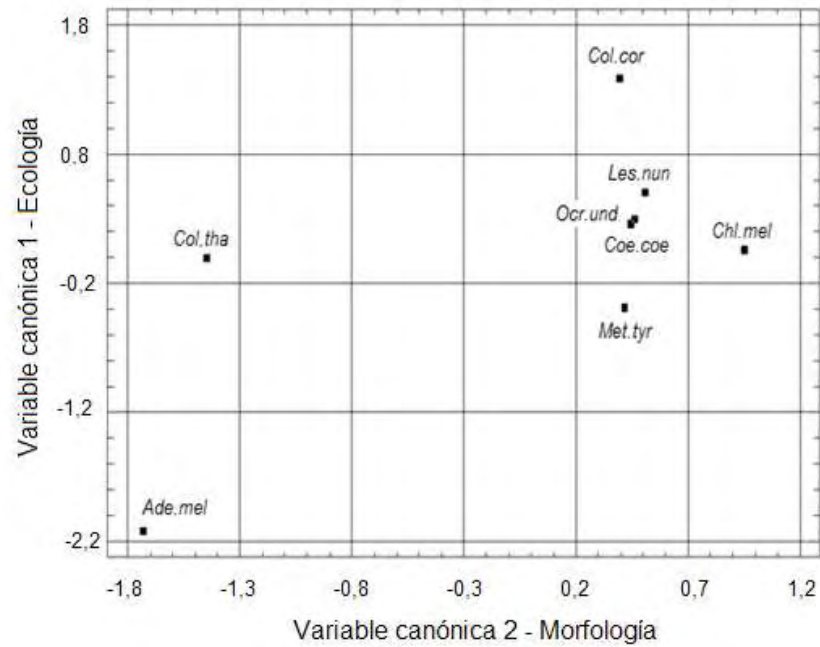
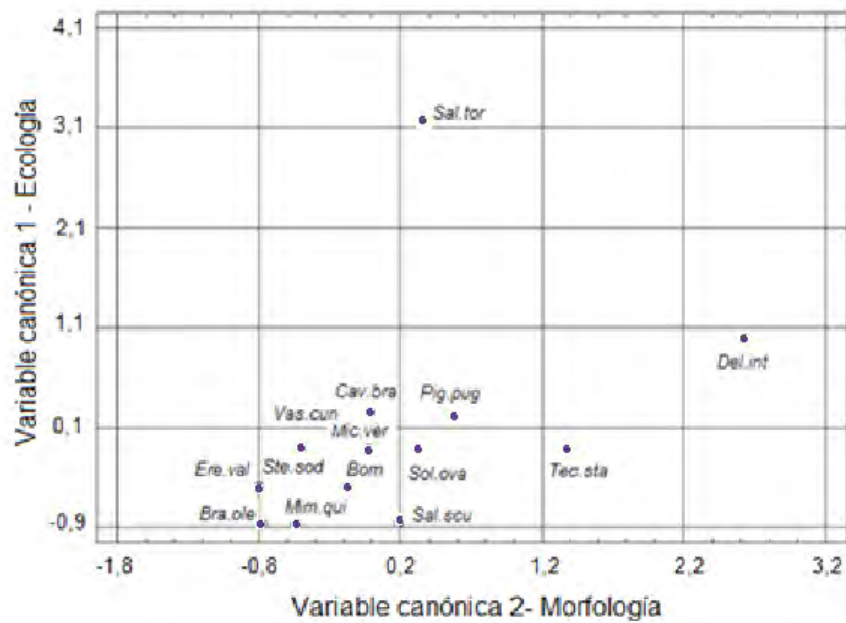


Figura 16. Ubicación de las especies vegetales visitadas por la comunidad de colibríes dentro de la Reserva Natural El Charmolán a partir de los valores obtenidos en la primera variable canónica morfológica y la primera variable canónica ecológica.



Este mismo análisis fue realizado a las especies vegetales utilizadas por la comunidad de colibríes dentro de la reserva, teniendo en cuenta las características morfológicas de las plantas y la utilización de los colibríes como vectores polínicos, las variables morfológicas analizadas fueron los valores de cada especie en el PCA, y como variables ecológicas se incluyó el número de recursos totales y el número de recursos exclusivos de cada especie vegetal. De igual forma no se encontró relación alguna entre las variables analizadas, por lo que se puede afirmar que las especies vegetales utilizan a los colibríes como vectores de sus granos de polen independientemente de sus características morfométricas, figura 16.

5.3.4 Análisis palinológico de la interacción colibrí-flor. En las 58 cargas polínicas tomadas a igual número de individuos de nueve especies de colibríes se encontraron 96.841 palinomorfos: 18,23% corresponde a esporas de hongos y criptógamas y el 81,27% a granos de polen; de estos últimos, el 30,90% es de especies vegetales reportadas para la reserva El Charmolán.

La comunidad de colibríes de esta reserva transportó 47 tipos de esporas (Atlas de esporas), y granos de polen de 55 especies vegetales de 28 familias (anexo B y Atlas palinológico II); cada individuo, en promedio transportó 1.667 palinomorfos, de los cuales 403 fueron esporas y 1.357 granos de polen. Dentro de las familias de plantas, las más importantes de acuerdo a la diversidad reportada fueron: Bignoniaceae, con cinco especies y Campanulaceae, Ericaceae y Lamiaceae con cuatro.

Teniendo en cuenta estos promedios y sus diferencias, es posible ver que el número de cargas obtenidas de cada especie define en gran medida el número de palinomorfos transportados encontrados en cada vector, de los cuales, *A. melanogenys* es el que más palinomorfos transporta, al igual que granos de polen y esporas, siendo vector del 62,79% del total de palinomorfos transportados por la comunidad estudiada; mientras que *C. mellisugus* es el vector que transporta granos de polen de más especies vegetales dentro de la comunidad, cuadro 12.

Dentro de la comunidad de colibríes, las plantas de mayor importancia según la frecuencia de registro de sus palinomorfos fueron *Aeschynomene sp* (Fabaceae) y *Bejaria sp* (Ericaceae), especies que presentan una frecuencia de aparición mayor al 20% (cuadro 13), de las cuales, 32.242 y 19.002 granos de polen respectivamente fueron transportados por la comunidad de colibríes, mientras que el tercer valor más alto lo presentaron las esporas fúngicas, con 12.551 unidades transportadas.

Basándose en los granos menos abundantes, es posible ver que éstos corresponden a dos tipos de plantas: especies no ornitófilas, que no están presentes en la reserva, como *Podocarpus sp*, y especies presentes en la reserva que fueron registradas como visitadas

por los colibríes por el método de observaciones y que presentan un grano de polen de tamaño grande, como algunas especies de *Ipomoea*, *Inga*, *Malvaviscus* y *Delostoma*. Lo anterior lleva a pensar en la posibilidad que los colibríes actúan como vectores de granos de polen de plantas anemófilas como *Podocarpus* y que no son buenos vectores de granos de polen de tamaños grandes.

Cuadro 12. Número de palinomorfos encontrados en las cargas polínicas de las diferentes especies de la comunidad de colibríes de la reserva El Charmolán

	am	cs	cm	ct	cc	ln	mt	ou	hg
No de cargas polínicas	21	5	19	7	2	1	1	1	1
No de especies florales	24	19	31	18	5	6	1	4	3
No de palinomorfos	60811	1168	31802	2065	219	277	399	55	45
Promedio de palinomorfos	2896	233,6	1674	295	109,5	277	399	55	45
No de granos de polen	51193	807	24585	1338	132	248	355	30	19
Promedio de granos de polen	2438	161,4	1294	191,1	66	248	355	30	19
No de esporas	9618	361	7217	727	87	29	44	25	26
Promedio de esporas	458	72,2	379,8	103,9	43,5	29	44	25	26

am: *Adelomyia melanogenys*, cs: *Colibri coruscans*, cm: *Chlorostilbon mellisugus*, ct: *Colibri thalassinus thalasinus*, cc: *Coeligena coeligena*, ln: *Lesbia nuna*, mt; *Metallura tyrianthina*, ou: *Ocreatus underwoodii*, hg: *Hylocharis grayi*.

De la comunidad de colibríes, cinco especies presentaron menos de tres cargas polínicas, cuadro 12, con las cuales se encontró una correlación significativa entre el número de éstas y el número de especies vegetales que se reportó para cada especie de colibrí ($p = 0,0017$), y entre el número de cargas polínicas y el número de granos de polen y de esporas fúngicas reportadas para cada especie de vector ($p = 0,0022$ y $p = 5,027^{-5}$, respectivamente); lo que evidencia que a mayor número de muestras analizadas para cada especie de colibrí, mayor y más completa será la información a cerca de la amplitud del nicho alimenticio que ésta utiliza y de sus fluctuaciones temporales; sin embargo, en el caso de las especies de la comunidad secundaria, debido a su baja frecuencia de aparición dentro del área de estudio, no es posible disponer de tal información.

Se encontró una correlación positiva entre el número de especies florales visitadas por los colibríes y el número de granos de polen encontrados en las cargas polínicas ($p = 0,0096$), lo que demuestra que la visita de un mayor número de especies florales por el vector polínico no afecta de forma negativa la permanencia de granos de polen heteroespecíficos dentro de éste.

Este mismo tipo de correlación se reportó entre las variables: número de especies vegetales y número de esporas fúngicas en cada carga polínica ($p = 0,0072$), lo que expresa que a mayor número de especies florales visitadas, mayor va a ser la frecuencia de aparición de esporas fúngicas dentro de las cargas polínicas y mayores las posibilidades de contaminar nuevos hospederos por la deposición de esporas.

De dichos palinomorfos, se encontró que los colibríes transportaron 181.134 esporas en las diferentes partes de su cuerpo elegidas para este estudio (mandíbula, maxila, frente y garganta), incluyendo siete clases de criptógamas y 39 tipos de esporas fúngicas, presentando estas últimas la mayor riqueza y abundancia; a excepción de las cargas de *Metallura tyrianthina*, en las que se encontró mayor abundancia de esporas de criptógamas, figura 17a.

Las siguientes esporas de hongos: *Leptosphaeria sp*, *Pleospora sp*, *Didymella sp*, *Tetraploa sp*, *Curvularia sp*, *Drechslera sp*, *Bipolaris sp*, *Stemphylium sp* y *Cladosporium sp* Atlas de esporas se destacan por su presencia y abundancia en las cargas polínicas de la mayor parte de especies de colibríes, de las cuales, las pertenecientes a la comunidad nuclear son vectores del 97,18% de la totalidad de esporas encontradas en las cargas polínicas.

Dentro de estos vectores, *Adelomyia melanogenys* transportó 9.350 esporas, entre fúngicas y criptógamas, siendo las esporas fúngicas las mejor representadas con el 71,60%; mientras que *Colibri coruscans* tan sólo transportó el 2% del total de esporas transportadas por toda la comunidad nuclear, figura 17a. Dentro de la comunidad secundaria, en *Coeligena coeligena* se encontró el 41,23% del total de esporas transportadas por esta comunidad; *Metallura tyrianthina* fue la especie que menos esporas fúngicas transportó (18), mientras que *Ocreatus underwoodii* fue el vector de una baja cantidad de esporas de criptógamas, figura 17b.

En general, la parte del cuerpo del colibrí que mayor número de palinomorfos transporta es la frente, vector de 35.131 palinomorfos, de estos, el 92,44% fueron granos de polen, el 5,27% esporas de hongos y el 2,30% restante lo conforman las esporas de criptógamas. La frente es a su vez el área anatómica que menos esporas transporta, contrario a la mandíbula, que es el vector del 27,72% del total de esporas, por otro lado, la maxila es el vector del menor número de granos de polen, transportando en total 17.746 granos, lo que representa el 6,25% del total de granos transportados por el total de la comunidad, cuadro 13.

El 64% de los palinomorfos se ubicaron en las cuatro zonas evaluadas del colibrí, por lo que se puede afirmar que las especies vegetales de las cuales provienen son “generalistas” con respecto a la ubicación de sus palinomorfos dentro del vector; mientras que el 9% de las especies estudiadas ubica sus palinomorfos en tres de los cuatro puntos estudiados, de los cuales, la maxila y la garganta fueron una constante.

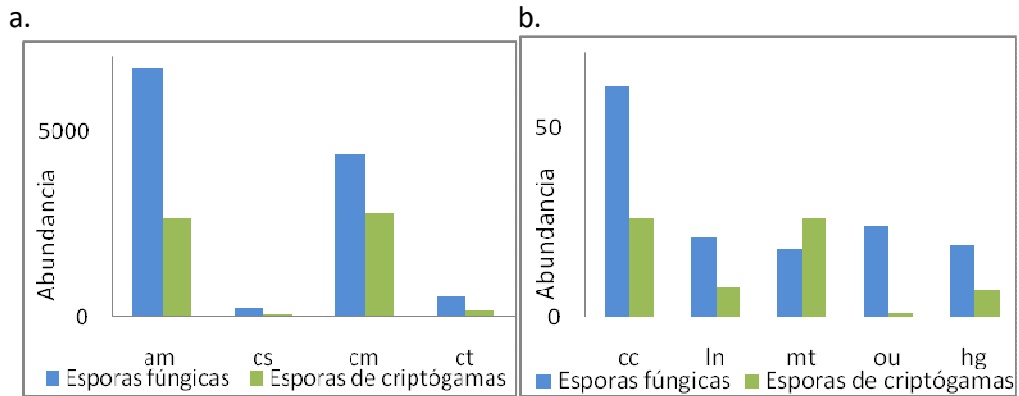
Un menor porcentaje de palinomorfos fue ubicado en dos de las cuatro zonas anatómicas evaluadas dentro del colibrí, mientras que el 20% se encontró en una sola de ellas (cuadro 15), de las cuales, la mayoría (54%) ubican sus palinomorfos en la maxila, haciendo de ésta área, la más común para especies que restringen la ubicación de sus granos de polen a una sola parte dentro del vector.

Cuadro 13. Frecuencia de registro de las plantas encontradas en las cargas polínicas de la comunidad de colibríes. Se presentan los valores superiores a 0,1%.

ESPECIE	%
<i>Aeschynomene sp</i>	40,68
<i>Bejaria sp</i>	24,29
<i>Cavendishia bracteata</i> (Ruiz y Pav. ex J. St.-Hil.) H *	9,48
<i>Salvia tortuosa</i> Kunth *	8,5
<i>Casearia sp</i>	2,95
<i>Castilleja integrifolia</i> L. f. *	2,7
<i>Siphocampylus aff paramicola</i> McVaugh	1,85
<i>Genipa aff americana</i> L.	1,79
Indeterminado 1	1,28
<i>Salvia aff obvallata</i> Epling	1,12
<i>Fuchsia sp</i>	0,81
<i>Rubus sp</i>	0,72
<i>Pitcairnia pungens</i> Kunth *	0,71
<i>Vicia sp</i>	0,48
<i>Solanum ovalifolium</i> Dunal *	0,41
<i>Vasconcellea cundinamarcensis</i> V.M. Badillo *	0,36
<i>Castilleja sp</i>	0,33
<i>Leucothoe sp</i>	0,32
Bromeliaceae	0,3
<i>Bomarea sp</i>	0,24
<i>Centropogon sp 2</i>	0,22
Bombacaceae	0,16
<i>Brassica oleracea</i> L. *	0,15
<i>Miconia sp</i>	0,13

* Especies vegetales reportadas dentro de la Reserva Natural El Charmolán.

Figura 17. Abundancia de las esporas de criptógamas y de hongos encontradas en las cargas polínicas de la comunidad de colibríes de la Reserva Natural El Charmolán
a. comunidad nuclear b. comunidad secundaria.



am: *Adelomyia melanogenys*, cs: *Colibri coruscans*, cm: *Chlorostilbon mellisugus*, ct: *Colibri thalassinus*, cc: *Coeligena coeligena*, ln: *Lesbia nuna*, mt: *Metallura tyrianthina*, ou: *Ocreatus underwoodii*, hg: *Hylocharis grayi*

Cuadro 14. Abundancia y repartición de los palinomorfos en cuatro zonas anatómicas del colibrí para la comunidad completa

	Cuello				Frente				Maxila				Mandíbula			
	GP	EF	EC	T	GP	EF	EC	T	GP	EF	EC	T	GP	EF	EC	T
am	3906	1750	919	6575	14742	2841	1035	18618	12551	1200	451	14202	19994	1172	250	21416
%	59,4	26,61	13,98		79,18	15,26	5,56		88,37	8,45	3,17		93,36	5,47	1,17	
cs	77	52	7	136	442	109	64	615	117	80	4	201	171	26	19	216
%	56,61	38,23	5,14		71,87	17,72	10,41		58,21	39,8	1,99		79,16	12,03	8,79	
cm	712	1259	788	2759	1921	1649	1095	4665	18846	477	299	19622	3480	1047	628	5155
%	25,8	45,63	28,56		41,17	35,35	23,47		96,04	2,43	1,52		67,51	20,31	12,18	
ct	188	135	48	371	289	170	100	559	693	63	23	779	168	69	19	256
%	50,67	36,39	12,94		51,69	30,41	17,89		88,96	8,09	2,95		65,62	26,95	7,42	
cc	33	23	5	61	25	9	9	43	25	14	7	46	49	15	5	69
%	54,09	37,71	8,19		58,14	20,93	20,93		54,34	30,43	15,22		71,01	21,74	7,23	
ln	26	9	0	35	26	7	0	33	188	0	8	196	8	5	0	13
%	74,26	25,71	0		78,78	21,21	0		95,92	0	4,08		61,54	38,46	0	
mt	0	0	4	4	295	7	3	305	38	5	12	55	22	6	7	35
%	0	0	100		96,72	2,28	0,98		69,09	9,09	21,82		62,86	17,14	20	
ou	1	1	0	2	0	9	0	9	4	6	1	11	25	8	0	33
%	50	50	0		0	100	0		36,36	54,54	9,09		75,75	24,24	0	
hg	0	4	3	7	6	5	4	15	12	7	0	19	1	3	0	4
%	0	57,14	42,86		40	33,33	26,66		63,16	36,84	0		25	75	0	

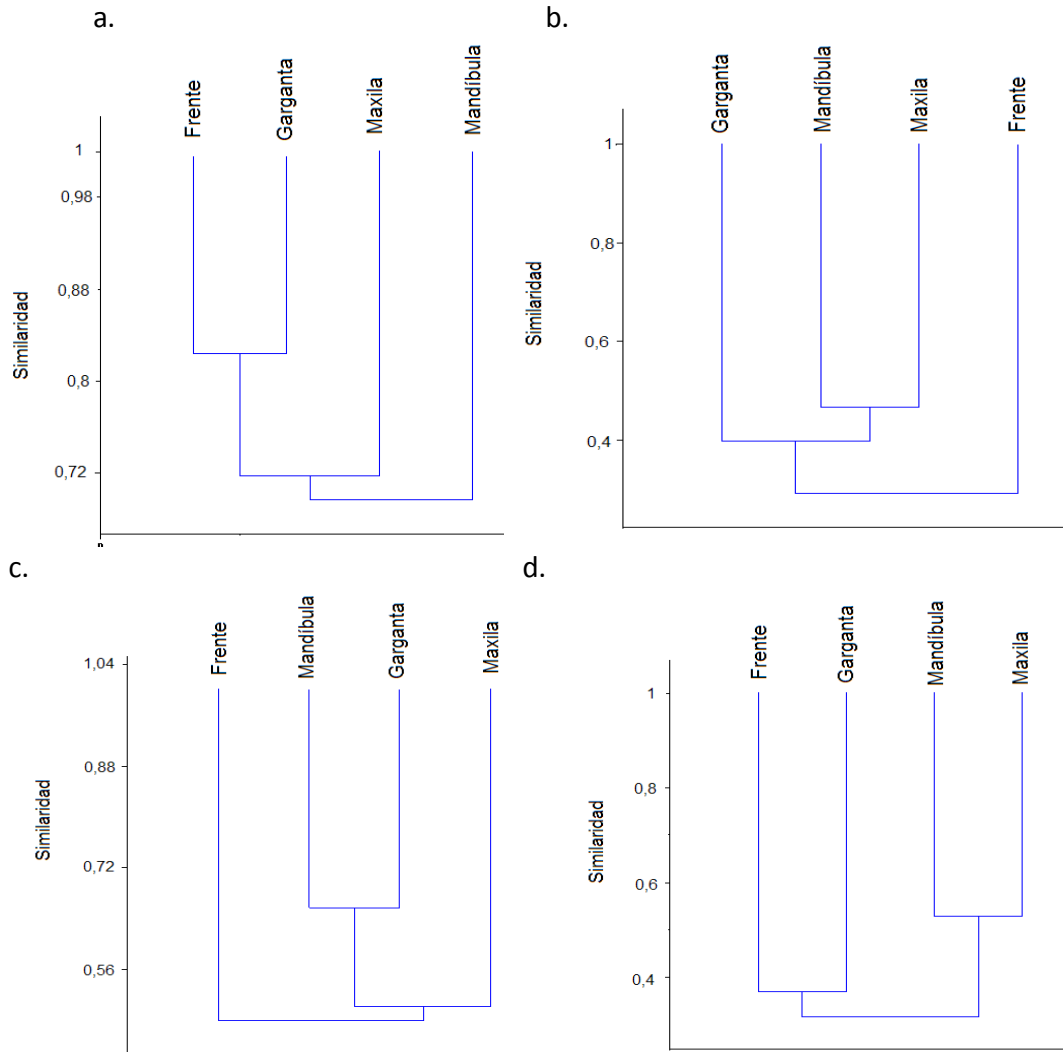
Cuadro 15. Lugar de deposición de las especies vegetales que presentaron una sola ubicación anatómica dentro del colibrí como vector polínico.

	Maxila	Mandíbula	Frente	Garganta
<i>Gaultheria sp</i>	x			
<i>Macrobium sp</i>		x		
Meliaceae	x			
<i>Memora pedunculata</i>				x
<i>Mimosa quitensis</i>		x		
<i>Otholobium mexicanum</i>	x			
<i>Ricinus communis</i>				x
<i>Salvia scutellarioides</i>	x			
<i>Solanum nigrum</i>			x	
<i>Steiractinia sodiroi</i>	x			
Indeterminado 2	x			

A. melanogenys y *C. mellisugus* fueron las únicas especies de la comunidad nuclear que presentaron diferencias estadísticamente significativas con respecto a la abundancia de palinomorfos presentes en cada una de las cuatro zonas analizadas, en las cuales se encontraron diferencias entre la garganta y la frente para *A. melanogenys* y entre la mandíbula y la frente en *C. mellisugus*, única especie que presentó diferencias significativas con respecto a la abundancia de esporas transportadas en las diferentes áreas anatómicas, anexo D.

C. coruscans actuó como el vector del menor porcentaje de palinomorfos heteroespecíficos en su cuerpo, transportando menos del 40% de granos mezclados, siendo la mandíbula, el área que presentó menor porcentaje de contaminación por granos heteroespecíficos, lo que indica que las especies vegetales que disponen sus granos de polen en esta zona tienen mayores posibilidades de una polinización efectiva al disminuir los efectos adversos que conlleva la deposición de granos heteroespecíficos en el estigma. Igual porcentaje de granos mezclados, presentó *C. thalassinus*; sin embargo, esta especie no mostró una diferenciación clara entre las áreas anatómicas estudiadas. Situación que sí se presenta con *A. melanogenys* y *C. mellisugus*, pero sus porcentajes de mezcla son elevados (superiores al 50%), figura 18.

Figura 18. Dendrograma de agrupación con base en datos de riqueza de los palinomorfos transportados en cuatro regiones anatómicas de las especies que hacen parte de la comunidad de colibríes



Basada en el índice de similitud de Jaccard. a. *A. melanogenys* b. *C. coruscans* c. *C. mellisugus* d. *C. thalassinus*.

Al evaluar la tendencia de la ubicación, tanto de los granos de polen como de las esporas dentro de la comunidad completa, se encontró que las especies vegetales, por lo general presentan tendencias con respecto a la ubicación de sus granos de polen sobre el vector por el cual van a ser transportados, figura 19; sin embargo, algunas especies no presentan esta disposición, encontrando granos de polen con abundancias equitativas en las cuatro partes del vector, a pesar de lo anterior, las tendencias que cada una de las especies

vegetales muestra en general, no son las mismas que muestran para cada especie de colibrí analizada.

La ubicación de los palinomorfos en *A. melanogenys* sigue el mismo patrón que el encontrado en la comunidad completa; sin embargo, se encontraron algunas diferencias al respecto, como es el caso de Bromeliaceae (9), *Casearia sp* (10), *Castilleja sp* (12), *Guettarda aff foliaceae* (23), *Miconia sp 1* (32) y *V. cundinamarcensis* (53). De igual forma, algunas especies no presentan tendencia respecto a la ubicación de sus palinomorfos y son pocos los que tienden a ubicarse en mayor proporción en lugares como la maxila y la mandíbula, mientras que la mayoría muestra una fuerte inclinación hacia la frente y garganta, zonas anatómicas que comparten varias de las especies vegetales que utilizan a este colibrí como vector polínico, figura 20.

Figura 19. Tendencia de ubicación de las especies vegetales dentro de las cuatro regiones anatómicas del colibrí, teniendo en cuenta a la comunidad de colibríes

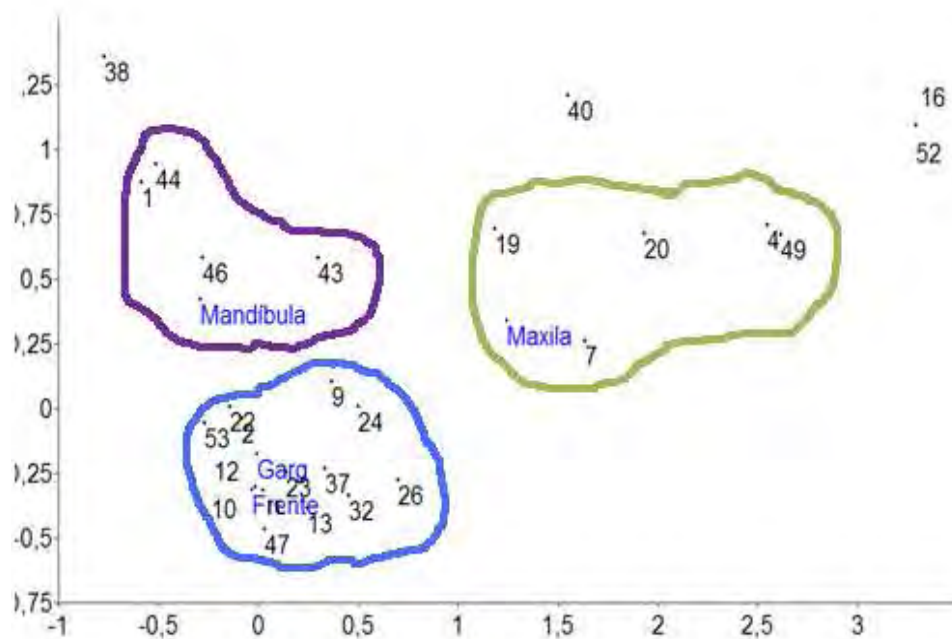


Figura 20. Tendencia de ubicación de las especies vegetales visitadas por *A. melanogenys*, dentro de las cuatro regiones anatómicas del colibrí

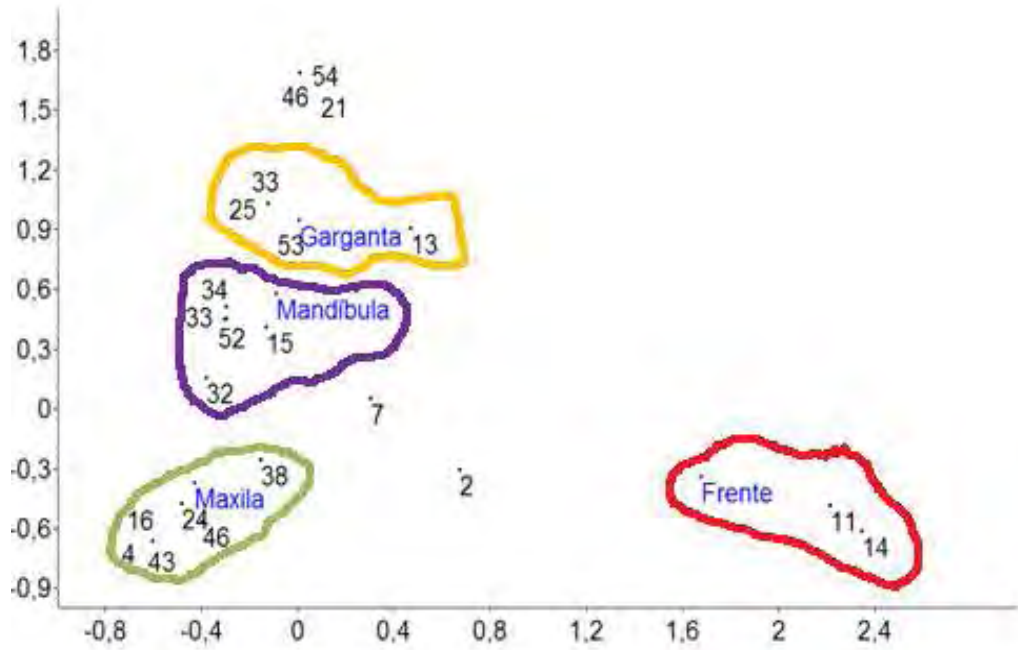


Figura 21. Tendencia de ubicación de las especies vegetales visitadas por *C. coruscans*, dentro de las cuatro regiones anatómicas del colibrí

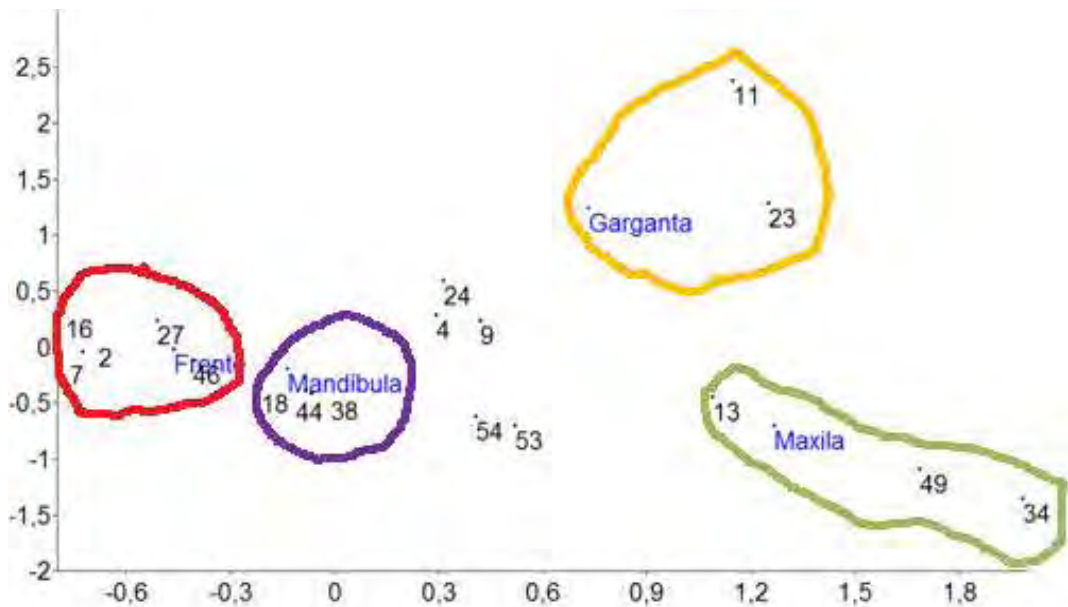


Figura 22. Tendencia de ubicación de las especies vegetales visitadas por *C. thalassinus*, dentro de las cuatro regiones anatómicas del colibrí.

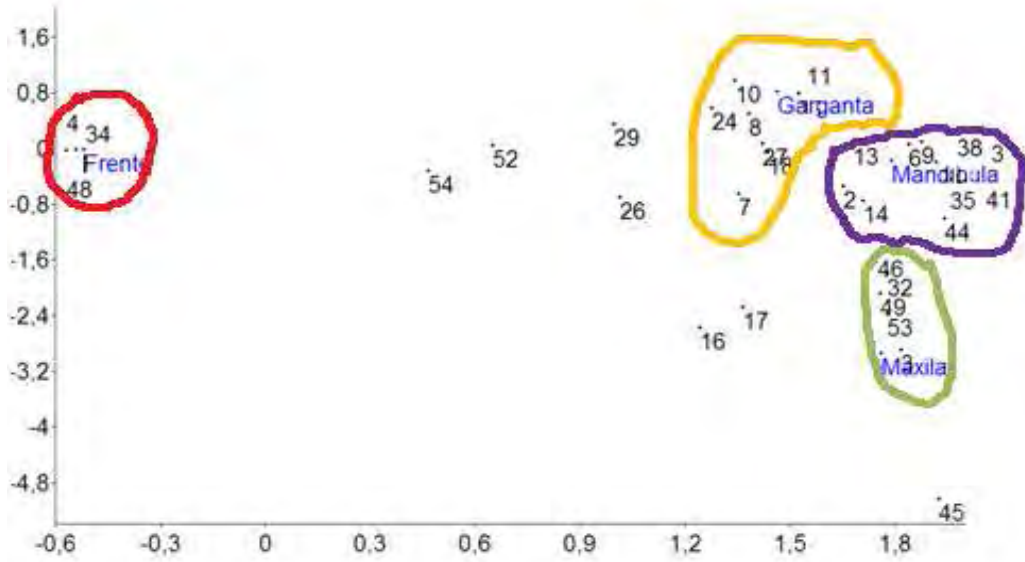
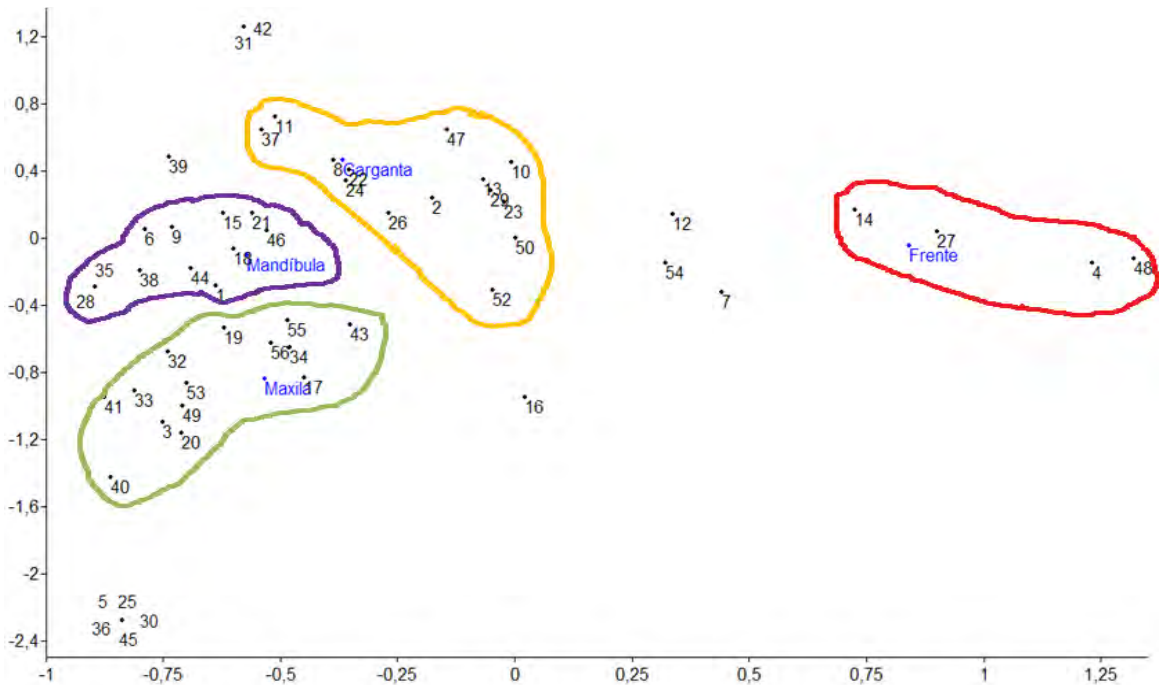


Figura 23. Tendencia de ubicación de las especies vegetales visitadas por *C. mellisugus*, dentro de las cuatro regiones anatómicas del colibrí.



A diferencia de *A. melanogenys*, en *C. coruscans* no se presenta una marcada similitud con respecto a la abundancia y riqueza de palinomorfos ubicados en la frente y la garganta, y son pocas las especies que no presentan ningún tipo de tendencia respecto a la ubicación de los granos de polen, figura 21. Al ser comparada su disposición con la mostrada por la comunidad, no se presenta entre las dos distribuciones semejanzas que definan patrones al respecto.

Dentro de *C. thalassinus* se encontraron fuertes tendencias de los granos a ubicarse hacia la frente y mandíbula, donde se encontró una alta relación entre los palinomorfos aquí encontrados, mientras que en áreas como la maxila y la mandíbula no se presentó una tendencia como tal, figura 22. Esta distribución, al ser comparada con la de la comunidad, se encontró una alta relación; sin embargo, especies como *Castilleja integrifolia* (11), *Cavendishia bracteata* (13), *Guettarda aff foliaceae* (23), *Salvia scutellarioides* (46) y *Solanum ovalifolium* (49) presentan distribuciones diferentes.

La frente de *C. mellisugus* es el lugar que presenta mayores diferencias con respecto a las variables evaluadas, mientras que las otras tres zonas anatómicas se encuentran relacionadas, compartiendo la mayoría de especies vegetales ubicadas en ellas, figura 23. Al comparar estas tendencias con las presentadas por la comunidad, se encontraron diferencias principalmente en tres especies: *Alchornea sp* (3), *Miconia versicolor* (34) y *Ranunculus sp* (41), especies que dentro de la comunidad tienden a ubicar sus granos de polen en la maxila.

Al comparar las tendencias de ubicación de los granos de polen las especies vegetales que presentaron patrones claros en las cuatro especies de colibríes (comunidad nuclear), se encontró que estas especies vegetales depositan sus granos de polen en diferentes zonas anatómicas del colibrí dependiendo de la especie, encontrando granos de polen de la misma especie vegetal en diferentes regiones anatómicas del colibrí dependiendo de su especie, cuadro 16. En general, estos granos transportados por la comunidad estudiada se caracterizaron por presentar unidad tipo mónada y aunque las tétradas y poliadas estuvieron presentes dentro de las cargas analizadas, estas se encontraron en bajas proporciones (7,40 y 3,70% respectivamente). Con respecto a la forma, los granos en su mayoría fueron oblatos; sin embargo, la cantidad de granos prolatos y esferoidales fue muy similar, por lo que no es posible definir algún tipo de tendencia con respecto a la forma de grano más apropiada para ser transportada por los colibríes.

Por el contrario, y a pesar de que los granos transportados en las diferentes partes del colibrí presentaron diversos tipos de ámbito, aberturas, téctum y ornamentación, se encontró que los granos con ámbito circular, con aberturas compuestas tipo colporo y con una exina tectada psilada y patrón microrreticular poseen de alguna forma, una tendencia a ser transportados por este tipo de vector, figura 24.

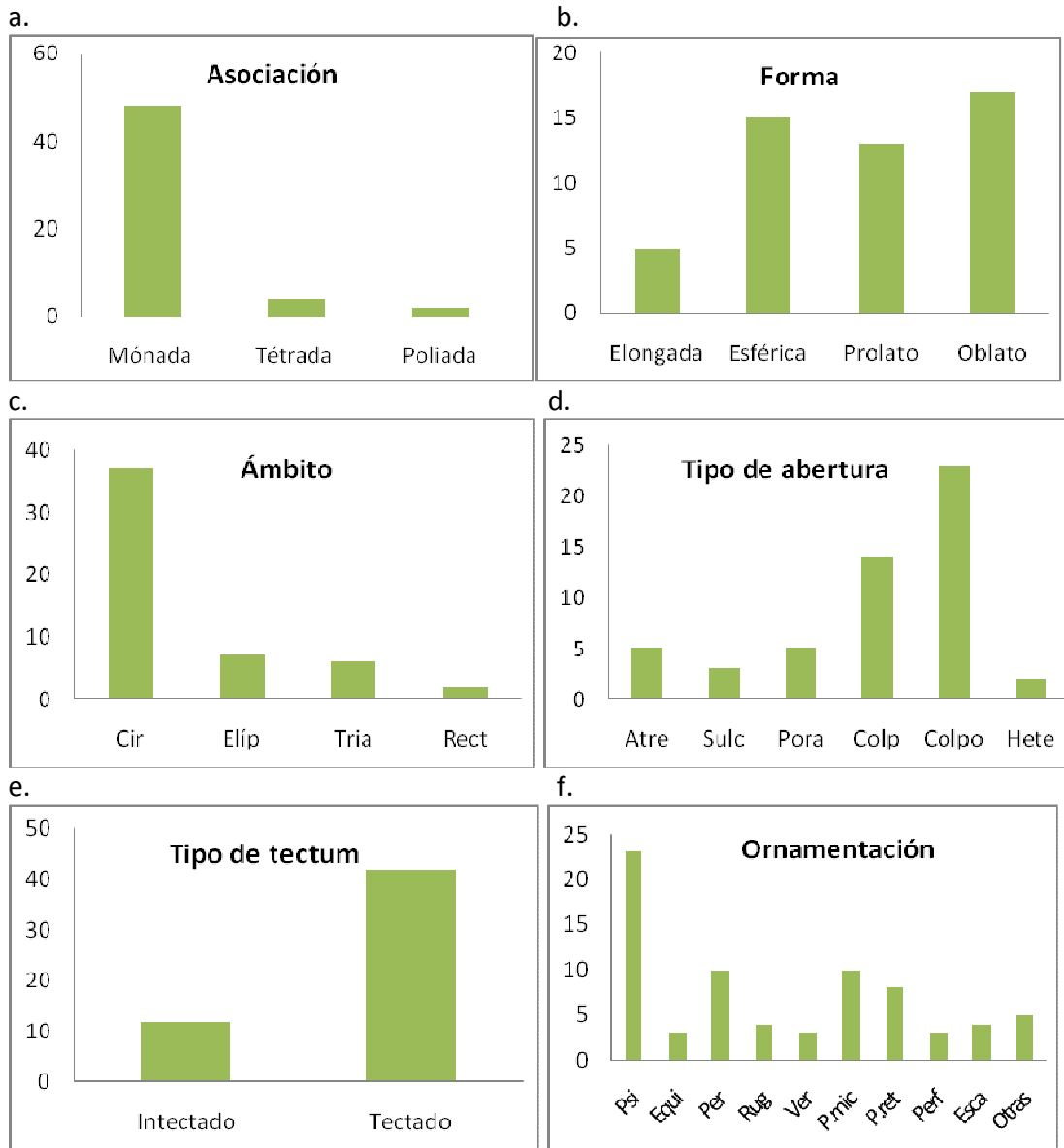
Cuadro 16. Tendencia de ubicación de doce especies vegetales dentro de las cuatro regiones anatómicas del colibrí, teniendo en cuenta a la comunidad nuclear

	Especie	Brome	Cas.sp	Cas.in	Cav.br	Gue.fo	Ind.1	Leu.sp	Mic1	Mic.ve	Pit.pu	Sal.to	Sol.ov	Vas.cu
	No	9	10	11	13	23	24	27	32	34	38	46	49	53
A. melanogenys	Maxila													
	Mandí											x		
	Frente	x	x		x	x	x	x	x					
	Garga	x	x		x	x	x	x	x					
C. coruscans	Maxila						x				x	x		
	Mandí									x				
	Frente			x										
	Garga				x									x
C. mellisugus	Maxila								x				x	x
	Mandí	x									x			
	Frente									x				
	Garga		x	x										
C. thalassinus	Maxila				x								x	
	Mandí										x			
	Frente							x				x		
	Garga			x		x								

No obstante, dentro de las familias más importantes para la comunidad de colibríes, se presentan grandes variaciones con respecto a la morfología polínica; las especies de la familia Bignoniaceae en su totalidad, son mónadas, principalmente de ámbito circular, forma esférica, aberturas simples tipo colpo y exina tectada psilada con patrón reticulado, a excepción de *Delostoma integrifolium*, cuyo grano de polen presenta una exina tectada supraverrugada insulado-lofada Atlas palinológico II.

Los granos de la familia Campanulaceae son mónadas, principalmente con ámbito circular, aberturas compuestas tipo colporo, exina tectada psilada con patrón reticulado y forma prolata, a excepción de *Siphocampylus aff paramicola*, que presenta un grano oblato. La familia Lamiaceae se caracteriza por poseer granos oblatos, excepto *Salvia aff obvallata*, que posee forma esferoidal y ámbito circular y no elíptico como las demás especies de la familia; no obstante, son similares por poseer seis aberturas tipo colpo que se distribuyen sobre el ecuador del grano, y ornamentación reticular con retículos heterobrocados y muros simplicabulados.

Figura 24. Tendencias generales de la morfología de los palinomorfos transportados por la comunidad de colibríes de la Reserva Natural El Chormolón



a. Unidad, **b.** Forma, **c.** Ámbito, **d.** Tipo de abertura. Atre: atremado, Sulc: sulcado, Pora: porado, Colp: colpado, Colpo: colporado, Hete: heterocolpado, **e.** Tipo de tectum, **f.** Ornamentación. Psi: psilado, Equi: equinado, Per: per-reticulado, Rug: rugulado, Ver: verrugado, P.mic: patrón microrreticulado, P.ret: patrón reticulado. Perf: perforado, Esca: escabrado,

El hecho de que estos caracteres sean constantes dentro de las especies de la familia Lamiaceae dificultó la identificación de sus morfoespecies; sin embargo, fue posible

diferenciar a *Salvia tortuosa* de *Salvia scutellarioides*, ya que esta última posee una exina tectada suprarreticulada, lo que permite observar al microscopio en 1000x el patrón de la estructura de la exina entre los lúmenes del retículo de *S. scutellarioides*, permitiendo diferenciar estas dos especies tan similares polínicamente, ya que *S. tortuosa* muestra una exina intactada per-reticulada, lo que ópticamente da la posibilidad de observar lúmenes psilados.

Las especies de la familia Ericaceae poseen granos de polen asociados en tétradas, que al igual que la familia Lamiaceae, presentan caracteres bastante similares entre sus especies, como el tipo de asociación, forma, ámbito, tectum y aberturas tipo hemicolporo, por lo que la única forma para realizar la identificación de dichos palinomorfo fue la diferenciación de la ornamentación de los mismos, la cual varía desde esculturas supraruguladas hasta supraescabradas, Atlas palinológico II.

Al relacionar el número de esporas transportadas y su variación en el tiempo, con la riqueza de especies vegetales utilizadas por la comunidad de colibríes, se encontró un patrón en la mayor parte del tiempo, donde el aumento de la riqueza está relacionada con el aumento del número de esporas transportadas, a excepción del mes de mayo, donde el pico máximo de la riqueza vegetal se presenta al mismo tiempo que una caída en abundancia de las esporas, figura 25.

A pesar de presentar la misma tendencia, las esporas fúngicas y las de criptógamas, presentan una leve diferencia durante los meses de junio y julio donde, mientras la riqueza de especies vegetales visitadas por los colibríes de la comunidad presenta un descenso, las esporas fúngicas descienden de la misma forma, figura 25a, mientras que las esporas de criptógamas permanecen estables con respecto al número de unidades transportadas, figura 25 b.

La variación de la abundancia de las esporas y la precipitación dentro de la reserva, muestra que durante de la época más seca (junio a septiembre), la abundancia de esporas, tanto de criptógamas como las de hongos se redujo sustancialmente con respecto a los meses en los que la precipitación fue alta, figura 26.

Figura 25. Variación temporal de la riqueza de especies florales utilizadas como fuente alimenticia por la comunidad de colibríes y del número de esporas transportados por la misma a. esporas fúngicas, b. esporas de criptógamas.

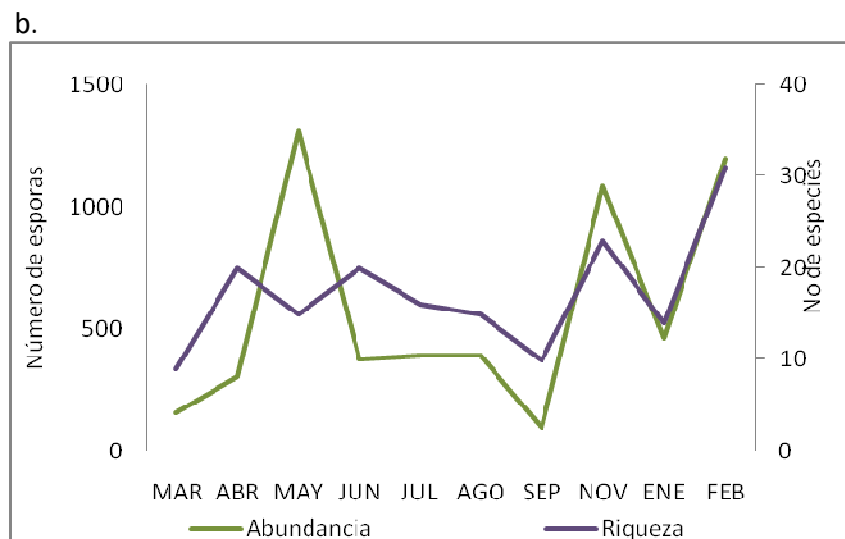
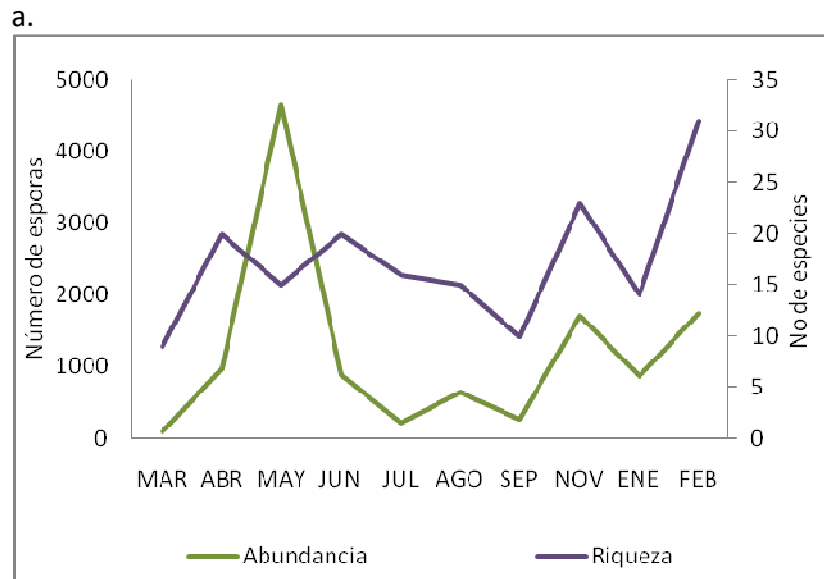
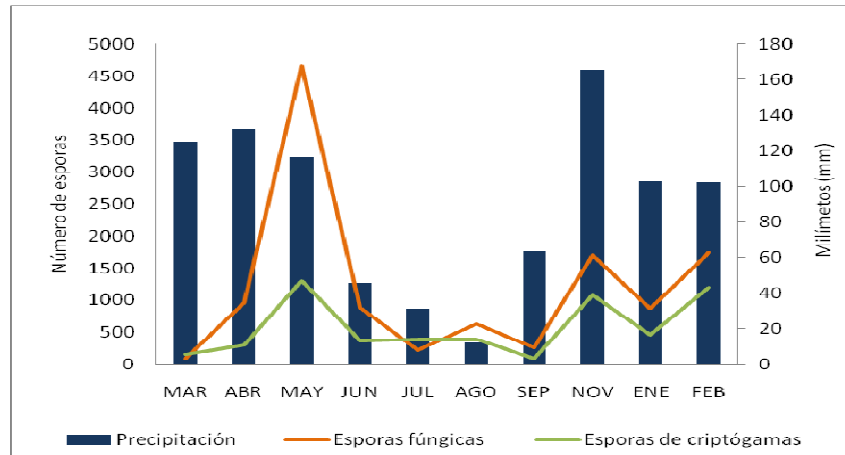
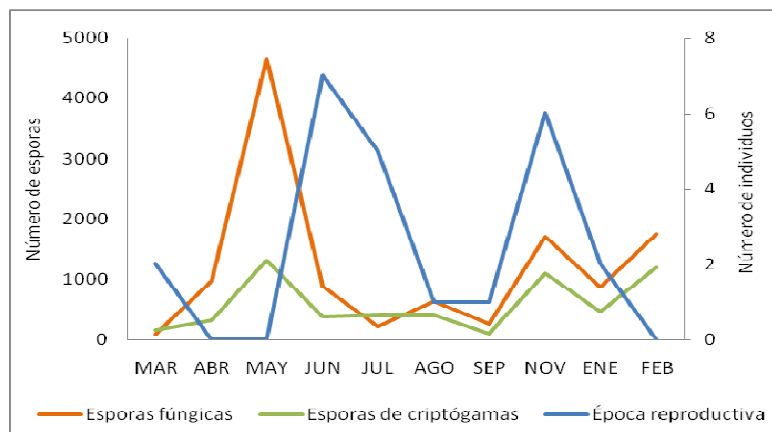


Figura 26. Variación temporal del número de esporas transportadas por la comunidad de colibríes y la precipitación anual en el área de influencia de la Reserva Natural El Charmolón



La relación de las fluctuaciones temporales de la abundancia de los dos grupos de esporas dentro de las cargas polínicas de los colibríes y el ciclo reproductivo de esta comunidad, evidencia la presencia de dos temporadas claramente marcadas, la primera, entre los meses de marzo y agosto, y la segunda entre septiembre y febrero. En la primera, los picos de abundancia de las esporas se presentan de forma anticipada al primer pico reproductivo de la comunidad de colibríes, mientras que durante la segunda temporada es posible ver que los picos y descensos de estas variables se presentan de igual forma en el tiempo, figura 27.

Figura 27. Variación temporal del número de esporas transportadas por los colibríes y el ciclo reproductivo de la comunidad de colibríes



6. DISCUSIÓN

6.1 COMUNIDAD DE COLIBRÍES

La riqueza de la comunidad de colibríes de la Reserva Natural El Charmolán (12 especies), reportada a lo largo de tiempo de estudio (10 meses), cuadro 1, se encuentra dentro de los rangos de riqueza típicos para comunidades de colibríes en bosques andinos (Sermarnat Skutch¹¹³, 1950; Snow y Snow¹¹⁴, Feinsinger¹¹⁵, Stiles^{116, 117, 118}; Murcia¹¹⁹, Kraemer, Schumitt y Schuchmann¹²⁰, Gutiérrez y Rojas¹²¹, Ramírez¹²², Colorado¹²³, Gutiérrez, Rojas y Stiles¹²⁴). Su composición es similar a comunidades pertenecientes a áreas en condiciones de fragmentación, encontrando comunidades con un 50% de

¹¹³ SEMARNAT SKUTCH, Alexander. The nesting seasons of Central American Birds in relation to climate and food supply. *Ibis*. Vol. 92. (1950); p. 182-222.

¹¹⁴ SNOW, D.W. Y B.K. SNOW. Breeding seasons and annual cycles of Trinidad Land-birds. *Zoologica*. Vol. 49. (1964); p. 1-39.

¹¹⁵ FEINSINGER, Op. cit., p. 257-291.

¹¹⁶ STILES, Gary. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. En: *Ecology*. No. 56. (1975); p. 285-301.

¹¹⁷ STILES, Gary 1980. The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. En: *Ibis*. No. 122: (1980); p. 322-343.

¹¹⁸ STILES, Gary. 1985. Seasonal Patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. En: *Ornithological monographs*. No. 36. (1985); p. 757-784.

¹¹⁹ MURCIA, Carolina. 1987. Estructura y dinámica del gremio de colibríes (Aves: Trochilidae) en un bosque andino. *Humboldtia*. No. 1.(1987); p. 29-64.

¹²⁰ KRAEMER, M.; SCHUMITT, U. y SCHUCHMANN, K. L.. 1993. Notes on the organization of a Neotropical High-Altitude Hummingbird-flower Community. En: Barthlott, W., Naumann, C.M., Schmidt-Loske, K. and K.L. Schuchmann (eds.). *Animal-Plant Interactions in Tropical Environments*. Bonn, Germany : s.n., 1993. p.61-65

¹²¹ GUTIERREZ y ROJAS, Op. cit.

¹²² RAMÍREZ, Monica. Patrones de uso de los recursos florales por la comunidad de colibríes (Aves: Trochilidae) del sector Charguayaco, Parque Nacional Natural Munchique, El Tambo, Cauca. Popayán. 2004. Trabajo de grado (Bióloga). Universidad del Cauca. Facultad de Ciencias Agropecuarias., Departamento de Biología.

¹²³ COLORADO, Gabriel. Interacción colibrí-flor en un bosque andino de la cordillera central de Colombia. Medellín, 2006. Tesis de maestría. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Agropecuaria. Departamento de Ciencias forestales.

¹²⁴ GUTIERREZ, Aquiles; ROJAS, Sandra y STILES, Gary. Las interacciones ecológicas y estructura de una comunidad altoandina de colibríes y flores en la cordillera oriental de Colombia. En: *Ornitología Colombiana*. No.7. (2008); p.17-42.

similitud, pertenecientes tanto a zonas de bosques altoandinos (Gutiérrez, Rojas y Stiles¹²⁵) y bosques húmedos montanos a alturas semejantes a las reportadas en este estudio (Colorado¹²⁶); sin embargo, en comunidades pertenecientes a áreas conservadas, el mayor porcentaje de similitud alcanzó el 25% (Ramírez¹²⁷).

Las comunidades de colibríes presentes en áreas conservadas, corresponden a áreas donde las especies pertenecientes a la comunidad nuclear de la Reserva El Charmolán, cuadro 4, son raras u ocasionales; sin embargo, las comunidades de las zonas fragmentadas están compuestas, en su mayoría, por las mismas especies, siendo *Chlorostilbon mellisugus* una constante dentro de la comunidad nuclear de las diferentes zonas, por lo que se presenta la posibilidad de que la composición de estas comunidades dependa en gran medida de las condiciones de fragmentación y sucesión de su hábitat, hecho que se relaciona con el incremento de la diversidad de recursos y hábitats disponibles en una amplia variedad de ecosistemas creados dentro del parámetro sucesional, donde las diferentes etapas dentro del proceso de sucesión vegetal representan una amplia variedad de estratos horizontales y verticales que promueven la presencia y coexistencia de un alto número y variedad de especies (Ramírez, Jorge¹²⁸).

Bajo estas condiciones se plantea una comunidad dinámica que se encuentra en proceso de acoplamiento, situación revelada por la presencia ocasional a lo largo del tiempo de las especies de la comunidad secundaria, cuadro 4, cuya variación temporal de su riqueza y abundancia, figura 6, afecta los cambios en estas variables de la comunidad general, figura 8, por lo que es posible inferir que la comunidad secundaria tiene un efecto importante sobre la dinámica de la comunidad y sobre los recursos florales a nivel de disponibilidad de néctar y polinización, por lo que su efecto es importante para la comunidad, no como en otras, donde ha sido descrito como “bajo e insignificante”, ya que al ser excluidas de sus análisis de abundancia y riqueza, la variación de los promedios fue casi nula, por lo que se concluyó que su efecto sobre los principales recursos florales, en términos de disponibilidad de néctar y polinización, fue bajo y que su presencia o ausencia afectaba poco o nada en la dinámica de la comunidad (Gutiérrez y Rojas¹²⁹, Ramírez¹³⁰ y Colorado¹³¹).

¹²⁵ Idem., p. 17-42.

¹²⁶ COLORADO, Op. cit.

¹²⁷ RAMÍREZ, Mónica, Op. cit.

¹²⁸ RAMÍREZ, Jorge. Variación en la composición de comunidades de aves en la reserva de la Biósfera de Montes Azules y áreas adyacentes, Chiapas, México. En: Biota Neotropical. No. 6. (2006); p.1-19.

¹²⁹ GUTIERREZ, Aquiles, ROJAS, Sandra. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos del Volcán Galeras, sur de Colombia. Bogotá, 2001. Trabajo de grado, (Biología). Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología.

Este caso, donde la comunidad se considera dinámica por la alta cantidad de especies migratorias estacionales, cuadro 4, no sólo se presenta en la Reserva Natural El Charmolán, sino en otras zonas en estado de fragmentación; como es el caso del bosque seco en Rivas-Nicaragua, donde más del 75% de las especies no son permanentes (Vilches *et al.*¹³²); bosques templados de México (Sosa¹³³), bosques deciduos en Venezuela (Verea¹³⁴), bosques suburbanos en Colombia (Rivera¹³⁵), selvas húmedas de México (Ramírez¹³⁶) y en diferentes tipos de hábitats en Costa Rica (Cárdenas, *et al.*¹³⁷), donde el porcentaje de especies estacionales varía entre el 20 y 30%, por lo que se puede inferir que las comunidades de aves pertenecientes a hábitats fragmentados, sin importar su tipo, son dinámicas con respecto a su composición temporal.

La comunidad nuclear de colibríes reportada en este estudio, cuadro 4, presenta una dinámica similar a la descrita por otros autores, donde la variación temporal fue definida como “con alto nivel de variación”, al encontrar marcadas fluctuaciones en el tiempo (Kodric-Brown *et al.*¹³⁸, Stiles^{139, 140}, Gutiérrez¹⁴¹, y Colorado¹⁴²), lo que confirma una alta

¹³⁰ RAMÍREZ, Monica, Op. cit.

¹³¹ COLORADO, Op. cit.

¹³² WÍLCHEZ, Sergio *et. Al.* Diversidad de aves en un paisaje fragmentado de bosque seco en Rivas, Nicaragua. En publicación: Revista Encuentro Nro. 68. Managua : UCA, Universidad Centroamericana, s. f.

¹³³ SOSA, Neyra. Las aves, riqueza, diversidad y patrones de distribución espacial. México :Instituto nacional de ecología : Secretaría de medio ambiente y recursos naturales, 2000.

¹³⁴ VEEA, Carlos, SOLÓRZANO, Alencio. ENCIO. La comunidad de aves del sotobosque de un bosque deciduo tropical en Venezuela. En: Ornitología Neotropical. No. 12. (2001); p. 235–253.

¹³⁵ RIVERA, Héctor. Composición y estructura de una comunidad de aves en un área suburbana en el suroccidente colombiano. En: Ornitología Colombiana No. 4. (2006); p. 28-38.

¹³⁶ RAMÍREZ, Jorge, Op. cit. p. 1-19.

¹³⁷ CÁRDENAS, Geovany *et. al.* . 2003. Diversidad y riqueza de aves en diferentes hábitats en un paisaje fragmentado en Cañas, Costa Rica. En: Agroforestal en las Américas. Vol. 10, No. 39. (2003); p. 78-85.

¹³⁸ KODRIC BROWN, Astrid *et. al.* 1984. Organization of a tropical island community of hummingbird and flowers. En: Ecology. Vol. 65, No. 5. (1984); p. 1358-1368.

¹³⁹ STILES, Gary. 1985. Seasonal Patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. En: Ornithological monographs No. 36. (1985); p 757-784.

¹⁴⁰ STILES, Gary. Seasonal Patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. En: Ornithological monographs Vol. 36. (1985); p. 757-784.

¹⁴¹ GUTIERREZ y ROJAS, Op. cit.

¹⁴² COLORADO, Op. cit.

dinámica temporal dentro de las comunidades de colibríes en áreas intervenidas y no intervenidas. Las comunidades nucleares de colibríes, en general, independientemente de su hábitat, ya sea un área fragmentada, intervenida o conservada, mantienen ciclos dinámicos a lo largo del tiempo, con respecto a sus abundancias, mientras que la riqueza de especies que la conforma es siempre estable, cuadro 4. Por otra parte, las comunidades secundarias de colibríes pertenecientes a diferentes tipos de hábitats, generalmente mantienen una dinámica temporal tanto a nivel de abundancia como de riqueza, y es ésta la que mantiene la dinámica de la comunidad en general con respecto a su riqueza.

Respecto a la variación espacial de la comunidad de colibríes, es posible afirmar que no existe un patrón o una tendencia de la comunidad completa a habitar o utilizar con mayor frecuencia los recursos ofrecidos por algún tipo de bosque, sino que por el contrario, estas diferencias se presentan a nivel de especie, figura 9. Es claro que el bosque más utilizado por la comunidad es el bosque en regeneración, posiblemente porque ofrece más recursos y por su alta tasa de recambio vegetal, situación que al parecer hace de este bosque un lugar más atractivo para la comunidad de colibríes estudiada (Ramírez¹⁴³, 2006).

No obstante a lo anterior, los datos arrojados por este trabajo llevan a pensar que las especies de la comunidad secundaria hacen uso exclusivo del recurso ofrecido por el bosque en regeneración **Figura 9**, esto se puede deber a dos causas; la primera, debido a la composición, disponibilidad y alta variada de recursos que presenta este tipo de bosque, que se ve representado en el incremento del número de especies que experimentan los hábitats en estado de sucesión y por el aumento de los nutrientes disponibles que presenta (Walker¹⁴⁴).

Y la segunda, por la presencia permanente y abundante de *C. mellisugus* dentro del bosque de roble, cuadro 9. especie que en virtud de sus habilidades como ruterero, obliga a otros rutereros (como las especies de la comunidad secundaria) a no utilizar muchos recursos. Se ha reportado que los individuos del género *Chlorostilbon* definen los patrones de forrajeo de las especies no territorialistas (Feinsinger¹⁴⁵) y probablemente evita la llegada de las especies de la comunidad secundaria a hacer uso de los recursos del bosque maduro de roble, excluyéndolas de ésta zona y de la utilización de sus recursos por competencia, dejando a los recursos, disponibles dentro del bosque en regeneración, como los únicos aprovechables para estas especies, ya que la competencia entre colibríes

¹⁴³ RAMÍREZ, Jorge, Op. cit. p. 1-19.

¹⁴⁴ WALKER, L.R. 2005. Margalef y la sucesión ecológica. En: Ecosistemas. Vol. 14, No. 1(2005); p. 66-78.

¹⁴⁵ FEINSINGER, Op.cit., p. 257-291.

no agresivos puede resultar en una exclusión competitiva si hay diferencia con respecto a la eficiencia de explotación del recurso (Feinsinger¹⁴⁶).

Las especies de la comunidad secundaria presentan una condición de visitantes temporales que los obliga a utilizar los recursos más accesibles dentro del bosque en regeneración con el fin de evitar competir por el recurso con *C. mellisugus*, aunque esto es menos rentable energéticamente; no obstante, sigue siendo una hipótesis ya que dentro de este trabajo no se evaluó la rentabilidad energética del uso de los diferentes recursos. Situación que de ser real, explicaría la presencia de las cuatro especies de la comunidad nuclear dentro del bosque de roble, ya que su permanencia en un largo periodo de tiempo aumenta los beneficios energéticos que representa entrar en una competencia con *C. mellisugus* por el recurso dentro del bosque de roble.

6.2 COMUNIDAD DE PLANTAS

La fragmentación de los ecosistemas ha sido reconocida mundialmente como una de las principales causas de pérdida de la biodiversidad, ya que el aislamiento de áreas desestabiliza poblaciones viables, al afectar la riqueza y composición de especies, (Villavicencio¹⁴⁷); sin embargo, no es posible conocer sus efectos cuantitativos y cualitativos sobre un área determinada sin tener como base, la estructura del ecosistema inicial, es por esto, que se imposibilita conocer si la diversidad aumentó o no dentro del área de estudio debido al proceso de fragmentación que esta sufrió.

No obstante, las plantas con características ornitófilas y/o aptas para ser visitadas por la comunidad de colibríes dentro del área de estudio (72 especies) anexo A, son típicas de comunidades de especies con flores visitadas por colibríes en bosques andinos de Centro y Suramérica, tal como lo reporta Feinsinger¹⁴⁸; Stiles¹⁴⁹, Gutiérrez¹⁵⁰, Ramírez¹⁵¹ y

¹⁴⁶ Idem.

¹⁴⁷ VILLAVICENCIO GARCIA, Raymundo. Análisis de la fragmentación forestal, estructura del paisaje y diversidad en espacios naturales. Generación y aplicación innovadora del conocimiento. México : Departamento de producción forestal. Centro universitario de ciencias biológicas y agropecuarias, 2009.

¹⁴⁸ FEINSINGER, Op. cit., p. 257-291.

¹⁴⁹ STILES, Gary. La palinología como herramienta para el análisis de la interacción planta-colibrí. En: Caldasia. V. 23, No. 1. (1994); p. 301-322.

¹⁵⁰ GUTIERREZ y ROJAS, Op. cit.

¹⁵¹ RAMÍREZ, Mónica, Op. cit.

Colorado¹⁵², lo que muestra que en las diferentes etapas sucesionales en las que se encuentra la reserva, la polinización por colibríes es importante dentro de este proceso sucesional.

Las familias más importantes reportadas fueron: Asteraceae, Bignoniaceae, Lamiaceae y Fabaceae, anexo A, familias que de acuerdo a su uso por las comunidades de colibríes de diferentes áreas de Centro y Suramérica, han sido catalogadas como de importancia media para las comunidades de colibríes (Heithaus¹⁵³, Kodrick *et al*¹⁵⁴, Fenster¹⁵⁵, Sazima *et al*¹⁵⁶, Grases y Ramírez¹⁵⁷, Gutiérrez y Rojas¹⁵⁸, Ahumada¹⁵⁹, Amaya *et al*¹⁶⁰ y Colorado,¹⁶¹). Por lo que no se podría considerar a la Reserva Natural El Charmolán como una fuente óptima de alimento para la comunidad de colibríes que ahí habita, lo que se ve reflejado en que del total de especies vegetales que utiliza esta comunidad, tan sólo 17 de 54 especies son utilizadas de la zona que conforma la reserva, cuadro 13, por lo que se presume que la reserva es un punto de paso para los colibríes dentro de un corredor biológico, tema que se tomará con mayor profundidad en el capítulo de interacción colibrí-flor.

De estas 54 especies, las familias más importantes son: Bignoniaceae, Ericaceae y Rubiácea, anexo B, situación que corresponde a lo reportado por Heithaus¹⁶², Fenster¹⁶³,

¹⁵² COLORADO, Op. cit.

¹⁵³ HEITHAUS, Raymond. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. En: Annals of the Missouri Botanical Garden. No. 61. (1974); p. 675-691.

¹⁵⁴ KODRIC *et. al.*, Op. cit.

¹⁵⁵ FENSTER, Charles. Selection on floral morphology by hummingbirds. En: Biotropica. Vol. 23, No.1. (1991), p. 98-101.

¹⁵⁶ SAZIMA, I. ; BUZATO, Silvana y SAZIMA, Marlies. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. En: Botanica acta. 109. (1996); p.149-160.

¹⁵⁷ GRASES y RAMÍREZ, Op. cit.

¹⁵⁸ GUTIERREZ y ROJAS, Op. cit.

¹⁵⁹ AHUMADA, Jorge. Impacto de la fragmentación sobre la reproducción y estructura de una comunidad de colibríes del bosque altoandino. Bogotá : Fundación para la promoción de la investigación y la tecnología. Pontificia Universidad Javeriana, 2001.

¹⁶⁰ AMAYA, Marisol., STILES, Gary y RANGEL, Orlando. Interacción planta-colibrí en Amacayacu (Amazonas, Colombia): Una perspectiva palinológica. En: Caldasia Vol. 3, No. 1. (2001); p. 301-322.

¹⁶¹ COLORADO, Op.cit.

¹⁶² HEITHAUS, Op.. cit., p. 675-691.

Amaya, Stiles y Rangel¹⁶⁴, Ahumada¹⁶⁵ y Colorado¹⁶⁶. Las comunidades de colibríes de áreas con algún tipo de perturbación, como la objeto de estudio, mostraron preferencias al uso de plantas con hábito arbustivo, cuadro 5 (Kodricc *et al*¹⁶⁷, Gutiérrez y Rojas¹⁶⁸, Vásquez y Simberloff¹⁶⁹, y Colorado¹⁷⁰); mientras que para las comunidades de áreas con un grado alto de conservación prefieren las plantas epífitas (Sazima, Buzato y Sazima¹⁷¹).

Con respecto a la coloración de la flor, dentro de este trabajo no se reportó ningún tipo de preferencia; sin embargo, el color blanco con diferentes combinaciones fue el color más frecuente dentro de las flores utilizadas por la comunidad de colibríes cuadro 5, al igual que en lo reportado por Ayala¹⁷², Gutiérrez y Rojas¹⁷³ y Ramírez¹⁷⁴, donde el blanco fue uno de los colores más frecuente en las flores de las plantas más visitadas por la comunidad estudiada, mientras que otros, como el anaranjado, amarillo o rosado fueron determinados como los más importantes para la comunidad de colibríes estudiada por Feinsinger, Wolfe y Swarm¹⁷⁵, Amaya, Stiles y Rangel.¹⁷⁶, Colorado¹⁷⁷ y Sazima, Buzato y Sazima¹⁷⁸.

¹⁶³ FENSTER, Op. cit., p. 98-101.

¹⁶⁴ AMAYA, STILES y RANGEL, Op. cit., p.301-322.

¹⁶⁵ AHUMADA, Op. cit.

¹⁶⁶ COLORADO, Op. cit.

¹⁶⁷ KODRIC-BROWN et al., Op. cit.

¹⁶⁸ GUTIERREZ y ROJAS, Op. cit.

¹⁶⁹ VÁSQUEZ, Diego y Y SIMBERLOFF, Daniel. 2002. Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjectures and refutations. En: The American naturales Vol. 159, No. 6. (2002); p. 606-623.

¹⁷⁰ COLORADO, Op. cit.

¹⁷¹ SAZIMA, BUZATO y SAZIMA, Op. cit., p. 149-160.

¹⁷² AYALA, Victoria. Aspectos de la relación entre *Thalurania furcata colombica* (Aves: Trochilidae) y las flores en que liba, en un bosque subandino. En: Caldasia. Vol. 14. (1986); p.550-562

¹⁷³ GUTIERREZ y ROJAS, Op. cit.

¹⁷⁴ RAMÍREZ, Mónica, Op. cit.

¹⁷⁵ FEINSINGER, Peter; WOLFE, James y SWARM, Lee Ann.. Island ecology: reduced hummingbird diversity and the pollination biology of plants, Trinidad and Tobago, west indies. En: Ecology. Vol. 63, No. 2. (1982); p. 494-506.

¹⁷⁶ AMAYA, STILES y RANGEL, Op. cit., p.301-322.

¹⁷⁷ COLORADO, Op. cit.

Esta situación se opone a lo propuesto por el síndrome de ornitofilia que plantea que las flores de coloraciones rojas son las más propensas a ser visitadas por los colibríes, ya que éste es el único color del espectro que a la vez es inconspicuo para los insectos y una excelente señal de alta recompensa energética para las aves, las que no parecen tener ninguna preferencia intrínseca por el rojo, si no que aparentemente aprendieron a reconocerlo como una señal (Raven¹⁷⁹).

Sin embargo, es posible afirmar que, por lo menos a lo que a coloración se refiere, el síndrome de ornitofilia no se cumple a cabalidad, ya que por lo reportado, la coloración roja en las flores no es exclusivamente predominante dentro de las dietas de las comunidades de colibríes, lo que apoya la idea de Banuet¹⁸⁰, que propone que el principio organizador de la biología de la polinización fundada bajo la hipótesis del polinizador más eficiente y la especialización, sintetizada en síndromes de polinización que conllevan a interacciones animal-planta especialistas deben ser reconsideradas.

Teniendo en cuenta el comportamiento fenológico de las especies vegetales de la Reserva Natural El Charmolán, figura 10, ésta sigue el mismo patrón de la comunidad vegetal de finca La Selva, en Costa Rica, la cual muestra su mayor pico de floración durante la época seca, una leve caída en abril-mayo y un largo pico desde septiembre hasta junio (Stiles¹⁸¹, Gutiérrez y Rojas¹⁸²) reportan una correlación negativa entre la época de floración y la de lluvias.

Estos picos de floración a lo largo de la época seca, aunque no son muy frecuentes en las diferentes comunidades vegetales (Cole¹⁸³, Grases y Ramírez¹⁸⁴, Sazima, Buzato y

¹⁷⁸ SAZIMA, BUZATO y SAZIMA, Op. cit., p. 149-160.

¹⁷⁹ RAVEN, Peter. Why are bird-visited flowers predominantly red? En: Evolution, Vol. 26, No. 4. (1972); p. 674-674.

¹⁸⁰ BANUET, A. Especialización vs generalización en los sistemas de polinización de las Pachycereae. En: Congreso Mexicano de botánica. www.socbot.org.mx (2000).

¹⁸¹ STILES, Gary. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. En: Biotropica. Vol. 10, No. 3 (1978); p. 194-210.

STILES, Gary. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. En: Amer Zool. No. 18. (1978); p. 715-727.

¹⁸² GUTIERREZ y ROJAS, Op.cit.

¹⁸³ Cole no existe en la bibliografía

¹⁸⁴ GRASES y RAMÍREZ, Op. cit., p. 1095-1108.

Sazima¹⁸⁵ y Colorado¹⁸⁶, 2006), pueden ser explicados por el hecho que en las épocas donde hay menor cantidad de milímetros de agua en una determinada área, corresponden a una alta luminosidad solar, hecho que se relaciona con un aumento en la fotosíntesis (Percival¹⁸⁷), factor determinante dentro de procesos de crecimiento y reproducción de las especies vegetales. En las especies fanerógamas, los altos niveles fotosintéticos son indispensables para la generación de atrayentes para polinizadores: polen y néctar (Delgado¹⁸⁸ y Shuel¹⁸⁹); la lluvia disuelve la concentración de néctar, hecho nada favorable para las flores que atraen colibríes; sin embargo, fuertes niveles de radiación solar podrían también afectar la concentración, cantidad y calidad del néctar.

Por otra parte, existen comunidades que presentan más de un pico de floración, como es el caso de la comunidad estudiada, en la cual el mayor pico se presenta en la época de sequía, pero también se presentan dos picos menores durante la época de lluvia, figura 10. La presencia de especies vegetales dentro de la comunidad completa, que presentan un patrón fenológico diferente al resto de la comunidad en general podría explicar este comportamiento como estrategia ante la competencia por polinizador (Heithaus¹⁹⁰, Stiles^{191, 192}).

6.3 INTERACCIÓN COLIBRÍ-FLOR

Dentro de la comunidad de colibríes de la Reserva Natural El Charmolán, los picos de abundancia y riqueza de las especies de la comunidad secundaria, figura 6, se relacionan con un incremento en la riqueza y abundancia en la comunidad en general, figura 8; sin embargo, no se encontró ningún tipo de correlación entre los dos tipos de subcomunidades. Estos picos corresponden a una disminución en la riqueza las especies frecuentes (comunidad nuclear), lo que posiblemente aumenta la cantidad de recursos

¹⁸⁵ SAZIMA, BUZATO y SAZIMA, Op. cit., p. 149-160.

¹⁸⁶ COLORADO, Op. cit.

¹⁸⁷ PERCIVAL, Mary. Floral biology. Oxford : Pergamon Press, 1965. 158 p.

¹⁸⁸ DELGADO, A. Disponibilidad y uso de recursos florales en una comunidad de aves nectarívoras (Familia Trochilidae) la Orinoquía colombiana. Bogotá, 1999. Trabajo de grado. (Biólogo). Universidad Nacional de Colombia. Departamento de Biología.

¹⁸⁹ SHUEL, R. W. 1966. The influence of external factors on nectar production. Am bee J. No. 107. (1966); p. 54-56.

¹⁹⁰ HEITHAUS, Op. cit., p. 675-691.

¹⁹¹ STILES, Ecological and evolutionary implications of bird pollination, Op. cit., p.18: 715-727

¹⁹² STILES, Gary. Seasonal Patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. En: Ornithological monographs Vol. 36. (1985); p. 757-784.

disponibles, disminuyendo así la competencia entre los individuos existentes, y dando la posibilidad a la llegada de nuevas especies a la comunidad (comunidad secundaria).

Esta disminución en la abundancia de la comunidad nuclear se puede deber a la oferta del recurso alimenticio, la que en este periodo se encuentra cerca a su punto más crítico con respecto a su abundancia **Figura 10**, generando condiciones no óptimas para las especies residentes, condiciones que pueden y son aprovechadas por las especies temporales; sin embargo, no se encontró ningún tipo de relación entre la abundancia de colibríes, tanto de la comunidad completa, como de la comunidad nuclear y secundaria, con la oferta del recurso, lo que señala que la comunidad de colibríes presente en la reserva no es dependiente de los recursos que ésta le ofrece, indicando así que hace uso del recurso ofrecido fuera de la reserva para satisfacer sus necesidades energéticas, lo que hace a la reserva un reservorio de especies.

Teniendo en cuenta la riqueza de la comunidad nuclear, cuadro 4, ésta se correlaciona con la oferta de los recursos, situación que no ocurre con la comunidad completa ni con la comunidad secundaria; indicando que éstas son las únicas especies (comunidad nuclear) que dependen directamente de la oferta alimenticia dentro de la reserva, y a las que de alguna forma, su presencia dentro de ésta área está definida por la oferta del recurso. Situación que no ocurre con las especies de la comunidad secundaria, las que al parecer hacen uso esporádico del recurso dentro de la reserva y, debido a esto, su permanencia es esporádica en el tiempo.

De esta forma se favorece un continuo recambio de especies (comunidad secundaria), basado en el cambio dinámico de la disponibilidad de recursos, determinado por la utilización de éstos, por las especies pertenecientes a la comunidad nuclear y por las características biológicas y ecológicas que presentan los recursos florales dentro de una comunidad vegetal en sucesión, cuyas plantas presentan corolas lo suficientemente cortas para que les permita ser visitadas por la mayoría de los colibríes, los que tampoco presentan estructuras especializadas dentro de la interacción de polinización (Feinsinger¹⁹³).

Esta situación no ocurre dentro de la comunidad de plantas de la reserva, la cual presenta una alta variación con respecto a la longitud de sus corolas, cuadro 6, esto en teoría determinaría la utilización del recurso por parte de los colibríes al impedir el acceso al recurso basándose en limitaciones morfológicas, disminuyendo así la competencia interespecífica de plantas y colibríes, permitiendo su coexistencia; sin embargo, esta limitación morfológica no existe basada en la longitud de la corola efectiva.

¹⁹³ FEISENSINGER, Peter. Ecological interactions between plants and hummingbird in successional tropical community. En: Ecological Monographs. No. 48 (1987); p. 269-287.

Esta teoría se basa en la existencia de más de un factor morfológico de las flores que facilitan y permiten el acceso de colibríes de diferentes morfometrías a corolas largas o cortas, impidiendo así esta restricción con respecto a la utilización del recurso, basada en la longitud de la corola, ya que la abertura de la misma influye de forma importante en el acceso del colibrí al nectario, posibilitando a las especies florales con mayor abertura del tubo floral, una polinización realizada por una gama más amplia de polinizadores (Colorado¹⁹⁴).

Sin embargo, esto tampoco parece explicar la interacción que se desarrolla dentro del proceso de polinización estudiada, dentro de la cual, no se encontró ningún tipo de relación entre el número de polinizadores y la abertura del tubo floral, encontrando especies muy generalistas como *Cavendishia bracteata*, con aberturas florales bastante reducidas, mientras que la gran abertura de *Malvabiscus arboreus*, cuadro 6, no facilitó la visita de un alto número de polinizadores legítimos, sino que la disposición de sus pétalos permitió la visita de polinizadores ilegítimos que en ningún momento transportaron polen de una flor a otra. Esta situación lleva a plantear que morfológicamente, la interacción colibrí-flor no depende de uno o dos factores, sino de la suma de estos y sus posibles combinaciones.

La presencia de granos de polen de especies no reportadas dentro del área de estudio (68,5%), anexo B, lleva a pensar que los recursos ofrecidos por la reserva no son suficientes para satisfacer las necesidades energéticas de la comunidad, ni para mantener su diversidad y riqueza, por lo tanto hacen uso del recurso ofrecido en zonas diferentes al área de estudio donde fueron encontrados; no obstante, es necesario realizar un análisis completo de la vegetación de la zona con el fin de confirmar la presencia o ausencia de las especies en cuestión.

Esta idea se basa en la hipótesis de la existencia de un corredor biológico que conecta el sector de Daza con El Encano, siendo La Reserva El Charmolán un punto importante de tal corredor, hecho que de ser confirmado con demás estudios biológicos y geográficos sería un importante soporte para llevar a cabo procesos de restauración dentro de dicho corredor en pro del mantenimiento de las especies de importancia biológica y ecológica que habitan en estas zonas.

A nivel palinológico, esta hipótesis se fortalece con la presencia de granos de polen de *Podocarpus sp*, anexo B, especie que no está presente en el área de estudio, y que su hábitat está delimitado entre los 2600 y 3100 m en suelos altamente húmedos (Torres-Romero¹⁹⁵), condiciones muy diferentes a las presentes en el área de estudio y que son

¹⁹⁴ COLORADO, Op. cit.

¹⁹⁵ TORRES ROMERO, Jorge H. Flora de Colombia, Podocarpaceae. 5- Instituto de Ciencias Naturales – Museo de Historia Natural. Bogotá : Universidad Nacional de Colombia : Conciencias, 1988.

similares a la zona de El Encano (ADC¹⁹⁶); sin embargo, el hecho de que estas especies presenten granos de polen anemófilos (Torres-Romero¹⁹⁷) limita la explicación de este fenómeno a dos posibles respuestas.

La primera: el grano de polen, por su condición morfológica que le favorece la dispersión por viento, llegó hasta el área de estudio donde por azar cayó en alguna de las flores que hacen parte del recurso que utiliza la comunidad de colibríes o éste se adhirió al pico del colibrí cuando los dos se encontraban en el aire. La segunda: el colibrí llegó hasta el punto de origen de estos granos, bien sea El Encano, Daza u otra localidad con las mismas condiciones, y fue aquí donde el palinomorfo en cuestión se adhirió al colibrí. Estas dos respuestas son igualmente probables, lo que genera la imposibilidad de definir cuál es correcta.

Dentro de este trabajo se presentó otra situación que no muestra tantas posibles explicaciones y que defiende de una forma más clara la presencia del corredor biológico: la presencia de granos de polen de *Fuchsia sp*, anexo B, especie cuyos granos de polen son dispersados principalmente por aves y que son ampliamente encontrados en el cuerpo de los colibríes, (Sazima, Buzato y Sazima¹⁹⁸, Ahumada¹⁹⁹, Gutiérrez y Rojas²⁰⁰ y Colorado²⁰¹). Lo interesante de este hallazgo es que como en el caso anterior, este género no está reportado para la reserva y sus condiciones de crecimiento son muy diferentes a las encontradas en el área de estudio; las especies de este género habitan zonas húmedas, muy húmedas o bosques pluviales; además, sus condiciones de germinación impiden que crezcan en áreas abiertas o intervenidas (Berry²⁰²), hecho que imposibilita su crecimiento en zonas cercanas a las de la reserva; sin embargo, este género ha sido ampliamente cultivado como especie ornamental, lo que favorecería su aparición en áreas que no posean las condiciones óptimas para su desarrollo, pero las áreas de cultivo no comprenden zonas nexas a la reserva.

¹⁹⁶ ASOCIACION PARA EL DESARROLLO CAMPESINO. Red de reservas naturales de la Cocha. En: http://www.adc.org.co/adc_mla. 2009.

¹⁹⁷ TORRES, Op. cit..

¹⁹⁸ SAZIMA, BUZATO y SAZIMA, Op. cit., p. 149-160.

¹⁹⁹ AHUMADA, Op. cit.

²⁰⁰ GUTIERREZ y ROJAS, Op. cit.

²⁰¹ COLORADO, Op. cit.

²⁰² BERRY, Paul E. The systematic and evolution of *Fuchsia* (Onagraceae). En: Annals of the Missouri Botanical Garden. Vol. 69, No. 1. (1982).

Estos factores en conjunto; las condiciones de germinación y crecimiento, al igual que el tipo de polinización del género *Fuchsia*, reflejan la salida obligatoria de los colibríes hacia zonas más conservadas para la explotación de este recurso, favoreciendo la hipótesis de la existencia del corredor biológico planteada con anterioridad; sin embargo, como se mencionó anteriormente, son necesarios estudios complementarios con el fin de verificar tal planteamiento. Estos dos casos nos llevan a pensar que la comunidad de colibríes de la Reserva Natural El Chormolán migran hacia zonas más altas y húmedas, al igual que a zonas húmedas y conservadas.

De igual forma es importante tener en cuenta que *Fuchsia sp.*, hace parte de las especies vegetales de mayor importancia para la comunidad de colibríes de la reserva, basándose en la frecuencia de aparición de los palinomorfos en las cargas polínicas de cada individuo de colibrí, por lo que su utilización como fuente energética no puede ser considerada como ocasional o accidental, confirmando de esta forma la salida y entrada de las diferentes especies de la comunidad hasta, y desde la zona de estudio.

Se resalta que el listado de plantas importantes para la comunidad de colibríes está conformado por 24 especies, las cuales presentan frecuencias de registro superior a 0,1% dentro de las cargas polínicas obtenidas de los colibríes, cuadro 13, de éstas, ocho han sido reportadas por otros estudios como fuente energética para los colibríes (Colwell, *et al*²⁰³, Feinsinger, Wolfe y Swarm²⁰⁴, Ayala²⁰⁵, Sazima, Buzato y Sazima²⁰⁶, Graces y Ramírez²⁰⁷, Ahumada²⁰⁸, Amaya, Stiles y Rangel²⁰⁹, Gutiérrez y Rojas²¹⁰, Sáenz²¹¹, Rodríguez y Stiles²¹²

²⁰³ COLLWELL, ROBERT *et al.* 1974. Competition for the nectar of *Centropogon valerii* by the hummingbird *Colibri thalassinus* and the flower-piercer *Diglossa plumbea*, and its evolutionary implications. *en: the condor*, no. 76. (1974); p. 447-484.

²⁰⁴ FEINSINGER, WOLFE Y SWARM, *Op. cit.*, p. 494-506.

²⁰⁵ AYALA, *Op. cit.*, p.550-562.

²⁰⁶ SAZIMA, BUZATO Y SAZIMA, *Op. cit.*, p. 149-160.

²⁰⁷ GRACES Y RAMÍREZ, *Op. cit.*, p. 1095-1108.

²⁰⁸ AHUMADA, JORGE. 2001. Impacto de la fragmentación sobre la reproducción y estructura de una comunidad de colibríes del bosque altoandino. Fundación para la promoción de la investigación y la tecnología. Pontificia Universidad Javeriana. Sede Bogotá

²⁰⁹ AMAYA, STILES Y RANGEL, *Op. cit.*, p. 301-322.

²¹⁰ GUTIERREZ Y ROJAS, *Op. cit.*

²¹¹ SÁENZ, Julio César. Comparación entre cargas de polen transportadas por *Coeligena torquata* y *Helianthus exortis* (Aves: Trochilidae) en un bosque montano de la cordillera central de Colombia. Tesis de maestría. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Departamento de Ciencias forestales.

y Colorado²¹³), donde los géneros *Centropogon*, *Bomarea* y *Fuchsia* se presentan con mayor frecuencia.

Dentro de este listado aparecen tres especies cultivadas: repollo (*Brassica oleracea*), chilacuán (*Vasconcellea cundinamarzensis*) y tomatillo (*Solanum ovalifolium*), cuadro 13, éstas representan el 33,33% de las plantas que hacen parte de esta lista que fueron reportadas para la zona de estudio, lo que permite pensar que las especies cultivadas son una fuente energética importante para la comunidad de colibríes de la zona, tal como lo reportan, Grases y Ramírez²¹⁴ en 1998, quienes plantean que la presencia de especies introducidas no afectan de forma notoria la eficiencia reproductiva de las especies nativas.

El hecho de que los colibríes realicen visitas legítimas a especies cultivadas, hecho que se evidencia en la presencia de granos de polen en las cargas polínicas, anexo B, nos permite pensar que la existencia de éstas especies puede generar una disminución importante de la eficiencia reproductiva de las plantas nativas, sobre todo por la obstrucción del receptáculo del pistilo por granos de polen exógenos. Esta situación reduciría la capacidad receptiva de los pistilos a granos de polen viables que permitan el proceso de fecundación; no obstante, la presente información no es suficiente para concluir dentro del aspecto reproductivo de la comunidad de plantas presente en la reserva, por lo cual se hace necesario complementar esta hipótesis con estudios tendientes a dilucidar temas que involucran la biología reproductiva de las especies vegetales utilizadas por la comunidad de colibríes.

Por otra parte, la evidencia visual indica que a pesar de que algunas plantas fueron visitadas de forma legítima por los colibríes, sus granos de polen no fueron encontrados dentro del análisis palinológico, o se encontraron en bajas proporciones, por lo que en ausencia de la certeza de su visita, determinada por la realización de observaciones, hubiera sido imposible incluir a estas especies dentro del espectro de plantas visitadas por los colibríes de la reserva **Anexo D**.

Así se hace evidente la utilidad de la realización del método palinológico acompañado del método visual para el esclarecimiento del ensamble colibrí-flor dentro de cualquier estudio; además, plantea la posibilidad de haber dejado por fuera algunas de las especies que son utilizadas por la comunidad de colibríes y que por la imposibilidad de ser observadas, por estar ausentes dentro del área de estudio, no fueron registradas.

²¹² RODRIGUEZ FLOREZ, Claudia y STILES, Gary. Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la Amazonía colombiana. En: Ornitología colombiana No. 3. (2005); p. 7-27.

²¹³ COLORADO, Op. cit.

²¹⁴ GRASES y RAMÍREZ, Op. cit., p. 108

Según la descripción polínica de estos palinomorfos, Atlas palinológico, se encontró que todos presentan en común una característica: su tamaño; son descritos como granos grandes, los que al parecer se adhieren débilmente al cuerpo del colibrí y caen en el vuelo de éste o simplemente nunca llegan a adherirse a él; sin embargo, en otros trabajos se ha reportado este tipo de granos dentro de las cargas polínicas estudiadas en colibríes (Amaya. Stiles y Rangel²¹⁵, Gutiérrez y Rojas²¹⁶, Ramírez²¹⁷ y Colorado²¹⁸), hecho que impide generalizar esta condición.

Situación que no ocurre con el resto de granos transportados por este tipo de vector, los que en general presentan una morfología generalizada, con claras excepciones, que refleja un grano de polen ideal para ser transportado por los colibríes como vector: granos con asociación tipo mónada, de ámbito circular, con aberturas compuestas tipo colporo y con exina tectada de patrón reticulado Atlas palinológico.

Estas características morfológicas han sido descritas ampliamente por diferentes autores como patrones morfológicos de los granos de polen transportados por las diferentes áreas morfológicas de los colibríes que entran en contacto con las anteras florales, figura 5, (Camero²¹⁹, Amaya. Stiles y Rangel²²⁰, Gutiérrez y Rojas²²¹, Castellanos, Wilson y Thomson²²², Ramírez²²³ y Colorado²²⁴) incluso se ha planteado la posibilidad de un síndrome ornitófilico basado en las características morfológicas de los granos de polen, principalmente, la escultura de la exina, el tipo y número de aberturas y su vector.

²¹⁵ AMAYA, STILES y RANGEL, Op. cit., p. 301-322.

²¹⁶ GUTIERREZ y ROJAS, Op. cit.

²¹⁷ RAMÍREZ, Mónica, Op. cit.

²¹⁸ COLORADO, Op. cit.

²¹⁹ CAMERO, Op. cit.

²²⁰ AMAYA, STILES y RANGEL, Op. cit., p. 301-322.

²²¹ GUTIERREZ y ROJAS, Op.cit.

²²² CASTELLANOS, Maria Clara; WILSON, P. y THOMSON J.D. Pollen transfer by hummingbird and bumblebees, and the divergence of pollination modes in *Penstemon*. En: Evolution. Vol. 57, No. 12. (2003); p. 2742-2752.

²²³ RAMÍREZ, Mónica, Op. cit.

²²⁴ COLORADO, Op. cit.

Existen dos posibles explicaciones para este “síndrome palinológico” basado en características morfológicas de los granos de polen transportados por un vector común, la primera: existe una relación entre la escultura de la exina y el tipo de aberturas del grano, con el tipo de vector que favorece a la adhesión y transporte de estos granos. La segunda hace énfasis en las posibles explicaciones de estas coincidencias: por una parte, la mayoría de las angiospermas poseen granos de polen tricolporados con exinas reticuladas (Erdman²²⁵), características tenidas en cuenta dentro del “síndrome palinológico”, por lo que puede que estos caracteres no sean más frecuentes dentro de los granos de polen transportados por colibríes, sino que hacen parte de la gran mayoría de granos morfológicamente similares.

Respecto a las aberturas polínicas, diferentes estudios concuerdan en que éstas poseen funciones básicamente de protección, germinación, intercambio iónico y harmomegáticos (acomodación de los cambios de volumen) de los granos de polen (Thanokaimoni²²⁶, Blackmore y Barnes²²⁷, Erdman²²⁸ y Fonnegra²²⁹); en ningún caso se hace referencia alguna a la funcionalidad de la morfología de las aberturas polínica relacionada con el tipo de polinización.

Por lo contrario, se ha asociado el tipo de escultura de la exina con algunas formas de polinización, como esculturas rugulado-verrugadas, con polinización por murciélagos (Thanokaimoni²³⁰), esculturas psiladas y equinadas con la polinización por escarabajos (Gibernau, *et al.*²³¹, Wang, Mill y Blackmore²³²), esculturas psiladas, equinadas y

²²⁵ ERDMAN, Gunnar. Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms. An introduction to palinology. London : Hafner Publishing Company, 1996.

²²⁶ THANIKAIMONI, G. Pollen apertures: form and function. En: Pollen and spores. The Linean society of London. (1986); p. 119-136.

²²⁷ BLACKMORE, Stephen y BARNES, Susan, Harmomegathic mechanisms in pollen grains. En: Pollen and pores: form and functions. The Linean society of London. (1986); p. 137- 149.

²²⁸ ERDMAN, Op. cit.

²²⁹ FONNEGRA, Op. cit.

²³⁰ THANIKAIMONI, Op. cit., p. 119-136.

²³¹ GIBERNAU, Marc et al. Beetle pollination of *Philodendron solimoesense* (*Araceae*) in French Guiana. En: International journal of plant sciences. Vol. 160, No. 6 (1999); p.1135–1143.

²³² WANG, H.; MILL, R. R. y BLACKMORE, S. Pollen morphology and infra-generic evolutionary relationships in some Chinese species of *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*). En: Plant systematics and evolution. No. 237. (2003); p. 1–17.

reticuladas con la polinización mediada por abejas (Snow y Snow²³³), granos equinados por moscas (Hesse²³⁴) y las esculturas reticuladas han sido asociadas a los colibríes como vectores polínicos (Gutiérrez²³⁵).

Por otra parte, existen estructuras que favorecen la adición de los granos de polen al vector polínico, como los hilos de viscina encontradas ampliamente en las familias Onagraceae y Ericaceae (Thanokaimoni^{236, 237}), familias cuyos principales vectores polínicos son las aves; no obstante, no todas las estructuras polínicas son resultado de fuerzas selectivas; aunque en algunos casos se ha podido demostrar que la morfología de los granos de polen evidencian adaptaciones ecológicas significativas, no siempre es así, por lo que no es claro si la aparente correlación entre las características del polen y los mecanismos de polinización sean resultado de la evolución adaptativa o simplemente refleja relaciones filogenéticas.

Aunque a nivel morfológico aun no ha sido posible demostrar una relación exclusiva o determinante con el tipo de polinización, existen patrones ecológicos, biológicos y bioquímicos que favorecen el transporte polínico por determinados vectores; por ejemplo, granos de taxa entomófilos presentan colores muy característicos, determinados por altas cantidades de flavonoides que a su vez generan fragancias que atraen a los insectos; toda la superficie de su exina está cubierta por un polenkit homogéneo y denso que favorece su adhesión al vector; siendo claro que la cantidad y composición de polenkit presente en granos anemófilos es muy reducida (Thanokaimoni^{238, 239}),

Como elemento adicional, en la actualidad se plantea “la teoría de la presentación del polen”, la cual sugiere que además de las características florales; el horario y el control de

²³³ SNOW, D.W. y SNOW B.K. Breeding seasons and annual cycles of Trinidad Land-birds. Zoologica. Vol. 49. (1964); p. 14-39.

²³⁴ HESSE, Michael. Pollen wall stratification and pollination. En: DAFNI, Amots; HESSE, Michael y PACINI, Ettore. Pollen and pollination Plant systematic and evolution. New York : Spring Wien, 2000.

²³⁵ GUTIÉRREZ, Aquiles et. al. 2009. Análisis palinológico y el estudio de la polinización de plantas ornitófilas en ecosistemas altoandinos en Colombia. En:. V Congreso Colombiano de Botánica. (5º. : 2009 : San Juan de Pasto). Libro de resúmenes.

THANIKAIMONI, Op.cit., p. 119-136

²³⁶ Ibid.

²³⁷ Ibid.

²³⁸ Ibid.

²³⁹ Ibid..

la liberación de los granos de polen ejercen una fuerza de selección para el éxito de la polinización, encontrando que taxa entomófilos liberan sus granos de polen de forma paulatina y en pocas cantidades, debido a que los insectos tienen altas tasas de remoción de polen y bajas tasas de deposición, mientras que taxa ornitófilos liberan el polen de forma rápida y completa, ya que sus tasas de depósito son altas (Thomson *et al.*²⁴⁰); por otra parte, para contrarrestar el factor de altos niveles de remoción por parte de los insectos, algunas especies entomófilas generan altas cantidades de polen estéril

La relación establecida entre los colibríes y las plantas que utilizan como fuente energética siempre ha sido considerada como un mutualismo (Feinsinger²⁴¹, Feinsinger, *et al.*²⁴², Fenster²⁴³, Kodric *et al.*²⁴⁴, Stiles²⁴⁵, Camero²⁴⁶, Banuet²⁴⁷, Amaya, Stiles y Rangel²⁴⁸, Colorado²⁴⁹ y Ramírez²⁵⁰); sin embargo, en ese mal denominado mutualismo, las dos partes no ganan como se esperaría, ya que los colibríes, además de transportar granos de polen dentro del proceso de polinización, transportan esporas, figura 17, que podían ser fitopatógenos y alterar la eficiencia reproductiva de las especies vegetales (Lara y Ornelas²⁵¹ y Lara²⁵²).

²⁴⁰ THOMSON, et. al. 2000. Pollen presentation and pollination syndromes, with special reference to *Penstemon*. En: Plant Species Biology, Vol. 15. (2000); p. 11-29.

²⁴¹ FEINSINGER, Op. cit., p. 257-291

²⁴² FEINSINGER, Peter y COLWELL, ROBERT. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. En: American zoologist Vol. 18. (1978); p. 779-795

²⁴³ FENSTER, Op. cit., p. 98-101.

²⁴⁴ KODRIC BROWN et. al., Op. cit., p. 1358-1368.

²⁴⁵ STILES, Gary. Seasonal Patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. En: Ornithological monographs Vol. 36. (1985); p. 757-784.

²⁴⁶ CAMERO, Op. cit.

²⁴⁷ BANUET, A. 2000. Especialización vs generalización en los sistemas de polinización de las Pachycereae. En: Congreso Mexicano de botánica. www.socbot.org.mx

²⁴⁸ AMAYA, STILES y RANGEL, Op. cit., p. 301-322.

²⁴⁹ COLORADO, Op. cit.

²⁵⁰ RAMÍREZ, Jorge, Op. cit., p. 1-19.

²⁵¹ LARA, Carlos, ORNELAS, Juan Francisco. Hummingbirds as vectors of fungal spores in *Moussonia deppeana*, (Gesneriaceae): taking advantage of a mutualism? En: American journal of botany Vol. 90, No. 2. (2003); p.262-269.

En especial las esporas fúngicas, las que usan de los polinizadores para transportar sus gametos entre las plantas y así promover la reproducción sexual y/o extender la infección a nuevos hospederos (Pfundner y Roy²⁵³). Este tipo de relación entre esporas y colibríes se ve reflejada dentro de la interacción colibrí-flor en el área de estudio, al ser reportadas 1.743 esporas fúngicas transportadas por la comunidad de colibríes de la zona, cuadro 12.

La presencia de estos hongos puede alterar la dinámica de la interacción entablada entre los colibríes y las plantas que visitan, ya que la infección puede producir cambios en la coloración de las flores y generar aromas atrayentes para el vector, además de modificar la fenología floral (Lara y Ornelas²⁵⁴), lo que aumentaría la frecuencia de visitas del vector a la planta infectada (Pfundner y Roy²⁵⁵) para así asegurar la trasmisión de esporas. El proceso de infección resulta en la transformación de los estambres, induciéndolos a producir conidias y esporas en lugar de granos de polen, convirtiendo a las flores infectadas en flores estériles con la capacidad de atraer vectores polínicos, ya que las concentraciones de néctar no varía dentro del proceso, así que la frecuencia de visitas de colibríes no se ve alterada, incluso incrementa (Lara y Ornelas²⁵⁶).

No obstante lo anterior, los polinizadores no son los únicos vectores de esporas fúngicas, algunos estudios reportan que el principal vehículo en la diseminación de las esporas es el viento (Martínez, *et al.*²⁵⁷, Gonzalo, *et al.*²⁵⁸, y Carrillo²⁵⁹ y ésta responde a variaciones meteorológicas que muestran correlaciones significativas positivas con los valores de precipitación y humedad relativa (Martínez, *et al.*²⁶⁰). La variación temporal del número de esporas en las cargas polínicas de los colibríes objeto de estudio de esta investigación,

²⁵² LARA, Carlos. Risks and cost of interactions between plants and hummingbirds. En: Ornithology neotropical 15 (Suppl.). (2004); p. 199-204.

²⁵³ PFUNDER, Monika y ROY, Barbara. Pollinator-mediated interactions between a pathogenic fungus, *Uromyces pisi* (Pucciniaceae) and its host plant, *Euphorbia cyparissias*, (Euphorbiaceae). En: American journal of botany. Vol. 87, No. 1. (2000); p. 48-55.

²⁵⁴ LARA y ORNELAS, Op.cit., p. 262-269.

²⁵⁵ PFUNDER y ROY, Op. cit., p. 48-55.

²⁵⁶ LARA y ORNELAS, Op. cit., p. 262-269.

²⁵⁷ MARTÍNEZ, J.F. et al. Dispersión de ascosporas a través del aire en la atmósfera de Badajoz y su relación con algunos parámetros meteorológicos. En: Bol. San. Veg. Plagas. Vol. 22. (1996); p. 693-701.

²⁵⁸ GONZALO, M. et al. Dinámica de dispersión de basidiosporas en la atmósfera de Badajoz. En: Revista española de alergología e inmunología clínica. Vol. 12, No. 5. p. 294-300.

²⁵⁹ Carrillo no existe en bibliografía

²⁶⁰ MARTÍNEZ, J.F. et. al., Op. cit., p. 22: 693-701

responde a esta premisa, la cual aumenta con el incremento de la precipitación en la zona; sin embargo, esta relación no se hace evidente en los meses de noviembre, enero y febrero, donde la precipitación presenta valores altos, mientras que el número de esporas es bajo, figura 26.

Esta situación se puede explicar por el aumento en la riqueza de especies vegetales visitadas por la comunidad de colibríes, figura 10, lo que plantea la posibilidad que los colibríes, al aumentar su espectro de especies visitadas, transportan más granos de polen que al visitar especies que ya fueron contaminadas dentro de la interacción; sin embargo, se encontró una correlación positiva entre el número de granos de polen y de esporas fúngicas transportadas por los colibríes anexo D. Dicha correlación se puede deber a que al aumentar los atractivos para determinadas especies, debido a la infección fúngica, aumenta el número de visitas a flores sanas de la misma especie, favoreciendo el transporte tanto de esporas como de granos de polen.

Con los resultados presentados es posible mencionar que las esporas de hongos son dispersadas por vectores como el viento y los colibríes, entre otros, y es posible que sean retroalimentados, ya que como ha sido posible ver dentro de este trabajo, algunos palinómorfos que hacen parte de la lluvia polínica pueden adherirse a diferentes áreas anatómicas de los colibríes y así ser transportados a diferentes lugares, mientras que los palinómorfos, de igual manera pueden desprenderse de su vector animal y así formar parte de la lluvia polínica y ser transportados por el viento.

Estos métodos de dispersión podrían verse alternados en el tiempo, aumentando de esta forma su diseminación, ya que Martínez, *et al*²⁶¹ reportan que este tipo de esporas tienen un hábito de dispersión aérea nocturna, mientras que con este trabajo se ha demostrado que utilizan a los colibríes como vectores y estos son animales diurnos, es así como las esporas fúngicas presentan dos tipos de propagación, una anemófila y otra, utilizando polinizadores como vectores.

Por otra parte, las esporas de criptógamas no parecen responder a las variaciones de los demás palinómorfos, anexo D, ni a condiciones meteorológicas como precipitación o velocidad del viento, figura 26, lo que indica que estos factores no determinan la abundancia de esporas de criptógamas transportadas por los colibríes; no obstante esta variable parece tener relación con el ciclo reproductivo de los colibríes. Esto lleva a plantear la hipótesis de que estas esporas están relacionadas con la biología reproductiva de los colibríes, adhiriéndose a estos durante el proceso de recolección de materiales para la elaboración de nidos.

²⁶¹ Ibid.

No obstante, existe la posibilidad de que las esporas de criptógamas se hayan adherido a los colibríes dentro del proceso de consumo de insectos y arácnidos del follaje, como dieta complementaria al néctar; sin embargo, algunos reportes afirman que estos colibríes consumen dichos ítems de su dieta al vuelo, lo que eliminaría la posibilidad de la adhesión de este tipo de esporas al buscar alimento, y confirmaría la posibilidad de la relación entre las esporas de criptógamas con el ciclo reproductivo de la comunidad de colibríes.

Dentro de la comunidad de colibríes objeto de estudio, se encontraron diferencias significativas entre la abundancia de palinomorfos, teniendo en cuenta granos de polen y esporas, presentes en las cuatro áreas anatómicas analizadas, siendo la frente, la zona que más palinomorfos transporta, cuadro 14; sin embargo, otros estudios presentan a esta parte del cuerpo, como un pésimo vector polínico, basándose en el número de granos de polen encontrados aquí (Gutiérrez, *et al.* 2009), mientras que otras comunidades no presentan diferencias significativas dentro de estos parámetros (Gutiérrez y Rojas²⁶²).

Lo anterior indica que no existe un patrón general para determinar el área anatómica que representa el mejor vector polínico, sino que además de las estructuras que caracterizan dichas partes, como quitina en el pico, y plumas en garganta y frente, existen factores biológicos y ecológicos que determinan la posición de los palinomorfos dentro del vector y que estos varían entre comunidades, como la posición de las anteras dentro de la flor y/o la estrategia de forrajeo del colibrí, esta última explica cómo los mismos palinomorfos presenten disposiciones morfológicas diferentes entre las especies de colibríes, figuras 20 y 23, ya que no todos los colibríes liban en la misma posición, y cualquier alteración en el grado de inclinación significa variaciones en el lugar de contacto con las anteras y por ende, cambia la ubicación y disposición del grano de polen a ser transportado.

Sin embargo, esa situación no se presenta en doce de las especies vegetales, las que siempre dispusieron sus granos de polen en la misma posición, sin importar la especie de colibrí que las visitara, cuadro 16, por lo que en este caso la estrategia de forrajeo del colibrí pierde importancia y toma relevancia la posición de las anteras, la morfología floral y la disposición de la flor, las cuales podrían inducir al colibrí a libar estas flores en una sola posición, para garantizar de esta forma una alta tasa de efectividad de polinización al no presentar interferencia por contaminación de granos exógenos y esporas que obstruyen el pistilo, evitando que granos coespecíficos realicen la polinización adecuada, esto además generaría la disminución del proceso de fructificación y por ende, el desarrollo de semillas, por lo que disminuiría el éxito reproductivo de las especies florales afectadas y la expansión de la especie a lugares aledaños.

²⁶² GUTIERREZ y ROJAS, Op. cit.

Esta relación no se presenta en la mayoría de las especies de plantas (73%), quienes disponen sus granos de polen en mínimo tres áreas morfológicas del vector, por lo que se pueden considerar especies generalistas con respecto a este factor, lo que genera una alta probabilidad de contaminación por polen exógeno en las diferentes especies, disminuyendo de esta forma la efectividad reproductiva de las especies vegetales, como ya se explicó anteriormente.

Por otra parte, la riqueza de los palinomorfos encontrados en las diferentes partes del cuerpo de las especies de colibríes, varía dependiendo del área anatómica en la cual fue depositada, cuadro 14, lo que sugiere que a pesar de que la abundancia de palinomorfos no se ve influenciada por la constitución de la zona del vector, al parecer, la riqueza sí lo está, lo que lleva a pensar que la escultura polínica de cada especie puede afectar la disposición de los granos dentro del vector; sin embargo, el bajo valor de semejanza entre las especies encontradas en la mandíbula y la maxila, anexo D, pone en duda esta premisa.

No obstante, como la estructura de la zona del vector no es la única variable que determina la composición de la carga polínica dentro de él, la riqueza tendería a cambiar como respuesta a la unión de todas estas variables, como se evidencia en la variedad de agrupaciones que presenta la riqueza de palinomorfos dentro de cada zona morfológica que se presenta al comparar las cuatro especies de la comunidad nuclear, aunque esta relación no se presenta al analizar a la comunidad completa, figura 18.

Esto genera diferentes tipos de agrupaciones entre las diferentes especies, siendo la más común la de frente-garganta, anexo D, lo que le daría relevancia a la constitución de las zonas anatómicas del vector; sin embargo, es necesario recordar que no es el único factor y tampoco el más importante, es más, estos resultados se basan en el análisis de similitud, figura 18, no en estudios específicos tendientes al esclarecimiento de los factores que determinen la adhesión de los palinomorfos a las diferentes estructuras del vector.

Al no encontrarse una relación morfométrica entre los colibríes y las flores que utilizan que pueda favorecer o definir su utilización, figuras 15 y 16, se hace evidente que no son las variables morfométricas, las que en este caso definen la utilización de los recursos, dando paso a la posibilidad de que sean los factores biológicos, bioquímicos y etológicos los que la definan; sin embargo, en otros estudios se ha reportado que existe una fuerte relación entre la morfología floral y la preferencia por el recurso, ya que ésta define la velocidad y eficiencia del colibrí para extraer la recompensa (Gutiérrez y Rojas²⁶³, Ramírez²⁶⁴, Rodríguez y Stiles²⁶⁵ y Colorado²⁶⁶).

²⁶³ Ibid.

²⁶⁴ RAMÍREZ, Mónica, Op. cit.

²⁶⁵ RODRIGUEZ y STILES, Op. cit., p. 7-27.

Es evidente por tanto, que no todos los patrones de preferencia de los recursos florales de una comunidad de colibríes pueden ser explicados a través de sus relaciones morfométricas, obrando otros aspectos importantes como la disponibilidad del recurso en escala temporal y espacial, y la competencia intra e interespecífica (Stiles²⁶⁷, Feinsinger, Tiebout III y Young²⁶⁸ y Feinsinger²⁶⁹), que dentro de la comunidad evaluada parece resolverse por los bajos niveles de solapamientos reportados entre sus especies; dentro de la comunidad nuclear, basado en un bajo solapamiento alimenticio, y entre las especies de la comunidad secundaria, en un bajo solapamiento espacial, cuadro 9.

Esto compensa la baja disponibilidad de recursos dentro de la reserva, y determina, hasta cierto punto, la estructura de la comunidad, debido a que como respuesta a la cantidad de recursos disponibles, las especies de la comunidad secundaria, migran continuamente desde y hacia el área de estudio, cuadro 4, dándole a ésta una alta dinámica temporal, ya que diferentes especies entran y salen en bajos intervalos de tiempo, utilizando recursos similares, pero en momentos diferentes del año, lo que hace que esta comunidad presente un alto solapamiento con respecto a los recursos utilizados, cuadro 9, pero que este sea resuelto por su distribución temporal. La presencia continua en el tiempo de las especies de la comunidad nuclear se explica, debido a la repartición del recurso, presentando un bajo solapamiento alimenticio, lo que disminuye los niveles de competencia y por lo tanto permiten la coexistencia permanente de las especies de dicha comunidad.

Esta dinámica se ve favorecida además, por la variación temporal de la oferta y disponibilidad de los recursos, la cual afecta directamente la riqueza y abundancia de las especies de colibríes que conforman la comunidad presente en la reserva, figura 14, ya que se puede expresar en la presencia o ausencia de determinada especie o en el aumento o disminución de la abundancia poblacional de otra. Esto, debido a que la comunidad secundaria seguramente utiliza los recursos ofrecidos dentro de la reserva como recursos adicionales, mientras que la abundancia de las especies de la comunidad nuclear se va a ver influida por la disponibilidad de recursos que la mantenga.

En el caso de la comunidad objeto de estudio, se plantea que debido al número de especies de colibríes y a la alta diversidad de especies florales de la cual hacen uso, la supervivencia y continuidad de dicha comunidad debe estar basada en la explotación generalista de los recursos florales, más que en la dependencia de relaciones altamente

²⁶⁶ COLORADO, Op. cit.

²⁶⁷ STILES, Op. cit., p. 757-784.

²⁶⁸ FEINSINGER, TIEBOUT III y YOUNG, Op.cit., p. 1953-1963.

²⁶⁹ Idem.

especializadas derivadas de la expresión de patrones coevolutivos colibrí-flor basadas en aspectos morfológicos que maximizarían la eficiencia de polinización al optimizar el nivel de flujo de genes entre plantas y minimizando el nivel de solapamiento de polinizadores (Feinsinger²⁷⁰).

No obstante, los resultados indican que la comunidad no utiliza los recursos al azar, cuadro 9, por lo tanto elige el recurso floral bajo algún criterio no evaluado en este trabajo, estos factores hacen que ésta sea una interacción de ensamble transitoria, debido a que en lugares perturbados las relaciones continuas raramente ocurren (Feinsinger²⁷¹).

²⁷⁰ FEINSINGER, Peter. 1987. Ecological interactions between plants and hummingbird in successional tropical community. En: Ecological Monographs. No. 48. (1987); p. 269-287.

²⁷¹ *Idem*.

7. CONCLUSIONES

La comunidad de colibríes presente en la Reserva Natural El Charmolán utiliza un amplio espectro de recursos florales, de los que un alto número pertenecen a áreas que no corresponden a la zona de estudio o a especies que no han sido reportadas para el área, por lo que se puede afirmar que esta comunidad no depende energéticamente del recurso alimenticio que la reserva le ofrece, ya que no es suficiente para satisfacer las necesidades energéticas de la comunidad, ni para mantener su diversidad y riqueza. Por lo que los colibríes migran hacia zonas más altas, húmedas y/o conservadas, en búsqueda de recursos energéticos, generando la posibilidad de la existencia de un corredor biológico, del cual la reserva en cuestión hace parte.

Debido a la alta riqueza de especies de colibríes y la alta diversidad de especies florales que utilizan, la supervivencia y continuidad de dicha comunidad se basa en la explotación generalista de los recursos florales, más que en la dependencia de relaciones especializadas derivadas de la expresión de patrones coevolutivos basados en aspectos morfológicos. Lo que hace que las especies cultivadas sean una fuente energética importante para la comunidad de colibríes de la zona, lo que puede generar una disminución importante en la eficiencia reproductiva de las plantas nativas.

La utilización del recurso floral por parte de la comunidad de colibríes estudiada no se hace al azar, pero tampoco se basa en relaciones morfométricas o parámetros de coloración que la favorezca, por lo que la disponibilidad del recurso en escala temporal y espacial, competencia intra e interespecífica, niveles de solapamiento y los mecanismos de coexistencia de las poblaciones pueden ser factores de importancia en esta escala.

La estructuración de la comunidad no sólo depende de factores intrínsecos a ésta, como la competencia intra e interespecífica, el nivel de solapamiento del nicho alimenticio o de los mecanismos que las poblaciones posean para llegar a la coexistencia, sino que también se ve afectada por las condiciones en las que se encuentra el hábitat de dicha comunidad, a pesar de las diferencias de su composición florística, tales como la fragmentación y/o sucesión vegetal. Mientras que su dinámica temporal está relacionada directamente con la variación de la riqueza y abundancia de la comunidad secundaria.

El nivel de solapamiento es alto entre las especies de la comunidad secundaria, las cuales presentan como estrategia de coexistencia la repartición del recurso en el tiempo, mientras que los bajos niveles de solapamiento encontrados entre las especies de la comunidad nuclear coexiste, a pesar de la poca cantidad de recursos disponibles, por los bajos niveles de competencia que éstas poseen reflejados en la repartición del recurso basándose en la naturaleza de éste.

Los palinomorfos no presentan un patrón general que determine el área anatómica que represente su mejor vector, ya que además de las estructuras que caracterizan las diferentes áreas de contacto con las anteras florales, como quitina en el pico, y plumas en garganta y frente, existen factores biológicos y ecológicos que determinan la posición de los palinomorfos dentro del vector que varían entre comunidades; además, los diferentes palinomorfos se adhieren al vector polínico no sólo por el contacto con de sus cuerpos con las anteras florales, sino que también lo pueden hacer al ser parte de la lluvia polínica.

Aun no es clara la existencia de una relación entre la escultura de la exina y el tipo de aberturas del grano de polen, con el tipo de vector que favorece su adhesión y transporte, que defienda la existencia de un síndrome palinológico dentro de la interacción de polinización, ya que no se ha definido si la aparente correlación entre las características del polen y los mecanismos de polinización sean resultado de la evolución adaptativa o simplemente reflejen relaciones filogenéticas.

Los colibríes son vectores antagónicos dentro de la interacción colibrí-flor que se entabla dentro de la polinización, al transportar, además de granos de polen, esporas fúngicas fitopatógenas y esporas de criotógamas que indican la presencia de los colibríes en estado reproductivo, ya que reflejan el proceso de recolección de materiales para la elaboración de nidos.

8. RECOMENDACIONES

Evaluar los efectos del proceso de polinización llevado por la comunidad evaluada, sobre el éxito reproductivo de las plantas dentro de la Reserva Natural El Charmolán.

Determinar la patogenicidad de las esporas fúngicas transportadas por los colibríes dentro de la interacción enmarcada en el proceso de polinización y sus consecuencias sobre la efectividad reproductiva de las plantas vinculadas.

Enfatizar la importancia de la conservación de interacciones dentro de áreas fragmentadas, ya que son base de la dinámica funcional de diversos ecosistemas.

8.1 RECOMENDACIONES METODOLÓGICAS

Dentro del proceso de acetólisis del material polínico, se aconseja que el tiempo de exposición a la glicerina no sea mayor a 24 horas, ya que ésta aclara el grano, lo que imposibilita su correcta descripción.

En el momento del montaje del material polínico en placas, cuando la muestra en gelatina se encuentre en estado de deshidratación, y por lo tanto no sea posible fundirla con calor, se recomienda agregarle unas cuantas gotas de ácido acético y esperar de doce a 24 horas a que ésta se rehidrate; posteriormente calentar la muestra y seguir con el curso normal del proceso. La cantidad de ácido acético depende del volumen de gelatina y el estado de deshidratación de la misma. Se recomienda agregar ácido acético hasta cubrir la muestra. En el caso de no ser suficiente, adicionar una mayor cantidad después de las primeras doce horas de espera. Con respecto a la utilización de esta técnica, no se encontraron cambios en la calidad de la muestra, el único tipo de alteración fue la eliminación del colorante en la misma; sin embargo, esto no fue considerado como un problema para el conteo, descripción e identificación de los palinomorfos.

En el caso de quedar burbujas en la muestra o en la parafina, dentro del proceso de montaje de la placa, se propone calentarla nuevamente y realizarle suaves golpes con el estilete hasta eliminar las burbujas presentes. Realizar este proceso las veces que sean necesarias hasta eliminar el aire no deseado dentro de las placas. No someter la muestra a intervalos largos de calor ni calor intenso para evitar el daño de la misma.

Si la muestra presenta granos muy pequeños, se recomienda generar una capa muy fina de parafina agregando menos cantidad de ésta, para que los palinomorfos se distribuyan en un solo plano, evitando de esta forma éstos se solapen, permitiendo así una correcta observación y descripción de los mismos. En caso contrario, si la muestra presenta granos

muy oblatos o prolatos, se propone realizar una capa más gruesa de parafina, agregando mayor cantidad de ésta, con el fin de generar una capa gruesa de gelatina que permita la posibilidad de que los granos se presenten en las dos vistas (ecuatorial y polar) y así se garantice la descripción completa de los granos.

BIBLIOGRAFÍA

ASOCIACION PARA EL DESARROLLO CAMPESINO –ADC-. Caracterización de la Reserva Natural Privada Charmolán. Municipio de Buesaco. 2002

ASOCIACION PARA EL DESARROLLO CAMPESINO –ADC-. Red de reservas naturales de la Cocha. En: http://www.adc.org.co/adc_mla 2009

AGUILAR, Clara Isabel. Contribución al estudio palinológico de la flora apícola del suroeste antioqueño. Universidad Nacional. Seccional Medellín. Medellín : Facultad de Ciencias. Programa de Investigación Melitológicas y Apícolas. Subprograma Apibotánica-Palinología, 1992. Convenio Universidad Nacional-CIID

AIZEN, Marcelo; VÁZQUEZ, Diego y SMITH RAMIREZ, Cecilia. Historia natural y conservación de los mutualismos planta-animal del bosque templado de Suramérica austral. En: Revista de Historia Natural. No. 75. (2002); p. 79-97.

AMAYA, Marisol. Análisis palinológico de la flora del Parque Nacional Natural Amacayacu (Amazonas) visitadas por colibríes (Aves: Trochilidae). Santa fe de Bogotá, 1991. Trabajo de grado (Biólogo). Universidad Nacional. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología.

AMAYA, Marisol., STILES, Gary y RANGEL, Orlando. Interacción planta-colibrí en Amacayacu (Amazonas, Colombia): Una perspectiva palinológica. En: Caldasia Vol. 3, No. 1. (2001); p. 301-322.

AHUMADA, Jorge. Impacto de la fragmentación sobre la reproducción y estructura de una comunidad de colibríes del bosque altoandino. Bogotá : Fundación para la promoción de la investigación y la tecnología. Pontificia Universidad Javeriana, 2001.

AYALA, Victoria. Aspectos de la relación entre *Thalurania furcata colombica* (Aves: Trochilidae) y las flores en que liba, en un bosque subandino. En: Caldasia. Vol. 14. (1986); p.550-562

ASHWORT, Lorena et. al. Why do pollination generalist and specialist plants species show similar reproductive susceptibility to hábitat fragmentation. En: Journal of ecology. No. 92. (2004); p. 717-719.

BANUET, A. Especialización vs generalización en los sistemas de polinización de las Pachycereeae. En: Congreso Mexicano de botánica. www.socbot.org.mx. 2000.

BARTH, Monika Y MELHEM, Therezinha. Glossario ilustrado de palinología. Barao Geraldo, Campiñas : Editora Da Unicamp, 1998. Série Manuais. Cidade Universitária- Baráo Geraldo

BERRY, Paul E. The systematic and evolution of *Fuchsia* (Onagraceae). En: Annals of the Missouri Botanical Garden. Vol. 69, No. 1. (1982).

BEGON, Michael; HARPER, Jhon y COLIN, Townsend. Ecología: individuos, poblaciones y comunidades. London: Blackwell Scientific Publications, 1995.

_____ . Ecología: individuos, poblaciones y comunidades. 3 ed. Barcelona: Omega, 1999.

BLACKMORE, Stephen y BARNES, Susan- 1986. Harmomegathic mechanisms in pollen grains. En: Pollen and pores: form and functions. The Linean society of London. (1986). p. 137- 149.

BUSTAMANTE, Ramiro y GREZ, Audrey. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. En: Ambiente y Desarrollo. Vol. 11, No. 2. p. 58–63.

COLE, Blaine. Overlap, regularity and flowering phenologies. En: The American Naruralist. Vol. 117, No. 6. (1981); p. 993-997.

CALDERÓN LEYTÓN, Jhon Jairo; SAMBONÍ GUERRERO, Viviana y ÁLVAREZ ORDOÑEZ, Sandra. Variación temporal de la comunidad de aves de la Reserva Natural El Charmolán. Documento no publicado

CALDERÓN, Jhon Jairo; ÁLVAREZ, Sandra Y SAMBONÍ, Viviana. Estructura y composición de la comunidad de aves en un bosque montano. Reserva Natural El Charmolán. Nariño, Colombia. Documento no publicado

CAMPBELL, Diane. Pollen and gene dispersal: the influences of competition for pollination. En: Evolution. Vol. 39, No. 2. (1985); p. 418-431.

CAMERO, Alejandro. Estrategias de forrajeo de colibríes y su impacto en la biología reproductiva de *Aphelandra barkleyi* (Acanthaceae). Santa fe de Bogotá, 1997. 50 p.

CANE, James. Habitat, fragmentation and native bees: a premature verdict? En: Conservation Ecology. Vol. 5, No. 1 (2001); p. 56-69.

- CÁRDENAS, Geovany et. al. Diversidad y riqueza de aves en diferentes hábitats en un paisaje fragmentado en Cañas, Costa Rica. En: Agroforestal en las Américas. Vol. 10 No 39. (2003); p. 78-85.
- CASTELLANOS, César. Extinción: Causas y efectos sobre la diversidad biológica. En: Revista Luna Azul. Vol. 3, No.23. (2003).
- CASTELLANOS, María Clara; WILSON, P. y THOMSON J.D. Pollen transfer by hummingbird and bumblebees, and the divergence of pollination modes in *Penstemon*. En: Evolution. Vol. 57, No. 12. (2003); p. 2742-2752.
- CASTELLANOS, Maria Clara; WILSON, P. y THOMSON J.D. "Anti-bee" and "pro-bird" changes during the evolution of hummingbird pollination in *Penstemon* flowers. En: Journal evolution biology No. 17. (2004); p. 876-885.
- CHATEAUNEUF, J. y REYRE, Y. Éléments de palynologie: Applications géologiques. Geneve : Laboratoire de Paléotologie de Geneve, Université de Geneve, 1974.
- COLLWELL, Robert et. al. Competition for the nectar of *Centropogon valerii* by the Hummingbird *Colibri thalassinus* and the flower-piercer *Diglossa plumbea*, and its evolutionary implications. En : The Condor. No. 76. (1974); p. 447-484.
- COLORADO, Gabriel. Interacción colibrí-flor en un bosque andino de la cordillera central de Colombia. Medellín, 2006. Tesis de maestría. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Agropecuaria. Departamento de Ciencias forestales.
- COLINVAUX, Paul; DE OLIVEIRA, Paulo Eduardo y MORENO, Jorge Enrique. 1999. Amazon pollen manual and atlas. Amsterdam : Harwood Academic Publishers, 1999. 322 p.
- CRONQUIST, A. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. En: Britonia. Vol. 34, No. 2. (Abril, 1982); p. 268-270. New Cork : Columbia University Press, 1982.
- DELGADO, A. Disponibilidad y uso de recursos florales en una comunidad de aves nectarívoras (Familia Trochilidae) la Orinoquía colombiana. Bogotá, 1999. Trabajo de grado (Biólogo). Universidad Nacional de Colombia. Departamento de Biología.
- ENRIQUEZ, Carolina. Efectos de la fragmentación del hábitat sobre la viabilidad de *Lapageria rosea*. En: Revista Chilena de historia natural. Vol. 77, No. 1. (2004); p.77–184.
- ERDMAN, Gunnar. Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms. An introduction to palinology. London: Hafner Publishing Company, 1996.

- FEINSINGER, Peter. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological monographs* Vol. 46. (1976); p. 257-291.
- FEINSINGER, Peter y COLWELL, Robert. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. En: *American zoologist*. Vol.18. (1978); p. 779-795.
- FEINSINGER, Peter; WOLFE, James y SWARM Lee Ann. Island ecology: reduced hummingbird diversity and the pollination biology of plants, Trinidad and Tobago, West Indies. En: *Ecology*. Vol. 63, No. 2. (1982); p. 494-506.
- FEINSINGER, Peter; MURRAY, Greg; KINSMAN, Sharon and BUSBY, William. Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. En: *Ecology*. Vol. 62, No. 2. (1986); p. 449-464.
- FEINSINGER, Peter, Ecological interactions between plants and hummingbirds in successional tropical communities. En: *Ecological Monographs* No. 48. (1978); p. 269-287.
- FEINSINGER, Peter; TIEBOUT III, Harry y YOUNG, Bruce. Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interactions? Field experiments. En: *Ecology*. Vol. 72, No. 6. (1991); p.1953-1963.
- FENSTER, Charles. Selection on floral morphology by hummingbirds. En: *Biotropica*. Vol. 23, No.1. (1991), p. 98-101.
- FONNEGRA, Ramiro. Métodos de estudio palinológico. Medellín : Universidad de Antioquia, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Departamento de Biología, 2007.
- FRANCO, Pilar y DUEÑAS, Hilda. Sinopsis de las loranthaceas de Colombia. En: *Caldasia*. Vol. 23, No. 1. p. 81-99
- GENTRY, Alwyn. . A field guide to the families and genera of woody plants of northwestern South America (Colombia, Ecuador, and Perú) with supplementary notes on herbaceous taxa. Washington : Conservation International, 1993. 895 p.
- GIBERNAU, Marc et. al. Beetle pollination of *Philodendron solimoesense* (Araceae) in French Guiana. En: *International journal of plant sciences*. Vol.160, No.6 (1999), p.1135–1143.
- GIRÓN, Mercedes. Melitopalínología. “Recolección de polen y néctar por *Apis mellifera* en algunas especies de plantas silvestres y cultivadas del municipio de Salgar (Antioquia). s.n.: Colciencias : Universidad del Quindío, 1996.

GONZALO, M. et. al. Dinámica de dispersión de basidiosporas en la atmósfera de Badajoz. En: Revista española de alergología e inmunología clínica. Vol. 12, No. 5. (1997); p. 294-300.

GRASES, C., RAMÍREZ N. Biología reproductiva de cinco especies ornitófilas en un fragmento de bosque caducifolio secundario en Venezuela. En: Biología tropical. Vol. 46, No. 4. (1998); p. 1095-1108.

GUTIERREZ, Aquiles, ROJAS, Sandra. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos del Volcán Galeras, sur de Colombia. Bogotá, 2001. Trabajo de grado, (Biología). Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología.

GUTIERREZ, Aquiles; CARRILLO, Esteban y ROJAS, Sandra. Guía ilustrada de los colibríes de la Reserva Natural Río Ñambí. Bogotá : FPA : FELCA : ECOTONO, 2004.

GUTIERREZ, Aquiles; ROJAS, Sandra y STILES, Gary. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos. En: Ornitología Neotropical. No. 15. (2004), p. 1-9

GUTIERREZ, Aquiles. Las interacciones ecológicas y estructura de una comunidad altoandina de colibríes y flores en la cordillera oriental de Colombia. En: Ornitología Colombiana. No. 7. (2008); p. 17-42.

GUTIÉRREZ, Aquiles et. al. Patrones en la repartición de recursos entre comunidades de colibríes y plantas ornitófilas para la reserva Río Ñambí. 2009. Documento no publicado

GUTIÉRREZ, Aquiles et. al. 2009. Análisis palinológico y el estudio de la polinización de plantas ornitófilas en ecosistemas altoandinos en Colombia. En: CONGRESO COLOMBIANO DE BOTANICA (5º. : 2009 : San Juan de Pasto). Libro de resúmenes.

HARRIS, J. Y WOOLF, M. Plant Identification terminology: An Illustrated glossary. Utah : Spring Lake Publishing, 1994.

HAYNESS, Robert; WENTZ, Alan y HARTOQ, Den. Flora of Panama. En: Annals of the Missouri Botanical Garden. Vol. 60, No. 1. (1973).

HEITHAUS, Raymond. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. En: Annals of the Missouri Botanical Garden. No. 61. (1974); p. 675-691.

HERRERA, Luisa Fernanda y URREGO, Ligia Estela. Atlas de polen de plantas útiles y cultivadas de la Amazonía colombiana. En: HOOGHMISTRA, H (Editor) The Quaternary of Colombia. Vol. 23. (1996).

HESSE, Michael. Pollen wall stratification and pollination. En: DAFNI, Amots; HESSE, Michael y PACINI, Ettore. Pollen and pollination Plant systematics and evolution. New York: Springer Wien, 2000.

HILTY, Steven, BROWN, William. Guía de las aves de Colombia. Princeton : Princeton University Press, 1986.

HOLDRIDGE, L. R. Ecología basada en zonas de vida. San Jose : Instituto Interamericano de cooperación para la agricultura, 1996. 216 p.

INSTITUTO GEOGRÁFICO AGUSTÍN CODAZZI. Plancha Topográfica 410 La Unión Escala 1:100.000. IGAC, Bogotá. 1977

KEARNS, Carol; INOUE, David Y WASER, Nickolas. Endangered Mutualisms: The Conservation of Plant-Pollinator Interaction. En: Ecological Systematics. No. 29. (1998); p. 83-112

KODRIC BROWN, Astrid et. al. Organization of a tropical island community of hummingbird and flowers. En: Ecology. Vol. 65, No. 5. (1984); p. 1358-1368.

KRAEMER, M.; SCHUMITT, U. y SCHUCHMANN, K.L 1993. Notes on the organization of a Neotropical High-Altitude Hummingbird-flower Community. En: Barthlott, W. et. al. eds. Animal-Plant Interactions in Tropical Environments. Bonn : s.n., 1993, p. 61-65

LAGOS, Nicolás. Efecto diferencial de la fragmentación del hábitat en especies con sistema de polinización especialista y generalista. En: Curso de ecología en ambientes fragmentados. Santiago de Chile :Universidad de Chile. Santiago de Chile, 2005.

LARA, Carlos, ORNELAS, Juan Francisco. Hummingbirds as vectors of fungal spores in *Moussonia deppeana*, (Gesneriaceae): taking advantage of a mutualism? En: American journal of botany Vol. 90, No. 2. (2003); p.262-269.

LARA, Carlos. ARLOS. Risks and cost of interactions between plants and hummingbirds. En: Ornithology neotropical 15 (Suppl.). (2004); p. 199-204.

LUDWIG, John y REYNOLDS, James. Statistical ecology. A primer on methods and computing. New York :A Wiley interscience publication John Wiley and sons, 1988.

MALDONADO, Luis. 1996. Flora de Guatemala de Jose Mocino. España : Doce Calles, 1996.

MARGALEF, Ramón. Ecología. 3 ed. Barcelona : Planeta, 1983.

- MARTÍNEZ, J. F. et al. Dispersión de ascosporas a través del aire en la atmósfera de Badajoz y su relación con algunos parámetros meteorológicos. En: Bol. San. Veg. Plagas. Vol. 22. (1996); p. 693-701.
- MASS, Paul y WEATRA, Lubbert. Familias de Plantas Neotropicales: Una guía concisa a las familias de plantas vasculares en la región neotropical. Liechtenstein : A.R.G Ganter Verlag Vaduz, 1998.
- MAXBRIDE, Francis. Flora of Perú. Fieldiana Botany, 1982
- MELHEM, Therezinha y VITORINO DA CRUZ, Amelia. Estudios palinológicos saz Gauktheria L (Ericaceae). En: Anais IV Congreso SBSO. (1984); p. 65-71.
- MENDOZA, Humberto y RAMÍREZ, Bernardo. Guía Ilustrada de géneros Melastomataceae y Memecylaceae de Colombia. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Popayán : Universidad del Cauca, 2006. 288 p
- MENDOZA, Humberto; RAMIREZ, Bernardo y JIMENEZ, Luis Carlos. 2004. Rubiaceae de Colombia: Guía ilustrada de géneros. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2004. 130 p
- MODESTO, Zulmira y MELHEM, Therezinha. Agarista, Agauria e Leucothoe (Ericaceae)-revisao palinotaxomica. En: Revista Brasil. Bot 5. (1982); p. 83-101.
- MODESTO, Zulmira y MELHEM, Therezinha . Flora polínica da Reserva do Parque Estadual deis Fontes de Ipiranga (Saó Paulo, Brasil) Familia 125-Malpighinaceae. En: Hoehnea No. 13. (1986); p.: 21-30.
- MURCIA, Carolina. Estructura y dinámica del gremio de colibríes (Aves: Trochilidae) en un bosque Andino. En: Humboldtia. Vol. 1. (1987); p. 29-64.
- _____,_____. 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. En: Tree. 10 (2): 58-62.
- MURCIA, Carolina y FEINSINGER, Peter. Interspecific pollen loss by hummingbird visiting flower mixtures: effects on floral architecture. En: Ecology. Vol. 77, No. 2. (1996); p. 550-560.
- NARVAEZ, Germán. Climatología de la región circundante a la Reserva Natural El Charmolán.. 2009. Documento sin publicar.

ORTIZ R. A. Caracterización de la reserva el Charmolán, municipios de Chachagüí y Buesaco, Nariño. Ibagué : Universidad del Tolima, Facultad de Ciencias, Programa de Biología, 2002.

PALACIOS, Santiago. Flora de Venezuela. Mérida, Venezuela : Publicaciones Universidad de los Andes, 1977.

PERCIVAL, Mary. Floral biology. Oxford : Pergamon Press, 1965. 158 p.

PFUNDER, Monika y ROY, Barbara. Pollinator-mediated interactions between a pathogenic fungus, *Uromyces pisi* (Pucciniaceae) and its host plant, *Euphorbia cyparissias*, (Euphorbiaceae). En: American journal of botany. Vol. 87, No. 1. (2000); p. 48-55.

PINTO, Polidoro y RUIZ, Pedro. Flora de Colombia. Bogotá : Museo de Historia Natural, 1983. Textos Instituto de Ciencias Naturales

RAMÍREZ, Mónica. Patrones de uso de los recursos florales por la comunidad de colibríes (Aves: Trochilidae) del sector Charguayaco, Parque Nacional Natural Munchique, El Tambo, Cauca. Popayán. 2004. Trabajo de grado (Bióloga). Universidad del Cauca. Facultad de Ciencias Agropecuarias., Departamento de Biología.

RAMÍREZ, Jorge. Variación en la composición de comunidades de aves en la reserva de la Biósfera de Montes Azules y áreas adyacentes, Chiapas, México. En: Biota Neotropical. No. 6. (2006); p.1-19.

RAVEN, Peter. Why are bird-visited flowers predominantly red? En: Evolution, Vol. 26; No. 4 (1972); p. 674-674.

RIVERA, Héctor. Composición y estructura de una comunidad de aves en un área suburbana en el suroccidente colombiano. En: Ornitología Colombiana No. 4. (2006); p. 28-38.

RODRIGUEZ FLOREZ, Claudia Y STILES, Gary. Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la Amazonía colombiana. En: Ornitología colombiana No. 3. (2005); p. 7-27.

ROUBIK, D.W., MORENO, E.J. Pollen and Spores of Barro Colorado Island. Monograph in Systematic Botany from The Missouri Botanical Garden. No 36. (1991). Missouri. USA

ROUBIK, D.W., MORENO, E.J. 1991. Pollen and Spores of Barro Colorado Island. Monograph in Systematic Botany from The Missouri Botanical Garden. No 36. Missouri. USA

ROUGHGARDEN, Jhonathan. Evolution of niche wildth. En: The American Naturalist. Vol. 952, No. 106. (1972).

SÁENZ, Julio Cesar. 2003. Comparación entre cargas de polen transportadas por *Coeligona torquata* y *Heliangelus exortis* (Aves: Trochilidae) en un bosque montano de la cordillera central de Colombia. Medellín, 2003. Tesis de maestría. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Ciencias Forestales.

SALINAS, Néstor y BETANCUR Julio Cesar 2005. Las ericáceas de la vertiente pacífica de Nariño. Bogotá : Universidad Nacional de Colombia, 2005. Textos Instituto de Ciencias Naturales.

SANTOS, T. y TELLERÍA, J. L. 2006. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. En: Ecosistemas. Vol. 2. (2006); p. 3-12. Madrid.

SAZIMA, I.; BUZATO, Silvana y SAZIMA, Marlies. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. En: Botanical acta. 109. (1996); p.149-160.

SHUEL, R. W. The influence of external factors on nectar production. Am bee J. No. 107. (1966); p. 54-56.

SNOW, Allison y ROUBIK, David. 1987. Pollen deposition and removal by bees visiting trees in Panama. En: Biotrópica. Vol. 19, No. 1. (1987); p. 57-63.

SOKAL, Robert. Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. Madrid : Blume Ediciones, 1979.

SOLER, Manuel. Coevolución. En: SOLER, Manuel. Evolución: La base de la biología. 2 ed. Granada : Proyecto Sur, 2002. p. 221-234

SOSA, Neyra. Las aves, riqueza, diversidad y patrones de distribución espacial. México :Instituto nacional de ecología : Secretaría de medio ambiente y recursos naturales, 2000.

SEMARNAT SKUTCH, Alexander. The nesting seasons of Central American Birds in relation to climate and food supply. Ibis. Vol. 92. (1950); p. 182-222.

SNOW, D.W. y SNOW B.K. Breeding seasons and annual cycles of Trinidad Land-birds. Zoologica. Vol. 49. (1964); p. 14-39.

SMITH, Roberto Y SMITH, Thomas. Ecología. 4 ed. Madrid : Pearson Educación, 2001.

STEYERMARK, Julian; BERRY, Paul y HOLST, Bruce. Flora of the Venezuelan Guayana. Pteridophytes and Spermatophytes. En: *American Fern Journal*. Vol. 86, No. 2 (1996); p. 65-66.

STILES, Gary. Ecology, flowering phenology , and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. En: *Ecology*. No. 56. (1975); p. 285-301.

STILES, Gary. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. En: *Biotrópica*. Vol. 10, No. 3 (1978); p. 194-210.

STILES, Gary. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. En: *Amer Zool*. No. 18. (1978); p. 715-727.

STILES, Gary The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. En: *Ibis*. No. 122: (1980); p. 322-343.

STILES, Gary. Geographical aspects of bird-flower coevolution, whit particular reference to Central America. *Ann. Missouri Bo. Gard*. No. 68. (1981), p. 323-351.

STILES, Gary. Seasonal Patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. En: *Ornithological monograohs* Vol. 36. (1985); p. 757-784.

STILES, Gary. La palinología como herramienta para el análisis de la interacción planta-colibrí. En: *Caldasia*. V. 23, No. 1. (1994); p. 301-322.

STILES, Gary. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. En: *The Condor* No.97 (1994); p. 853-878.

STILES, Gary. Interspecific and intraspecific variation in patterns of molt in some tropical hummingbirds. En: *Auk* No 112 (1995); p. 118-131.

_____,_____. 2000. Curso de muestreo y análisis estadístico en investigaciones biológicas. Programa de educación ambiental, Facultad de ciencias naturales y matemáticas. Universidad de Nariño.

TERBORGH, Jhon and WHESE, Jhon. The role of competition in the distribution of Andean birds. En: *Ecology* No 56 (1975); p. 572-576.

THANIKAIMONI, G. Pollen apertures: form and function. En: *Pollen and spores*. The Linear society of London. (1986); p. 119-136.

THOMSON, James et al. Pollen presentation and pollination syndromes, with special reference to *Penstemon*. En: Plant Species Biology, No. 15. (2000); p. 11-29.

TORRES ROMERO, Jorge H. Flora de Colombia, Podocarpaceae. 5- Instituto de Ciencias Naturales – Museo de Historia Natural. Bogotá : Universidad Nacional de Colombia : Conciencias, 1988.

ULRIKSEN RUIZ, Priscilal. 2003. Análisis vegetacional y palinológico se especies dominantes de la comuna de Litueche, VI región. Santiago de Chile, 2003. Proyecto de grado (Ingeniero Agrónomo). Pontificia Universidad Católica de Chile. Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal. Departamento de Ciencias Vegetales.

VADILLO, V y SCHNEE, L. Clave de las familias de las plantas superiores de Venezuela. En: Revista de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela. Alcance. No. 18. 5 ed. Maracay, Venezuela : Alcance, 1972.

VÁSQUEZ, Diego y SIMBERLOFF, Daniel. Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjetures and refutations. En: The American natural Vol. 159, No. 6. (2002); p. 606-623.

VALIENTE, Alfonso. Vulnerability of pollination systems of columnar cacti of Mexico. En: Revista Chilena de Historia Natural. No. 75. (2002); p 99-104.

VELÁSQUEZ, César. Atlas palinológico de la flora vascular paramuna de Colombia: Angiospermae. Medellín : Universidad Nacional de Colombia, 1999.

VEREA, Carlos, SOLÓRZANO, Alencio. La comunidad de aves del sotobosque de un bosque deciduo tropical en Venezuela. En: Ornitología Neotropical. No. 12. (2001); p. 235–253.

VÍLCHEZ, Sergio et. Al. Diversidad de aves en un paisaje fragmentado de bosque seca en Rivas, Nicaragua. En publicación: Revista Encuentro Nro. 68. Managua: UCA, Universidad Centroamericana, s. f.

VILLAVICENCIO GARCIA, Raymundo. Análisis de la fragmentación forestal, estructura del paisaje y diversidad en espacios naturales. Generación y aplicación innovadora del conocimiento. México : Departamento de producción forestal. Centro universitario de ciencias biológicas y agropecuarias, 2009.

WALKER, L.R. Margalef y la sucesión ecológica. En: Ecosistemas. Vol. 14, No. 1. (2005); p. 66-78.

WANG, H.; MILL, R. R. y BLACKMORE, S. Pollen morphology and infra-generic evolutionary relationships in some Chinese species of *Pedicularis* (Scrophulariaceae). En: Plant systematic and evolution. No. 237. (2003); p. 1–17.

WIENS, Jhon A. The ecology of bird communities. Cambridge : Cambridge University Press, 1992. (V. 1 : Foundations and patterns)

WILLIAMS, Louis y STANDLEY, Paul. Flora of Guatemala. En: Fieldiana Botany. Vol. No. 1-3. (1975); p. 1-274.

ZAR, Jerrold. 1996. Biostatistical analysis. 3th. Ed. USA : Prentice Hall, 1996

ANEXOS

Anexo A. Plantas de la Reserva Natural El Charmolán morfológicamente aptas para ser visitadas por colibríes y sus descripciones

ESPECIE	HÁBITO	COLOR DE LA FLOR
ACANTHACEAE <i>Trichanthera gigantea</i> (Bonpl.) Nees	Árbol	Rojo
ALSTROEMERACEAE <i>Bomarea</i> sp.	Hierba trepadora	Amarillo- rojo
ASTERACEAE <i>Erechtites valerianifolius</i> (Link ex Spreng.) DC. <i>Steiractinia sodiroi</i> (Hieron.) S.F. Blake	Herbáceo Arbusto	Violeta Amarillo
BIGNONIACEAE <i>Delostoma integrifolium</i> D. Don <i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth	Árbol Árbol	Blanco- violeta Amarillo
BORAGINACEAE <i>Cordia alliodora</i> (Ruiz Y Pav.) Oken <i>Tournefortia scabrida</i> Kunth	Árbol Arbusto	Blanco Blanco
BRASSICACEAE <i>Brassica oleracea</i> L.	Hierba escandente	Amarillo
BROMELIACEAE <i>Pitcairnia pungens</i> Kunth	Hierba escandente	Rojo
CAESALPINACEAE <i>Senna pistaciifolia</i> (Kunth) H.S. Irwin Y Barneby	Árbol	Amarillo
CAMPANULACEAE <i>Burmeistera</i> sp.		
CAPRIFOLIACEAE <i>Viburnum triphyllum</i> Benth.	Arbusto	Blanco
CARICACEAE <i>Vasconcella cundinamarsensis</i> V.M. Badillo	Subarbusto	Amarillo
CONVOLVULACEAE <i>Ipomoea batatas</i> (L.) Lam. <i>Ipomoea hederifolia</i> L. <i>Ipomoea purpurea</i> L.	Hierba trepadora Hierba trepadora Hierba trepadora	Rosado pálido Rojo Blanco-violeta
ERICACEAE <i>Cavendishia bracteata</i> (Ruiz Y Pav. ex J. St.-Hil.) Hoerold <i>Bejaria aestuans</i> Mutis ex L.	Arbusto Arbusto	Blanco-rojo Rojo
EUPHORBIACEAE <i>Ricinus communis</i> L.	Arbusto	Amarillo

ESPECIE	HÁBITO	COLOR DE LA FLOR
FABACEAE <i>Erythrina edulis</i> Triana ex Micheli <i>Dalea caerulea</i> L. f. <i>Desmodium intortum</i> (Mill.) Urb. <i>Desmodium molliculum</i> (Kunth) DC. <i>Desmodium sericophyllum</i> Schldtl. <i>Inga densiflora</i> Benth. <i>Mimosa albida</i> Humb. Y Bonpl. ex Willd. <i>Mimosa quitensis</i> Benth. <i>Otholobium mexicanum</i> (L. f.) J.W. Grimes <i>Trifolium repens</i> L.	Árbol Arbusto Hierba trepadora Herbáceo Herbáceo Arbusto Árbol Subarbustivo Arbusto Herbáceo-tallo rastrero	Rojo Violeta Violeta Violeta Violeta Blanco Rosado-blanco Blanco Violeta Blanco
GESNERIACEAE <i>Heppiella ulmifolia</i> (Kunth) Hanst.	Herbáceo	Rojo
LAMIACEAE <i>Minthostachys mollis</i> (Kunth) Griseb. <i>Salvia scutellarioides</i> Kunth <i>Salvia tortuosa</i> Kunth	Herbáceo Hierba escandente Arbusto	Blanco Violeta Fucsia
LOASACEAE <i>Nasa ramirezii</i> (Weigend) Weigend	Hierba escandente	Blanco-amarillo
LYTHRACEAE <i>Lafoensia acuminata</i> (Ruiz & Pav.) DC.	Árbol	Blanco
MALVACEAE <i>Anoda cristata</i> (L.) Schldtl. <i>Malvaviscus arboreus</i> Cav. <i>Pavonia sepium</i> A. St.-Hil. <i>Sida setosa</i> Mart. ex Colla	Herbáceo Arbusto Arbusto Arbusto	Morado Rojo Amarillo Amarillo
MELASTOMATACEAE <i>Leandra subseriata</i> (Naudin) Cogn. <i>Miconia theaezans</i> (Bonpl.) Cogn. <i>Miconia versicolor</i> Naudin <i>Monochaetum bonplandii</i> (HumbYBonpl) Nau <i>Monochaetum</i> sp.	Arbusto Árbol Arbusto Arbusto	Blanco Blanco Blanco Violeta
MYRTACEAE <i>Myrcianthes orthostemon</i> (O. Berg) Grifo <i>Psidium guineense</i> Sw.	Árbol Arbusto	Crema Blanco

ESPECIE	HÁBITO	COLOR DE LA FLOR
PASSIFLORACEAE <i>Passiflora alnifolia</i> Kunth <i>Passiflora edulis</i> Sims <i>Passiflora ligularis</i> Juss.	Hierba trepadora Hierba trepadora Hierba trepadora	Blanco-morado Blanco-morado Blanco-morado
POLYGONACEAE <i>Muehlenbeckia tamnifolia</i> (Kunth) Meisn.	Herbáceo	Blanco verdoso
RANUNCULACEAE <i>Ranunculus</i> sp.	Hierba escandente	Amarillo
SCROPHULARIACEAE <i>Calceolaria mexicana</i> Benth. <i>Castilleja arvensis</i> Schlttdl. Y Cham. <i>Escobedia grandiflora</i> (L. f.) Kuntze <i>Lamourouxia virgata</i> Kunth.	Hierba escandente Herbáceo Herbáceo Herbáceo	Amarillo Rojo Blanco Violeta
SOLANACEAE <i>Browallia americana</i> L. <i>Cestrum ochraceum</i> Francey <i>Cestrum tomentosum</i> L. f. <i>Solanum americanum</i> Mill. <i>Solanum ovalifolium</i> Dunal	Hierba escandente Arbusto Arbusto Hierba escandente Arbusto	Violeta Violeta Violeta Blanco-violeta Violeta
STERCULIACEAE <i>Melochia pyramidata</i> L.	Arbusto	Amarillo-violeta
TILIACEAE <i>Triumfetta bogotensis</i> DC.	Arbusto	Amarillo
VERBENACEAE <i>Duranta repens</i> L. <i>Duranta sprucei</i> Briq.	Arbusto Árbol	Blanco- violeta Azul

Anexo B. Especies de palinomorfos transportados por la comunidad de colibríes de la Reserva Natural El Charmolón

ESPECIE	HÁBITO	COLOR DE LA FLOR
ALSTROEMERACEAE <i>Bomarea</i> sp.	Hierba trepadora	Amarillo- rojo
ASTERACEAE <i>Erechtites valerianifolius</i> (Link ex Spreng.)DC. <i>Steiractinia sodiroi</i> (Hieron.) S.F. Blake	Herbáceo Arbusto	Violeta Amarillo
BIGNONIACEAE Bignoniaceae sp. <i>Crescentia</i> aff. <i>cujete</i> L. <i>Delostoma integrifolium</i> D. Don <i>Memora pedunculata</i> (Vell.) Miers <i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth	Árbol Árbol Árbol Árbol	Amarillo Blanco-violeta Amarillo Amarillo
BOMBACACEAE Bombacaceae sp.		
BRASSICACEAE <i>Brassica oleracea</i> L.	Hierba escandente	Amarillo
BROMELIACEAE Bromeliaceae sp.		
BROMELIACEAE <i>Pitcairnia pungens</i> Kunth	Hierba escandente	Rojo
CAMPANULACEAE <i>Centropogon</i> sp. <i>Centropogon</i> sp. <i>Siphocampylus</i> aff. <i>paramicola</i> McVaugh	Árbol	Blanco-rosado
CARICACEAE <i>Vasconcellea cundinamarcensis</i> V.M. Badillo	Subarbusto	Amarillo
ERICACEAE <i>Cavendishia bracteata</i> (Ruiz & Pav. ex J. St.-Hil.) Hoerold <i>Gaultheria</i> sp. <i>Bejaria</i> sp Mutis ex L. <i>Leucothoe</i> sp.	Arbusto	Blanco-rojo
EUPHORBIACEAE <i>Acalypha</i> sp. <i>Alchornea</i> sp. <i>Ricinus communis</i> L.	Arbusto	Amarillo
FABACEAE <i>Aeschynomene</i> sp. <i>Macrolobium</i> sp. <i>Otholobium mexicanum</i>		

ESPECIE	HÁBITO	COLOR DE LA FLOR
FABACEAE <i>Inga densiflora</i> Benth. <i>Mimosa quitensis</i> Benth.	Árbol Arbusto	Blanco Blanco
FLACOURTIACEAE <i>Casearia</i> sp.		
LAMIACEAE <i>Salvia</i> aff. <i>obvallata</i> Epling <i>Salvia scutellarioides</i> Kunth <i>Salvia tortuosa</i> Kunth	Hierba escandente Arbusto	Violeta Fucsia
MALPIGHIACEAE Malpighiaceae sp.		
MELASTOMATAACEAE <i>Miconia</i> sp 1. <i>Miconia</i> sp 2. <i>Miconia versicolor</i> Naudin	Arbusto	Blanco
MELIACEAE Meliaceae sp.		
MYRTACEAE <i>Psidium</i> sp.		
ONAGRACEAE <i>Fuchsia</i> sp.		
PAPILIONACEAE <i>Cercis</i> aff. <i>siliquastrum</i> L. <i>Vicia</i> sp.	Árbol	Violeta
PASSIFLORACEAE <i>Passiflora</i> sp.		
PODOCARPACEAE <i>Podocarpus</i> sp.		
ROSACEAE <i>Rubus</i> sp.		
RUBIACEAE <i>Genipa</i> aff. <i>americana</i> L. <i>Guettarda foliacea</i> Standl. <i>Spermacoce</i> aff. <i>tenuior</i> L.	Árbol Árbol Herbáceo	Blanco Blanco
SCROPHULARIACEAE <i>Castilleja integrifolia</i> L. f. <i>Castilleja</i> sp.	Hierba escandente	Rojo

ESPECIE	HÁBITO	COLOR DE LA FLOR
SOLANACEAE		
<i>Solanum nigrum</i> L.	Hierba escandente	Blanco
<i>Solanum ovalifolium</i> Dunal	Arbusto	Violeta
RANUNCULACEAE		
<i>Ranunculus</i> sp.		
Indeterminado 2	-	-
Indeterminado 3	-	-

Anexo C. Especies vegetales utilizadas por la comunidad de colibríes de la Reserva Natural El Charmolán como recurso alimenticio

	am	cs	cm	Ct	cc	cn	mt	hg	ou
<i>Aca.sp</i>									
<i>Aes.sp</i>									
<i>Alc.sp</i>									
<i>Bej.sp</i>									
Bignoni									
Bom.sp									
Bomba									
<i>Bra.ole</i>									
Brome									
<i>Cas.sp</i>									
<i>Cas.int</i>									
<i>Cas.sp</i>									
<i>Cav.bra</i>									
<i>Cen.sp1</i>									
<i>Cen.sp2</i>									
<i>Cer.sil</i>									
<i>Cre.cuj</i>									
<i>Del.int</i>									
<i>Ere.val</i>									
<i>Fuc.sp</i>									
<i>Gau.sp</i>									
<i>Gen.ame</i>									
<i>Gue.fol</i>									
Ind.1									
Ind.2									
<i>Ing.den</i>									
<i>Leu.sp</i>									
<i>Mac.sp</i>									
Malpig									
Melia									
<i>Mem.ped</i>									
<i>Mic.sp1</i>									
<i>Mic.sp2</i>									
<i>Mic.ver</i>									

	am	cs	cm	Ct	cc	cn	mt	hg	ou
<i>Mim.qui</i>									
<i>Oth.mex</i>									
<i>Pas.sp</i>									
<i>Pit.pun</i>									
<i>Pod.sp</i>									
<i>Psi.sp</i>									
<i>Ran.sp</i>									
<i>Ric.com</i>									
<i>Rubus sp</i>									
<i>Sal.ob</i>									
<i>Sal.scu</i>									
<i>Sal.tor</i>									
<i>Sip.par</i>									
<i>Sol.nig</i>									
<i>Sol.ova</i>									
<i>Spe.ten</i>									
<i>Ste.sod</i>									
<i>Tec.sta</i>									
<i>Vas.cun</i>									
<i>Vicia sp</i>									

am: *Adelomyia melanogenys*, cs: *Colibri coruscans*, cm: *Chlorostilbon mellisugus*, ct: *Colibri thalassinus*, cc: *Coeligena coeligena*, ln: *Lesbia nuna*, mt; *Metallura tyrianthina*, ou: *Ocreatus underwoodii*, hg: *Hylocharis grayi*.

Anexo D. Valores estadísticos para determinar las diferencias entre la abundancia de los palinomorfos, diferenciando granos de polen, esporas fúngicas y esporas de criptógamas, transportados por los colibríes en cuatro regiones anatómicas de los mismos

Granos de polen		p			Diferencias entre		
<i>A.melanogenys</i>	H = 2,202	0,0467			Garganta-Frente		
<i>C.coruscans</i>	H = 3,346	0,3413			Ninguno		
<i>C.mellisugus</i>	H =10,73	0,003	0,0285		Mandíbula-Frente	Frente-Garganta	
<i>C.thalassinus</i>	H = 2,072	0,5576			Ninguno		
E esporas fúngicas							
<i>A.melanogenys</i>	F = 1,002	0,3967			Ninguno		
<i>C.coruscans</i>	H = 2,077	0,5566			Ninguno		
<i>C.mellisugus</i>	H = 19,16	0,0069	4,648 E ⁵	0,0023	Maxila-Frente	Mandíbula-Frente	Frente-Garganta
<i>C.thalassinus</i>	H = 3,475	0,324			Ninguno		
E esporas criptógamas							
<i>A.melanogenys</i>	H = 4,201	0,2405			Ninguno		
<i>C.coruscans</i>	H = 5,474	0,1402			Ninguno		
<i>C.mellisugus</i>	H = 17,22	0,0142	0,00019	0,0035	Maxila-Frente	Mandíbula-Frente	Frente-Garganta
<i>C.thalassinus</i>	H = 3,019	0,3887			Ninguno		

Anexo E. Listado del nombre, abreviatura y número de las especies vegetales utilizadas por la comunidad de colibríes de la Reserva Natural El Charmolán

Especie	Abreviatura	No
<i>Acalypha sp</i>	<i>Aca.sp</i>	1
<i>Aeschynomene sp</i>	<i>Aes.sp</i>	2
<i>Alchornea sp</i>	<i>Alc.sp</i>	3
<i>Bejaria sp</i>	<i>Bej.sp</i>	4
<i>Bignoniaceae</i>	<i>Bignoni</i>	5
<i>Bomarea sp</i>	<i>Bom.sp</i>	6
<i>Bombacaceae</i>	<i>Bomba</i>	7
<i>Brassica oleracea</i>	<i>Bra.ole</i>	8
<i>Bromeliaceae</i>	<i>Brome</i>	9
<i>Casearia sp</i>	<i>Cas.sp</i>	10
<i>Castilleja integrifolia</i>	<i>Cas. int</i>	11
<i>Castilleja sp</i>	<i>Cas.sp</i>	12
<i>Cavendishia bracteata</i>	<i>Cav.bra</i>	13
<i>Centropogon sp 1</i>	<i>Cen.sp1</i>	14
<i>Centropogon sp 2</i>	<i>Cen.sp2</i>	15
<i>Cercis aff siliquastrum</i>	<i>Cer.sil</i>	16
<i>Crescentia aff kujete</i>	<i>Cre.cuj</i>	17
<i>Delostoma integrifoliu</i>	<i>De.int</i>	18
<i>Erechtites valerianifolia</i>	<i>Ere.val</i>	19
<i>Fucshia sp</i>	<i>Fuc.sp</i>	20
<i>Gaultheria sp</i>	<i>Gau.sp</i>	21
<i>Genipa aff americana</i>	<i>Gen.ame</i>	22
<i>Guettarda aff foliaceae</i>	<i>Gue.fol</i>	23
Indeterminado 1	<i>Ind.1</i>	24
Indeterminado 2	<i>Ind.2</i>	25
<i>Inga densiflora</i>	<i>Ing.den.</i>	26
<i>Leucothoe sp</i>	<i>Leu.sp</i>	27

Especie	Abreviatura	No
<i>Macrolobium sp</i>	<i>Mac.sp</i>	28
<i>Malpighiaceae</i>	<i>Malpig</i>	29
<i>Meliaceae</i>	<i>Melia</i>	30
<i>Memora pedunculata</i>	<i>Mem.ped</i>	31
<i>Miconia sp 1</i>	<i>Miconia1</i>	32
<i>Miconia sp 2</i>	<i>Miconia2</i>	33
<i>Miconia versicolor</i>	<i>Mic. ver</i>	34
<i>Mimosa quitensis</i>	<i>Mim.qui</i>	35
<i>Otholobium mexicanum</i>	<i>Oth.mex</i>	36
<i>Passiflora sp</i>	<i>Pas.sp</i>	37
<i>Pitcairnia pungens</i>	<i>Pit.pun</i>	38
<i>Podocarpus sp</i>	<i>Pod.sp</i>	39
<i>Psidium sp</i>	<i>Psi.sp</i>	40
<i>Ranunculus sp</i>	<i>Ran.sp</i>	41
<i>Ricinus communis</i>	<i>Ric.com</i>	42
<i>Rubus sp</i>	<i>Rub.sp</i>	43
<i>Salvia aff obvallata</i>	<i>Sal.obv</i>	44
<i>Salvia scutellarioides</i>	<i>Sal.scu</i>	45
<i>Salvia tortuosa</i>	<i>Sal.tor</i>	46
<i>S.paramicola</i>	<i>Sip.par</i>	47
<i>Solanum nigrum</i>	<i>Sol.nig</i>	48
<i>Solanum ovalifolium</i>	<i>Sol.ova</i>	49
<i>Spermacoce aff tenuior</i>	<i>Spe.ten</i>	50
<i>Steiractinia sodiroi</i>	<i>Ste.sod</i>	51
<i>Tecoma stans</i>	<i>Tec.sta</i>	52
<i>V.cundinamarcensis</i>	<i>Vas .cun</i>	53
<i>Vicia sp</i>	<i>Vic.sp</i>	54

