

ESTRUCTURA DE LA RED DE INTERACCIONES MUTUALISTAS PLANTA- COLIBRÍ  
EN UN ECOSISTEMA ALTOANDINO DE NARIÑO

OSCAR DANIEL GUEVARA BONILLA  
JOHN ARNOLDO NARVÁEZ MELO

UNIVERSIDAD DE NARIÑO  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES  
PROGRAMA DE BIOLOGÍA  
SAN JUAN DE PASTO  
2018

ESTRUCTURA DE LA RED DE INTERACCIONES MUTUALISTAS PLANTA- COLIBRÍ  
EN UN ECOSISTEMA ALTOANDINO DE NARIÑO

PRESENTADO POR:  
OSCAR DANIEL GUEVARA BONILLA  
JOHN ARNOLDO NARVÁEZ MELO

Asesor:  
AQUILES GUTIÉRREZ ZAMORA (Msc)  
Magister en Ecología

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

UNIVERSIDAD DE NARIÑO  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES  
PROGRAMA DE BIOLOGÍA  
SAN JUAN DE PASTO  
2018

## **NOTA DE RESPONSABILIDAD**

“Las ideas y conclusiones aportadas en este trabajo de grado, son responsabilidades exclusivas de los autores”

Artículo primero del acuerdo No. 324 de octubre 11 de 1966, emanado por el Honorable Consejo Directivo de la Universidad de Nariño.

NOTA DE ACEPTACIÓN

---

---

---

---

---

Director

Eduardo Aquiles Gutiérrez (Msc)

---

Jurado

Marisol Amaya, PhD

---

Jurado

Jhon Jairo Calderón, Msc

---

San Juan de Pasto, 31 de agosto de 2018

## RESUMEN

El estudio de las redes de interacción, permite dilucidar la estructura y las propiedades de las redes ecológicas, ayudando a conocer la estabilidad y la resiliencia de los sistemas biológicos estudiados, permitiendo conocer la importancia de cada especie dentro de su ecosistema y de igual forma la importancia de cada comunidad dentro del mismo. En este estudio, se analiza la red mutualista de interacción entre colibríes y plantas del Santuario de Flora y Fauna Galeras, un ecosistema altamente conservado, con el fin de comprender algunas de las propiedades estudiadas a nivel de redes como su estructura y estabilidad, entendiendo la forma en que las especies se están relacionando. Para el estudio de esta comunidad se realizaron 4 muestreos de 15 días de trabajo cada uno, en tres zonas diferentes altitudinalmente, Paramo, Subpáramo y Bosque, donde se realizaron capturas y avistamientos de colibríes para obtener los datos que se analizaron en la descripción de la topología de la red y en la simulación de extinción aleatoria y selectiva de las especies conociendo su efecto y el papel de las especies participantes en la red de interacción. Se encontró que *E. mosquera*, aporta sustancialmente a la estructura de la red por su alto grado de cohesión, junto con *C. herrani* y *M. tyrianthina*, las cuales son especies catalogadas como generalistas dentro del Santuario de Flora y Fauna Galeras y hacen parte de las especies nucleares de la red de interacción. Estas especies son las más conectadas y poseen altos índices de centralidad, esto sumado a que su extinción simulada provocó una extinción en cascada y por ende el colapso de la red, hace que estas especies sean consideradas como claves dentro de la red de Galeras.

**Palabras clave:** Red de interacción, topología de red, centralidad, cohesión, extinción, especies clave, colibríes, plantas ornitófilas, ecosistemas altoandinos.

## ABSTRACT

The study of interaction networks allows to elucidate the structure and properties of ecological networks, helping to know the stability and resilience of the studied biological systems, allowing to know the importance of each species within its ecosystem and in the same way the importance of each community within it. In this study, we analyze the mutualistic network of interaction between hummingbirds and plants of the Flora and Fauna Sanctuary, a highly conserved ecosystem, in order to understand some of the properties studied at the level of networks such as its structure and stability, understanding the way in which the species are interacting. For the study of this community 4 samplings of 15 working days each were carried out, in three different altitudinally zones, Paramo, Subpáramo and Bosque, where hummingbirds were captured and sightings to obtain the data that was analyzed in the description of the topology of the network and in the simulation of random and selective extinction of the species knowing its effect and the role of the participating species in the interaction network. It was found that *E. mosquera* contributes substantially to the structure of the network due to its high degree of cohesion, together with *C. herrani* and *M. tyrianthina*, which are species cataloged as generalists within the Santuario de Flora y Fauna Galeras and they are part of the nuclear species of the interaction network. These species are the most connected and have high centrality indexes, this added to the fact that their simulated extinction caused a cascading extinction and therefore the collapse of the network, makes these species are considered key within the Galeras network.

**Key words:** Interaction network, Topology network, centrality, cohesion, extinction, key species, hummingbirds, ornithophilous plants, altoandinos ecosystems.

## TABLA DE CONTENIDO

<b>1.</b>	<b>INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>14</b>
<b>2.</b>	<b>JUSTIFICACIÓN .....</b>	<b>17</b>
<b>3.</b>	<b>MARCO TEÓRICO .....</b>	<b>18</b>
3.1.	<i>Antecedentes .....</i>	18
3.2.	<i>Redes de interacción.....</i>	20
3.3.	<i>Colibríes: las aves polinizadoras más especializadas .....</i>	25
3.4.	<i>Las flores desde la perspectiva de los colibríes .....</i>	27
3.5.	<i>Palinología .....</i>	30
<b>4.</b>	<b>OBJETIVOS.....</b>	<b>33</b>
4.1.	<i>Objetivo General .....</i>	33
4.2.	<i>Objetivos Específicos.....</i>	33
<b>5.</b>	<b>MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>34</b>
5.1.	<i>Área de estudio .....</i>	34
5.2.	<i>Trabajo de campo.....</i>	35
5.2.1.	<i>Estudio de la comunidad de plantas .....</i>	36
5.2.2.	<i>Estudio de la comunidad de colibríes .....</i>	36
5.3.	<i>Fase de laboratorio .....</i>	38

5.4.	<i>Métricas y Conjuntos de Datos</i> .....	39
5.4.1.	<i>Conectividad de la red</i> .....	39
5.4.2.	<i>Grado de anidamiento y modularidad</i> .....	40
5.4.3.	<i>Centralidad de las especies en la red de interacciones</i> .....	40
5.4.4.	<i>Robustez de la red</i> .....	41
<b>6.</b>	<b>RESULTADOS</b> .....	<b>43</b>
6.1.	<i>Estructura De La Red De Interacción Planta-Colibrí En El Santuario De Flora Y Fauna Galeras</i> .....	43
6.1.1.	<i>Topología de la red</i> .....	43
6.1.2.	<i>Modularidad y anidamiento</i> .....	50
6.1.3.	<i>Centralidad de la red</i> .....	52
6.2.	<i>Robustez de la red y simulacion de extincion de especies</i> .....	54
<b>7.</b>	<b>DISCUSIÓN</b> .....	<b>56</b>
7.1.	<i>Estructura de la red</i> .....	56
7.2.	<i>Anidamiento</i> .....	58
7.3.	<i>Modularidad</i> .....	59
7.4.	<i>Centralidad</i> .....	62
7.5.	<i>Robustez</i> .....	63
<b>8.</b>	<b>CONCLUSIONES</b> .....	<b>66</b>
	<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	<b>68</b>



## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1. A.</b> Diagrama de una red bipartita anidada ( Tomado de Guimarães, Rico-Gray, Furtado Dos Reis, & Thompson, 2006) <b>B.</b> Distribución de probabilidad $P(k)$ de nodos con $k$ interacciones. (Tomado de Jordi Bascompte & Jordano, 2013). .....	21
<b>Figura 2.</b> Topología de una red de interacción. <b>A.</b> Diagrama de una red con tres módulos (Tomado de Fortuna, Popa-Lisseanu, Ibáñez, & Bascompte, 2009) <b>B.</b> Patrones de anidamiento (Tomado de Jordano et al. 2009). <b>C.</b> Estructura modular (Tomado de Bascompte & Jordano, 2013). .....	24
<b>Figura 3.</b> Mapa de ubicación del Santuario de Flora y Fauna Galeras (SFFG) en el contexto municipal. (Tomado de Plan de Manejo Santuario de Flora y Fauna Galeras 2005). .....	34
<b>Figura 4.</b> Hábitats estudiados en el Santuario de Fauna y Flora Galeras <b>A).</b> Páramo, <b>B).</b> Subparamo y <b>C.</b> Bosque. ....	35
<b>Figura 5.</b> Método usado para la colecta de muestras polínicas de un macho de <i>C. herrani</i> , capturado en páramo. ....	37
<b>Figura 6.</b> Registro fotográfico de cargas polínicas <b>A.</b> Carga polínica de <i>Fuchsia</i> sp, <b>B.</b> Carga polínica de <i>Siphocampylus giganteus</i> . ....	39
<b>Figura 7.</b> Representación gráfica de las interacciones entre colibríes y plantas de la red del SFFG. ....	45
<b>Figura 8.</b> Representación gráfica de las interacciones entre colibríes y plantas de la red del SFFG para cada zona estudiada. <b>A.</b> Páramo, <b>B.</b> Bosque, <b>C.</b> Subpáramo.. ....	48
<b>Figura 9.</b> Representación gráfica de la modularidad entre colibríes y plantas de la red del SFFG. ....	51

**Figura 10.** Pendientes de extinción de plantas y colibríes de la red mutualista del SFFG.

Eliminaciones secuenciales de especies a. y b. aleatoria, c.y d. selectiva. .... 55

## LISTA DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Características y métricas de la red de interacción planta-colibrí en el Santuario de Fauna Flora Galeras. ....	44
<b>Tabla 2.</b> Características y métricas de las redes de interacción planta-colibrí de los tres hábitats estudiadas en el Santuario de Fauna y Flora Galeras. ....	47
<b>Tabla 3.</b> Medidas de centralidad para las especies del Santuario de Flora y Fauna Galeras. ..	53
<b>Tabla 4.</b> Valores de Robustez posteriores a la simulación de extinción aleatoria y selectiva de especies de plantas y colibríes para las redes evaluadas. ....	54

## LISTA DE ANEXOS

<i>Anexo A.</i> Glosario Redes complejas de interacción.....	80
<i>Anexo B.</i> Listado de las familias y especies de plantas encontradas dentro del SFFG.....	81
<i>Anexo C.</i> Listado de las familias y especies de colibríes encontrados dentro del SFFG. ....	82
<i>Anexo D.</i> Matriz de interacciones a manera de cuadrícula, visualizando las especies de plantas en las filas y las de colibríes en las columnas (indicando en escala de grises la intensidad de la interacción entre cada planta y animal.) .....	83
<i>Anexo E.</i> Tabla de frecuencias usada para el análisis de la red de interacción del SFFG. ....	84
<i>Anexo F.</i> Listado de especies de plantas y su abreviatura usada en el análisis de la red de interacción.....	84
<i>Anexo G,</i> Listado de especies de colibríes y su abreviatura usada en el análisis de la red de interacción.....	85
<i>Anexo H.</i> Datos de centralidad para cada hábitat estudiado en el SFFG. ....	87
<i>Anexo I.</i> Importancia de los recursos florales (IVIR) para la comunidad de colibríes. Las casillas resaltadas indican las intensidades de uso que más aportan al IVIR. ....	89

## 1. INTRODUCCIÓN

Las interacciones mutualistas son la base del funcionamiento de los ecosistemas y del mantenimiento de la biodiversidad (Bascompte & Jordano, 2007, 2008), gran número de especies animales dependen estrechamente de los recursos que las plantas proveen alrededor de sus estructuras reproductivas (flores, frutos, néctar etc.) (Costanza et al., 1998; Klein et al., 2007; Levey & Silva, 2002; Waser & Ollerton, 2006a) y sería difícil imaginar cómo funcionaría un ecosistema si careciese de las interacciones mutualistas como la polinización y la dispersión de las semillas. La polinización constituye uno de los procesos ecológicos en los que la interacción entre especies involucra un servicio ecológico de importancia altamente relevante en los ecosistemas, pues de su existencia depende la producción de frutos de plantas silvestres y cultivadas, el mantenimiento de su variabilidad genética y la persistencia de las especies, siendo un ejemplo de esto, que más del 90% de las especies de plantas con flores en el planeta dependen de los polinizadores para su reproducción (Eardley, Roth, Clarke & Buchman, 2006) y alrededor de un 80% en los bosques tropicales (Gentry, 1982).

Las interacciones entre especies de plantas y polinizadores configuran una red en la que los participantes moldean la dinámica de la comunidad, conformando lo que Bascompte & Jordano, (2006) llaman “la arquitectura de la biodiversidad”, en la que se reconoce que las especies están relacionadas no sólo por pares, sino que éstas a la vez están interactuando indirectamente a través de otras, entretejiendo así una red (Montoya, Pimm, & Solé, 2006). Aunque la mayoría de las plantas son polinizadas por insectos (Proctor, Yeo, & Lack, 1996), en las comunidades de alta montaña, las aves como polinizadores cobran mayor importancia para la comunidad de plantas ya que las bajas temperaturas reducen considerablemente la diversidad y actividad de los insectos

(Cruden, 1972). Un espacio importante ubicado en estos ecosistemas andinos, es El Santuario de Flora y fauna Galeras, el cual es fuente de alimentación, reproducción y conservación de las especies de flora y fauna presente, además de la importancia humana del lugar al suplir la demanda de agua potable con las fuentes hidrográficas que se originan en este.

Recientemente, la interacción ave-planta, ha sido analizada a nivel de comunidad con un nuevo enfoque de redes (Bascompte, Jordano, Melian, & Olesen, 2003; Bascompte, Jordano, & Olesen, 2006; Jordano, Bascompte, & Olesen, 2003), entre las cuales, el grupo de los polinizadores merece especial atención, ya que proveen un servicio esencial para los ecosistemas (Eardley, Roth, Clarke & Buchman, 2006). En el Neotrópico, dentro del grupo de aves polinizadoras, los colibríes representan al grupo más diverso y con mayor dependencia hacia el recurso néctar, lo cual repercute en interacciones altamente especializadas con sus plantas (Herrera & Pellmyr, 2002; Bürchet & Mogens, 2001; Stiles, 1981). En las redes ecológicas, los especialistas son aquellas especies que interactúan con un número limitado de socios (Waser & Ollerton, 2006b) y este grado de especialización de las especies influye en la estabilidad de la red y las funciones asociadas del ecosistema (Blüthgen & Klein, 2011). La baja especialización de las especies promueve una alta estabilidad de la red, pero una alta especialización de los polinizadores puede ser importante en la polinización (Schleuning, Fründ, & García, 2012), ya que aumenta la probabilidad de transferencia de polen entre plantas, lo que beneficia su reproducción sexual (Brosi & Briggs, 2013). Múltiples análisis han demostrado que las redes mutualistas entre especies de vida libre están anidadas, de tal manera que las especies generalistas interactúan entre sí formando un núcleo central de especies, los especialistas interactúan con los generalistas, y las interacciones entre especialistas suelen estar ausentes (Bascompte, Jordano, Pascual, & Dunne, 2007; Bascompte et al., 2006; Fenster & Dudash, 2015; Guimarães, Rico, Furtado, & Thompson, 2006). Estos patrones

de red pueden ser explicados por procesos ecológicos e historia evolutiva, pero existen pocos datos sobre su estabilidad espacial y temporal. Factores ecológicos, tales como composición, abundancia de especies, disponibilidad de recursos y factores evolutivos, influyen en las interacciones de especies (Carnicer, Jordano, & Melian, 2009; González, Yang, Nogales, & Carlo, 2012; Kissling & Schleuning, 2015; Mello et al., 2015; Rezende, Lavabre, Guimarães, Jordano, & Bascompte, 2007) siendo una fuente de variabilidad espacio-temporal en las redes (Memmott & Waser, 2002; Jens M. Olesen, Bascompte, Elberling, & Jordano, 2008).

Cabe resaltar, que el desarrollo de herramientas analíticas para estudiar estas complejas redes ha producido una considerable comprensión de la organización de las comunidades ecológicas (Blüthgen & Klein, 2011; Memmott, Waser, & Price, 2004), y a pesar de que existe una amplia información sobre los rasgos de colibríes y flores que influyen en la visita de los colibríes (Maruyama, Vizentin, Oliveira, Oliveira, & Dalsgaard, 2014; Temeles, Koulouris, Sander, & Kress, 2009), aún queda mucho por aprender acerca de los mecanismos responsables de tan alta diversidad y sus implicaciones en la evolución.

Dado que el entendimiento de la diversidad de especies depende de la comprensión de las interacciones entre ellas (Thompson, 2006), es necesario abordar el estudio de las interacciones a escala local de grupos altamente diversos como plantas y colibríes, para entender los procesos que sostienen esta relación como la coevolución y la especialización en el sistema de polinización (Feinsinger, 1983), y de igual forma comprender su estructura y dinámica (Bascompte & Jordano, 2013; Poisot et al., 2016).

Teniendo en cuenta lo anterior nos hemos planteado la siguiente pregunta de investigación:

¿Cuál es la estructura de las redes de interacción planta- colibrí en el Santuario de Flora y Fauna Galeras?

## 2. JUSTIFICACIÓN

El estudio de la red planta-polinizador se está convirtiendo en un campo de investigación cada vez más importante. Los análisis de redes se han utilizado ampliamente para resumir las relaciones entre plantas y polinizadores, detectar cambios en los gradientes ecológicos, mostrar la presencia de mutualistas; generalistas y especialistas en la comunidad, e identificar compartimentos (Dicks, Corbet, & Pywell, 2002; Elberling & Olesen, 1999; Malo & Baonza, 2002; Medan et al., 2002; Memmott, 1999; Vázquez & Simberloff, 2002). La comunidad planta-polinizador se compone típicamente de un gran número de especies de plantas y un número aún mayor de especies polinizadoras, donde idealmente, todos los integrantes de dicha comunidad coexisten dentro de un área discreta y definida y son simultáneamente activos en la actividad de polinización. Por esta razón, el descifrar la estructura de la interacción planta-polinizador es importante para entender los procesos ecológicos y coevolutivos en las comunidades (Jordi Bascompte & Jordano, 2007).

Muchos estudios han investigado y comparado las posibles consecuencias de las pérdidas de especies en la robustez de las redes, principalmente a través de simulaciones de coextinciones (Brosi & Briggs, 2013; Saavedra, Stouffer, Uzzi, & Bascompte, 2011; Solé & Montoya, 2001). Tales simulaciones han demostrado, por ejemplo, que las especies generalizadas extirpadas con numerosas interacciones tienen un mayor potencial para afectar la estructura de toda la comunidad que la eliminación de especies especializadas (Memmott et al., 2004; Solé & Montoya, 2001). Aunque la mayoría de las especies generalistas en las redes son a menudo también las más abundantes y, por lo tanto, es poco probable que se extingan localmente primero (Fort, Vázquez, & Lan, 2016; Winfree, Williams, Dushoff, & Kremen, 2014), estos resultados indican que los generalistas de redes centrales son importantes a considerar a la hora de establecer prioridades de conservación (Martín González, Dalsgaard, & Olesen, 2010).

En este sentido, las prácticas de conservación pueden beneficiarse del uso de enfoques de redes para evaluar la importancia de cada especie en una comunidad dada (Bascompte, Jordano, Pascual, & Dunne, 2007; Kaiser-Bunbury & Blüthgen, 2015; Martín González et al., 2010; Palacio, Valderrama-Ardila, & Kattan, 2016; Sonne et al., 2016) y es importante poderlo hacer de una manera rentable con un método apropiado como son las redes de interacción (Hegland, Dunne, Nielsen, & Memmott, 2010).

Este estudio pretende describir y analizar la estructura de redes de interacciones mutualistas entre los colibríes y las plantas del Santuario de Fauna y Flora Galeras, con una gran diversidad biológica y un hotspot de biodiversidad (Myers, 1988). Es fuente de alimentación, reproducción y conservación de las especies de flora y fauna presentes, que incluyen el colibrí, categorizado por la IUCN como “Casi amenazado” (NT), *Eriocnemis derbyi*. Al involucrar temas claves de la ecología y la conservación, a través de análisis novedosos como las redes complejas de interacción, es posible evaluar el análisis integrado de los componentes y patrones de estos sistemas mutualistas, al igual que la simulación de la eliminación de especies, sus efectos sobre la estructura del sistema y su monitoreo. Este entendimiento es básico para el establecimiento de planes de manejo que permitan la conservación de especies y ecosistemas en nuestro país.

### **3. MARCO TEÓRICO**

#### **3.1. Antecedentes**

Las interacciones mutualistas son de una gran importancia en la generación de la biodiversidad, y explican fenómenos como la coevolución entre especies (Ehrlich & Raven, 1964; Thompson, 2005). Aun así, hasta hace muy poco se desconocía sobre la organización en red de estas interacciones. El análisis de las redes se remonta a Leonard Euler (1736), que se interesó por el problema conocido como los puentes de Königsberg y la teoría gráfica fue desarrollada por Paul Erdős en colaboración con Alfred Rényi (1959) en la cual representaron una red aleatoria sencilla bastante homogénea donde existe una probabilidad  $p$  de que dos nodos escogidos al azar estén vinculados. Sin embargo, el estudio de las redes comenzó de manera incipiente en el siglo pasado con trabajos clásicos en redes tróficas (Elton, 1927) y le siguió el desarrollo de conceptos y terminologías apropiadas (Rejmánek & Stary, 1979; Yodzis, 1980) que culminó en los primeros trabajos importantes en redes de interacciones mutualistas como el de Jordano (1987) (Jordi Bascompte & Jordano, 2014; R. D. Palacio, 2014)(Jordi Bascompte & Jordano, 2007; R. Palacio, 2014).

El análisis de redes ha tenido un gran avance gracias a herramientas matemáticas que se han desarrollado. La teoría de este tipo de redes se debió en gran parte a Barabási y Albert (1999), los cuales encontraron una distribución de conectividad, que se aproxima a una ley de potencias (*power-law*) con pocos nodos muy conectados y muchos nodos con pocas conexiones. A partir de estos descubrimientos, el paso lógico siguiente fue hallar el tipo de distribución en las redes de interacciones mutualistas. En un estudio seminal, Jordano y colaboradores (2003), investigaron el grado de distribución de 29 redes de interacciones de polinización y 24 redes de interacciones frugívoras, y posteriores estudios, fue posible la descripción de las propiedades de red que se

manejan actualmente, y que permiten un entendimiento mayor a nivel ecológico que no es posible con el estudio de especies aisladas.

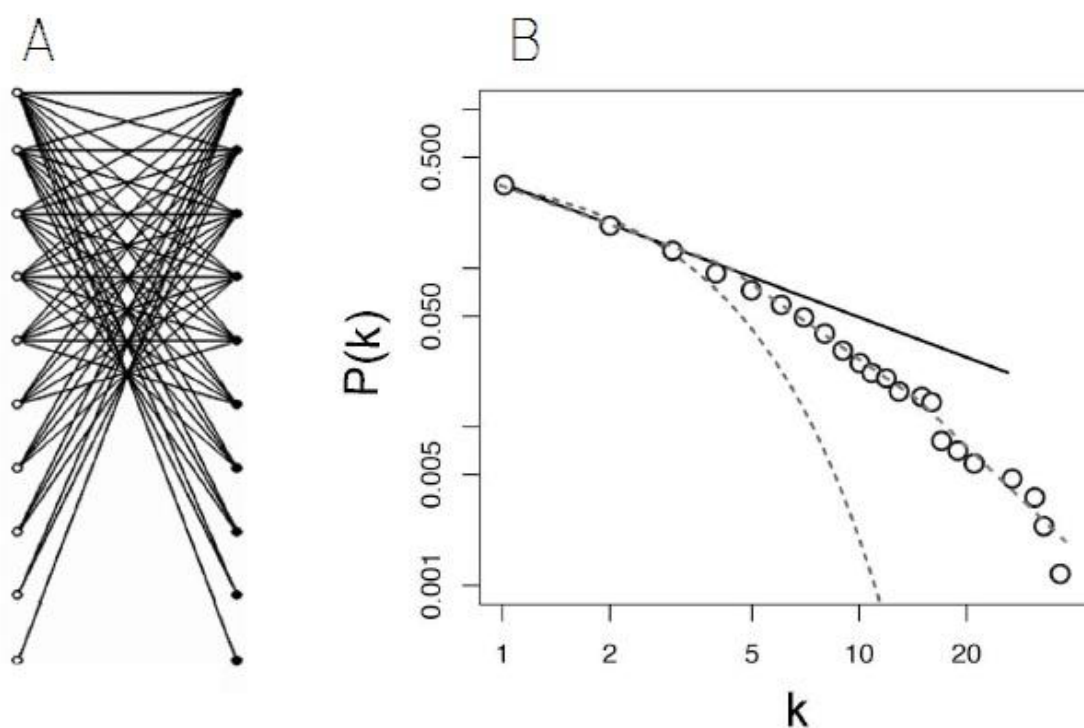
A pesar de que hasta ahora en Colombia no se han realizado muchos estudios de mutualismos a manera de redes complejas de interacción mutualista, pero sí muchos estudios de mutualismos de polinización, dispersión de semillas o la protección hormiga-planta desde la perspectiva de la ecología de comunidades (Jordi Bascompte, 2009; Guimarães et al., 2006); cabe resaltar los trabajos de; Castaño llevado a cabo en el 2009 en murciélagos frugívoros y plantas quiropterocóras, Palacio, 2014 el cual aborda las interacciones mutualistas entre plantas y aves frugívoras en el bosque nublado de San Antonio y las investigaciones realizadas por Ramírez en el 2013 y Ramírez *et al.*, 2017 en la interacción colibrí -flor.

### **3.2. Redes de interacción**

La manera más directa de describir una comunidad interactiva es con una red de interacciones. En este enfoque, las especies se representan como nodos de dos tipos, plantas y animales, y se establece un enlace entre dos nodos, si la planta es polinizada o dispersada por el animal (Bascompte & Jordano, 2013). Desde una perspectiva matemática, las redes de interacción planta-animal son redes bipartitas, o bi-modales que consisten en dos conjuntos de dos tipos de elementos: nodos y vértices, y los enlaces entre ellas (plantas- animales) (Fig. 1A), los cuales, pueden ser representadas gráficamente como una red, las cuales ayudan no sólo a visualizar la red completa, sino que proveen herramientas de búsqueda de patrones que resultan de gran utilidad y pueden ilustrar procesos coevolutivos (Bascompte & Jordano, 2007).

La topología de la red indica la forma de la distribución de vínculos o enlaces entre especies, lo que llamamos distribución de grado o de conectividad. La conectividad indica la densidad de

vínculos entre los vértices de la red, y es una medida importante de cohesión entre los nodos. Además, las interacciones mutualistas tienen una distribución de escala amplia siguiendo una ley de potencia truncada (Fig. 1B) con una característica fundamental: Muchas especies con pocos vínculos, y unas pocas especies muy conectadas (Jordano et al., 2003).



**Figura 1.** **A.** Diagrama de una red bipartita anidada ( Tomado de Guimarães, Rico-Gray, Furtado Dos Reis, & Thompson, 2006) **B.** Distribución de probabilidad  $P(k)$  de nodos con  $k$  interacciones. Las líneas son ajustes a diferentes tipos de distribuciones: Negro, ley de potencias; segmentada, ley de potencia truncada; punteada, exponencial (Tomado de Jordi Bascompte & Jordano, 2013).

En las redes mutualistas se presentan restricciones biológicas, especialmente fenológicas y morfológicas, que resultan en interacciones que no pueden realizarse (Jens M. Olesen et al., 2011). Por ende, se presenta una baja conectancia, definida como las interacciones potenciales que ocurren realmente. A medida que aumenta la diversidad de especies, aumenta la diversidad de

interacciones y la conectancia disminuye exponencialmente. Este patrón se presenta en muchas redes ecológicas estudiadas (Dunne, Williams, & Martinez, 2002a; Jordano, 1987).

Por medio del enfoque de redes, se han descubierto patrones invariantes en la estructura de las interacciones de una comunidad (Bascompte, Jordano, Melian, & Olesen, 2003; Bascompte et al., 2007; Jordano et al., 2003). Dicha estructura se caracteriza por ser altamente asimétrica, tanto en la fuerza de dependencia planta-animal como en el grado de especialización de las especies (*i.e.*, número de especies con las que cada una de las especies en la red interactúa), características que en conjunto pueden promover la coexistencia de una comunidad (Bascompte, Jordano, & Olesen, 2006; Jordano et al., 2003; Thompson, 2006).

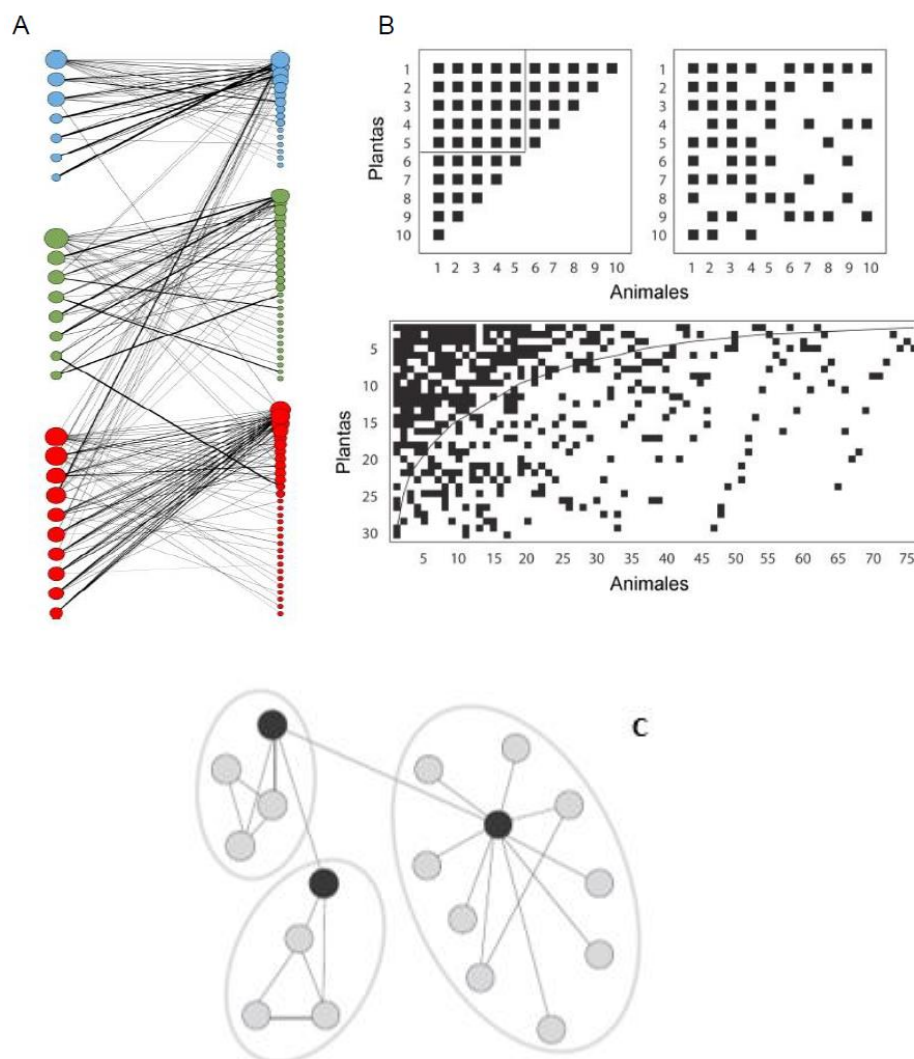
Como por ejemplo el anidamiento en las redes de interacción colibrí-planta, es una de las propiedades más ampliamente estudiadas en las redes mutualistas (Bascompte et al., 2006) el cual tiene sus raíces en el campo de la biogeografía insular y se ha utilizado ampliamente desde entonces para caracterizar los patrones de presencia de especies en las islas (Atmar & Patterson, 1993; Patterson & Atmar, 1986). El anidamiento describe el modo en que las especies mantienen interacciones mutualistas en una comunidad y es una característica cualitativa y cuantitativa importante en la estructura de estas redes. Se da como consecuencia de 2 factores; en el primero, las especies generalistas (las que interactúan con muchas especies) interactúan con un subconjunto propio de generalistas; en el segundo, las especies especialistas (las que interactúan con pocas) interactúan sólo con grupos de generalistas (Bascompte et al., 2003; Bascompte et al., 2006). Esto da lugar a una organización como en cajas chinas, con cajas más pequeñas dentro de las más grandes (Jordi Bascompte & Jordano, 2013) (Fig 2B). Un patrón altamente anidado es característico de las redes mutualistas, y tiene 2 implicaciones fundamentales en la estructura de las redes: 1), la existencia de un núcleo de especies que sostiene la mayor parte de las interacciones

y 2), el mantenimiento de interacciones asimétricas, debido a que los especialistas tienden a interactuar con la mayoría de los generalistas (Bascompte & Jordano, 2013; Bascompte et al., 2006; Nielsen & Bascompte, 2007).

La modularidad es otra propiedad de las redes complejas más allá de la descripción proporcionada por la distribución del grado. Como otras medidas de la arquitectura de red, describe un nivel más profundo de estructura enfocándose no tanto en cuántas interacciones tiene un nodo sino en qué otros nodos interactúan (Bascompte & Jordano, 2013; J. M. Olesen, Bascompte, Dupont, & Jordano, 2007) (Fig 2A). La modularidad es la tendencia de una red a organizarse en grupos distintos, donde las especies dentro de un módulo tienden a interactuar con una frecuencia mucho mayor entre ellas que con especies de otros módulos. Estos módulos también se llaman comunidades, compartimentos (Bascompte & Jordano, 2013). Además, la identificación de módulos es un paso fundamental en la comprensión del funcionamiento de redes complejas (Guimera & Amaral, 2005; Sales-Pardo, Guimerà, Moreira, & Amaral, 2007). Por ejemplo, la funcionalidad, los nodos con las mismas propiedades topológicas se pueden clasificar de acuerdo a su rol funcional (Guimera & Amaral, 2005; J. M. Olesen et al., 2007), en las redes biológicas configuradas por la evolución, diferentes módulos pueden representar funcionalidades distintas, y una estructura modular puede ser óptima para hacer frente a las limitaciones al incorporar rápidamente nueva funcionalidad (Kashtan & Alon, 2005).

Por otra parte, una de las herramientas más valiosas y precisas son las medidas de centralidad, que indican la importancia relativa de cada nodo dentro de la red. Desde un punto de vista ecológico, las medidas de centralidad permiten la identificación de las especies claves y los distintos roles que cumplen y que definen la estructura de la red (González et al., 2010)

En síntesis, la estructura de las redes mutualistas es bastante heterogénea, construida sobre interacciones con una estructura que responde a causas ecológicas, razón por la cual las interacciones entre especies conforman la estructura física de la biodiversidad (Bascompte & Jordano, 2007).



**Figura 2.** Topología de una red de interacción. **A.** Diagrama de una red con tres módulos bien definidos (Tomado de Fortuna, Popa-Lisseanu, Ibáñez, & Bascompte, 2009) **B.** En el panel izquierdo superior se ilustra una estructura perfectamente anidada, y en el panel derecho una estructura al azar. El panel inferior muestra una matriz de

interacciones real que no es perfectamente anidada, pero se desvía de un patrón aleatorio (Tomado de Jordano; Vazquez & Bascompte, 2009). C. Los módulos son subconjuntos de nodos más densamente conectados entre sí que con nodos en el resto de la red (tres módulos indicados por elipses grises). Los diferentes nodos de una red modular tienen diferentes funciones: por ejemplo, los conectores (negro) no tienen necesariamente muchos enlaces, pero conectan otros módulos entre sí (Tomado de Bascompte & Jordano, 2013).

### **3.3. Colibríes: las aves polinizadoras más especializadas**

Los colibríes (Trochilidae) son el principal grupo de aves nectarívoras del neotrópico (Mendonça & Anjos, 2006). Han sido descritas alrededor de 330 especies, principalmente en la región Neotropical (Arizmendi & Berlanga, 2014; Bleiweiss, Kirsch, & Matheus, 1997; Stiles, 1981). Se dice que estos, han alcanzado la máxima especialización para polinizar flores (Baldwin et al., 2014; Burbano, 2012; Fleming & Muchhala, 2008; Gutiérrez; Rojas, & Stiles, 2004; Ramírez, 2013; Stiles, 1981), ya que han desarrollado estrategias comportamentales y morfológicas especializadas que les permiten optimizar el uso del recurso (néctar) como la longitud y la curvatura de sus picos, además de sus lenguas tubulares largas y extensibles que se adaptan muy bien a los tubos florales (Rico, 2017; Stiles, 1975).

Todas las especies son nectarívoras, es decir que su principal fuente de energía es el néctar presente en las flores, un alimento altamente calórico necesario para compensar su acelerado metabolismo e ideal para su supervivencia (Ayerbe, 2015), aunque complementan su nutrición con pequeños artrópodos como arañas o insectos de los cuales obtienen una importante fuente de nitrógeno y proteínas (Bawa, 1990; Rico, 2008; 2017; Sekercioglu, 2006; Stiles, 1995).

Terboggh (1971) sugiere que la distribución de las especies a lo largo de gradientes ambientales altitudinales puede estar determinada por:

- a) factores físicos o biológicos del medio ambiente que varían continuamente y en paralelo con el gradiente.
- b) exclusión competitiva entre las especies.
- c) discontinuidades en los hábitats (ecotonos).

Entre las características físicas se encuentran temperatura y nubosidad; las biológicas incluyen la red de productividad anual de las plantas, densidad de insectos y la importancia de las plantas epífitas en la vegetación, la primera y segunda decrecen mientras que la tercera aumenta cuando se asciende en el gradiente. De ahí que la importancia de la ornitofilia en las plantas, aumenta a medida que crece la humedad y la altura sobre el nivel del mar (F. G. Stiles, 1985); ya que las bajas temperaturas reducen la actividad de los insectos y el consumo de néctar en los colibríes se vuelve más importante. Por esta razón el papel ecológico que desarrollan estas aves en el mantenimiento de la variabilidad genética de las plantas, a través de la polinización se hace también más importante a alturas mayores (Bawa, 1990; Cruden, 1972; Cuesta, Llambí, Sevink, & De Bièvre, 2013; Sekercioglu, 2006).

La elección de la flor por parte del colibrí se ve influenciada por diferencias en la morfología y longitud del pico, corolas tubulares de diferentes longitudes y/o curvaturas pueden afectar la eficiencia de extracción del néctar de diferentes especies de colibríes en distintas plantas (Arizmendi & Berlanga, 2014; G. Stiles, 1975, 1981). Los colibríes están adaptados a las plantas que utilizan y es común que sus picos sean proporcionales al largo de las corolas de las flores que visitan (Arizmendi & Berlanga, 2014), lo que ha abierto el camino para una variedad de

coadaptaciones morfológicas específicas (G. Stiles, 1975, 1981; Temeles et al., 2009). La hipótesis de co-evolución, pico-corola, es un caso particular de la co-evolución general de los dos grupos de organismos mencionados y ha sido uno de los argumentos más usados para apoyarla. La evidencia que apoya esta hipótesis es la correlación que ha sido observada entre el ajuste morfológico de picos y corolas (similitudes entre longitudes de picos y corlas) y el uso diferencial de los recursos según ese criterio, este fenómeno ha sido visto como un indicativo de una relación especializada y algunos proponen que eso indica la intervención de procesos co-evolutivos entre las dos estructuras como en Stiles (1985), Temeles (1996), Cotton (1998), Amaya *et al.*, (2001), Kershaw (2006); Gutiérrez-Z & Rojas, 2001, Gutiérrez-Z (2008), Rico (2008; 2017), además de otras características que podrían estar relacionadas como el tamaño de las patas y sitios para percharse, la envergadura de las alas y su capacidad para sustentarse en el revoloteo cuando estas aves liban de flores de plantas que no ofrecen sitios de percha, relaciones entre la fenología de las plantas y épocas de muda y reproducción de los colibríes, patrones de distribución espacial y temporal asociados. Si bien todo esto no se ha encontrado reunido en cada una de las comunidades estudiadas, ha sido suficiente para que los autores piensen que a nivel de la familia Trochilidae y los grupos de plantas visitadas por esta se ha dado un proceso co-evolutivo (Burbano, 2012).

### **3.4. Las flores desde la perspectiva de los colibríes**

Desde Darwin (1862), hasta muchos otros estudiosos (Johnson & Steiner, 2000; Müller, 1883; Stebbins, 1970), elaboraron la idea de que las combinaciones de rasgos florales reflejan el tipo de polinizador (Fenster, Armbruster, Wilson, Dudash, & Thomson, 2004). Cuando se colocan en un marco evolutivo, estas observaciones comparativas sugieren que diferentes polinizadores promueven la selección de diversas formas florales que producen una serie de "síndromes de polinización". Las presiones evolutivas de las plantas que atraen polinizadores eminentemente

visuales como las aves, desembocan en una serie de atributos morfológicos, fisiológicos y ecológicos descritos en el “síndrome de ornitofilia” por Faegri & Van Der Pijl en 1979. Un síndrome de polinización, se define como una serie de rasgos florales, recompensas, asociadas con la atracción y utilización de un grupo específico de animales como polinizadores (C. Fenster et al., 2004)..

Las flores de plantas usadas por colibríes poseen características externas claras, que las diferencian de las visitadas por otros organismos nectarívoros. Estas, presentan una "unidad o componente de atracción" y una "unidad de recompensa". Colores brillantes en las flores y en ocasiones en partes vegetativas, en especial tonalidades rojas, naranjas, amarillas, e incluso una combinación de ellos para optimizar el contraste con el follaje en el hábitat o microhábitat en el que se encuentran (Ayerbe, 2015; Ramírez, 2013; Stiles, 1976, 1981), forman la base del componente de atracción, el cual, además, debe estar íntimamente relacionado con la biología sensorial de los visitantes florales, aunque el olor no puede descartarse por completo en algunos casos (Stiles, 1976), mientras que el componente de recompensa, en este caso, el néctar, debe corresponder a alguna necesidad nutricional, sexual o de otro tipo para la especie polinizadora (Stiles, 1981). Las flores polinizadas por colibríes, tienden a secretar néctares ricos en sacarosa (Baker, Baker, & Hodges, 1998; Baker, 1975; Schondube & Martínez, 2003; Stiles & Freeman, 1993), pero además de este azúcar, también secretan; fructosa y glucosa, los cuales son asimilados por los colibríes tan eficientemente como asimilan sacarosa (Schondube & Martínez, 2003), sin embargo, los colibríes prefieren la sacarosa sobre las otras azúcares, a pesar de ser energéticamente equivalentes (Stiles, 1976). Este recurso se distribuye de manera intermitente y no uniforme entre las flores de cada especie de planta (Baker et al., 1998; Martínez, 1990; Pyke & Waser, 1981); de manera tal que el colibrí se ve obligado a visitar muchas flores para obtener su recompensa, algo

que no sucedería si todas las flores lo produjeran de manera homogénea (Feinsinger & Colwell, 1978), lo que garantiza una mayor probabilidad de polinización, un mayor flujo genético entre las plantas y una menor inversión energética de la planta en producción de néctar (Ayerbe, 2015; Ramírez, 2013).

Además, estas flores, poseen mecanismos de exclusión o de filtrado, y así disuadir a visitantes restringir la visita de especies no polinizadoras, o a un número de colibríes considerados como polinizadores potenciales, que promueven la eficiencia de polinización en la planta y reducir la interferencia producida al mezclarse el polen de diferentes flores en las cargas transportadas (Stiles, 1981), ya que polinizadores poco eficaces pueden ser vistos como “parásitos” porque eliminan el polen que de otro modo habría sido transferido a los estigmas por polinizadores más eficaces, pero esta opinión depende críticamente de la composición específica de la comunidad polinizadora (Fenster et al., 2004; Stiles, 1981).

Estos mecanismos de filtrado, son considerados cambios evolutivos que han ocurrido de forma independiente en muchos linajes de plantas con flores ornitófilas, el cual afecta a muchos rasgos florales, particularmente a los responsables de la atracción de las aves, a la disuasión de los visitantes ilegítimos de las flores (particularmente insectos), a la protección contra el vigoroso forrajeo de las aves y a la colocación precisa del polen en los cuerpos de las aves (Fenster et al., 2004). La coloración roja parece desempeñar un papel importante tanto en la disuasión de las abejas y algunos insectos, como en la atracción de las aves. Otros mecanismos, incluyen la producción de abundante néctar diluido (Baker, 1975; Bolten, Feinsinger, Baker, & Baker, 1979; Fenster et al., 2004; Stiles, 1981), tiempo adecuado de los picos de producción del néctar y posiblemente la composición del néctar (Stiles, 1975).

Los intentos de describir la evolución floral mediante la medición de patrones de variación han demostrado que ciertas combinaciones de rasgos, como la cantidad de recompensa, el tamaño de la flor y la ubicación de los órganos sexuales primarios en relación con la recompensa, conferirían mayor aptitud que combinaciones alternativas (Armbruster, 1990; Cresswell & Galen, 1991). Estos estudios también sugirieron que es probable que los rasgos florales estén influenciados por factores tales como restricciones energéticas tanto para las plantas como para los polinizadores y el medio físico (Galen & Cuba, 2001; Galen, 1999). La capacidad de los colibríes para alimentarse de las flores de diferentes longitudes depende críticamente del ancho de la flor (Temeles, 1996; Temeles, Linhart, Masonjones, & Masonjones, 2002), y esta dependencia demuestra que la consideración conjunta de los rasgos puede mejorar nuestra comprensión de la relación precisa entre la planta y polinizador. Por lo tanto, la cuantificación de la selección en las combinaciones de rasgos puede revelar mecanismos adaptativos (por ejemplo, Armbruster, 1990).

### **3.5. Palinología**

Biológicamente, el papel primordial de las flores es el de producir semillas a partir de la fecundación del óvulo por el grano de polen contenido en los estambres. La polinización es entonces el proceso de transporte de polen desde las anteras hasta el estigma de la flor (Faegri & Van Der Pijl, 1979), el cual puede darse en virtud de diferentes mecanismos (mecanismos de polinización), en estos pueden estar involucrados agentes abióticos (viento, mareas, etc.) o bióticos, cuando el transporte lo realizan animales. Entre los vectores de polen más importantes pueden encontrarse los insectos y grupos como las aves en ecosistemas de alta montaña (Cruden, 1972; Gutiérrez & Rojas, 2001; Stiles, 1985).

En 1994 Hyde y Williams sugieren el nombre “palinology” (palinología) y lo definen como el estudio del polen y las esporas, y además se incluye el término “palynomorph” (palinomorfo) para cubrir todas las clases de entidades incluidas en los estudios palinológicos (Terasmae, 1970). La diferencia entre el tamaño, grosor, decoración externa, las formas y la combinación de las oberturas (colpos y poros), de los diferentes palinomorfos, es indispensable para identificar cada tipo polínico con su especie, género o familia botánica.

Por otra parte, gracias a la capacidad que tiene el polen y las esporas de conservarse a lo largo del tiempo, pueden extraerse resultados de evolución de la vegetación, cambios climáticos deducidos a partir de la composición de la vegetación, e incluso, la acción antrópica sobre el medio, detectada a partir de deforestaciones (incendios y talas) (Begoña, 2011).

Dentro del campo de la biología encontramos diferentes estudios en los cuales los análisis palinológicos, han permitido dilucidar diferentes incógnitas que durante mucho tiempo estuvieron sin ser resueltas, como, por ejemplo, las complejas relaciones que hay entre la planta y su polinizador. Una de las relaciones que ha sido mayormente estudiada en diferentes regiones del continente americano y de las islas del Caribe, en diversos hábitats ha sido la relación planta-colibrí, la cual se ha abordado con enfoques de aspectos descriptivos como el planteamiento del tradicional síndrome de ornitofilia (Amaya, Stiles, & Rangel, 2001; Faegri & Van Der Pijl, 1979), hasta aspectos ecológicos y evolutivos que abordan la complejidad de la interacción planta-colibrí. (Feinsinger & Colwell, 1978; Feinsinger, Wolfe, & Swarm, 1982; Stiles, 1985; Stiles, 1981; Wolf, Stiles, & Hainsworth, 1976; Linhart, Busby, Beach & Feinsinger 1987).

Además, el método palinológico usado para la identificación de las cargas polínicas de los polinizadores, en especial las de los colibríes, ha brindado información detallada sobre la mayoría

o todas las plantas que los colibríes visitan antes de ser capturados y sugiere que este método es más efectivo para estimar el nicho de forrajeo de los colibríes, en comparación con el método de observación directa (E. Gutiérrez & Rojas, 2001).

## **4. OBJETIVOS**

### **4.1. Objetivo General**

- Evaluar la estructura en las redes de interacción planta-colibrí en el Santuario de Flora y Fauna Galeras.

### **4.2. Objetivos Específicos**

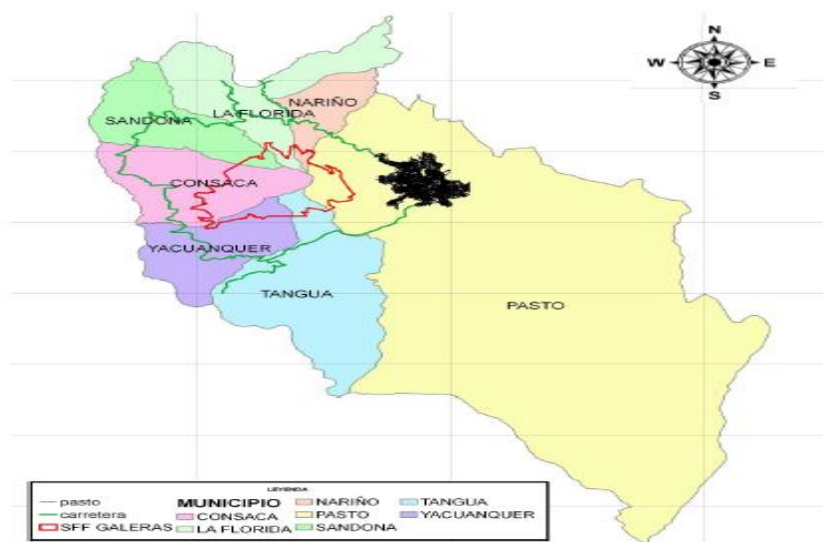
- Caracterizar la estructura de la red de interacción planta-polinizador en el SFFG con los datos obtenidos en esta investigación.
- Determinar atributos como conectividad, grado de anidamiento y modularidad en la red de interacciones.
- Evaluar la centralidad de las especies y la robustez de la red de interacciones en el Santuario de Flora y Fauna Galeras

## 5. MATERIALES Y MÉTODOS

### 5.1. Área de estudio

El ecosistema andino, Santuario de Flora y fauna Galeras- Nariño, se ubica en el Departamento de Nariño, en el Municipio de Pasto; a  $01^{\circ}15'41.16''N$  y  $77^{\circ}26'28.73''W$ , se ubica en un rango altitudinal entre los 3300 y 3950 msnm. La precipitación promedio anual es de 784 mm, con picos máximos en Marzo-Abril y Octubre-Diciembre. La temperatura promedio oscila entre 10 y  $15^{\circ}C$ .

El santuario está conformado por el complejo volcánico Galeras (ver figura 3), con vegetación de bosque altoandino frecuentemente nublado, páramo, subpáramo, superpáramo y tierras eriales. Presenta una extensión de cerca de diez mil hectáreas de ecosistemas andinos, se encuentran grandes extensiones de bosque alto andino y de páramos que llegan muy cerca de 4000m, o al menos en su posición sur-oriental. (López De Viles, 2005).

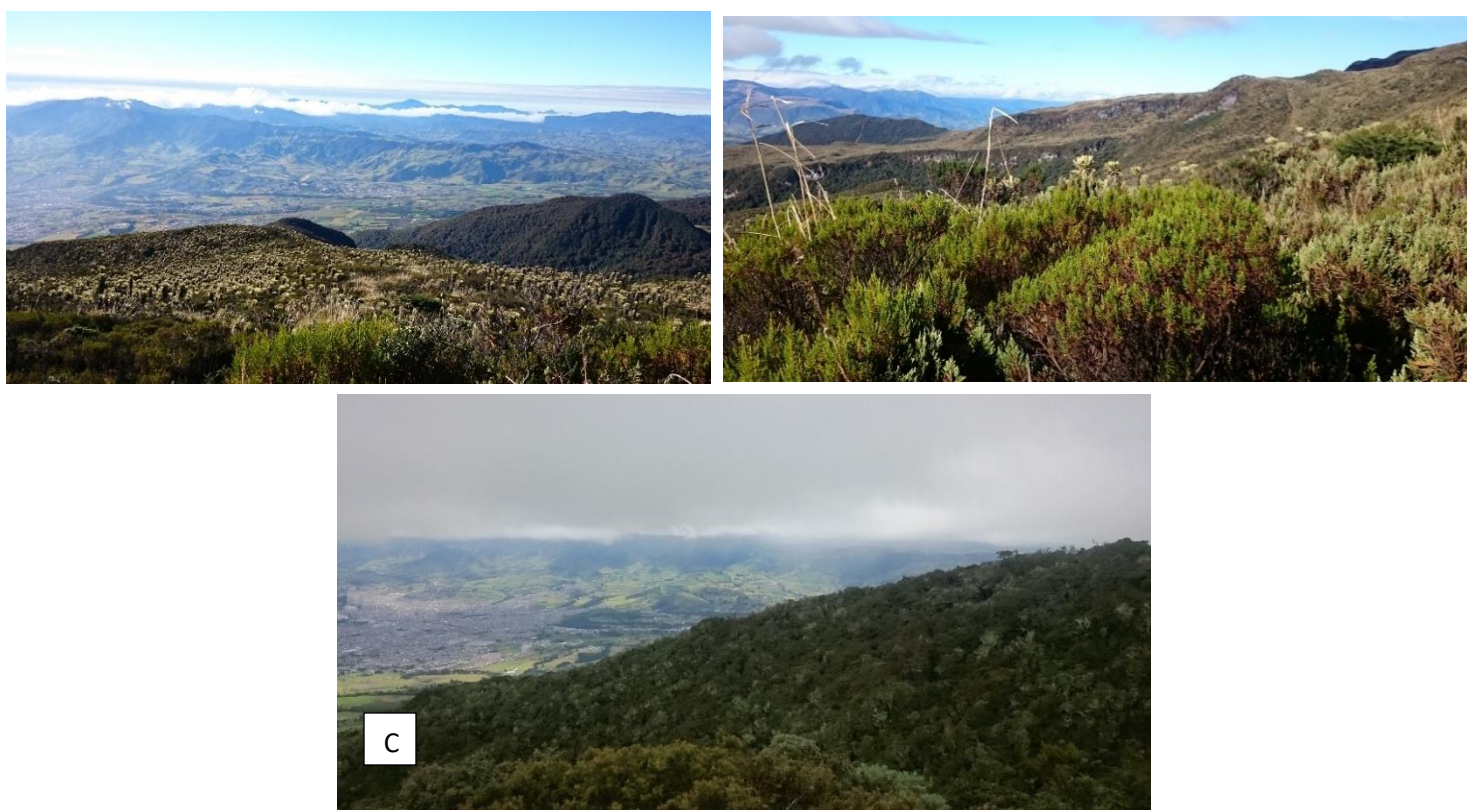


**Figura 3.** Mapa de ubicación del Santuario de Flora y Fauna Galeras (SFFG) en el contexto municipal. (Tomado de Plan de Manejo Santuario de Flora y Fauna Galeras 2005).

## 5.2. Trabajo de campo

Siguiendo la metodología usada por Gutiérrez et al, 2004, se realizaron 4 muestreos de 15 días de trabajo de campo cada uno. Se realizaron 3 transectos de un kilómetro de longitud, en cada uno de los tres hábitats: bosque, subpáramo y páramo (ver figura 4). Estos transectos se usaron en todos los muestreos a lo largo de la investigación. Esta investigación se llevó a cabo por medio de la articulación de Parques Nacionales Naturales de Colombia (PNN) en conjunto con el Centro de Investigaciones biológicas de la Universidad de Nariño.

Las figuras que se presentan a continuación son resultado de esta investigación.



**Figura 4.** Hábitats de estudio del Santuario de Fauna y Flora Galeras. **A.** Páramo **B.** Subpáramo **C.** Bosque.

### **5.2.1. Estudio de la comunidad de plantas**

Se tomaron muestras botánicas de todas las plantas visitadas legítimamente por los colibríes, para su identificación taxonómica. A todas las plantas colectadas se les tomó, muestras de polen de los botones florales, frotando trozos de gelatina coloreada (E. Gutiérrez & Rojas, 2001) en las anteras y se elaboró la colección palinológica de referencia que se empleó en la identificación del polen en las cargas transportadas por los colibríes, también se revisó el atlas palinológico realizado por Gutiérrez y Rojas (2001) y el estudio realizado por Lara y Muñoz (2004), en el Santuario de Flora y Fauna Galeras, para la identificación de los diferentes palinomorfos.

De igual forma se tomaron muestras de botones florales (preservados en alcohol) de plantas ornitófilas encontradas en el sitio de estudio, a los cuales se les realizó una disección para extraer los estambres. Las muestras obtenidas se procesaron por el método de Acetólisis de Erdtman (1986) (Amaya et al., 2001), que consiste en una hidrólisis ácida del material polínico, donde se elimina la celulosa y componentes orgánicos del polen como intina y protoplasma, con el fin de dejar intacta la exina o capa externa facilitando la observación al microscopio de luz de su estructura y escultura, permitiendo así la identificación del grano de polen como material de referencia para identificación del polen encontrado en los colibríes.

### **5.2.2. Estudio de la comunidad de colibríes**

A lo largo de los recorridos de cada una de las rutas de estudio, se realizaron censos de los colibríes usando binoculares, para estas observaciones el ancho de banda del transecto fue infinito. Para cada colibrí detectado, se anotó la especie y el número de flores visitadas. Durante cada muestreo se capturaron colibríes usando 14 redes de niebla (3 m de alto x 12 m de largo) en cada hábitat (Páramo, Subpáramo y Bosque). Dependiendo del estado del tiempo, las redes se abrieron a las 6

am y se cerraron a las 5 pm (154 horas/red), en cada hábitat se capturaron colibríes durante tres días, para un esfuerzo de muestreo de 462 horas/red por muestreo en cada hábitat, acumulando un total de 5544 horas/red durante todo el muestreo.

Antes de retirar al colibrí de la red con el fin de evitar pérdidas por manipulación, se tomaron muestras de la carga de polen de las partes del cuerpo en donde son transportados los granos de polen como pico, base del pico, frente o garganta, utilizando pequeños trozos de gelatina coloreada (E. Gutiérrez & Rojas, 2001) que se frotaron sobre los colibríes (ver figura 5) y luego se mantuvieron en tubos ependorf para el análisis respectivo en el laboratorio. Cada colibrí capturado se identificó hasta nivel de especie y se le colocó en una pata un anillo de aluminio numerado para llevar un registro de las capturas por especie y recapturas de los individuos.

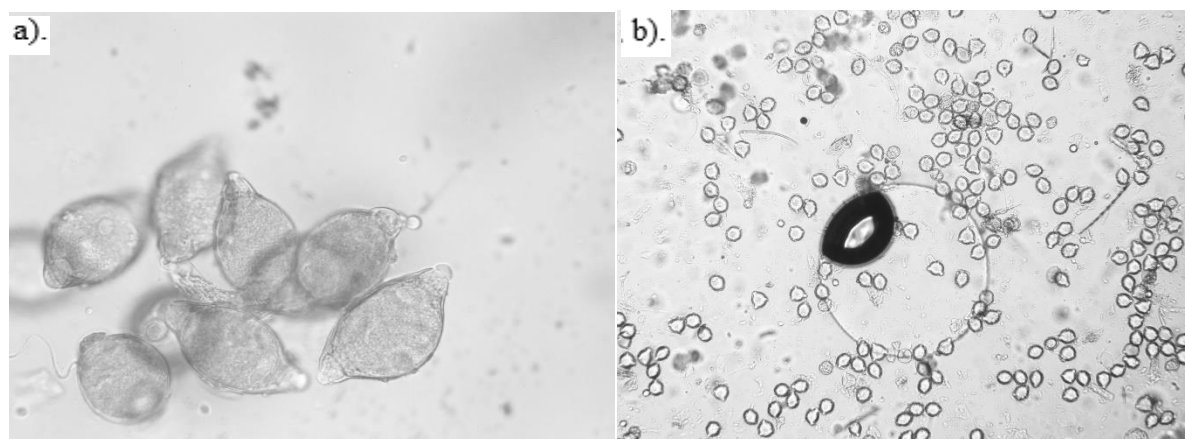


**Figura 5.** Método usado para la colecta de muestras polínicas de un individuo de *C. herrani*, capturado en páramo

### 5.3. Fase de laboratorio

Las muestras de polen tomadas de las capturas de los colibríes, se montaron en placas de vidrio, para ello se dispuso la gelatina en la lámina porta objetos, se cubrió con la lámina cubre objetos; se derritió la gelatina calentando cuidadosamente la placa y se analizaron con un microscopio de luz marca Zeiss, registrando: presencia-ausencia (ver figura 6). La red de polen se construyó a partir de la carga polínica registrada en las especies de colibríes y utilizando el número de individuos capturados portando un morfotipo de polen dado como la frecuencia de interacción. Se usó este enfoque en lugar de contar los granos de polen, ya que diferentes especies vegetales varían mucho en las cantidades de polen producidas, lo que hace que estos recuentos sean menos significativos (Sazatornil et al., 2016). Los palinomorfos se identificaron con referencia a la colección palinológica de plantas colectadas de la zona de estudio y por comparación con el atlas palinológico realizado por Gutiérrez y Rojas (2001) y con el estudio realizado por Lara y Muñoz (2004) hasta nivel de especie, género o familia. Para el análisis de información se incluyeron especies con una representación mayor de 2 granos en el total de las muestras recolectadas. Los granos de polen fueron fotografiados usando una cámara digital para microscopía AMSCOPE FMA050 Fixed Macroscop Adaptor de 10 megapíxeles, en el objetivo de 100X y medidos usando el programa AmScope 3.7, facilitando la identificación mediante comparación con el atlas palinológico realizado por Gutiérrez y Rojas (2001) y con el estudio realizado por Lara y Muñoz (2004), al igual que con la colección palinológica de plantas de referencia. El análisis palinológico se efectuó en el Laboratorio de Palinología de la Universidad de Nariño.

**Figura 6.** Registro fotográfico de cargas polínicas colectadas **A.** Carga polínica de *Fuchsia sp.*, **B.** Carga polínica de *Siphocampylus giganteus*.



#### 5.4. Métricas y Conjuntos de Datos

Para el análisis de las interacciones, se organizó una matriz de adyacencia con las especies de aves (A) en filas y las especies de plantas (P) en columnas. La matriz se construyó con las frecuencias de visita, dada como el número de veces que aparece un palinomorfo sobre el número total de cargas analizadas de un individuo.

El análisis de la matriz se realizó usando el paquete Bipartite del software R (Dormann, Gruber, & Fründ, 2008), analizando las métricas, que describen la estructura de las redes mutualistas de interacción, como son: conectancia, modularidad, anidamiento, centralidad y robustez.

##### 5.4.1. Conectividad de la red

Se calculó el número de especies de plantas (P), el número de aves nectarívoras (A) y el tamaño de la red (S). También se determinaron las interacciones potenciales (A x P) y el número observado de interacciones (L). Estos datos se usaron para describir la conectividad con dos parámetros: conectancia y densidad de la red.

La conectancia,  $C = L / (A \times P)$  se interpreta como la proporción de interacciones registradas del total de interacciones potenciales. Entendiendo como una interacción todas las visitas legítimas de los colibríes a las flores, es decir, las aves probaron las flores de la apertura de la corola, tocando la estructura reproductiva de las flores (Ramírez-Burbano et al., 2017). La densidad de la red  $L / (A + P)$ , se interpreta como la media del número de interacciones por especie.

#### **5.4.2. Grado de anidamiento y modularidad**

El grado de anidamiento se calculó usando el algoritmo NODF propuesto por Almeida-Neto y colaboradores (2008). Los valores de NODF oscilan entre 0 y 100, donde N toma valores próximos a 100 en matrices muy anidadas.

La modularidad identifica módulos no solapables formados por plantas y aves de manera simultánea. Los valores de M cercanos a 1 indican una mayor modularidad en la red. Debido a su naturaleza heurística, los resultados pueden variar con diferentes corridas. Por esto, se corrieron los análisis 25 veces y se usó el valor máximo de M obtenido para designar la modularidad de la red (Fortuna et al., 2009).

#### **5.4.3. Centralidad de las especies en la red de interacciones**

Para los índices de centralidad se utilizaron proyecciones unidireccionales de las redes bipartitas, donde se asigna un enlace a un par de especies que comparten una interacción con un miembro del otro conjunto, por ejemplo, plantas para colibríes y colibríes en el caso de plantas (González et al., 2010). Estos índices, permiten determinar el rol funcional de las especies en la red. La centralidad de grado, que se obtiene de la división entre el número de interacciones

realizadas por una especie con el número total de interacciones que podría realizar en la red (Nooy, Mrvar, & Batagelj, 2005).

La centralidad por cercanía (closeness centrality), mide la proximidad de un nodo a todos los otros nodos de la red, en el escenario ecológico, una alta centralidad por cercanía, puede ser entendida cuando un individuo nectarívoro visita especies de plantas que son visitadas por muchos otros individuos en la misma red y una baja centralidad por cercanía, cuando un individuo visita especies de plantas que solo son visitadas por un grupo selecto de individuos.

Las especies con una alta centralidad de grado comparadas con otras especies en la red se clasificaron como especies con una alta centralidad local (hubs), mientras las especies con una alta cercanía se clasificaron como conectoras (Mello et al., 2011).

Por último, la centralidad por intermediación (betweenness centrality), describe la importancia de un nodo como conector entre diferentes partes de la red; nodos con valores de centralidad por intermediación mayores a 0, conectan áreas de la red que de otro modo estarían escasamente o no conectadas entre sí, en términos ecológicos, una especie con alto grado de conexión, une dos o más subconjuntos diferentes dentro del área muestreada (González et al., 2010; Mello et al., 2015).

#### **5.4.4. Robustez de la red**

Para evaluar la robustez de la red a la extinción de especies, se removieron especies de plantas o aves directamente de la red siguiendo dos estrategias:

Eliminación aleatoria y eliminación selectiva desde las especies más generalistas a especialistas. De esta forma, se construyeron curvas de extinción trazando el número de especies que sobreviven en la red contra el número acumulado de especies removidas. Luego se calculó el

área bajo la curva de extinción correspondiente al índice de robustez (R) el cual explica que tan rápido colapsa una red con las extinciones acumuladas. El índice tiene un rango entre 0 y 1, donde valores cercanos a 1 indican una curva que decrece muy lentamente con la eliminación de especies, mientras valores próximos a 0 indican una red que colapsa rápido con las primeras especies removidas. El índice puede subestimar la robustez de la red ya que representa el peor caso de extinciones sin la resiliencia que caracteriza a los sistemas biológicos. No obstante, esta medida es una buena aproximación teniendo en cuenta que la eliminación de especies en las simulaciones no representa extirpaciones en la comunidad ecológica, sino la exclusión de las especies en el servicio de dispersión local.

## 6. RESULTADOS

### 6.1. Estructura De La Red De Interacción Planta-Colibrí En El Santuario De Flora Y Fauna Galeras.

#### 6.1.1. Topología de la red

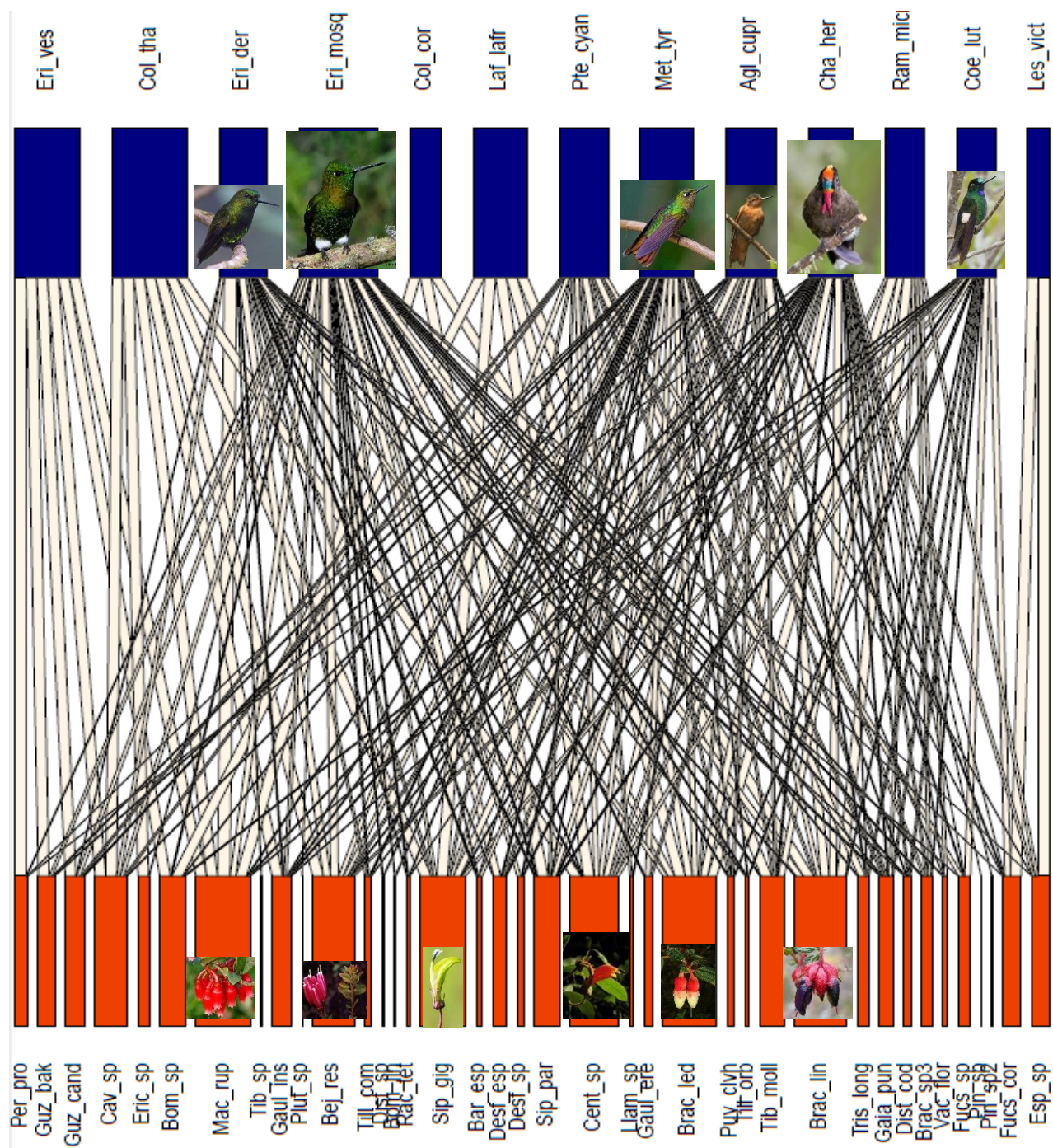
La red de interacción conformada por la comunidad de plantas y colibríes de los tres hábitats estudiados, en el Santuario de Fauna y Flora Galeras (SFFG), está compuesta por 38 especies de plantas, identificadas en el análisis palinológico mediante comparación con los atlas palinológicos realizados en los estudios de Gutiérrez y Rojas (2001) y Lara y Muñoz (2014). Para el análisis, solo se tuvieron en cuenta aquellos palinomorfos encontrados en al menos 2 cargas polínicas diferentes de las 398 cargas analizadas. Sólo un palinomorfo no fue identificado con seguridad hasta especie, razón por la cual se dejó en la categoría taxonómica de familia (Ericaceae sp). Las 38 plantas encontradas repartieron su recurso floral entre 13 especies de colibríes (Ver tabla 1), todos pertenecientes a la subfamilia Trochilinae, sin embargo, el número de especies de aves polinizadoras puede estabilizarse en 8 especies nucleares (dado el caso de que esta comunidad tenga un ritmo anual consistente ) ya que consideramos que colibríes como *Colibrí thalassinus*, *Colibrí coruscans*, *Eriocnemis vestita*, *Lafresnaya lafresnayi* y *Lesbia victoriae*, son visitantes ocasionales o fortuitos en la red de interacción. El tamaño de red es de 51 especies (S); lo que representa un total de 494 (38x13) interacciones posibles o potenciales, de las cuales se observaron 188 (cargas polínicas, avistamiento). La red tiene una conectancia (C) del 38% y una densidad de 3.64 vínculos por especie (Ver tabla 1), explicable dada la limitación natural de las especies para interactuar entre ellas, ya que en un escenario ecológico real, no todas las interacciones posibles se efectúan, debido a diferentes limitaciones tales como el tamaño de la corola con relación al

tamaño del pico o las preferencias particulares de las especies de colibríes por el néctar de ciertas especies.

Métricas	Red General
Riqueza de colibríes	13
Riqueza de plantas	38
Conectancia	0.38
Densidad de la red	3.64
Anidamiento. NODF	66.07
Módulos (subcomunidades)	1
Grado de especialiación. $H_2'$	0.38

**Tabla 1.** Características y métricas de la red de interacción planta-colibrí en el Santuario de Fauna Flora Galeras.

La red construida con los datos obtenidos del Santuario de Flora y Fauna Galeras, muestra la información sobre la dependencia entre cada especie de planta y polinizador, medida en este caso como la frecuencia de las visitas, en la cual se puede observar la asimetría de la red, es decir que no todas las plantas fueron visitadas en las mismas proporciones, y que de todas las interacciones posibles, solo se efectúan apenas una parte de ellas; en donde especies como *E. mosquera* interactúa con la mayor parte de las plantas, contrario a lo observado en la mayoría de los colibríes, y que presenta interacciones débiles, pero abundantes. La Figura 7 ilustra las interacciones entre las especies de la comunidad de plantas y colibríes de los diferentes entornos ecológicos y franjas altitudinales presentes en el santuario. El grosor de las líneas corresponde al grado de las especies (k) y es más grueso en aquellas que fueron capturadas en una sola ocasión.



**Figura 7.** Representación gráfica de las interacciones entre colibríes y plantas de la red del SFFG. Gráfica bipartita de la red de interacciones, el ancho de las cajas corresponde a la proporción de las interacciones que cada especie aporta a la red. El ancho de las líneas que unen

a las especies es proporcional a la fuerza de la interacción e indica la intensidad de la interacción. (Referencia de nombres de especies de plantas en Anexo 6 y de colibríes en Anexo 7)

Las plantas que son mayormente visitadas por los colibríes, definen la afinidad o preferencia de ciertos colibríes hacia algunas plantas y la importancia del ave como vector de polen de las mismas, es así como altas frecuencias por cualquiera de los métodos indican fuertes interacciones colibrí- flor. *Eriocnemis mosquera* junto con *Chalcostigma herrani* fueron los visitantes florales más comunes, a los cuales se los capturó en los tres hábitats estudiados, al igual que *A. cupripennis*, al cuales también se lo encontró interactuando y transportando el polen de plantas de las tres zonas, pero presentó una menor tasa de captura a diferencia de los dos anteriores (Figura 8).

Cabe mencionar, la presencia del colibrí *M. tyrianthina* durante todo el muestro, el cual es un vector importante en el sector del subpáramo y del bosque, del cual siempre se obtuvo un buen número de capturas durante el muestreo y de cargas polínicas de las plantas. *Eriocnemis derbyi* y *Coeligena lutetiae*, también estuvieron presentes en estas dos zonas, pero fueron capturados en menor intensidad. *Pterophanes cyanopterus* y *Ramphomicron microrhynchum*, fueron capturados en Páramo y Subpáramo aunque de estas especies se obtuvieron bajas tasas de captura, presentaron una tasa mayor de captura en el Subpáramo concordando con los resultados descritos por Gutiérrez y Rojas (2001). Especies como *Lafresnaya lafresnayi*, a diferencia de lo que reportan Gutiérrez y Rojas (2001), tuvo una tasa de captura baja en el borde de bosque, registrando únicamente la captura de una hembra, razón por la cual se consideró como una especie ocasional.

Aquellas especies que fueron capturadas en no más de dos ocasiones, fueron consideradas como accidentales u ocasionales en este estudio, como es el caso de *L. victoriae* en el sector del páramo, al igual que *C. thalassinus*. En el sector del subpáramo, la única especie de la cual solo se obtuvo un registro fue *C. coruscans*. *E. vestita*, solo fue atrapado en una ocasión en el sector del bosque,

constituyéndose como el primer reporte de este colibrí en el SFFG y siendo la tercera especie del género *Eriocnemis* en el área.

Especies como *L. victoriae* y *C. coruscans*, invaden las zonas dentro del Santuario dependiendo de la oferta floral (E. Gutiérrez & Rojas, 2001), sin embargo, a diferencia de lo reportado por Gutiérrez y Rojas (2001), *L. victoriae* fue encontrada por encima de 3.700 msnm en este estudio, posiblemente aprovechando la alta oferta de flores de *Espeletia*, en los meses de Julio- Agosto.

#### 6.1.1.1. Topología de la red para cada una de las franjas altitudinales estudiadas

El análisis de redes para los tres hábitats de estudio, comprenden un número diferente de colibríes, pero igual número de especies de plantas (34) (Tabla 2). El subpáramo, es la zona que presenta un mayor número de polinizadores (9), siendo esta zona de transición entre el páramo y el bosque, un importante espacio para el desarrollo de las interacciones y el flujo polínico entre las plantas y los polinizadores. A pesar de que se realizó este análisis para cada franja altitudinal de Galeras, los valores de los diferentes índices, son similares a los de la red global del SFFG. Todas las subredes, son anidadas y presentan un solo módulo.

Métricas	Hábitats		
	Páramo	Subpáramo	Bosque
Riqueza de colibríes	7	9	8
Riqueza de plantas	34	34	34
Conectancia	0.31	0.41	0.38
Anidamiento.NODF	42.37	67.50	60.93
Módulos	1	1	1
Grado de especialización. $H_2'$	0.50	0.33	0.42

**Tabla 2.** Características y métricas de las redes de interacción planta-colibrí de los tres hábitats estudiadas en el Santuario de Fauna y Flora Galeras.



El sector del subpáramo presenta el valor más alto de conectividad, lo que nos permite afirmar que a mayor número de especies, hay mayor número de interacciones y por lo tanto habrá una mayor complejidad en la red mutualista, lo cual se ve reafirmado con el índice NODF, con un 67.50 de anidamiento. Esto, además resalta la importancia del ecotono (subpáramo) en la distribución de los colibríes Galeras, ya que, en esta área, se presenta una composición faunística y florística mayor que la de las franjas del páramo y bosque, pues su estructuración no presenta cambios tan pronunciados como se esperaría, y por lo tanto confluyen especies de los dos hábitats.

El índice  $H_2'$  fue más alto en el páramo, lo que conlleva a que las interacciones planta-polinizador, sean más dependientes, sin embargo, este valor puede ser efecto del muestreo ya que aquellas especies que fueron capturadas en solo una ocasión, consideradas incidentales, como *Lesbia victoriae* y *C. thalassinus*, presentan un número bajo de abundancia al igual que un número bajo de registros polínicos.

Los visitantes florales de cada red se presentan en la figura 8 con las respectivas especies vegetales con las que interactúan. *C. herrani*, *E. mosquera* y *P. cyanopterus* son los de polinizadores de mayor relevancia en el páramo (Figura 8A). *E. mosquera* y *M. tyrianthina* son los vectores de polen más importantes en el bosque, a los cuales se les suma el colibrí *E. derbyi*. Plantas como *B. lindenii*, *M. rupestris*, *Bejaria resinosa*, además de las dos especies de *Guzmania* son recursos de alto valor para la comunidad de colibríes en esta franja altitudinal (Figura 8B).

Los colibríes *E. derbyi* y *E. mosquera* fueron los recursos más significativos para las flores del subpáramo, pero también especies como *C. lutetiae*, *C. herrani*, y *R. microrynchum* cobran importancia en esta zona. Las flores de especies como *Centropogon sp.*, *B. lindenii*, *B. ledifolium*, *S. giganteus* y *B. resinosa*, destacan por su gran número de interacciones con los colibríes en este hábitat (Figura 8C).

Por ultimo, es importante destacar, que las especies *E. mosquera* y tanto *B. lindenii* como *B. ledifolium*, son de gran importancia en los tres hábitats.

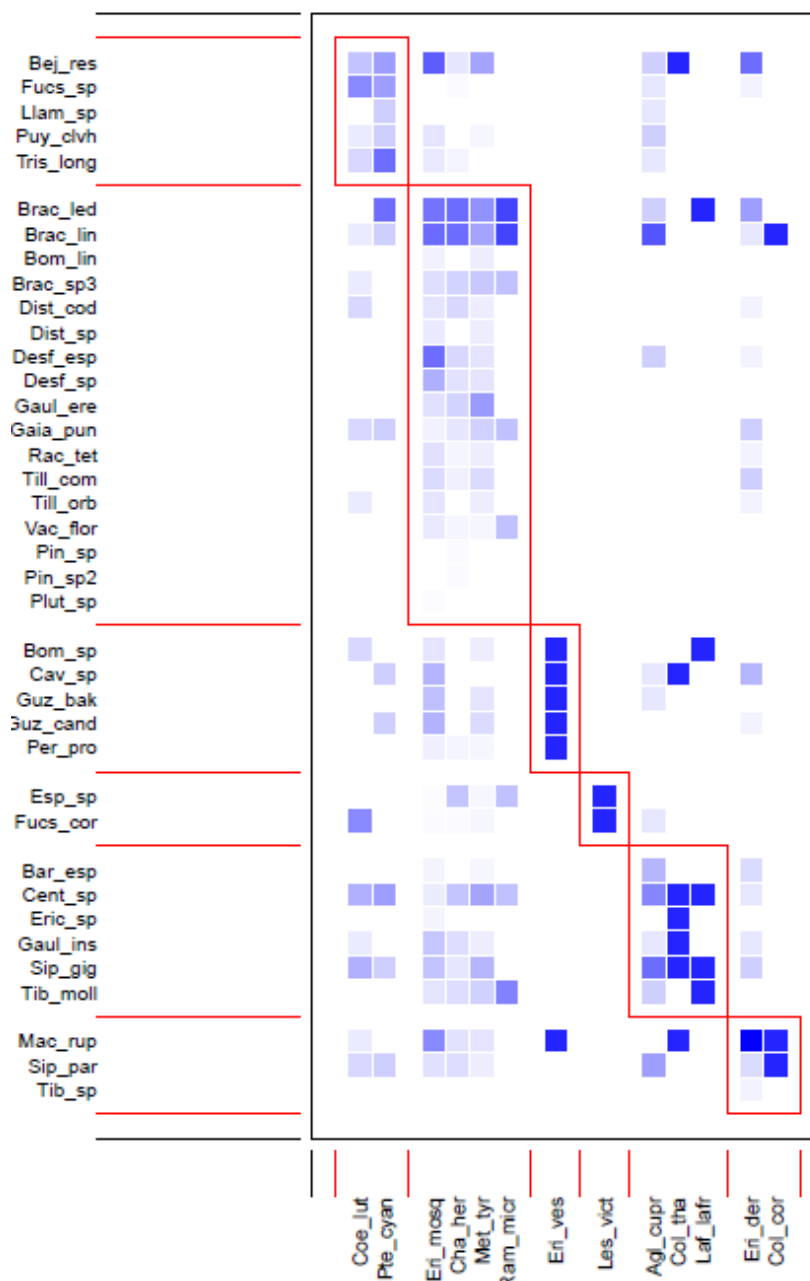
### 6.1.2. Modularidad y anidamiento

La red mutualista planta-colibrí del SFFG tiene un valor de modularidad de  $0.1516 \pm 0.001$  ( $\pm$ SE) indicando que no hay modularidad significativa, razón por lo cual no se da la formación de compartimentos dentro de ésta (Figura 9), pero si es posible identificar que ciertas especies, se agrupan o están más cercanas unas de otras (subgrupos), por la frecuencia de sus visitas y la preferencia de ciertos recursos.

*E. mosquera*, *C. herrani*, *M. tyrianthina*, y *R. microrynchum* se encuentran cercanamente relacionados, y forman, lo que podríamos denominar un subconjunto, pues comparten y explotan recursos similares, debido a su morfología de picos cortos y patas relativamente fuertes.

Los colibríes *P. cyanopterus* y *C. lutetiae*, de pico largo y mayores tallas formaron otro grupo, siguiendo por lo general rutas de forrajeo y siendo poco territoriales. Plantas como *Fuchsia sp*, *Tristerix longibracteatus* y *Puya clava herculis*, son las de mayor importancia para estos colibríes, al igual que *B. resinosa*.

*A. cupripennis* comparte recursos como *Centropogon sp*, *S. giganteus* y *T. mollis*, con los colibríes *L. lafresnayi* y *C. thalassinus*, plantas comunes en el hábitat del subpáramo y a diferencia de los otros dos colibríes es fuertemente territorial y agresivo, y hace parte de la comunidad nuclear de colibríes en el SFFG, correspondiendo este a un caso similar de agrupamiento de *E. derby*. Aquellas especies que fueron capturadas en pocas ocasiones, como *E. vestita*, y *L. victoriae* se encuentran independiente cada una de los otros colibríes.



**Figura 9.** Representación gráfica de la modularidad entre colibríes y plantas de la red del SFFG. Los cuadros con una intensidad mayor de color, indican mayor frecuencia en la interacción.

El subgrupo de los colibríes de talla pequeña y aquellos de mayor tamaño, fueron los únicos que se mantuvieron constantes en las diferentes ejecuciones del análisis de modularidad a diferencia de los otros y en algunas ocasiones, el colibrí *E. derby*, hizo parte del subgrupo de los

colibríes de talla pequeña, debido a que comparte gran parte de su espectro de flores con estos colibríes.

La no formación de módulos en el sistema, puede ser explicado desde el patrón de anidamiento que presenta la red, presentando un valor altamente significativo de anidamiento (NODF= 66.07), en la cual se encontró que existe una comunidad nuclear, que contiene una gran parte del total de interacciones. En este sentido, es posible afirmar que la red del SFFG es preponderantemente generalista, reforzada por el valor del índice de especialización  $H_2$  calculado (Tabla 1), es decir que la mayoría de las especies de la comunidad de plantas y colibríes, interactúan entre ellas y no hay subcomunidades bien definidas, e interacciones muy especialistas. Sin embargo, hay algunas especies que explotan recursos más específicos, y que, por su morfología, su dieta sea más limitada y dependiente.

### **6.1.3. Centralidad de la red**

El concepto de centralidad, puede aplicarse a redes ecológicas (Bascompte et al., 2006) para identificar especies clave dentro de la red de interacción, por ende las especies con valores más altos dentro del análisis de la centralidad, son a su vez las más centrales dentro de la red. Por ejemplo, la especie *Eriocnemis mosquera* obtuvo los valores más altos en el análisis de centralidad de grado y de intermediación (betweenness centrality), por tratarse de una especie altamente generalista, presenta el mayor número de interacciones entre los colibríes dentro de la red, interactuando con 32 de las 38 plantas encontradas en todas las cargas analizadas durante el muestreo, por esta razón se considera una especie clave dentro de la red, ya que soporta una alta cantidad de interacciones, de igual forma por tener una amplia distribución, estuvo presente en los

3 hábitats analizados dentro de este estudio, el cual permite la conexión entre las diferentes franjas altitudinales presentes en el sitio de muestreo; mientras que *Colibrí thalassinus*, obtuvo el valor más alto en el ítem de centralidad por cercanía (closeness centrality), lo que indica que esta especie visita una amplia variedad de flores, sin embargo se puede inferir que esta especie no es indispensable para las especies de plantas que visita, dado que estas plantas tienen una alta gama de visitantes. (Ver tabla 3). En el caso de las plantas, *Centropogon sp*, obtuvo el valor más alto para centralidad de grado, presentando la mayor cantidad de interacciones, interactuando con 10 de las 13 especies de colibríes presentes en el estudio, *Brachyotum lindenii*, obtuvo el valor más alto en centralidad por intermediación, indicando que es la especie que permite la conexión entre los hábitats muestreados, esta especie fue encontrada en las cargas polínicas tomadas de los colibríes en todas las zonas del muestreo, siendo la que más palinomorfos acumuló y *Brachyotum ledifolium*, obtuvo el mayor valor para centralidad por cercanía, de lo cual se infiere que es la especie que presenta una oferta atractiva para una alta gama de colibríes (Ver tabla 3).

Especies	Centralidad de grado	Especies	Centralidad por intermediación	Especies	Centralidad por cercanía
<i>Eriocnemis mosquera</i>	0.86486486	<i>Eriocnemis mosquera</i>	0.55172414	<i>Colibrí thalassinus</i>	0.06865772
<i>Metallura tyrianthina</i>	0.78378378	<i>Coeligena lutetiae</i>	0.18965517	<i>Eriocnemis mosquera</i>	0.0620849
<i>Chalcostigma herrani</i>	0.67567568	<i>Chalcostigma herrani</i>	0.08620690	<i>Lafresnaya lafresnayi</i>	0.06088870
<i>Centropogon sp</i>	0.76923077	<i>Brachyotum lindenii</i>	0.322064057	<i>Brachyotum ledifolium</i>	0.0700926410
<i>Brachyotum lindenii</i>	0.69230769	<i>Macleanea rupestris</i>	0.224199288	<i>Brachyotum lindenii</i>	0.0683943912
<i>Siphocampylus giganteus</i>	0.69230769	<i>Brachyotum ledifolium</i>	0.186239620	<i>Bejaria resinosa</i>	0.0615400674

**Tabla 3.** Medidas de centralidad para las especies del Santuario de Flora y Fauna Galeras.

## 6.2. Robustez de la red y simulación de extinción de especies

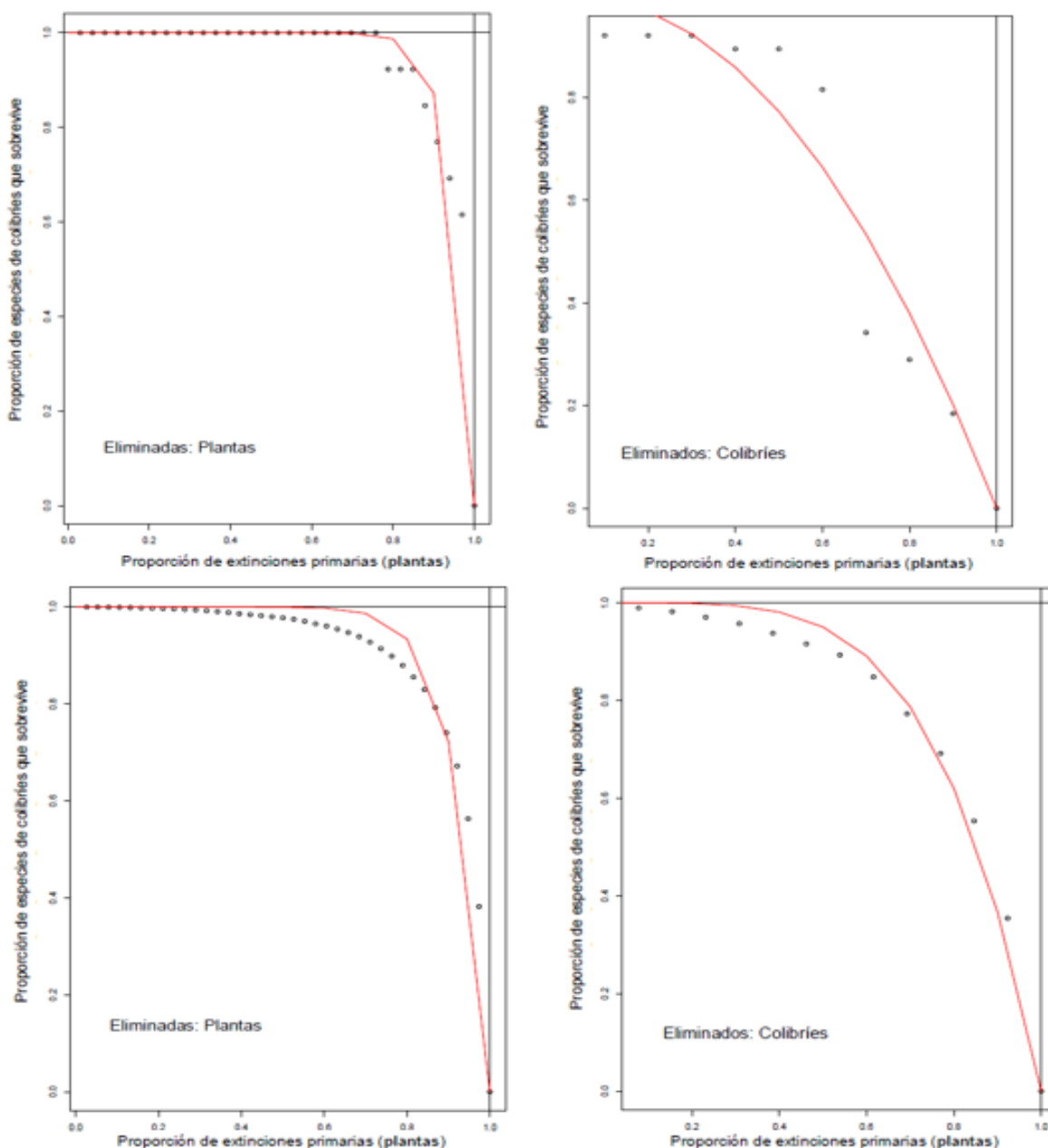
Los valores de robustez para la red general del SFFG sin ser sometida a la eliminación de especies tanto de la comunidad de colibríes como de plantas, son de 0,82 y 0,91 respectivamente. Estos valores decrecieron después de la simulación de extinción de las especies con los dos métodos aplicados (Tabla 4). En las pendientes de extinción se observa que la pérdida de ciertas especies, puede conllevar a una mayor fragilidad del sistema, en especial, la eliminación de aquellas especies claves tanto de plantas como de colibríes, es decir aquellas que presentan un mayor número de interacciones; por ejemplo, la pérdida de el colibrí *E. mosquera*, hace que la red sea menos robusta y pueda colapsar más rápidamente, caso contrario a lo que sucedería con las plantas, pues es en todos los escenarios recreados para la extinción, la remoción de colibríes resulta en consecuencias más graves para la red.

Sin embargo, al eliminar simultáneamente, plantas y colibríes de la red, esta sufre un colapso temprano (ver figura 10), debido a que se pierden enlaces claves para el ecosistema, lo que acarrea una desconexión de las interacciones, es decir generaría un corto circuito en el sistema mutualista, pero además, nos indica que todo el sistema de interacciones es compacto y cada una de las especies permite la cohesión de la red.

Tipo de extinción	Valor de robustez por extinción	
	Colibríes	Plantas
Aleatoria	0.80	0.89
Selectiva	0.75	0.80

**Tabla 4.** Valores de Robustez posteriores a la simulación de extinción aleatoria y selectiva de especies de plantas y colibríes para las redes evaluadas.

Por otra parte, los valores de robustez de las redes de las otras áreas de estudio, son muy cercanos al valor presentado por la red general del santuario (Tabla 4), lo que nos indica que todo el sistema de interacciones es compacto y cada una de las especies permite la cohesión de la red.



**Figura 10.** Pendientes de extinción de plantas y colibríes de la red mutualista del SFFG. Eliminaciones secuenciales de especies a. y b. aleatoria, c. y d. selectiva.

## 7. DISCUSIÓN

### 7.1. Estructura de la red

La red obtenida en este estudio sigue los patrones identificados en redes planta- polinizador por autores como Jordano y Pedro Bascompte, las cuales presentan asimetría en sus interacciones, y la mayoría de las especies presentan pocas interacciones con otros nodos, y solo algunas van a estar muy conectadas (v.g. *E. mosquera*, *C. herrani*, *M. tirianthina*).

Esta topología de la red y los patrones que presenta, es similar a lo encontrado en los estudios realizados en Colombia sobre redes de interacción (Castaño, 2009; Ramírez, 2013; Gutiérrez et al., en prep.) y en la mayoría de investigaciones realizadas hasta el momento sobre este tema.

Estos análisis son importantes porque permiten comprender el funcionamiento de sistemas biológicos complejos, como el de planta-polinizador, y así dilucidar patrones que no serían posibles de observar si se estudia a la comunidad de aves o la comunidad de plantas por separado. Este tipo de análisis puede ser abordado desde el punto de vista teórico de la ribera enmarañada que Darwin expresa en sus escritos, en la cual ningún organismo existe aislado, sino al contrario, hace parte de un todo, en el cual debe interactuar con las diferentes partes que lo conforman, y con ciertas condiciones que le impone el medio, reflejando procesos evolutivos complejos que se han llevado a cabo a través de millones y millones de años. Todos estos procesos, son determinados por diferentes factores, no mutuamente excluyentes, que influyen directa o indirectamente las interacciones en las comunidades (Bascompte & Jordano, 2007; Vázquez et al., 2015; Vizentin-Bugoni et al., 2014).

Investigaciones han encontrado que estos arreglos de la red pueden estar siendo moldeados por la dinámica de abundancia tanto de plantas como de colibríes (Hazlehurst, Tinoco, & Karubian,

2016; D. Vázquez, Bluthgen, Cagnolo, & Chacoff, 2009), y que es el principal mecanismo determinante de las interacciones en las comunidades planta-polinizador, ya que las especies más abundantes tienen mayores probabilidades de encontrar e interactuar con parejas que aquellas especies más raras. La comunidad nuclear del SFFG, estaría marcando la dinámica de las interacciones, colibríes como *E. mosquera*, la especie más abundante en este estudio, es una especie determinante en este sistema, pues sobre ella recaen la mayor parte de interacciones encontradas en este estudio. Pero, además, los movimientos estacionales de los colibríes respondiendo a una baja oferta de recursos en ciertas épocas del año en alguno de los hábitats, pueden ser importantes para observar algunas interacciones, que no fueran posibles de ver fácilmente si la oferta de recursos fuera igual durante todo el año, pues algunos colibríes se verán obligados a realizar migraciones locales entre las franjas altitudinales estudiadas, como lo mencionan Gutiérrez y Rojas (2001) y Tinoco en su estudio en los Andes occidentales en el sur de Ecuador a elevaciones similares a la de esta investigación (Figura 8- Redes por zonas). Al igual que los patrones de estacionalidad que se presentan en Galeras, pueden estar influenciando en la estructura de la red, pues algunas de estas interacciones solo pueden ser posibles en ciertas épocas del año, en los momentos en que la floración de ciertas especies vegetales es la máxima, como es el caso de *Puya clava herculis*, las cual sigue un patrón de floración anual, que es posible observar en los meses de Julio- Agosto.

Sin embargo, evidencias recientes (Maruyama et al., 2014), dan mayor importancia a las características morfológicas de los colibríes y de las plantas (longitudes pico- corola), en el arreglo de los patrones de las redes de interacción, pues aquellos colibríes de pico corto como *R. microrynchum*, en el SFFG, no van a tener la misma posibilidad de visitar legítimamente y con la misma frecuencia ciertos recursos, como aquellas flores de corola larga; o el caso de *L. lafresnayi*,

el único colibrí de pico curvo en esta comunidad, que va a tener mayor afinidad con cierto tipo de flores.

## **7.2. Anidamiento**

Los índices de anidamiento (Tabla 1) obtenidos para el sistema de interacción mutualista del SFFG, muestran que la red está altamente anidada, y por lo tanto se trata de una red estable y robusta, corroborando lo propuesto por Bascompte y Jordano (2007), quienes concluyen que las redes mutualistas planta-animal presentan un patrón altamente anidado, al igual que los resultados obtenidos en los estudios realizados en redes de interacción por Palacio en 2014 y Ramirez et al., en 2017, en Colombia, donde obtienen altos índices de anidamiento. Según las apreciaciones de Thébault y Fontaine 2010 y Kondoh et al., 2010, las redes con un elevado grado de anidamiento, son altamente estables, haciéndolas más resistentes a la extinción.

Este patrón de anidamiento, explica la coexistencia de las especies dentro de Galeras, ya que aquellas especies generalistas, forman el núcleo central de la red, al cual se le van a unir aquellas interacciones menos frecuentes. Es importante destacar el estudio realizado por Gutiérrez y Rojas en 2001, en el SFFG, ya que encontraron que la comunidad de aves, presenta un núcleo central de especies, obteniendo resultados similares a los encontrados en esta investigación, donde se evidencia la persistencia de este grupo nuclear, que a su vez son las especies clave dentro de la comunidad. Especies como *E. mosquera*, *C. herrani*, *M. tyrianthina*, hacen parte de este grupo nuclear, las cuales soportan en gran medida la mayor cantidad de interacciones, siendo esta estructura importante en la comprensión del proceso evolutivo.

Esta comunidad central, estaría determinando las fuerzas selectivas ejercidas sobre aquellas especies más especializadas o menos frecuentes, que se unen a este núcleo, impulsando de esta

forma la evolución de todo el sistema de interacción planta-colibrí del SFFG (Bascompte et al., 2006). Por ejemplo, al capturar a *E. vestita*, fue posible observar que solo pueden coexistir dos especies del género *Eriocnemis*, en esta comunidad, ya que, si entra otra especie, puede implicar una redundancia funcional, debido a que va a explotar recursos similares debido a su relación filogenética cercana y su similitud morfológica. Esto, se ha observado en otras comunidades de alta montaña, según lo reportado por Gutiérrez en el 2005 y Moreno et al., 2014; al coexistir dos especies filogenéticamente similares, una de ellas es permanente en la zona (*E. mosquera*) y la otra presenta movimientos migratorios (*E. derbyi*), con lo cual es posible concluir que las especies nucleares, van a ser las que impongan ciertas condiciones en la comunidad.

Si colocamos estas premisas en un escenario coevolutivo, podemos decir que las comunidades de plantas y colibríes de Galeras, en especial la comunidad nuclear, ha moldeado durante muchos años este sistema de interacción planta-colibrí, y que hay complementariedad de rasgos entre este conjunto de especies (Guimarães et al., 2006; Santamaría & Rodríguez 2007; Thompson, 2005) generando un patrón de red muy cohesivo.

### **7.3. Modularidad**

En esta investigación la red de interacciones no presentó compartimentalización de las comunidades de plantas y colibríes, por lo cual no es posible afirmar que existan subcomunidades a través del análisis empleado. Caso contrario a lo presentado en el estudio de Gutiérrez y Rojas llevado a cabo entre el 98 y 99 en el SFFG, en el cual por medio del análisis de Superposición del nicho y la elaboración de un dendrograma de agrupación, separan a la comunidad de colibríes en 4 subcomunidades, las cuales están correlacionadas por sus características morfológicas y ecológicas. Al igual que en el estudio llevado a cabo por Maruyama et al., en el 2014, en redes de

interacción planta-colibrí en una Sabana Neotropical del Brasil, en el cual concluyen que la morfología de las especies está altamente relacionada con la compartimentalización.

Ramírez (2013), y Ramírez et.al (2017), estudios llevados a cabo en redes de colibríes, y los cuales emplean los mismos análisis estadísticos para calcular métricas como la modularidad, concluyeron que no hay formación de compartimentos dentro de las comunidades, al igual que en este estudio.

Palacios (2014) en su investigación de redes de interacción con aves frugívoras, utiliza el programa MODULAR para obtener la modularidad del sistema; en el cual encontró que la red es significativamente modular ( $M = 0,28$ ,  $P < 0,001$ ) y presenta una partición con 5 módulos. Método también empleado en el trabajo de Araújo et al., (2018), y que también presento modularidad significativa y la formación de seis módulos

La identificación de compartimentos no es algo reciente, tiene sus antecedentes teóricos en un debate biogeográfico sobre si las especies forman comunidades discretas, y a pesar de ser de gran interés, la presencia de compartimentos ha sido hasta el momento extremadamente difícil de estudiar y demostrar, tal vez por su rareza, pero también por la falta de herramientas metodológicas apropiadas (Hausdorf & Hennig, 2007; Montoya et al., 2006).

Diversos procesos ecológicos pueden conducir a compartimentos, incluidas la respuesta de las especies a gradientes ambientales, la especialización de recursos o hábitats, o discontinuidades ambientales agudas (Hoagland & Collins, 2007; Presley & Willig, 2010).

Investigaciones recientes evalúan diferentes factores que pueden estar afectando las interacciones, factores extrínsecos que afectan los patrones de interacción de las especies como la modularidad y el anidamiento (Araujo, et al 2018; Dalsgaard et al., 2014, 2011; Schleuning et al.,

2014). En este sentido, los análisis de patrones macroecológicos en las redes ecológicas, han comenzado a examinar los impactos de los factores climáticos actuales y ecológicos en la estructura de la red (Dalsgaard et al., 2011, 2013; Schleuning, Fründ, Klein, et al., 2012), factores filogenéticos y de historia evolutiva de las especies (Rezende et al., 2007); sus estrategias y comportamientos (Carnicer et al., 2009), rasgos morfológicos (Maruyama et al., 2014) el impacto humano (González et al., 2012), y además, si factores como el cambio climático histórico influyen en las redes de polinización.

Estudios como los de Schleuning et al., (2012, 2014a), destacan que la especialización y la modularidad son más altas en las regiones templadas, posiblemente debido a una mayor estacionalidad de la temperatura y una mayor división estacional de recursos florales y aves en las regiones templadas que en los trópicos. Además, entre sus conclusiones, mencionan que la baja modularidad en los sistemas de dispersión de semillas tropicales puede asociarse con la importancia de aquellas especies sociales y generalistas que se encuentran en la red, y cómo estas han sido de gran relevancia en la evolución de estos sistemas mutualistas. Al igual que en este estudio, la baja modularidad, está asociada por la gran importancia que presentan especies generalistas como *E. mosquera* y la comunidad nuclear de colibríes en la red mutualista del SFFG, que son aquellas que moldean la dinámica de esta comunidad.

Sin embargo, la mayoría de estas investigaciones, analiza este parámetro, con más de una red de interacción (escala global), y además, se observa que presentan patrones biogeográficos diferentes una de otra, por lo cual la formación de módulos va a ser más evidente que al analizar una red a escala local, por las marcadas diferencias que van a existir de una comunidad a otra.

Todos estos estudios, consideran que es importante evaluar todas estas variables anteriormente nombradas, en redes de interacción mutualista, ya que estos factores pueden estar impulsando estos patrones, los cuales son útiles tanto para la biología de la conservación como para una mejor comprensión de la coevolución de las especies que interactúan (p. Ej. Dalsgaard et al., 2011, 2013; Dáttilo, Marquitti, Guimarães, & Izzo, 2014; Schleuning, Fründ, Klein, et al., 2012; Schleuning et al., 2014).

#### **7.4. Centralidad**

Dentro de las redes mutualistas, las especies con un alto grado de distribución, tienden a interactuar con más especies dentro de la red, razón por la cual se catalogan como especies generalistas. Al igual que las hipótesis propuestas por Mello, et al., 2015, nuestros resultados corroboran que las especies con rangos geográficos de distribución más amplios, son a su vez las especies más importantes dentro de la red, quedando confirmado con los datos de centralidad calculados dentro de este estudio, que muestran al colibrí *E. mosquera*, catalogado como una especie altamente generalista (dentro de estudio), como la especie con los índices más altos de centralidad de grado y centralidad por intermediación (Tabla 3), indicando que esta especie es a la vez importante para la conectividad de la red, desempeñando un papel importante en su estructura, al permitir la conexión de áreas de la red que de otra forma estarían esparcidas o desconectadas (Martín González et al., 2010; Ramírez, 2013). El índice de centralidad por cercanía más alto lo presentó *C. thalassinus* (Tabla 3), indicando que esta especie afecta primordialmente la red, al alimentarse de una alta gama de flores, que a su vez, son usadas por otras especies de colibríes dentro del Santuario de Flora y Fauna Galeras. Flores como *B. lindenii*, *B. ledifolium*, *Centropogon* sp y *M. rupestris*, fueron importantes dentro de los análisis de centralidad, lo que las convierte en recursos de alto valor para la comunidad de colibríes, obteniendo resultados similares al realizar el cálculo

propuesto por Amaya, Stiles & Rangel (2001) ( ver Anexo 9) denominado Índice de Valor de Importancia de los Recursos (IVIR), el cual calcula la importancia del recurso floral para la comunidad de colibríes, con lo que se infiere que los análisis de centralidad y el análisis IVIR, son equiparables; sin embargo, se concluye que el cálculo de importancia de las especies con el método de centralidad es más exacto y más eficiente a la hora de ser calculado.

El análisis de centralidad, es de vital importancia en las redes de interacción, ya que muestra las especies clave dentro de la comunidad analizada, donde las especies generalistas cobran mayor importancia desempeñando papeles claves en la cohesión de subconjuntos en la red y en general en su estructura, por lo tanto al producirse la extinción de estas especies claves, la comunidad podría fragmentarse (Jeong, Tombor, Albert, Oltval, & Barabási, 2000; González et al., 2010; Newman, 2004). La importancia de entender la estructura de la red, es fundamental para conocer su funcionamiento, estabilidad y de esta forma poder predecir las respuestas de la comunidad a diferentes perturbaciones (J. Bascompte et al., 2003; Jordán, Liu, & Davis, 2006; Kolasa, 2005, 2006; Martín González et al., 2010; Namba, Tanabe, & Maeda, 2008; Newman, 2004; SH, 2001).

### **7.5. Robustez**

El análisis de las redes de interacción es útil para determinar las especies clave, para la cohesión de la red, con sus respectivas implicaciones para la persistencia del sistema completo de interacciones (Saavedra et al., 2011). Estas especies claves para la persistencia del sistema, pueden estar en peligro de extinción; en un caso hipotético, imaginemos que *E. mosquera* o *Brachyotum lindenii*, se encuentran en peligro de extinción, esto supondría un incremento de las probabilidades de colapso del sistema completo de interacciones, debido a su importancia dentro de la red de interacción y a su elevado índice de cohesión (centralidad por intermediación, tabla 3), al igual

que lo reportado por Ramírez 2013, donde especies como *E. mirabilis*, que al igual que nuestro caso hipotético, es clave para la cohesión y mantenimiento de la red, la extinción de esta especie conlleva al colapso de la red.

Lo anterior es posible de entender con este enfoque de redes, gracias a que se efectúan simulaciones de extinción de especies, lo que ha permitido demostrar que la pérdida de una especie o nodo de la red puede acarrear extinciones en cascada debido a que cada integrante de la red ecológica no existe aislado, sino que está conectado directa o indirectamente a los demás integrantes de todo el sistema de interacciones (Brodie et al., 2014; Memmott et al., 2004; Saavedra et al., 2011).

Sin embargo el riesgo de extinción de especies en una red, o en un ecosistema, no es igual para todas, pues para las especies en niveles tróficos superiores, especies raras, así como los especialistas, el riesgo de extinción es mayor (Memmot, 2006), de igual forma las especies aportan de manera diferente a la estabilidad y dinámica de la red, lo que implica una desigualdad en la importancia de la persistencia de red (González et al., 2010; Saavedra et al., 2011) y una diferencia marcada en el número de interacciones que cada especie presenta. Al considerar que la robustez de una red está directamente relacionada con una alta conectividad en la misma, se podría determinar la manera en que la red esta cohesionada y su sensibilidad a la pérdida de nodos o especies (Dunne, Williams, & Martinez, 2002b). Por lo tanto especies que presenten alta cohesividad dentro de la red, son consideradas especies claves para el manteniendo de la misma y su pérdida afecta la estructura completa de la comunidad al generar extinciones en cascada (Dunne et al., 2002a; Solé & Montoya, 2001).

Al igual que en los estudios realizados por Dunne et al., 2002, Ives & Cardinale 2004, Memmott et al., 2004, Ramírez 2013 y Palacio 2014, donde la remoción aleatoria de especies afecta en menor proporción la robustez de la red, en comparación a la remoción de especies con más enlaces tróficos con otras especies o especies claves, la red del SFFG, siguió este patrón, concluyendo que las especies denominadas generalistas son especies importantes dentro de la red, debido su alta cohesividad, lo que resulta en el mantenimiento de la estructura de la red.

## 8. CONCLUSIONES

La red mutualista del SFFG, es una red generalista, que presenta asimetría en sus interacciones, donde las especies de colibríes con mayor número de interacciones son a su vez las más centrales y están involucradas en el mantenimiento del flujo polínico de las diferentes especies de plantas presentes dentro del SFFG.

Especies como *E. mosquera*, *C. herrani*, *M. tyrianthina*, en la comunidad de colibríes y *B. lindeni*, *Centropogon* sp, *B. ledifolium* y *S. giganteus*, en especies vegetales, son aquellas que soportan una gran cantidad de interacciones convirtiéndolas en las especies generalistas dentro del SFFG las cuales aumentan la conectividad de la red favoreciendo su robustez.

La abundancia y la comunidad nuclear de especies son los factores más influyentes para la organización de la red, pues son la columna vertebral de todo el sistema planta- colibrí en Galeras, responsables del mantenimiento de la estructura y dinámica de la comunidad. Sin embargo, la morfología de las especies determina ciertas interacciones, ya que hay complementariedad entre los rasgos de las flores y sus polinizadores.

La disponibilidad de recursos y los picos de floración de las especies vegetales, determinan los movimientos de los colibríes entre las diferentes franjas altitudinales, lo que permite el mantenimiento del flujo polínico entre los diferentes hábitats, y que especies como *E. mosquera* sirvan como nodos conectores, convirtiendo a la red de Galeras en un sistema muy cohesivo y conectado.

La red mutualista planta-colibrí presenta un alto grado de anidamiento, debido a la presencia de la comunidad nuclear, los cuales son los encargados de llevar a cabo la mayor parte de interacciones en Galeras, y a los cuales se les van a unir ciertas especies con menores tasas de visitas. Pero creemos cada una de las especies es importante para la conectividad y cohesión de la red.

No se obtuvieron módulos o compartimentos para la red de interacciones, por lo cual concluimos que se trata de una red predominantemente generalista. Pero si se puede decir que algunas especies de colibríes presentan afinidad y mayor dependencia por ciertos recursos florales, sin embargo, no podemos hablar de la formación de subcomunidades con el análisis realizado.

El análisis de robustez de la red y la simulación de extinciones, permitió observar que la eliminación de colibríes del sistema de interacciones, sería más desfavorable que la eliminación de las especies vegetales, ya que los colibríes restantes no pueden suplir estos roles funcionales.

Estos análisis de redes son importantes para la conservación y para la formulación de estrategias adecuadas para el manejo de las comunidades de plantas y sus polinizadores, los cuales prestan un servicio ecológico de vital importancia para el mantenimiento de la biodiversidad. De igual manera, estos análisis permiten observar cuales especies serian de importancia para la recuperación de vegetación nativa y del ecosistema en general.

## BIBLIOGRAFÍA

- Amaya, M., Stiles, G., & Rangel, J. (2001). Interacción planta-colibrí en Amacayacu (Amazonas, Colombia): una perspectiva palinológica. *Caldasia*, 23(1), 301–322.
- Araujo, A. C. (2018). Spatial distance and climate determine modularity in a cross-biomes plant – hummingbird interaction network in Brazil, (June). <https://doi.org/10.1111/jbi.13367>
- Arizmendi, M. C., & Berlanga, H. (2014). *Colibríes de México y Norteamérica. Hummingbirds of México and North America. The Condor* (Vol. 105). <https://doi.org/10.1650/6931>
- Armbruster, S. (1990). Estimating and Testing the Shapes of Adaptive Surfaces: The Morphology and Pollination of *Dalechampia* Blossoms, 135(1), 14–31.
- Atmar, W., & Patterson, B. D. (1993). The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmental habitat. *Oecologia*, 96, 373–382. <https://doi.org/10.1007/BF00317508>
- Ayerbe, F. (2015). *Colibríes de Colombia*.
- Baker, H., Baker, I., & Hodges, S. (1998). Sugar Composition of Nectars and Fruits Consumed by Birds and Bats in the Tropics and Subtropics. 30(4), 559–586.
- Baker, H. G. (1975). Sugar Concentrations in Nectars from Hummingbird Flowers. *Biotropica*, 7(1), 37–41. <https://doi.org/10.2307/2989798>.
- Baldwin, M., Toda, Y., Nakagita, T., O’Connell, M., Klasing, K., Misaka, T., ... Liberles, S. (2014). Evolution of sweet taste perception in hummingbirds by transformation of the ancestral umami receptor, 929. <https://doi.org/10.1126/science.1255097>
- Bascompte, J. (2009). *Mutualistic networks*.
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant - Animal Mutualistic Networks : The Architecture of Biodiversity. *Annual Review*, 38(2007), 567–593. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818>
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2008). Redes mutualistas de especies. *Investigación y Ciencia*, 1–10. Retrieved from [http://www.investigacionyciencia.es/Archivos/09-08\\_Bascompte.pdf](http://www.investigacionyciencia.es/Archivos/09-08_Bascompte.pdf)
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2013). *Mutualistic Networks*. <https://doi.org/10.1515/9781400848720>
- Bascompte, J., Jordano, P., Melian, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(16), 9383–9387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>
- Bascompte, J., Jordano, P., & Olesen, J. M. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312(5772), 431–433. <https://doi.org/10.1126/science.1123412>
- Bascompte, J., Jordano, P., Pascual, M., & Dunne, J. (2007). The Structure of Plant-Animal

- Mutualistic Networks. *Ecological Networks*, (January 2006), 143–159.
- Bawa, K. (1990). Plant-Pollinator Interactions In Tropical Rain Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21(1), 399–422. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.21.1.399>
- Begoña, H. (2011). La Palinología Aplicada Al Estudio De Contextos De Cronología Medieval en la Península Ibérica: estado de la cuestión. *Arkeogazte*, 1, 97–124.
- Bleiweiss, R., Kirsch, J. A. W., & Matheus, J. C. (1997). DNA hybridization evidence for the principal lineages of hummingbirds (Aves: Trochilidae). *Molecular Biology and Evolution*, 14(3), 325–343. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025767>
- Blüthgen, N., & Klein, A. M. (2011). Functional complementarity and specialisation: The role of biodiversity in plant-pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology*, 12(4), 282–291. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.11.001>
- Bolten, A. B., Feinsinger, P., Baker, H. G., & Baker, I. (1979). On the calculation of sugar concentration in flower nectar, 304, 301–304.
- Brodie, J., Aslan, C., Rogers, H., Redford, K., Maron, J., Bronstein, J., & Groves, C. (2014). Secondary extinctions of biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 29(12), 664–672. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.09.012>
- Brosi, B. J., & Briggs, H. M. (2013). Single pollinator species losses reduce floral fidelity and plant reproductive function. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(32), 13044–13048. <https://doi.org/10.1073/pnas.1307438110>
- Burbano, J. (2012). *EVALUACIÓN DE LA HIPÓTESIS DE CO-EVOLUCIÓN MORFOLÓGICA PICO COLIBRÍ-COROLA PLANTA EN UN SISTEMA COLIBRÍ-FLOR ALTO ANDINO EN EL SUR DE COLOMBIA (VOLCÁN GALERAS)*.
- Carnicer, J., Jordano, P., & Melian, C. J. (2009). The temporal dynamics of resource use by frugivorous birds: a network approach. *Ecology*, 90(7), 1958–1970. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1890/07-1939.1%5Cnfile://c:/Documents and Settings/Cristina/Meus documentos/My Dropbox/Meu Documentos/Papers/2009/Carnicer etal 2009 Ecology.pdf>
- Castaño, J. (2009). *Murciélagos Frigívoros Y Plantas Quiropterocoras: Descubriendo La Estructura De Sus Interacciones Mutualistas En Una Selva Semi-Caducifolia*.
- Costanza, R., D'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., ... van den Belt, M. (1998). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630), 253–260. <https://doi.org/10.1038/387253a0>
- Cresswell, J. E., & Galen, C. (1991). Frequency-Dependent Selection and Adaptive Surfaces for Floral Character Combinations: The Pollination of *Polemonium viscosum*. *The American Naturalist*, 138(6), 1342. <https://doi.org/10.1086/285290>
- Cruden, R. (1972). Pollinators in High-Elevation Ecosystems: Relative Effectiveness of Birds and Bees, (September 1971), 1971–1972.

- Cuesta, F., Llambí, L., Sevink, J., & De Biévre, B. (2013). Diversidad de la vegetación en dos paramos de Venezuela: un enfoque multiescalar con fines de conservación. *Avances En Investigación Para La Conservación de Los Páramos Andinos. CONDESAN. Quito*, (July), 41–68.
- Dalsgaard, B., Carstensen, D. W., Fjeldså, J., Maruyama, P. K., Rahbek, C., Sandel, B., ... Sutherland, W. J. (2014). Determinants of bird species richness, endemism, and island network roles in Wallacea and the West Indies: Is geography sufficient or does current and historical climate matter? *Ecology and Evolution*, 4(20), 4019–4031. <https://doi.org/10.1002/ece3.1276>
- Dalsgaard, B., Magård, E., Fjeldså, J., González, A. M. M., Rahbek, C., Olesen, J. M., ... Svenning, J. C. (2011). Specialization in plant-hummingbird networks is associated with species richness, contemporary precipitation and quaternary climate-change velocity. *PLoS ONE*, 6(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025891>
- Dalsgaard, B., Trøjelsgaard, K., Martín González, A. M., Nogués-Bravo, D., Ollerton, J., Petanidou, T., ... Olesen, J. M. (2013). Historical climate-change influences modularity and nestedness of pollination networks. *Ecography*, 36(12), 1331–1340. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00201.x>
- Dáttilo, W., Marquitti, F. M. D., Guimarães, P. R., & Izzo, T. J. (2014). The structure of ant – plant ecological networks : Is abundance enough ? *Ecology*, 95(2), 475–485. <https://doi.org/10.1890/12-1647.1>
- Dicks, L. V., Corbet, S. a., & Pywell, R. F. (2002). Compartmentalization in plant – insect flower visitor webs. *Journal of Animal Ecology*, 71, 32–43. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00572.x>
- Dormann, C. F., Gruber, B., & Fründ, J. (2008). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*, 8(October), 8–11. <https://doi.org/10.1159/000265935>
- Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002a). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increase with connectance. *Ecology Letters*, 5, 558–567. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00354.x>
- Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002b). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increase with connectance. *Ecology Letters*, 5, 558–567. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00354.x>
- Eardley, C; Roth, D; Clarke, J; Buchman, S. (2006). *Pollinators and pollination: A resource book for policy and practice.*
- Ehrlich, P. y Raven, P. (1964). Butterflies and Plants : A Study in Coevolution Author ( s ): Paul R . Ehrlich and Peter H . Raven Reviewed work ( s ): Published by : Society for the Study of Evolution Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/2406212> ., 18(4), 586–608. <https://doi.org/10.1079/IVP2001184>
- Elberling, H., & Olesen, J. (1999). The structure of a high latitude plant- flower visitor system:

- the dominance of flies. *Ecography*, 22(3), 314–323. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1999.tb00507.x>
- Elton. (1927). *Animal Ecology.pdf*.
- Faegri, K., & Van Der Pijl, L. (1979). *The principles of pollination ecology*.
- Fallis, A. . (2013). Specialization and generalization in plant-pollinator interactions. *Journal of Chemical Information and Modeling*, 53(9), 1689–1699. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Feinsinger, P. (1983). Variable Nectar Secretion in a Heliconia Species Pollinated by Hermit Hummingbirds. *Biotropica*, 15(1), 48. <https://doi.org/10.2307/2387998>.
- Feinsinger, P., & Colwell, R. (1978). Community Organization among Neotropical Nectar-Feeding Birds, 18(4), 779–795.
- Feinsinger, P., Wolfe, J. a, & Swarm, L. E. E. a N. N. (1982). Island Ecology : Reduced Hummingbird Diversity and the Pollination Biology of Plants , Trinidad and Tobago , West Indies Author ( s ): Peter Feinsinger , James A . Wolfe , Lee Ann Swarm Published by : Ecological Society of America Stable URL : <http://www.America>, 63(2), 494–506.
- Fenster, C., Armbruster, S., Wilson, P., Dudash, M., & Thomson, J. (2004). Pollination Syndromes and Floral Specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(1), 375–403. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132347>
- Fenster, C. B., & Dudash, M. R. (2015). SPATIOTEMPORAL VARIATION IN THE ROLE OF HUMMINGBIRDS AS POL.pdf, 82(3), 844–851.
- Fleming, T. H., & Muchhala, N. (2008). Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: Pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *Journal of Biogeography*, 35(5), 764–780. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01833.x>
- Fort, H., Vázquez, D. P., & Lan, B. L. (2016). Abundance and generalisation in mutualistic networks: Solving the chicken-and-egg dilemma. *Ecology Letters*, 19(1), 4–11. <https://doi.org/10.1111/ele.12535>
- Fortuna, M. A., Popa-Lisseanu, A. G., Ibáñez, C., & Bascompte, J. (2009). The roosting spatial network of a bird-predator bat. *Ecology*, 90(4), 934–944. <https://doi.org/10.1890/08-0174.1>
- Galen, C. (1999). Why Do Flowers Vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *BioScience*, 49(8), 631–640. <https://doi.org/10.2307/1313439>
- Galen, C., & Cuba, J. (2001). Down the tube: Pollinators, predators, and the evolution of flower shape in the alpine skypilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution*, 55(10), 1963–1971. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb01313.x>
- Gentry, A. H. (1982). Neotropical Floristic Diversity: Phytogeographical Connections Between Central and South America, Pleistocene Climatic Fluctuations, or an Accident of the

- Andean Orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69(3), 557.  
<https://doi.org/10.2307/2399084>
- González-Castro, A., Yang, S., Nogales, M., & Carlo, T. A. (2012). What determines the temporal changes of species degree and strength in an oceanic island plant-disperser network? *PLoS ONE*, 7(7), 19–23. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041385>
- Guimarães, P. R., Rico-Gray, V., Furtado Dos Reis, S., & Thompson, J. N. (2006). Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1597), 2041–2047. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3548>
- Guimera, R., & Amaral, L. (2005). Functional catography of complex metabolic networks. *Nature*, 433(7028), 895–900.
- Gutiérrez, E., & Rojas, S. (2001). Dinámica anual de la interacción colibrí -flor en ecosistemas altoandinos del volcán Galeras, Sur de Colombia.
- Gutiérrez, E., Rojas, S., & Stiles, F. G. (2004). DINÁMICA ANUAL DE LA INTERACCIÓN COLIBRÍ-FLOR EN ECOSISTEMAS ALTOANDINOS, *19*(May 2007), 13–16.
- Hausdorf, B., & Hennig, C. (2007). Null model tests of clustering of species, negative co-occurrence patterns and nestedness in meta-communities. *Oikos*, 116(5), 818–828. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15661.x>
- Hazlehurst, J., Tinoco, B., & Karubian, J. (2016). POLLINATION ECOLOGY OF OREOCALLIS GRANDIFLORA ( PROTEACEAE ) AT, (November).
- Hegland, S. J., Dunne, J., Nielsen, A., & Memmott, J. (2010). How to monitor ecological communities cost-efficiently: The example of plant-pollinator networks. *Biological Conservation*, 143(9), 2092–2101. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.05.018>
- Herrera, C. M., & Pellmyr, O. (2002). *Plant-animal interactions : an evolutionary approach*. Blackwell Science. Retrieved from <https://www.wiley.com/en-us/Plant+Animal+Interactions%3A+An+Evolutionary+Approach-p-9780632052677>
- Hoagland, B. W., & Collins, S. L. (2007). Gradient models, gradient analysis, and hierarchical structure in plant communities. *Oikos*, 78(1), 23–30. <https://doi.org/10.2307/3545796>
- J., B. A. & M. (2001). The Fragility of Extreme Specialization : Passiflora mixta and its Pollinating Hummingbird *Ensifera ensifera* Author ( s ): Annika Büchert Lindberg and Jens Mogens Olesen Published by : Cambridge University Press Stable URL : [http://www.jstor.org/stable/30,17\(2\),323-329](http://www.jstor.org/stable/30,17(2),323-329).
- Jeong, H., Tombor, B., Albert, R., Oltval, Z. N., & Barabási, A. L. (2000). The large-scale organization of metabolic networks. *Nature*, 407(6804), 651–654. <https://doi.org/10.1038/35036627>
- Johnson, S. D., & Steiner, K. E. (2000). Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution*, 15(4), 140–143. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01811-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01811-X)

- Jordán, F., Liu, W. C., & Davis, A. J. (2006). Topological keystone species: Measures of positional importance in food webs. *Oikos*, *112*(3), 535–546. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.13724.x>
- Jordano, P., Vazquez, D & Bascompte, J. (2009). Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. *Ecología y Evolucion de Interacciones Planta-Animal*, (June), 399. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Jordano, P. (1987). PATTERNS OF MUTUALISTIC INTERACTIONS IN POLLINATION nonzero element ( interacting pair of species ), estimates can be made of I , the relative magnitude of interaction . Examination of both the fraction of mutualistic interactions established and the freq, *129*(5), 657–677.
- Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. (2003). Invariant properties in coevolutionary network of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, *6*, 69–81.
- Kaiser-Bunbury, C. N., & Blüthgen, N. (2015). Integrating network ecology with applied conservation: A synthesis and guide to implementation. *AoB PLANTS*, *7*. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv076>
- Kashtan, N., & Alon, U. (2005). Spontaneous evolution of modularity and network motifs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *102*(39), 13773–13778. <https://doi.org/10.1073/pnas.0503610102>
- Kissling, W. D., & Schleuning, M. (2015). Multispecies interactions across trophic levels at macroscales: Retrospective and future directions. *Ecography*, *38*(4), 346–357. <https://doi.org/10.1111/ecog.00819>
- Klein, A. M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *274*(1608), 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Kolasa, J. (2005). Complexity, system integration, and susceptibility to change: Biodiversity connection. *Ecological Complexity*, *2*(4), 431–442. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2005.05.002>
- Kolasa, J. (2006). A community ecology perspective on variability in complex systems: The effects of hierarchy and integration. *Ecological Complexity*, *3*(1), 71–79. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2005.08.001>
- Levey, D. J., & Silva, W. R. (2002). *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CABI Publishing. <https://doi.org/10.1079/9780851995250.0451>
- López De Viles, N. (1994). Plan guía para el Plan de Manejo del Santuario de Flora y Fauna Galeras. (2005). Plan De Manejo 2006-2010 Santuario De Flora Y Fauna Galeras, 228.
- Malo, J. E., & Baonza, J. (2002). Are there predictable clines in plant-pollinator interactions along altitudinal gradients? The example of *Cytisus scoparius* (L.) Link in the Sierra de Guadarrama (Central Spain). *Diversity and Distributions*, *8*(6), 365–371.

<https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2002.00161.x>

- Martín González, A. M., Dalsgaard, B., & Olesen, J. M. (2010). Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological Complexity*, 7(1), 36–43. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2009.03.008>
- Martínez, C. (1990). and Ecological Correlates of Dietary , Phylogenetic , in *Birds and Maltase Intestinal Sucrase Activity del Rio*, 63(5), 987–1011.
- Maruyama, P., Vizentin-Bugoni, J., Oliveira, G, Oliveira, P., & Dalsgaard, B. (2014). Morphological and spatio-temporal mismatches shape a neotropical savanna plant-hummingbird network. *Biotropica*, 46(6), 740–747. <https://doi.org/10.1111/btp.12170>
- Medan, D., Montaldo, N. H., Devoto, M., Mantese, A., Vasellati, V., Roitman, G. G., & Bartoloni, N. H. (2002). Plant-Pollinator Relationships at Two Altitudes in the Andes of Mendoza, Argentina. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 34(3), 233. <https://doi.org/10.2307/1552480>
- Mello, M., Marquitti, F., Guimarães, P., Kalko, E., Jordano, P., & de Aguiar, M. (2011). The modularity of seed dispersal: Differences in structure and robustness between bat- and bird-fruit networks. *Oecologia*, 167(1), 131–140. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1984-2>
- Mello, M., Rodrigues, F., Costa, L., Kissling, W., Şekercioğlu, Ç., Marquitti, F., & Kalko, E. (2015). Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos*, 124(8), 1031–1039. <https://doi.org/10.1111/oik.01613>
- Memmot, J. (2006). Biodiversity loss and ecological network structure. *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*, (March 2014), 325–350.
- Memmott, J. (1999). The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters*, 2(5), 276–280. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.1999.00087.x>
- Memmott, J., & Waser, N. (2002). Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1508), 2395–2399. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2174>
- Memmott, J., Waser, N., & Price, M. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1557), 2605–2611. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2909>
- Mendonça, L., & Anjos, L. dos. (2006). Feeding behavior of hummingbirds and perching birds on *Erythrina speciosa* Andrews (Fabaceae) flowers in an urban area, Londrina, Paraná, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(1), 42–49. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752006000100002>
- Montoya, J. M., Pimm, S. L., & Solé, R. V. (2006). Ecological networks and their fragility. *Nature*, 442(7100), 259–264. <https://doi.org/10.1038/nature04927>
- Müller, H. (1883). The fertilisation on flowers.

- Namba, T., Tanabe, K., & Maeda, N. (2008). Omnivory and stability of food webs. *Ecological Complexity*, 5(2), 73–85. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2008.02.001>
- Newman, M. E. J. (2004). Analysis of weighted networks. *Physical Review E - Statistical Physics, Plasmas, Fluids, and Related Interdisciplinary Topics*, 70(5), 9. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.70.056131>
- Nielsen, A., & Bascompte, J. (2007). Ecological networks, nestedness and sampling effort. *Journal of Ecology*, 95(5), 1134–1141. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01271.x>
- Nooy, W., Mrvar, A. y Batagelj, V. (2005). Exploratory Social Network Analysis with Pajek, Models and Methods in Social Network Analysis. *Sociology*, 40(5), 965–968. <https://doi.org/10.1177/0038038506067527>
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., Elberling, H., Rasmussen, C., & Jordano, P. (2011). Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1706), 725–732. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1371>
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50), 19891–19896. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Elberling, H., & Jordano, P. (2008). Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology*, 89(6), 1573–1582. <https://doi.org/10.1890/07-0451.1>
- Palacio, R. (2014). ESTRUCTURA DE LA RED DE INTERACCIONES MUTUALISTAS ENTRE PLANTAS Y AVES FRUGÍVORAS EN EL BOSQUE NUBLADO DE SAN ANTONIO -KM 18, VALLE DEL CAUCA.
- Palacio, R. D., Valderrama-Ardila, C., & Kattan, G. H. (2016). Generalist Species Have a Central Role In a Highly Diverse Plant – Frugivore Network. *Biotropica*, 43(3), 349–355. <https://doi.org/10.1111/btp.12290>
- Patterson, B. D., & Atmar, W. (1986). Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28(1–2), 65–82. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1986.tb01749.x>
- Poisot, T., Cirtwill, A. R., Cazelles, K., Gravel, D., Fortin, M. J., & Stouffer, D. B. (2016). The structure of probabilistic networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(3), 303–312. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12468>
- Presley, S. J., & Willig, M. R. (2010). Bat metacommunity structure on Caribbean islands and the role of endemics. *Global Ecology and Biogeography*, 19(2), 185–199. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00505.x>
- Proctor, M., Yeo, P., & Lack, A. (1996). *The natural history of pollination*. Timber Press.
- Pyke, G., & Waser, N. (1981). The Production of Dilute Nectars by Hummingbird and Honeyeater Flowers. *Biotropica*, 13(4), 260–270. <https://doi.org/10.2307/2387804>

- Ramírez-Burbano, M. B., Stiles, F. G., González, C., Amorim, F. W., Dalsgaard, B., & Maruyama, P. K. (2017). The role of the endemic and critically endangered Colorful Puffleg *Eriocnemis mirabilis* in plant-hummingbird networks of the Colombian Andes. *Biotropica*, 49(4), 555–564. <https://doi.org/10.1111/btp.12442>
- Ramírez, M. (2013). *Redes de interacción mutualista colibrí-flor en el Parque Nacional Natural Munchique: ¿La pérdida de un colibrí endémico y en peligro crítico de extinción, acarrea el colapso del sistema? Ornitología Colombiana*. Retrieved from <http://asociacioncolombianadeornitologia.org/revista-ornitologia-colombiana-13/>
- Rejmánek, M., & Starý, P. (1979). Connectance in real biotic communities and critical values for stability of model ecosystems [9]. *Nature*. <https://doi.org/10.1038/280311a0>
- Rezende, E. L., Lavabre, J. E., Guimarães, P. R., Jordano, P., & Bascompte, J. (2007). Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature*, 448(7156), 925–928. <https://doi.org/10.1038/nature05956>
- Rico, A. (2008). Morfología y forrajeo para buscar artrópodos por colibríes altoandinos. *Ornitología Colombiana*, 7(7), 43–58.
- Rico, A. (2017). Relating form to function in the hummingbird feeding apparatus. *PeerJ*, 5(June), e3449. <https://doi.org/10.7717/peerj.3449>
- Saavedra, S., Stouffer, D. B., Uzzi, B., & Bascompte, J. (2011). Strong contributors to network persistence are the most vulnerable to extinction. *Nature*, 478(7368), 233–235. <https://doi.org/10.1038/nature10433>
- Sales-Pardo, M., Guimerà, R., Moreira, A. A., & Amaral, L. A. N. (2007). Extracting the hierarchical organization of complex systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(39), 15224–15229. <https://doi.org/10.1073/pnas.0703740104>
- Santamaria, R.-G. L. (2007). Linkage Rules for Plant – Pollinator Networks Trait Complementarity or Exploitation Barriers(2).pdf, 5(2). <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0050031.t001>
- Sazatornil, F., Benitez, S., Cocucci, A., Mor, M., Kitching, I., Schlumpberger, B., ... Amorim, F. (2016). Beyond neutral and forbidden links : morphological matches and the assembly of mutualistic hawkmoth – plant networks. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12509>
- Schleuning, M., Fründ, J., & García, D. (2012). Predicting ecosystem functions from biodiversity and mutualistic networks: An extension of trait-based concepts to plant-animal interactions. *Ecography*, 38(4), 380–392. <https://doi.org/10.1111/ecog.00983>
- Schleuning, M., Fründ, J., Klein, A. M., Abrahamczyk, S., Alarcón, R., Albrecht, M., ... Blüthgen, N. (2012). Specialization of mutualistic interaction networks decreases toward tropical latitudes. *Current Biology*, 22(20), 1925–1931. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.08.015>
- Schleuning, M., Ingmann, L., Strauß, R., Fritz, S. A., Dalsgaard, B., Matthias Dehling, D., ...

- Dormann, C. F. (2014). Ecological, historical and evolutionary determinants of modularity in weighted seed-dispersal networks. *Ecology Letters*, *17*(4), 454–463. <https://doi.org/10.1111/ele.12245>
- Schondube, J., & Martínez, C. (2003). in Sugar Preferences and Consequences Birds : Mechanisms, *17*(4), 445–453.
- Sekercioglu, C. H. (2006). Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology and Evolution*, *21*(8), 464–471. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.05.007>
- Strogatz, S. (2001). Exploring complex networks. *Nature*, *410*(6825), 268–276. <https://doi.org/10.1038/35065725>.
- Solé, R. V., & Montoya, J. M. (2001). Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *268*(1480), 2039–2045. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1767>
- Sonne, J., Martín González, A. M., Maruyama, P. K., Sandel, B., Vizentin-Bugoni, J., Schleuning, M., ... Dalsgaard, B. (2016). High proportion of smaller ranged hummingbird species coincides with ecological specialization across the Americas. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *283*(1824). <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2512>
- Stebbins, G. L. (1970). Adaptive Radiation of Reproductive Characteristics in Angiosperms, I: Pollination Mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *1*(1), 307–326. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.01.110170.001515>
- Stiles, F. G. (1985). Seasonal Patterns and Coevolution in the Hummingbird-Flower Community of a Costa Rican Subtropical Forest. *Ornithological Monographs*, (36), 757–787. <https://doi.org/10.2307/40168315>
- Stiles, F. G. (1995). Hummingbirds of a tropical wet forest. *Society*, *97*(4), 853.
- Stiles, F. G., & Freeman, C. E. (1993). Patterns in Floral Nectar Characteristics of Some Bird-Visited Plant Species From Costa Rica. *Biotropica*, *25*(2), 191–205. <https://doi.org/10.2307/2389183>
- Stiles, G. (1975). Ecology , Flowering Phenology , and Hummingbird Pollination of Some Costa Rican Heliconia Species Author ( s ): F . Gary Stiles Reviewed work ( s ): Published by : Ecological Society of America Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1934961> . OF SOME CO, *56*(2), 285–301.
- Stiles, G. (1976). Taste preferences, color preferences, and flower choice in hummingbirds. *The Condor*, *78*(1), 10–26. <https://doi.org/10.2307/1366912>
- Stiles, G. (1981). Geographical Aspects of Bird-Flower Coevolution, with Particular Reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *68*(2), 323. <https://doi.org/10.2307/2398801>
- Temeles, E. J. (1996). A new dimension to hummingbird - Flower relationships. *Oecologia*, *105*(4), 517–523. <https://doi.org/10.1007/BF00330015>

- Temeles, E. J., Koulouris, C. R., Sander, S. E., & Kress, W. J. (2009). Effect of flower shape and size on foraging performance and trade-offs in a tropical hummingbird. *Ecology*, *90*(5), 1147–1161. <https://doi.org/10.1890/08-0695.1>
- Temeles, E. J., Linhart, Y. B., Masonjones, M., & Masonjones, H. D. (2002). The Role of Flower Width in Hummingbird Bill Length-Flower Length Relationships1. *Biotropica*, *34*(1), 68–80. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00243.x>
- Terasmae, J. (1970). Quaternary palynology - its scope, problems and potential uses. *Geoscience and Man*, *1*(1), 23–27. <https://doi.org/10.1080/00721395.1970.9989695>
- Thompson, J. N. (2005). *The geographic mosaic of coevolution*. University of Chicago Press.
- Thompson, J. N. (2006). Mutualistic webs of species. *Science*, *312*(5772), 372–373. <https://doi.org/10.1126/science.1126904>
- Vázquez, D., Bluthgen, N., Cagnolo, L., & Chacoff, N. (2009). Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: A review. *Annals of Botany*, *103*(9), 1445–1457. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp057>
- Vázquez, D. P., Ramos-Jiliberto, R., Urbani, P., & Valdovinos, F. S. (2015). A conceptual framework for studying the strength of plant-animal mutualistic interactions. *Ecology Letters*, *18*(4), 385–400. <https://doi.org/10.1111/ele.12411>
- Vázquez, D. P., & Simberloff, D. (2002). Ecological Specialization and Susceptibility to Disturbance: Conjectures and Refutations. *The American Naturalist*, *159*(6), 606–623. <https://doi.org/10.1086/339991>
- Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P. K., & Sazima, M. (2014). Processes entangling interactions in communities: Forbidden links are more important than abundance in a hummingbird-plant network. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *281*(1780). <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2397>
- Waser, N. M., & Ollerton, J. (2006a). *Plant-pollinator interactions : from specialization to generalization*. University of Chicago Press.
- Waser, N. M., & Ollerton, J. (2006b). *Plant-pollinator interactions : from specialization to generalization*. University of Chicago Press.
- Winfree, R., Williams, N. M., Dushoff, J., & Kremen, C. (2014). Species Abundance, Not Diet Breadth, Drives the Persistence of the Most Linked Pollinators as Plant-Pollinator Networks Disassemble. *The American Naturalist*, *183*(5), 600–611. <https://doi.org/10.1086/675716>
- Wolf, L. L., Stiles, F. G., & Hainsworth, F. R. (1976). Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology*, *45*(2), 349–379. <https://doi.org/10.2307/3879>
- Yan B. Linhart, William H. Busby, J. H. B. and P. F. (1987). Forager Behavior , Pollen Dispersal , and Inbreeding in Two Species of Hummingbird-Pollinated Plants Author ( s ): Yan B . Linhart , William H . Busby , James H . Beach and Peter Feinsinger Reviewed work ( s ):

Published by : Society for the Study of Evol, *41*(3), 679–682.

Yodzis. (1980). The connectance of real ecosystems. *Nature (London)* 284:544–545.pdf.

## ANEXOS

*Anexo A. Glosario Redes complejas de interacción*

Término	Definición
<b>Conectancia:</b>	Proporción de interacciones que se establecen en la red en relación con el número de interacciones que serían posibles; su fórmula depende del tipo de red (unipartita o bipartita) y la naturaleza de las conexiones (dirigido o no dirigido, etc.).
<b>Conectado:</b>	Se dice que un gráfico está conectado, cuando hay una ruta posible entre todos sus vértices; gráfico con sólo un componente.
<b>Conectividad:</b>	Es el número de compañeros de interacción de una especie, una medida de su grado de generalización.
<b>Distribución del grado:</b>	Es la distribución de la cantidad de conexiones (grado $k$ ) que cada vértice tiene en una red, en la forma de un histograma; generalmente representado cumulativamente como la probabilidad de que un vértice tenga $k$ o más conexiones, por lo general sigue la ley de potencia (libre escala), o la ley de potencia truncada (gran escala) en muchas redes complejas.
<b>Enlace:</b>	Relación entre dos nodos o vértices (especies)
<b>Modularidad:</b>	Propiedad de la red relacionada con el número de subconjuntos de vértices y la conectividad entre ellos, un módulo es un subconjunto de vértices, donde la densidad de las conexiones entre los vértices es mayor que el módulo entre estos y otros vértices (relacionado con el concepto de comunidad).
<b>Red:</b>	Un grafo con información adicional de la naturaleza de los vértices y aristas, definición matemática: grafo sobre el cual incide una función de valores de las aristas.
<b>Red ponderada:</b>	Una red es ponderada cuando contiene información no sólo acerca de que los vértices están conectados entre sí, sino que también asigna un peso a cada uno de estas aristas, el peso de las aristas en una red mutualista se puede definir, por ejemplo, como el número de veces en el que una especie de abejas se observaron visitando una especie de planta, también llamada red cuantitativa.
<b>Topología:</b>	Estructura general de un grafo, considerando su tamaño, su grado y su disposición de las

	aristas. La topología de la red de interacciones es la forma en que se distribuyen los enlaces entre las especies, esto es, la distribución del grado, k, o el número de interacciones por especie.
<b>Vértice:</b>	Unidad menor en una red; sinónimos: nodo, punto, elemento, objeto.

**Anexo B.** Listado de las familias y especies de plantas encontradas dentro del SFFG.

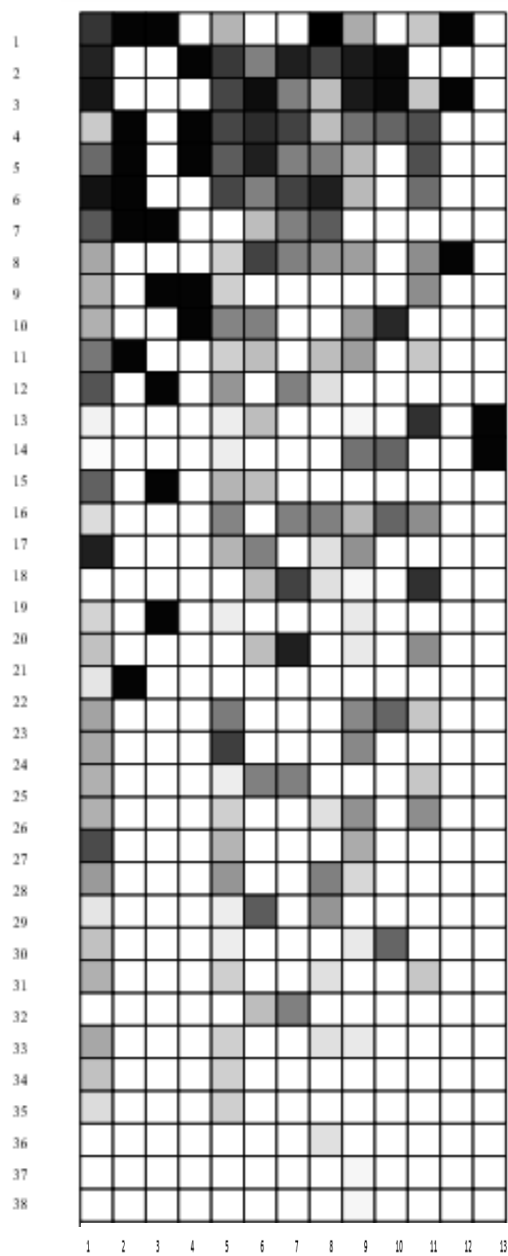
<b>Familia</b>	<b>Especies de Plantas</b>
Alstroemeriaceae	Bomarea linifolia
	Bomarea sp
Asteraceae	Barnadesia espinosa
	Espeletia sp
Bromeliaceae	Guzmania bakeri
	Guzmania candelabrum
	Puyaclava herculis
	Racinaea tetranta
	Tilandsia complanata
Campanulaceae	Tilandsia orbicularis
	Centropogon sp
	Siphocampylus giganteus
Desfontainaceae	Siphocampylus paramícola
	Desfontainae espinosa
Ericaceae	Desfontainea sp
	Bejaria resinosa
	Cavendishia sp
	Disterigma codonanthum
	Disterigma sp
	Ericaceae sp
	Gaultheria erecta
	Gaultheria insipida
	Macleanea rupestris
	Pernettya prostrata
	Plutarchia_sp
Loranthaceae	Vaccinium floribundum
	Gaiadendron punctatum
Melastomataceae	Tristerix longibracteatus
	Brachyotum ledifolium

	Brachyotum lindenii
	Brachyotum sp3
	Tibouchina mollis
	Tibouchina sp
Onagraceae	Fucshia corollata
	Fucshia sp
Pinaceae	Pinus sp1
	Pinus sp2
Xanthorrhoeaceae	Kniphofia uvaria

**Anexo C.** Listado de las familias y especies de colibríes encontrados dentro del SFFG.

<b>Familia</b>	<b>Especies de Colibríes</b>
	Eriocnemis mosquera
	Chalcostigma herrani
	Lesvia victoriae
	Ranphomicron microrynchum
	Pterophanes cyanopterus
	Aglaectis cupripenis
	Colibrí coruscans
	Metallura tyrianthina
	Coeligena lutetiae
	Lafresnaya lafresnayi
	Eriocnemis vestita
	Colibrí thalassinus
Trochilidae	Eriocnemis derbyi

**Anexo D.** Matriz de interacciones a manera de cuadrícula, visualizando las especies de plantas en las filas y las de colibríes en las columnas (indicando en escala de grises la intensidad de la interacción entre cada planta y animal.)



**Anexo E.** Tabla de frecuencias usada para el análisis de la red de interacción del SFFG.

	E_mosquera	C_herrani	L_victoriae	R_microorync	P_cyanopter	A_cupripeni	C_coruscans	M_tyrianthir	C_lutetiae	L_lafresnayi	E_vestita	C_thalassinu	E_derbyi
B_espinoza	0,02515723	0	0	0	0	0,16666667	0	0,02083333	0	0	0	0	0,08333333
B_ledifolium	0,32075472	0,33707865	0	0,42857143	0,33333333	0,11111111	0	0,25	0	0,5	0	0	0,22222222
B_lindenii	0,33962264	0,33707865	0	0,42857143	0,11111111	0,38888889	0,5	0,20833333	0,04545455	0	0	0	0,05555556
B_resinosa	0,37106918	0,05617978	0	0	0,22222222	0,11111111	0	0,20833333	0,13636364	0	0	0,5	0,33333333
B_linifolia	0,03144654	0	0	0	0	0	0	0,04166667	0	0	0	0	0
Bomarea_sp	0,06289308	0	0	0	0	0	0	0,04166667	0,09090909	0,5	0,5	0	0
Brachyotum_sp3	0,0754717	0,1011236	0	0,14285714	0	0	0	0,125	0,04545455	0	0	0	0
Cavendishia_sp	0,16981132	0	0	0	0,11111111	0,05555556	0	0	0	0	0,5	0,5	0,16666667
Centropogon_sp	0,04402516	0,13483146	0	0,14285714	0,22222222	0,27777778	0	0,20833333	0,18181818	0,5	0	0,5	0,05555556
D_codonanthum	0,06289308	0,08988764	0	0	0	0	0	0,04166667	0,09090909	0	0	0	0,02777778
Disterigma_sp	0,05031447	0	0	0	0	0	0	0,04166667	0	0	0	0	0
D_espinoza	0,33333333	0,08988764	0	0	0	0,11111111	0	0,0625	0	0	0	0	0,02777778
Desfontainea_sp	0,18238994	0,06741573	0	0	0	0	0	0,0625	0	0	0	0	0
Ericaceae_sp	0,02515723	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0
Espeletia_sp	0,00628931	0,13483146	0,5	0,14285714	0	0	0	0,02083333	0	0	0	0	0
Espeletiasp	0,01257862	0,01123596	0,5	0	0	0,05555556	0	0,02083333	0,27272727	0	0	0	0
Fuchsia_corollata	0	0,01123596	0	0	0,22222222	0,05555556	0	0	0,27272727	0	0	0	0,02777778
Fuchsia_sp	0,14465409	0	0	0	0	0,05555556	0	0,0625	0	0	0,5	0	0
G_bakeri	0,17610063	0	0	0	0,11111111	0	0	0,08333333	0	0	0,5	0	0,02777778
G_candelabrum	0,06918239	0,1011236	0	0	0	0	0	0,22916667	0	0	0	0	0
G_erecta	0,13207547	0,07865169	0	0	0	0,05555556	0	0,04166667	0,04545455	0	0	0,5	0,05555556
G_insipida	0,03144654	0,05617978	0	0,14285714	0,11111111	0	0	0,10416667	0,09090909	0	0	0	0,11111111
G_punctatum	0	0	0	0	0,11111111	0,05555556	0	0	0	0	0	0	0
M_rupestris	0,27044025	0,06741573	0	0	0	0	0,5	0,0625	0,04545455	0	0,5	0,5	0,58333333
P_prostrata	0,03773585	0,02247191	0	0	0	0	0	0,02083333	0	0	0,5	0	0
Pinus_sp1	0	0,01123596	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus_sp2	0	0,01123596	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Plutarchia_sp	0,01470588	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Puyadava-herculis	0,06289308	0	0	0	0,11111111	0,11111111	0	0,02083333	0,04545455	0	0	0	0
R_tetranta	0,06918239	0,02247191	0	0	0	0	0	0,04166667	0	0	0	0	0,02777778
S_giganteus	0,13836478	0,05617978	0	0	0,11111111	0,33333333	0	0,16666667	0,18181818	0,5	0	0,5	0,11111111
S_paramicola	0,06918239	0,07865169	0	0	0,11111111	0,22222222	0,5	0,04166667	0,09090909	0	0	0	0,08333333
T_complanata	0,08176101	0,03370787	0	0	0	0	0	0,08333333	0	0	0	0	0,11111111
T_longebracteatus	0,05031447	0,02247191	0	0	0,33333333	0,05555556	0	0	0,09090909	0	0	0	0
T_orbicularis	0,06289308	0	0	0	0	0	0	0,04166667	0,04545455	0	0	0	0,02777778
Tibouchina_mollis	0,06289308	0,07865169	0	0,28571429	0	0,11111111	0	0,10416667	0	0,5	0	0	0
Tibouchina_sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,02777778
V_floribundum	0,05031447	0,02247191	0	0,14285714	0	0	0	0,02083333	0	0	0	0	0

**Anexo F.** Listado de especies de plantas y su abreviatura usada en el análisis de la red de interacción

Especie	Abreviatura	Número
Pernettya prostrata	Per_pro	19
Guzmania bakeri	Guz_bak	15
Guzmania candelabrum	Guz_cand	12
Cavendishia sp	Cav_sp	7
Ericaceae sp	Eric_sp	21
Macleanea rupestris	Mac_rup	1
Bomarea sp	Bom_sp	9
Tibouchina sp	Tib_sp	36
Gaultheria insipida	Gaul_ins	11

Bejaria resinosa	Bej_res	6
Tilandsia complanata	Til_com	28
Disterigma sp	Dist_sp	34
Bomarea linifolia	Bom_lin	35
Racinaea tetranta	Rac_tet	34
Siphocampylus giganteus	Sip_gig	5
Barnadesia espinosa	Bar_esp	29
Desfontainae espinosa	Desf_esp	17
Desfontainea sp	Desf_sp	27
Centropogon sp	Cent_sp	4
Kniphofia uvaria	Llam_sp	32
Gaultheria erecta	Gaul_ere	24
Brachyotum ledifolium	Brac_led	2
Tilandsia orbicularis	Til_orb	31
Puyaclava herculis	Puy_cvh	25
Tibouchina mollis	Tib_moll	10
Siphocampylus paramícola	Sip_par	8
Tristerix longebracteatus	Tris_long	20
Brachyotum lindenii	Brac_lin	3
Gaiadendron punctatum	Gaia_pun	16
Disterigma codonanthum	Dist_cod	26
Brachyotum sp3	Brac_sp3	22
Vaccinium floribundum	Vac_flor	30
Fuchsia sp	Fucs_sp	18
Pinus sp1	Pin_sp	37
Pinus sp2	Pin_sp2	35
Fuchsia corollata	Fucs_cor	38
Espeletia sp	Esp_sp	14

**Anexo G.** Listado de especies de colibríes y su abreviatura usada en el análisis de la red de interacción

<b>Especie</b>	<b>Abreviatura</b>	<b>Número</b>
Eriocnemis vestita	Eri_ves	3
Colibrí thalassinus	Col_tha	2
Eriocnemis derbyi	Eri_der	8
Eriocnemis mosquera	Eri_mosq	1
Lafresnaya lafresnayi	Laf_lafr	4
Pterophanes cyanopterus	Pte_cyan	7
Metallura tyrianthina	Met_tyr	5

Aglaectis cupripenis	Agl_cupr	6
Chalcostigma herrani	Cha_her	9
Ranphomicron microrynchum	Ram_micr	10
Coeligena lutetiae	Coe_lut	11
Lesvia victoriae	Lev_vic	13
Colibrí coruscans	Col_cor	12

**Anexo H.** Datos de centralidad para cada hábitat estudiado en el SFFG.

Paramo					
Especies	Centralidad de grado	Especies	Centralidad de intermediación	Especies	Centralidad de cercanía
<i>E. mosquera</i>	0.84	<i>E. mosquera</i>	0.33	<i>C. thalassinus</i>	0.092
<i>C. herrani</i>	0.54	<i>C. herrani</i>	0.66	<i>E. mosquera</i>	0.084
<i>P. cyanopterus</i>	0.27			<i>A. cupripennis</i>	0.077
<i>B. lindenii</i>	0.71	<i>B. lindenii</i>	0.40	<i>B. lindenii</i>	0.088
<i>B. ledifolium</i>	0.57	<i>B. ledifolium</i>	0.34	<i>B. ledifolium</i>	0.085
<i>Centropogon sp</i>	0.57	<i>Cavendishia sp</i>	0.095	<i>Cavendishia sp</i>	0.051
Bosque					
Especies	Centralidad de grado	Especies	Centralidad de intermediación	Especies	Centralidad de cercanía
<i>E. mosquera</i>	0.91	<i>E. mosquera</i>	0.81	<i>E. mosquera</i>	0.15
<i>M. tyrianthina</i>	0.65	<i>M. tyrianthina</i>	0.18	<i>A. cupripennis</i>	0.15
<i>E. derbyi</i>	0.41			<i>M. tyrianthina</i>	0.12
<i>Centropogon sp</i>	0.87	<i>B. resinosa</i>	0.46	<i>B. resinosa</i>	0.087
<i>B. lindenii</i>	0.62	<i>M. rupestris</i>	0.21	<i>B. lindenii</i>	0.070
<i>B. ledifolium</i>	0.62	<i>B. ledifolium</i>	0.13	<i>B. ledifolium</i>	0.067
<i>M. rupestris</i>	0.62	<i>G. bakeri</i>	0.037	<i>M. rupestris</i>	0.065
Subpáramo					
Especies	Centralidad de grado	Especies	Centralidad de intermediación	Especies	Centralidad de cercanía
<i>M. tyrianthina</i>	0.82	<i>E. derbyi</i>	0.73	<i>E. derbyi</i>	0.18
<i>E. mosquera</i>	0.79	<i>C. herrani</i>	0.20	<i>C. lutetiae</i>	0.13

<i>C. herrani</i>	0.67	<i>A. cupripennis</i>	0.067	<i>R. microrynchum</i>	0.11
<i>C. lutetiae</i>	0.36			<i>E. mosquera</i>	0.10
<i>Centropogon sp</i>	0.89	<i>B. resinosa</i>	0.25	<i>B. ledifolium</i>	0.071
<i>B. lindenii</i>	0.78	<i>B. ledifolium</i>	0.23	<i>B. lindenii</i>	0.068
<i>S. giganteus</i>	0.78	<i>B. lindenii</i>	0.18	<i>B. resinosa</i>	0.066
<i>S. paramícola</i>	0.78	<i>Centropogon sp</i>	0.17	<i>Centropogon sp</i>	0.060

**Anexo I.** Importancia de los recursos florales (IVIR) para la comunidad de colibríes. Las casillas resaltadas indican las intensidades de uso que más aportan al IVIR.

COLIBRÍ PLANTA	E_mosquera	C_herrani	L_victoriae	R_microrync	P_cyanopter	A_cupripeni	C_coruscans	M_tyranthir	C_lutetiae	L_lafresnavi	E_vestita	C_thalassinu	E_derbyi	TOTAL
	PI*FI	PI*FI	PI*FI	PI*FI	PI*FI	PI*FI	PI*FI	PI*FI	PI*FI	PI*FI	PI*FI	PI*FI	PI*FI	IVIR
B_espínosa	0,00018643	0,05586939	0	0	0	0,01190476	0	0,00017507	0	0	0	0	0,00320513	0,07134078
B_ledifolium	0,03030621	0,05586939	0	0,01412873	0,05	0,00529101	0	0,02521008	0	0,1	0	0	0,02279202	0,30359744
B_lindenii	0,03397651	0,00155193	0	0,01412873	0,00555556	0,06481481	0,16666667	0,017507	0,0011655	0	0	0	0,0014245	0,30679121
B_resínosa	0,04055975	0	0	0	0,02222222	0,00529101	0	0,017507	0,01048951	0	0	0,07142857	0,05128205	0,21878011
Bomarea_línifoli	0,00029129	0	0	0	0	0	0	0,00070028	0	0	0	0	0	0,00099157
Bomarea_sp	0,00116518	0,00502825	0	0	0	0	0	0,00070028	0,004662	0,1	0,08333333	0	0	0,19488904
Brachyotum_sp3	0,00167785	0	0	0,00156986	0	0	0	0,00630252	0,0011655	0	0	0	0	0,01071573
Cavendishia_sp	0,00849413	0,0089391	0	0	0,00555556	0,00132275	0	0	0	0	0,08333333	0,07142857	0,01282051	0,19189395
Centropogon_sp	0,00057094	0,00397293	0	0,00156986	0,02222222	0,03306878	0	0,017507	0,01864802	0,1	0	0,07142857	0,0014245	0,27041283
D_codonanthum	0,00116518	0	0	0	0	0	0	0,00070028	0,004662	0	0	0	0,00035613	0,00688359
Disterigma_sp	0,00074571	0,00397293	0	0	0	0	0	0,00070028	0	0	0	0	0	0,00541893
D_espínosa	0,03272977	0,00223478	0	0	0	0,00529101	0	0,00157563	0	0	0	0	0,00035613	0,04218731
Desfontainea_sp	0,00979912	0	0	0	0	0	0	0,00157563	0	0	0	0	0	0,01137475
Ericaceae_sp	0,00018643	0,0089391	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,07142857	0	0,0805541
Espeletiasp	1,1652E-05	6,2077E-05	0,25	0,00156986	0	0	0	0,00017507	0	0	0	0	0	0,25181866
Fuchsia_corollata	4,6607E-05	6,2077E-05	0,25	0	0	0,00132275	0	0,00017507	0,04195804	0	0	0	0	0,29356455
Fuchsia_sp	0	0	0	0	0,02222222	0,00132275	0	0	0,04195804	0	0	0	0,00035613	0,06585914
G_bakeri	0,00616378	0	0	0	0	0,00132275	0	0,00157563	0	0,08333333	0	0	0	0,09239549
G_candelabrum	0,00913497	0,00502825	0	0	0,00555556	0	0	0,00280112	0	0	0,08333333	0	0,00035613	0,10620935
G_erecta	0,00140986	0,00304178	0	0	0	0	0	0,02118347	0	0	0	0	0	0,02563511
G_ínsípida	0,00513842	0,00155193	0	0	0	0,00132275	0	0,00070028	0,0011655	0	0	0,07142857	0,0014245	0,08273196
G_punctatum	0,00029129	0	0	0,00156986	0,00555556	0	0	0,00437675	0,004662	0	0	0	0,00569801	0,02215347
K_uvaria	0	0,00223478	0	0	0,00555556	0,00132275	0	0	0	0	0	0	0	0,00911308
M_rupestris	0,02154409	0,00024831	0	0	0	0	0,16666667	0,00157563	0,0011655	0	0,08333333	0,07142857	0,15705128	0,50301338
P_prostrata	0,00041946	0	0	0	0	0	0	0,00017507	0	0,08333333	0	0	0	0,08392787
Puyaclava-herculis	0,00116518	0,00024831	0	0	0,00555556	0,00529101	0	0,00017507	0,0011655	0	0	0	0	0,01360062
R_tetranta	0,00140986	0,00155193	0	0	0	0	0	0,00070028	0	0	0	0	0,00035613	0,0040182
S_giganteus	0,00563945	0,00304178	0	0	0,00555556	0,04761905	0	0,01120448	0,01864802	0,1	0	0,07142857	0,00569801	0,26883491
S_paramicola	0,00140986	0,00055869	0	0	0,00555556	0,02116402	0,16666667	0,00070028	0,004662	0	0	0	0,00320513	0,20392221
T_complanata	0,00196915	0,00024831	0	0	0	0	0	0,00280112	0	0	0	0	0,00569801	0,01071658
T_longebracteatus	0,00074571	0	0	0	0,05	0,00132275	0	0	0,004662	0	0	0	0	0,05673047
T_orbicularis	0,00116518	0,00304178	0	0	0	0	0	0,00070028	0,0011655	0	0	0	0,00035613	0,00642886
Tibouchina_mollis	0,00116518	0	0	0,00627943	0	0,00529101	0	0,00437675	0	0,1	0	0	0	0,11711237
Tibouchina_sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00035613	0,00035613
V_estipularis	0	0,00024831	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00024831
V_floribundum	0,00074571	6,2077E-05	0	0,00156986	0	0	0	0,00017507	0	0	0	0	0	0,00255272
Pinus_sp1	0	6,2077E-05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6,2077E-05
Pinus_sp2	0	6,2077E-05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6,2077E-05
<b>TOTAL</b>	<b>0,2214299</b>	<b>0,16773232</b>	<b>0,5</b>	<b>0,04238619</b>	<b>0,21111111</b>	<b>0,21428571</b>	<b>0,5</b>	<b>0,14373249</b>	<b>0,16200466</b>	<b>0,5</b>	<b>0,5</b>	<b>0,5</b>	<b>0,27421652</b>	