

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Análisis de la correspondencia de rasgos morfológicos pico colibrí -
longitud floral en la ladera noroccidental del volcán Pichincha**

**Disertación previa a la obtención del título de Licenciado en Ciencias
Biológicas**

Cristian Andrés Poveda Pazmiño

Quito, 2019

Certifico que la Disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas del Sr. Cristian Andrés Poveda Pazmiño ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Verónica Crespo Pérez, PhD

Director de la Disertación

Quito, 2019

Dedicatoria:

A mi madre, por su amor e incansable lucha.

Agradecimientos:

Mis más sinceros agradecimientos para Verónica Crespo, Priscila Muriel y Omar Torres por sus correcciones y sugerencia, muy útiles para poder finalizar con éxito el presente trabajo de titulación.

Gracias a Aves y Conservación y a la Fundación Rufford, organizaciones que hicieron posible la realización del presente trabajo, en especial a Esteban Guevara, Tatiana Santander, Francisco Tobar y María José Gavilanes.

Gracias al Dr. Tjitte de Vries y a Gabriela Toscano, personas con las que he compartido, durante la mayor parte de mi carrera, proyectos, viajes y experiencias, sin duda, inolvidables y que han sido de gran ayuda para poder cumplir con esta meta.

También quiero agradecer a todas las personas que han colaborado en esta tesis y a lo largo de toda mi carrera y que han hecho de esta parte de mi vida algo inolvidable, en especial a: César Aguirre, Jesús Saenz, Jhael Ortega, Mauricio Mejía, Bryan Rojas, Rubén Jarrín, Zaryana Rodríguez, Sebastián Tobar, y Nicolás Castillo.

Y un agradecimiento especial a lo más importante para mi en la vida, mi familia. Gracias por su apoyo, paciencia y por ser un ejemplo de lucha que me ha servido de inspiración a lo largo de toda mi vida personal y estudiantil.

Esta investigación se ejecutó bajo el permiso de investigación 0010-2016-IC-FLO-FAU-DNB/MAE, otorgado por el ministerio del Ambiente.

TABLA DE CONTENIDO

1. RESUMEN	9
2. ABSTRACT	10
3. INTRODUCCIÓN	11
4. OBJETIVOS	15
4.1. OBJETIVOS GENERALES	15
4.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	15
5. MATERIALES Y MÉTODOS	16
5.1. ÁREA DE ESTUDIO	16
5.2. REGISTRO DE INTERACCIONES PLANTA-COLIBRÍ Y REDES DE INTERACCIONES .	16
5.3. RECAMBIO DE ESPECIES ENTRE LOCALIDADES Y HÁBITATS	17
5.4. MEDICIÓN DE RASGOS MORFOLÓGICOS	17
6. RESULTADOS	21
6.1. REGISTROS Y REDES DE INTERACCIÓN	21
6.2. RECAMBIO DE ESPECIES ENTRE LOCALIDADES Y DE HÁBITATS	22
6.3. CORRESPONDENCIA DE RASGOS	22
7. DISCUSIÓN	24
7.1. RECAMBIO DE ESPECIES	24
7.2. CORRESPONDENCIA DE RASGOS	25
7.3. CONSIDERACIONES METODOLÓGICAS	27
7.4. IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN	28
8. CONCLUSIONES	29
9. RECOMENDACIONES	30
10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	31
11. FIGURAS	39
12. TABLAS	46
13. ANEXOS	50

Lista de figuras

- Figura 1.** Mapa en el que se ilustran los transectos ubicados en los dos tipos de hábitat estudiados: interior de bosque (Yanacocha y Verdecocha) y zona disturbada (La Esperanza y Yanacocha Disturbado). 39
- Figura 2.** Redes de interacción de los dos tipos de hábitat evaluados. A) Redes de interacción del interior de bosque. B) Redes de interacción de la zona disturbada. A la izquierda de las redes se encuentran las especies de colibríes y a la derecha las de plantas. Además, al lado de cada especie se encuentran entre paréntesis las medidas del pico y las flores expresadas en milímetros. Las especies cuyo recuadro tiene color diferente al negro son aquellas que presentaron correspondencia de rasgos entre sí, y cada color representa los grupos formados en el dendrograma de distancias euclidianas (Fig. 3). *: E. ensifera, P. mixta y P. cumbalensis fueron especies no incluidas en el dendrograma; sin embargo, las interacciones entre estas especies fueron frecuentes. 40
- Figura 3.** Dendrogramas del análisis de conglomerados jerárquico divisivo con las distancias euclidianas entre todas las especies de colibríes y plantas. Los colores representan los grupos formados en base a la separación de acuerdo a la similitud entre ramas. Se decidió usar tres categorías tomando en cuenta que existen flores y picos pequeños, medianos y largos. En la parte inferior de cada dendrograma se ilustran las especies de colibríes y plantas. 41
- Figura 4.** Red de interacciones mutualistas planta-colibrí en dos tipos de hábitat: bosque y zona disturbada. 42
- Figura 5.** Longitudes de los picos de los colibríes y de las flores de las plantas que estos usan , en los dos tipos de hábitat: interior de bosque y zona disturbada. 43
- Figura 6.** Longitudes de los picos de los colibríes (más el 33%) y de las flores de las plantas que estos usan, en los dos tipos de hábitat: interior de bosque y zona disturbada. 44
- Figura 7.** Longitudes de los picos de los colibríes (más el 80%) y de las flores de las plantas que estos usan, en los dos tipos de hábitat: interior de bosque y zona disturbada. 45

Lista de tablas

Tabla 1. Ubicación y tipo de hábitat de las localidades muestreadas.	46
Tabla 2. Medida del culmen expuesto (mm) de los colibríes presentes en la comunidad. Se añadió el 33% y 80%, sugerido por Vizentin-Bugoni et al. (2014) tomando en cuenta que al alimentarse los colibríes sacan su lengua para extraer el néctar de las flores.	46
Tabla 3. Esfuerzo de muestreo de cada una de las localidades y la suma para el tipo de hábitat y el total.	47
Tabla 4. Medida de la longitud floral (mm) de las plantas presentes en la comunidad y su respectiva distribución. La X representa la presencia de la especie en un tipo de hábitat.	48
Tabla 5. Medida de diversidad beta (disimilitud de Whittaker) entre localidades estudiadas y entre tipos de hábitat.	49
Tabla 6. Resultados del análisis de la cuarta esquina para el análisis de la correspondencia de rasgos en los dos tipos de hábitat evaluados, la significancia de P representa la diferencia entre el azar y una red en la que las interacciones se dan por correspondencia de rasgos.	49

Lista de anexos

- Anexo 1.** Tipos de hábitat evaluados en la ladera noroccidental del volcán Pichincha. Amarillo: Reserva Verdecocha, Azul: Reserva Yanacocha y Rojo: Cerro La Esperanza. 50
- Anexo 2.** Interacción de tipo mutualista. El colibrí (*Metallura tyrianthina*) ingresa por la apertura de la flor (*Thibaudia floribunda*), siendo un potencial polinizador. 51
- Anexo 3.** Interacción de tipo no mutualista. El colibrí (*Metallura tyrianthina*) obtiene el néctar por un hoyo en la base de la corola (*Macleania macrantha*), sin polinizar a la flor. 51
- Anexo 4.** Matriz de interacciones planta – colibrí en el interior de bosque. Los números representan la frecuencia de interacciones. 52
- Anexo 5.** Matriz de interacciones planta – colibrí en el zona disturbada. Los números representan la frecuencia de interacciones. 53
- Anexo 6.** Fórmula del índice de disimilitud de Whittaker (1960) o beta diversidad. Donde *a*, representa el número de especies compartidas entre las dos localidades; *b*, el número de especies únicas en la localidad 1 y *c*, el número de especies únicas en la localidad 2. 54
- Anexo 7.** Fórmula del análisis de la cuarta esquina, la cual incorpora las relaciones existentes entre la matriz de interacciones L y las matrices de rasgos de plantas y colibríes, Q y R, respectivamente (Dolédec et al., 1996). 54

1. RESUMEN

Los colibríes son las principales aves polinizadoras de las Américas, polinizando entre el 10% y el 15% de todas las angiospermas de los *hot-spots* del Neotrópico. Las flores de las que se alimentan, por lo general, se caracterizan por tener rasgos específicos acoplados a la morfología de los colibríes (denominado síndrome de ornitofilia), entre los que se encuentran: colores llamativos, morfología tubular, carencia de aroma, órganos reproductores especializados y tejidos resistentes. Sin embargo, este acoplamiento entre colibríes y las flores con síndrome de ornitofilia no se da siempre de forma perfecta, lo que genera competencia por los recursos y, a su vez, puede generar coevolución. Cuando los colibríes se alimentan de flores con corolas de longitud similar a la de sus picos se considera que existe correspondencia de rasgos. Se ha observado que esta correspondencia puede ser persistente a lo largo del tiempo, dado que los colibríes buscan alimentarse de flores en las que el esfuerzo por extraer el néctar no sea alto. Sin embargo, esto genera una compensación, pues la búsqueda de estos recursos específicos requiere más energía que alimentarse de cualquier recurso disponible en el paisaje.

El presente estudio busca probar la hipótesis de correspondencia de rasgos entre colibríes y flores en cuatro localidades de la ladera noroccidental del volcán Pichincha, divididas en dos tipos de hábitat: bosque continuo y zona disturbada. Para ello, registramos interacciones colibrí-planta con cámaras de seguimiento colocadas al frente de las flores con síndrome de ornitofilia, entre el 2014 y 2017. Se delimitó un transecto por localidad, en los que describimos las redes de interacción planta-colibrí en base a la frecuencia de interacción. Además, se utilizó el análisis de la cuarta esquina para contrastar la morfología de las especies interactuantes (largo de pico de los colibríes y largo de la corola de las flores). Los resultados sugieren que los colibríes en los dos tipos de hábitat se alimentan de flores de longitud similar al de sus picos y no de cualquier recurso disponible en el paisaje. Estos resultados concuerdan con lo esperado y sugieren que los colibríes en esta parte de los Andes tienden a alimentarse de acuerdo con la teoría del forrajeo óptimo, buscando reducir el gasto energético en la extracción del néctar. Esto a pesar del mayor gasto energético asociado a la búsqueda de estos recursos.

2. ABSTRACT

Hummingbirds are the main bird-pollinators of the Americas, pollinizing between 10 and 15% of all the angiosperms of the Neotropical hot-spots. The flowers they rely on are usually characterized by specific traits linked to hummingbird morphology. This relationship is defined as ornithophily (bird-pollination syndrome), and among the main features are bright colors, tubular morphology, lack of fragrance, specialized reproductive parts and robust tissues. Nevertheless, hummingbirds do not always choose flowers with ornithophily, which generates competition for resources and, at the same time, could act as a driver of co-evolution. The correspondence between the length of flowers and that of hummingbirds' bills is defined as trait-matching. Previous studies have found that plant-hummingbird interactions can be maintained over time, because hummingbirds usually search for resources which require less effort for nectar extraction. Nevertheless, this could represent a trade-off because of the energetic costs associated with the search for specific flowers.

This study aims to test the hypothesis of trait-matching between hummingbirds and flowers in four sites placed on the northwestern slope of the Pichincha volcano. For this, we registered plant-hummingbird interactions, with time-lapse cameras placed in front of ornithophilous plants, between 2014 and 2017, in two types of habitat: continuous forest and a disturbed area. We described interaction networks in two transects at each type of habitat. We also compared the morphology between interacting species with a fourth corner analysis. Our results are consistent with our expectations of trait matching between hummingbirds and flowers and allow us to suggest that hummingbirds in this part of the Andes tend to feed on resources best matched to their bill morphology, in order to reduce the energy spent when extracting nectar. This, in spite of the increased energy investment associated with locating flowers with a specific morphology.

3. INTRODUCCIÓN

La polinización es el proceso mediante el cual el polen es transportado desde las anteras hasta el estigma de las flores, donde ocurre la fecundación para la posterior producción de semillas y frutos (Judd *et al.* 2016). La polinización es considerada un servicio ecosistémico (i.e. un beneficio que el ser humano recibe de la naturaleza) de suma importancia, y, al igual que todos los demás servicios, está fuertemente amenazado por los cambios globales en curso (Klein *et al.*, 2007). En general, los servicios ecosistémicos se derivan de procesos ecológicos que, a su vez, se sostienen gracias a interacciones entre organismos (Klein *et al.*, 2007). En casi todo el mundo se ha reportado un declive de polinizadores y la consecuente alteración de los sistemas de polinización, principalmente debido a la fragmentación de los hábitats, agricultura y pastoreo, uso de pesticidas y herbicidas e introducción de especies exóticas invasivas. Las consecuencias de esta, llamada, “crisis de polinización”, aún no han sido elucidadas por completo y se necesitan estudios a largo plazo para comprender sus efectos reales sobre los ecosistemas (Kearns *et al.*, 1998).

Para que la polinización sea más eficiente, las angiospermas han desarrollado un conjunto de características especializadas (Judd, W. *et al.*, 2016). Este set integrado de rasgos (morfología, color, olor, tamaño, recompensa, fenología), asociado a un grupo particular de polinizadores, se conoce como síndrome de polinización (Faegri y van der Pijl, 1979; Fenster *et al.*, 2004). La definición de este término ha sido cuestionada, dado que existe una mayor complejidad en las interacciones polinizador-planta que la que se infiere al observar la morfología de las flores. Esto se debe a que las flores pueden ser visitadas por varias especies de animales, muchas veces indistintamente de si los rasgos florales y los de estos animales se acoplan (Cronk y Ojeda, 2008). Sin embargo, hay fuerte evidencia de que un síndrome de polinización implica la asociación de las plantas por un grupo funcional de polinizadores, el cual, a su vez, ejerce presión sobre los rasgos florales (Rosas-Guerrero *et al.*, 2014).

Dentro de los síndromes de polinización se encuentra la ornitofilia, caracterizada por la presencia de rasgos florales que favorecen la polinización mediada por aves. Dichas características están asociadas con la morfología de las aves, para lo cual las plantas han desarrollado flores tubulares con órganos sexuales dispuestos de tal forma que el polinizador, al visitar la flor, pueda llevar una carga polínica en su pico, garganta o frente.

Otra adaptación característica de este síndrome es el desarrollo de colores rojizos, anaranjados, carmín, verde-amarillo, azul, violeta o violeta oscuro, llamativos para las aves. En cuanto a las características del néctar, las flores ornitófilas pueden presentar variaciones en la profundidad de sus depósitos de néctar, concentración variable de solutos, así como diferente volumen, dependiendo de las necesidades de las aves que dependen de las plantas (Maglianesi *et al.*, 2014). Finalmente, este grupo de flores ha desarrollado adaptaciones a nivel de tejidos, con elementos mecánicos robustos y filamentos rígidos para soportar la visita de las aves, sin que se sus estructuras se vean afectadas (Faegri y van del Pijl, 1979; Waser y Ollerton, 2006; Cronk y Ojeda, 2008).

Uno de los principales grupos de aves que se benefician de el síndrome de ornitofilia, es el de los colibríes (Familia: Trochilidae), estos se distribuyen principalmente en el Neotrópico (Rodríguez-Flores y Stiles, 2005) y agrupan a 348 especies descritas, 134 de las cuales han sido registradas en el Ecuador (Clements *et al.*, 2018; Freile y Restall, 2018; Sornoza-Molina *et al.*, 2018). Estas aves se alimentan principalmente del néctar que extraen de las flores, aunque también, en menor proporción, de pequeños artrópodos (Walther y Brieschke, 2001; Rodríguez-Flores y Stiles, 2005). Al extraer el néctar de las flores, los colibríes por lo general sirven como polinizadores de las plantas que visitan. Las interacciones planta-colibrí son fundamentales en el ciclo reproductivo de las plantas. De hecho, estas aves polinizan entre el 10 y 15% de todas las especies de angiospermas de los *hot-spots* del Neotrópico y son las principales aves polinizadoras de las Américas (Brockmeyer y Schaefer, 2012). Entender cómo la morfología, tanto de flores como de colibríes, influye en su interacción es importante para dilucidar los mecanismos de ensamblaje y evolución de las comunidades (Fontaine *et al.*, 2006; Weinstein y Graham, 2017; Hazlehurst y Karubian, 2018).

El estudio de la relación entre la dieta de los colibríes y la forma y tamaño de sus picos ha ayudado a interpretar las interacciones colibrí-planta como un ejemplo de coevolución y especialización ecológica (Walther y Brieschke, 2001; Rodríguez-Flores y Stiles, 2005; Maglianesi *et al.*, 2014, 2015). La especialización ecológica es un mecanismo que puede explicar la coocurrencia de especies en un ecosistema e involucra la selección de características que incrementan la eficiencia en la obtención de recursos (Thompson, 2009; Waser *et al.*, 1996; Maglianesi *et al.*, 2014; Weinstein y Graham,

2017). Esta especialización puede generar correspondencia de rasgos complementarios entre plantas y polinizadores.

La correspondencia de rasgos se define como la interacción frecuente entre especies con rasgos similares y puede originarse por procesos de coevolución obligatoria o por complementariedad ecológica entre un par de especies con rasgos morfológicos que han evolucionado independientemente el uno del otro (Dehling *et al.*, 2014; Vásquez *et al.*, 2009). Para que exista correspondencia de rasgos entre las plantas y sus polinizadores es necesario un proceso previo de desplazamiento de caracteres que conserve los rasgos más aptos, manteniendo así, la relación mutualista a lo largo del tiempo. Esto contribuye a una alta eficiencia en la polinización de las plantas y facilita la explotación del recurso por parte de los colibríes, pues, al tener rasgos complementarios, los colibríes van a ingerir de manera más eficiente el néctar y, por consiguiente, el desempeño de los polinizadores y las plantas va a verse beneficiado (Gutiérrez-Zamora, 2008; Maglianesi *et al.*, 2014).

Sin embargo, existe evidencia que sugiere que la correspondencia de rasgos entre colibríes y flores no se cumple a cabalidad, pues algunas especies han sido observadas alimentándose de flores con corolas más largas o cortas que sus picos (Maglianesi *et al.*, 2014; Weinstein y Graham, 2017). Este amplio rango de interacciones entre picos y flores de diferentes tamaños puede ser producto de una coevolución difusa, que debilita la coadaptación planta-colibrí. La coevolución difusa, a diferencia de la coevolución obligatoria, se da entre más de dos especies. Por ejemplo, se puede dar entre una especie que interactúa con varios pares coevolutivos o entre múltiples especies interactuando con múltiples especies coevolutivas (Janzen, 1980; Lunau, 2004). Este tipo de coevolución se da por competencia entre dos o más polinizadores y resulta en una partición de recursos (Temeles *et al.* 2002, 2009). Adicionalmente, la apertura de la flor es un rasgo que puede tener incidencia sobre esta falta de correspondencia, pues, mientras flores largas y delgadas excluyen a los colibríes de picos cortos, las flores largas y anchas sí permiten su acceso (Temeles, 1996; Temeles *et al.*, 2002).

El análisis de la complementariedad de rasgos morfológicos puede tener implicaciones importantes para la conservación, ya que nos puede brindar una idea de cómo la transformación del hábitat afecta a las interacciones entre especies con rasgos morfológicos complementarios. Por ejemplo, si la transformación del hábitat elimina a

especies con determinados rasgos, podrían afectarse las interacciones dentro de la comunidad, disminuir el grado de correspondencia de caracteres y, posiblemente, también la eficiencia de procesos y servicios ecosistémicos. Entender el grado de correspondencia de rasgos entre las especies de una comunidad podría, además, ayudar a predecir procesos de desequilibrio ecosistémico relacionados a la pérdida de especies ligada a la transformación o fragmentación de los hábitats. Cambios del uso del suelo, el cambio climático y la introducción de especies invasoras son algunas de las causas de la acelerada pérdida de biodiversidad a nivel mundial. A nivel local, la ladera noroccidental del volcán Pichincha ha sufrido una vasta pérdida de hábitat debido a la expansión de la frontera agrícola, producción de carbón y extracción de recursos madereros (Jahn, 2008; Hagen *et al.*, 2012; Kambach *et al.*, 2013). Sin embargo, no existen estudios comparativos previos de procesos de polinización en un gradiente de disturbio.

El presente trabajo busca aportar al conocimiento de los efectos de la pérdida de hábitat sobre la polinización, por medio del análisis de correspondencia de rasgos entre colibríes y flores en un ecosistema altoandino disturbado y en uno conservado. Las fluctuaciones en la disponibilidad de recursos florales no han demostrado ser un impedimento para los colibríes al momento de alimentarse de recursos con los que cumplen un emparejamiento de rasgos (Weinstein y Graham, 2017), por ende, se pretende comprobar dos hipótesis: (1) las zonas disturbadas van a presentar variación en cuanto a la composición taxonómica de especies de plantas visitadas por colibríes, (2) las interacciones entre colibríes y plantas se van a dar entre especies con rasgos similares (longitud de pico y longitud del tubo floral), es decir, rasgos correspondientes.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivos generales

- Analizar la similitud entre las comunidades de plantas de interior de bosque (Yanacocha Bosque y Verdecocha) y área disturbada (La Esperanza y Yanacocha Disturbado).
- Determinar si existe correspondencia de rasgos en las interacciones mutualistas planta-colibrí en esta zona de la ladera noroccidental del volcán Pichincha.

4.2. Objetivos específicos

- Analizar la composición de las comunidades de plantas y colibríes en los dos tipos de hábitat evaluados y sus implicaciones en la correspondencia de rasgos.
- Registrar las interacciones mutualistas entre las plantas y los colibríes presentes en esta parte de la ladera noroccidental del volcán Pichincha.
- Determinar si el disturbio afecta a la correspondencia de rasgos en esta parte de la ladera noroccidental del volcán Pichincha.
- Evaluar si el ajuste en el largo del pico, dado por la extensión de la lengua, es determinante en la correspondencia de rasgos.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Área de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en cuatro localidades ubicadas en la ladera noroccidental del volcán Pichincha (Quito, Pichincha) a lo largo de un rango de elevación de entre 3200 y 3500 msnm. Dos localidades tienen bosque montano alto predominante (MDMQ-Secretaría de Ambiente, 2011): Yanacocha Bosque y Verdecocha, y las otras dos son sitios disturbados caracterizados por presentar parches de bosque rodeados de pastizales y zonas arbustivas: Yanacocha Disturbado y cerro La Esperanza (Tabla 1, Anexo 1). Se establecieron cuatro transectos, uno en cada localidad, de aproximadamente 1200 metros cada uno (Fig. 1), con una distancia mínima de 200 metros entre ellos. El área de estudio se encuentra dentro del Área de Importancia para las Aves (IBA, por sus siglas en inglés) “Mindo y Estribaciones Occidentales del volcán Pichincha” (Freile y Santander, 2019).

5.2. Registro de interacciones planta-colibrí y redes de interacciones

Para el presente trabajo se analizó un set de datos colectado por Aves y Conservación, BirdLife en Ecuador, organización de la cual fui parte a lo largo de la fase de colección de estos datos. Las interacciones planta-colibrí fueron registradas mediante el uso de cámaras de seguimiento (PlotwatcherPro, © 2008–2018 Day 6 Outdoors), entre septiembre del 2014 y junio del 2017, al menos una vez por mes en cada localidad. Para eso se colocaron las cámaras por un lapso de entre 4 y 6 días, aproximadamente a 1 metro de distancia de plantas con síndrome de ornitofilia o plantas cuyas flores fueron previamente observadas siendo visitadas por colibríes. Las cámaras grabaron durante 11 horas cada día entre las 6:00 y las 18:00, con una pausa entre las 12:00 y las 13:00, con el fin de evitar que se sobrescriban los archivos en las memorias. Las cámaras fueron programadas para tomar una foto por segundo. Al descargarse, las fotos se recopilaban automáticamente en videos, los cuales fueron procesados con el software MotionMeerkat (Weinstein, 2015), que aísla las fotos que presentan movimiento, para mayor facilidad del registro de observaciones. Una vez obtenidas las fotos, estas fueron depuradas para extraer las que contenían interacciones legítimas, en las que el colibrí ingresó por la apertura floral, lo cual puede resultar en la polinización (Anexo 2) y se excluyeron las interacciones no legítimas (Anexo 3).

Para la identificación taxonómica de los colibríes se utilizaron las guías de aves: Aves del Ecuador (Ridgely y Greenfield, 2006) y Fieldbook of the Birds of Ecuador (McMullan y Navarrete, 2017). En el caso de las plantas, las identificaciones fueron realizadas con ayuda de expertos botánicos en base a especímenes colectados en campo y registros fotográficos. Los especímenes fueron depositados en el Herbario Nacional del Ecuador (QCNE).

Para visualizar los datos de interacciones de una forma más general, se construyeron mapas de calor, uno para cada tipo de hábitat estudiado, de la frecuencia de interacciones planta-colibrí en base a matrices de interacción construidas con los datos obtenidos por las cámaras (Anexos 4 y 5). Estos mapas se realizaron con la función *ggplot* del paquete *ggplot2* (Wickham, 2016). Además, se construyeron redes de interacción para los dos tipos de hábitat estudiados, con cada tipo de medida del pico (ver sección 5.4, referente a los tipos de medida) mediante la función *plotweb* del paquete *bipartite* (Dormann *et al.*, 2009). Ambos gráficos fueron realizados con el programa R Project versión 3.5.1 (R Core Team, 2014).

5.3. Recambio de especies entre localidades y hábitats

Para entender si la composición taxonómica de las comunidades de colibríes y de plantas son diferentes a nivel de localidades estudiadas y a nivel de tipo de hábitat (Fig. 1), y si la composición de especies podría incidir en la correspondencia de rasgos, se analizó el recambio de especies o diversidad beta. Para esto se utilizó el índice de disimilitud de Whittaker (1960). Este análisis se realizó a nivel de localidades y de tipos de hábitat con matrices de presencia-ausencia de colibríes y plantas, con la función *betadiver* del paquete *vegan* con el programa estadístico R Project versión 3.5.1 (R Core Team, 2014; Oksanen *et al.*, 2018). El valor que se obtiene de este análisis representa el grado de disimilitud que hay entre dos comunidades, con los valores más cercanos a 1 representando una mayor disimilitud.

5.4. Medición de rasgos morfológicos

Para obtener la medida de longitud del tubo floral, primero se tomaron fotografías de las flores con fondo de papel milimetrado que luego fueron medidas digitalmente con el programa Fiji (Schindelin *et al.*, 2012; Schneider *et al.*, 2013). Se tomaron medidas de

al menos cinco flores por especie, pertenecientes a diferentes individuos, seleccionados al azar, sin tomar en cuenta la localidad y el tipo de hábitat. No se separaron las medidas de las flores por tipo de hábitat debido a que las plantas que se reproducen por medio de polinizadores externos, a diferencia de las que se autopolinizan, tienden a tener una morfología más conservada a través del tiempo (Wolfe y Krstolic, 1999). Las flores se midieron desde la apertura de la flor hasta su base. A esta medida se la denominó longitud floral y no longitud de la corola a ya que hay especies, como *Fuchsia ayavacensis* Kunth, que tienen el tubo floral compuesto por el cáliz. Además, se decidió usar esta medida ya que puede representar una restricción para los colibríes al momento de alimentarse, dado que excluiría a colibríes de pico más corto que el tubo (Rodríguez-Flores y Stiles, 2005).

En el caso de los colibríes, se midió la longitud del culmen expuesto desde la punta hasta el inicio de las plumas frontales (Temeles, 1996; Temeles *et al.*, 2009). Se tomaron medidas de al menos 10 individuos por especie, mantenidos en colecciones científicas (QCAZ, MECN, Museo de Historia Natural Gustavo Orcés). A pesar de que *Lafresnaya lafresnayi*, *Ensifera ensifera*, *Lesbia victoriae* y *Colibri coruscans* tienen cierto grado de curvatura en el pico, se decidió no incluir esta medida en los análisis pues las plantas presentes el sitio de estudio no mostraron tener curvatura en su tubo floral. En el caso de *Eriocnemis nigrivestis*, especie escasa en colecciones debido a su reducida población y su estado crítico de amenaza (UICN, 2016), los datos fueron tomados de dos individuos de museo y se complementaron con datos de 13 individuos capturados en redes de neblina en Yanacocha en los meses de mayo y junio del 2001 (T. Santander, datos no publicados). Dado que los colibríes usan su lengua para extraer el néctar de las flores (Rico-Guevara, 2011), se realizó un ajuste a la medida del culmen expuesto añadiendo una longitud correspondiente al 33% y 80% de las medidas de culmen obtenidas (Vizentin-Bugoni, 2014; Vizentin-Bugoni, 2016), es decir, que para la medida de culmen expuesto de cada especie se obtuvieron tres valores: sin ajuste, sin ajuste + 33% y sin ajuste + 80% (Tabla 2). Así, además, se pudo evaluar si este ajuste en la medida del pico tiene influencia en la correspondencia de rasgos entre colibríes y flores. Al igual que en el caso de las flores, las medidas utilizadas en los análisis fueron las mismas para todas las localidades y tipo de hábitat.

5.5. Correspondencia de rasgos

Se analizó la relación entre la longitud de los picos de los colibríes y la longitud del tubo floral de las plantas de las que se alimentaron en la red de interacciones (ver sección 5.3) con el análisis de la cuarta esquina (*fourth-corner analysis*; Anexo 7; Dolédec *et al.*, 1996; Dray y Legendre, 2008). En este estudio, se utilizó una adaptación al análisis, propuesta por Dehling *et al.* (2014), para relacionar tres matrices: la matriz L (especies de colibríes por especies de plantas) que incluyó la frecuencia de interacciones planta-colibrí, medida como el número de visitas por día; la matriz R (especies de plantas por rasgos de las especies plantas), que incluyó los rasgos de las flores de cada una de las especies en la comunidad, y la matriz Q (especies de colibríes por rasgos de las especies de colibríes) que incluyó los rasgos de los picos de los colibríes. Cabe recalcar, que al ser este un análisis que permite evaluar múltiples variables, se pudo evaluar la correspondencia de rasgos entre las flores y cada una de las tres medidas de los picos dentro de un mismo análisis. Para analizar la significancia de los resultados, se usaron dos modelos de permutación, uno que permuta las especies de colibríes (filas) y el otro las especies de plantas (columnas) (Dray y Legendre, 2008; Maglianesi *et al.*, 2014) y se consideró el valor *P* más alto de los arrojados por ambos modelos (ter Braak *et al.*, 2012). Se realizó este análisis con la función *fourthcorner* del paquete *ade4* del software R Project versión 3.5.1 (R Core Team, 2014; Dray y Dufour, 2007; Dray y Legendre, 2008).

Para poder constatar de manera gráfica la correspondencia de rasgos se construyeron dendrogramas de distancias euclidianas de las medidas de picos y tubos florales y se los contrastó con las redes de interacción (Fig. 5), utilizando el paquete *factorextra* del programa R Project versión 3.5.1 (R Core Team, 2014; Kassambara y Mundt, 2016). Se utilizó un dendrograma del análisis de conglomerados jerárquico divisivo con la función *hcut* que construye los conglomerados en base a la disimilitud entre cada una de las medidas, obtenida por un análisis de distancias euclidianas, incluida en esta función; con esta función también se determinaron el número de grupos en los que se dividiría el dendrograma, en este caso fueron tres grupos ($k = 3$; medidas cortas, medianas y largas). Luego, para visualizar el dendrograma se utilizó la función *fviz_dend*. Una vez obtenido el dendrograma, con los tres grupos representados en diferentes colores (Fig. 6) se contrastó con la red de interacciones utilizando los mismos colores para

mostrar las especies con rasgos correspondientes que interactuaron con mayor frecuencia (Fig. 5).

Se excluyeron las especies de plantas del género *Passiflora* del análisis de conglomerados, también se excluyó al colibrí *E. ensifera* de todos los análisis (bosque y zona disturbada; sin ajuste, +33% y +80%); adicionalmente se excluyó a *Syphocampylus rupestris* E. Wimm. del análisis del bosque, sin ajuste y con el ajuste del 33% y a *Kohleria affinis* (Fritsch) Roalson & Boggan del análisis de la zona disturbada, sin ajuste (Fig. 6), debido a que estas especies presentaron valores atípicos para estos análisis.

6. RESULTADOS

6.1. Registros y redes de interacción

Se obtuvieron un total de 3938.75 horas de grabación en los dos tipos de hábitat (Bosque: 2323 horas, Zona disturbada: 1615.75 horas; Tabla 3), durante las cuales se registraron 1027 visitas a 28 especies de plantas por 13 especies de colibríes. Dentro del grupo de visitas no se incluyeron aquellas realizadas por individuos no identificados. De las 28 especies de plantas, 18 fueron registradas solo en los bosques, 19 solo en los sitios disturbados y 9 fueron compartidas entre los dos tipos de hábitat. En cuanto a los colibríes, las 13 especies fueron registradas en la zona disturbada, de estas, 8 estuvieron presentes también en el bosque y ninguna especie fue exclusiva del bosque (Tabla 4).

Las especies de plantas con longitudes florales extremas en el interior de bosque fueron *Passiflora cumbalensis* (H. Karst.) Harms, con las flores más largas (171.16 mm) y *Racinaea tetrantha* (Ruiz & Pav.) M.A. Spencer & L.B. Sm. con las más cortas (9.83 mm), mientras que en la zona disturbada fueron *P. mixta* L. f. (168.98 mm) y *R. tetrantha* (9.83 mm) (Tabla 4). En cuanto a los colibríes, las especies con medidas extremas fueron *E. ensifera* (83.92 mm) y *Metallyra tyrianthina* (12.10 mm) ambas en el interior de bosque y en la zona disturbada.

La estructura de las redes de interacción fue de 18 X 8 (especie de planta por especie de colibrí) en el interior de bosque y de 19 X 13 en la zona disturbada (Figs. 2 y 4). La especie de colibrí que más especies de plantas visitó en el bosque fue *Eriocnemis luciani* (12 spp. visitadas), mientras que en la zona disturbada fue *M. tyrianthina*, (15 spp. visitadas). De las 8 especies de colibríes registradas dentro del bosque, 6 interactuaron con más de 4 especies de plantas, mientras que en la zona disturbada tan solo 2 (*M. tyrianthina* y *E. luciani*) de las 13 especies visitaron más de 4 especies de plantas (Fig. 7). El promedio de especies de plantas visitadas por los colibríes en el bosque es de 6.62 especies de plantas por especie de colibrí, mientras que en la zona disturbada este valor fue de 2.92 especies de planta por especie colibrí. Todas las redes de interacción mostraron tener correspondencia entre los picos de los colibríes y las flores que visitaron, al contrastarlas con los grupos formados por el dendrograma de distancias euclidianas entre las medidas de longitud de los picos y las flores (Fig. 6).

6.2. Recambio de especies entre localidades y de hábitats

En cuanto a las plantas, se encontraron diferencias en la composición taxonómica entre todas las localidades (Tabla 5) y las más distintas fueron las de las dos zonas de disturbio, La Esperanza y Yanacocha Disturbado ($\beta_w = 0.89$), mientras que las más similares fueron las de las dos zonas de bosque, Yanacocha Bosque y Verdecocha ($\beta_w = 0.50$). Las comunidades de colibríes, en cambio, no presentaron grandes diferencias entre localidades (Tabla 5). La mayor diferencia se dio entre La Esperanza y Yanacocha Disturbado ($\beta_w = 0.62$), mientras que la menor se presentó entre Yanacocha Bosque y Verdecocha ($\beta_w = 0.14$). Finalmente, al analizar la composición de especies a nivel de hábitat (bosque versus zona disturbada) se encontró que las plantas presentaron mayor disimilitud ($\beta_w = 0.51$) que los colibríes ($\beta_w = 0.24$).

6.3. Correspondencia de rasgos

Los resultados muestran que, considerando las longitudes de los picos de los colibríes sin corregir y corregidas al 33 y al 80%, existe un amplio rango de flores con longitudes correspondientes para cada una de las especies de colibríes (Figs. 2 y 4). Esto sugiere que las interacciones planta-colibrí sí podrían darse entre especies con rasgos correspondientes. Se encontró, además, que con las medidas de los picos sin corregir y con el ajuste del 33% (Figs. 5 y 6) el colibrí *E. ensifera*, aparentemente, no tiene disponible ninguna especie de planta con longitud floral correspondiente a la longitud de su pico. Sin embargo, con las medidas de los picos corregidas al 80% (Fig. 7), esta especie muestra una posible correspondencia con *P. cumbalensis* en el bosque y *P. mixta* en la zona disturbada y, de hecho, estas especies sí interactuaron entre sí (Fig. 5). Al relacionar lo observado en la red de interacciones (Fig. 5) con el dendrograma de distancias euclidianas (Fig. 6), se puede visualizar que las interacciones sí se dieron entre especies con rasgos correspondientes.

Al analizar la correspondencia de rasgos equivalentes (pico-flor) entre las especies dentro del bosque y en la zona de disturbio, se observó que ambos tipos de hábitat presentan una correspondencia positiva significativa, independientemente de los ajustes realizados a la longitud del pico, es decir, los valores obtenidos del análisis de la cuarta esquina fueron los mismos para las tres medidas del pico (Bosque: $r = 0.7729$; $P = 0.0005$; Zona disturbada: $r = 0.5249$; $P = 0.0036$; Tabla 6). Esto significa que la frecuencia de

interacción se relaciona directamente con el grado de correspondencia entre los picos de los colibríes y las flores, esto se puede observar en las redes de interacción mutualista (Fig. 5).

7. DISCUSIÓN

Los resultados del presente estudio sugieren que las interacciones planta-colibrí en los sitios estudiados en la ladera noroccidental del volcán Pichincha se dan con mayor frecuencia entre especies con longitudes de picos y de tubo floral correspondientes. Este patrón se pudo observar en los dos tipos de hábitat evaluados, bosque y zona disturbada, a pesar de sus diferencias en cuanto a la composición taxonómica de las plantas.

7.1. Recambio de especies

Al comparar la composición de especies entre los dos tipos de hábitat estudiados, interior de bosque y zona disturbada, los resultados muestran que existe mayor disimilitud a nivel de plantas ($\beta_w = 0.51$) que de colibríes ($\beta_w = 0.24$). Esto se podría atribuir a que en esta parte de los Andes coexisten especies de colibríes exclusivas de ecosistemas disturbados (zonas abiertas) y especies tolerantes a zonas disturbadas que se encuentran con mayor frecuencia dentro del bosque, dado que hay especies de colibríes que pueden llegar a desplazarse hasta más un kilómetro al día (Hadley y Betts, 2009). Las plantas, por otro lado, son organismos de dispersión pasiva, esto quiere decir que necesitan de vectores como el viento, animales o agua, para poder colonizar nuevos espacios (Begon *et al.*, 2016; O’Dea y Whittaker, 2007). Esta disimilitud taxonómica de especies de plantas en un gradiente ambiental ya ha sido observada en un estudio previo realizado en Costa Rica (Oosterhoorn y Kappelle, 2000), donde se observaron diferencias significativas en la composición de especies entre el bosque y una zona alterada.

El tipo de vegetación (con arbustos y pastizales predominantes) y la ubicación geográfica de Yanacocha Disturbado y Verdecocha (Fig. 1) hizo que estas dos localidades sean consideradas como zona disturbada. Sin embargo, los análisis de disimilitud mostraron que hay diferencias en cuanto a la composición de plantas a nivel específico entre estas dos localidades (Tabla 5). Pero cabe notar que, debido a la indisponibilidad de los equipos, el esfuerzo de muestreo fue menor en La Esperanza (Tabla 3), por lo que sería importante realizar un muestreo más completo en este sitio para corroborar los resultados obtenidos en el presente estudio.

7.2. Correspondencia de rasgos

Un ejemplo clásico de correspondencia de rasgos y coevolución es la relación entre las lenguas de las polillas colibrí y sus recursos florales (Darwin, 1862; Kritsky, 1991). Sin embargo, la mayoría de polinizadores son bastante generalistas y a pesar de tener órganos especializados, esto no los exime de utilizar diversos recursos no necesariamente correspondientes (Waser *et al.*, 1996; Bartomeus *et al.*, 2016; Gonzáles y Loiselle, 2016; Sazatornil *et al.*, 2016). Existen varias hipótesis que pueden explicar los patrones de interacción dentro de una red mutualista. Por un lado, la hipótesis de neutralidad postula que los polinizadores dentro de la red tienden a alimentarse de los recursos más abundantes en el ecosistema, mas no de aquellos con rasgos correspondientes (Ollerton *et al.* 2003; Vásquez *et al.* 2009; Sazatornil *et al.*, 2016). Por otro lado, la hipótesis de los enlaces prohibidos postula que las interacciones dentro de una red ocurrirán solo si el largo del aparato bucal del polinizador es igual o más grande que la longitud floral (Vizentin-Bugoni *et al.*, 2014). Estas hipótesis no se ajustan a lo observado en el presente estudio, dado que al haber correspondencia de rasgos significa que los colibríes buscan alimentarse de especies de plantas con flores de longitudes similares a las de sus picos y, además, se observó que, aunque con menor frecuencia, los colibríes sí se alimentaron de flores de longitudes mayores a las de su pico, incluso al aumentar el 80% de la medida original.

Una tercera hipótesis es la de correspondencia morfológica que postula que las interacciones en la red se dan con mayor frecuencia entre especies con rasgos correspondientes; sin embargo, esta, a diferencia de la hipótesis de enlaces prohibidos, no discrimina interacciones entre especies con rasgos no correspondientes, a pesar de que estas se dan con menor frecuencia; es decir, los colibríes pueden alimentarse de plantas con flores más pequeñas o grandes que sus picos (Sazatornil *et al.*, 2016). Esta última es la que mejor explica las interacciones planta-colibrí en el sitio de estudio, ya que, al haber correspondencia de rasgos, las interacciones menos frecuentes fueron aquellas que se dieron entre especies con rasgos muy diferentes. Esto muestra que los colibríes prefirieron alimentarse de flores de largo similar al de sus picos.

Los resultados del presente estudio, concuerdan con otros trabajos sobre redes tróficas de frugivoría (Dehling *et al.*, 2014), redes de interacción planta-polilla (Sazatornil *et al.*, 2016) y, al igual que en el presente estudio, sobre redes de interacción planta-colibrí

(Maglianesi *et al.*, 2014; Weinstein y Graham, 2017), que encontraron que la correspondencia de rasgos es la que explica el patrón de interacciones dentro de la res, es decir, que los consumidores en estos estudios se alimentaron con mayor frecuencia de plantas con flores o frutos de tamaños similares a los de sus aparatos bucales. Además, Maglianesi *et al.* (2014) obtuvieron resultados similares, aplicando también el análisis de la cuarta esquina para determinar la correspondencia de rasgos ente colibríes y plantas. Adicionalmente, el emparejamiento de rasgos ha demostrado ser conservado a lo largo del tiempo en dos localidades (Maquipucuna y Santa Lucía) localizadas en las estribaciones de la provincia de Pichincha, a pesar de fluctuaciones en la disponibilidad de los recursos (Weinstein y Graham, 2017). En el presente trabajo también hay una fluctuación de recursos, no a nivel temporal, pero sí a nivel espacial entre los dos tipos de hábitat evaluados.

Cabe notar que la correspondencia de rasgos no siempre se cumple. Sazatornil *et al.* (2016), por ejemplo, en un estudio de correspondencia rasgos entre las lenguas de las polillas-colibrí y sus recursos florales en cinco localidades localizadas en cuatro regiones biogeográficas (Mata Atlántica, Cerrado, Gran Chaco y Yungas Bolivianos), encontraron correspondencia solo en tres de las cinco regiones. Las comunidades de las otras dos regiones se ajustaron, más bien, a un patrón neutral. Gonzalez y Loiselle (2016) encontraron que los patrones de interacción en la red de interacciones planta-colibrí se explicaban también por la hipótesis de neutralidad, es decir, por disponibilidad de recursos, mas no por una correspondencia de rasgos.

Por otra parte, los resultados aquí presentados son consistentes con las predicciones de los modelos de forrajeo óptimo que proponen que la competencia por los recursos entre los visitantes (i.e., especies con partes bucales largas y cortas) lleva a una partición de recursos que gatilla una coevolución entre los rasgos de los visitantes y los de las especies que visitan (i.e., entre flores y partes bucales; Rodríguez-Girones y Santamaría, 2006; Maruyama *et al.*, 2014; Bergamo *et al.*, 2018). Esto representa una compensación para el colibrí, dado que buscar los recursos que mejor se acoplen a la morfología de su pico y longitud floral requiere un mayor gasto energético, pero su recompensa va a estar en el reducido tiempo que le tomará extraer néctar de flores de largo similar a su pico (Rodríguez-Girones y Santamaría, 2006, 2007; Rodríguez-Girones

y Llandres 2008; Sazatornil *et al.*, 2016; Weinstein y Graham, 2017; Bergamo *et al.*, 2018).

7.3. Consideraciones metodológicas

Las diferencias entre los resultados obtenidos con este y otros estudios podrían explicarse por diferencias metodológicas. Por ejemplo, Gonzalez y Loiselle (2016) trabajaron con redes de interacciones planta-colibrí a elevaciones parecidas a las del presente estudio y encontraron resultados contrarios a los obtenidos en el presente trabajo, como se explicó en la sección 7.2 del presente estudio. Sin embargo, ellos registraron las interacciones por medio de observaciones directas en el campo, mientras que aquí se utilizaron cámaras de seguimiento (PlotwatcherPro, © 2008–2018 Day 6 Outdoors). Estos métodos de observación automatizada son relativamente nuevos (ver, por ejemplo, Maglianesi *et al.*, 2014) – de hecho, hasta lo que conocemos, el estudio de Guevara *et al.* (2017) es el primero en reportar registros de interacciones planta-colibrí con el mismo tipo de cámaras a las usadas en el presente estudio – y hasta ahora, ningún estudio ha comparado su eficiencia con la de métodos de observación directa. Pero, es probable que al poder realizar observaciones por un lapso mayor de tiempo y poder contar con archivos visuales permiten tener mayor cantidad de datos y una probabilidad mayor de identificar individuos hasta nivel de especie.

Finalmente, en este estudio se corrigieron los valores de largo de pico de los colibríes en un 33% y un 80% (Vizentin-Bugoni *et al.*, 2014; Vizentin-Bugoni, 2016), con el fin de no subestimar el efecto de la extensión de su lengua al momento de alimentarse (Rico-Guevara y Rubega, 2011). A pesar de que, visualmente (Fig. 5-4), estos ajustes sí incrementaron el número de especies de plantas con flores de largo similar al de los picos de los colibríes, el nivel de correspondencia de rasgos, medido con el análisis de la cuarta esquina, fue muy similar para los tres tipos de medidas de los picos. Esto sugiere que, al momento de realizar análisis sobre la correspondencia de rasgos, el uso de este ajuste a la medida del pico podría no ser un factor determinante; sin embargo, sería necesaria más evidencia para poder llegar a conclusiones más robustas.

7.4. Implicaciones para la conservación

Si bien en este estudio no se encontraron diferencias significativas en cuanto a la correspondencia de rasgos entre los dos tipos de hábitat, esto no significa que sitios con mayor disturbio al que se analizó sean inmunes a los efectos de la pérdida de hábitat. Aizen y Feinsinger (1994) demostraron que, en hábitats disturbados la polinización, medida en número de tubos polínicos formados, se ve reducida entre mayor es el grado de disturbio. Esta reducción puede representar un filtro ambiental para especies que no soporten tal disturbio, es decir, conforme aumenta el gradiente de disturbio menor va a ser la riqueza de especies polinizadoras y por consiguiente la tasa de polinización también se va a ver reducida. Para poder evaluar este efecto se debe realizar un estudio que abarque medidas como la tasa de polinización, producción de semillas y fecundidad; además, es necesario realizar un análisis en un gradiente de disturbio mayor, en el que se pueda observar qué sucede con las comunidades y el ensamblaje de sus interacciones en sitios con un grado de disturbio mayor, ya que el área en la que se llevó a cabo el presente estudio es adyacente al bosque, por lo que se les puede considerar de un grado de disturbio bajo.

Adicionalmente, la zona en la que se llevó a cabo este estudio es de importancia para la conservación del Zamarrillo Pechinegro (*E. nigrivestis*), un colibrí endémico del Ecuador y en estado crítico de amenaza (Jahn y Santander, 2008; BirdLife International, 2016), de hecho, esta es una de las especies que visitó las especies de plantas evaluadas en el presente trabajo. Por ende, es importante conocer estos procesos para desarrollar acciones de conservación que puedan favorecer la preservación y recuperación de esta ave y otras con las que coexiste.

8. CONCLUSIONES

Las interacciones planta-colibrí en hábitats disturbados y no disturbados en los hábitats estudiados en la ladera noroccidental del volcán Pichincha se explican por la correspondencia de rasgos entre los picos de los colibríes y las flores que visitan. Esto quiere decir que los colibríes mantienen una relación estrecha con especies que presenten flores con una longitud similar a la de sus picos. Esto concuerda con la hipótesis de correspondencia morfológica que postula que las interacciones van a ser más fuertes entre especies con rasgos correspondientes, pero no restringe por completo las interacciones entre especies con rasgos no correspondientes.

Las diferencias taxonómicas no representaron una restricción para el acople entre la longitud del pico y la longitud de las flores que utilizaron los colibríes en los dos tipos de hábitat. Esto, a pesar, de que la riqueza de especies de plantas fue diferente entre los bosques y los sitios disturbados. Esto sugiere que los colibríes mantienen la preferencia por plantas con las que se acoplan en su morfología largo de pico–largo floral sin importar las variaciones en la disponibilidad de recursos.

Los colibríes en el sitio de estudio tienden a alimentarse de plantas con flores de las que puedan extraer el néctar con mayor facilidad. Esto representaría un compromiso, ya que al buscar estas plantas los colibríes gastarían más energía que si utilizarasen cualquier recurso disponible.

La extensión de la lengua tampoco es un factor influyente en la correspondencia de rasgos en la comunidad de colibríes y plantas en esta parte de los Andes, dado que no se observó una diferencia en los resultados al aumentar la medida del pico, en ninguno de los dos tipos de hábitat.

9. RECOMENDACIONES

Para futuros estudios, se recomienda analizar las comunidades y su correspondencia de rasgos a nivel de paisaje, dado que previamente se ha comprobado que la diversidad taxonómica y funcional no varían significativamente a nivel local, mas sí a nivel de paisaje (Tinoco *et al.*, 2017). Así mismo, es importante conocer si existe una variación dada por la destrucción de los ecosistemas en la morfología de las plantas, ya que si bien en la bibliografía se menciona que las plantas con polinización mediada por agentes externos presentan una menor variación en su tamaño floral (Wolfe y Krstolic, 1999), no existen estudios en esta parte de los Andes que corroboren que esto se cumple también en esta zona.

Adicionalmente, cabe recalcar que el sitio disturbado en el que se muestreó fue un sitio en regeneración y es posible que en sitios con mayor grado de disturbio sí existan diferencias más importantes en la composición de especies. Esto podría, a su vez influir en el nivel de correspondencia de rasgos debido a la reducción de la diversidad taxonómica y funcional asociada a alteraciones antrópicas fuertes (Oosterhoorn y Kappelle, 2000; Sarmiento y Frolich, 2002).

A pesar de que los resultados del presente trabajo concordaron con lo esperado, en futuros análisis sería importante incluir otro tipo de variables que podrían influir en el comportamiento de forrajeo y nos podrían dar un acercamiento más preciso a la correspondencia de rasgos en redes mutualistas. Por ejemplo, futuros estudios podrían considerar la apertura floral (Temeles, 1996), la fenología de los organismos (Gonzalez y Loiselle, 2016; Weinstein y Graham, 2017), el tiempo de manipulación del recurso (Temeles *et al.*, 2009; Maglianesi *et al.*, 2014), la abundancia de especies (Maglianesi *et al.*, 2014; Temeles *et al.*, 2009), la tasa de producción de néctar (Ferreira *et al.*, 2015; Sazatornil *et al.*, 2016) y las estrategias de forrajeo de las especies (ruterros o territoriales). De esta manera, se podría reducir un sesgo que subestime procesos neutrales.

Finalmente, es importante evaluar el nivel de interacción de las especies y la correspondencia de sus rasgos equivalentes, para generar estrategias de conservación, manejo o restauración de ecosistemas. Sin esta información, podría no darse la importancia real a varias especies o complejos de especies, sin las cuales procesos y servicios ecosistémicos, como la polinización, podrían colapsar.

10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aizen, M. A., & Feinsinger, P. (1994). Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology*, 75(2), 330–351. <https://doi.org/10.2307/1939538>
- Bartomeus, I., Gravel, D., Tylianakis, J. M., Aizen, M. A., Dickie, I. A., & Bernard-verdier, M. (2016). Advances and challenges in the study of ecological networks: a common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Functional Ecology*, 30, 1894–1903. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12666>
- Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems* (4th ed.). Oxford: Blackwell Publishing.
- Bergamo, P., Wolowski, M., Maruyama, P. K., Vizentin-Bugoni, J., & Sazima, M. (2018). Trait patterns across space and time suggest an interplay of facilitation and competition acting on Neotropical hummingbird-pollinated plant communities. *OIKOS*, 00, 1–11. <https://doi.org/10.1111/oik.05571>
- Berns, C. M., & Adams, D. C. (2010). Bill shape and sexual shape dimorphism between two species of temperate hummingbirds: Black-Chinned Hummingbird (*Archilochus alexandri*) and Ruby-Throated Hummingbird (*A. colubris*). *The Auk*, 127(3), 626–635. <https://doi.org/10.1525/auk.2010.09213>
- BirdLife International 2016. *Eriocnemis nigrivestis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22687909A93174549. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22687909A93174549.en>. Downloaded on 08 July 2019.
- Clements, J. F., Schulenberg, T. S., Iliff, M. J., Roberson, D., Fredericks, F. A., Sullivan, B. L., & Wood, C. L. (2018). The Clements checklist of birds of the world: v2018. Retrieved from <http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>
- Cronk, Q., & Ojeda, I. (2008). Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. *Journal of Experimental Botany*, 59(4), 715–727. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern009>

- Darwin C. (1862). On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects and on the good effects of intercrossing. London: John Murray.
- Dehling, D. M., Töpfer, T., Schaefer, H. M., Jordano, P., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2014). Functional relationships beyond species richness patterns: trait matching in plant-bird mutualisms across scales. *Global Ecology and Biogeography*, 23(10), 1085–1093. <https://doi.org/10.1111/geb.12193>
- Dolédec, S., Chessel, D., ter Braak, C. J. F., & Champely, S. (1996). Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, 3, 143–166.
- Dormann, C. F., Gruber, B., & Frund, J. (2008). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*, 8(2), 8–11.
- Dray, S., & Dufour, A.-B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4).
- Dray, S., & Legendre, P. (2008). Testing the species traits – environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology*, 89(12), 3400–3412.
- Faegri, K., & Van Der Pijl, L. (1979). *Principles of Pollination Ecology* (3rd ed.). Londres: Pergamo Press. Retrieved from <https://books.google.com.ec/books?id=3zfLBAAAQBAJ>
- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., & Thomson, J. D. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 375–403. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132347>
- Ferreira, C., Maruyama, P. K., & Oliveira, P. E. (2016). Convergence beyond flower morphology? Reproductive biology of hummingbird-pollinated plants in the Brazilian Cerrado. *Plant Biology*, 18(1435–8603), 316–324. <https://doi.org/10.1111/plb.12395>

- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J., & Loreau, M. (2006). Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS Biology*, 4(1), 0129–0135. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040001>
- Freile, J., & Restall, R. (2018). *Birds of Ecuador* (1st ed.). Londres: Helm Field Guides.
- Gonzalez, O., & Loiselle, B. A. (2016). Species interactions in an Andean bird – flowering plant network: phenology is more important than abundance or morphology. *PeerJ*, 4(e2789), 1–22. <https://doi.org/10.7717/peerj.2789>
- Guevara, E. A., Hipo, R., Poveda, C., Rojas, B., Graham, C. H., & Santander, T. (2017). Plant and habitat use by Black-breasted Pufflegs (*Eriocnemis nigrivestis*), a critically endangered hummingbird. *Journal of Field Ornithology*, 0(0), 1–7. <https://doi.org/10.1111/jofo.12208>
- Hadley, A. S., & Betts, M. G. (2009). Tropical deforestation alters hummingbird movement patterns. *Biology Letters*, 5, 207–210. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0691>
- Hagen, M., Kissling, W. D., Rasmussen, C., De Aguiar, M. A. M., Brown, L. E., Carstensen, D. W., ... Olesen, J. M. (2012). *Biodiversity, species Interactions and ecological networks in a fragmented world. Advances in Ecological Research* (1st ed., Vol. 46). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-396992-7.00002-2>
- Hazlehurst, J. A., & Karubian, J. O. (2018). Impacts of nectar robbing on the foraging ecology of a territorial hummingbird. *Behavioural Processes*, 149, 27–34. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.01.001>
- IUCN. 2016. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-3. Available at: www.iucnredlist.org. (Accessed: 07 Diciembre 2016).
- Jahn, O. (2008). Rediscovery of Black-breasted Puffleg *Eriocnemis nigrivestis* in the Cordillera de Toisán, north-west Ecuador, and reassessment of its conservation status. *Cotinga*, 29, 31–39. [https://doi.org/10.1016/0370-2693\(93\)90144-7](https://doi.org/10.1016/0370-2693(93)90144-7)

- Jahn, O., & Santander, T. (2008). *Plan de acción para el Zamarrito Pechinegro (Eriocnemis nigrivestis)* (1st ed.). Quito, Ecuador: Aves y Conservación - BirdLife en Ecuador.
- Janzen, D. H. (1980). When is it coevolution? *Evolution*, *34*(3), 611–612.
- Judd, W. S., Campbell, C. S., Kellogg, E. A., Stevens, P. F., & Donoghue, M. J. (2015). *Plant systematics: a phylogenetic approach* (4th ed.). Oxford University Press.
- Kambach, S., Guerra, F., Beck, S. G., Hensen, I., & Schleuning, M. (2013). Human-induced disturbance alters pollinator communities in tropical mountain forests. *Diversity*, *5*(1), 1–14. <https://doi.org/10.3390/d5010001>
- Kassambara, A., & Mundt, F. (2016). Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. *R Package Version*, *1*(3).
- Kearns, C. A., Inouye, D. W., & Waser, N. M. (1998). Endangered mutualisms: the conservation of plant–pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *29*(1), 83–112. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.83>
- 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>
- Kritsky, G. (1985). Darwin's Madagascan hawk moth prediction. *American Entomologist*, 206–210.
- Lunau, K. (2004). Adaptive radiation and coevolution — pollination biology case studies. *Organisms, Diversity and Evolution*, *4*, 207–224. <https://doi.org/10.1016/j.ode.2004.02.002>
- Maglianesi, M. A., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2015). Different foraging preferences of hummingbirds on artificial and natural flowers reveal mechanisms structuring plant-pollinator interactions. *Journal of Animal Ecology*, *84*(3), 655–664. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12319>

- Maglianesi, M. A., Blüthgen, N., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2014). Morphological traits determine specialization and resource use in plant-hummingbird networks in the neotropics. *Ecology*, *95*(12), 3325–3334. <https://doi.org/10.1890/13-2261.1>
- Maruyama, P. K., Vizentin-Bugoni, J., Oliveira, G. M., Oliveira, P. E., & 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>
- McMullan, M., & Navarrete, L. (2017). *Fieldbook of the birds of Ecuador including the Galápagos Islands and common mammals*. Quito: Ratty ediciones.
- MDMQ-Secretaría de Ambiente. (2011). Memoria Técnica del Mapa de Cobertura Vegetal del Distrito Metropolitano de Quito (en línea). Quito, Ecuador. 96 p. Disponible en: http://www.paramo.org/files/memoria_mapa_cobertura_web.pdf (Consultado: junio 15, 2012).
- O’Dea, N., & Whittaker, R. J. (2007). How resilient are Andean montane forest bird communities to habitat degradation? *Biodiversity Conservation*, *16*, 1131–1159.
- Oksanen, A. J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., ... Wagner, H. (2018). Vegan: community ecology package. R package version 2.5-3.
- Ollerton, J., Johnson, S. D., Cranmer, L., & Kellie, S. (2003). The pollination ecology of an assemblage of grassland asclepiads in South Africa. *Annals of Botany*, *92*, 807–834. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg206>
- R Core Team (2014) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Rico-Guevara, A., & Rubega, M. A. (2011). The hummingbird tongue is a fluid trap, not a capillary tube. *PNAS*, *108*(23), 1–5. <https://doi.org/10.1073/pnas.1016944108>
- Ridgely, R. S., Greenfield, P. J., Coopmans, P., Kalil, G., & Philadelphia, A. of N. S. of. (2006). *Aves del Ecuador: guía de campo*. Quito: Fundación de Conservación Jocotoco. Retrieved from <https://books.google.com.ec/books?id=mjn5PgAACAAJ>

- Rodríguez-Flores, C. I., & Stiles, G. (2005). Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la amazonía colombiana. *Ornitología Colombiana*, *3*, 7–27.
- Rodríguez-Gironés, M. A., & Llandres, A. L. (2008). Resource competition triggers the co-evolution of long tongues and deep corolla tubes. *PLoS ONE*, *3*(8), 1–8.
- Rodríguez-Gironés, M. A., & Santamaría, L. (2013). Resource competition, character displacement, and the evolution of deep corolla tubes. *The American Naturalist*, *170*(3), 455–464. <https://doi.org/10.1086/520121>
- Rodríguez-Gironés, M. A., & Santamaría, L. (2006). Models of optimal foraging and resource partitioning: deep corollas for long tongues. *Behavioral Ecology*, *17*, 905–910. <https://doi.org/10.1093/beheco/arl024>
- Rosas-Guerrero, V., Aguilar, R., Martén-Rodríguez, S., Ashworth, L., Lopezaraiza-Mikel, M., Bastida, J. M., & Quesada, M. (2014). A quantitative review of pollination syndromes: Do floral traits predict effective pollinators? *Ecology Letters*, *17*(3), 388–400. <https://doi.org/10.1111/ele.12224>
- Sarmiento, F. O., & Frolich, L. M. (2019). Andean Cloud Forest tree lines. *Mountain Research and Development*, *22*(3), 278–287.
- Sazatornil, F. D., Moré, M., Benitez-Vieyra, S., Cocucci, A. A., Kitching, I. J., Schlumpberger, B. O., ... Amorim, F. W. (2016). Beyond neutral and forbidden links: morphological matches and the assembly of mutualistic hawkmoth–plant networks. *Journal of Animal Ecology*, *85*, 1586–1594.
- Schindelin, J., Arganda-carreras, I., Frise, E., Kaynig, V., Pietzsch, T., Preibisch, S., ... Cardona, A. (2019). Fiji - an open source platform for biological image analysis. *Nature Methods*, *9*(7). <https://doi.org/10.1038/nmeth.2019.Fiji>
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., Eliceiri, K. W., & Instrumentation, C. (2017). NIH Image to ImageJ: 25 years of Image analysis. *Natu*, *9*(7), 671–675.
- Sornoza-Molina, F., Freile, J. F., Nilsson, J., Krabbe, N., & Bonaccorso, E. (2018). A striking, critically endangered, new species of hillstar (Trochilidae: Oreotrochilus)

- from the southwestern Andes of Ecuador. *The Auk: Ornithological Advances*, 135(4), 1146–1171. <https://doi.org/10.1642/AUK-18-58.1>
- Temeles, E. J. (1996). A new dimension to hummingbird-flower relationships. *Oecologia*, 105, 517–523. <https://doi.org/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 relationships. *Biotropica*, 34(1), 68–80. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00243.x>
- ter Braak, C. J., Cormont, A., & Dray, S. (2012). Improved testing of species traits-environment relationships in the fourth-corner problem. *Ecology*, 93(7), 1525–1526. https://doi.org/10.1007/7089_2008_18
- Thompson, J. N. (2009). *The Coevolutionary Process*. Chicago: University of Chicago Press. Retrieved from <https://books.google.com.ec/books?id=WZLikLPcKrMC>
- Tinoco, B. A., Santillán, V. E., & Graham, C. H. (2018). Land use change has stronger effects on functional diversity than taxonomic diversity in tropical Andean hummingbirds. *Ecology and Evolution*, 8, 3478–3490. <https://doi.org/10.1002/ece3.3813>
- Vásquez, D. P., Blüthgen, N., Cagnolo, L., & Chacoff, N. P. (2009). Uniting pattern and process in plant – animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*, 103, 1445–1457. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp057>
- Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P. K., Debastiani, V. J., Duarte, L. da S., Dalsgaard, B., & Sazima, M. (2016). Influences of sampling effort on detected patterns and structuring processes of a Neotropical plant – hummingbird network. *Journal of Animal Ecology*, 85, 262–272. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12459>
- 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*, 281(20132397). <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.2397>
- Walther, B. A., & Bireschke, H. (2001). Hummingbird-flower relationships in a mid-elevation rainforest near Mindo, northwestern Ecuador. *International Journal of Ornithology*, 4(3–4), 115–135.
- Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M., & Ollerton, J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77(4), 1043–1060.
- Waser, N. M., & Ollerton, J. (2006). *Plant-pollinator interactions: From specialization to generalization* (1st ed.). Chicago: University of Chicago Press. Retrieved from <https://books.google.com.ec/books?id=Fb15c9fUxTIC>
- Weinstein, B. G. (2015). MotionMeerkat: Integrating motion video detection and ecological monitoring. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(3), 357–362. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12320>
- Weinstein, B. G., & Graham, C. H. (2017). Persistent bill and corolla matching despite shifting temporal resources in tropical hummingbird-plant interactions. *Ecology Letters*, 20(3), 326–335. <https://doi.org/10.1111/ele.12730>
- Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Society of America*, 30(3), 279–338.
- Wolfe, L. M. & Krstolic, J. L. (1999). Floral symmetry and its influence on variance in flower size. *The American Naturalist*, 154(4), 484–488.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: elegant graphics for data analysis* (2nd ed.). New York: Springer.

11. FIGURAS

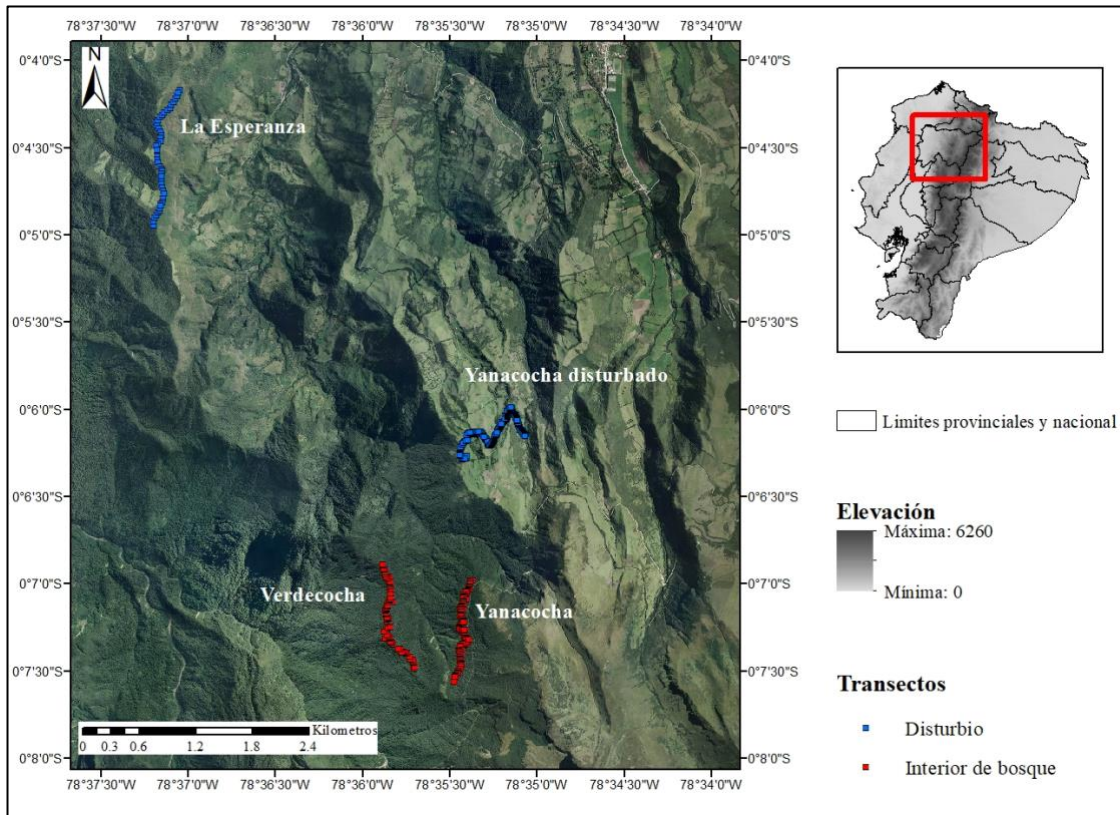


Figura 1. Mapa en el que se ilustran los transectos ubicados en los dos tipos de hábitat estudiados: interior de bosque (Yanacocha y Verdecocha) y zona disturbada (La Esperanza y Yanacocha Disturbado).

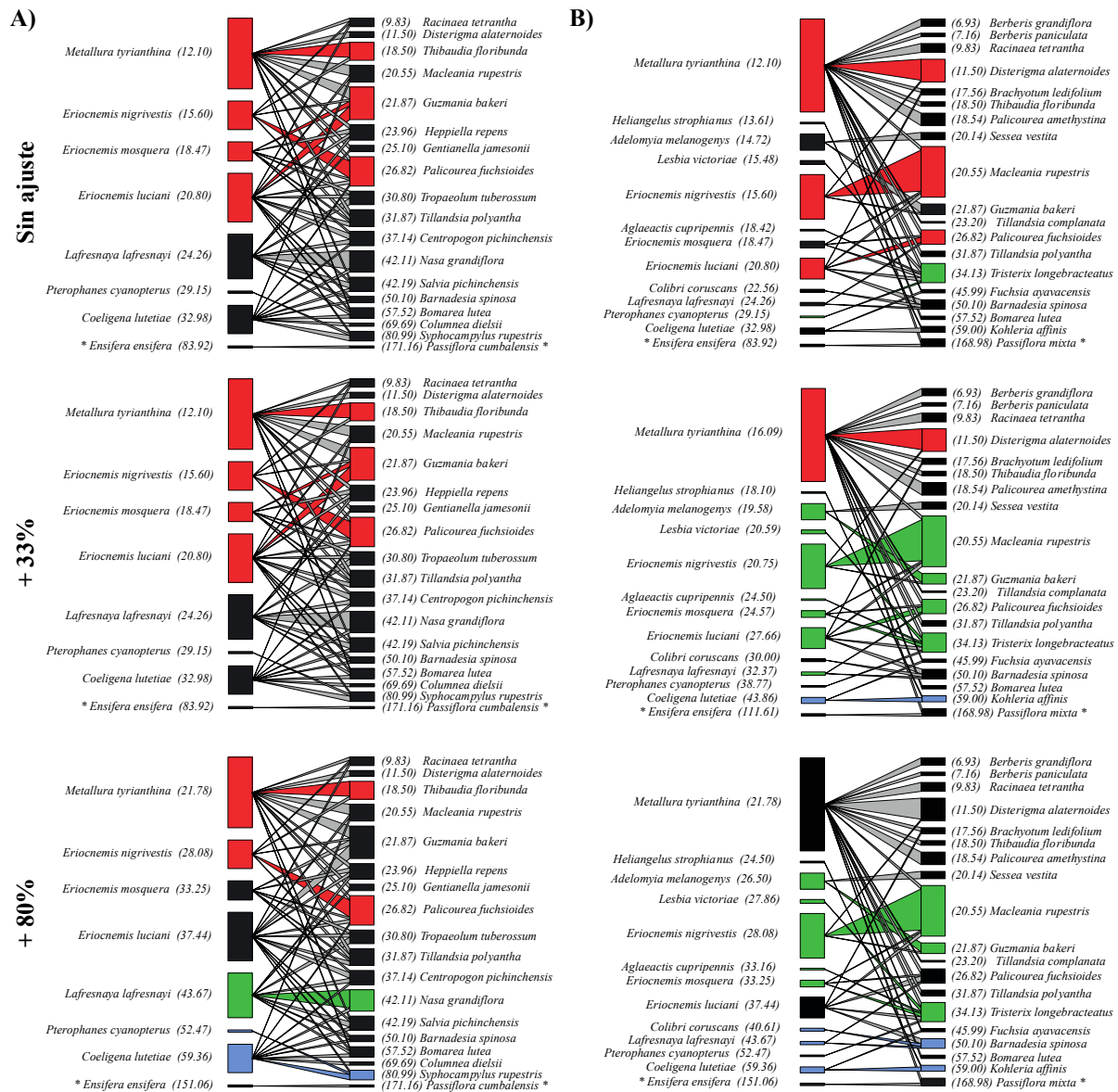


Figura 2. Redes de interacción de los dos tipos de hábitat evaluados. A) Redes de interacción del interior de bosque. B) Redes de interacción de la zona disturbada. A la izquierda de las redes se encuentran las especies de colibríes y a la derecha las de plantas. Además, al lado de cada especie se encuentran entre paréntesis las medidas del pico y las flores expresadas en milímetros. Las especies cuyo recuadro tiene color diferente al negro son aquellas que presentaron correspondencia de rasgos entre sí, y cada color representa los grupos formados en el dendrograma de distancias euclidianas (Fig. 3). *: *E. ensifera*, *P. mixta* y *P. cumbalensis* fueron especies no incluidas en el dendrograma; sin embargo, las interacciones entre estas especies fueron frecuentes.

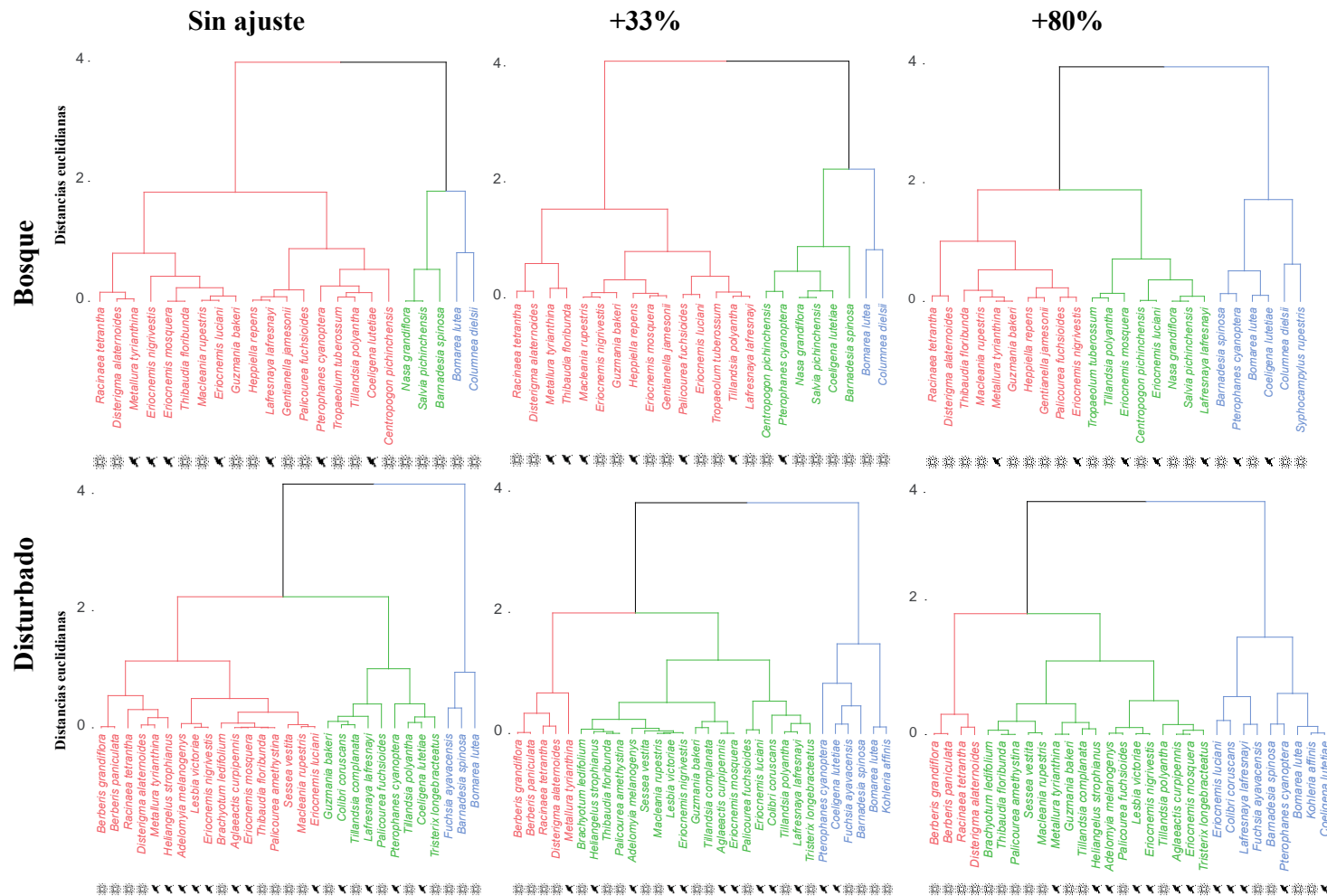


Figura 3. Dendrogramas del análisis de conglomerados jerárquico divisivo con las distancias euclidianas entre todas las especies de colibríes y plantas. Los colores representan los grupos formados en base a la separación de acuerdo a la similitud entre ramas. Se decidió usar tres categorías tomando en cuenta que existen flores y picos pequeños, medianos y largos. En la parte inferior de cada dendrograma se ilustran las especies de colibríes y plantas.

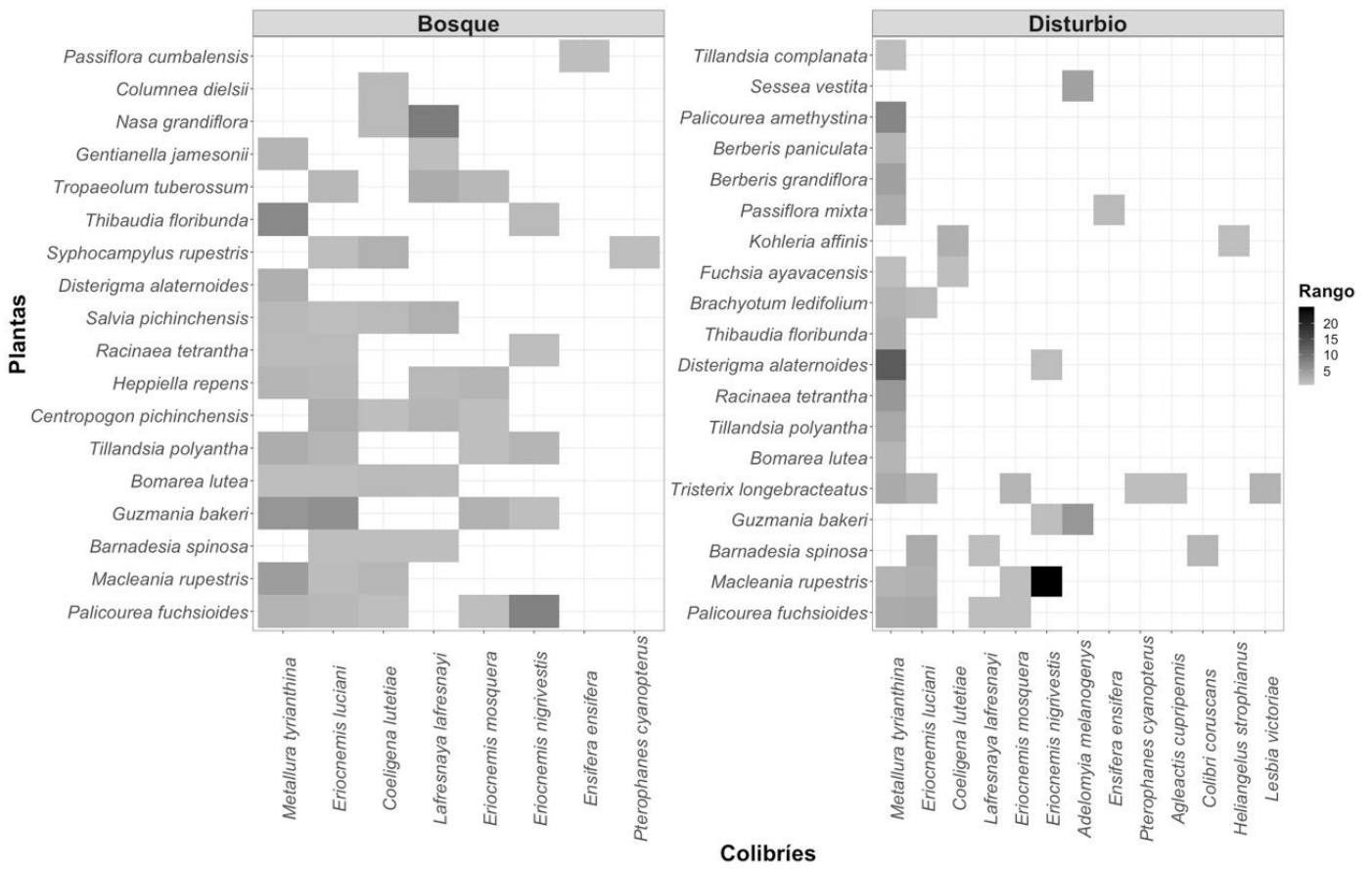


Figura 4. Red de interacciones mutualistas planta-colibrí en dos tipos de hábitat: bosque y zona disturbada.

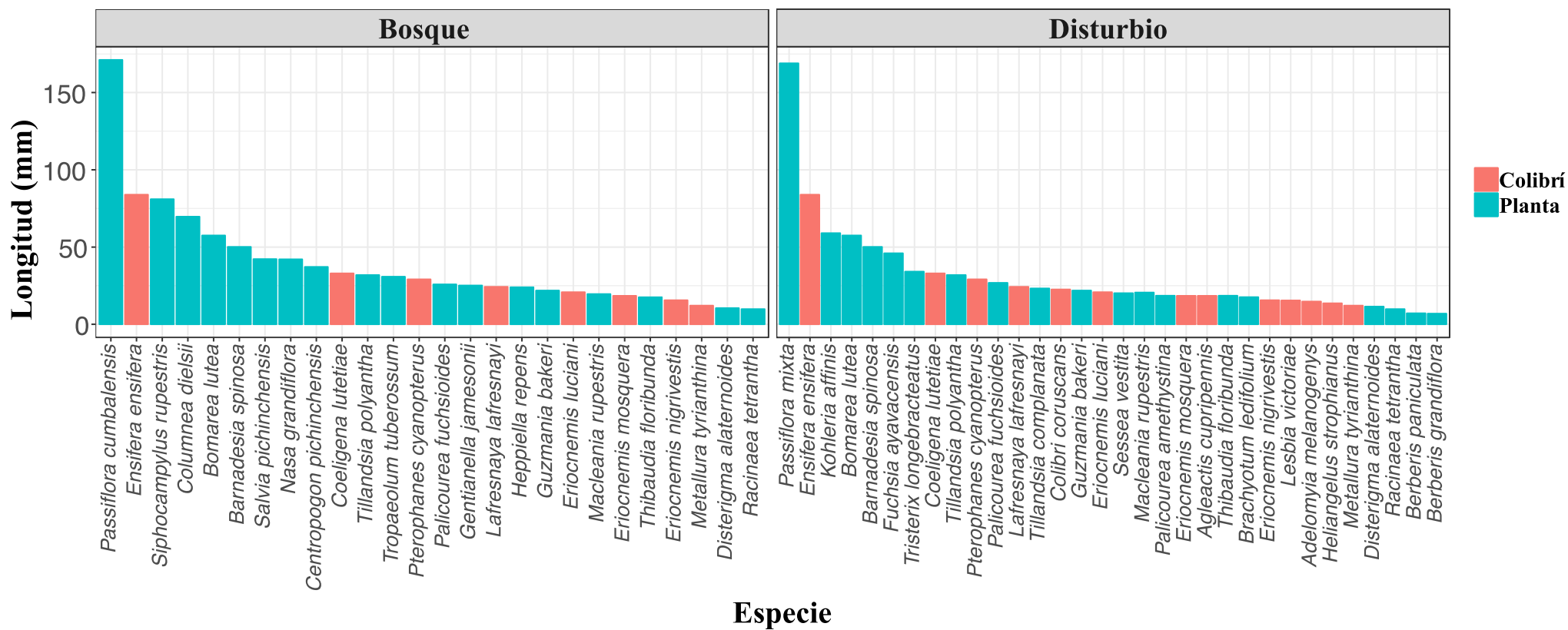


Figura 5. Longitudes de los picos de los colibríes y de las flores de las plantas que estos usan , en los dos tipos de hábitat: interior de bosque y zona disturbada.

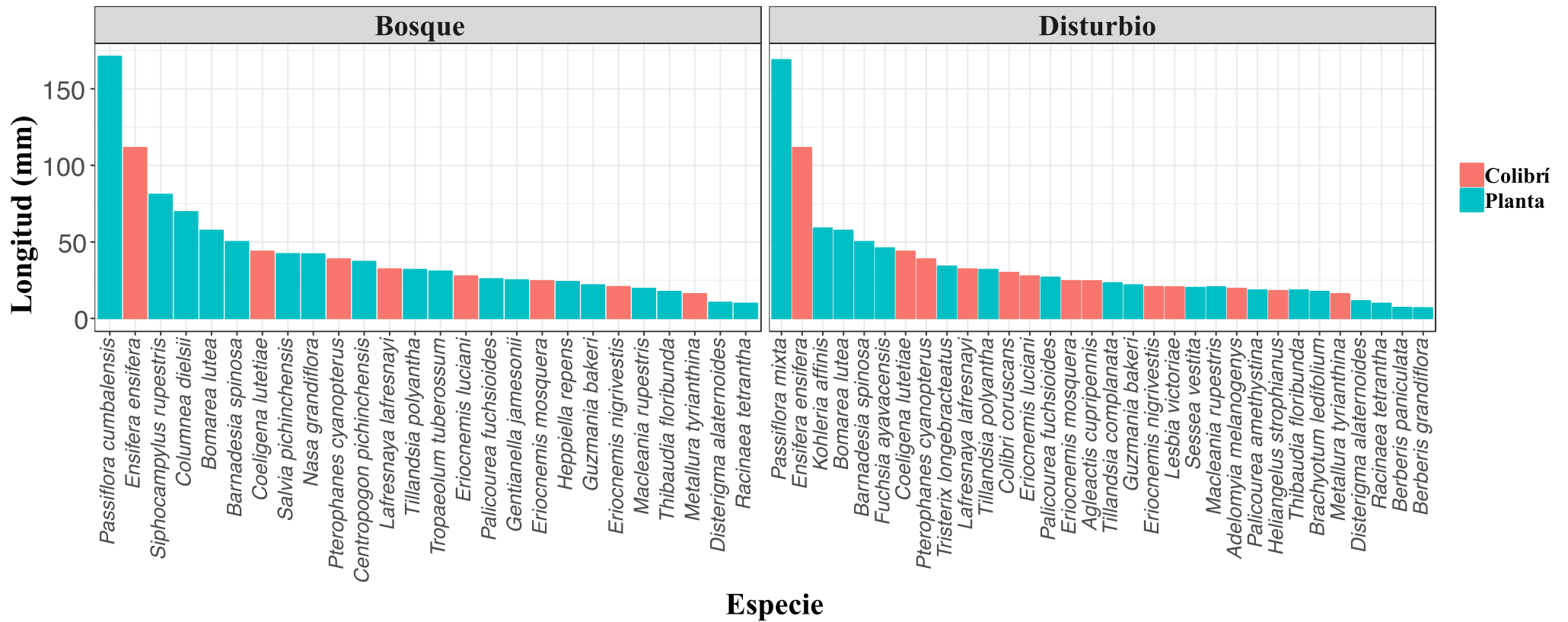


Figura 6. Longitudes de los picos de los colibríes (más el 33%) y de las flores de las plantas que estos usan, en los dos tipos de hábitat: interior de bosque y zona disturbada.

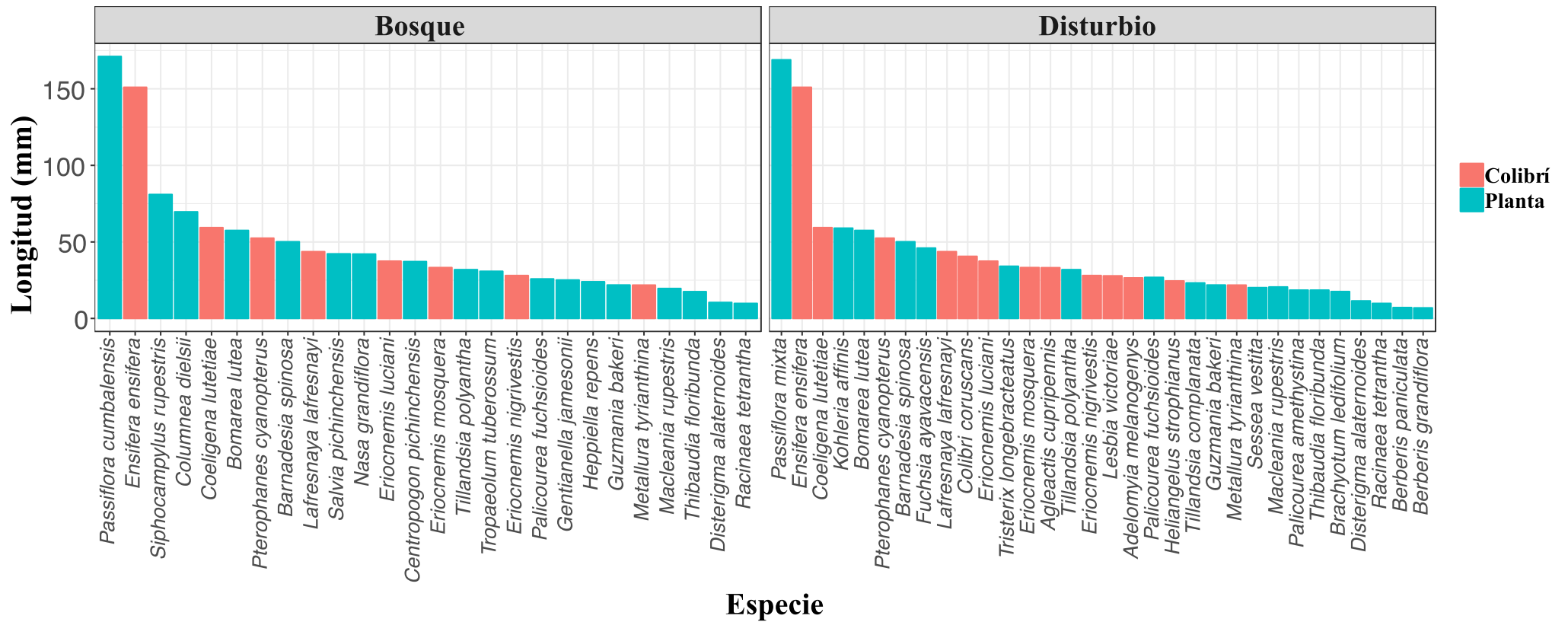


Figura 7. Longitudes de los picos de los colibríes (más el 80%) y de las flores de las plantas que estos usan, en los dos tipos de hábitat: interior de bosque y zona disturbada.

12. TABLAS

Tabla 1. Ubicación y tipo de hábitat de las localidades muestreadas.

Sitio	Latitud	Longitud	Tipo de hábitat
Yanacocha Bosque	1° 12' 38.88" S	78° 35' 25.01" O	Interior de bosque, ubicado en una ladera de montaña.
Verdecocha	1° 12' 24.84" S	78° 35' 51.79" O	Interior de bosque, ubicado en una cresta montañosa.
Yanacocha Disturbado	0° 06' 14.65" S	78° 35' 26.92" O	Borde de bosque con pastos, en restauración natural.
La Esperanza	0° 04' 21.29" S	78° 37' 11.32" O	Borde de bosque con vegetación arbustiva.

Tabla 2. Medida del culmen expuesto (mm) de los colibríes presentes en la comunidad. Se añadió el 33% y 80%, sugerido por Vizentin-Bugoni *et al.* (2014) tomando en cuenta que al alimentarse los colibríes sacan su lengua para extraer el néctar de las flores.

Colibrí	Culmen expuesto	Culmen expuesto + 33%	Culmen expuesto + 80%	Tipo de hábitat	
				Bosque	Zona disturbada
<i>Adelomyia melanogenys</i>	14.72	19.58	26.50		X
<i>Aglaeactis curpipennis</i>	18.42	24.50	33.16		X
<i>Coeligena lutetiae</i>	32.98	43.86	59.36	X	X
<i>Colibri coruscans</i>	22.56	30	40.61		X
<i>Ensifera ensifera</i>	83.92	111.61	151.06	X	X
<i>Eriocnemis luciani</i>	20.80	27.66	37.44	X	X
<i>Eriocnemis mosquera</i>	18.47	24.57	33.25	X	X
<i>Eriocnemis nigrivestis</i>	15.60	20.75	28.08	X	X
<i>Heliangelus strophianus</i>	13.61	18.10	24.50		X
<i>Lafresnaya lafresnayi</i>	24.26	32.27	43.67	X	X
<i>Lesbia victoriae</i>	15.48	20.59	27.86		X
<i>Metallura tyrianthina</i>	12.10	16.09	21.78	X	X
<i>Pterophanes cyanoptera</i>	29.15	38.77	52.47	X	X
TOTAL				8	13
				13	

Tabla 3. Esfuerzo de muestreo de cada una de las localidades y la suma para el tipo de hábitat y el total.

Localidad	Días	Horas
La Esperanza	33	379.5
Verdecocha	92.5	1063.75
Yanacocha Bosque	109.5	1259.25
Yanacocha Disturbado	107.5	1236.25
Tipo de hábitat		
Bosque	202	2323
Zona disturbada	140.5	1615.75
TOTAL	342.5	3938.75

Tabla 4. Medida de la longitud floral (mm) de las plantas presentes en la comunidad y su respectiva distribución. La X representa la presencia de la especie en un tipo de hábitat.

Planta	Longitud floral	Tipo de hábitat	
		Bosque	Zona disturbada
<i>Barnadesia spinosa</i>	50.10	X	X
<i>Berberis grandiflora</i>	6.93	-	X
<i>Berberis paniculata</i>	7.16	-	X
<i>Bomarea lutea</i>	57.52	X	X
<i>Brachyotum ledifolium</i>	17.56	-	X
<i>Centropogon pichinchensis</i>	37.14	X	-
<i>Columnnea dielsii</i>	69.69	X	-
<i>Disterigma alaternoides</i>	11.50	X	X
<i>Fuchsia ayavacensis</i>	45.99	-	X
<i>Gentianella jamesonii</i>	25.10	X	-
<i>Guzmania bakeri</i>	21.87	X	X
<i>Heppiella repens</i>	23.96	X	-
<i>Kohleria affinis</i>	59	-	X
<i>Macleania rupestris</i>	20.55	X	X
<i>Nasa grandiflora</i>	42.11	X	-
<i>Palicourea amethystina</i>	18.54	-	X
<i>Palicourea fuchsioides</i>	26.82	X	X
<i>Passiflora cumbalensis</i>	171.16	X	-
<i>Passiflora mixta</i>	168.98	-	X
<i>Racinaea tetrantha</i>	9.83	X	X
<i>Salvia pichinchensis</i>	42.19	X	-
<i>Sessea vestita</i>	20.14	-	X
<i>Syphocampylus rupestris</i>	80.99	X	-
<i>Thibaudia floribunda</i>	18.50	X	X
<i>Tillandsia complanata</i>	23.20	-	X
<i>Tillandsia polyantha</i>	31.87	X	X
<i>Tristerix longebracteatus</i>	34.13	-	X
<i>Tropaeolum tuberosum</i>	30.80	X	-
TOTAL		18	19
		28	

Tabla 5. Medida de diversidad beta (disimilitud de Whittaker) entre localidades estudiadas y entre tipos de hábitat.

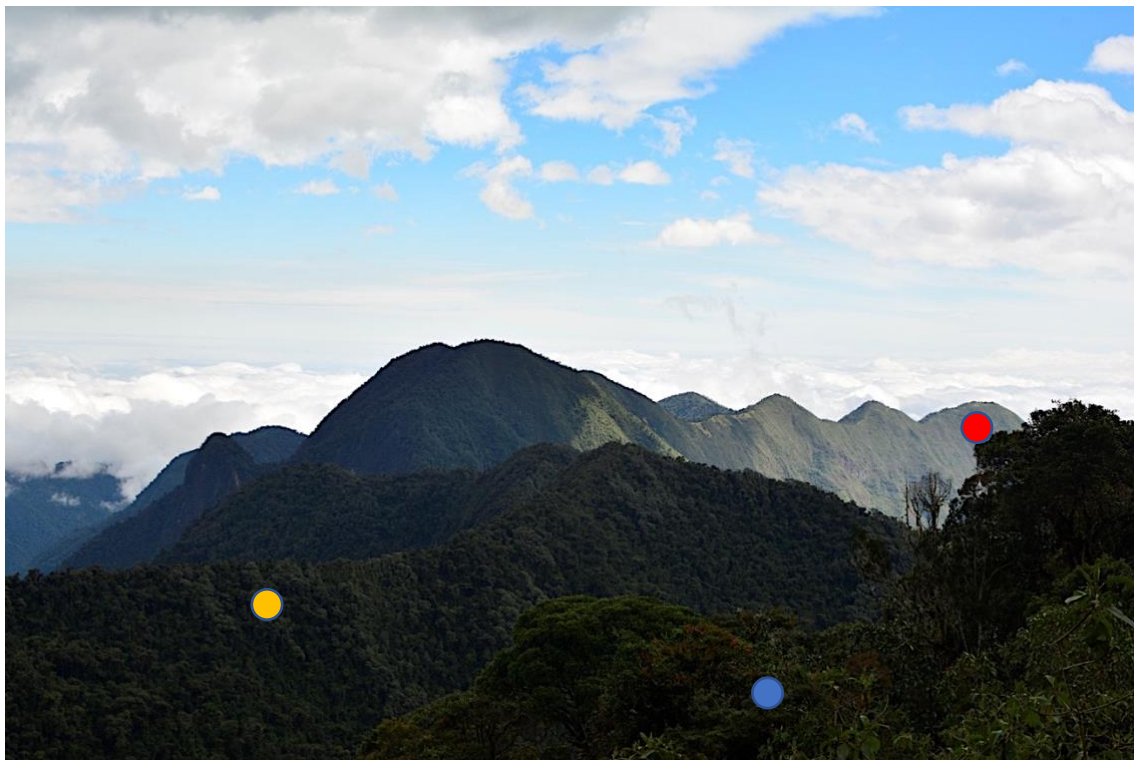
Localidades comparadas	Beta diversidad (disimilitud)	
	Plantas	Colibríes
La Esperanza - Verdecocha	0.67	0.38
La Esperanza - Yanacocha Bosque	0.80	0.54
La Esperanza - Yanacocha Disturbado	0.89	0.62
Verdecocha - Yanacocha Bosque	0.50	0.14
Verdecocha - Yanacocha Disturbado	0.56	0.29
Yanacocha Bosque - Yanacocha Disturbado	0.68	0.18
Bosque - Zona disturbada	0.51	0.24

Los valores más cercanos a 1 representan disimilitud máxima entre comunidades, lo contrario para los valores más cercanos a 0 (Whittaker, 1960). En negrita se representan las comunidades con menor disimilitud.

Tabla 6. Resultados del análisis de la cuarta esquina para el análisis de la correspondencia de rasgos en los dos tipos de hábitat evaluados, la significancia de *P* representa la diferencia entre el azar y una red en la que las interacciones se dan por correspondencia de rasgos.

Combinación de rasgos	Tipo de hábitat			
	Bosque		Zona disturbada	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
Culmen expuesto – longitud floral	0.7729	0.0005	0.5249	0.0036
Culmen expuesto + 33% - longitud floral	0.7729	0.0005	0.5249	0.0036
Culmen expuesto + 80% - longitud floral	0.7729	0.0005	0.5249	0.0036

13. ANEXOS



Anexo 1. Tipos de hábitat evaluados en la ladera noroccidental del volcán Pichincha. Amarillo: Reserva Verdecocha, Azul: Reserva Yanacocha y Rojo: Cerro La Esperanza.



Anexo 2. Interacción de tipo mutualista. El colibrí (*Metallura tyrianthina*) ingresa por la apertura de la flor (*Thibaudia floribunda*), siendo un potencial polinizador.



Anexo 3. Interacción de tipo no mutualista. El colibrí (*Metallura tyrianthina*) obtiene el néctar por un hoyo en la base de la corola (*Macleania macrantha*), sin polinizar a la flor.

Anexo 4. Matriz de interacciones planta – colibrí en el interior de bosque. Los números representan la frecuencia de interacciones.

		Plantas																	
		<i>Barnadesia spinosa</i>	<i>Bomarea lutea</i>	<i>Centropogon pichinchensis</i>	<i>Columnnea dielsii</i>	<i>Disterigma alaternoides</i>	<i>Gentianella jamesonii</i>	<i>Guzmania bakeri</i>	<i>Heppiella repens</i>	<i>Macleania rupestris</i>	<i>Nasa grandiflora</i>	<i>Palicourea fuchsoides</i>	<i>Passiflora cumbalensis</i>	<i>Racinaea tetrantha</i>	<i>Salvia pichinchensis</i>	<i>Syphocampylus rupestris</i>	<i>Thibaudia floribunda</i>	<i>Tillandsia polyantha</i>	<i>Tropaeolum tuberossum</i>
Colibríes	<i>Coeligena lutetiae</i>	1	1.5	1	1.5	0	0	0	0	1.8	1.5	1	0	0	1.5	2.5	0	0	0
	<i>Ensifera ensifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
	<i>Eriocnemis luciani</i>	1	1	2.67	0	0	0	6.3	1.71	1.25	0	1.67	0	1.5	1	1	0	2	1.67
	<i>Eriocnemis mosquera</i>	0	0	1	0	0	0	2.33	2	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1.67
	<i>Eriocnemis nigrivestis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	8	0	1	0	0	1.4	2	0
	<i>Lafresnaya lafresnayi</i>	1	1.33	2	0	0	1	0	1.6	0	8.5	0	0	0	2.5	0	0	0	3
	<i>Metallura tyrianthina</i>	0	1	0	0	2.67	2	5.6	2	4.8	0	2.11	0	1.43	1.6	0	7	2.88	0
	<i>Pterophanes cyanopterus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0

Anexo 5. Matriz de interacciones planta – colibrí en el zona disturbada. Los números representan la frecuencia de interacciones.

		Plantas																		
		<i>Barnadesia spinosa</i>	<i>Berberis grandiflora</i>	<i>Berberis paniculata</i>	<i>Bomarea lutea</i>	<i>Brachyotum ledifolium</i>	<i>Disterigma alaternoides</i>	<i>Fuchsia ayavacensis</i>	<i>Guzmania bakeri</i>	<i>Kohleria affinis</i>	<i>Macleania rupestris</i>	<i>Palicourea amethystina</i>	<i>Palicourea fuchsoides</i>	<i>Passiflora mixta</i>	<i>Racinaea tetrantha</i>	<i>Sessea vestita</i>	<i>Thibaudia floribunda</i>	<i>Tillandsia complanata</i>	<i>Tillandsia polyantha</i>	<i>Tristerix longibracteatus</i>
Colibríes	<i>Adelomyia melanogenys</i>	0	0	0	0	0	0	0	5.33	0	0	0	0	0	0	4.33	0	0	0	0
	<i>Aglaeactis cupripennis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	<i>Coeligena lutetiae</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	2.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Colibri coruscans</i>	1.75	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Ensifera ensifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.5	0	0	0	0	0	0
	<i>Eriocnemis luciani</i>	3	0	0	0	1.5	0	0	0	0	2.57	0	3.43	0	0	0	0	0	0	2
	<i>Eriocnemis mosquera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2
	<i>Eriocnemis nigrivestis</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	24.67	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Heliangelus strophianus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Lafresnaya lafresnayi</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Lesbia victoriae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.29
	<i>Metallura tyrianthina</i>	0	4.38	2.13	2	2.17	12.6	1	0	0	2.1	7.5	3.17	3	5.33	0	2.75	1	3.33	3.25
<i>Pterophanes cyanopterus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	

$$\beta_w = 1 - \frac{b + c}{2a + b + c}$$

Anexo 6. Fórmula del índice de disimilitud de Whittaker (1960) o beta diversidad. Donde a , representa el número de especies compartidas entre las dos localidades; b , el número de especies únicas en la localidad 1 y c , el número de especies únicas en la localidad 2.

$$(\mathbf{LD}_J \mathbf{QD}_q \mathbf{c}_1 | \mathbf{RD}_p \mathbf{b}_1)_{D_I} = \mathbf{x}^t \mathbf{D}_I \mathbf{LD}_J \mathbf{y} = (\mathbf{LD}_J \tilde{\mathbf{y}}_1 | \tilde{\mathbf{x}}_1)_{D_I} \|\mathbf{RD}_p \mathbf{b}_1\|_{D_I} \|\mathbf{QD}_q \mathbf{c}_1\|_{D_J}$$

Anexo 7. Fórmula del análisis de la cuarta esquina, la cual incorpora las relaciones existentes entre la matriz de interacciones L y las matrices de rasgos de plantas y colibríes, Q y R, respectivamente (Dolédec *et al.*, 1996).