

Pontificia Universidad Católica del Ecuador

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Escuela de Ciencias Biológicas

Efecto de la pérdida de especies en redes de interacción ‘planta-colibrí’ en el bosque alto andino Yanacocha, faldas del volcán Pichincha, Ecuador.

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

Bryan Gastón Rojas González

Quito, 2018

Certifico que la Disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas del Sr. Bryan Gastón Rojas González ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Cárdenas Muñoz Rafael Enrique, PhD

Director de la Disertación

Quito, 2018

Dedicatoria:

Esta disertación va dedicada a mis padres, sin su apoyo, paciencia y amor mi vida no tendría este rumbo tan fascinante y apasionado, y a mi abuela y su libro de la vida en el que seguramente mi nombre figura varias veces.

Agradecimientos:

Gracias a toda mi familia y a su apoyo incondicional en los buenos y malos momentos. Gracias a mis increíbles amigos por ser mi consuelo y buena parte de mis mejores momentos aquí. Gracias a mi compañera, Emmie, lo que tienes me hace ser más completo.

Agradezco a Aves y Conservación por la acogida y apoyo:

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

Gracias a Rafael Cárdenas por su apoyo y trabajo conmigo en todo el trayecto de esta disertación, a Esteban Guevara y Tatiana Santander por su ayuda incondicional y acogida, a Gabriela Toscano y Cristian Poveda (Pupi). Agradezco a mis lectores: Magister Santiago Burneo y a la PhD Priscila Muriel por su gran ayuda. Por último, agradezco a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

Tabla de contenidos:

1. RESUMEN:	1
2. ABSTRACT:.....	2
3. INTRODUCCIÓN	3
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	7
4.1 ÁREA DE ESTUDIO	7
4.2 REGISTRO DE INTERACCIONES PLANTA-AVE.....	7
4.3 ANÁLISIS DE DATOS	8
4.3.1 ANÁLISIS DE SIMILITUD DE COMUNIDADES DE PLANTAS Y AVES	8
4.3.2 DESCRIPCIÓN DE REDES DE INTERACCIÓN	9
4.3.2 SIMULACIÓN DE PÉRDIDA DE ESPECIES:	10
5. RESULTADOS	12
5.1 COMPARACIÓN DE LAS COMUNIDADES DE PLANTAS ORNITÓFILAS Y AVES	12
5.2 ESTRUCTURA DE LAS REDES DE INTERACCIÓN	12
6. DISCUSIÓN.....	14
6.1 ESTRUCTURA DE LAS REDES DE INTERACCIÓN	14
6.2 RESPUESTA A ESCENARIOS DE SIMULACIÓN DE PÉRDIDA DE ESPECIES	16
7. CONCLUSIONES	20
8. RECOMENDACIONES	20
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS:.....	21
10. FIGURAS:.....	27
11. TABLAS:	36
12. ANEXOS:.....	41

Lista de Figuras:

Figura 1. Fotografía de los sitios estudiados.....	24
Figura 2. Red de interacción de Verdecocha.....	25
Figura 3. Red de interacción de Yanacocha bosque.....	26
Figura 4. Red de interacción Yanacocha disturbado.....	27
Figura 5. Red de interacción Santa Lucía.....	28
Figura 6. Patrones de extinción de Verdecocha.....	29
Figura 7. Patrones de extinción de Yanacocha bosque.....	30
Figura 8. Patrones de extinción de Yanacocha disturbado.....	31
Figura 9. Patrones de extinción de Santa Lucía.....	32

Lista de tablas:

Tabla 1. Índice de similitud de Jaccard de especies de plantas ornitófilas de los cuatro sitios.....	33
Tabla 2. Índice de similitud de Jaccard de especies de aves de los cuatro sitios.....	33
Tabla 3. Métricas de las cuatro redes de interacción.....	33
Tabla 4. Índices de especialización de algunas plantas ornitófilas de Verdecocha.....	34
Tabla 5. Índices de especialización de algunas plantas ornitófilas del bosque de Yanacocha.....	35
Tabla 6. Índices de especialización de algunas plantas ornitófilas del bosque disturbado de Yanacocha.....	36
Tabla 7. Índices de especialización de algunas plantas ornitófilas de Santa Lucía.....	37

Lista de anexos:

Anexo 1. Ejemplos de interacciones capturadas con cámaras de seguimiento.....	38
Anexo 2. Fórmulas de anidamiento y modularidad.....	39
Anexo 3. Esfuerzo de observación por medio de cámaras invertido en cada sitio, hábitat y especie de planta, medido en horas.....	41
Anexo 4. Valores de significancia y ajuste de la curva para cada uno de los escenarios en cada sitio.....	42

1. RESUMEN:

La polinización facilitada por animales es un proceso esencial en la reproducción de la mayoría de las angiospermas. Las plantas a cambio de este servicio proveen una recompensa energética que puede ser néctar o polen, en una relación de beneficio mutuo. Los colibríes son polinizadores de al menos 8000 especies de plantas vasculares en el mundo, en el Ecuador son particularmente importantes para los ciclos de reproducción de plantas andinas. El ritmo actual al cual las especies se extinguen no tiene precedentes y se debe, en su mayor parte, a actividades antropogénicas (uso del suelo, cambio climático, etc.). Por ello es importante evaluar las consecuencias que la pérdida de especies puede tener sobre procesos ecológicos como la polinización. El presente estudio tuvo como objetivo el describir las redes de interacción planta-ave y simular la extinción de especies del nivel trófico inferior, con el propósito de conocer la respuesta a la pérdida sistemática de especies en un bosque alto andino al noroeste del volcán Pichincha (Provincia de Pichincha, Ecuador). Se obtuvieron cuatro métricas descriptivas de la estructura de la red de interacción en tres transectos con diferentes condiciones de hábitat de bosque altoandino y nublado. Se realizaron simulaciones de pérdida de especies de plantas en cada transecto, en base a índices de especialización. Las extinciones se realizaron bajo tres escenarios: estocástico, optimista y dramático. Todos los sitios mostraron cierto nivel teórico de tolerancia en cuanto a extinciones de plantas ya que en el peor escenario no se observó una declinación abrupta de especies. El transecto de bosque disturbado altoandino resulta ser el sitio de menor resiliencia a extinciones. Las diferencias en las métricas de cada red causan distintas respuestas a la simulación de extinción en cada transecto. Aunque los resultados sugieren una aparente tolerancia a la extinción, esto no significa necesariamente inmunidad, este estudio debe ser tomado como una guía para dar prioridad de conservación de ciertas especies cuya desaparición tendrá un impacto más profundo e irreversible en este ecosistema.

Palabras clave: Conservación, anidamiento, redes mutualistas, extinción secundaria.

2. ABSTRACT:

Animal pollination is an essential step in sexual reproduction of most flowering plants in almost all terrestrial ecosystems, pollinators in turn benefit by obtaining floral resources such as nectar or pollen. Hummingbirds are pollinators of at least 8000 species of vascular plants worldwide, in Ecuador they are particularly important for sexual reproduction of Andean plants. The current rate at which species become extinct has no precedents and its due, for the most part, to anthropogenic activities (soil use, climate change, etc.). Hence it is important to assess the consequences that species loss could have on ecological processes like pollination. The present study aimed at describing the plant-bird interaction networks and simulate the extinction of the lower trophic level, with the purpose of understand the response of birds to the systematic loss of plants species at a high-Andean forest located in the northwest slopes of the Pichincha volcano (Pichincha, Ecuador). We obtained four descriptive metrics of the structure of the interaction network on three different transects. We simulated species loss in every site, based on specialization indexes, with three different scenarios: stochastic, optimist and dramatic. Every site showed a certain theoretical level of tolerance in terms of plant extinction because in every site the worst scenario did not show an abrupt species loss. The disturbed forest of Yanacocha represents the worst in terms of tolerance to extinction. The difference of metrics between networks caused distinct responses to the extinction simulation in every site. Although the results suggested an apparently tolerance to extinction, tolerance is not synonymous of immunity, this study must be taken as a guide for designing conservation priorities to certain species whose disappearance will have a greater and irreversible impact on the ecosystem.

Keywords: conservation, nestedness, modularity, resilience, secondary extinction.

3. INTRODUCCIÓN

La polinización es un proceso esencial en la reproducción de la gran mayoría de angiospermas (Jane Memmott, Craze, Waser, y Price, 2007; Winfree, Bartomeus, y Cariveau, 2011) siendo los vectores animales (polinización animal) mucho más efectivos que los vectores pasivos como el viento o el agua (polinización anemófila) (Ollerton, Winfree, & Tarrant, 2011). Al igual que otros procesos ecológicos como la dispersión de semillas, la polinización animal se basa en interacciones mutualistas entre plantas y animales, donde las plantas a cambio del servicio de propagación de genes en el paisaje proveen una recompensa energética que puede ser néctar o polen, convirtiendo esta interacción en una relación de beneficio mutuo para especies en distintos niveles tróficos (Krohne, 2016).

La diversidad biológica se organiza en niveles tróficos y redes de interacción (Odum, 1960) donde los nodos (i.e. especies, poblaciones o grupos funcionales) se conectan entre sí a través de enlaces o interacciones que pueden ser antagonistas (i.e. predación, parasitismo) o mutualistas (i.e. simbiosis) (Paine, 1966; Bascompte y Jordano, 2007;). Estas complejas redes de interacción fueron exploradas por Cohen (1978) donde por primera vez se habló de su caracterización cuantitativa. La aplicación de la teoría de redes al estudio de interacciones ecológicas ha permitido describir propiedades emergentes de las mismas, las cuales contribuyen a su mantenimiento y estabilidad (Bascompte et al., 2003; Olesen, Bascompte, Dupont, y Jordano, 2007). Entre estas propiedades están el anidamiento, la modularidad, la conectividad, el grado de especialización, entre otras (Hagen et al. 2012). La modularidad se refiere al patrón en el cual las redes de interacción pueden contener módulos o secciones repetitivas dentro de una red más grande (Olesen et al., 2007). Especies que conectan estos módulos espacialmente tienen requerimientos amplios de rango y dispersión. Es decir, especies que mantienen íntegra a la red requieren de un territorio mayor y de un mayor alcance en cuanto a su dispersión en el caso de las plantas (Woodward *et al.*, 2010).

Por otro lado, en una red anidada, especies polinizadoras especialistas interactúan con especies de plantas que son visitadas por especies de polinizadores generalistas, lo que da paso a una estructura jerárquica de interacción (Bascompte y

Jordano, 2007). Lo mismo sucede en el caso de las plantas, es decir, especies especialistas interactúan con polinizadores que visitan plantas generalistas (Pawar, 2014; Tinoco, Graham, Aguilar, & Schleuning, 2017). De esta manera el anidamiento es mantenido en las redes de polinización: una red más anidada es una red que permite la coexistencia de varias especies en un rango más amplio de su tasa de crecimiento, lo que las hace estructuralmente más estables, es decir, cuando hay anidamiento las especies de polinizadores y plantas pueden coexistir juntas en un dominio más amplio en términos de su aptitud absoluta, lo que mitiga las consecuencias de la pérdida de una o más especies. En varias redes de polinización existe una correlación positiva entre diversidad y anidamiento, lo que sugiere que la competencia se reduce y permite una mayor redundancia funcional en la red cuando está anidada. (Bascompte et al., 2003; Bascompte & Jordano, 2007; Bastolla et al., 2009; Pawar, 2014; Rohr, Saavedra, y Bascompte, 2014).

La diversidad biológica se ve amenazada en la actualidad por actividades antropogénicas como la deforestación, la sobreexplotación de recursos naturales, la fragmentación de hábitat y el cambio climático (Biesmeijer et al., 2006; Rohr et al., 2014; Memmot et al., 2007). En la región de los Andes la expansión de las ciudades ha provocado la deforestación de amplios bosques. En algunas regiones del sur de Colombia los bosques ocupan menos del 6,4 % de lo que fue su distribución natural antes de la expansión (Armenteras, Gast, & Villareal, 2003). En la región Andina del Ecuador los bosques son deforestados no por una gran demanda comercial de madera, más bien por la necesidad de pastos y espacio para la cría de ganado, la deforestación anual promedio del periodo 2000-2008 en la región occidental de los Andes fue de 9027 ha/año (MAE, 2012; Wunder, 1996). Esto junto con la siembra de bosques de pinos representan los principales problemas que enfrentan los bosques alto-andinos (Farley, 2007). La redundancia de funciones, la resiliencia y el solapamiento de nicho son propiedades emergentes de la diversidad que benefician a los ecosistemas al enfrentar este tipo de perturbaciones (Krohne, 2016), de manera que teniendo más especies que cumplan una función igual o parecida se reduce la probabilidad de que existan consecuencias irreversibles en cuanto al equilibrio y mantenimiento de un ecosistema (Sargent y Ackerly, 2008). De modo que la diversidad es un punto clave al

momento de pensar en conservar un ecosistema prístino (Brittain, Kremen, & Klein, 2013)

Los colibríes (Caprimulgiformes: Trochilidae) son polinizadores de al menos 8000 especies de plantas vasculares (Dalsgaard et al., 2009; Dalsgaard et al., 2011; Feinsinger y Colwell, 1978; Graham et al., 2009; Gonzalez y Loiselle., 2016; Tinoco et al., 2017) en el mundo. En Ecuador, en la provincia de Azuay se han registrado hasta 14 especies de colibríes que polinizan 21 especies de plantas (Tinoco et al., 2017) siendo este un número de especies común para esta altura contrastando con estudios hechos en Perú (17 especies de aves y 27 de plantas) y Colombia (14 especies de aves y 27 especies de plantas) (Gonzalez y Loiselle, 2016; Ramírez-Burbano et al., 2017). En un estudio filogenético realizado por Graham et al. (2009), en el Ecuador, se identificaron más de 30 especies en un mismo sitio. Por lo tanto, los colibríes son particularmente importantes para los ciclos de reproducción de plantas andinas en el Ecuador. Mientras una buena cantidad de investigación se ha hecho en sistemas de polinización y en redes de interacción insecto-planta en zonas templadas (Bartomeus et al., 2008; J. Memmott, Waser, y Price, 2004), los amplios servicios ecosistémicos proveídos por colibríes en los bosques andinos tropicales permanecen poco estudiados.

Al modelar una red de polinización con sus respectivas especies e interacciones, se puede comprender cómo los ensamblajes de interacción responderán frente a la pérdida de especies (Memmott et al., 2004). Trabajos previos se han enfocado en entender como la remoción simulada de polinizadores puede afectar la persistencia de las plantas que dependen de los mismos para su reproducción (J. Memmott et al., 2004; Jane Memmott et al., 2007), estos trabajos han reportado que los patrones de extinción secundaria dependen en gran medida del escenario de extinción propuesto (generalista, especialista y al azar) así como también del orden de desaparición de los niveles tróficos y el tipo de datos que se utiliza para el modelo (cualitativo: presencia-ausencia o cuantitativo: frecuencia de interacción) (Kaiser-Bunbury, Muff, Memmott, Müller, & Caflisch, 2010). Los modelos teóricos han demostrado ser herramientas útiles

al estudiar la respuesta a la remoción de especies a pesar de sus limitaciones, sobre todo, temporales (Goldstein & Zych, 2016).

El presente estudio tiene como objetivo el describir las redes de interacción entre plantas y aves en un bosque alto andino y, a partir de ello, simular la extinción de especies del nivel trófico menor, en este caso de plantas, con el propósito de conocer los efectos de la pérdida sistemática de especies en redes de polinización planta-ave. Se espera que el bosque prístino posea características estructurales y patrones de extinción que le otorguen mayor resiliencia y mitigación frente a la desaparición de especies en contraste con el hábitat disturbado.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo de campo se realizó al noreste del volcán Pichincha, en la provincia de Pichincha, en un rango altitudinal que va desde los 3200-3500 m. El área estudiada se clasifica como bosque montano alto andino (MDMQ-Secretaría de Ambiente 2011). Se identificaron dos tipos de hábitat en las reservas de Yanacocha, Verdecocha y sus alrededores (Figura 1): 1) tramos de bosque altoandino maduro (interior de bosque) y 2) área disturbadas compuesta por bordes de bosque adyacentes a un parche de vegetación y remanentes de bosque. Se establecieron dos transectos en el interior de bosque en Yanacocha (-0.1234 S, -78.596 O) y Verdecocha (-0.124 S, -78.595 O) y un transecto en el área disturbada (-0.103 S, -78.59 O), los transectos midieron 1,2 km de distancia.

4.2 REGISTRO DE INTERACCIONES PLANTA-AVE

Para la observación de las interacciones entre plantas y aves se cuantificaron las visitas de 13 especies de aves a 24 especies de plantas utilizando siete cámaras trampa Plotwatcher Pro. Se escogieron las plantas en base a sus rasgos florales como corolas tubulares, colores vistosos y producción de néctar las cuales son típicas de plantas con síndrome ornitófilo (Faegri y Van der Pijl 1979). Para la cuantificación de redes de interacción se establecieron tres transectos de 1,2 km en el área de estudio, dos transectos estuvieron ubicados en el interior bosque pero con distinta topografía (i.e. cresta de montaña y pendiente) y uno de ellos a lo largo de un pastizal inactivo con parches de vegetación remanentes, la selección de estos transectos se hizo con el fin de documentar las redes de interacción en hábitats con potencial de mostrar una distinta composición de especies ya que tanto colibríes como plantas responden a diferentes composiciones de cobertura vegetal (Hadley, Frey, Robinson, & Betts, 2018). Se colocaron siete cámaras en los transectos de estudio, procurando en lo posible monitorear las interacciones de manera mensual. El trabajo de campo se extendió desde septiembre del 2014 hasta junio del 2016. Las cámaras se ubicaron dependiendo de la disponibilidad de las flores accesibles en ese momento por lo que se

muestrearon flores presentes en el sotobosque en su mayoría y se colocaron a una distancia de 80 a 100 cm de las flores estudiadas. Las cámaras se programaron para tomar fotografías cada segundo desde las 06:30 h hasta las 18:30 h con una pausa entre las 12:00 y 13:00 h, para evitar sobrescribir en las memorias. Usualmente las cámaras grabaron la actividad de las aves de cuatro a cinco días.

Los videos obtenidos fueron analizados con el software de detección de movimiento que obtiene imágenes del video original Motion Meerkat v 1.5 (Weinstein 2015). Una vez que el programa seleccionó fotografías candidatas de movimiento, las fotos se revisaron manualmente y las interacciones se ingresaron en una base de datos donde se registró la fecha de la interacción, la identidad de la planta y el polinizador, la hora de la interacción y el sitio donde fue registrada la interacción (Anexo 1).

Con el fin de comparar diferentes trayectorias de extinciones secundarias en función del número de especies, se incluyó en este estudio la red de interacción descrita por Weinstein y Graham para Santa Lucía (Weinstein & Graham, 2016) (0.118 S, -78.612 O), un sitio ubicado en la misma región pero a una menor altitud (1300-2500 m), esta comunidad alberga mayor riqueza de especies de aves y plantas.

4.3 ANÁLISIS DE DATOS

4.3.1 ANÁLISIS DE SIMILITUD DE COMUNIDADES DE PLANTAS Y AVES

Se realizó un análisis de similitud para explorar el grado de diferencia entre las cuatro comunidades en cuanto a su composición de especies de plantas y aves. El análisis se realizó en base a una matriz de presencia-ausencia de 71 especies de plantas y 34 especies de aves encontradas en los tres transectos y en Santa Lucía. Para esto se utilizó el índice de Jaccard. Este tipo de índice compara asociaciones de dos sitios, de manera que la fórmula está dada por: índice de Jaccard = $M/(M+N)$ siendo M el número de especies compartidas entre los dos sitios y N el número de especies que no son compartidas por los dos sitios (Real y Vargas., 1996).

4.3.2 DESCRIPCIÓN DE REDES DE INTERACCIÓN

Para describir las redes mutualistas de plantas y aves, las observaciones de interacción de cada sitio estudiado se resumieron en matrices de interacción, donde las columnas representan a las aves y las filas a las plantas (Figuras 2, 3, 4 y 5). Las matrices de interacción se construyeron en base a la frecuencia diaria de interacción, es decir el número de visitas que una planta recibía por día y que fueron registradas en las cámaras. Se escogió la frecuencia de interacción en lugar de la suma total de interacciones ya que diferentes especies de plantas fueron filmadas por diferente número de días, esto debido a que las flores de diferentes especies tienen diferentes periodos de duración. Se construyeron en total tres matrices de interacción correspondientes al bosque en Yanacocha y Verdecocha así como un área abierta en Yanacocha. Adicionalmente se obtuvo información sobre Santa Lucía, un bosque tropical más diverso ubicado entre los 1300 y los 2500 msnm (Weinstein y Graham 2016) disponible en la red. Este sitio representa un bosque más complejo y diverso y fue utilizado para compararlo con los tres sitios anteriores.

A partir del análisis de las matrices de interacción se pueden obtener métricas sobre la topología (estructura) de la red. Para este estudio obtuvimos índices de conectividad que consiste en la proporción realizada de interacciones posibles, dado por la fórmula $C=I/(A*P)$ donde I es el número de interacciones registradas y $A * P$ es el producto entre el número de plantas y animales que componen la comunidad, la asimetría que viene dada por la fórmula $W = (P - A)/(A + P)$ donde números positivos indican mayor prevalencia de plantas en la comunidad y números negativos mayor prevalencia de polinizadores. Se obtuvieron índices de anidamiento, el cual es un índice ponderado por la frecuencia de interacción, explica el grado en el que las especies especialistas contienen sets de interacciones con otras especies debido a su interacción con generalistas (Galeano, Pastor, & Iriondo, 2009) y por último la modularidad la cual nos indica si es que existen sub-sets de especies que están más conectados entre sí que con el resto de la red (Olesen et al., 2007). Índices de anidamiento y modularidad se muestran desarrolladas en el Anexo 2. Igualmente se

obtuvieron índices sobre el grado de especialización de cada especie (basados en la frecuencia de interacción).

La función “*networklevel*” en el paquete *bipartite* (Dormann et al., 2008) se utilizó para obtener las métricas de conectividad, anidamiento, modularidad y asimetría mientras que la función “*dfun*” en el mismo paquete se utilizará para conocer el grado de especialización de las especies de plantas. Todos los análisis, exceptuando el análisis de similitud de Jaccard, el cual se hizo en Past (Hammer et al., 2001) se realizaron en el programa R ver. 3.2.2 (R Development Core Team 2015).

4.3.2 SIMULACIÓN DE PÉRDIDA DE ESPECIES:

En base al grado de especialización (valores cercanos a 0 indican menor especialización y cercanos a 1 mayor especialización) se removieron las especies de plantas de las matrices de interacción, con el fin de evaluar las consecuencias de diferentes escenarios de extinción sobre las redes de interacción. La simulación de extinción se realizó con plantas debido a que estas representan el nivel trófico inferior del cual los polinizadores dependen. Si se removieran las aves es posible que la planta siga recibiendo servicios de polinización por parte de insectos (abejas, mariposas o dípteros no registrados en las cámaras). Al simular la extinción de un recurso en la red se puede forzar a los polinizadores a cambiar de recurso y su grado de especialización lo que resultaría en un cambio en la estructura de la red (Goldstein y Zych 2016). Para ejemplificar el procedimiento se puede imaginar una red de polinización en la cual las plantas (filas) van a desaparecer una a una, se notará entonces que cuando una columna, que representa a los polinizadores, se quede con todos los valores en cero, es decir, un ave se quede sin recursos, va a contarse como una extinción secundaria. Una vez obtenidas los valores de extinción secundaria se construyeron curvas de extinción secundaria las cuales ilustran la potencial respuesta de las comunidades de colibríes en cada paso de extinción de plantas, si la relación entre los pasos de remoción de especies y extinción secundaria siguen una trayectoria lineal negativa, quiere decir que, por cada especie removida en la comunidad de plantas, se espera una extinción secundaria en la comunidad de colibríes. Los valores se ajustan a una función hiperbólica de forma que: $y = 1 - x^a$, siendo “y” la proporción de aves que

responde a la proporción de plantas extintas (“x”), “a” es el exponente que indica numéricamente el colapso de la curva respuesta y que tan abrupta es, valores más grandes de “a” demuestran cierta resiliencia al inicio con un decrecimiento abrupto al final, mientras que valores bajos de “a” demuestran una pérdida más gradual.

Específicamente se evaluaron las extinciones secundarias, es decir el efecto sobre la comunidad de aves. Se realizaron tres modelos de extinción, siguiendo el procedimiento descrito en Memmot et al, (2004): 1) modelo optimista, desde las más especializadas a las más generalistas (Modelo A); 2) modelo dramático, desde las especies generalistas a las más especializadas (Modelo B); y 3) un modelo estocástico (modelo C) donde las especies de plantas fueron removidas al azar. El ejercicio de remoción de especies se realizó con la función “*second.extinction*” del paquete *bipartite* en el programa R ver. 3.2.2 (R Development Core Team 2015; Dormann et al., 2008).

5. RESULTADOS

Durante la fase de campo de este estudio se registró un total de 23 especies de plantas y 14 especies de aves (Santa Lucía posee 48 especies de plantas y 20 especies de aves) mediante la observación por cámaras. Se registró un total de 96 interacciones mutualistas a lo largo de 1605 horas de observaciones de video en este estudio. Un resumen sobre el esfuerzo de observación con cámaras, invertido en cada especie de planta, se encuentra en el Anexo 3.

5.1 COMPARACIÓN DE LAS COMUNIDADES DE PLANTAS ORNITÓFILAS Y AVES

En cuanto a las plantas, el índice de similitud de Jaccard mostró una clara diferencia entre todos los sitios siendo los más similares entre sí Verdecocha y el bosque de Yanacocha con un valor de 0,32, el sitio con el valor más bajo fue Santa Lucía siendo su comunidad totalmente diferente a los demás transectos (Tabla 1). En cuanto al análisis de las comunidades de aves (Tabla 2) los sitios son más similares, siendo los más parecidos el bosque de Yanacocha y Verdecocha con un valor de 0,8 y nuevamente Santa Lucía es totalmente diferente a los demás sitios.

5.2 ESTRUCTURA DE LAS REDES DE INTERACCIÓN

Las redes de interacción mostraron diferente número de especies participantes, siendo Santa Lucía el sitio más diverso en cuanto a redes de interacción. Las métricas sobre la estructura de las redes de interacción se detallan en la Tabla 3. El transecto que mostró mayor grado de anidamiento fue Santa Lucía mientras que la menor medida se encontró en el bosque de Yanacocha. En cuanto a la conectividad el transecto de Verdecocha resultó ser el sitio con más conectividad y Santa Lucía el sitio con menor conectividad. En el caso de la modularidad debido a un par de interacciones de dos plantas dos redes son separadas en dos módulos: *Passiflora cumbalensis* (H. Karst. Harms, 1894) (Passifloraceae) posee adaptaciones morfológicas específicas por lo que su interacción con *Ensifera ensifera* (Boissonneau, 1840) (Trochilidae) los separa de la red del bosque de Yanacocha, en el caso de Verdecocha, *Centropogon*

sp1. (Campanulaceae) es la especie cuya interacción específica con *Pterophanes cyanopterus* (Fraser, 1839) (Trochilidae) los separa como módulo. Por último, el único transecto con un valor positivo de asimetría fue el bosque disturbado de Yanacocha con 12 especies de aves y 11 de plantas, y el sitio con el menor valor fue Santa Lucía por la diferencia de más del doble de plantas (48) en relación a las aves (20).

5.3 SIMULACIÓN DE PÉRDIDA DE ESPECIES

La trayectoria de las curvas de extinción varió tanto entre transectos como entre diferentes escenarios de extinción (Figuras 6, 7, 8 y 9). El modelo de extinción A fue, en todos los casos, el escenario en el cual más pasos de extinciones primarias debieron ocurrir para que las especies de aves empiecen a declinar. Por otro lado, el modelo C presentó una trayectoria lineal como respuesta a la pérdida de plantas. Entre sitios el comportamiento de las curvas también varió, es así que en el caso del bosque de Yanacocha puede verse que el escenario A y el B son bastante similares en cuanto a las extinciones secundarias. Por otro lado, en el bosque disturbado de Yanacocha las curvas B y C siguen una trayectoria lineal muy similar.

6. DISCUSIÓN

6.1 ESTRUCTURA DE LAS REDES DE INTERACCIÓN

Los resultados del análisis de similitud indican que las comunidades de aves son muy similares entre sí, especialmente los transectos de bosque en Yanacocha y Verdecocha. Esto podría tener su origen en el hecho de que las aves podrían estar cruzando de un transecto a otro debido a su libertad de movimiento en el paisaje. Los transectos más parecidos en cuanto a plantas también son los transectos más similares en cuanto a aves (Verdecocha y bosque de Yanacocha) debido a que manejan condiciones similares, son bosques primarios, cercanos espacialmente (distancia entre transectos: 770 m aproximadamente) y en altitudes similares. Puede que las especies que los componen busquen características de hábitat parecidas y por lo tanto algunas especies que ocupen rangos más amplios lleguen a utilizar recursos de otro transecto estudiado también. En todo caso nuestra metodología limita este tipo de conclusiones ya que para ser probado, se necesitaría marcar a las aves, para entender sus movimientos.

Tanto las redes de interacción descritas en este estudio como la consultada en Weinstein y Graham (2016), mostraron tener un menor número de interacciones efectivas en relación al número de interacciones posibles, es decir baja conectividad. Estos resultados se pueden explicar en parte debido al esfuerzo de muestreo, que en este estudio estuvo repartido entre varios sitios y especies de plantas, por lo que algunas plantas dentro de la comunidad pudieron haber sido estudiadas insuficientemente y otras pudieron no ser estudiadas. Sin embargo, los resultados obtenidos por Weinstein y Graham (2016) son similares en cuanto a la conectividad, pese a haber invertido mayor esfuerzo de observación. La baja conectividad en redes de polinización se ha reportado antes para otros sistemas planta-ave en los Andes (González y Loiselle, 2016; Ramírez-Burbano et al., 2017) y otros sistemas de interacción mutualistas (Chacoff et al., 2012). Esto se atribuye en parte a la existencia de “enlaces prohibidos” en los cuales el grado de emparejamiento morfológico va a ser el que determine la posibilidad de que dos especies de distintos niveles tróficos puedan interactuar (e.g. similitud en longitud de pico y corola, Weinstein y Graham, 2017).

En términos generales, se encontró que en las redes de interacción aquí estudiadas el anidamiento y la modularidad tienen direcciones opuestas, es decir cuando una red mostró alto grado de anidamiento también mostró baja modularidad. Por ejemplo, en Verdecocha y en el bosque de Yanacocha no se muestran valores de anidamiento tan altos ya que no sobrepasan el 0,2 y muestran dos módulos o compartimentos, mientras que en Santa Lucía y el bosque disturbado de Yanacocha los valores de anidamiento fueron superiores a 0,5 y exhibieron un solo módulo. En las redes de interacción mutualista se ha explorado sobre la relación que existe entre la conectividad, la modularidad y el anidamiento, los avances que se han hecho en este campo muestran que la modularidad y el anidamiento poseen una fuerte correlación, aumentan o disminuyen juntas (Fortuna et al., 2010), por lo que nuestros resultados no se ajustan a estas predicciones. Una de las posibles explicaciones a estos valores contrarios en anidamiento y modularidad podría estar en que los compartimentos que se forman en Verdecocha y el bosque de Yanacocha se dan por la interacción entre dos especies aparentemente especialistas y exclusivas en interacción (*Passiflora cumbalensis* con *Ensifera ensifera* y *Centropogon* sp. con *Pterophanes cyanopterus*) las cuales no tienen otra conexión con la red. La separación en módulos puede deberse a un sesgo en la observación de interacciones de estas dos plantas ya que se han avistado interacciones entre *Passiflora cumbalensis* y otras aves como pinchaflores (*Diglossa* sp.) y colibríes (*Metallura tyrianthina* (Loddiges, 1832)) interacciones facilitadas por huecos en la base de las flores hechos por los pinchaflores. Otra posible razón del porque la modularidad no aumenta con el anidamiento en este estudio es que los módulos suelen formarse en redes que poseen más de un aproximado de 50 especies, cuando las redes de interacción poseen menos de 50 especies la modularidad no suele manifestarse, esto a su vez puede deberse a que el modelo utilizado carece de la fuerza suficiente para detectar módulos en redes con pocas especies (Olesen et al., 2007).

Por otro lado se sabe que existe una correlación negativa entre la conectividad y dos métricas juntas: la modularidad y el anidamiento, cuando la conectividad es baja las dos medidas son altas y viceversa (Fortuna et al., 2010). Esto puede evidenciarse en nuestros resultados, donde la conectividad es alta (Verdecocha y el bosque de

Yanacocha) el anidamiento es bajo y donde el anidamiento es alto (Yanacocha disturbado y Santa Lucía) la conectividad es baja.

Por último, quizá el anidamiento, en el caso en particular del bosque disturbado de Yanacocha, se debe a las especies que componen este sitio, siendo especies resistentes a disturbios y generalistas en su mayoría, por ejemplo las aves: *Colibri coruscans* y *Metallura tyrianthina* (Freile y Restall, 2018).

6.2 RESPUESTA A ESCENARIOS DE SIMULACIÓN DE PÉRDIDA DE ESPECIES

Las curvas de extinción obtenidas muestran que las redes de interacción estudiadas exhiben cierto nivel de tolerancia a las extinciones hipotéticas. En el escenario de extinción más dramático, modelo C (extinción desde generalistas hacia especialistas), no se presenta un patrón de extinción secundario más abrupto que un decrecimiento lineal, como se ha reportado en otros casos como en redes de depredador-presa. En estos casos si la secuencia de extinciones comienza por los nodos con más interacciones (generalistas), resulta en una declinación abrupta de las curvas de extinción, la cual ocurre después de pocos pasos de extinciones primarias (Solé y Montoya, 2001). Esta diferencia puede sugerir que las redes de interacción mutualistas en polinizadores planta-ave sean relativamente más tolerantes a extinciones secundarias, lo que por parte puede tener su origen en el hecho de que las redes mutualistas en general tienden a presentar una estructura anidada (Bascompte y Jordano, 2007). El anidamiento es una propiedad de las redes mutualistas que demuestra reducir la competencia y aumentar la biodiversidad, asegurando la supervivencia de los nodos debido a la configuración de sus interacciones (Bastolla et al., 2009; Pawar, 2014).

Por otro lado, la respuesta de las comunidades de aves, reflejada en las curvas de extinción, muestra una variación entre las distintas comunidades y escenarios analizados. Por ejemplo, cuando le damos un vistazo a las curvas de extinción obtenidas para el área disturbada en Yanacocha podemos ver que la respuesta en el modelo al azar B es muy similar al modelo C, esto puede tener su origen en el hecho

de que esta comunidad está compuesta por más especies generalistas, por lo que va a ser más probable que éstas sean escogidas en un modelo al azar. Por el contrario, en el caso del bosque de Yanacocha, las curvas de extinción de los modelos A y B guardan más similitud entre sí. Esta comunidad está caracterizada por especies de plantas con mayor grado de especialización (i.e. promedio especialización, Yanacocha bosque = 0,32, Yanacocha disturbado = 0,23). Estos resultados sugieren que el grado de especialización de una comunidad puede influir en la forma en que responde a diferentes escenarios de extinción (Bascompte y Jordano, 2007; Goldstein & Zych, 2016). En otros estudios similares se encuentran resultados acordes a lo aquí hallado, una extinción desde los nodos más conectados (generalistas) resulta en un decaimiento más temprano y abrupto de las extinciones secundarias, mientras que una extinción desde los nodos menos conectados resulta en una aparente resiliencia inicial (Kaiser-Bunbury et al., 2010; J. Memmott et al., 2004).

Al igual que el grado de especialización (Tablas 4, 5, 6 y 7), encontramos que la riqueza de especies en una red de interacción puede influir en la manera en que ésta absorbe y amortigua los cambios originados por la pérdida de especies, creando una mayor redundancia de funciones y por lo tanto una mayor probabilidad de reestructurar y ocupar los nodos que se queden sin interacción frente a la desaparición o extinción de otros nodos (Cadotte, Carscadden, & Mirotnick, 2011; J. Memmott et al., 2004). En este estudio encontramos que la comunidad de plantas y colibríes de Santa Lucía fue en la que las curvas de extinción secundarias mostraron un declive menos abrupto e igualmente es la comunidad con mayor número de especies participantes en la red de interacción. La comunidad de Santa Lucía corresponde a un bosque nublado de menor elevación en el que la riqueza de especies, tanto de plantas como de aves, es mayor a la de un bosque alto-andino (Gonzalez & Loiselle, 2016; Weinstein y Graham 2016). En el caso de este estudio, al simular la extinción de recursos para aves, tomará más pasos de extinciones primarias antes de que las extinciones secundarias de aves sean evidentes, ya que potencialmente quedan más recursos disponibles en la matriz de interacción.

En extensas redes mutualistas puede verse una clara relación entre la especialización y la asimetría. Cuando resulta que existe un nivel trófico más rico en especies que otro (i.e. asimétrico), será el más diverso el que posea un nivel de especialización menor. (Blüthgen, Menzel, Hovestadt, Fiala, & Blüthgen, 2007). De los cuatro sitios estudiados el único en el que se observó un valor positivo de asimetría fue el bosque disturbado de Yanacocha, aunque la riqueza de aves excede a la de plantas solo por una especie. Pese a esta baja diferencia, existe más generalismo por parte de las aves en este sitio. En los tres sitios restantes se obtuvieron valores de asimetría negativos siendo Santa Lucía el sitio con valores más bajos, siguiendo con el bosque de Yanacocha y luego Verdecocha. Tomando en cuenta estos resultados se puede sugerir que las curvas de extinción en el bosque de Yanacocha, de las cuales el modelo A y B son muy similares, son explicadas en parte debido a la especialización de las aves presentes en el sitio. En el caso de una inminente extinción, las especies especialistas serían más vulnerables que las generalistas debido al número de nodos con los que interactúan. Es más probable en una red de interacción que los especialistas desaparezcan primero. Sin embargo, estas afirmaciones pueden no ser tan exactas en sistemas de polinización mutualistas en los que no se incluyan la totalidad de polinizadores.

La redundancia de funciones se convierte en un aspecto clave al ocurrir un disturbio, ya que puede llevar al reensamblaje de interacciones incluso al perderse un nodo muy importante (Goldstein y Zych, 2016). En este estudio se puede observar este cambio de roles entre sitios gracias a los índices de especialización. Una especie ejemplo de lo anterior es *Barnadesia spinosa* (L.f., 1781) (Asteraceae) la cual cambia drásticamente su nivel de especialización entre Yanacocha disturbado y el bosque de Yanacocha siendo la más especialista y casi la más generalista respectivamente (Figura 3 y 4), podemos intuir entonces que el impacto de su extinción por cualquier razón no tendrá el mismo efecto en estos dos sitios, mientras que en el bosque de Yanacocha tendrá un profundo impacto en la red, en el bosque disturbado no se perderán tantas interacciones y el impacto será menor. Un caso similar se puede encontrar en dos especies de plantas, una del género *Centropogon* y *Columnea dielsii* (R. Mansfeld, 1978) (Campanulaceae y Gesneriaceae respectivamente) las cuales

cumplen roles casi contrarios en Verdecocha y el bosque de Yanacocha (Figuras 2 y 3). Estas diferencias en el papel que ocupa cada especie en cada sitio se puede deber a la conformación de especies (Bascompte y Jordano, 2007). Esta disimilitud muestra una cierta plasticidad cuando aparece o desaparece una especie ya sea un polinizador o una planta en la comunidad. Este es un factor importante al hablar de la tolerancia a extinciones de las redes, el reensamblaje de interacciones puede atenuar los efectos de un disturbio de este tipo por lo menos a corto plazo (Memmot et al., 2004).

7. CONCLUSIONES

Las redes mutualistas planta-ave descritas en este estudio, muestran cierto grado de tolerancia a la remoción sistemática de especies, la cual dependería del número de especies participantes y la prevalencia de especies generalistas y especialistas.

Aunque los resultados sugieren una aparente tolerancia a la extinción, este, y otros estudios similares, deben ser tomados como una guía para dar prioridad de conservación a las especies cuya desaparición tendrá un mayor impacto en este ecosistema, especies que serán las más generalistas en cada red de interacción. Igualmente los esfuerzos de restauración de ecosistemas podrían apoyarse en la información sobre el nivel de especialización de plantas para priorizar las especies que ofrezcan recursos a mayor número de aves.

8. RECOMENDACIONES

Se recomienda explorar el rol de la morfología y la fenología de las plantas en la conformación de las redes de interacción. Lo que aquí se estudió es producto del agrupamiento de datos a lo largo de dos años, sin embargo, la naturaleza de las interacciones puede variar en el tiempo y en el espacio. Igualmente la morfología y el emparejamiento de caracteres pueden determinar el acceso a recursos en sistemas planta-colibrí.

Para un mejor entendimiento sobre el comportamiento frente a las extinciones de estos sitios debería hacerse un muestreo de todos los polinizadores incluyendo los insectos debido a que este grupo puede que tenga fuertes repercusiones en las métricas y por tanto en la respuesta a extinciones de cada red. Al tener en cuenta a todos los polinizadores se podría también simular una extinción de los polinizadores ya que en la naturaleza estos son los más propensos a extinguirse por ser de un nivel trófico superior (Memmot *et al.*, 2004).

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

- Armenteras, D., Gast, F., & Villareal, H. (2003). Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia. *Biological Conservation*, 113(2), 245–256.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., y Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(16), 9383-9387.
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38(1), 567–593.
- Bastolla, U., Fortuna, M. A., Pascual-García, A., Ferrera, A., Luque, B., & Bascompte, J. (2009). The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*, 458(7241), 1018–1020.
<https://doi.org/10.1038/nature07950>
- Bartomeus, I., Vilà, M., y Santamaría, L. (2008). Contrasting effects of invasive plants in plant–pollinator networks. *Oecologia*, 155(4), 761-770.
- Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P. M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers A.P., Potts S. G., Kleukers R., Thomas C. D., Settele J., Kunin, W. E. (2006). Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313(5785), 351–354.
- Blüthgen, N., Menzel, F., Hovestadt, T., Fiala, B., & Blüthgen, N. (2007). Specialization, Constraints, and Conflicting Interests in Mutualistic Networks. *Current Biology*, 17(4), 341–346.
- Brittain, C., Kremen, C., & Klein, A. M. (2013). Biodiversity buffers pollination from changes in environmental conditions. *Global Change Biology*, 19(2), 540–547.
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotnick, N. (2011). Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of*

Applied Ecology, 48(5), 1079–1087.

Chacoff, N. P., Vázquez, D. P., Lomáscolo, S. B., Stevani, E. L., Dorado, J., & Padrón, B. (2012). Evaluating sampling completeness in a desert plant-pollinator network. *Journal of Animal Ecology*, 81(1), 190–200.

Cohen, J. E. (1978). Food webs and niche space (No. 11). Princeton University Press.

Dalsgaard, B., Magård, E., Fjeldså, J., González, A. M. M., Rahbek, C., Olesen, J. M., Ollerton J., Alarcón R., Araujo A. C., Cotton P. A., Lara C., Machado C. G., Sazima I., Sazima M., Timmermann A., Watts S., Sandel B., Sutherland W. J., Svenning J. (2011). Specialization in plant-hummingbird networks is associated with species richness, contemporary precipitation and quaternary climate-change velocity. *PLoS ONE*, 6(10).

Dalsgaard, B., Martín González, A. M., Olesen, J. M., Ollerton, J., Timmermann, A., Andersen, L. H., & Tossas, A. G. (2009). Plant-hummingbird interactions in the West Indies: Floral specialisation gradients associated with environment and hummingbird size. *Oecologia*, 159(4), 757–766.

Dormann, C. F., Gruber, B., y Fründ, J. (2008). Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *Interaction*, 1, 0-2413793.

Faegri, K., & Van der Pijl, L. (2013). *Principles of pollination ecology*. Elsevier.

Farley, K. A. (2007). Grasslands to tree plantations: Forest transition in the Andes of Ecuador. *Annals of the Association of American Geographers*, 97(4), 755–771.

Fortuna, M. A., Stouffer, D. B., Olesen, J. M., Jordano, P., Mouillot, D., Krasnov, B. R., ... Bascompte, J. (2010). Nestedness versus modularity in ecological networks: Two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology*, 79(4), 811–817.

Freile J., Restall. (2018). Birds of Ecuador. Ecuador: Helm Field Guides.

Galeano, J., Pastor, J. M., & Iriando, J. M. (2009). Weighted-Interaction Nestedness Estimator (WINE): A new estimator to calculate over frequency matrices. *Environmental Modelling and Software*, 24(11), 1342–1346.

- Goldstein, J., & Zych, M. (2016). What if we lose a hub? Experimental testing of pollination network resilience to removal of keystone floral resources. *Arthropod-Plant Interactions*, 10(3), 263–271.
- 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.
- Graham, C. H., Parra, J. L., Rahbek, C., y McGuire, J. A. (2009). Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 19673-19678.
- Hadley, A. S., Frey, S. J. K., Robinson, W. D., & Betts, M. G. (2018). Forest fragmentation and loss reduce richness, availability, and specialization in tropical hummingbird communities. *Biotropica*, 50(1), 74–83.
- Hagen, M., Kissling, W. D., Rasmussen, C., Carstensen, D. W., Dupont, Y. L., Kaiser-Bunbury, C. N., Ledger, G. B., Maia K. P., Marquitti F. M., Mclaughlin O., Patricia L., Morellato C., O’Gorman E. J., Trojelsgaard K., Tylianakis J, M., Vidal M. M., Woodward G., Olesen J. M., Alves-Dos-Santos, I. (2012). Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world. *Advances in Ecological Research*, 46, 89-120.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST-Palaeontological statistics.
- Kaiser-Bunbury, C. N., Muff, S., Memmott, J., Müller, C. B., & Caflisch, A. (2010). The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: A quantitative approach incorporating pollinator behaviour. *Ecology Letters*, 13(4), 442–452.
- Krohne, D. T. (2016). *Ecology: Evolution, application, integration*. Oxford: Oxford University Press.
- MAE, (Ministerio del Ambiente del Ecuador). (2012). Línea base de deforestación del Ecuador continental, 22–26. Recuperado a partir de http://sociobosque.ambiente.gob.ec/files/Folleto_mapa-parte1.pdf

- MDMQ-Secretaría de Ambiente. 2011. Memoria técnica del mapa de cobertura vegetal del Distrito Metropolitano de Quito (DMQ). Municipio del Distrito Metropolitano de Quito, Quito, Ecuador.
- Memmott, J., Craze, P. G., Waser, N. M., & Price, M. V. (2007). Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters*, *10*(8), 710–717.
- Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (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>
- Odum, H. T. (1960). Ecological potential and analogue circuits for the ecosystem. *American Scientist*, *48*(1), 54A-8.
- 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>
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, *120*(3), 321–326.
- Pawar, S. (2014). Why are plant-pollinator networks nested? *Science*, *345*(6195), 383.
- 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.
- Rohr, R. P., Saavedra, S., & Bascompte, J. (2014). On the structural stability of mutualistic systems. *Science*, *345*(6195).
- Real, R., & Vargas, J. M. (1996). The probabilistic basis of Jaccard's index of similarity. *Systematic Biology*, *45*(3), 380-385.
- Ridgely, R. S. y Greenfield, P. J. 2006. Aves del Ecuador. Fundación Jocotoco y Academia de Ciencias de Philadelphia, Quito.

- Rohr, R. P., Saavedra, S., & Bascompte, J. (2014). On the structural stability of mutualistic systems. *Science*, 345(6195), 1253-1257.
- Sargent, R. D., y Ackerly, D. D. (2008). Plant–pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology y Evolution*, 23(3), 123-130.
- Sole, R. V., y Montoya, M. (2001). Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1480), 2039-2045.
- Tinoco, B. A., Graham, C. H., Aguilar, J. M., & Schleuning, M. (2017). Effects of hummingbird morphology on specialization in pollination networks vary with resource availability. *Oikos*, 126(1), 52–60.
- Vázquez, D.P., Morris, W.F., Jordano, P., (2005). Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecology Letters*, 8, 1088–1094.
- Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V, & Williams, N. M. (1996). Emphasizing new ideas to stimulate research in ecology GENERALIZATION IN POLLINATION SYSTEMS , AND WHY IT MATTERS. *America*, 77(4), 1043–1060.
- Weinstein, B. G. (2015). Motion Meerkat: Integrating motion video detection and ecological monitoring. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 357–362.
- Weinstein, B. G., & Graham, C. H. (2016). Evaluating broad scale patterns among related species using resource experiments in tropical hummingbirds. *Ecology*, 97(8), 2085–2093.
- Weinstein, B. G., y Graham, C. H. (2017). Persistent bill and corolla matching despite shifting temporal resources in tropical hummingbird-plant interactions. *Ecology letters*, 20(3), 326-335.
- Winfree, R., Bartomeus, I., & Cariveau, D. P. (2011). Native Pollinators in Anthropogenic Habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42(1), 1–22.

Woodward, G., Blanchard, J., Lauridsen, R.B., Edwards, F.K., Jones, J.I., Figueroa, D., Warren, P.H., Petchey, O.L., (2010). Individual-based food webs: species identity, body size and sampling effects. *Advances in Ecological Research*, 43, 211–266.

Wunder, S. (1996). Deforestation and the uses of wood in the Ecuadorian Andes. *Mountain Research and Development*, 16(4), 367–382.

10. FIGURAS:

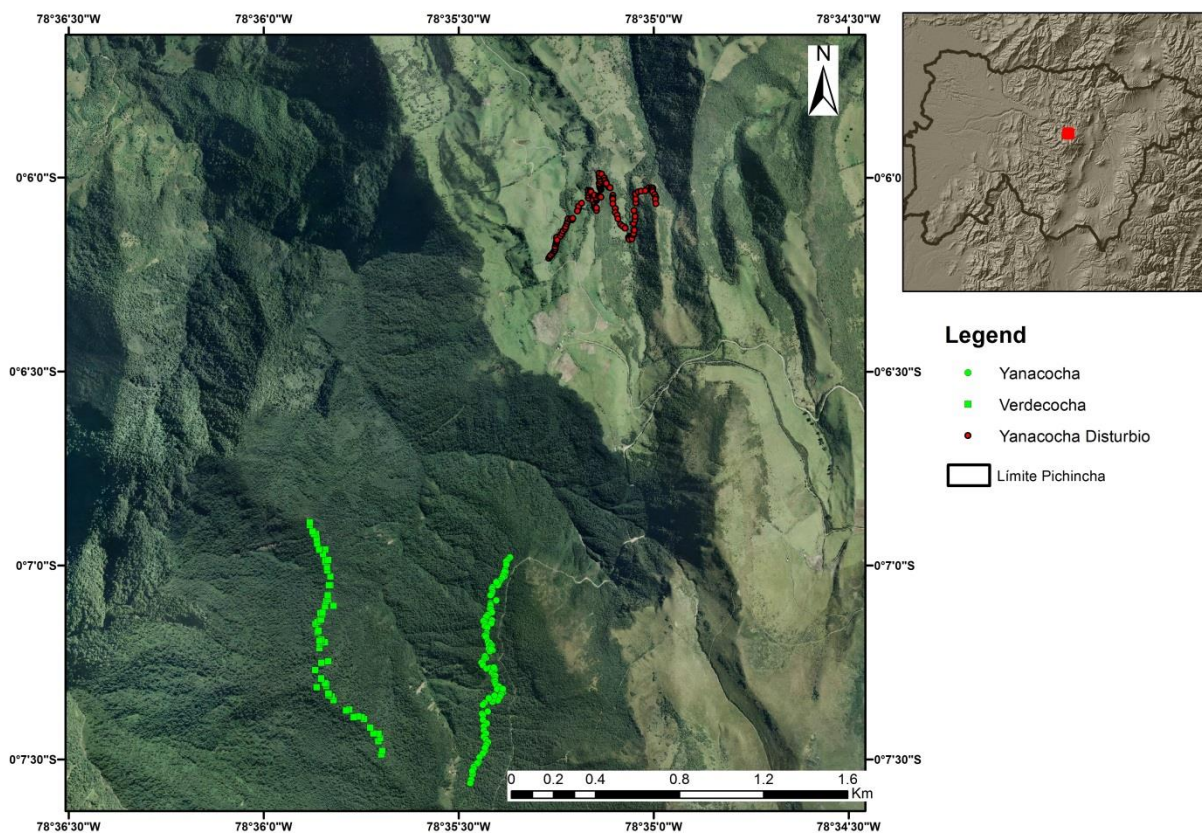


Figura 1. Fotografía de los sitios estudiados, separados por colores. Yanacocha y Verdecocha en verde, Yanacocha disturbado en rojo. En el recuadro pequeño arriba a la derecha, en el espacio en línea negra representa el límite de la provincia de Pichincha.

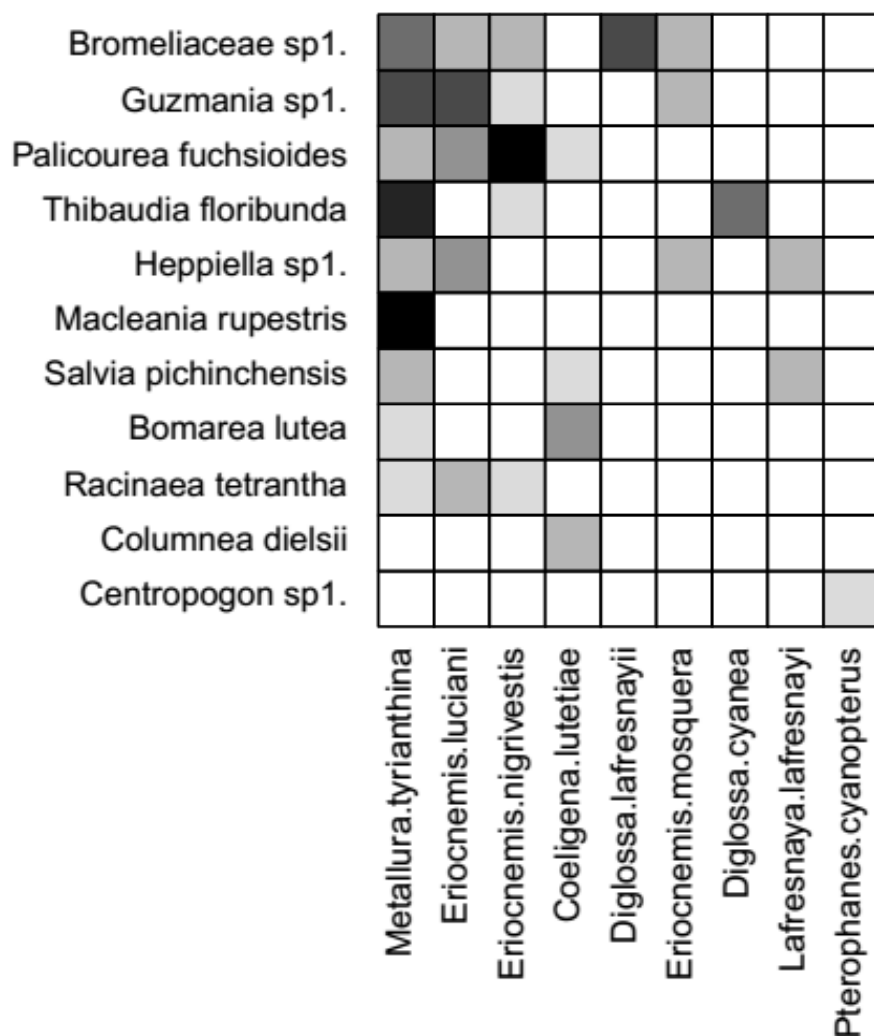


Figura 2. Red de interacción de Verdecocha. Las plantas están en las filas y las aves en las columnas. Las especies de plantas están ordenadas de modo que las especies con más frecuencia de visitas están arriba y hacia abajo, gradualmente, decrece la frecuencia de visitas, los colibríes siguen el mismo patrón pero de izquierda a derecha. Los cuadrados negros representan mayor frecuencia de interacción y los grises claros una menor frecuencia.

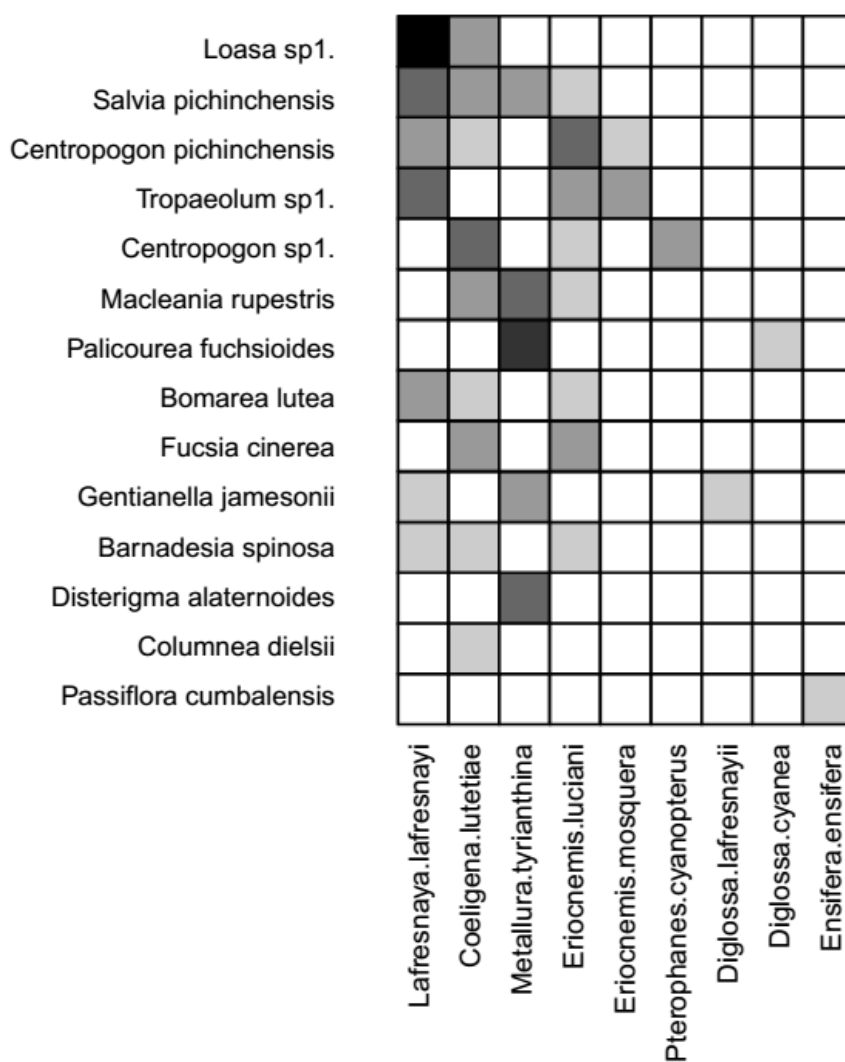


Figura 3. Red de interacción de Yanacocha bosque. Las plantas están en las filas y las aves en las columnas. Las especies de plantas están ordenadas de modo que las especies con más frecuencia de visitas están arriba y hacia abajo, gradualmente, decrece la frecuencia de visitas, los colibríes siguen el mismo patrón pero de izquierda a derecha. Los cuadrados negros representan mayor frecuencia de interacción y los grises claros una menor frecuencia.

Figura 5. Red de interacción Santa Lucía. Las especies de plantas están ordenadas de modo que las especies con mayor frecuencia de visitas están arriba y hacia abajo, gradualmente, decrece la frecuencia de visitas, los colibríes siguen el mismo patrón pero de izquierda a derecha. La frecuencia de interacción varía del color azul (menor frecuencia de interacción a rojo (mayor frecuencia de interacción)).

Modelamiento de extinción:

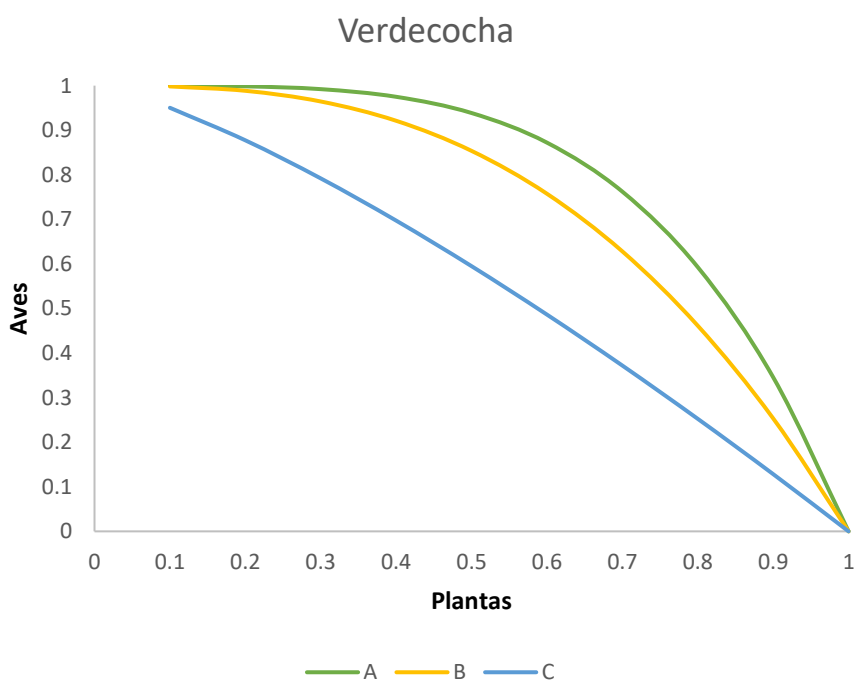


Figura 6. Patrones de extinción de Verdecocha. “A” representa al modelo donde primero se extinguen las plantas especialistas (línea verde), “B” representa al modelo al azar (línea naranja) y “C” representa al modelo donde se extinguen primero las especies de plantas generalistas (línea azul).

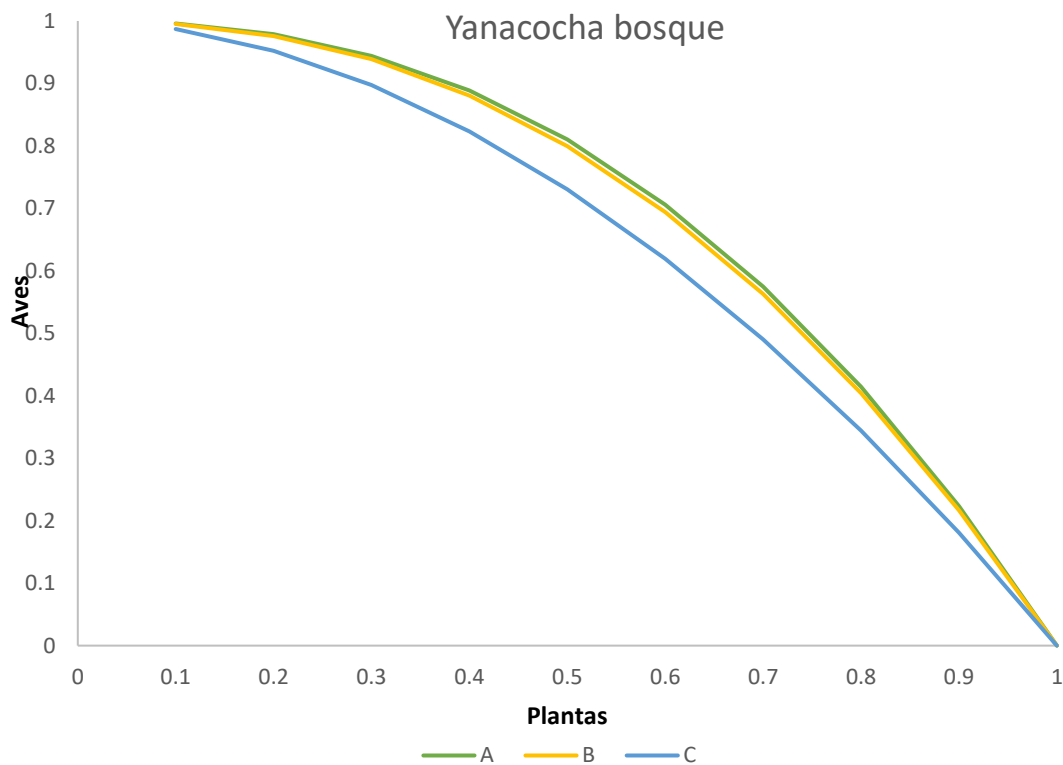


Figura 7. Patrones de extinción de Yanacocha bosque. “A” representa al modelo donde primero se extinguen las plantas especialistas (línea verde), “B” representa al modelo al azar (línea naranja) y “C” representa al modelo donde se extinguen primero las especies de plantas generalistas (línea azul).

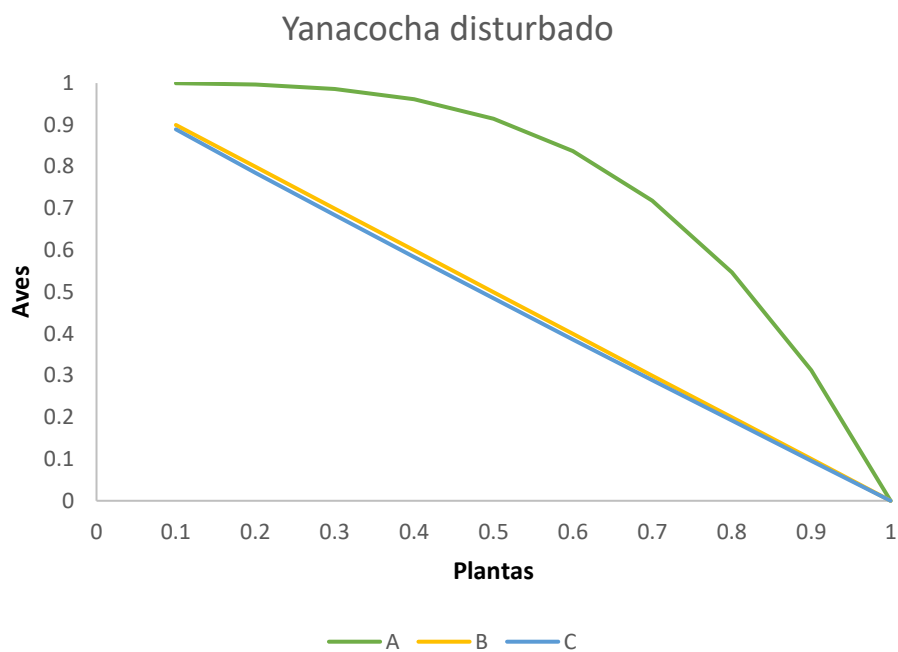


Figura 8. Patrones de extinción de Yanacocha disturbado. “A” representa al modelo donde primero se extinguen las plantas especialistas (línea verde), “B” representa al modelo al azar (línea naranja) y “C” representa al modelo donde se extinguen primero las especies de plantas generalistas (línea azul).

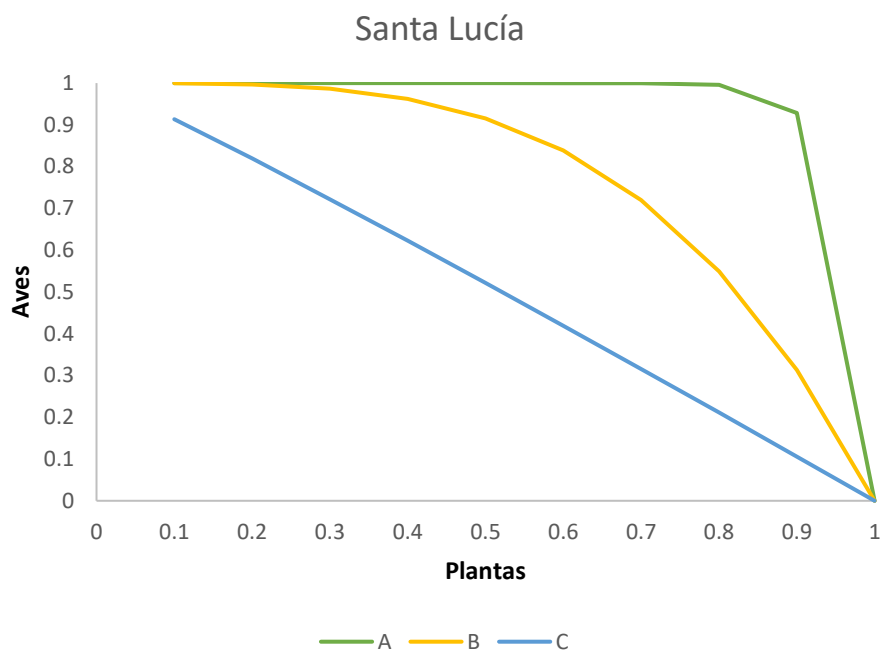


Figura 9. Patrones de extinción de Santa Lucía. “A” representa al modelo donde primero se extinguen las plantas especialistas (línea verde), “B” representa al modelo al azar (línea naranja) y “C” representa al modelo donde se extinguen primero las especies de plantas generalistas (línea azul).

11. TABLAS:

Tabla 1. Índice de similitud de Jaccard de especies de plantas ornitófilas de los cuatro sitios.

	Verdecocha	Y. Bosque	Y. Disturbado	Santa Lucía
Verdecocha	1			
Y. Bosque	0,316	1		
Y. Disturbado	0,222	0,25	1	
Santa Lucía	0	0	0	1

Tabla 2. Índice de similitud de Jaccard de especies de aves de los cuatro sitios.

	Verdecocha	Y. Bosque	Y. Disturbado	Santa Lucía
Verdecocha	1			
Y. Bosque	0,8	1		
Y. Disturbado	0,5	0,618	1	
Santa Lucía	0	0	0	1

Tabla 3. Métricas de las cuatro redes de interacción.

Red	#Colibríes (spp)	#Plantas (spp)	Conectividad.	Anidamiento.	Modularidad (# compartimentos).	Asimetría.
Verdecocha.	9	11	0,313	0,166	2	-0,1
Yanacochoa bosque.	9	14	0,278	0,165	2	-0,217
Yanacochoa disturbado.	12	11	0,220	0,546	1	0,043
Santa Lucía.	20	48	0,176	0,572	1	-0,412

Tabla 4. Índices de especialización de algunas plantas ornitófilas de Verdecocha.

Los datos se encuentran ordenados de manera que primero constan las plantas más especializadas y hacia abajo se vuelven más generalistas siendo 1 el más especialista y 0 el más generalista.

Verdecocha	
<i>Centropogon</i> sp 1.	1
<i>Columnea dielsii</i>	0,600
<i>Bomarea lutea</i>	0,448
<i>Thibaudia floribunda</i>	0,428
<i>Macleania rupestris</i>	0,372
<i>Palicourea fuchsioides</i>	0,358
<i>Bromeliaceae</i> sp. 1	0,320
<i>Salvia pichinchensis</i>	0,306
<i>Heppiella</i> sp 1.	0,269
<i>Guzmania</i> sp 1.	0,212
<i>Racinaea tetrantha</i>	0,066

Tabla 5. Índices de especialización de algunas plantas ornitófilas del bosque de Yanacocha. Los datos se encuentran ordenados de manera que primero constan las plantas más especializadas y hacia abajo se vuelven más generalistas siendo 1 el más especialista y 0 el más generalista.

Yanacocha bosque	
<i>Passiflora cumbalensis</i>	1
<i>Palicourea fuchsoides</i>	0,600
<i>Centropogon</i> sp 1.	0,472
<i>Disterigma alternoides</i>	0,449
<i>Loasa</i> sp 1.	0,394
<i>Gentianella jamesonii</i>	0,362
<i>Tropaeolum</i> sp 1.	0,323
<i>Fucsia cinerea</i>	0,300
<i>Macleania rupestris</i>	0,196
<i>Centropogon pichinchensis</i>	0,162
<i>Columnea dielsii</i>	0,111
<i>Bomarea lutea</i>	0,090
<i>Barnadesia spinosa</i>	0,018
<i>Salvia pichinchensis</i>	0

Tabla 6. Índices de especialización de algunas plantas ornitófilas del bosque disturbado de Yanacocha. Los datos se encuentran ordenados de manera que primero constan las plantas más especializadas y hacia abajo se vuelven más generalistas siendo 1 el más especialista y 0 el más generalista.

Yanacocha disturbado	
<i>Barnadesia spinosa</i>	0,915
<i>Fuchsia cinerea</i>	0,478
<i>Passiflora cumbalensi</i>	0,349
<i>Tristerix</i> sp 1.	0,261
<i>Palicourea amethystina</i>	0,174
<i>Racinaea tetrantha</i>	0,139
<i>Macleania rupestris</i>	0,102
<i>Palicourea fuchsioides</i>	0,059
<i>Brachyotum ledifolium</i>	0,052
<i>Berberis pichinchensis</i>	0,034
<i>Bromeliaceae</i> sp. 1	0,034

Tabla 7. Índices de especialización de algunas plantas ornitófilas de Santa Lucía.

Los datos se encuentran ordenados de manera que primero constan las plantas más especializadas y hacia abajo se vuelven más generalistas siendo 1 el más especialista y 0 el más generalista.

Santa Lucía			
<i>Mikania websteri</i>	0,663	<i>Gasteranthus wendalalius</i>	0,154
<i>Palicourea demissa</i>	0,649	<i>Pitcairnia sodoroi</i>	0,134
<i>Pitcairnia nigra</i>	0,466	<i>Palicourea lineata</i>	0,125
<i>Stromantheus stromantheus</i>	0,463	<i>Renealmia sessifolia</i>	0,122
<i>Meriania tomentosa</i>	0,457	<i>Guzmania amplexans</i>	0,114
<i>Heliconia virginalis</i>	0,446	<i>Heliconia impudica</i>	0,063
<i>Heliconia griggsianna</i>	0,427	<i>Fuchsia macrostigma</i>	0,059
<i>Psammisia sodoroi</i>	0,378	<i>Columnea ciliata</i>	0,056
<i>Guzmania squarasso</i>	0,332	<i>Columnea ciliata</i>	0,056
<i>Palicourea acetosoides</i>	0,330	<i>Gasteranthus quitensis</i>	0,055
<i>Bomarea pardina</i>	0,324	<i>Drymonia tenuis</i>	0,054
<i>Salvia quitensis</i>	0,322	<i>Columnea sp.</i>	0,040
<i>Columnea mastersonii</i>	0,299	<i>Kohleria sp.</i>	0,034
<i>Macleania bullata</i>	0,294	<i>Columnea Strigosa</i>	0
<i>Guzmania jaramilloi</i>	0,291		
<i>Mezobromelia capitliguera</i>	0,288		
<i>Macleania stricta</i>	0,285		
<i>Glossoloma purpureum</i>	0,282		
<i>Guzmania squarasso</i>	0,281		
<i>Psammisia ulbrichiana</i>	0,257		
<i>Columnea cinerea</i>	0,254		
<i>Besleria solanoides</i>	0,247		
<i>Drymonia tuescheri</i>	0,247		
<i>Drymonia teuscheri</i>	0,241		
<i>Kohleria affinis</i>	0,217		
<i>Glossoloma oblongicalyx</i>	0,208		
<i>Psammisia aberrans</i>	0,205		
<i>Bomarea multiflora</i>	0,202		
<i>Heliconia burleana</i>	0,182		
<i>Drymonia collegarum</i>	0,169		
<i>Centropogon solanifolius</i>	0,164		
<i>Columnea kucinyakii</i>	0,157		
<i>Columnea picta</i>	0,155		
<i>Burmiesteria sp.</i>	0,154		
<i>Capanea affinis</i>	0,154		

12. ANEXOS:

Anexo 1. Ejemplos de interacciones planta-ave capturadas con cámaras Plotwatcher Pro. a) *Metallura tyrianthina* alimentándose de una *Berberis pichinchensis*, b) *Eriocnemis luciani* alimentándose de una *Guzmania* sp., c) *Coeligena torquata* alimentándose de una *Macleania macrantha*, d) *Eriocnemis luciani* alimentándose de una *Palicourea fuchsioides*, e) *Eriocnemis nigrivestis* alimentándose de una *Macleania rupestris*, e) *Coeligena lutetiae* alimentándose de una *Capanea affinis*.



Anexo 2. Fórmulas de anidamiento y modularidad:

Anidamiento:

$$P_{ij}^c = \frac{M_{ij}}{\sum_{j=1} N_r M_{ij}}, \quad P_{ij}^r = \frac{M_{ij}}{\sum_{i=1} N_c M_{ij}}$$

Donde N_r y N_c son el número de filas y columnas respectivamente en la matriz, i y j son las filas y columnas respectivamente de la matriz y M_{ij} es el número de eventos en la matriz.

$$x_i = \frac{(i-1)}{N_c} + \frac{1}{2N_c}$$

$$y_j = \frac{(j-1)}{N_r} + \frac{1}{2N_r}$$

Se asignan las posiciones en un plano cartesiano.

$$d_{ij}^w = P_{ij}^r \cdot x_i + P_{ij}^c \cdot y_j$$

Se calcula el anidamiento conforme el número de interacciones en la matriz.

$$d^w = \frac{1}{N_l} \sum_{ij} d_{ij}^w$$

Dónde N_l es el número total de interacciones en la red.

$$\eta_w = \frac{d^w - d_{rnd}}{d_{max} - d_{rnd}}$$

d_{rnd} es el resultado de la media del anidamiento de 100 matrices al azar, d_{max} es el anidamiento máximo calculado para la red.

Modularidad:

$$M = \sum_{s=1}^{N_M} \left(\frac{I_s}{I} - \left(\frac{k_s}{2I} \right)^2 \right)$$

N_M es el número de módulos en la red, I_s es el número de interacciones entre todas las especies dentro de los módulos, I es el número de interacciones en la red, K_s es la suma de grados de todas las especies en cada módulo.

Anexo 3. Esfuerzo de observación por medio de cámaras invertido en cada sitio, hábitat y especie de planta, medido en horas.

Sitio	Hábitat	Planta	1^{er} día grabación	Último día de grabación	Total días	Esfuerzo (horas)
Verdecocha	Bosque	<i>Thibaudia floribunda</i>	07/08/2014	13/08/2014	6,5	75
Verdecocha	Bosque	<i>Palicourea fuchsoides</i>	16/09/2014	18/09/2014	2,5	35
Yanacocha	Parche de bosque	<i>Palicourea fuchsoides</i>	11/03/2015	14/03/2015	3,6	41,5
Yanacocha	Parche de bosque	<i>Macleania rupestris</i>	18/04/2015	21/04/2015	4,2	48,9
Yanacocha	Parche de bosque	<i>Palicourea fuchsoides</i>	18/04/2015	21/04/2015	4,2	48,9
Verdecocha	Bosque	<i>Macleania rupestris</i>	05/05/2015	08/05/2016	4	44,5
Yanacocha	Borde de bosque	<i>Barnadesia</i> sp.	26/05/2015	29/05/2015	3,5	40,5
Yanacocha	Bosque	<i>Salvia pichinchensis</i> .	19/06/2015	22/06/2015	3,4	38,5
Yanacocha	Bosque	<i>Palicourea fuchsoides</i>	20/06/2015	21/06/2015	2	23
Verdecocha	Bosque	<i>Heppiella</i> sp.	05/07/2015	08/07/2015	3,5	40,25
Yanacocha	Borde de bosque	<i>Passiflora cumbalensis</i>	05/07/2015	08/07/2015	3,7	41,8
Verdecocha	Bosque	<i>Racinea tetrantha</i>	24/07/2015	28/07/2015	4,5	39,5
Verdecocha	Bosque	<i>Guzmania</i> sp.	25/07/2015	28/07/2015	4,5	51,5
Yanacocha	Borde de bosque	<i>Palicourea amethystina</i>	25/07/2015	28/07/2015	3,7	41,83
Verdecocha	Bosque	<i>Bomarea lutea</i>	22/09/2015	26/09/2015	4,5	49,5
Verdecocha	Bosque	<i>Heppiella</i> sp.	22/09/2015	26/09/2015	4	46
Yanacocha	Borde de bosque	<i>Berberis pichinchensis</i>	25/10/2015	30/10/2015	5,5	60,5
Yanacocha	Borde de bosque	<i>Brachyotum ledifolium</i>	26/10/2015	30/10/2015	4,5	49,5
Yanacocha	Borde de bosque	<i>Fuchsia cinerea</i>	26/10/2015	30/10/2015	4,5	49,5
Yanacocha	Borde de bosque	<i>Macleania rupestris</i>	26/10/2015	30/10/2015	4	46
Yanacocha	Parche de bosque	Bromeliaceae sp1	30/11/2015	04/12/2015	4,5	49,5
Yanacocha	Parche de bosque	<i>Palicourea fuchsoides</i>	01/12/2015	04/12/2015	3,5	40,25
Yanacocha	Parche de bosque	<i>Macleania rupestris</i>	19/12/2015	22/12/2015	4	46
Yanacocha	Parche de bosque	<i>Palicourea fuchsoides</i>	19/12/2015	23/12/2016	4	46
Yanacocha	Parche de bosque	<i>Tristerix</i> sp.	19/12/2015	23/12/2015	4,5	39,5

Yanacocha	Bosque	<i>Centropogon pichinchensis</i>	23/03/2016	27/03/2016	4,5	39,5
Yanacocha	Bosque	<i>Disterigma alaternoides</i>	24/03/2016	26/03/2016	3	34,5
Yanacocha	Bosque	<i>Disterigma alaternoides</i>	24/03/2016	26/03/2016	3	34,5
Verdecocha	Bosque	<i>Racinea tetrantha</i>	04/05/2016	08/05/2016	5	57,5
Verdecocha	Bosque	Bromeliaceae sp1	05/05/2016	09/05/2016	4,5	49,5
Verdecocha	Bosque	<i>Guzmania</i> sp.	05/05/2016	08/05/2016	3,5	40,25
Verdecocha	Bosque	<i>Palicourea fuchsoides</i>	05/05/2016	08/05/2016	3,7	42,5
Verdecocha	Bosque	<i>Thibaudia floribunda</i>	05/05/2016	08/05/2016	4	44,5
Yanacocha	Bosque	<i>Gentianella jamesoni</i>	17/05/2016	21/05/2016	4,5	49,5
Yanacocha	Bosque	<i>Loasa</i> sp.	29/05/2016	31/05/2016	3	34,5
Yanacocha	Bosque	<i>Macleania rupestris</i>	02/06/2016	06/06/2016	4	46
Bosque					82,1	915,5
Bosque disturbado (Parque y borde)					61,9	690,13
Total					144	1605,63

Anexo 4. Valores de significancia y ajuste de la curva para cada uno de los escenarios en cada sitio.

SITIO	VALOR p	R ²
VERDECOCHA A	< 0,001	0,747
VERDECOCHA C	< 0,001	0,993
VERDECOCHA B	< 0,001	0,867
YANACOCHA BOSQUE A	< 0,001	0,905
YANACOCHA BOSQUE C	< 0,001	0,953
YANACOCHA BOSQUE B	< 0,001	0,913
YANACOCHA DISTURBADO A	< 0,001	0,790
YANACOCHA DISTURBADO C	< 0,001	0,999
YANACOCHA DISTURBADO B	< 0,001	0,999
SANTA LUCÍA A	0,095	0,222
SANTA LUCÍA C	< 0,001	0,999
SANTA LUCÍA B	< 0,001	0,789