

UNIVERSIDAD DEL AZUAY

FACULTAD DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA

ESCUELA DE BIOLOGÍA, ECOLOGÍA Y GESTIÓN

Análisis de la estructura de una red de interacciones planta-polinizador en la estación científica "EL Gullán" al sur del Ecuador

Trabajo de graduación previo a la obtención del título de:

BIÓLOGO CON MENCIÓN EN ECOLOGÍA Y GESTIÓN

Autor:

ANDRÉS ALEJANDRO ÁLVAREZ SARMIENTO

Director:

SEBASTIÁN PADRÓN PhD

CUENCA - ECUADOR

2021

ÍNDICE DE CONTENIDOS

ÍNDICE DE FIGURAS	III
ÍNDICE DE ANEXOS	IV
RESUMEN	V
ABSTRACT	VI
INTRODUCCIÓN	1
CAPÍTULO 1	5
MATERIALES Y MÉTODOS	5
1.1 Área de estudio	5
1.2 Insectos estudiados	7
1.3 Plantas analizadas	8
1.4 Diseño experimental	9
1.5 Identificación taxonómica	9
1.6 Medición de rasgos funcionales	9
1.7 Análisis de datos	12
CAPÍTULO 2	
RESULTADOS	
2.1 Rasgos funcionales y fitness	14
2.2 Diversidad funcional de la red de interacciones	16
2.3 Especialización ecológica y morfológica de la red de interacciones	
CAPÍTULO 3	
DISCUSIONES	
CONCLUSIÓN	
BILBIOGRAFÍA	
ANEXOS	

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 Estación Biológica "El Gullán". Ubicación de los cuatro transectos de muestreo en Figura 2 Rasgos funcionales cuantitativos relevantes para el fitness de los polinizadores. a) Distancia entre las tégulas del tórax. b) Distancia total del aparato bucal. c) Longitud máxima de superficies cóncavas especializadas en el transporte de polen. d) Longitud entre la tégula hasta el estigma del ala delantera. e) Ancho de la cabeza. f) Longitud sumada de la cabeza, Figura 3 Rasgos funcionales cuantitativos relevantes para el fitness de los las plantas. a) Ancho total del capítulo que sostiene a los flósculos. b) Profundidad en los flósculos 12 Figura 4 Rasgos funcionales medidos de las especies del nivel trófico más alto. A. Tamaño del cuerpo, B= Longitud del ala delantera. C. Ancho de la cabeza. D. Longitud de la probóscide y E. Longitud máxima de superficies cóncavas (corbícula). ALO= Alocandrena sp, BOH= B. hortolanus, NCY2= Neocorynura sp2, NCY1= Neocorynura sp1, CLT= Figura 5 Rasgos funcionales medidos de las especies del nivel trófico más bajo......16 Figura 6 Indices de diversidad funcional. A) Riqueza funcional. B) Dispersión funcional 17 Figura 7 Relación diversidad funcional – diversidad taxonómica. A) Abejas. B) Flores...18 Figura 8 Red bipartita de interacciones abeja-flor con resolución taxonómica ampliada. BOT= B. obtusifolia, MOPY= M. pychnophylla, DDP= Dendrophorbium sp, MIC= Miconia sp, AGP= A. pseudochilca, GAR= G. reticulata, ILLEX= Illex sp, OREO= O. grandiflora, ALO= Alocandrena sp, BOH= B. hortolanus, NCY2= Neocorynura sp2, NCY1= Figura 9 Regresión lineal entre especialismo morfológico (disitintitvidad, singularidad y escasez) y especialismo ecológico. A= Especialización morfológica de flores, B= Especialización morfológica de abejas......22

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1 Rasgos funcionales medidos de los visitantes florales. ALO= Alocano	drena sp,
BOH= B. hortolanus, NCY2= Neocorynura sp2, NCY1= Neocorynura sp1, CLT=	- Colletes
sp, LSG= Lasioglossum sp, AM= A. mellifera	
Anexo 2 Modelo de predicción de tamaño de probóscide	
Anexo 3 Rasgos funcionales medidos de las especies florísticas	41
Anexo 4 Índices de especialismo ecológico y morfológico	

RESUMEN

Es ampliamente conocido que las alteraciones antrópicas han tenido efectos negativos sobre la polinización. El efecto más notable es la pérdida de polinizadores silvestres y sus interacciones, las cuales son esenciales para mantener el correcto funcionamiento de los ecosistemas y evitar el colapso de estos. Principalmente son las invasiones biológicas las que han modificado significativamente la estructura original de las redes de polinización. En este contexto, la generación de información científica que permita conocer la dinámica, funcionamiento y estabilidad de los sistemas de polinización es una área prioritaria de investigación. Por esto analizamos las redes de interacción entre plantas e insectos (Apidae), en los altos Andes ecuatorianos, en términos de diversidad funcional y taxonómica. Consideramos rasgos funcionales vitales para el éxito ecológico de las especies de ambos niveles tróficos y algunos de ellos son capaces de predecir exitosamente la estructura de la red de interacciones.

Palabras clave: diversidad funcional, red de interacciones, polinización, rasgos funcionales

Dr. Pablo Sebastián Padrón Martínez

Director del Trabajo de Titulación.

mper a hung

Dr. Antonio Crespo Molina

Coordinador de Escuela

Any has

Andrés Alejandro Álvarez Sarmiento

Autor

ABSTRACT

There is plethora of evidence that human disturbance is clearly causing negative effects on pollination systems. The most noticeable effect is a shortage of native pollinators and simultaneously, their interactions, which are crucial so as to keep ecosystem functionality under optimal conditions and avoid an ecosystem collapse. One of the main causes of native interaction disruptions are massively introduced species, such as *Apis mellifera*. Because of this, scientific information ought to be generated in order to understand the dynamics, functionality and stability of pollination systems. Thus, this study analyzes a high Andean plant-insect (Apidae) interaction network in pursuance of know its functional and taxonomic diversity. We considered the most relevant functional traits, which are required to reach optimal pollination levels among species interaction. Some of those traits were able to predict the structure of the network accurately.

Key words: functional diversity, interaction network, pollination, functional traits.

Dr. Pablo Sebastián Padrón Martínez

Director del Trabajo de Titulación.

mow alway

Dr. Antonio Crespo Molina

Coordinador de Escuela

Andrés Alejandro Álvarez Sarmiento

Autor

Translated by

Anytas

Andrés Álvarez

INTRODUCCIÓN

Los sistemas de polinización animal son importantes en la reproducción de las angiospermas, en el mantenimiento del equilibrio y en la funcionalidad de los ecosistemas. El estudio de los elementos implicados en estos sistemas, puede ayudarnos a comprender ciertos procesos ecológicos y evolutivos (Bascompte & Jordano, 2013). En ecosistemas tropicales la polinización es ciertamente importante dado que el 94 % de plantas con flores poseen mecanismos de polinización animal (Ollerton et al., 2011; Parada-Martínez, 2014; Anderson et al., 2017). Además, se conoce que alteraciones globales como las invasiones biológicas y el cambio global, tienen la capacidad de alterar el equilibrio de estos sistemas, generando cambios en la composición de sus especies y, en consecuencia, en la estructura, estabilidad y funcionalidad de los mismos (Sanguinetti & Singer, 2014; Byers, 2017; Tylianakis & Morris, 2017).

Se sabe que el estudio de las interacciones intraespecíficas y sus procesos implícitos, son juntos un indicador crítico del funcionamiento de los ecosistemas, dado que estos consideran factores ecológicos y evolutivos (Parada-Martínez, 2014; Valiente-Banuet et al., 2015; Pelayo et al., 2019). Es por esto que métricas de alto orden como la "conectancia" o el "anidamiento" han permitido conocer con bastante precisión las potenciales interacciones y el grado de inclusión del nicho de unas especies en el de las otras (Dorado et al., 2011; Gibson et al., 2011; Pelayo et al., 2019). Aunque por otro lado, si queremos comprender mejor la funcionalidad de las redes de polinización, es necesario indagar sobre la dinámica de las mismas en relación a los cambios ocasionados por el disturbio (Byers, 2017). Concretamente, dinámicas implícitas como los procesos coevolutivos, de hecho son mediados por la morfología funcional e historias de vida de los organismos (Watts et al., 2016; Tylianakis & Morris, 2017). El desconocimiento actual de este tipo de dinámicas, es una consecuencia indirecta del escaso conocimiento de historia natural en las zonas tropicales, donde también la información taxonómica es limitada (Jordano, 2015; Vizentin-Bugoni et al., 2018). Por consiguiente, es fundamental diagnosticar la importancia de las redes de polinización en este tipo de ecosistemas poco estudiados, dado que son altamente dependientes de los mutualismos planta-animal en comparación con otras regiones (Garibaldi et al., 2012; Jordano, 2015).

Existen muchas barreras a la hora de comprender cómo se forman las interacciones entre plantas e insectos polinizadores, y cómo es que estas logran mantener una correcta estabilidad en altos niveles de diversidad biológica, propios de las zonas tropicales (Parada-Martínez, 2014; Jordano, 2015; Tur et al., 2016; Tylianakis & Morris, 2017; Valdovinos et al., 2018). Aun cuando en algunos casos existe información robusta sobre las redes de polinización, todavía no se pueden hacer comparaciones en relación a ecosistemas temperados (Carstensen et al., 2014; López-Carretero et al., 2018); dado que las investigaciones de estos últimos únicamente han inferido la frecuencia local de sus interacciones (Vizentin-Bugoni et al., 2018), o en su defecto, se han enfocado solo en una especie de planta con unos pocos visitantes florales (Burkle et al., 2013). De modo que, la falta de datos históricos e historia natural impiden estudiar adecuadamente las redes de polinización tropicales, en consecuencia, los procesos que influencian su especificidad y patrones estructurales son aún desconocidos (López-Carretero et al., 2018). Inclusive, estas interacciones han soportado los efectos de especies introducidas, las cuales han modificado considerablemente la estructura original de las redes (redes novel) (Tylianakis & Morris, 2017). Por todo ello, las nuevas investigaciones son las que nos permitirán identificar y estudiar adecuadamente las interacciones entre plantas e insectos polinizadores (Burkle & Alarcón, 2011; Forister et al., 2012).

La pérdida de especies que amenaza la biodiversidad tropical puede ser analizada desde una perspectiva diferente, la cual se centre en la funcionalidad del conjunto de interacciones que la componen. La arquitectura que compone la biodiversidad está sostenida por procesos coevolutivos, los cuales a su vez se sostienen en especies con distintas intensidades y número de interacciones (Valverde et al., 2018). La alta especialización de las flores, en relación a los insectos que las visitan, confirma la importancia de los insectos polinizadores para las plantas angiospermas (Bascompte & Jordano, 2014). Si bien los sistemas de polinización son complejos, su estudio ha logrado ser abordado apropiadamente gracias a la teoría de grafos o teoría de redes (Farine & Whitehead, 2015). Este enfoque se aplicó desde 1927 para analizar las redes de alimentación y así poder conocer la resistencia de las mismas a la pérdida de especies ocasionada por invasiones o la pérdida de hábitat (Bascompte & Jordano, 2014; Tylianakis & Morris, 2017). En este contexto, se reporta que este tipo de redes poseen una naturaleza asimétrica, donde muchas interacciones débiles y pocas fuertes permiten la persistencia y estabilidad de todo el conjunto de interacciones (Bascompte & Jordano, 2013, 2014). De igual importancia, la movilidad de los polinizadores es la que promueve la selección de fenotipos relacionados al fitness de las especies. Por lo tanto, los fenotipos son capaces de determinar la estructura de las redes planta-insecto polinizador (Olito & Fox, 2015). Pero, a pesar del complejo grado de organización de estas redes, es muy fácil que sus dinámicas naturales sean alteradas (Albrecht et al., 2014; Tylianakis & Morris, 2017).

Estudios recientes (Watts et al., 2016; Geslin et al., 2017; Aslan, 2019), que han incorporado matemáticas, enfoques funcionales y análisis taxonómicos o moleculares muestran que las fuentes de disturbio antrópico como la invasión de la abeja europea (*Apis mellifera*), puede tener graves efectos en la composición de especies de las redes, debido a que esta especie usa los recursos florísticos indiscriminadamente (Watts et al., 2012); de manera que el disturbio se propaga a través de la red (Tylianakis & Morris, 2017). En este punto, el inevitable aumento de abundancia se traduce en el aumento de "módulos de invasión", los cuales pueden crear una falsa percepción de estabilidad dado que estos aumentan el tamaño de la red, creando así las "redes novel" (Tylianakis & Morris, 2017). Generalmente las primeras interacciones en perderse tras la invasión son las de carácter especialista, dada su baja frecuencia de interacción (Byers, 2017). Esto aumenta inminentemente los niveles de generalismo de la red (Aizen et al., 2012). Lo que hace que el análisis de este tipo de interacciones bajo enfoque de redes, sea un prominente candidato para obtener medidas más precisas de los verdaderos niveles de biodiversidad (Chacoff et al., 2012).

El enfoque de redes usa métricas de alto orden como la conectancia y el anidamiento, las cuales miden la resiliencia y estabilidad de una red, respectivamente. Asimismo, a través de índices se puede conocer el grado de especialización de las especies que componen la red (Farine & Whitehead, 2015). Todas estas nuevas maneras de analizar la biodiversidad se construyen sobre una gran cantidad de datos cuantitativos, los que son obtenidos por medio de metodologías de muestreo como transectos. (Gibson et al., 2011). No obstante, otras

investigaciones indican que todavía no existen suficientes estudios que apliquen este nuevo enfoque (Byers, 2017). Mirar a la biodiversidad desde otra arista puede mejorar considerablemente nuestra comprensión del disturbio en varias dimensiones (Byers, 2017).

Investigadores y organizaciones internacionales han emitido alertas sobre el inminente declive de polinizadores en los Andes tropicales, un foco de alta diversidad (Ollerton et al., 2011; Anderson et al., 2017; Geslin et al., 2017). Se sabe que en estos sistemas de polinización, la alta presión competitiva por polinizadores que existe ha sido vital para la diversificación de muchas especies florales (Muchhala et al., 2014). Estas especies han mostrado tener bajo potencial de autopolinización, de modo que se han adaptado a través de estrategias de polinización cruzada (Torres-Díaz et al., 2011). Es decir, las flores reciben menos polen del que es requerido (Ollerton et al., 2011), sin embargo, poseen adaptaciones como mayor visibilidad y longevidad (Pyšek et al., 2011; Torres-Díaz et al., 2011). En otros términos, las relaciones mutualísticas son muy comunes en los ecosistemas alto andinos, lo que las convierte en elementos clave para la estabilidad de tales ecosistemas, los cuales han sido muy poco estudiados en este aspecto (Pelayo et al., 2019).

El estudio de las redes de polinización novel y sus patrones de interacción atípicos han demostrado ser bioindicadores prometedores de la estabilidad y funcionalidad ecosistémica (Aguado et al., 2019; Pelayo et al., 2019). Se estima que el 66 % de redes de polinización andinas (2800 – 3000 msnm) localizadas en medio de vastas coberturas de pino y eucalipto han sido invadidas por *A. mellifera*, o dicho de otra manera, son "redes novel" (Watts et al., 2016). Sincrónicamente, el disturbio se ha transmitido a través de las redes de interacción en estas zonas (Tylianakis & Morris, 2017). Esto altera significativamente la estabilidad (Valido et al., 2019), principalmente porque esta especie invasora en particular superpone el nicho de las flores en sus redes de interacción (Geslin et al., 2017). Incluso, en los Andes del sur del Ecuador en la Estación Biológica "El Gullán" se identificó una red de polinización *himenóptero-planta*, compuesta por 73 individuos cuyas preferencias de forrajeo floral es aleatoria a nivel de especies, pero especializada a nivel de individuos (Crafford, 2020). Aunque la información taxonómica, funcional y estructural de esta red está incompleta, los análisis sugieren que la red posee una baja capacidad de resiliencia y qué también sus niveles de estabilidad son bajos. En suma, aunque conocemos a breves rasgos la importancia de las

redes tropicales de interacción planta- insecto polinizador, otros factores como la falta de información taxonómica que caracteriza a estas regiones (Burkle & Alarcón, 2011), son una barrera a la hora de predecir la estructura y la dinámica del uso especializado de recursos florísticos (López-Carretero et al., 2018).

En esta investigación analizamos la capacidad que tienen ciertos caracteres funcionales de proyectar el uso especializado de recursos entre especies de una red de interacciones planta-polinizador sometida a un alto estado de invasión ecológica. Inicialmente, la red de interacciones atravesó un proceso de mejora de su resolución taxonómica a nivel de género y especie. En la siguiente fase se computó los niveles de especialismo ecológico de cada especie en base a su frecuencia de interacción. A su vez, se cuantificó por medio de índices de diversidad y rareza funcional la estructura funcional de la comunidad. Para ello, seleccionamos y medimos rasgos morfológicos asociados al fitness de las especies de ambos niveles tróficos. En la fase final del estudio determinamos mediante regresiones lineales la relación existente entre la especialización ecológica y morfológica de todas las especies de la red de interacciones con el principal objetivo de descubrir si la morfología es un parámetro influyente en la especialización de las especies que componen redes de polinización novel situadas en los Andes.

CAPÍTULO 1

MATERIALES Y MÉTODOS

1.1 Área de estudio

El estudio se realizó en base a las muestras de insectos colectadas por Crafford (2020) en cuatro transectos de la Estación Biológica "El Gullán" de la Universidad del Azuay (3°20'59.4"S, 79°09'53.4"O) (Figura 1). Los insectos colectados se depositaron en las colecciones de entomología del Museo de Zoología de la Universidad del Azuay. Esta Estación Biológica está localizada a 3 km de la comunidad La Paz en la vía Cuenca-Loja, al sureste del Ecuador y es adyacente a la subcuenca del río "Río León". Se encuentra ubicada dentro de la parroquia Las Nieves, cantón Nabón, Azuay y cuenta con 120 ha de extensión,

las cuales están ubicas en un rango altitudinal de 2800 – 3000 msnm (Padron, 2016). Además, posee temperaturas fluctuantes a lo largo del día, pero que en promedio alcanzan entre 10 °C y 12 ° C lo que convierte la estación en una zona templada. Sin embargo, se encuentra sometida a actividades antropogénicas como pastoreo, quemas y deforestación (Padron, 2016). El área de muestreo se ubicó en la ruta "El Mirador", ubicada entre los 2864-2993 msnm (3°20'17.35"S, 79°10'16.89"O) (Crafford, 2020). Esta parte de la estación se caracteriza por la formación vegetal "Bosques siempreverdes montanos de vegetación arbustiva" (MAG, 2019), los cuales están compuestos de plantas angiospermas consideradas atractivas para polinizadores. En esta estación se han encontrado poblaciones de: *Ageratina. pseudochilca* (Asteraceae), *Gaultheria. reticulata* (Ericaceae), *Baccharis obtusifolia* (Asteraceae), *Miconia sp* (Melastomataceae) e *Ilex sp* (Aquafoliaceae) (Loyola & Pezo, 2018; Vásquez, 2019; Crafford, 2020). El estudio se realizó durante la estación seca (Junio - Agosto) en los últimos 15 días del mes de Julio (Crafford, 2020; Loyola & Pezo, 2018; Vásquez, 2019).



Figura 1 Estación Biológica "El Gullán". Ubicación de los cuatro transectos de muestreo en la ruta "El Mirador"

1.2 Insectos estudiados

El presente estudio usó los especímenes colectados por Crafford (2020), los cuales se los colectó visitando y utilizando flores en su mayoría de la familia Asterácea. Decidimos no incluir aquellas familias que corresponden a avispas, dado que no se pudo tener una mejor resolución taxonómica. Especies comunes como A. mellifera, figuran como "invasoras" dentro de esta red de interacción novel. Se sabe que A. mellifera, es una especie introducida desde Europa de carácter eusocial y "generalista" ya que su actividad de forrajeo ocurre todo el año y no discrimina entre fuentes florales (Watts et al., 2012). De hecho, hay evidencia de que es capaz de polinizar flores que estaban destinadas a ser polinizadas por abejas nativas (Wilson & Messinger, 2016). Por otro lado, Bombus (Apidae) es un género compuesto por 40 especies neotropicales (Plischuk et al., 2020). Se sabe que sus homólogas norteamericanas pueden formar colonias 6 veces más pequeñas que A. mellifera. Además, estas abejas silvestres trabajan 8 veces más y visitan el doble de flores que las abejas melíferas debido a que son capaces de soportar bajas temperaturas calentando sus músculos sin necesidad de mover sus alas. Es por esto que su diversidad es mayor en ecosistemas montanos (Wilson & Messinger, 2016). La agricultura y urbanización han disminuido la cantidad de hábitat de manera considerable afectando la eficiencia de sus actividades de forrajeo en términos de "distancia al recurso" (Wilson & Messinger, 2016).

Otras familias de abejas silvestres como Halictidae "abejas del sudor" están distribuidas en hábitats secos y húmedos de todo el mundo. Datos recientes sugieren que se han descrito 3500 especies de 76 géneros de esta familia. De las cuales el 80 % pertenecen a la subfamilia Halictinae y el otro 20 % alberga a Augochlorini, Rophitinae y Nominae (Wilson & Messinger, 2016). Aunque se caracterizan por no ser sociales, algunas especies han mostrado comportamientos semi-sociales, comunales e incluso eusociales. Al parecer su grado de cooperación está en función del clima, elevación y estacionalidad (Wilson & Messinger, 2016). Se conoce que hay una tendencia a comportamientos solitarios en altas elevaciones (Wilson & Messinger, 2016). Esta familia está distribuida en los altos Andes al sureste del Ecuador. *Alocandrena sp* fue otra de las especies presentes en el estudio, esta especie pertenece a la familia Andrenidae y posee 4500 especies en más de 40 géneros (Wilson &

Messinger, 2016). Aunque constituye una de las abejas más pequeñas del mundo, tiene una asombrosa capacidad de colectar polen a través de pelos (Wilson & Messinger, 2016).

1.3 Plantas analizadas

Se analizó las plantas que componen la red de interacción y cuyos datos de abundancia estuvieron completos. En total se registraron 5 especies y 3 géneros, los cuales en su mayoría pertenecen a la familia Asteraceae. La primera especie registrada fue A. pseudochilca (Asteraceae). Esta especie fue una de las más visitadas por A. mellifera y posee bajos niveles de especialismo ecológico (Crafford, 2020). También, se han registrado visitas de otros géneros y familias como Bombus y Halictidae, respectivamente. Su morfología floral está compuesta por flores blancas con tubos abiertos con fácil acceso a gran cantidad de polen. Su profundidad varía entre los 0.5 cm y 1 cm (Byers, 2017). La segunda especie colectada fue G. reticulata (Ericaceae), una planta de flores campanuladas blancas de carácter generalista, la cual registró visitas de abejas de la familia Apidae, Halictidae y avispas de la familia Crabronidae (Crafford, 2020). La tercera especie identificada fue B. obtusifolia (Asteraceae). Esta especie por el contrario, posee altos niveles de especialismo ecológico y se han registrado visitas de abejas de la familia Apidae (Crafford, 2020). Sus flores muestran estructuras en forma de tubos abiertos de fácil acceso a grandes cantidades de polen (0.5 cm - 1 cm) y pistilos visibles (Byers, 2017). También se identificó otras especies endémicas, pero que son utilizadas por especies alóctonas como A. mellifera (Crafford, 2020). Es el caso de M. pycnophylla (Polygalaceae) una planta que presenta flores con pétalos púrpuras y niveles muy bajos de especialismo ecológico (Crafford, 2020). Otra especie particular fue O. grandiflora, sus flores moradas presentan niveles muy altos de especialismo ecológico, pero lo que la hace más interesante es que es forrajeada por abejas nativas de la familia Halictidae (Crafford, 2020). Finalmente, se identificaron 3 géneros autóctonos de ese matorral andino. El primer género es Dendrophorbium sp (Asteraceae), una planta de carácter generalista que presenta flores abiertas con coloración amarilla (Crafford, 2020). Otro género con muy bajo especialismo ecológico fue Ilex sp. Se sabe que es forrajeada por A. mellifera y abejas nativas de la familia Halictidae (Crafford, 2020). Miconia sp fue el último género registrado, es autóctono del sitio y posee niveles muy altos de especialismo ecológico, presumiblemente en abejas del género Bombus y avispas de la familia Ichneumonidae (Crafford, 2020).

1.4 Diseño experimental

La toma de muestras tuvo una duración total de 16 días desde el 16 al 31 de julio de 2019. En primera instancia, Crafford (2020), hizo un primer censo de plantas con la finalidad de conocer la abundancia de recursos florísticos (estado fenológico de los recursos florales). Esencialmente, se recorrieron 4 transectos de 100.0 m x 4.0 m de área (400 m²), cada uno y con una separación entre ellos de 100 m dado que este es el método de muestreo más efectivo para recabar datos cuantitativos de las interacciones planta-polinizador (Gibson et al., 2011; Carman & Jenkins, 2016; Tylianakis & Morris, 2017; Hass et al., 2018; Jauker et al., 2019; Arceo-Gómez et al., 2020). Estos se ubicaron a 700 m de la "cabaña" en la ruta "El Mirador" (Figura 1). Se usó la guía de identificación de recursos florales de Vásquez (2019), para identificar el género y especie de le las flores que componen la comunidad. Además, se contabilizó el número de flores/inflorescencias abiertas mediante extrapolación en los casos que se requirió como método para la estimación de abundancia florística (Chacoff et al., 2012). De este modo, obtuvimos la abundancia floral de cada una de las especies de la comunidad. En según lugar, Crafford (2020), registró las interacciones flor-himenóptero. Para ello, cuatro personas recorrieron los transectos marcados desde las 10:00 am - 14:00pm capturando todas las abejas y avispas que hacían contacto con las partes reproductivas de las flores. Tras almacenar estos insectos en tubos Eppendorf con alcohol al 70 % se los llevó al Museo de Zoología de la Universidad del Azuay para su análisis.

1.5 Identificación taxonómica

La colecta de insectos se hizo usando redes entomológicas y la metodología de transectos para la observación de las interacciones (Crafford, 2020). Para identificar taxonómicamente los especímenes colectados, estos fueron analizados hasta género y especie-morfoespecie. Se contó con la ayudad del Dr. Lawrence Packer de la Universidad de Toronto (Canadá). Para el análisis de la morfología de las abejas se uso un estereoscopio Nikon SMZ745T con cámara fotográfica integrada, con el cual se tomo fotografías de los individuos para su identificación.

1.6 Medición de rasgos funcionales

Se consideró los rasgos funcionales que son particularmente sensibles al disturbio ya

que este último filtra la composición funcional de himenópteros en términos de rasgos funcionales que se asocian a su fitness (Buchholz et al., 2020). Se midieron los rasgos funcionales de 32 individuos con un estereoscopio Nikon SMZ745T (precisión 0.001 mm) con micrómetro ocular y software de medición ImageJ. Los rasgos funcionales escogidos toman en cuenta el éxito ecológico que los mismos han sido capaces de proveer mediante su selección a lo largo de la historia evolutiva de las especies. En este caso, para las abejas escogimos cinco rasgos de carácter cuantitativo (Figura 2): tamaño del cuerpo (mm), largo de la probóscide (mm), largo máximo de la corbícula (mm), ancho de la cabeza (mm), largo del ala delantera (mm). Se escogió estos rasgos funcionales dado que por ejemplo, el tamaño del cuerpo puede ser un gran indicador de éxito ecológico (Giannini et al., 2015; Buchholz et al., 2020), debido a que es un cuantificador ampliamente usado para analizar el rango y distribución de forrajeo de los himenópteros, así como del número de flores visitadas (Sattler et al., 2014; Stetsun et al., 2019). Una manera muy conocida de conocer este rasgo es medir la distancia en milímetros de los dos puntos de inserción (tégula) de las alas (Buchholz et al., 2020). Hay evidencia de que esta métrica tiene una fuerte correlación con el tamaño del cuerpo (Brito et al., 2018). El tamaño del aparato bucal en milímetros (probóscide) es otro rasgo funcional sensible al disturbio porque considera el acople flor-himenóptero per se, pero este es más complejo de medir (Normandin et al., 2017; Albrecht et al., 2018; Skoog, 2018). Dada tal complejidad, se utilizó el paquete "BeeIT" en R Studio v.3.5 y a través de un modelo matemático se computó el largo de la probóscide considerando la familia taxonómica, todo en base a la distancia intertegular de los individuos (Cariveau et al., 2016). Otros tipos de forrajeo especializado conocidos en las especies de abejas es la capacidad de transporte de polen mediante el uso de superficies cóncavas en la anatomía de algunas abejas (cabeza, abdomen, patas). Géneros como Bombus, Lasioglossum y Apis poseen una corbícula cuya longitud máxima medida en milímetros está correlacionada con la capacidad de transportar polen (Normandin et al., 2017). Sumado a eso, consideramos otros rasgos funcionales que además de considerar la capacidad de forrajeo, consideran la obtención necesaria de energía para el forrajeo. Este es el caso la longitud en milímetros del ancho de la cabeza como medida funcional del tiempo de forrajeo (Albrecht et al., 2018). Finalmente, el quinto rasgo funcional cuantitativo que escogimos fue la longitud en milímetros del ala delantera, la cual está relacionada con la movilidad de las especies y su actividad de vuelo (Kendall & Ward, 2016;

Albrecht et al., 2018).



Figura 2 Rasgos funcionales cuantitativos relevantes para el fitness de los polinizadores. a) Distancia entre las tégulas del tórax. b) Distancia total del aparato bucal. c) Longitud máxima de superficies cóncavas especializadas en el transporte de polen. d) Longitud entre la tégula hasta el estigma del ala delantera. e) Ancho de la cabeza. f) Longitud sumada de la cabeza, tórax y abdomen.

Para el caso de las plantas, usamos muestras del Herbario Azuay de la Universidad del Azuay en Cuenca. Se midió en centímetros o milímetros (acorde al tamaño de las flores) usando un estereoscopio Nikon SMZ745T (precisión 0.001 mm) y una regla ordinaria con precisión 0.1 mm. Medimos aquellos rasgos funcionales cuantitativos (Figura 3), que representan un costo energético significativo para el éxito reproductivo de las flores, en vista de que de hecho el éxito de la polinización es crucial para la estabilidad de estos sistemas (Albor et al., 2019). Como la mayoría de especies de nuestra red de interacciones pertenecen a la familia Asteraceae se consideró el tamaño de las flores o inflorescencias. Es decir, medimos el ancho total del capítulo. (Sanguinetti & Singer, 2014; Hatt et al., 2019). Otro rasgo que representa un alto costo energético para las flores es el largo de los flósculos (mm). Para obtener esta medida se midió desde el extremo superior de la corola hasta su extremo

inferior donde se aloja el néctar (disco base de la corola) (Junker et al., 2013; Albrecht et al., 2018).



Figura 3 Rasgos funcionales cuantitativos relevantes para el fitness de los las plantas. a) Ancho total del capítulo que sostiene a los flósculos. b) Profundidad en los flósculos

1.7 Análisis de datos

La información taxonómica y los rasgos funcionales de plantas y flores fueron evaluados y representados a través de diagramas de cajas utilizando IBM SPSS Statistics 25. Adicionalmente, calculamos los niveles de diversidad funcional del área de estudio. Usamos el paquete "FD" en R Studio v.3.5.1, el cual nos permitió conocer la riqueza funcional, dispersión funcional y diversidad taxonómica de las especies. La primera mide el volumen del polígono formado por todas las especies que son parte de la comunidad en el espacio formado por los caracteres funcionales, mientras que la dispersión funcional mide la distancia a cada especie desde un centroide de todas las especies que son parte de la comunidad. Por último, la diversidad taxonómica se calculó en base al índice de Shannon (Laliberté et al., 2014). En el paso siguiente creamos dos matrices transecto-especie-abundancia tanto como para las abejas como para las flores con el fin de analizar los niveles de especialismo ecológico de cada una de las especies. En este paso utilizamos el software R Studio v.3.5.1,

paquete "bipartite" y su función "dfun", la cual calcula el índice estandarizado de especialización 'd. Este índice expresa que tan especializadas son las especies en relación al otro nivel trófico (Dormann et al., 2014). Simultáneamente, se computó la rareza funcional de las especies usando mismo software, pero con el paquete "funrar" y los índices: "distinctiveness", "uniqueness" y "scarcity". El primer índice evalúa la originalidad funcional de cada una de las especies de un nivel trófico en relación al resto de la comunidad. Es decir, mide la distancia funcional que existe entre las especies a escala local. El segundo índice por otro lado evalúa también la originalidad funcionalidad de las especies en un nivel trófico, pero estima qué tan funcionales son con respecto a la especie más cercana. El tercer y ultimo índice simplemente estima que tan "rara" es una especie dentro de una comunidad en términos de abundancia (Grenié et al., 2017). Fue preciso utilizar los datos disponibles de abundancia relativa de las especies en forma de matrices transecto-especie (Grenié et al., 2017) y los rasgos funcionales medidos de cada una de esas especies excepto de las que no había información taxonómica o de abundancia disponible. Como paso previo, estandarizamos las mediciones de los rasgos funcionales haciendo uso de la distancia euclidiana, la cual es usada para matrices que contengan datos exclusivamente cuantitativos (Violle et al., 2017; Albrecht et al., 2018).

Finalmente, fue preciso conocer en qué grado los índices de especialización morfológica o "rareza" son capaces de predecir el especialismo ecológico de abejas o plantas. Para ello, hicimos una regresión lineal en donde los valores de especialismo ecológico ('d) conforman la variable dependiente. Hecha la regresión se confirmó mediante el test ANOVA de Fisher si efectivamente el especialismo morfológico predice con un alto grado de significancia los valores de especialismo ecológico de plantas o abejas.

CAPÍTULO 2

RESULTADOS

2.1 Rasgos funcionales y fitness

Se midieron y analizaron los rasgos funcionales correspondientes al nivel trófico más alto (Anexo 1), y se representaron como una variable dependiente de las 7 taxas identificadas (especies/morfo-especies), A. mellifera, Neocorynura sp2, Neocorynura sp1, Colletes sp, Lasioglossum sp, Bombus hortolanus y Alocandrena sp. (Figura 4). De este modo, se pudo observar que Neocorynura sp2, Alocandrena sp (Andrenidae) y B. hortolanus (Apidae) poseen tamaños de cuerpo mayores al resto de abejas. La abeja melífera por el contrario posee una de las longitudes más bajas en contraste con el resto de abejas silvestres. En lo que respecta a la longitud del ala delantera, se pudo notar nuevamente que Neocorynura y Alocandrena sp son las especies de mayor longitud. En ese contexto, nuevamente A. mellifera (Apidae) muestra ser la especie con una de las longitudes más bajas. Por otro lado, la medición del ancho de la cabeza mostró que Neocorynura sp2 junto con Alocandrena sp y B. hortolanus poseen las longitudes de mayor magnitud. Finalmente, el modelo de predicción de la medida de la probóscide mostró que Lasioglossum, Alocandrena sp y B. hortolanus son las especies de abejas con la probóscides más largas y A. mellifera fue de hecho la posee la más corta. (Anexo 2). En último lugar, las mediciones de los rasgos funcionales en las plantas mostraron que aquellas flores con patrones de generalismo ecológico bien marcados como Dendrophorbium y G. reticulata (Crafford, 2020) poseen estructuras más anchas y largas que el resto de especies (Figura 5).

Álvarez Sarmiento Andrés 15













Е



Figura 4 Rasgos funcionales medidos de las especies del nivel trófico más alto. A. Tamaño del cuerpo, B. Longitud del ala delantera. C. Ancho de la cabeza. D. Longitud de la

probóscide y E. Longitud máxima de superficies cóncavas (corbícula). ALO= *Alocandrena* sp, BOH= *B. hortolanus*, NCY2= *Neocorynura sp2*, NCY1= *Neocorynura sp1*, CLT= *Colletes sp*, LSG= *Lasioglossum sp*, AM= *A. mellifera*



Figura 5 Rasgos funcionales medidos de las especies del nivel trófico más bajo

2.2 Diversidad funcional de la red de interacciones

Los niveles de diversidad funcional fueron contrastantes en relación al nivel trófico de las especies. (Figura 6). Las especies vegetativas presentaron niveles de riqueza funcional hasta 4 veces mayores que los polinizadores. Se pudo notar además que aquellos taxones de la red ubicados en los niveles tróficos más altos poseen mayores niveles de dispersión que aquellos ubicados en los niveles tróficos más bajos. Adicionalmente, se pudo notar una relación directamente proporcional entre los niveles de diversidad taxonómica y dispersión funcional con una pendiente marcada en las especies del nivel trófico más alto (Figura 7).

Álvarez Sarmiento Andrés 17







Figura 6 Índices de diversidad funcional. A) Riqueza funcional. B) Dispersión funcional



Figura 7 Relación diversidad funcional – diversidad taxonómica. A) Abejas. B) Flores.

2.3 Especialización ecológica y morfológica de la red de interacciones

De los 73 especímenes de polinizadores colectados (Crafford, 2020), se identificaron siete taxones. No se consideró los especímenes con frecuencias muy bajas para no sobrevalorar su especialización ecológica (Fründ et al., 2016). Las especies fueron: *Alocandrena sp*, *B. hortolanus*, *A. mellifera*, *Colletes sp*, *Lasioglossum sp*, *Neocorynura sp1* y *Neocorynura sp2*. Estos nodos registraron interacciones con 8 especies de angiospermas: *A. pseudochilca*, *B. obtusifolia*, *Dendrophorbium sp*, *G. reticulata*, *Ilex sp*, *M. pycnophylla*, *Miconia sp* y *O. grandiflora* (Figura 8). Tras obtener el índice de especialización de la red ('d) se pudo observar que *Neocorynura sp* y *Aloacandrena sp* presentaron los niveles más altos de especialización, mientras que por el contrario *A. mellifera* y *B. hortolanus* fueron las especies con menor grado de especialización ecológica. En contraste, algunas de las especies florales presentaron niveles más altos de especialización como *O. grandiflora* y *B. obtusifolia*. Al mismo tiempo otras especies *Ilex sp* y *G. reticulata* presentaron niveles de especialismo bastante bajos, especialmente *Ilex sp*. Por otro lado, las otras plantas mostraron

niveles variables de especialismo ecológico. Al parecer, *O. grandiflora* es una especie completamente especialista. Otras especies como *Miconia sp* y *M. pychnophylla* mostraron niveles moderados de especialización. Además, otros géneros incluso tuvieron niveles nulos de especialización o en su defecto bastante bajos tales como *G. rericulata*, *A. pseudochilca* y *Dendrophorbium sp*.



Figura 8 Red bipartita de interacciones abeja-flor con resolución taxonómica ampliada. BOT= *B. obtusifolia*, MOPY= *M. pychnophylla*, DDP= *Dendrophorbium sp*, MIC= *Miconia sp*, AGP= *A. pseudochilca*, GAR= *G. reticulata*, ILLEX= *Illex sp*, OREO= O. grandiflora, ALO= *Alocandrena sp*, BOH= *B. hortolanus*, NCY2= *Neocorynura sp2*, NCY1= *Neocorynura sp1*, CLT= *Colletes sp*, LSG= *Lasioglossum sp*, AM= *A. mellifera*

En cuanto a los niveles de especialismo morfológico, el índice de distintividad mostró que O. grandiflora y Dendrophorbium sp fueron las especies florales cuyos niveles de distintividad funcional con respecto a las otras especies florales de la red alcanzaron magnitudes bastante altas. Sin embargo, otras especies como Ilex sp y M. pycnophylla poseen rasgos funcionales "escasos" en relación a toda la comunidad de plantas. Paralelamente, el índice de escasez funcional muestra que O. grandiflora y Dendrohprbium sp a pesar de tener rasgos muy distintivos en esta localidad, son también las especies menos abundantes localmente. Esto marca contraste con Ageratina pseudochila y G. reticulata, cuyos niveles de abundancia local fueron los más altos. Finalmente, el índice de singularidad funcional mostró que los rasgos funcionales de Ilex sp, M. pycnophylla y Miconia sp son los más comunes y presentes en el pool regional de las especies. Mientras que otras como O. grandiflora poseen rasgos funcionales que no están presentes en casi ninguna de las otras especies del pool regional. Un análisis de regresión lineal mostró que el índice de distintividad D(i) [F (1,5) = 8.27, p= 0.035] y el índice de singularidad U(i) [F (1,5) = 7.652, p= 0.04] son capaces de predecir los niveles de especiación ecológica floral con bastante precisión (Figura 9A).

Esto nos conduce a analizar también los niveles de rareza funcional de el nivel trófico más alto de la red (abejas). El análisis de distintividad mostró que *Alocandrena sp* y *Neocorynura* sp1 y *B. hortolanus* son las especies más distintivas a escala local, ya que son funcionalmente distantes entre si. En segundo lugar, el índice de escasez funcional nos mostró que *Neocorynura sp1* y *Colletes sp* son los géneros menos abundantes de la localidad. En contraste, *A. mellifera* obtuvo los niveles más altos, lo que confirma la vasta abundancia de individuos de esta especie. Finalmente, el índice de singularidad funcional nos indicó que *A. mellifera* y *B. hortolanus* son en este caso las especies con mayor similitud de rasgos funcionales con respecto al pool de especies de la región. Contrariamente, *Alocandrena sp* y *Neocorynura sp 1* muestran rasgos funcionales exclusivos y distintos a los que posee la mayoría de especies del pool regional. Sin embargo, un análisis de regresión lineal determinó que ninguno de los índices de rareza funcional fue capaz de predecir de manera significativa el especialismo ecológico de la comunidad de abejas (Figura 9B).



p= 0.040

p= 0.232



Figura 9 Regresión lineal entre especialismo morfológico (distintividad, singularidad y escasez) y especialismo ecológico. A= Especialización morfológica de flores, B= Especialización morfológica de abejas.

CAPÍTULO 3

DISCUSIONES

Algunos de los resultados más relevantes que derivan de nuestra investigación confirman que la incorporación de enfoques funcionales puede ayudarnos a entender mejor la dinámica del uso de recursos entre especies de distintos niveles tróficos. (Bascompte & Jordano, 2014; Tylianakis & Morris, 2017). En primera instancia, fue evidente que las especies silvestres de abejas poseen una variedad de rasgos funcionales bastante diferenciados morfológicamente en comparación con *A. mellifera*. Sumado a esto, el elevado

número de interacciones de las especies del nivel trófico más bajo parece estar sostenido en ciertos rasgos funcionales, los cuales parecen tener ciertamente un alto requerimiento energético para las especies de este nivel. Los análisis de especialismo morfológico muestran que estas especies poseen roles de funcionalidad ecosistémica más diferenciados en comparación con las especies del nivel más alto (abejas). En segundo lugar, dado el hecho de que las interacciones planta-polinizador pueden verse restringidas significativamente por ciertos parámetros como la morfología (Vázquez et al., 2009; Schleuning et al., 2015); sin duda, la "Red de Asociación Floral de Himenópteros" cumple con tal restricción únicamente en el nivel trófico mas bajo. Esto debido a que, aquellos rasgos funcionales "distintivos" y "singulares" tuvieron la capacidad de predecir el grado de especialización que tienen las especies florales en las especies del nivel trófico más alto y de este modo permitieron entender a la dinámica del uso de recursos como un factor que contribuye a mantener la estabilidad y resiliencia de la red de interacciones (Aizen et al., 2012).

Aunque ciertos rasgos funcionales pueden ser clave para el fitness de las especies de la red, solo aquellos presentes en el nivel trófico mas bajo están relacionados con la dinámica del uso de recursos. Efectivamente, los análisis de diversidad taxonómica y funcional comprobaron que existen mayores niveles de los mismos en especies silvestres y que algunos rasgos funcionales clave para el fitness de las plantas tienen una fuerte relación con los niveles de especialización. No obstante, este tipo de rasgos no fueron capaces de reflejar los niveles de especialismo ecológico de los polinizadores observados posiblemente debido a que las especies con rasgos funcionales atípicos son al mismo tiempo escasas en términos de abundancia (Dorado et al., 2011). Es decir, la alta funcionalidad de los polinizadores silvestres no siempre implicaría un uso especializado de recursos florísticos, especialmente en redes novel con altos estados invasión (Tylianakis & Morris, 2017).

Ciertamente, las especies nativas de abejas que están presentes en matorrales Andinos han demostrado tener patrones de forrajeo eficientes relacionados con rasgos funcionales atípicos (Watts et al., 2012, 2016; Cuartas-Hernández & Medel, 2015; Adedoja et al., 2018; Vásquez, 2019). Rasgos como el tamaño del cuerpo y el ancho de la cabeza, por ejemplo parecen encontrarse ligados al rango-distribución de forrajeo, al número de visitas florales y al tiempo de forrajeo (Normandin et al., 2017). Tal como se ha reportado en otros estudios en ecosistemas andinos, las abejas nativas juegan un rol primario en el éxito de la polinización en términos de eficiencia de forrajeo y amplitud de nicho a pesar de que A. mellifera ha invadido casi la totalidad de estos ecosistemas (Watts et al., 2012; Parada-Martínez, 2014). Lo cual es verdaderamente preocupante ya que hay evidencia que el incremento en el número de colonias de abejas invasoras tiene un efecto negativo en el número de visitas de abejas silvestres (Goras et al., 2016). Igualmente, debido a la mayor capacidad de forrajear durante largo periodos que muestran tener las abejas silvestres, se confirma que estas poseen una alta efectividad de polinización en ecosistemas naturales (Carman & Jenkins, 2016). No obstante, el éxito de polinización de este tipo de especies puede disminuir dramáticamente por la actividad humana, siendo más sensibles al disturbio que aquellas que no son nativas; quizá por los bajos niveles de biodiversidad floral de las zonas disturbadas (Levy, 2011).

La medición de rasgos florales clave para el fitness de las especies mostró que ciertos llamativos representan un alto costo energético dentro del proceso de polinización. Estos requerimientos son ligeramente variables y constantes, a excepción de *Dendrophorbium sp*,

O. grandiflora y *G. reticulata*, las cuales parecen tener niveles óptimos de polinización dado el alto costo energético que sus rasgos representan. Se sabe de hecho que su morfología floral permite el libre y fácil acceso a polen a través de pistilos visibles, capítulos más anchos, formas asimétricas (Torres-Díaz et al., 2011; Watts et al., 2016; Byers, 2017) y colores llamativos para los himenópteros como el violeta y el amarillo (Willmer, 2011). Esto coincide con los resultados obtenidos ya que las tres especies ofrecen fácil acceso al polen y dos de ellas poseen colores llamativos. Además, sus niveles de especialismo ecológico fueron bastante bajos lo que confirma arbitrariedad a la hora de recibir visitas de especies nativas e invasoras como se muestra en nuestra red de interacciones (Figura 8). Todo parece indicar que las especies florales son capaces de restringir las interacciones de abejas a través de rasgos funcionales (Watts et al., 2016). Justamente, las especies florales de la red analizada ocuparon más espacio funcional que las abejas, lo que significa que sus roles son bastante diferenciados a diferencia del nivel trófico alto. Este último nivel tuvo altos niveles de equivalencia funcional, que se traduce en cambio roles similares de funcionalidad ecosistémica.

Por otro lado, es importante resaltar que apenas hace menos de una década se ha podido estudiar adecuadamente los cambios en la arquitectura de las redes planta-animal (Bascompte & Jordano, 2014) y que también existen otros factores que pueden ayudar a determinar la estructura de la red de interacciones con más precisión (Cuartas-Hernández & Medel, 2015). Aunque algunos patrones estructurales típicos que se han encontrado en estas redes como el rol importante que juegan las especies generalistas en la red junto con el alto número de interacciones más débiles (especialistas), existen limitantes en este estudio e n términos de detección de interacciones dado que solo se muestreó un 25% del tiempo total

de floración total de la zona, lo que supone un 75 % de potenciales especies no detectadas. En ese caso, se confirma el principio de que en las redes planta-animal poseen hasta cuatro veces más especies en el nivel trófico más alto (Vázquez et al., 2009). En este estudio ocurre lo contrario quizá porque sumado a la falta de detección, el estudio no consideró algunos grupos taxonómicos (Vespidae), por falta de información taxonómica disponible. Los otros parámetros que pueden describir con mayor precisión este tipo de redes están relacionados con la distribución espacio-temporal de las mismas. Por ejemplo, se conoce que factores como la composición de especies (Tylianakis & Morris, 2017) y los patrones de precipitación (Cuartas-Hernández & Medel, 2015) tienen un alto grado de influencia en las redes de polinización. No obstante, el disturbio es otro factor con efectos posiblemente no solo visibles en la red de estudio sino en todo el conjunto de redes sobrepuestas que componen el paisaje de los matorrales andinos, dado que existen especies como A. mellifera que han transmitido el disturbio a lo largo del paisaje en forma de una invasión ecológica (Geslin et al., 2017). De tal modo que el uso de subredes no contribuye a representar la biodiversidad en su totalidad (Jordano, 2015). También podemos inferir que las especies del nivel trófico más bajo se han adaptado de tal manera que puedan asegurar la relativamente escasa visita de ciertos polinizadores (Tur et al., 2016) a través de estructuras morfológicas más visibles y duraderas (Tylianakis & Morris, 2017).

Todas estas consecuencias teóricas traen consigo implicaciones finales en la *praxis* de las mismas. La restauración de redes novel y conservación de las redes naturales podría ser posible si hiciéramos predicciones exitosas de cómo estas reaccionarán al disturbio. En algunos casos particulares se ha reportado que aunque el disturbio (invasiones) crea redes nóvel, al mismo tiempo puede ayudar a mejorar la eficiencia de búsqueda de recursos

florísticos en corredores urbanos (Tylianakis & Morris, 2017). En este caso sería imprescindible comparar niveles de restauración para medir el impacto de *A. mellifera* en las asociaciones mutualísticas nativas, pero también comparar estos patrones con los de redes de ecosistemas temperados ya que a la mayoría de las investigaciones que se han hecho en los trópicos necesita muestreos más amplios (Chacoff et al., 2012).

CONCLUSIÓN

En general, el especialismo morfológico no se asocia al especialismo morfológico en grupos de polinizadores, pero sí en angiospermas. El análisis de rasgos funcionales distintivos y singulares se entiende como el estudio de los roles que tiene cada especie en la funcionalidad de las mismas en el ecosistema. Poseer rasgos funcionales muy similares o por el contrario bastante diferenciados implica o bien tener roles funcionales semejantes o diferenciados, respectivamente. En el nivel trófico más bajo de la red *himenóptero-planta*, estos roles predicen con bastante precisión la estructura de la red de interacciones en función de parámetros como la frecuencia de interacción, abundancia, taxonomía y rasgos funcionales. A pesar de que la mayoría de estas redes han sido alteradas en los altos Andes, sería imprescindible conocer si efectivamente la morfología determina la estructura de la red a pesar de existir diferentes niveles de alteración a lo largo de estos ecosistemas.

BILBIOGRAFÍA

- Adedoja, O. A., Kehinde, T., & Samways, M. J. (2018). Insect-flower interaction networks vary among endemic pollinator taxa over an elevation gradient. *PLoS ONE*, *13*(11), 1– 17. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207453
- Aguado, D., Gutierrez-Chacón, C., & Muñoz, M. C. (2019). Estructura funcional y patrones de especialización en las relaciones planta-polinizador de un agroecosistema en el Valle del Cauca, Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 24(2), 331–342.
- Aizen, M. A., Sabatino, M., & Tylianakis, J. M. (2012). Specialization and rarity predict nonrandom loss of interactions from mutualist networks. *Science*, 335(6075), 1486– 1489. https://doi.org/10.1126/science.1215320
- Albor, C., García-Franco, J. G., Parra-Tabla, V., Díaz-Castelazo, C., & Arceo-Gómez, G. (2019). Taxonomic and functional diversity of the co-flowering community differentially affect Cakile edentula pollination at different spatial scales. *Journal of Ecology*, 107(5), 2167–2181.
- Albrecht, Classen, A., Vollstädt, M. G. R., Mayr, A., Mollel, N. P., Schellenberger Costa, D., Dulle, H. I., Fischer, M., Hemp, A., Howell, K. M., Kleyer, M., Nauss, T., Peters, M. K., Tschapka, M., Steffan-Dewenter, I., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2018). Plant and animal functional diversity drive mutualistic network assembly across an elevational gradient. *Nature Communications*, 9(1), 1–10. https://doi.org/10.1038/s41467-018-05610-w
- Albrecht, M., Padrón, B., Bartomeus, I., & Traveset, A. (2014). Consequences of plant invasions on compartmentalization and species' roles in plant–pollinator networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1788), 20140773.
- Anderson, P., Marengo, J., Villalba, R., Halloy, S., Young, B., Cordero, D., Gast, F., Jaimes, E., & Ruiz, D. (2017). Consequences of Climate Change for ecosystems and ecosystem services in the Tropical Andes. *Climate Change and Biodiversity in the*

Tropical Andes, April 2016, 1-18. https://doi.org/10.13140/2.1.3718.4969

- Arceo-Gómez, G., Barker, D., Stanley, A., Watson, T., & Daniels, J. (2020). Plant– pollinator network structural properties differentially affect pollen transfer dynamics and pollination success. *Oecologia*, 192(4), 1037–1045. https://doi.org/10.1007/s00442-020-04637-5
- Aslan, C. E. (2019). Implications of non-native species for mutualistic network resistance and resilience. *PloS One*, *14*(6), e0217498.
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2013). *Mutualistic networks* (Vol. 70). Princeton University Press.
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2014). Mutualistic Networks : The Architecture of Biodiversitv. Annual Review, 38(2007), 567–593.
- Brito, T. F., Contrera, F. A. L., Phifer, C. C., Knowlton, J. L., Brasil, L. S., Maués, M. M., & Silva, D. P. (2018). Effects of habitat type change on taxonomic and functional composition of orchid bees (Apidae: Euglossini) in the Brazilian Amazon. *Journal of Insect Conservation*, 22(3–4), 451–463.
- Buchholz, S., Gathof, A. K., Grossmann, A. J., Kowarik, I., & Fischer, L. K. (2020). Wild bees in urban grasslands: Urbanisation, functional diversity and species traits. *Landscape and Urban Planning*, 196, 103731.
- Burkle, L. A., & Alarcón, R. (2011). The future of plant-pollinator diversity: Understanding interaction networks acrosss time, space, and global change. *American Journal of Botany*, 98(3), 528–538. https://doi.org/10.3732/ajb.1000391
- Burkle, L. A., Marlin, J. C., & Knight, T. M. (2013). Plant-Pollinator Interactions over 120 Years: Loss of Species, Co-Occurrence and Function. *Science*. https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721
- Byers, D. L. (2017). Studying Plant–Pollinator Interactions in a Changing Climate: A Review of Approaches. *Applications in Plant Sciences*, 5(6), 1700012. https://doi.org/10.3732/apps.1700012

- Cariveau, D. P., Nayak, G. K., Bartomeus, I., Zientek, J., Ascher, J. S., Gibbs, J., & Winfree, R. (2016). The allometry of bee proboscis length and its uses in ecology. *PLoS One*, *11*(3), e0151482.
- Carman, K., & Jenkins, D. G. (2016). Comparing diversity to flower-bee interaction networks reveals unsuccessful foraging of native bees in disturbed habitats. *Biological Conservation*, 202, 110–118. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.08.030
- Carstensen, D. W., Sabatino, M., Trøjelsgaard, K., & Morellato, L. P. C. (2014). Beta diversity of plant-pollinator networks and the spatial turnover of pairwise interactions. *PLoS One*, 9(11), e112903.
- 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. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01883.x
- Crafford, R. E. (2020). *Stability and resilience of plant-pollinator networks in an Andean montane community in Southern Ecuador*. Wheaton College,(Norton, Mass.).
- Cuartas-Hernández, S., & Medel, R. (2015). Topology of plant Flower-visitor networks in a tropical mountain forest: Insights on the role of altitudinal and temporal variation. *PLoS ONE*, 10(10), 1–17. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141804
- Dorado, J., Vá Zquez, D. P., Stevani, E. L., & Chacoff, N. P. (2011). Rareness and specialization in plant-pollinator networks. *Ecology*, 92(1), 19–25. https://doi.org/10.1890/10-0794.1
- Dormann, C. F., Fruend, J., Gruber, B., Dormann, M. C. F., LazyData, T., & ByteCompile, T. (2014). Package 'bipartite.' Visualizing Bipartite Networks and Calculating Some (Ecological) Indices (Version 2.04).(R Foundation for Statistical Computing.) Available at Https://Cran. r-Project. Org/Web/Packages/Bipartite/Index. Html [Verified 28 July 2015].
- Farine, D. R., & Whitehead, H. (2015). Constructing, conducting and interpreting animal social network analysis. *Journal of Animal Ecology*, 84(5), 1144–1163.

- Forister, M. L., Dyer, L. A., Singer, M. S., Stireman III, J. O., & Lill, J. T. (2012). Revisiting the evolution of ecological specialization, with emphasis on insect–plant interactions. *Ecology*, 93(5), 981–991.
- Fründ, J., McCann, K. S., & Williams, N. M. (2016). Sampling bias is a challenge for quantifying specialization and network structure: lessons from a quantitative niche model. *Oikos*, 125(4), 502–513. https://doi.org/https://doi.org/10.1111/oik.02256
- Garibaldi, L. A., Muchhala, N., Motzke, I., Bravo-Monroy, L., Olschewski, R., & Klein,
 A.-M. (2012). Services from Plant-Pollinator interactions in the Neotropics. *Ecosystem* Services from Agriculture and Agroforestry: Measurement and Payment, 119–139.
- Geslin, B., Gauzens, B., Baude, M., Dajoz, I., Fontaine, C., Henry, M., Ropars, L., Rollin, O., Thébault, E., & Vereecken, N. J. (2017). Massively Introduced Managed Species and Their Consequences for Plant–Pollinator Interactions. *Advances in Ecological Research*, 57, 147–199. https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.10.007
- Giannini, T. C., Garibaldi, L. A., Acosta, A. L., Silva, J. S., Maia, K. P., Saraiva, A. M., Guimarães, P. R., & Kleinert, A. M. P. (2015). Native and non-native supergeneralist bee species have different effects on plant-bee networks. *PLoS ONE*, *10*(9), 1–13. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0137198
- Gibson, R. H., Knott, B., Eberlein, T., & Memmott, J. (2011). Sampling method influences the structure of plant-pollinator networks. *Oikos*, *120*(6), 822–831. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18927.x
- Goras, G., Tananaki, C., Dimou, M., Tscheulin, T., Petanidou, T., & Thrasyvoulou, A. (2016). Impact of honey bee (Apis mellifera L.) density on wild bee foraging behaviour. *Journal of Apicultural Science*, 60(1), 49–61. https://doi.org/10.1515/JAS-2016-0007
- Grenié, M., Denelle, P., Tucker, C. M., Munoz, F., & Violle, C. (2017). funrar: An R package to characterize functional rarity. *Diversity and Distributions*, *23*(12), 1365– 1371. https://doi.org/10.1111/ddi.12629
- Hass, A. L., Liese, B., Heong, K. L., Settele, J., Tscharntke, T., & Westphal, C. (2018).

Plant-pollinator interactions and bee functional diversity are driven by agroforests in rice-dominated landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment, 253*(October 2017), 140–147. https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.10.019

- Hatt, S., Uytenbroeck, R., Lopes, T., Mouchon, P., Osawa, N., Piqueray, J., Monty, A., & Francis, F. (2019). Identification of flower functional traits affecting abundance of generalist predators in perennial multiple species wildflower strips. *Arthropod-Plant Interactions*, 13(1), 127–137. https://doi.org/10.1007/s11829-018-9652-7
- Jauker, F., Jauker, B., Grass, I., Steffan-Dewenter, I., & Wolters, V. (2019). Partitioning wild bee and hoverfly contributions to plant–pollinator network structure in fragmented habitats. *Ecology*, 100(2). https://doi.org/10.1002/ecy.2569
- Jordano, P. (2015). Sampling networks of ecological interactions. *Functional Ecology*, *30*(12), 1883–1893. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12763
- Junker, R. R., Blüthgen, N., Brehm, T., Binkenstein, J., Paulus, J., Martin Schaefer, H., & Stang, M. (2013). Specialization on traits as basis for the niche-breadth of flower visitors and as structuring mechanism of ecological networks. *Functional Ecology*, 27(2), 329–341. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12005
- Kendall, L. K., & Ward, D. F. (2016). Habitat determinants of the taxonomic and functional diversity of parasitoid wasps. *Biodiversity and Conservation*, 25(10), 1955–1972. https://doi.org/10.1007/s10531-016-1174-y
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B., & Laliberté, M. E. (2014). Package 'FD.' Measuring Functional Diversity from Multiple Traits, and Other Tools for Functional Ecology.
- Levy, S. (2011). The pollinator crisis: What's best for bees. *Nature News*, 479(7372), 164–165.
- López-Carretero, A., del-Val, E., & Boege, K. (2018). Plant-Herbivore Networks in the Tropics. *Ecological Networks in the Tropics*, 111–126. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0_8

Loyola, N., & Pezo, K. (2018). Diversidad de insectos polinizadores y su respuesta a

recursos florales, temperatura, humedad, precipitación y viento en un matorral andino del Ecuador. http://dspace.uazuay.edu.ec/bitstream/datos/8195/1/13917.pdf

- Muchhala, N., Johnsen, S., & Smith, S. D. (2014). Competition for hummingbird pollination shapes flower color variation in Andean Solanaceae. *Evolution*, *68*(8), 2275–2286.
- Normandin, É., Vereecken, N. J., Buddle, C. M., & Fournier, V. (2017). Taxonomic and functional trait diversity of wild bees in different urban settings. *PeerJ*, 2017(3), 1–35. https://doi.org/10.7717/peerj.3051
- Olito, C., & Fox, J. W. (2015). Species traits and abundances predict metrics of plant– pollinator network structure, but not pairwise interactions. *Oikos*, *124*(4), 428–436.
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, *120*(3), 321–326. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x
- Padron, S. (2016). Una Mirada a La Estación Científica El Gullán (Vol. 1). Universidad del Azuay.
- Parada-Martínez. (2014). Floral visitors of Pentacalia ledifolia (Asteraceae) and their role in Pollination at Páramo El Verjón, Bogotá, Colombia-preliminary study. In Bachelor's thesis, Bogotá-Uniandes).
- Pelayo, R. C., Soriano, P. J., Márquez, N. J., & Navarro, L. (2019). Phenological patterns and pollination network structure in a Venezuelan páramo: a community-scale perspective on plant-animal interactions. *Plant Ecology and Diversity*, *12*(6), 607–618. https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1675096
- Plischuk, S., Fernández de Landa, G., Revainera, P., Quintana, S., Pocco, M. E., Cigliano, M. M., & Lange, C. E. (2020). Parasites and pathogens associated with native bumble bees (Hymenoptera: Apidae: Bombus spp.) from highlands in Bolivia and Peru. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 1–6. https://doi.org/10.1080/01650521.2020.1743551

Pyšek, P., Chytrý, J., Milan, V., Danihelka, J., Kühn, I., Pergl, J., Tichý, L., Biesmeijer, J.

C., Ellis, W. N., Kunin, W. E., & Settele, J. (2011). Successful invaders co-opt pollinators of native flora and accumulate insect pollinators with increasing residence time. *Ecological Monographs*, *81*(2), 277–293. https://doi.org/10.1890/10-0630.1

- Sanguinetti, A., & Singer, R. B. (2014). Invasive bees promote high reproductive success in Andean orchids. *Biological Conservation*, 175, 10–20. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.04.011
- Sattler, T., Pezzatti, G. B., Nobis, M. P., Obrist, M. K., Roth, T., & Moretti, M. (2014). Selection of multiple umbrella species for functional and taxonomic diversity to represent urban biodiversity. *Conservation Biology*, 28(2), 414–426. https://doi.org/10.1111/cobi.12213
- Schleuning, M., Fründ, J., & García, D. (2015). Predicting ecosystem functions from biodiversity and mutualistic networks: an extension of trait-based concepts to plant– animal interactions. *Ecography*, 38(4), 380–392.
- Skoog, D. I. J. (2018). The influence of nesting resources on bee-flower interactions, revealed through functional traits, network structure and geology. Norwegian University of Life Sciences, Ås.
- Stetsun, H., Rajabi, H., Matushkina, N., & Gorb, S. N. (2019). Functional morphology of the sting in two digger wasps (Hymenoptera: Crabronidae) with different types of prey transport. *Arthropod Structure and Development*, 52, 100882. https://doi.org/10.1016/j.asd.2019.100882
- Torres-Díaz, C., Gómez-González, S., Stotz, G. C., Torres-Morales, P., Paredes, B., Pérez-Millaqueo, M., & Gianoli, E. (2011). Extremely long-lived stigmas allow extended cross-pollination opportunities in a high andean plant. *PLoS ONE*, 6(5), 1–8. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019497
- Tur, C., Sáez, A., Traveset, A., & Aizen, M. A. (2016). Evaluating the effects of pollinatormediated interactions using pollen transfer networks: evidence of widespread facilitation in south Andean plant communities. *Ecology Letters*, 19(5), 576–586.

Tylianakis, J. M., & Morris, R. J. (2017). Ecological Networks Across Environmental

Gradients. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 25–48. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022821

- Valdovinos, F. S., Berlow, E. L., Moisset De Espanés, P., Ramos-Jiliberto, R., Vázquez, D. P., & Martinez, N. D. (2018). Species traits and network structure predict the success and impacts of pollinator invasions. *Nature Communications*, 9(1), 1–8. https://doi.org/10.1038/s41467-018-04593-y
- Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M. C., & Jordano, P. (2019). Honeybees disrupt the structure and functionality of plant-pollinator networks. *Scientific Reports*, *9*(1), 1–11.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M. A., Alcántara, J. M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García, M. B., García, D., Gómez, J. M., Jordano, P., Medel, R., Navarro, L., Obeso, J. R., Oviedo, R., Ramírez, N., Rey, P. J., Traveset, A., Verdú, M., & Zamora, R. (2015). Beyond species loss: The extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, *29*(3), 299–307. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12356
- Valverde, S., Piñero, J., Corominas-Murtra, B., Montoya, J., Joppa, L., & Solé, R. (2018).
 The architecture of mutualistic networks as an evolutionary spandrel. *Nature Ecology* & *Evolution*, 2(1), 94–99.
- Vásquez, C. (2019). Diversidad de recursos florales como predictores de la diversidad de insectos polinizadores en un ecosistema altoandino en el sur del ecuador. https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004
- Vázquez, D. P., Chacoff, N. P., & Cagnolo, L. (2009). Evaluating multiple determinants of the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology*, 90(8), 2039–2046. https://doi.org/10.1890/08-1837.1
- Violle, C., Thuiller, W., Mouquet, N., Munoz, F., Kraft, N. J. B., Cadotte, M. W., Livingstone, S. W., & Mouillot, D. (2017). Functional Rarity: The Ecology of Outliers. *Trends in Ecology and Evolution*, 32(5), 356–367. https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.02.002
- Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P. K., de Souza, C. S., Ollerton, J., Rech, A. R., & Sazima, M. (2018). Plant-Pollinator Networks in the Tropics: A Review. *Ecological Networks*

in the Tropics, 73-91. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0 6

- Watts, S., Dormann, C. F., Martín González, A. M., & Ollerton, J. (2016). The influence of floral traits on specialization and modularity of plant-pollinator networks in a biodiversity hotspot in the Peruvian Andes. *Annals of Botany*, 118(3), 415–429. https://doi.org/10.1093/aob/mcw114
- Watts, S., Ovalle, D. H., Herrera, M. M., & Ollerton, J. (2012). Pollinator effectiveness of native and non-native flower visitors to an apparently generalist Andean shrub, Duranta mandonii (Verbenaceae). *Plant Species Biology*, 27(2), 147–158. https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2011.00337.x
- Willmer, P. (2011). Pollination and floral ecology. Princeton University Press.
- Wilson, J., & Messinger, O. (2016). *The Bees in your Backyard*. Princeton University Press.

ANEXOS

Anexo 1 Rasgos funcionales medidos de los visitantes florales. ALO= Alocandrena sp, BOH= B. hortolanus, NCY2= Neocorynura sp2, NCY1= Neocorynura sp1, CLT= Colletes sp, LSG= Lasioglossum sp, AM= A. mellifera

Especie	Rasgo	mm
	Funcional	
AM	head.width	12.121
AM	body.length	11.731
AM	intertegular.dist	8.234
AM	corb.length	12.401
CLT	head.width	10.198
CLT	wing.length	7.046
CLT	body.length	15.178
CLT	intertegular.dist	6.289
вон	head.width	10.572
BOH	wing.length	6.131
BOH	intertegular.dist	6.783
BOH	corb.length	7.594
ALO	wing.length	9.381
ALO	head.width	9.691
ALO	body.length	12.465
ALO	intertegular.dist	8.194
ALO	body.length	18.251
ALO	head.width	12.158
ALO	intertegular.dist	7.016
ALO	wing.length	12.587
CLT	head.width	8.431
CLT	wing.length	7.447
CLT	body.length	17.191
CLT	intertegular.dist	6.046
AM	head.width	9.351
AM	wing.length	8.222
AM	body.length	17.055
AM	corb.length	11.5
AM	intertegular.dist	6.173

BOH	head.width	10.24
BOH	wing.length	9.595
BOH	body.length	14.839
BOH	intertegular.dist	5.603
BOH	corb.length	6.157
ALO	body.length	12.336
ALO	wing.length	12.2
ALO	head.width	12.516
ALO	intertegular.dist	9.997
AM	head.width	9.973
AM	wing.length	9.599
AM	body.length	13.93
AM	intertegular.dist	5.72
AM	corb.length	7.5
AM	head.width	9.671
AM	wing.length	9.876
AM	body.length	19.93
AM	intertegular.dist	6.923
AM	corb.length	7.693
ALO	wing.length	6.167
ALO	head.width	12.314
ALO	body.length	19.327
ALO	intertegular.dist	4.163
BOH	head.width	10.389
BOH	wing.length	8.419
BOH	body.length	19.13
BOH	corb.length	7.15
BOH	intertegular.dist	9.517
NCY1	head.width	9.149
NCY1	wing.length	10.852
NCY1	body.length	15.94
NCY1	intertegular.dist	7.172
NCY2	body.length	18.918
NCY2	intertegular.dist	6.802
NCY2	wing.length	13.264
NCY2	head.width	10.571
LSG	body.length	15.135
LSG	corb.length	5.901
LSG	head.width	9.363

LSG	intertegular.dist	9.538
LSG	wing.length	7.629
ALO	body.length	18.277
ALO	head.width	9.956
ALO	intertegular.dist	9.158
ALO	wing.length	7.757
AM	body.length	19.236
AM	corb.length	14.676
AM	intertegular.dist	6.635
AM	wing.length	7.591
AM	head.width	8.554
AM	body.length	20.141
AM	corb.length	14.34
AM	head.width	10.017
AM	wing.length	7.591
AM	intertegular.dist	6.29
AM	corb.length	13.707
AM	head.width	9.233
AM	intertegular.dist	4.813
AM	wing.length	9.384
AM	body.length	20
AM	body.length	24.189
AM	corb.length	12.987
AM	head.width	12.391
AM	intertegular.dist	5.38
AM	wing.length	9.482
AM	body.length	20.374
AM	corb.length	13.386
AM	head.width	9.005
AM	wing.length	8.532
AM	intertegular.dist	4.905
AM	body.length	12.616
AM	corb.length	10.646
AM	head.width	11.805
AM	intertegular.dist	6.435
AM	wing.length	8.827
AM	body.length	13.23
AM	corb.length	13.803
AM	head.width	10.451

AM	intertegular.dist	5.6
AM	wing.length	10.669
AM	body.length	13.361
AM	corb.length	14.641
AM	head.width	11.66
AM	intertegular.dist	5.558
AM	wing.length	7.568
AM	body.length	17.86
AM	corb.length	9.888
AM	head.width	8.555
AM	intertegular.dist	7.599
AM	wing.length	10.541
AM	body.length	13.999
AM	corb.length	15.028
AM	head.width	9.444
AM	intertegular.dist	4.397
AM	wing.length	5.726
AM	body.length	14.159
AM	corb.length	10.737
AM	head.width	9.353
AM	intertegular.dist	5.263
AM	wing.length	7.742
AM	body.length	15.871
AM	corb.length	15.865
AM	head.width	11.009
AM	intertegular.dist	6.203
AM	wing.length	7.581
AM	corb.length	9.449
AM	body.length	19.903
AM	head.width	9.129
AM	intertegular.dist	6.424
AM	wing.length	7.222
AM	body.length	12.84
AM	corb.length	10.789
AM	head.width	8.17
AM	intertegular.dist	6.377
AM	wing.length	7.753
AM	body.length	14.433
AM	corb.length	10.233

Álvarez Sarmiento Andrés 41

AM	head.width	9.545
AM	intertegular.dist	5.626
AM	wing.length	6.231

Anexo 2 Modelo de predicción de tamaño de probóscide

Abejas	Distancia intertegular (mm)	Largo del aparato bucal (mm)
Alocandrena.sp	7.7056	8.253536
Apis.mellifera	6.02921053	13.104778
Bombus.hortolanus	7.301	15.748045
Neocorynura sp2	6.1675	8.677285
Neocorynura sp1	7.172	10.029834
Colletes sp	6.802	9.532575
Lasioglossum sp	9.538	13.187368

Anexo 3 Rasgos funcionales medidos de las especies florísticas

Especie	Rasgo	mm
	funcional	
Ageratina.pseudochilca	cap.width	3.400
Ageratina.pseudochilca	cap.width	2.500
Ageratina.pseudochilca	cap.width	1.800
Ageratina.pseudochilca	cap.width	2.000
Ageratina.pseudochilca	cap.width	2.900
Ageratina.pseudochilca	florets.height	4.500
Ageratina.pseudochilca	florets.height	4.700
Ageratina.pseudochilca	florets.height	4.000
Ageratina.pseudochilca	florets.height	4.300
Ageratina.pseudochilca	florets.height	4.800
Ageratina.pseudochilca	cap.width	3.000
Ageratina.pseudochilca	cap.width	2.900
Ageratina.pseudochilca	cap.width	3.400
Ageratina.pseudochilca	cap.width	3.100
Ageratina.pseudochilca	cap.width	2.400
Ageratina.pseudochilca	florets.height	5.000
Ageratina.pseudochilca	florets.height	4.200

Ageratina.pseudochilca	florets.height	3.900
Ageratina.pseudochilca	florets.height	3.200
Ageratina.pseudochilca	florets.height	5.100
Ageratina.pseudochilca	cap.width	4.600
Ageratina.pseudochilca	cap.width	3.600
Ageratina.pseudochilca	cap.width	4.900
Ageratina.pseudochilca	cap.width	2.900
Ageratina.pseudochilca	cap.width	3.600
Ageratina.pseudochilca	florets.height	5.100
Ageratina.pseudochilca	florets.height	4.800
Ageratina.pseudochilca	florets.height	5.850
Ageratina.pseudochilca	florets.height	5.300
Ageratina.pseudochilca	florets.height	6.000
Ageratina.pseudochilca	cap.width	3.000
Ageratina.pseudochilca	cap.width	2.700
Ageratina.pseudochilca	cap.width	2.000
Ageratina.pseudochilca	cap.width	2.000
Ageratina.pseudochilca	cap.width	4.200
Ageratina.pseudochilca	florets.height	4.850
Ageratina.pseudochilca	florets.height	5.600
Ageratina.pseudochilca	florets.height	6.600
Ageratina.pseudochilca	florets.height	4.100
Ageratina.pseudochilca	florets.height	5.700
Baccharis.obtusifolia	cap.width	5.000
Baccharis.obtusifolia	cap.width	4.900
Baccharis.obtusifolia	cap.width	8.000
Baccharis.obtusifolia	cap.width	7.500
Baccharis.obtusifolia	cap.width	5.800
Baccharis.obtusifolia	florets.height	4.700
Baccharis.obtusifolia	florets.height	4.750
Baccharis.obtusifolia	florets.height	5.100
Baccharis.obtusifolia	florets.height	5.200
Baccharis.obtusifolia	florets.height	4.100
Baccharis.obtusifolia	cap.width	4.600
Baccharis.obtusifolia	cap.width	6.000
Baccharis.obtusifolia	cap.width	5.800
Baccharis.obtusifolia	cap.width	5.000
Baccharis.obtusifolia	cap.width	5.700
Baccharis.obtusifolia	florets.height	4.500

Baccharis.obtusifolia	florets.height	3.000
Baccharis.obtusifolia	florets.height	3.700
Baccharis.obtusifolia	florets.height	4.100
Baccharis.obtusifolia	florets.height	5.000
Baccharis.obtusifolia	cap.width	4.100
Baccharis.obtusifolia	cap.width	4.500
Baccharis.obtusifolia	cap.width	5.000
Baccharis.obtusifolia	cap.width	5.000
Baccharis.obtusifolia	cap.width	4.900
Baccharis.obtusifolia	florets.height	4.600
Baccharis.obtusifolia	florets.height	5.000
Baccharis.obtusifolia	florets.height	3.600
Baccharis.obtusifolia	florets.height	3.900
Baccharis.obtusifolia	florets.height	4.900
Dendrophorbium.sp	cap.width	7.400
Dendrophorbium.sp	cap.width	6.000
Dendrophorbium.sp	cap.width	7.700
Dendrophorbium.sp	cap.width	6.200
Dendrophorbium.sp	cap.width	5.400
Dendrophorbium.sp	florets.height	5.100
Dendrophorbium.sp	florets.height	4.950
Dendrophorbium.sp	florets.height	5.800
Dendrophorbium.sp	florets.height	5.050
Dendrophorbium.sp	florets.height	4.800
Dendrophorbium.sp	cap.width	7.200
Dendrophorbium.sp	cap.width	6.500
Dendrophorbium.sp	cap.width	11.000
Dendrophorbium.sp	cap.width	5.000
Dendrophorbium.sp	cap.width	6.800
Dendrophorbium.sp	florets.height	5.700
Dendrophorbium.sp	florets.height	5.600
Dendrophorbium.sp	florets.height	5.900
Dendrophorbium.sp	florets.height	5.000
Dendrophorbium.sp	florets.height	5.600
Dendrophorbium.sp	cap.width	8.000
Dendrophorbium.sp	cap.width	8.800
Dendrophorbium.sp	cap.width	8.900
Dendrophorbium.sp	cap.width	8.100
Dendrophorbium.sp	cap.width	9.900

Dendrophorbium.sp	florets.height	4.750
Dendrophorbium.sp	florets.height	5.850
Dendrophorbium.sp	florets.height	4.200
Dendrophorbium.sp	florets.height	5.900
Dendrophorbium.sp	florets.height	4.600
Oreocallis.grandiflora	cap.width	4.000
Oreocallis.grandiflora	cap.width	5.600
Oreocallis.grandiflora	cap.width	4.000
Oreocallis.grandiflora	cap.width	4.950
Oreocallis.grandiflora	cap.width	5.150
Oreocallis.grandiflora	florets.height	43.100
Oreocallis.grandiflora	florets.height	44.500
Oreocallis.grandiflora	florets.height	42.500
Oreocallis.grandiflora	florets.height	40.400
Oreocallis.grandiflora	florets.height	42.100
Oreocallis.grandiflora	cap.width	4.200
Oreocallis.grandiflora	cap.width	4.600
Oreocallis.grandiflora	cap.width	5.000
Oreocallis.grandiflora	cap.width	4.200
Oreocallis.grandiflora	cap.width	4.400
Oreocallis.grandiflora	florets.height	34.500
Oreocallis.grandiflora	florets.height	35.000
Oreocallis.grandiflora	florets.height	31.000
Oreocallis.grandiflora	florets.height	27.000
Oreocallis.grandiflora	florets.height	21.100
Oreocallis.grandiflora	cap.width	4.050
Oreocallis.grandiflora	cap.width	4.000
Oreocallis.grandiflora	cap.width	4.650
Oreocallis.grandiflora	cap.width	3.600
Oreocallis.grandiflora	cap.width	4.500
Oreocallis.grandiflora	florets.height	34.500
Oreocallis.grandiflora	florets.height	55.500
Oreocallis.grandiflora	florets.height	55.800
Oreocallis.grandiflora	florets.height	67.500
Oreocallis.grandiflora	florets.height	58.400
Oreocallis.grandiflora	cap.width	4.900
Oreocallis.grandiflora	cap.width	5.800
Oreocallis.grandiflora	cap.width	5.600
Oreocallis.grandiflora	cap.width	4.000

Oreocallis.grandiflora	cap.width	4.520
Oreocallis.grandiflora	florets.height	31.500
Oreocallis.grandiflora	florets.height	34.500
Oreocallis.grandiflora	florets.height	30.300
Oreocallis.grandiflora	florets.height	52.800
Oreocallis.grandiflora	florets.height	40.600
Oreocallis.grandiflora	cap.width	5.000
Oreocallis.grandiflora	cap.width	5.000
Oreocallis.grandiflora	cap.width	4.950
Oreocallis.grandiflora	cap.width	5.300
Oreocallis.grandiflora	cap.width	5.000
Oreocallis.grandiflora	florets.height	44.700
Oreocallis.grandiflora	florets.height	53.300
Oreocallis.grandiflora	florets.height	39.800
Oreocallis.grandiflora	florets.height	62.000
Oreocallis.grandiflora	florets.height	64.500
Miconia.sp	cap.width	3.000
Miconia.sp	cap.width	3.150
Miconia.sp	cap.width	3.000
Miconia.sp	cap.width	2.400
Miconia.sp	cap.width	3.000
Miconia.sp	florets.height	2.200
Miconia.sp	florets.height	2.500
Miconia.sp	florets.height	2.000
Miconia.sp	florets.height	3.000
Miconia.sp	florets.height	2.000
Miconia.sp	cap.width	2.000
Miconia.sp	cap.width	1.970
Miconia.sp	cap.width	2.050
Miconia.sp	cap.width	2.000
Miconia.sp	cap.width	1.890
Miconia.sp	florets.height	3.000
Miconia.sp	florets.height 2.80	
Miconia.sp	florets.height	3.000
Miconia.sp	florets.height	3.650
Miconia.sp	florets.height	3.650
Miconia.sp	cap.width	1.980
Miconia.sp	cap.width	2.450
Miconia.sp	cap.width	3.000

Miconia.sp	cap.width	3.000
Miconia.sp	cap.width	2.200
Miconia.sp	florets.height	2.600
Miconia.sp	florets.height	3.000
Miconia.sp	florets.height	2.550
Miconia.sp	florets.height	3.900
Miconia.sp	florets.height	2.750
Miconia.sp	cap.width	3.300
Miconia.sp	cap.width	2.000
Miconia.sp	cap.width	2.000
Miconia.sp	cap.width	1.750
Miconia.sp	cap.width	2.000
Miconia.sp	florets.height	1.800
Miconia.sp	florets.height	2.000
Miconia.sp	florets.height	2.300
Miconia.sp	florets.height	2.500
Miconia.sp	florets.height	2.000
Miconia.sp	cap.width	3.000
Miconia.sp	cap.width	2.650
Miconia.sp	cap.width	2.700
Miconia.sp	cap.width	2.400
Miconia.sp	cap.width	2.000
Miconia.sp	florets.height	3.000
Miconia.sp	florets.height	2.900
Miconia.sp	florets.height	3.000
Miconia.sp	florets.height	3.000
Miconia.sp	florets.height	3.100
Gaultheria.reticulata	cap.width	3.400
Gaultheria.reticulata	cap.width	2.000
Gaultheria.reticulata	cap.width	3.900
Gaultheria.reticulata	cap.width	3.000
Gaultheria.reticulata	cap.width	2.850
Gaultheria.reticulata	florets.height	5.000
Gaultheria.reticulata	florets.height	4.900
Gaultheria.reticulata	florets.height	5.600
Gaultheria.reticulata	florets.height	5.000
Gaultheria.reticulata	florets.height	5.000
Gaultheria.reticulata	cap.width	6.700
Gaultheria.reticulata	cap.width	6.750

Gaultheria.reticulata	cap.width	6.000
Gaultheria.reticulata	cap.width	7.400
Gaultheria.reticulata	cap.width	6.000
Gaultheria.reticulata	florets.height	5.000
Gaultheria.reticulata	florets.height	5.600
Gaultheria.reticulata	florets.height	5.000
Gaultheria.reticulata	florets.height	4.700
Gaultheria.reticulata	florets.height	4.500
Gaultheria.reticulata	cap.width	5.000
Gaultheria.reticulata	cap.width	4.600
Gaultheria.reticulata	cap.width	6.300
Gaultheria.reticulata	cap.width	5.000
Gaultheria.reticulata	cap.width	7.000
Gaultheria.reticulata	florets.height	4.200
Gaultheria.reticulata	florets.height	5.000
Gaultheria.reticulata	florets.height	4.300
Gaultheria.reticulata	florets.height	4.800
Gaultheria.reticulata	florets.height	4.100
Gaultheria.reticulata	cap.width	6.600
Gaultheria.reticulata	cap.width	4.800
Gaultheria.reticulata	cap.width	4.300
Gaultheria.reticulata	cap.width	7.000
Gaultheria.reticulata	cap.width	5.000
Gaultheria.reticulata	florets.height	5.000
Gaultheria.reticulata	florets.height	4.400
Gaultheria.reticulata	florets.height	6.700
Gaultheria.reticulata	florets.height	4.300
Gaultheria.reticulata	florets.height	5.600
Gaultheria.reticulata	cap.width	5.000
Gaultheria.reticulata	cap.width	4.100
Gaultheria.reticulata	cap.width	5.000
Gaultheria.reticulata	cap.width	5.100
Gaultheria.reticulata	cap.width	3.900
Gaultheria.reticulata	florets.height	5.000
Gaultheria.reticulata	florets.height	2.900
Gaultheria.reticulata	florets.height	5.100
Gaultheria.reticulata	florets.height	5.000
Gaultheria.reticulata	florets.height	5.000
llex.sp	cap.width	2.100

llex.sp	cap.width	2.200
llex.sp	cap.width	2.000
llex.sp	cap.width	2.350
llex.sp	cap.width	2.500
llex.sp	florets.height	3.800
llex.sp	florets.height	2.500
llex.sp	florets.height	3.950
llex.sp	florets.height	3.700
llex.sp	florets.height	4.000
llex.sp	cap.width	4.000
llex.sp	cap.width	3.000
llex.sp	cap.width	3.100
llex.sp	cap.width	4.900
llex.sp	cap.width	4.250
llex.sp	florets.height	2.500
llex.sp	florets.height	2.450
llex.sp	florets.height	2.650
llex.sp	florets.height	1.850
llex.sp	florets.height	2.000
Monnina.pychnophylla	cap.width	2.750
Monnina.pychnophylla	cap.width	3.150
Monnina.pychnophylla	cap.width	3.130
Monnina.pychnophylla	cap.width	3.000
Monnina.pychnophylla	cap.width	3.500
Monnina.pychnophylla	florets.height	3.600
Monnina.pychnophylla	florets.height	3.350
Monnina.pychnophylla	florets.height	3.900
Monnina.pychnophylla	florets.height	4.000
Monnina.pychnophylla	florets.height	3.850
Monnina.pychnophylla	cap.width	3.000
Monnina.pychnophylla	cap.width	3.000
Monnina.pychnophylla	cap.width	2.950
Monnina.pychnophylla	cap.width	2.000
Monnina.pychnophylla	cap.width	3.000
Monnina.pychnophylla	florets.height	2.300
Monnina.pychnophylla	florets.height	2.550
Monnina.pychnophylla	florets.height	3.000
Monnina.pychnophylla	florets.height	2.900
Monnina.pychnophylla	florets.height	4.000

Monnina.pychnophylla	cap.width	3.100
Monnina.pychnophylla	cap.width	2.000
Monnina.pychnophylla	cap.width	2.750
Monnina.pychnophylla	cap.width	2.700
Monnina.pychnophylla	cap.width	4.000
Monnina.pychnophylla	florets.height	3.000
Monnina.pychnophylla	florets.height	3.000
Monnina.pychnophylla	florets.height	4.000
Monnina.pychnophylla	florets.height	3.870
Monnina.pychnophylla	florets.height	2.350
Monnina.pychnophylla	cap.width	4.000
Monnina.pychnophylla	cap.width	2.150
Monnina.pychnophylla	cap.width	2.200
Monnina.pychnophylla	cap.width	3.000
Monnina.pychnophylla	cap.width	2.950
Monnina.pychnophylla	florets.height	4.000
Monnina.pychnophylla	florets.height	3.550
Monnina.pychnophylla	florets.height	2.950
Monnina.pychnophylla	florets.height	4.000
Monnina.pychnophylla	florets.height	2.750
Monnina.pychnophylla	cap.width	2.500
Monnina.pychnophylla	cap.width	2.000
Monnina.pychnophylla	cap.width	2.200
Monnina.pychnophylla	cap.width	3.150
Monnina.pychnophylla	cap.width	3.500
Monnina.pychnophylla	florets.height	3.100
Monnina.pychnophylla	florets.height	3.000
Monnina.pychnophylla	florets.height	3.000
Monnina.pychnophylla	florets.height	3.800
Monnina.pychnophylla	florets.height	3.600

Polinizadores	Especialismo ecológico 'd	Distintividad funcional D(i)	Escasez funcional S(i)	Singularidad funcional U(i)
Alocandrena.sp	0.5208093	11.3806493	0.552146	3.121209
Bombus.hortolanus	0.1077524	7.48483033	0.628958	5.92058
Neocorynura sp2	1	9.590303	0.829823	3.496316
Neocorynura sp1	0.5037939	10.848789	0.931871	3.121209
A. mellifera	0.3935255	10.6072643	0.070755	5.92058
Colletes	0.4611037	-	0.93187052	-
Lasioglossum sp	0.5037939	-	0.91796465	-

Anexo 4 Índices de especialismo ecológico y morfológico

Flores	Especialismo ecológico 'd	Distintividad funcional D(i)	Escasez funcional S(i)	Singularidad funcional U(i)
Ageratina.pseudochilca	0.231995	2.3167185	0.21510608	1.5534089
Dendrophorbium sp	0.2607212	4.37606333	0.89119894	2.4889568
Gaultheria. reticulata	0.1136608	2.63554675	0.41940161	2.0230356
Ilex	0	1.8731475	0.69701474	0.4327933
Monina pycnophylla	0.5720946	1.66890075	0.84213138	0.4327933
Miconia sp	0.5236203	2.68187867	0.56665695	0.6405024
O. grandiflora	1	28.3131833	0.98392823	27.2672464