



**Universidad del Azuay**

**Facultad de Ciencia y Tecnología**

**Carrera de Biología, Ecología y Gestión**

**ESTRUCTURA DE REDES DE  
INTERACCIÓN COLIBRÍ-PLANTA EN  
DISTINTOS NIVELES DE DISTURBIO EN  
BOSQUES MONTANOS DEL AZUAY**

Autora:

**Ariana Vélez Carrasco**

Director:

**Boris A. Tinoco**

**CUENCA, ECUADOR**

**2023**

## **DEDICATORIA**

Dedicado a mis padres, hermana y abuelas, por todo el apoyo y amor incondicional que me han dado siempre.

## **AGRADECIMIENTOS**

A mi director de tesis, Boris Tinoco, por haberme dado la oportunidad de formar parte de su laboratorio y guiarme en la realización de este trabajo.

## RESUMEN

En este estudio exploramos cómo el disturbio a escala local y de paisaje influyen en la especialización de las redes de polinización colibríes-plantas. Se colectaron datos de interacciones de polinización en tres hábitats de la provincia del Azuay, Ecuador: bosque (disturbio bajo), matorral (disturbio medio) y cerca viva (disturbio alto). Además, se calcularon variables de estructura y composición de paisaje. Construimos redes de interacción cuantitativas bipartitas y calculamos índices de especialización  $H^2$  y  $d'$ . A escala local, el disturbio disminuyó la especialización de las plantas y de la red, lo que podría tener efectos en el *fitness* de las plantas. A escala de paisaje, la especialización de colibríes disminuyó con el aumento de la densidad de borde. Estos resultados resaltan la importancia de estudiar los efectos del disturbio en procesos ecológicos, a distintas escalas espaciales.

**Palabras clave:** colibríes, plantas, redes de interacción, polinización, especialización.



Boris A. Tinoco Ph.D

**Director del trabajo de titulación**



Antonio Crespo Ampudia Ph.D

**Coordinador de escuela**



Ariana Vélez Carrasco

**Autora**

## ABSTRACT

In this study, we explore how disturbance at local and landscape scales influences the specialization of hummingbird-plant pollination networks. Data were collected in three habitats in the province of Azuay, Ecuador: forest (low disturbance), shrub (medium disturbance), and hedge row (high disturbance). In addition, we calculated variables of the structure and composition of the landscape. We constructed quantitative bipartite interaction networks and calculated specialization indexes  $H^2$  and  $d'$ . At a local scale, the disturbance decreased the specialization of the plants and the network, which could have effects on the fitness of plants. At the landscape scale, hummingbird specialization decreases with the increase in edge density. These results highlight the importance of studying the effects of disturbance on ecological processes at different spatial scales

**Key words:** hummingbirds, plants, interaction networks, pollination, specialization



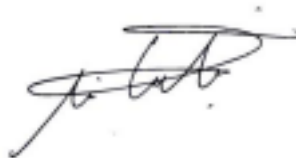
Boris A. Tinoco Ph.D

**Thesis Director**



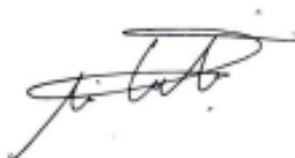
Antonio Crespo Ampudia Ph.D

**Faculty Coordinator**



Ariana Vélez Carrasco

**Author**



**Translated by**

Ariana Vélez Carrasco



<b>INTRODUCCIÓN</b>	1
<b>METODOLOGÍA</b>	3
<b>Área de estudio y diseño de investigación</b>	3
<b>Trabajo de campo</b>	5
<b>VARIABLES DE PAISAJE</b>	6
<b>Análisis de datos</b>	6
<b>A nivel de red</b>	7
<b>A nivel de especie</b>	8
<b>Modelos estadísticos</b>	9
<b>RESULTADOS</b>	10
<i>Especialización a nivel de comunidad</i>	12
<i>Especialización a nivel de especies</i>	13
<b>DISCUSIÓN</b>	15
<i>Escala local</i>	16
<i>Escala de paisaje</i>	17
<b>CONCLUSIÓN</b>	17
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	19

## Índice de tablas y figuras

**Tabla 1.** Fechas de inicio y final de los muestreos, en los seis periodos \_\_\_\_\_ 5

**Figura 1.** Transectos donde se realizó el estudio (representados por los puntos rojos) en las tres microcuencas del estudio: Tarqui (TRQ), Tomebama (TMB) y Machángara (MHC), en la provincia del Azuay en el sur del Ecuador. \_\_\_\_\_ 4

**Figura 2.** Red de interacción cuantitativa bipartita de colibríes y plantas, en hábitat de bosque, en las cuencas de los ríos Tomebamba, Machángara y Tarqui, provincia del Azuay, sur del Ecuador.

**Figura 3.** Red de interacción cuantitativa bipartita de colibríes y plantas en hábitat de cerca viva, en las cuencas de los ríos Tomebamba, Machángara y Tarqui, provincia del Azuay, sur del Ecuador. \_\_\_\_\_ 11

**Figura 4.** Red de interacción cuantitativa bipartita de colibríes y plantas, en hábitat de matorral, en las cuencas de los ríos Tomebamba, Machángara y Tarqui, provincia del Azuay, sur del Ecuador. \_\_\_\_\_ 12

**Figura 5.** Promedio ponderado de los coeficientes y los intervalos de confianza, de los modelos de variación de los índices de  $H^2$  y conectividad (obtenidos de redes de interacción colibrí-planta), en relación a las variables de paisaje, tipos de vegetación y nivel de disturbio. La ponderación se realizó en base a los valores AIC de los modelos \_\_\_\_\_ 13

**Figura 6.** Promedio ponderado de los coeficientes y los intervalos de confianza, de los modelos de variación de los índices de  $d'$  y  $d'$  para plantas (obtenidos de redes de interacción colibrí-planta), en relación a las variables de paisaje, tipos de vegetación y nivel de disturbio. La ponderación se realizó en base a los valores AIC de los modelos \_\_\_\_\_ 14

**Figura 7.** Promedio ponderado de los coeficientes y los intervalos de confianza, de los modelos de variación de los índices de  $d'$  y  $d'$  para colibríes (obtenidos de redes de interacción colibrí-planta), en relación a las variables de paisaje, tipos de vegetación y nivel de disturbio. La ponderación se realizó en base a los valores AIC de los modelos \_\_\_\_\_ 15

## INTRODUCCIÓN

Los disturbios antropogénicos no solo causan alteraciones en la diversidad taxonómica de las especies, también tienen profundos efectos en sus interacciones, como la polinización (Francis et al., 2009; Tinoco, 2015; Tinoco et al., 2018). La polinización es un proceso clave para el funcionamiento de los ecosistemas (Kevan & Viana, 2003; Ollerton, 2017), ya que la mayoría de plantas tropicales dependen de animales para su reproducción (Ollerton, 2017; Rodger et al., 2021). Los colibríes, como muchos otros animales, son polinizadores de suma importancia para numerosas especies vegetales (Anderson et al., 2016), sin embargo, la composición y estructura de sus comunidades pueden verse afectadas por acciones antropogénicas (Francis et al., 2009; Tinoco, 2015; Tinoco et al., 2018). Para entender mejor como el disturbio puede estar afectando los procesos de polinización, es necesario realizar estudios a nivel de comunidad y sus interacciones (Chapin et al., 2000), además de analizar los factores que influyen las respuestas biológicas, a escala local y de paisaje (Fahrig, 2003). Debido a esto, en este trabajo hemos decidido analizar cómo el disturbio y los cambios en el paisaje, influyen en la especialización de las redes de polinización colibríes-plantas.

En interacciones ecológicas de polinización, el nivel de especialización de las especies es un parámetro importante que influye en la estabilidad de las comunidades. Una comunidad con baja especialización presenta especies generalistas, las cuales tienen muchas interacciones redundantes, y por lo tanto son más resistentes a extinciones secundarias (Dunne et al., 2002; Ferreira et al., 2020; Memmott et al., 2004; Xiao et al., 2016). Por otro lado, la especialización de polinizadores favorece la reproducción de las plantas, ya que, favorece la transferencia de polen conoespecífico (Brosi & Briggs, 2013). Por tanto, el nivel de especialización de las especies tiene ventajas y desventajas dependiendo del contexto que se analice.

Existen distintos enfoques para definir especialización; se puede definir a un especialista, como aquel que interactúa con un número escaso de parejas (Dennis et al., 2011), o una especie que utiliza recursos raros y limitados (Blüthgen et al., 2006). Al igual que existen distintos enfoques para definir especialización, también existen distintas maneras de medirla. Una forma es en el contexto de redes interacción, que describen a las especies dentro de comunidades y que permiten calcular índices. Algunos índices toman en cuenta el número de interacciones entre especies (presencia o ausencia), sin tomar en consideración la frecuencia de la interacción (Bersier et al., 2002; Blüthgen et al., 2006). Por otro lado, existen índices que toman en cuenta la fuerza de las interacciones y la abundancia de las parejas (Blüthgen et al., 2006; Kay & Schemske, 2004) y de esta manera, discernen si una especie está usando un recurso específico por preferencia o por ser el más abundante del hábitat.

Factores a escala local y de paisaje tienen una fuerte influencia sobre la especialización de las comunidades y especies (Ferreira et al., 2020; Morrison & Mendenhall, 2020; Tinoco, 2015; Tinoco et al., 2018; Villalobos et al., 2019). Estudios han encontrado que a nivel local, hábitats como bosques conservados, en comparación a zonas disturbadas, presentan mayores niveles de especialización de polinizadores (Ferreira et al., 2020; Morrison & Mendenhall, 2020; Tinoco, 2015; Villalobos et al., 2019). Esto puede deberse a que los polinizadores especialistas son más susceptibles al disturbio y por ende tienden a desaparecer en hábitats disturbados (Xiao et al., 2016). Por otro lado, se ha observado que a nivel de comunidad, los cambios en el paisaje, como la pérdida de bosque, el cambio de uso de suelo y la fragmentación, pueden modificar la especialización de las especies y reducir el número de sus interacciones (Ferreira et al., 2020; Tinoco, 2015).

En los Andes tropicales, los colibríes y plantas forman una de las interacciones más representativas de los ecosistemas. Los colibríes son un grupo de aves muy diverso (Rahbek

& Graves, 2000), que polinizan más de la mitad de las familias de angiospermas en ecosistemas andinos (Anderson et al., 2016). Los colibríes son polinizadores sumamente eficientes, ya que, pueden incrementar el flujo de genes en las comunidades de plantas, al transportar polen largas distancias (Crespo et al., 2022; Leimberger et al., 2022). Además, al ser animales endotérmicos pueden mantenerse activos y polinizar en los climas extremos andinos (Cruden, 1972), a diferencia de insectos polinizadores, que al ser ectotérmicos dependen del clima para acelerar su metabolismo (Colinet et al., 2015). Los colibríes han sido sujetos de estudio por décadas, debido a su importancia ecológica, lo que ha generado extensa bibliografía, que ayuda a determinar los factores que afectan su especialización.

Este estudio se llevó a cabo en los Andes del Ecuador, colectando datos en tres hábitats con diferentes niveles de disturbio: bosque (disturbio bajo), matorral (disturbio medio) y cerca viva (disturbio alto). Además, se calcularon variables de estructura y composición de paisaje, para evaluar cómo éstas influyen los patrones de especialización de colibríes y plantas. Predecimos que el disturbio a escala local y de paisaje, tendrá el efecto de disminuir la especialización, tanto a nivel de comunidad, como a nivel de especies.

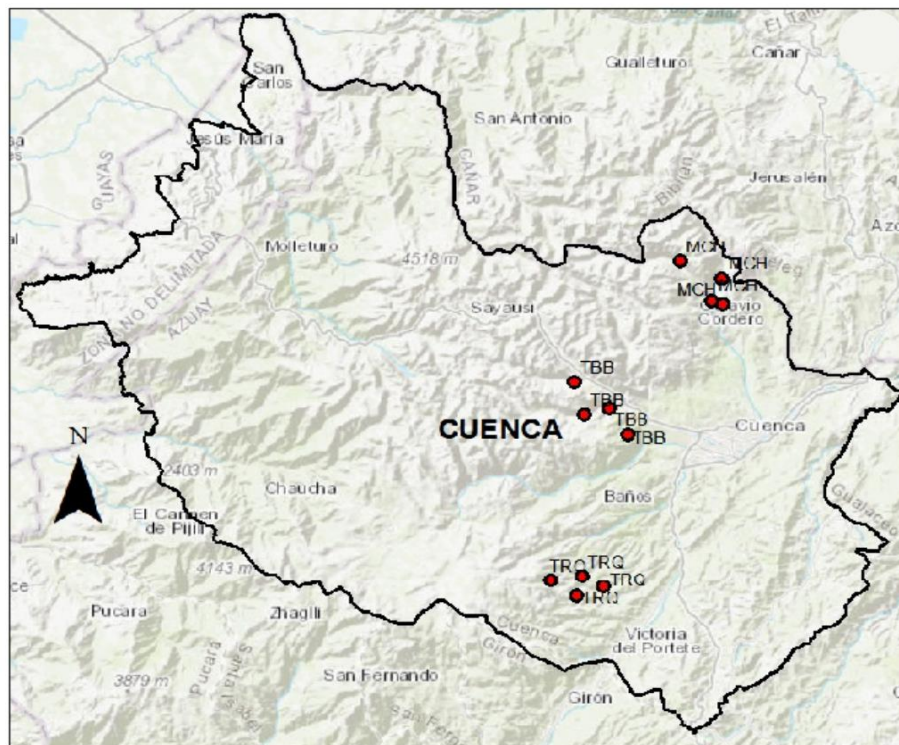
## **METODOLOGÍA**

### **Área de estudio y diseño de investigación**

El área de estudio (representativa de los bosques montanos de los Andes) se ubica en la provincia del Azuay, en la región sur del Ecuador, en tres microcuencas: Machángara, Tomebamba y Tarqui (Fig. 1). Todas estas microcuencas son tributarias del río Paute y están localizadas al este en la cordillera occidental de los Andes, a una elevación entre 3000 y 3400 m.s.n.m. El bosque montano occidental se caracteriza por una temperatura media anual de 14.6 °C, que varía entre los 8.2 y 23.3 °C (Ron, 2020). Este ecosistema tiene una precipitación media

anual de 1058.7 mm, que varía entre 552 y 2396.2 mm. Posee gran abundancia de plantas epifitas y tiene un dosel que generalmente no sobrepasa los 25 metros (Ron, 2020).

En cada cuenca de los ríos Machángara, Tomebamba y Tarqui, se trazaron cuatro transectos de 400 m de largo y 10 m de ancho: uno en bosque, dos en matorral y uno en cerca viva. La investigación tiene un diseño de bloques de tres niveles, representados por los distintos tipos de vegetación, cada uno con diferente nivel de disturbio: bosque (con disturbio bajo), matorral (con disturbio medio) y cerca viva (con disturbio alto). El bosque es un hábitat sin disturbios locales y con árboles maduros. Cerca viva es un hábitat con vegetación herbácea y arbustiva, con pequeños remanentes entre potreros. El matorral es un hábitat de sucesión temprana, con senderos de baja frecuencia; este tipo de vegetación presenta mayor esfuerzo de muestreo, con dos unidades de muestra, debido a que es un área más extensa (por lo que tenemos un diseño estratificado).



**Figura 1.** Transectos donde se realizó el estudio (representados por los puntos rojos) en las tres microcuencas del estudio: Tarqui (TRQ), Tomebamba (TMB) y Machángara (MHC), en la provincia del Azuay en el sur del Ecuador.

## Trabajo de campo

Cada transecto, de cada microcuenca, fue dividido en 20 sub transectos, de 20 metros cada uno. Basándonos en estudios locales, seleccionamos plantas que sabemos tienen interacciones con colibríes (Crespo et al., 2022; Tinoco et al., 2017) y en cada sub transecto se escogió un individuo de cada especie. Cada individuo fue muestreado durante una hora, ya sea con cámaras trampa u observación directa, anotando las aves que tienen interacciones con las flores. Cada transecto fue visitado hasta que se terminen de muestrear todos los sub transectos. Se realizaron 6 periodos de muestreo en dos años (Tabla 1).

**Tabla 1.** *Fechas de inicio y final de los muestreos, en los seis periodos*

Periodo	Fecha inicio	Fecha final
1	29/01/2018	29/03/2018
2	20/08/2018	19/09/2018
3	07/01/2019	20/02/2019
4	18/09/2019	29/10/2019
5	1/12/2019	23/01/2020
6	11/02/2020	11/03/2020

Paralelamente a la toma de datos de interacciones, se obtuvo información independiente de la abundancia de colibríes y flores. El primer día que se visitaba un transecto, se realizó el muestreo de la abundancia de flores visitadas por colibríes. Se recorrió el transecto, anotando todas las especies de plantas que se encontraban y contabilizando el número de flores que contenían. Para el conteo de aves, se estableció en cada transecto, un sub transecto de 200 metros de largo y 30 metros de ancho. En cada periodo de muestreo, los sub transectos fueron visitados tres veces, con al menos dos semanas de distancia entre visita. En cada visita, un observador recorrió el transecto y registró todas las aves vistas u oídas, en un lapso de 20 min,

entre las 06:00 am y 10:00 am (completando al final del periodo un total de una hora de muestreo).

### **Variables de paisaje**

Para representar los cambios en el paisaje calculamos métricas de composición y estructura. Utilizamos el “Mapa de Cobertura Vegetal y Uso del Suelo de la provincia del Azuay, escala 1: 5.000” con base en ortofotografías de 2010 (Tenesaca Pacheco et al., 2017). También se utilizaron imágenes de 0,5 m de resolución de Google Earth (Google Earth, 2020), para obtener datos digitales actuales de la cobertura de suelo, delimitando manualmente cada unidad de paisaje. A partir de este mapa, creamos una capa que consta de seis categorías de cobertura del suelo: (1) bosques nativos, (2) matorrales, (3) áreas agrícolas, que incluyen pastos agrícolas y ganaderos (4) plantaciones de pino y eucalipto, y (5) áreas urbanizadas, incluyendo vías urbanas y ferroviarias.

Se utilizó la extensión Patch Analyst en ArcGIS® versión 2.0 (Elkie et al., 1999), para calcular porcentaje de área productiva, número de parches naturales y densidad de borde, que es la suma de las longitudes (m) de todos los segmentos de borde en el parche, dividido por el área total del paisaje (m<sup>2</sup>), multiplicado por 10,000 (para convertir a hectáreas) (Marks & MacGarigal, 1995). Todas estas variables se calcularon dentro de un radio de 500 m desde el centroide de cada transecto. Utilizamos esta escala debido a que los colibríes son organismos que pueden moverse grandes distancias (Leimberger et al., 2022). Sin embargo, a una escala mayor a 500 metros existen cambios drásticos en el paisaje, ya que, aparecen nuevos ecosistemas como páramo.

### **Análisis de datos**

Para cada transecto, en cada periodo, se realizaron matrices de datos, donde las especies de plantas se encuentran en las filas y las especies de colibríes en las columnas; en la

intersección entre filas y columnas se encuentra el número de interacciones entre las parejas. Con estos datos se realizaron redes de interacción cuantitativas bipartitas y se eliminaron las redes de interacción que presentaban menos de tres especies de colibríes o plantas, ya que son muy pequeñas para realizar análisis. Al final obtuvimos 65 redes de interacción, en las cuales usando el paquete de R bipartite (Dormann et al., 2022), calculamos índices complementarios de especialización a nivel de red y especie. A continuación, se describen los índices que se calcularon.

### **A nivel de red**

H'<sup>2</sup>: Es un índice cuantitativo de especialización a nivel de red, deriva del índice de entropía de Shannon y toma en cuenta la fuerza de las interacciones entre especies (Blüthgen et al., 2006; Ferreira et al., 2020). Tiene valores que van desde 0 a 1, siendo las redes con interacciones más especializadas, las que tienen valores altos de H'<sup>2</sup> (Ferreira et al., 2020). Este índice toma en cuenta la abundancia de las parejas en el ambiente y no se ve afectado por el tamaño de la red o el esfuerzo de muestreo (Blüthgen et al., 2006; Dormann et al., 2009).

Conectividad: Índice cualitativo, utilizado para determinar la especialización de toda la comunidad. Hace referencia al número de interacciones que existen en la red, sin embargo, no toma en cuenta la abundancia de las parejas (Blüthgen et al., 2006). Utilizamos el índice de conectividad directa, el cual indica el número de interacciones reales sobre el número de interacciones posibles; se calcula dividiendo el número de interacciones por el número de especies al cuadrado (Bersier et al., 2002; Blüthgen et al., 2006; Dunne et al., 2002). Una comunidad con alta conectividad, tiene especies que presentan muchas interacciones y por lo tanto, se las cataloga como generalistas.

El índice de conectividad es sensible al tamaño de red y al esfuerzo de muestreo (Blüthgen et al., 2006; Dormann et al., 2009; Kay & Schemske, 2004). Debido a esto, para

poder comparar redes de distintos tamaños, convertimos los resultados del índice de conectividad, a un valor estandarizado (valor z). Para el cálculo del valor z, se crearon modelos nulos con el algoritmo de Patefield, el cual aleatoriza las interacciones de las especies, pero restringe el tamaño de la red, manteniendo los márgenes totales iguales a la matriz original (Grass et al., 2018). Con este algoritmo se realizaron 1000 réplicas aleatorias, después se obtuvo la media y la desviación estándar de las réplicas y se aplicó la siguiente fórmula:

$$\text{Valor } z = \frac{\text{índice (obs)} - \text{índice(nulo)}}{\sigma \text{índice(nulo)}}$$

### **A nivel de especie**

d': Índice cuantitativo, relacionado matemáticamente con H'<sup>2</sup>; no se ve afectado por el tamaño de la red y el esfuerzo de muestreo (Blüthgen et al., 2006). d'=0 significa que una especie tiene cero especialización, al contrario d'=1 significa especialización perfecta. Este índice toma en cuenta las interacciones de cada especie y también la abundancia de los recursos. Por ejemplo, si un polinizador interactúa con una sola planta, pero dicha planta es la más abundante, existe poca evidencia de especialización, así que el polinizador tendrá un valor bajo de d'. Al contrario, si un polinizador interactúa con dos especies de plantas y dichas plantas son muy escasas, dicho polinizador tendrá un valor alto de d' (Blüthgen et al., 2006). Debido a esto, al momento de calcular d' se utilizaron las abundancias promedio por transecto de colibríes y plantas.

Degree: Índice cualitativo de especialización (no toma en cuenta la abundancia de las parejas) solo indica la suma de las interacciones que tiene cada especie, con las especies del otro gremio. Un valor alto de degree indica que una especie es más generalista, debido a que está interactuando con un número mayor de parejas (Markussen Bjorbækmo et al., 2019).

## Modelos estadísticos

Se realizó un test de autocorrelación en base a la especialización, para analizar si los datos de los periodos de muestreo son independientes entre sí. El análisis mostró que los datos sí pueden ser utilizados como réplicas independientes. Realizamos modelos lineales mixtos, para observar cómo el disturbio a escala local y de paisaje modifica la especialización de las comunidades y especies de colibríes y plantas. Para evitar la inclusión de variables altamente correlacionadas en los modelos, calculamos la correlación entre las variables de paisaje. Encontramos que número de parches naturales y porcentaje de área productiva tienen una alta correlación ( $R^2 = 0,8$ ); debido a esto eliminamos la variable de número de parches naturales; esto para mantener en los modelos una variable de composición (porcentaje de área productiva) y una variable de estructura (densidad de borde). Posteriormente, creamos varios modelos lineales mixtos, usando todas las combinaciones posibles, entre las variables predictoras (variables de paisaje y diferentes tipos de vegetación) y las variables de respuesta (los resultados de los índices de redes). En el caso del índice d' para aves y plantas realizamos transformación arcsine, para obtener una distribución normal de los datos (Lifeng & Chang, 2020). En los modelos estadísticos, utilizamos a la cuenca en la que se encuentran los transectos como factor aleatorio. Esto para ajustarse a un diseño anidado, donde las tres cuencas: Machángara, Tomebamba y Tarqui, están en el nivel superior de la jerarquía, y los transectos que están dentro de cada cuenca podrían estar autocorrelacionados. En el caso de d', ya que este es un índice a nivel de especie, pesamos el modelo para las abundancias de plantas y aves respectivamente, usando el parámetro *weights*. Este parámetro hace que el modelo tenga más peso en especies con mayor número de datos y disminuye la influencia de especies raras de las cuales no se tiene información completa de sus interacciones.

Posteriormente para seleccionar el mejor modelo entre el conjunto de modelos candidatos, obtuvimos valores AIC (que sirven para determinar cuál de los posibles modelos

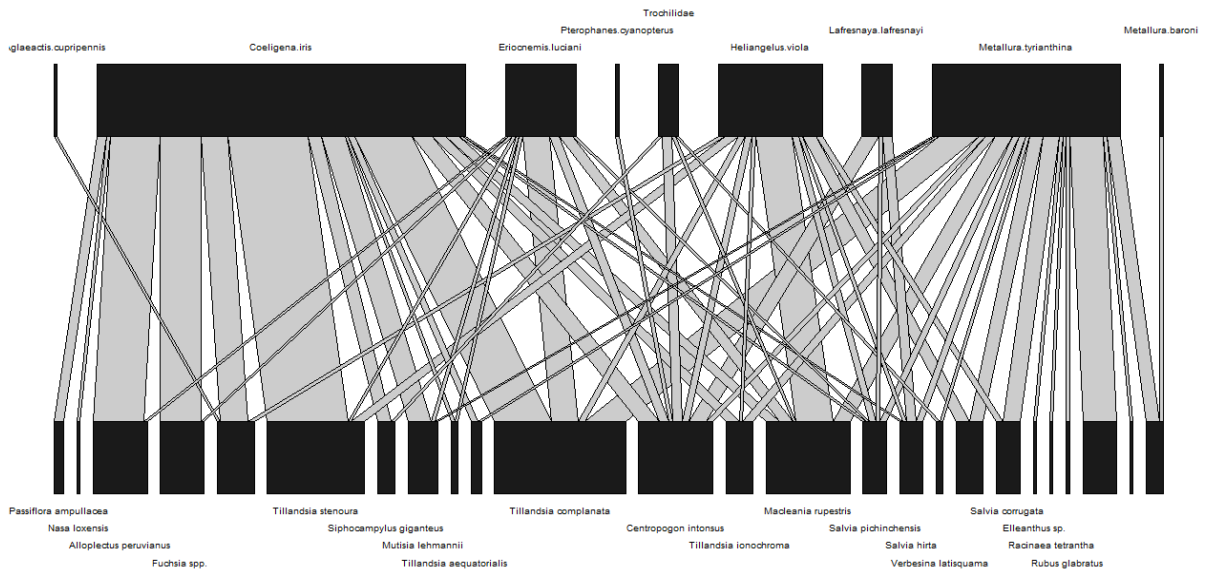
es el que mejor se ajusta a nuestro conjunto de datos) (Symonds & Moussalli, 2011). Por último, realizamos *model averaging*, que consiste en obtener el promedio ponderado de los coeficientes e intervalos de confianza de los modelos, basándonos en los valores AIC (Symonds & Moussalli, 2011). Este se considera el mejor método cuando existe incertidumbre en la selección de modelos (Guthery et al., 2003; Symonds & Moussalli, 2011). Para esto se utilizó el paquete MuMin y la función “dredge” del software R (Bartón, 2022).

## RESULTADOS

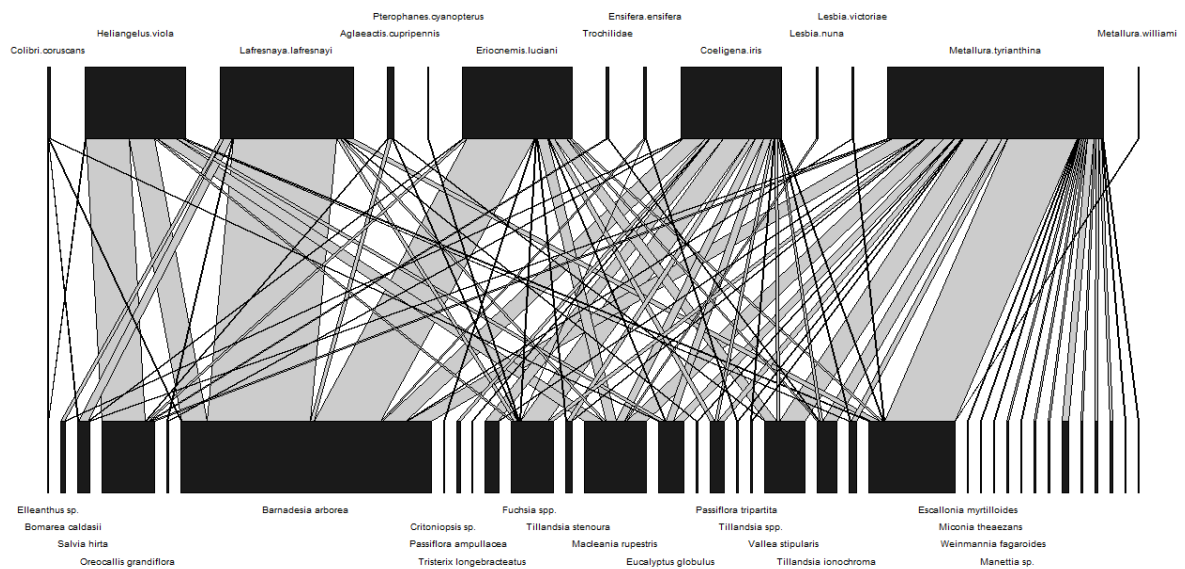
En todo el estudio se reportó 17 especies de colibríes, 73 especies de plantas y 2592 interacciones. Se registró en bosque 236 interacciones (con 9 especies de colibríes y 25 especies de plantas) (Fig. 2), 743 interacciones en cerca viva (con 13 especies de colibríes y 35 especies de plantas) (Fig. 3) y 1613 interacciones en matorral (con 16 especies de colibríes y 58 especies de plantas) (Fig. 4).

La interacción más común en cerca viva fue entre la planta *Barnadesia arborea* y el colibrí *Lafresnaya lafresnayi* con 112 visitas. En bosque la interacción más común fue entre la planta *Tillandsia stenoura* y el colibrí *Coeligena iris* con 24 visitas. Por último, la interacción más común en el matorral fue entre la planta *Oreocallis grandiflora* y el colibrí *Aglaeactis cupripennis* con 268 visitas.

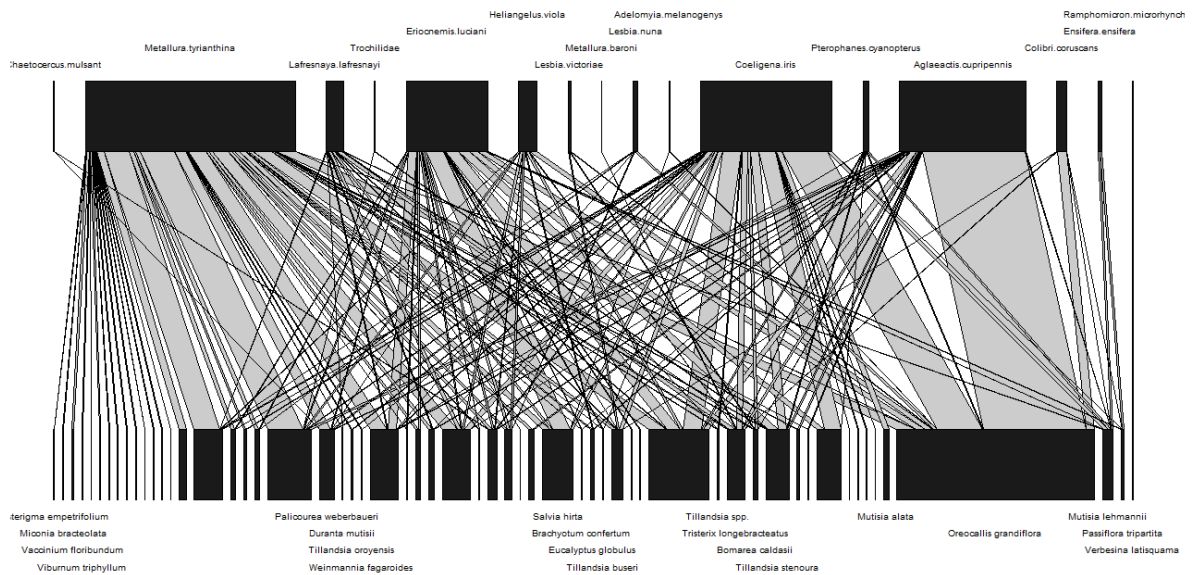
En cuanto a las variables de paisaje, calculadas dentro de un radio de 500 m de los transectos, el porcentaje de área productiva, varía entre 0% a 76,58%; y la densidad de borde varía entre 0,01 a 0,03.



**Figura 2.** Red de interacción cuantitativa bipartita de colibríes y plantas, en hábitat de bosque, en las cuencas de los ríos Tomebamba, Machángara y Tarqui, provincia del Azuay, sur del Ecuador.



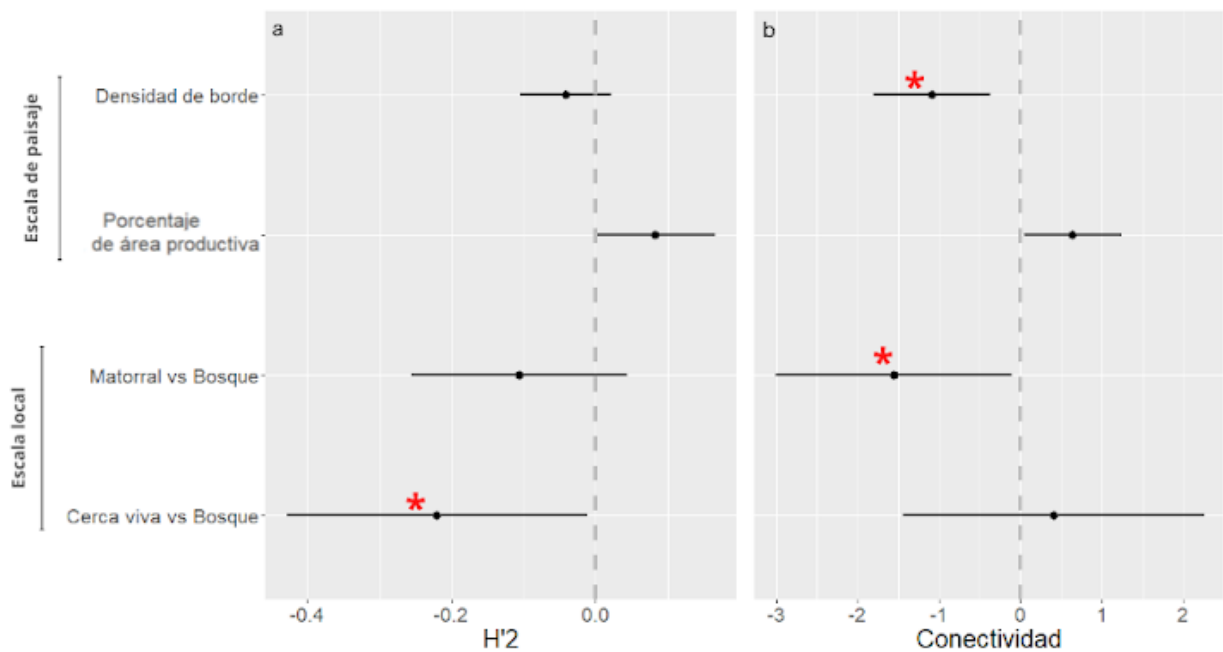
**Figura 3.** Red de interacción cuantitativa bipartita de colibríes y plantas en hábitat de cerca viva, en las cuencas de los ríos Tomebamba, Machángara y Tarqui, provincia del Azuay, sur del Ecuador.



**Figura 4.** Red de interacción cuantitativa bipartita de colibríes y plantas, en hábitat de matorral, en las cuencas de los ríos Tomebamba, Machángara y Tarquí, provincia del Azuay, sur del Ecuador.

### ***Especialización a nivel de comunidad***

A escala local, en el caso de H'2 se observó que la red de cerca viva es menos especializada, en comparación a la red de bosque (Fig. 5a). Por otro lado, se encontró que el matorral tiene menor conectividad en comparación al bosque (Fig. 5b). A escala de paisaje, se observó que, a mayor densidad de borde, el índice de conectividad disminuye (Fig. 5b).

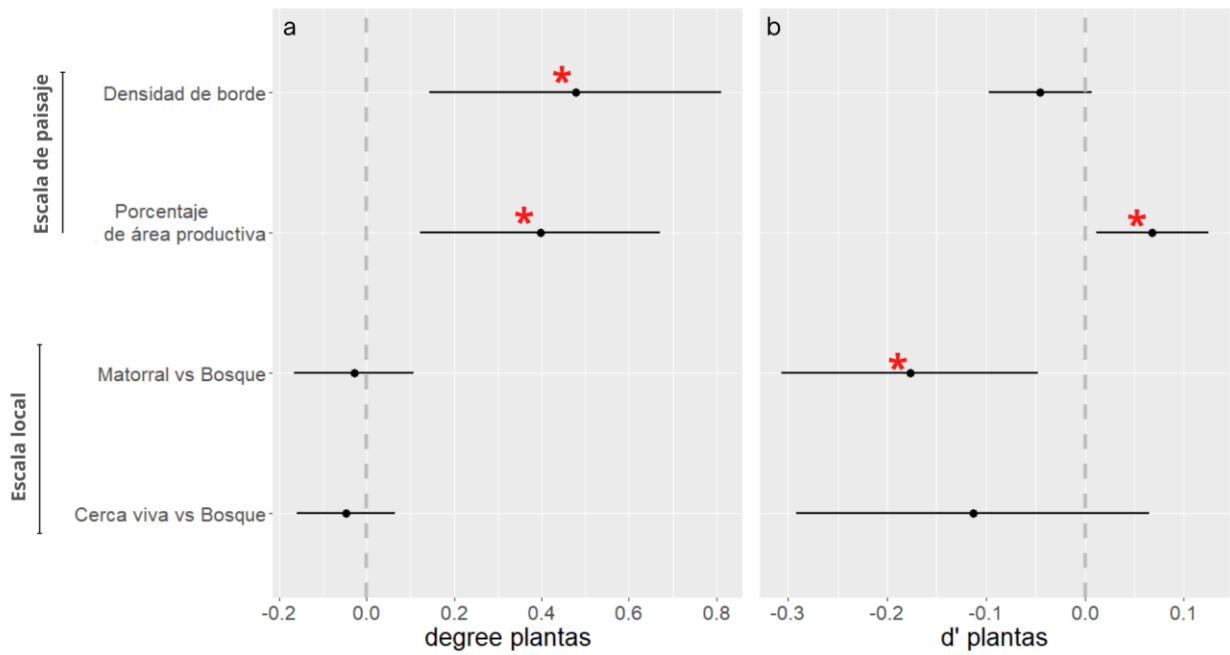


**Figura 5.** Promedio ponderado de los coeficientes y los intervalos de confianza, de los modelos de variación de los índices de  $H'2$  y conectividad (obtenidos de redes de interacción colibrí-planta), en relación a las variables de paisaje, tipos de vegetación y nivel de disturbio. La ponderación se realizó en base a los valores AIC de los modelos

### ***Especialización a nivel de especies***

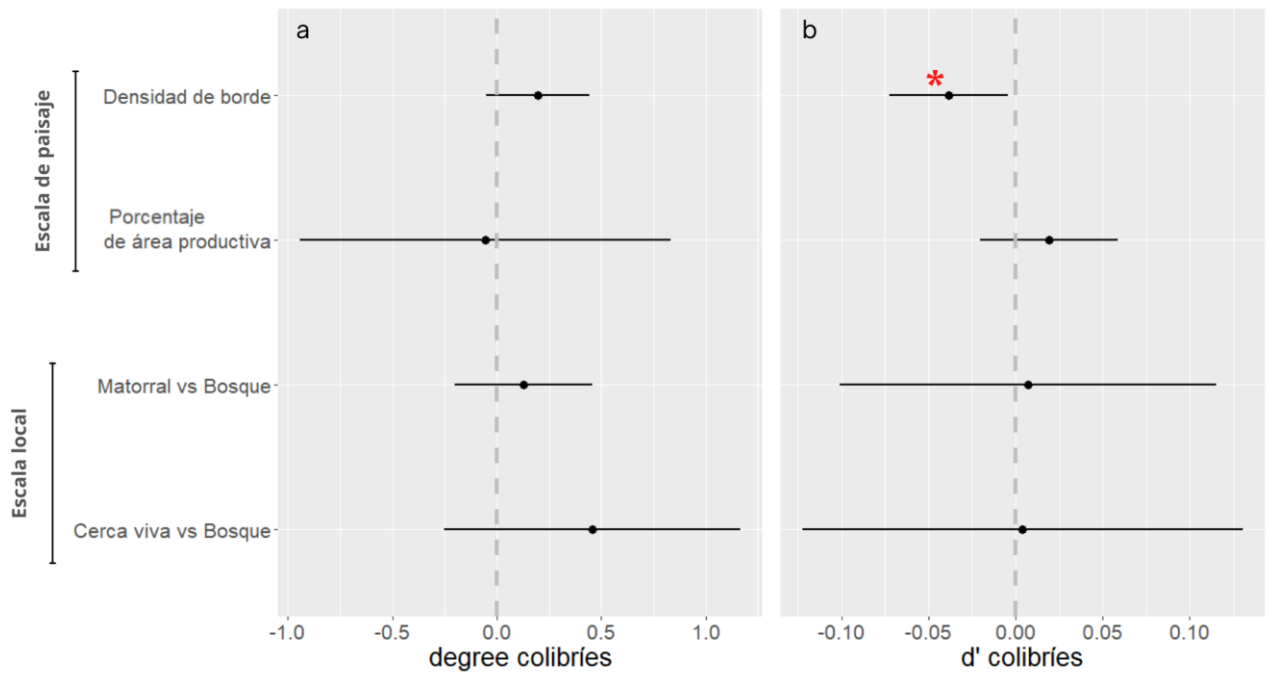
A escala local, en el caso de las plantas, el índice  $d'$  indicó que el matorral tiene especies más generalistas en comparación al bosque. Por otro lado, a escala de paisaje, a mayor porcentaje de área productiva, el  $d'$  de las especies vegetales aumenta (Fig 6b), lo que significa que cuando hay mayor porcentaje de área productiva, existen especies de plantas más especialistas. Cuando analizamos degree, a escala local, se encontró que no existen diferencias significativas en los diferentes tipos de vegetación y niveles de disturbio. A escala de paisaje, se observó que, a mayor densidad de borde y porcentaje de área productiva, el degree de plantas

tiende a aumentar (Fig 6a), lo que significa que cuando hay mayor densidad de borde y porcentaje de área productiva, las plantas tienden a ser más generalistas.



**Figura 6.** Promedio ponderado de los coeficientes y los intervalos de confianza, de los modelos de variación de los índices degree y d' para plantas (obtenidos de redes de interacción colibrí-planta), en relación a las variables de paisaje, tipos de vegetación y nivel de disturbio. La ponderación se realizó en base a los valores AIC de los modelos

En el caso de colibríes, a escala local, se encontró que no existen diferencias significativas en el degree y d' de colibríes, entre los diferentes tipos de vegetación (Fig 7). Sin embargo, a escala de paisaje, se observó que a mayor densidad de borde el d' de colibríes disminuye (Fig 7b), lo que significa que, a mayor densidad de borde, los colibríes son más generalistas.



**Figura 7.** Promedio ponderado de los coeficientes y los intervalos de confianza, de los modelos de variación de los índices degree y d' para colibríes (obtenidos de redes de interacción colibrí-planta), en relación a las variables de paisaje, tipos de vegetación y nivel de disturbio. La ponderación se realizó en base a los valores AIC de los modelos

## DISCUSIÓN

En este trabajo buscamos analizar cómo el disturbio a escala local y de paisaje influyen en la especialización de las redes de polinización colibríes-plantas. Nuestros resultados de los índices  $H^2$  y  $d'$  (que toman en cuenta la abundancia de las parejas) indican que el disturbio a escala local y de paisaje, tiene el efecto de disminuir la especialización de las comunidades y especies de colibríes y plantas. Sin embargo, cuando analizamos los índices de conectividad y degree (que solo toman en cuenta el número de interacciones) no se encuentran diferencias significativas o los patrones de cómo el disturbio afecta la especialización son confusos.

Estas contradicciones, entre los resultados de los índices  $H'2$  y  $d'$  y los resultados de los índices de conectividad y degree, se debe a las diferencias en la forma de calcular la especialización (Blüthgen et al., 2006; Dormann et al., 2009; Kay & Schemske, 2004). Los índices como conectividad y degree, tienen limitaciones al momento de calcular y comparar especialización, ya que dependen netamente de la estructura de la red (número de interacciones) y no toman en cuenta la abundancia de las parejas (Blüthgen et al., 2006; Markussen Bjorbækmo et al., 2019). Este es un parámetro importante al momento de calcular especialización, y al no tomarlo en cuenta, los resultados pueden no mostrar las verdaderas interacciones que ocurren en la comunidad (Blüthgen et al., 2006). Debido a esto, hemos decidido solo interpretar biológicamente los resultados de los índices  $H'2$  y  $d'$ , los cuales son mucho más apropiados para realizar comparaciones directas entre redes (Blüthgen et al., 2006).

### ***Escala local***

Cuando analizamos  $H'2$  a escala local, observamos que la red de cerca viva (disturbio alto) es más generalista, en comparación a la red de bosque (disturbio bajo). Esto concuerda con diversos estudios que indican que las comunidades planta-polinizador tienden a ser más generalistas con el disturbio (Ferreira et al., 2020; Morrison & Mendenhall, 2020; Tinoco, 2015; Villalobos et al., 2019). A nivel de especies, se encontró que a nivel local, el hábitat de matorral (disturbio medio) presenta especies más generalistas de plantas, en comparación al bosque (disturbio bajo). Al contrario, se observó que la especialización de colibríes no cambia entre los diferentes tipos de vegetación. Estos resultados podrían indicar que el disturbio a escala local, tiene un efecto sobre las especies de plantas de la comunidad, mas no tiene un efecto directo sobre la especialización de los polinizadores (Vázquez & Simberloff, 2002). La alta movilidad de los colibríes, que les permite moverse de un hábitat a otro, podría amortiguar el efecto del disturbio a escala local en ese grupo (Battisti et al., 2016).

### *Escala de paisaje*

A escala de paisaje, se observó que a mayor porcentaje de área productiva la especialización de las especies de plantas tiende a aumentar. Esto podría deberse a efectos denso dependientes; un ejemplo de esto, es que al aumentar el porcentaje de área productiva, la abundancia de colibríes podría disminuir (Battisti et al., 2016), lo que podría resultar en un incremento en la especialización de las plantas. Con los colibríes, se encontró que a mayor densidad de borde, la especialización de los colibríes disminuye. Esto podría estar relacionado con la cantidad de recursos, ya que, el borde es una zona con abundantes recursos florales (Hagen & Kraemer, 2010), lo cual podría disminuir la competencia interespecífica de los polinizadores y disminuir la especialización de las especies de colibríes (Tinoco et al., 2017).

### **CONCLUSIÓN**

En conclusión, a escala local, el disturbio tiene el efecto de disminuir la especialización de las especies vegetales, lo que a su vez causa una disminución en la especialización de la red. Esto podría tener implicaciones en la reproducción de las plantas, ya que, al ser más generalistas podrían recibir mayor cantidad de polen heteroespecífico (Brosi & Briggs, 2013). Resultando en un menor fitness de las plantas en hábitats disturbados, en comparación a hábitats conservados.

Las diferencias en las respuestas al disturbio de colibríes entre escala local y de paisaje, indicarían que los factores a escala de paisaje, tienen mayor efecto sobre la especialización de polinizadores (Tinoco et al., 2018). Esto muestra cómo los organismos pueden verse afectados por el disturbio a diferentes escalas, dependiendo de su historia natural y sus adaptaciones al medio (Taki & Kevan, 2007; Tinoco et al., 2018; Xiao et al., 2016).

Los resultados de este trabajo resaltan la importancia de estudiar los efectos del disturbio en procesos ecológicos y las respuestas de la biodiversidad. No obstante, para tener una idea más clara de los mecanismos que determinan los cambios en la especialización de las

comunidades de colibríes y plantas, se necesita realizar un estudio más profundo, en el que se analicen efectos denso dependientes, cambios en la riqueza y comportamiento de las especies de la comunidad.

## BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, A., Kelly, D., Robertson, A., & Ladley, J. (2016). Pollination by bird: A functional evaluation. En C. Sekercioglu, D. Wenny, & C. Whelan (Eds.), *Why Birds Matter: Avian Ecological Function and Ecosystem Services* (pp. 73-106). University of Chicago Press.
- Bartón, K. (2022). *Package 'MuMIn' Multi-Model Inference. R package version 1.47.1.*
- Battisti, C., Poeta, G., & Fanelli, G. (2016). *An Introduction to Disturbance Ecology: A Road Map for Wildlife Management and Conservation.* Springer International Publishing.  
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-32476-0>
- Bersier, L.-F. L., Ek-Richter, C. B., & Cattin, M.-F. (2002). *QUANTITATIVE DESCRIPTORS OF FOOD-WEB MATRICES.* 83(9), 14.
- Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6(1), 9. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>
- Brosi, B. J., & Briggs, H. M. (2013). Single pollinator species losses reduce floral fidelity and plant reproductive function. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(32), 13044-13048. <https://doi.org/10.1073/pnas.1307438110>
- Chapin, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C., & Díaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405(6783), 234-242.  
<https://doi.org/10.1038/35012241>
- Colinet, H., Sinclair, B. J., Vernon, P., & Renault, D. (2015). Insects in Fluctuating Thermal Environments. *Annual Review of Entomology*, 60(1), 123-140.  
<https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-021017>
- Crespo, A., Aguilar, J. M., Pintado, K., & Tinoco, B. A. (2022). Key plant species to restore plant–hummingbird pollinator communities in the southern Andes of Ecuador.

- Restoration Ecology*, 30(4). <https://doi.org/10.1111/rec.13557>
- Cruden, R. W. (1972). Pollinators in High-Elevation Ecosystems: Relative Effectiveness of Birds and Bees. *Science, New Series*, 176(4042), 1439-1440.
- Dennis, R. L. H., Dapporto, L., Fattorini, S., & Cook, L. M. (2011). The generalism-specialism debate: The role of generalists in the life and death of species: GENERALISM AND SPECIES. *Biological Journal of the Linnean Society*, 104(4), 725-737. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01789.x>
- Dormann, C. F., Fruend, J., Gruber, B., Beckett, S., Devoto, M., Felix, G. M. F., Iriondo, J. M., Opsahl, T., Pinheiro, R. B. P., Strauss, R., & Velazquez, D. P. (2022). Package 'bipartite'. *Visualising Bipartite Networks and Calculating Some (Ecological) Indices*. <https://orcid.org/0000-0002-7079-3478>.
- Dormann, C. F., Frund, J., Bluthgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *The Open Ecology Journal*, 2(1), 7-24. <https://doi.org/10.2174/1874213000902010007>
- Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002). Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(20), 12917-12922. <https://doi.org/10.1073/pnas.192407699>
- Elkie, P. C., Rempel, R. S., Carr, A., & Ontario. (1999). *Patch analyst user's manual: A tool for quantifying landscape structure* (Vol. 22). Ontario Ministry of Natural Resources, Boreal Science, Northwest Science & Technology.
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 487-515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Ferreira, P. A., Boscolo, D., Lopes, L. E., Carvalheiro, L. G., Biesmeijer, J. C., da Rocha, P. L. B., & Viana, B. F. (2020). Forest and connectivity loss simplify tropical pollination

- networks. *Oecologia*, 192(2), 577-590. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04579-7>
- Francis, C. D., Ortega, C. P., & Cruz, A. (2009). Noise Pollution Changes Avian Communities and Species Interactions. *Current Biology*, 19(16), 1415-1419. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.06.052>
- Google Earth. (2020). *Imágenes de 0,5 m de resolución de Google Earth* [Map].
- Grass, I., Jauker, B., Steffan-Dewenter, I., Tschamtko, T., & Jauker, F. (2018). Past and potential future effects of habitat fragmentation on structure and stability of plant–pollinator and host–parasitoid networks. *Nature Ecology & Evolution*, 2(9), 1408-1417. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0631-2>
- Guthery, F. S., Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2003). Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. *The Journal of Wildlife Management*, 67(3), 655. <https://doi.org/10.2307/3802723>
- Hagen, M., & Kraemer, M. (2010). Agricultural surroundings support flower–visitor networks in an Afrotropical rain forest. *Biological Conservation*, 143(7), 1654-1663. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.036>
- Kay, K. M., & Schemske, D. W. (2004). GEOGRAPHIC PATTERNS IN PLANT–POLLINATOR MUTUALISTIC NETWORKS: COMMENT. *Ecology*, 85(3), 875-878. <https://doi.org/10.1890/03-3016>
- Kevan, P. G., & Viana, B. F. (2003). The global decline of pollination services. *Biodiversity*, 4(4), 3-8. <https://doi.org/10.1080/14888386.2003.9712703>
- Leimberger, K. G., Dalsgaard, B., Tobias, J. A., Wolf, C., & Betts, M. G. (2022). The evolution, ecology, and conservation of hummingbirds and their interactions with flowering plants. *Biological Reviews*, 97(3), 923-959. <https://doi.org/10.1111/brv.12828>
- Lifeng, L., & Chang, X. (2020). *Arcsine-based transformations for meta-analysis of*

- proportions: Pros, cons, and alternatives*. Health Science Report.
- Marks, B. J., & MacGarigal, K. (1995). *Appendix C. Definition and description of FRAGSTATS metrics*.
- Markussen Bjorbækmo, M. F., Evenstad, A., Røsæg, L. L., Krabberød, A. K., & Logares, R. (2019). *The planktonic protist interactome: Where do we stand after a century of research?* [Preprint]. *Ecology*. <https://doi.org/10.1101/587352>
- Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1557), 2605-2611. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2909>
- Morrison, B. M. L., & Mendenhall, C. D. (2020). Hummingbird–Plant Interactions Are More Specialized in Forest Compared to Coffee Plantations. *Diversity*, 12(4), 126. <https://doi.org/10.3390/d12040126>
- Ollerton, J. (2017). Pollinator Diversity: Distribution, Ecological Function, and Conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 353-376. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022919>
- Rahbek, C., & Graves, G. R. (2000). Detection of macro-ecological patterns in South American hummingbirds is affected by spatial scale. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1459), 2259-2265. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1277>
- Rodger, J. G., Bennett, J. M., Razanajatovo, M., Knight, T. M., van Kleunen, M., Ashman, T.-L., Steets, J. A., Hui, C., Arceo-Gómez, G., Burd, M., Burkle, L. A., Burns, J. H., Durka, W., Freitas, L., Kemp, J. E., Li, J., Pauw, A., Vamosi, J. C., Wolowski, M., ... Ellis, A. G. (2021). Widespread vulnerability of flowering plant seed production to pollinator declines. *Science Advances*, 7(42), eabd3524. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abd3524>

- Ron, S. R. (2020). *Regiones naturales del Ecuador*. BIOWEB.  
<https://bioweb.bio/faunaweb/amphibiaweb/RegionesNaturales>
- Symonds, M. R. E., & Moussalli, A. (2011). A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *65*(1), 13-21.  
<https://doi.org/10.1007/s00265-010-1037-6>
- Taki, H., & Kevan, P. G. (2007). Does habitat loss affect the communities of plants and insects equally in plant–pollinator interactions? Preliminary findings. *Biodiversity and Conservation*, *16*(11), 3147-3161. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9168-4>
- Tenesaca Pacheco, C., Quinde Pomavilla, T., Delgado Orellana, G., Toledo López, E., & Delgado Inga, O. (2017). 2 Generación del mapa de cobertura y uso del suelo de la provincia del Azuay. *Universidad-Verdad*, *73*, 23-37.  
<https://doi.org/10.33324/uv.v1i73.35>
- Tinoco, B. A. (2015). *Understanding the influence of habitat alteration on hummingbird species using a multi-level analysis approach*. (Doctoral dissertation, The Graduate School, Stony Brook University: Stony Brook, NY.).
- 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. <https://doi.org/10.1111/oik.02998>
- Tinoco, B. A., Santillán, V. E., & Graham, C. H. (2018). Land use change has stronger effects on functional diversity than taxonomic diversity in tropical Andean hummingbirds. *Ecology and Evolution*, *8*(6), 3478-3490.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.3813>
- Vázquez, D. P., & Simberloff, D. (2002). Ecological Specialization and Susceptibility to Disturbance: Conjectures and Refutations. *The American Naturalist*, *159*(6), 606-623.

<https://doi.org/10.1086/339991>

Villalobos, S., Sevenello-Montagner, J. M., & Vamosi, J. C. (2019). Specialization in plant–pollinator networks: Insights from local-scale interactions in Glenbow Ranch Provincial Park in Alberta, Canada. *BMC Ecology*, *19*(1), 34.

<https://doi.org/10.1186/s12898-019-0250-z>

Xiao, Y., Li, X., Cao, Y., & Dong, M. (2016). The diverse effects of habitat fragmentation on plant–pollinator interactions. *Plant Ecology*, *217*(7), 857-868.

<https://doi.org/10.1007/s11258-016-0608-7>