



**Universidad del Azuay**

**Facultad de Ciencia y Tecnología**

**Carrera de Biología**

**“COMPARACIÓN DE REDES DE  
TRANSPORTE Y TRANSFERENCIA DE  
POLEN MEDIADOS POR COLIBRÍES EN  
MATORRALES ANDINOS DEL SUR DEL  
ECUADOR.”**

Autor:

**Carlo Francesco Bresciani Álvarez**

Director:

**David Christopher Siddons**

Tribunal:

**Boris Adrián Tinoco**

**Cuenca – Ecuador**

**2026**

## **DEDICATORIA**

Para quienes me acompañaron por el camino, los que están, estuvieron y estarán.

Desde lo más profundo de mi ser para: mis abuelos, padres, amigos y para cada pieza de humanidad que colaboró.

Este trabajo también es suyo.

## AGRADECIMIENTO

Agradezco la paciencia y experticia de mis maestros y amigos David C. Siddons y Pedro X. Astudillo quienes me adoptaron en su espacio y atendieron cada una de mis ideas descabelladas con curiosidad y emoción.

Boris T., Ann F. y William A. que viajaron largo y ancho para poder cimentar esta aventura de aprendizaje y nudos sin fin, su trabajo me inspiró a ver más allá de lo que hubiera imaginado.

A todos mis compañeros de clase y laboratorio, sus esfuerzos también están aquí. Santiago Barros, Abigail Pacheco, Gabriela Pulgarín y Juan Velez. Igual a Angy, Ari, Samy y Berni.

Para mis amigos, pero más que eso hermanos y hermanas, que me motivaron a seguir aún cuando ya no encontraba razones. Diego Gomez, Juan P. Corral, Alexandra Vidal, Dagmar Quintuña, Daniel Gonzales, Daniel Burgos, Juan J. Román y especialmente a Francis Mas y Rubi. Leo, Flako, Gorda, Tomy, Yoshi, Charlie, Missy, Luna, Cookie y tanta gente más por mencionar. Les amo y sin su amor no hubiera llegado hasta aquí.

Para mi familia quienes me dieron posada y cuidado sin dudarlos nunca. Mis padres Luly y Ludi, mi abuela Ali y Carmelina, mi hermana Meli, mi tía y primos Gi, Agus y Ema. También Agi, Elizabeth, Jacob y George. Todo su apoyo y cariño me ha permitido continuar.

Y aunque nunca hayan llegado a ver los frutos de este trabajo a Franco y Lourdes también. Nada hubiera sido sin ustedes

Gracias

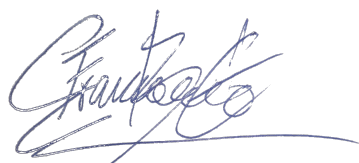
## RESUMEN:

Las redes de interacción ecológica facilitan la comprensión de sistemas complejos, como los sistemas de polinización mediada por colibríes. Sin embargo, su interpretación puede resultar limitada cuando se comparan múltiples redes o escalas de interacción, por lo que es necesario desarrollar alternativas visuales y de ordenación que agilicen su análisis. El objetivo de este estudio fue analizar y comparar redes de transporte y transferencia de polen mediadas por colibríes utilizando medidas de centralidad de nodos.

Se recolectaron muestras de polen de colibríes y plantas en tres localidades del sur del Ecuador. A partir de estos datos se construyeron matrices de interacción y redes bipartitas filtradas por nodos comunes entre ambas redes. Posteriormente se calcularon tres índices de centralidad (grado, cercanía e intermediación) y se aplicó un análisis de componentes principales (PCA) para explorar patrones de agrupación entre redes y localidades.

Las proyecciones del análisis evidenciaron diferencias en la configuración de centralidades entre las redes de transporte y transferencia en cada sitio estudiado. Estas configuraciones estuvieron influenciadas principalmente por pocas especies con índices de centralidad elevados y muchas con valores bajos, lo que sugiere variaciones en el rol estructural de las especies entre tipos de red dentro de un mismo contexto ecológico. Los resultados indican que el uso combinado de medidas de centralidad y métodos de ordenación visual permite identificar diferencias estructurales entre redes derivadas del análisis de un mismo sistema ecológico.

**Palabras clave:** análisis de componentes principales, centralidad, colibríes, polinización, redes bipartitas, redes de interacción



Carlo Francesco Bresciani Alvarez

Autor



MSc. David C. Siddons

Director de tesis

## **ABSTRACT:**

Ecological interaction networks facilitate the understanding of complex systems, such as hummingbird-mediated pollination systems. However, their interpretation can be limited when comparing multiple networks or interaction scales, making it necessary to develop visual and ordination methods that streamline their analysis. The objective of this study was to analyse and compare hummingbird-mediated pollen transport and transfer networks using node centrality measures.

Pollen samples were collected from hummingbirds and plants at three locations in southern Ecuador. From these data, interaction matrices and bipartite networks filtered by common nodes between both networks were constructed. Three centrality indices (degree, closeness, and betweenness) were then calculated, and principal component analysis (PCA) was applied to explore clustering patterns between networks and locations.

The analysis projections revealed differences in the centrality configurations between transport and transfer networks at each site studied. These configurations were mainly influenced by a few species with high centrality indices and many with low values, suggesting variations in the structural role of species between network types within the same ecological context. The results indicate that the combined use of centrality measures and visual ordination methods allows the identification of structural differences between networks derived from the analysis of the same ecological system.

**Keywords:** bipartite networks, centrality, hummingbirds, interaction networks, pollination, principal component analysis.

## ÍNDICE

<b>1.1 Introducción</b>	<b>1</b>
1.2 Pregunta de investigación	3
1.3 Hipótesis	3
1.4 Objetivo general	3
1.5 Objetivos específicos	3
<b>2. Metodología</b>	<b>4</b>
2.1 Área de estudio	4
2.2 Análisis de datos	4
<b>3. Resultados</b>	<b>8</b>
<b>4. Discusiones</b>	<b>12</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>15</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1 - Ejemplo tomado de Farine & Whitehead	5
Fig. 2 - Diagrama de venn mostrando el filtro categórico	8
Fig. 3 - Red tripartita (Transporte - Transferencia)	9
Fig. 4 Red de transporte y mapa de calor	10
Fig. 5 - Mapa de calor y red de transferencia	10
Fig. 6 - PCA degree, closeness, w. closeness, betweenness, w.betweenness	11

<b>ÍNDICE DE ANEXOS</b>	18
1. Tabla de Centralidades Red de Transferencia - Aguarongo	18
2. Tabla de Centralidades Red de Transferencia - El Gullán	18
3. Tabla de Centralidades Red de Transferencia - La Tranca	19
4. Tabla de Centralidades Red de Transferencia - Red acumulada	19
5. Tabla de Centralidades Red de Transporte - Aguarongo	20
6. Tabla de Centralidades Red de Transporte - El Gullán	20
7. Tabla de Centralidades Red de Transporte - La Tranca	21
8. Tabla de Centralidades Red de Transporte - Red acumulada	22
9. Redes y mapas de calor de centralidades para cada sitio	23
10. Redes de interacción para cada sitio	24
11. Redes y mapas de calor de centralidades para cada sitio	25
12. Redes de interacción para cada sitio	26

## 1.1 Introducción

Las redes de interacción son herramientas analíticas que facilitan la representación gráfica y la comprensión de diferentes elementos de un sistema. La representación gráfica de una red se denomina grafo y se compone de nodos conectados por enlaces, en ecología pueden utilizarse para evidenciar interacciones entre organismos y su medio (Farine & Whitehead, 2015).

Este estudio analiza dos tipos de redes relacionadas con la polinización mediada por colibríes: una red bipartita y una unipartita. La red bipartita, conocida como red de transporte, describe las interacciones directas entre plantas y colibríes; mientras que la red unipartita derivada de la transferencia de polen, representa las interacciones indirectas planta-planta, facilitadas por el transporte de polen (Emer & Memmott, 2023). En este contexto, la polinización ocurre cuando un colibrí se alimenta de una planta y, al transportar polen adherido a su cuerpo, lo transfiere a otra planta. Estas interacciones generan dos tipos de relaciones:

1. **Relaciones directas** (colibrí-planta), donde el ave actúa como agente polinizador y vector de transporte.
2. **Relaciones biológicamente indirectas** (planta-planta), que reflejan la transferencia de polen entre especies vegetales por medio del agente polinizador.

Las relaciones directas entre plantas y colibríes están potencialmente influenciadas por factores como la frecuencia de visitas, las recompensas ofrecidas por las flores y la correspondencia de rasgos funcionales (trait matching). Este último incluye la curvatura y longitud del pico del colibrí, así como la disposición de las plumas en contacto con la flor y otros rasgos descritos en la literatura (Kessler & Krömer, 2000; Sonne et al., 2019). En contraste, las relaciones indirectas pueden generar competencia entre plantas cuando el polen de otras especies es depositado en sus estructuras reproductivas. Esta competencia está regulada por factores como la co-floración, estacionalidad, disponibilidad limitada de polinizadores y el mismo transporte (Dalsgaard et al., 2011; Emer & Memmott, 2023; Salinas et al., 2007; Vintimilla Méndez, 2019).

En los Andes del sur de Ecuador, las interacciones planta-colibrí alcanzan niveles de complejidad funcional documentada particularmente altos, fundamentales para la conservación de la diversidad florística en sitios de grandes e irregulares alturas (Dalsgaard et al., 2009; McCain & Grytnes, 2010; Tur et al., 2016). En estas regiones, las condiciones ambientales agrestes y cambiantes limitan la actividad de insectos como polinizadores (Alarcón, 2010; Banza, 2015; Dicks et al., 2021; Harder & Wilson, 1998; Kessler & Krömer, 2000; Regan et al., 2015; Tourbez et al., 2023). Diversos autores han documentado cómo estas interacciones están motivadas por las características específicas de los organismos y su entorno; sin embargo, el enfoque de este estudio no es explorar dichas características, sino explorar y analizar el comportamiento de las centralidades en las redes de interacción que surgen en estos ambientes.

En una red, los nodos (que representan especies) poseen características estructurales que dependen de su interacción con otros nodos. Por ejemplo, un nodo con más enlaces tiene un mayor grado (*degree*). Para determinar a cuál nodo le toma menos pasos alcanzar a los demás, se mide la cercanía (*closeness*), que evalúa el promedio de pasos necesarios para que un nodo alcance a los demás nodos de la red. Para evaluar el efecto de eliminar un enlace y cómo este desconecta a otros nodos, se utiliza la medida de intermediación (*betweenness*) (Herrero, 2000), que describe de qué manera un nodo conecta a otros dentro de una red, actuando como intermediarios entre subconjuntos de nodos que comparten enlaces o vecinos. Estas métricas, conocidas como medidas de centralidad, son esenciales para evaluar la estructura y funcionalidad de las redes ecológicas (Wasserman & Faust, 2013; Dehling, 2018; Farine & Whitehead, 2015).

Aquí, se evalúa las tres medidas de centralidad (grado, cercanía e intermediación) para los nodos comunes de redes de transporte y transferencia de polen mediadas por colibríes en tres localidades de los Andes ecuatorianos utilizando únicamente los datos comunes entre ambas redes. A través de la comparación de estas métricas en las distintas redes y sitios, se analizará cómo varía el rol de cada especie dentro de su red en un mismo contexto ecológico (Wei et al., 2021) Pese a la relevancia del análisis de redes de interacción complejas, como las aquí estudiadas, existen desafíos metodológicos: su interpretación visual es limitada cuando se consideran elementos a múltiples escalas (individual, comunitario y entre redes).

Aunque las representaciones estructuradas (redes bipartitas) son comunes, su diseño no suele incorporar herramientas que faciliten su navegación o interpretación sistemática. Este estudio propone, por ello, un enfoque integrado para explorar y contrastar patrones estructurales en estas redes mediante métricas de centralidad de nodos y visualizaciones innovadoras.

## **1.2 Pregunta de investigación**

En redes de transporte y transferencia de polen donde los nodos representan las diferentes especies relacionadas de formas directas e indirectas. ¿Cómo varían las medidas de centralidad (grado, cercanía e intermediación) entre las especies de plantas con polen transportado y transferido en las tres localidades?

## **1.3 Hipótesis**

Los índices de centralidad de las especies compartidas entre las redes mostrarán patrones diferenciados entre sitios, denotando un cambio en su rol local para cada red.

## **1.4 Objetivo general**

Analizar y comparar las redes de interacción de transporte y transferencia de polen mediadas por colibríes utilizando medidas de centralidad de nodos.

## **1.5 Objetivos específicos**

- Recopilar, limpiar y construir matrices para análisis de interacciones en base a un filtrado categórico para nodos comunes entre redes.
- Construir y presentar redes de transporte y transferencia de polen de las tres localidades.
- Analizar y comparar características de las redes construidas a través de medidas de centralidad de sus nodos compartidos.

## **2. Metodología**

### **2.1 Área de estudio**

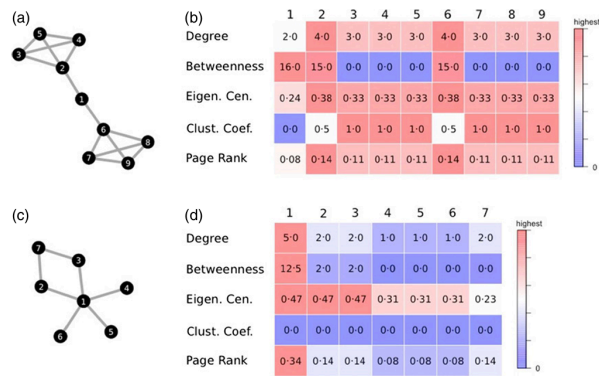
Se estudiaron tres localidades en Azuay, Ecuador de bosque arbustivo montano, con doseles que varían entre los 2 a 6 m de altura entre los diversos sitios y árboles dispersos. Las localidades son:

- Bosque protector Aguarongo ( $2^{\circ}56'12.5012''S$   $78^{\circ}50'36.77''W$ ) reserva el consorcio Aguarongo a 3160 msnm.
- La Tranca ( $2^{\circ}59'34.65''S$   $78^{\circ}44'50.12''W$ ) reserva comunitaria a 3060 msnm.
- Estación científica el Gullán ( $3^{\circ}20'15.17''S$   $79^{\circ}10'21.27''W$ ) administrada por la Universidad del Azuay a 3000 msnm.

Aunque estas localidades presentan diferencias en su composición floral específica, comparten condiciones climáticas y de vegetación similares en gran medida, con temperaturas promedio de 3 a 18°C y precipitaciones anuales que oscilan entre 500 y 1200 mm anuales (Crespo, et. al, 2021; Verdugo Cárdenas, 2017).

### **2.2 Análisis de datos**

Para esta investigación se utilizó el software de análisis estadístico R (R Core Team, 2022), con el cual se procesaron las bases de datos de colibríes y plantas. La visualización de redes se llevó a cabo utilizando el paquete Bipartite (Dormann, 2011), este fue empleado para: construir las redes bipartitas, representación tripartita y calcular las medidas de centralidad. Cabe recalcar que el formato propuesto se inspira en (fig. 1) del documento divulgativo de Farine & Whitehead (2015).



Fuente: Farine & Whitehead (2015)

Fig. 1 - Ejemplo tomado de Farine & Whitehead

*Compuesta por cuatro partes y en parejas. Mostrando las redes a & c acompañadas por sus respectivos mapas de calor b & d con medidas de centralidad para cada nodo.*

En la etapa de muestreo, previa a este análisis, se recolectaron muestras de polen de diferentes partes del cuerpo de varias especies de colibríes (Arteaga-Chávez W., 2025) y se recolectaron muestras de polen de los estigmas de diversas especies de plantas coflorecientes (Frías-Romero et al., 2025), todo como parte del proyecto de becas para el estudio experimental de redes ecológicas y restauración Exper-net. Estos colibríes fueron atrapados con redes de niebla en los mismos rangos altitudinales en los que se muestrearon las flores y aproximadamente en los mismos periodos de tiempo entre agosto 2022 y febrero 2023.

Las muestras de polen, tomadas de colibríes y plantas, fueron montadas en portaobjetos con una suspensión de fucsina, y a partir de estas se construyeron las bases de datos que darán origen a las matrices más adelante usadas. Se utilizó un microscopio óptico Nikon con un aumento de 40x para observar las muestras, y con la ayuda de la palinoteca del herbario de la universidad del Azuay y un contador de pulso, se identificaron y contabilizaron los diferentes granos de polen .

A partir de las muestras tomadas de colibríes, se hizo la base de datos que se usó para construir la matriz y red de transporte. En estas muestras se contó el polen usando una grilla, de seis líneas horizontales y seis verticales (con separaciones de 4 mm), para muestreo a modo de transectos y solo se contaron los granos de polen cruzados por dichos transectos; primero se contaron los granos de polen en las líneas horizontales y después verticales, sin considerar repeticiones.

Por otra parte, en las muestras de los estigmas, se contaron todos los granos de polen encontrados en segmentos horizontales por cada milímetro del portaobjetos. Además, en esta base de datos se aplicó una clasificación que permite diferenciar al polen que pertenece a la especie de la muestra (conespecífico), del que viene de otras especies (heteroespecífico). En la presente investigación, por definición del proceso de transferencia interespecífica, se utilizaron solo los datos de polen heteroespecífico para construir la matriz y red de transferencia.

Tras el apropiado procesamiento de las bases de datos se construyeron las matrices, conformadas por filas de polinizadores y columnas con especies de plantas para la red de transporte, mientras que en la red de transferencia las columnas representan plantas receptoras y las filas plantas donadoras. Estas matrices se filtraron por nodos comunes entre las redes con presencia de interacción, queriendo decir que solo las especies que aparecen en ambas redes de interacción, y que poseen a partir de una interacción con al menos un otro nodo de la red, serán consideradas para el análisis.

Una vez filtradas las matrices se construyeron las redes bipartitas, nombradas red de transporte y red de transferencia, que incluyen dos series de nodos cada una; los nodos son organizados en especies de “polinizador-planta” y especies de plantas “donadoras-receptoras”. Cabe notar que los nodos planta en la red de transporte deben corresponder a las especies de plantas donadoras en la red de transferencia.

Esta coincidencia entre factores de las redes permite articularlas en una representación tripartita de las redes que une tres grupos de nodos: polinizadores, polen transportado/plantas donadoras y plantas receptoras. Este esquema de representación de red permite evidenciar simultáneamente las relaciones directas e indirectas entre los organismos estudiados.

Las interacciones entre nodos de las redes se evaluaron usando diferentes medidas de centralidad, el análisis se hace a partir de las coincidencias entre elementos de las matrices. Esto implica que la red se utiliza como representación gráfica, no como objeto inferencial, por lo que el análisis de los datos se hace desde la matriz y no desde la construcción de la red, la red funge sólo como recurso gráfico para poner en evidencia estas relaciones.

Las centralidades calculadas para los nodos compartidos entre las redes son: grado, cercanía e intermediación, estas últimas dos también se calcularon en su forma ponderada es decir que se considera la abundancia y frecuencia de relaciones entre los nodos de las redes y no solamente la presencia y ausencia de relaciones.

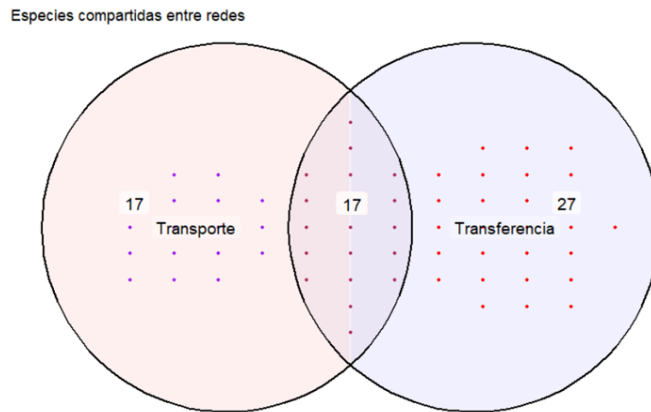
El grado se mide como la cantidad de interacciones por nodo en forma numéricamente discreta, haciendo uso de números enteros. La cercanía e intermediación, tanto en sus formas ponderada y no ponderada, se miden en una escala normalizada al rango [0,1]. Por este motivo se transforma la medida de grado a una escala proporcional [0,1] a diferencia de su previa medición discreta. A pesar de dicha transformación, el método formal que se usa para calcular el grado de cada nodo en una red de relaciones no bidireccionales es el conteo y suma de interacciones correspondientes a cada fila y/o columna (Dormann, 2025; Wasserman & Faust, 2013).

Puede así interpretarse que a mayor grado, mayor es la frecuencia observada de interacciones con otros nodos dentro de la red. Por otro lado, la cercanía como centralidad se mide con el promedio inverso de interacciones que le toma a un nodo hacer un camino que le conecte a cada otro nodo de la red. Y la centralidad de intermediación mide la frecuencia con la que un nodo es un punto intermedio en el camino más corto entre otros dos nodos en la red.

De acuerdo a otros estudios, es posible correlacionar estos índices de centralidad entre sí, pudiendo esperar cierta explicación de otros índices basados principalmente en el grado de centralidad de cada especie analizada (Thomas W. Valente et al., 2008). Es posible correlacionar otros índices entre sí (Lázaro et al., 2020; Miele et al., 2019), sin embargo los índices calculados pueden ser ordenados por medio de un análisis de componentes principales (PCA) (Dormann, 2025) y agrupados por sitios y red a la vez, permitiendo ver la carga asociada a cada especie en estas diferencias de centralidad.

### 3. Resultados

Para facilitar la comparación entre las redes bajo el formato anteriormente referenciado se hace uso del filtro que mantiene elementos comunes (fig. 2) como un punto de referencia para la navegación de las redes, de esta manera analizando solamente el polen heteroespecífico y transportado que se encontró en las muestras colectadas de campo.



Fuente: Elaboración propia

Fig. 2 - Diagrama de venn mostrando el filtro categórico

Muestra un diagrama de Venn que acumula las especies de polen común a ambas redes en el medio, siendo 17 en total que incluyen: *Barnadesia arborea*, *Brachyotum confertum*, *Chuquiraga jussieui*, *Disterigma empetrifolium*, *Gaiadendron punctatum*, *Gaultheria glomerata*, *Macleania rupestris*, *Oreocallis grandiflora*, *Passiflora cumbalensis*, *Rubus floribundus*, *Salvia corrugata*, *Stenomesson aurantiacum*, *Tillandsia buseri*, *Tillandsia complanata*, *Tillandsia stenoura*, *Vallea stipularis*, *Viola arguta*.

Al conservar los elementos comunes a ambas redes por medio de un criterio categórico de selección de nodos se puede construir una representación en forma de red tripartita (fig. 3) que comprende todas las relaciones de ambos lados de la red. Interpretar un gráfico de este tipo sin asistencia de recursos visuales y estéticos resulta desafiante por lo que se recurre individualmente a redes de transporte y transferencia una vez más. La finalidad de este gráfico es evidenciar la continuidad de identidad de nodos entre bases de datos.

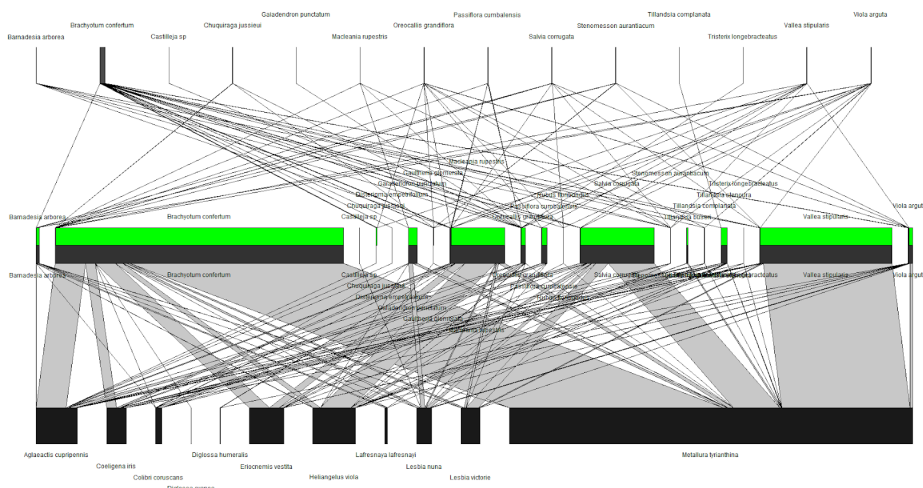


Fig. 3 - Red tripartita (Transporte - Transferencia)

Desde los nodos inferiores del gráfico, hacia los centrales y hacia los superiores. Se ven interacciones de transporte (en color gris claro) que parten de los nodos de especies de colibrí (en color negro) hacia los nodos de especie de polen transportado (en color gris oscuro). Los nodos de especie de polen donadora (en color verde) se relacionan con los nodos de especies de plantas receptoras (en color gris oscuro) en la mitad superior del gráfico formando la red de transferencia.

Si se grafican de forma separada las redes de transporte (Fig. 4.a) y transferencia (Fig. 5.b) es posible cotejarlas con su respectivo mapa de calor (Fig. 4.b y Fig. 5.a) que denotan sus centralidades en escalas de 0 a 1, con una gradiente de color que parte del azul al blanco y en su punto más alto al rojo. Los mapas de calor se organizan en filas que representan cada especie/nodo de la red y columnas que muestran las centralidades tanto en las redes como en los mapas de calor. Los elementos comunes, aquellos que son analizados, se ordenan en una secuencia de valores balanceados que agrupa los valores de mayor grado hacia el centro y los de menor valor a los extremos superior e inferior; estos nodos y sus enlaces son coloreados según su intermediación ponderada permitiendo observar ambas centralidades (degree y weighted betweenness) en acción dentro de cada red y de cada sitio. Los siguientes ejemplos (Fig. 4 y 5) pertenecen a los datos acumulados de las tres localidades, el resto de sitios y sus medidas de centralidad se encuentran en los anexos.

El orden y patrón de colores de los nodos analizados busca hacer evidentes los cambios en la configuración de centralidades de cada red facilitando su navegación e interpretación, sin embargo, no permite discriminar visualmente de forma clara los resultados respecto a la hipótesis planteada originalmente. En otras palabras, no hace evidente la disimilitud entre las centralidades de estas redes. Por lo que, como complemento exploratorio, se procedió a realizar un análisis PCA para cada centralidad

(fig. 6), así indicando cuales son las disimilitudes entre la configuración de las redes de cada sitio. Cada análisis agrupa sitios y redes mientras prueba para cada uno de los índices de centralidad

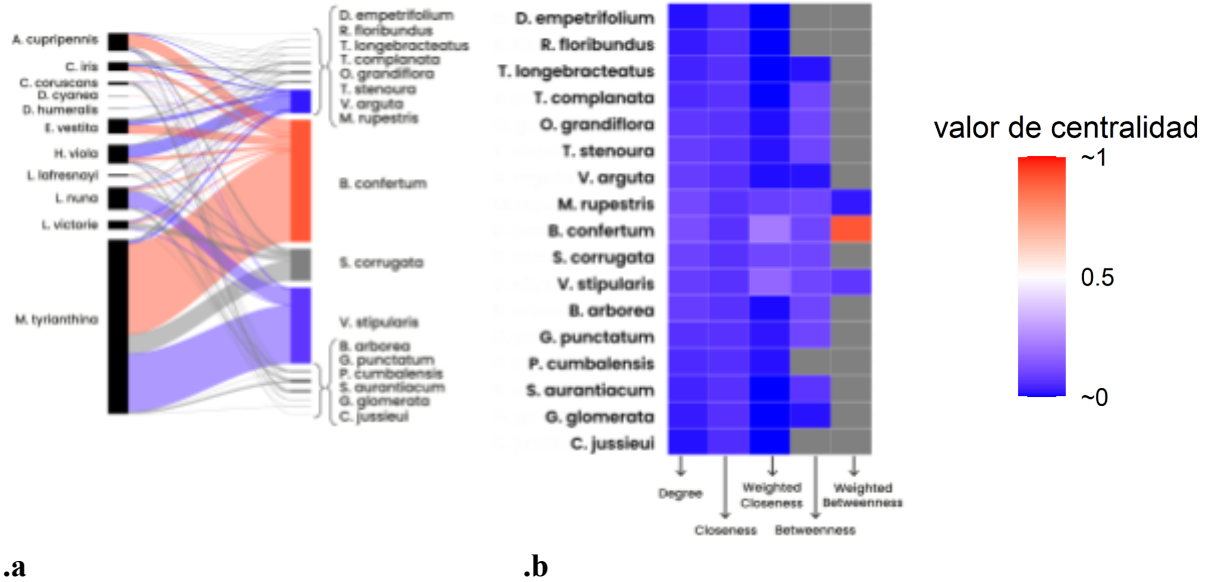


Fig. 4 Red de transporte y mapa de calor

Mapa de calor (.a) y red (.b) correspondientes a los datos acumulados para todos los sitios. Como nombre de cada fila y nodo, hacia el interior, se encuentran los nombres de las especies de polen transportado. Las columnas del mapa de calor de izquierda a derecha representan los índices de centralidades grado, cercanía, cercanía ponderada, intermediación e intermediación ponderada.

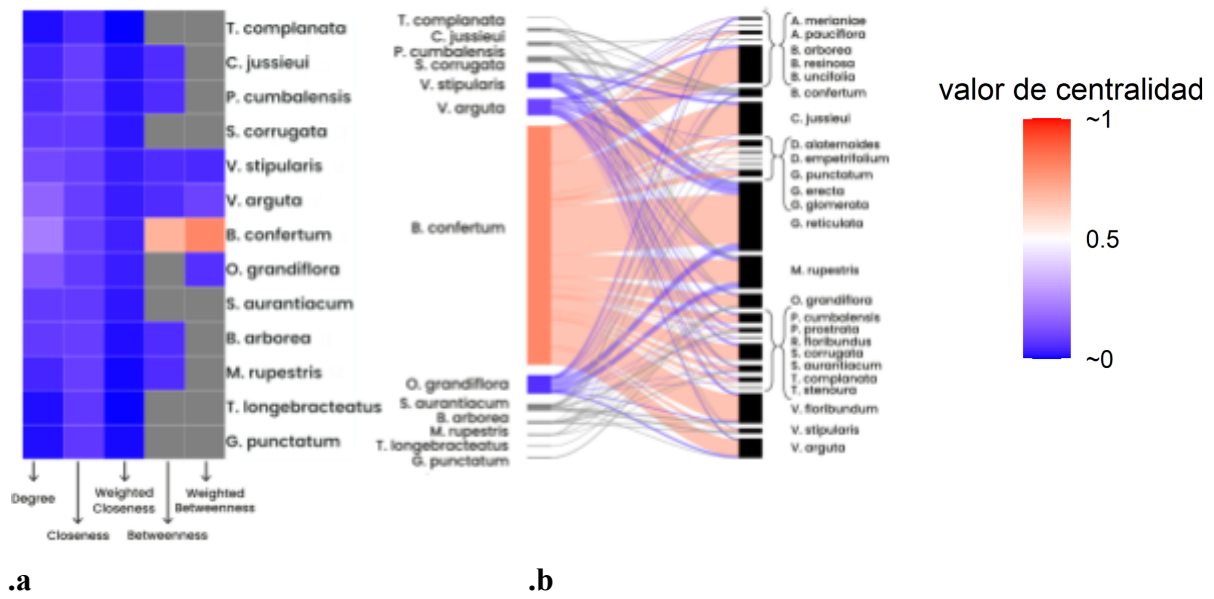


Fig. 5 - Mapa de calor y red de transferencia

Red (a) y mapa de calor (b) correspondientes a los datos acumulados para todos los sitios. Como nombre de cada fila y nodo, hacia el interior, se encuentran los nombres de las especies de polen transportado. Las columnas del mapa de calor de izquierda a derecha representan los índices de centralidad grado, cercanía, cercanía ponderada, intermediación e intermediación ponderada.

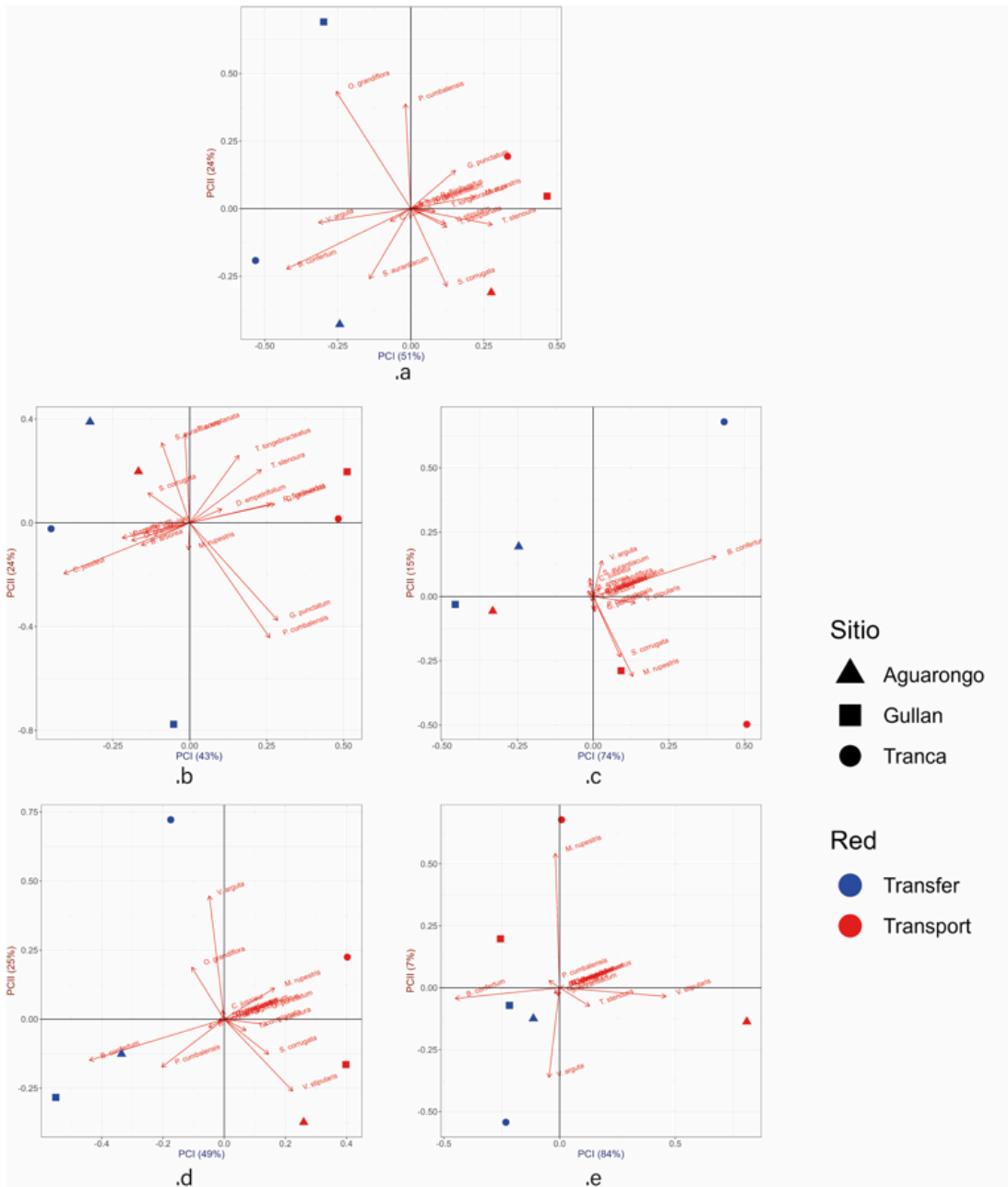


Fig. 6 - PCA degree, closeness, w. closeness, betweenness, w.betweenness

PCA para cada índice de centralidad medido (.a - .e), los gráficos corresponden a grado (.a), cercanía (.b), cercanía ponderada (.c), intermediación (.d) e intermediación ponderada (.e). Organizados de esta forma se observa cómo varía porcentualmente la disimilitud de factores en los ejes x (PCI) & y (PCII). Los vectores de color rojo que parten del centro de cada gráfico representan la carga asociada a cada especie de planta estudiada en la agrupación de sitios de estudio y redes, por medio de la dirección y magnitud de los vectores. La leyenda identifica sitios (Aguarongo, El Gullán o Tranca) con diferentes figuras y la red analizada (transporte o transferencia) se identifica por colores.

#### 4. Discusiones

Usando métodos de ordenación de datos, con un análisis de componentes principales (PCA), se logró comparar exitosamente los índices de centralidad de nodo (grado, cercanía e intermediación; y las formas ponderadas de estas dos últimas) en las redes de transporte y transferencia de polen para cada sitio estudiado. Los datos curados y filtrados se utilizaron para la producción de visualizaciones en un formato que facilita su lectura, análisis e interpretación por medio de reordenaciones, mapas de calor y escalas de colores contrastantes.

Al aplicar la metodología definida, y explorar alternativas a la misma, se evalúa la hipótesis establecida para esta investigación. Sugiriendo, así, diferencias en varios índices de centralidad para nodos entre la red de transporte y la red de transferencia de los tres sitios estudiados. Estas diferencias no pueden ser caracterizadas como significativas debido a la limitada disponibilidad de datos.

Las proyecciones visuales del PCA indican diferenciación entre las configuraciones de centralidad de una a otra red para cada sitio. Se puede evidenciar que estas configuraciones son influenciadas principalmente por pocas especies con índices de centralidad más elevados (*B. confertum*, *V. stipularis*, *M. rupestris*, *V. arguta* y en menor parte *O. grandiflora* y *S. corrugata*) y muchas especies con índices de centralidad más bajos (Maia et al., 2019). Estas observaciones coinciden parcialmente con las realizadas por Frías-Romero A. (2025) demostrando que los roles funcionales de las especies en la red de transferencia pueden ser evaluadas con diferentes índices y dando resultados similares.

El filtro categórico de los datos por medio de selección de elementos únicamente identificados a nivel de especie y comunes a ambas redes ponen en evidencia su utilidad al momento de organizar la información en volúmenes más manejables. Aún así, es importante señalar que los elementos finalmente analizados resultan en un conjunto de datos reducido por lo que las redes resultantes están sujetas a fuerte influencia de las especies más abundantes en interacciones.

Esta fuerte limitación y alta predictibilidad en el comportamiento de las redes puede ser sorteada. Se sugiere que futuras aproximaciones al análisis de esta clase de

redes consideren re-escalar los valores de enlaces en la red para no perder información valiosa del sistema estudiado haciendo uso de categorías o niveles correspondientes a los rangos evidenciados para cada índice; también se sugiere configurar matrices que aseguren una mayor diversidad de nodos estudiados, además en redes con medidas de índice de especialización  $d'$  (Blüthgen et al., 2006) más altos se pueden observar más relaciones entre más nodos dentro de la red (Arteaga-Chávez W., 2025), asegurando aumentar la complejidad de la red y mostrando a detalle su funcionamiento.

Es importante mencionar que los análisis comparativos de los datos emparejados (centralidades entre redes, agrupados en localidades) tienen diversas formas de ser procesados, métodos que conceptualmente resultan apropiados pero no adecuados a la estructura y tamaño de los datos. Se hicieron intentos de comparar los índices de centralidad entre las redes haciendo uso de permutaciones emparejadas como permanova (Frías-Romero et al., 2025) y también usando los procesos de el paquete Network Comparison Test (NCT) y NMDS métricas no dimensionales (Dormann & Fründ, 2025) sin resultados satisfactorios.

Por este motivo se optó por utilizar un PCA como método de ordenación que agrupa los datos por tipo de red y localidad. Otras configuraciones de PCA no logran resultados consistentes por lo que este se considera como el método de ordenación visualmente mejor ajustado a los datos disponibles. Para llevar a cabo otras comparaciones, como las antes mencionadas, sería necesario datos más diversos en cuanto a especies identificadas para utilizar permutaciones emparejadas o NCT. Se desistió de utilizar NMDS ya que la representación visual de al menos uno de los sitios no produjo una ordenación interpretable, mostrando apenas una ligera dispersión de los índices de centralidad para cada sitio entre las redes.

En siguientes aproximaciones al tema sería valioso analizar diferentes índices de centralidad de nodo e índices de centralidad a otras escalas como lo son a nivel de enlaces entre nodos y a nivel de red en sí mismo. Evaluar factores como modularidad, conectividad, especialismo y consolidación de redes troncales (Blüthgen et al., 2006; Watts et al., 2016) brindarán más perspectivas en cuanto a navegación e interpretación del comportamiento de estos y otros sistemas que sostienen la estabilidad de los ecosistemas andinos.

## BIBLIOGRAFÍA

- Alarcón, R. (2010). Congruence between visitation and pollen-transport networks in a California plant-pollinator community. *Oikos*, 119(1), 35–44.
- Arteaga-Chávez, W. A., Graham, C. H., Guevara, E. A., & Tinoco, B. A. (2025). Plants partition the pollinator niche by depositing pollen on different parts of the pollinator body. *PLoS One*, 20(5), e0323577.
- Banza, P., Belo, A. D., & Evans, D. M. (2015). The structure and robustness of nocturnal Lepidopteran pollen-transfer networks in a Biodiversity Hotspot. *Insect Conservation and Diversity*, 8(6), 538–546.
- Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC ecology*, 6(1), 1–12.
- 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), e13557.
- Dalsgaard, B., Martín González, A. M., Olesen, J. M., Ollerton, J., Timmermann, A., Andersen, L. H., & Tossas, A. G. (2009). Plant-hummingbird interactions in the West Indies: Floral specialisation gradients associated with environment and hummingbird size. *Oecologia* 159, 757–766.
- Dalsgaard, B. O., Magård, E., Fjeldså, J., Martín González, A. M., Rahbek, C., Olesen, J. M., Ollerton, J., Alarcón, R., Cardoso Araujo, A., & Cotton, P. A. (2011). Specialization in plant-hummingbird networks is associated with species richness, contemporary precipitation and quaternary climate-change velocity. *PloS one*, 6(10), e25891.
- Dehling, D. M. (2018). The structure of ecological networks. *Ecological Networks in the Tropics: an Integrative Overview of Species Interactions From Some of the Most Species-Rich Habitats on Earth*, 29–42.
- Dicks, L. V., Breeze, T. D., Ngo, H. T., Senapathi, D., An, J., Aizen, M. A., Basu, P., Buchori, D., Galetto, L., & Garibaldi, L. A. (2021). A global-scale expert assessment of drivers and risks associated with pollinator decline. *Nature Ecology & Evolution*, 5(10), 1453–1461.
- Dormann, C. F. (2011). How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination networks. *Network Biology*, 1(1), 1–20.
- Dormann, C. F., & Fründ, J. (2025). Using bipartite to describe and plot two-mode networks in R.
- Emer, C., & Memmott, J. (2023). Intraspecific variation of invaded pollination networks—the role of pollen-transport, pollen-transfer and different levels of biological organization. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 21(2), 151–163.
- Farine, D. R., & Whitehead, H. (2015). Constructing, conducting and interpreting animal social network analysis. *Journal of animal ecology*, 84(5), 1144–1163.
- Frías-Romero, A., Tinoco, B. A., Rojas, B. G., Vélez, A., Zeas-Bermeo, S., & Graham, C. H. (2025). Floral Roles in Hummingbirds-Mediated Indirect Plant Interactions in Tropical Andean Communities. *Ecology and Evolution*, 15(10), e72200.

- Harder, L. D., & Wilson, W. G. (1998). Theoretical consequences of heterogeneous transport conditions for pollen dispersal by animals. *Ecology*, 79(8), 2789–2807.
- Herrero, R. (2000). La terminología del análisis de redes: Problemas de definición y de traducción. *Política y sociedad*, (33), 199–206.
- Kessler, M., & Krömer, T. (2000). Patterns and ecological correlates of pollination modes among bromeliad communities of Andean forests in Bolivia. *Plant Biology*, 2(06), 659–669. <https://doi.org/10.1055/s-2000-16642>
- Lázaro, A., Gómez-Martínez, C., Alomar, D., González-Estévez, M. A., & Traveset, A. (2020). Linking species-level network metrics to flower traits and plant fitness. *Journal of Ecology*, 108(4), 1287–1298.
- Maia, K. P., Vaughan, I. P., & Memmott, J. (2019). Plant species roles in pollination networks: An experimental approach. *Oikos*, 128(10), 1446–1457.
- McCain, C. M., & Grytnes, J.-A. (2010). Elevational gradients in species richness. *eLS*.
- Miele, V., Matias, C., Robin, S., & Dray, S. (2019). Nine quick tips for analyzing network data. *PLOS Computational Biology*, 15(12), e1007434.
- R Core Team. (2022). R: A language and environment for statistical computing. Published online 2021.
- Regan, E. C., Santini, L., Ingwall-King, L., Hoffmann, M., Rondinini, C., Symes, A., Taylor, J., & Butchart, S. H. M. (2015). Global Trends in the Status of Bird and Mammal Pollinators. *Conservation Letters*, 8(6), 397–403. <https://doi.org/10.1111/conl.12162>
- Salinas, L., Arana, C., & Suni, M. (2007). El néctar de especies de Puya como recurso para picaflores Altoandinos de Ancash, Perú. *Revista Peruana de Biología*, 14(1), 129–134.
- Sonne, J., Zanata, T. B., Martín González, A. M., Cumbicus Torres, N. L., Fjeldså, J., Colwell, R. K., Tinoco, B. A., Rahbek, C., & Dalsgaard, B. (2019). The distributions of morphologically specialized hummingbirds coincide with floral trait matching across an Andean elevational gradient. *Biotropica*, 51(2), 205–218.
- Thomas W. Valente, Valente, T. W., Kathryn Coronges, Coronges, K., Cynthia M. Lakon, Lakon, C. M., Elizabeth Costenbader, Costenbader, E., & Elizabeth Costenbader. (2008). How Correlated Are Network Centrality Measures. *Connections*, 28(1), 16–26.
- Tourbez, C., Gómez-Martínez, C., González-Estévez, M. Á., & Lázaro, A. (2023). Pollen analysis reveals the effects of uncovered interactions, pollen-carrying structures, and pollinator sex on the structure of wild bee–plant networks. *Insect Science*.
- Tur, C., Sáez, A., Traveset, A., & Aizen, M. A. (2016). Evaluating the effects of pollinator-mediated interactions using pollen transfer networks: Evidence of widespread facilitation in south Andean plant communities. *Ecology Letters*, 19(5), 576–586.

- Verdugo Cárdenas, M. (2017). Análisis morfométrico de las microcuencas a las que pertenece el bosque y vegetación protectora Aguarongo (BVPA), influencia en el comportamiento hidrológico.
- Vintimilla Méndez, D. E. (2019). Variación en las características fenotípicas de semillas de *Oreocallis grandiflora* (Lam.) R. Br. De cuatro poblaciones de la provincia del Azuay.
- Wasserman, S., & Faust, K. (2013). Análisis de redes sociales. Métodos y aplicaciones (Vol. 10). CIS-Centro de Investigaciones Sociológicas.
- 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.
- Wei, N., Kaczorowski, R. L., Arceo-Gómez, G., O’Neill, E. M., Hayes, R. A., & Ashman, T.-L. (2021). Pollinators contribute to the maintenance of flowering plant diversity. *Nature*, 597(7878), 688–692.

## ANEXOS

1. Tabla de Centralidades Red de Transferencia - Aguarongo

Especies	degree	closeness	Weighted closeness	betweenness	Weighted betweenness
T. complanata	0.02	0.07	0.01	0.00	0.00
O. grandiflora	0.08	0.10	0.02	0.05	0.00
S. corrugata	0.12	0.11	0.03	0.08	0.00
V. stipularis	0.12	0.11	0.06	0.08	0.14
B. confertum	0.28	0.12	0.08	0.53	0.77
V. arguta	0.12	0.11	0.05	0.11	0.00
S. aurantiacum	0.12	0.11	0.06	0.08	0.09
B. arborea	0.10	0.10	0.04	0.07	0.00
T. longebracteatus	0.02	0.08	0.01	0.00	0.00
C. jussieui	0.02	0.09	0.05	0.00	0.00

2. Tabla de Centralidades Red de Transferencia - El Gullán

Especies	degree	closeness	Weighted closeness	betweenness	Weighted betweenness
G. punctatum	0.02	0.10	0.01	0.00	0.00
S. corrugata	0.02	0.07	0.01	0.00	0.00
V. stipularis	0.10	0.11	0.01	0.02	0.00
V. arguta	0.15	0.11	0.01	0.02	0.00
O. grandiflora	0.22	0.10	0.01	0.15	0.12
B. confertum	0.22	0.12	0.01	0.49	0.75
P. cumbalensis	0.12	0.12	0.01	0.29	0.13
B. arborea	0.10	0.11	0.00	0.02	0.00
M. rupestris	0.02	0.07	0.00	0.00	0.00
C. jussieui	0.02	0.10	0.00	0.00	0.00

### 3. Tabla de Centralidades Red de Transferencia - La Tranca

Especies	degree	closeness	Weighted closeness	betweenness	Weighted betweenness
B. arborea	0.02	0.09	0.00	0.00	0.00
V. stipularis	0.04	0.10	0.11	0.00	0.00
S. corrugata	0.06	0.10	0.02	0.00	0.00
O. grandiflora	0.12	0.12	0.03	0.16	0.00
B. confertum	0.31	0.13	0.37	0.34	0.77
V. arguta	0.25	0.13	0.07	0.34	0.23
S. aurantiacum	0.08	0.11	0.02	0.02	0.00
M. rupestris	0.06	0.11	0.01	0.11	0.00
C. jussieui	0.04	0.11	0.01	0.02	0.00

### 4. Tabla de Centralidades Red de Transferencia - Red acumulada

Especies	degree	closeness	Weighted closeness	betweenness	Weighted betweenness
G. punctatum	0.01	0.07	0.01	0.00	0.00
T. longebracteatus	0.01	0.07	0.00	0.00	0.00
M. rupestris	0.04	0.08	0.00	0.05	0.00
B. arborea	0.08	0.08	0.01	0.05	0.00
S. aurantiacum	0.08	0.08	0.02	0.00	0.00
O. grandiflora	0.13	0.08	0.03	0.00	0.06
B. confertum	0.22	0.09	0.03	0.70	0.80
V. arguta	0.16	0.08	0.03	0.05	0.09
V. stipularis	0.10	0.08	0.03	0.05	0.04
S. corrugata	0.08	0.08	0.02	0.00	0.00
P. cumbalensis	0.05	0.08	0.01	0.05	0.00
C. jussieui	0.04	0.08	0.01	0.05	0.00
T. complanata	0.01	0.05	0.00	0.00	0.00

5. Tabla de Centralidades Red de Transporte - Aguarongo

Especies	degree	closeness	Weighted closeness	betweenness	weighted betweenness
<i>O. grandiflora</i>	0.04	0.09	0.00	0.00	0.00
<i>M. rupestris</i>	0.07	0.10	0.00	0.07	0.00
<i>T. stenoura</i>	0.11	0.10	0.02	0.07	0.19
<i>S. corrugata</i>	0.15	0.10	0.04	0.19	0.00
<i>B. confertum</i>	0.19	0.11	0.05	0.31	0.12
<i>V. stipularis</i>	0.15	0.11	0.05	0.31	0.69
<i>V. arguta</i>	0.11	0.10	0.00	0.07	0.00
<i>B. arborea</i>	0.11	0.10	0.01	0.00	0.00
<i>T. complanata</i>	0.04	0.10	0.00	0.00	0.00
<i>C. jussieui</i>	0.04	0.07	0.00	0.00	0.00

6. Tabla de Centralidades Red de Transporte - El Gullán

Especies	degree	closeness	Weighted closeness	betweenness	Weighted betweenness
<i>D. empetrifolium</i>	0.02	0.05	0.00	0.00	0.00
<i>R. floribundus</i>	0.02	0.06	0.00	0.00	0.00
<i>P. cumbalensis</i>	0.04	0.06	0.06	0.04	0.10
<i>T. longebracteatus</i>	0.06	0.06	0.00	0.02	0.00
<i>S. corrugata</i>	0.08	0.07	0.08	0.08	0.00
<i>T. stenoura</i>	0.08	0.07	0.01	0.08	0.00
<i>V. stipularis</i>	0.10	0.07	0.03	0.17	0.00
<i>M. rupestris</i>	0.12	0.07	0.10	0.17	0.09
<i>B. confertum</i>	0.12	0.07	0.20	0.17	0.81
<i>V. arguta</i>	0.08	0.06	0.02	0.02	0.00
<i>T. complanata</i>	0.08	0.07	0.00	0.13	0.00
<i>G. punctatum</i>	0.08	0.07	0.07	0.08	0.00
<i>S. aurantiacum</i>	0.04	0.06	0.00	0.05	0.00
<i>O. grandiflora</i>	0.04	0.06	0.00	0.00	0.00
<i>G. glomerata</i>	0.02	0.06	0.00	0.00	0.00
<i>B. arborea</i>	0.02	0.05	0.00	0.00	0.00

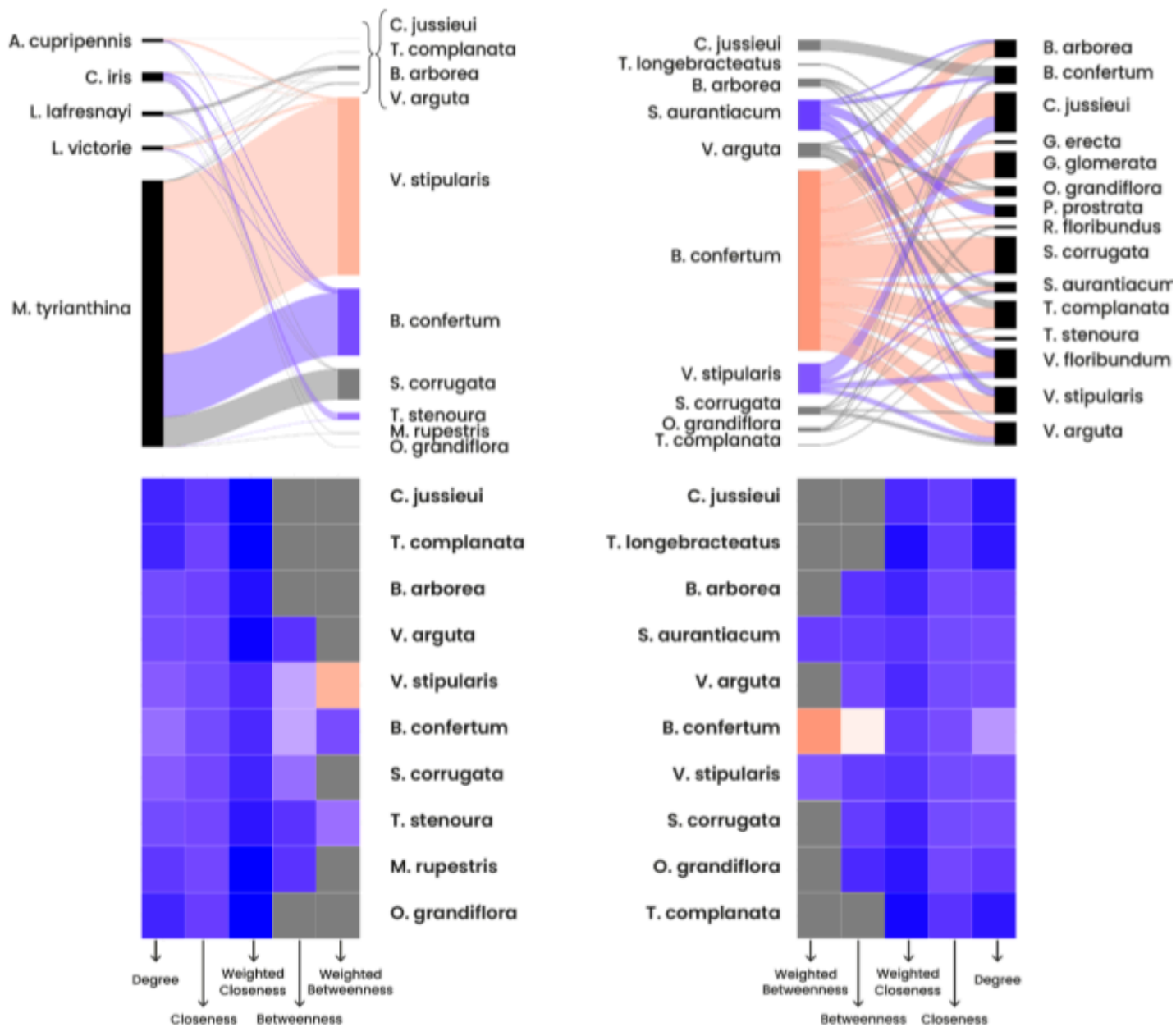
7. Tabla de Centralidades Red de Transporte - La Tranca

Especies	degree	closeness	Weighted closeness	betweenness	Weighted betweenness
<i>S. aurantiacum</i>	0.02	0.07	0.00	0.00	0.00
<i>P. cumbalensis</i>	0.03	0.07	0.00	0.00	0.00
<i>B. arborea</i>	0.07	0.07	0.00	0.00	0.00
<i>T. stenoura</i>	0.09	0.07	0.00	0.12	0.00
<i>O. grandiflora</i>	0.10	0.07	0.02	0.12	0.00
<i>V. stipularis</i>	0.10	0.07	0.17	0.12	0.15
<i>B. confertum</i>	0.14	0.07	0.31	0.12	0.60
<i>M. rupestris</i>	0.12	0.07	0.16	0.12	0.25
<i>S. corrugata</i>	0.10	0.07	0.15	0.12	0.00
<i>V. arguta</i>	0.09	0.07	0.01	0.12	0.00
<i>G. punctatum</i>	0.07	0.07	0.00	0.12	0.00
<i>R. floribundus</i>	0.03	0.06	0.00	0.00	0.00
<i>T. longebracteatus</i>	0.02	0.06	0.00	0.00	0.00
<i>G. glomerata</i>	0.02	0.07	0.00	0.00	0.00

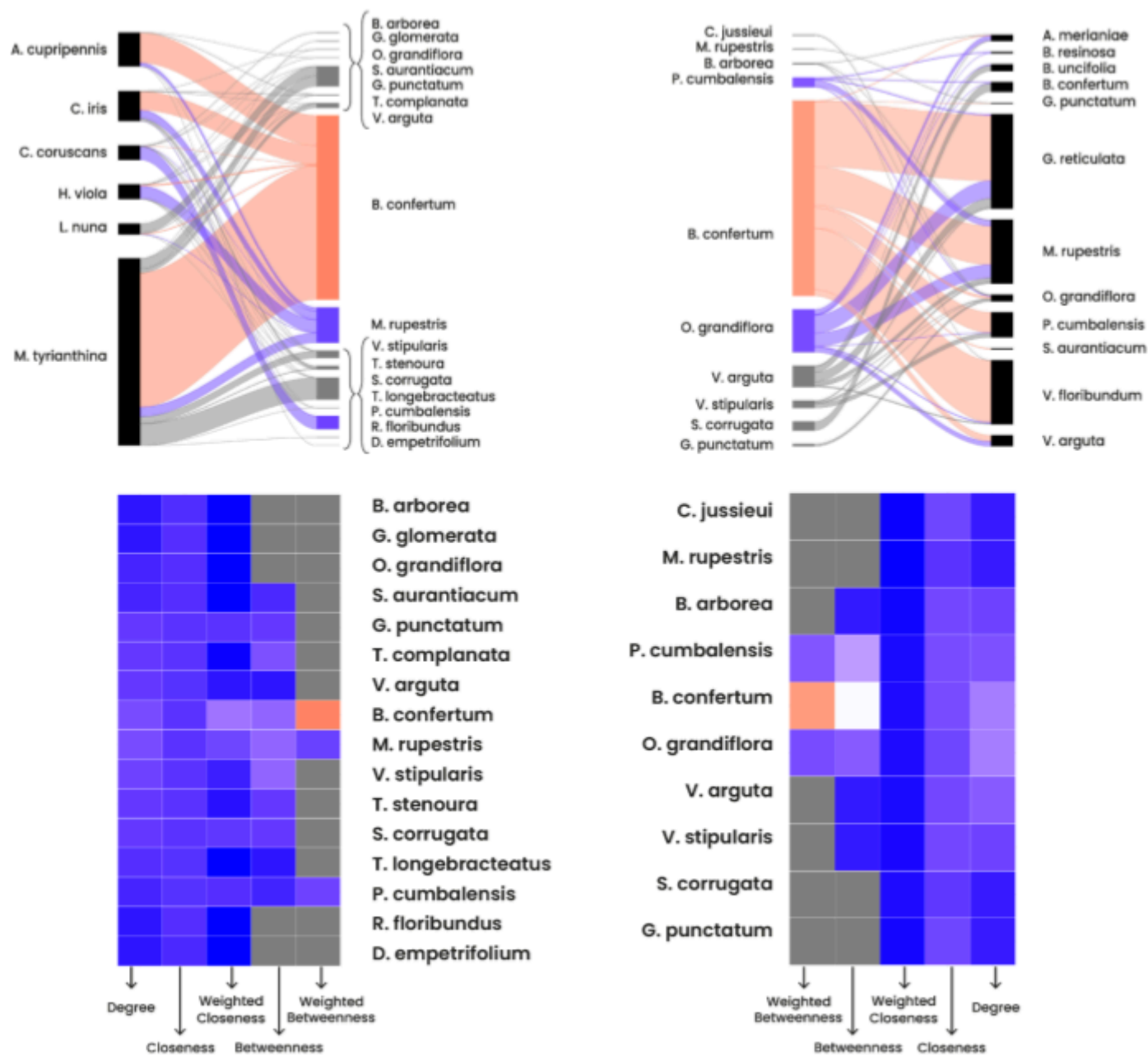
8. Tabla de Centralidades Red de Transporte - Red acumulada

Especies	degree	closeness	weighted closeness	betweenness	weighted betweenness
<i>C. jussieui</i>	0.01	0.05	0.00	0.00	0.00
<i>G. glomerata</i>	0.02	0.06	0.00	0.01	0.00
<i>S. aurantiacum</i>	0.03	0.06	0.00	0.07	0.00
<i>P. cumbalensis</i>	0.05	0.06	0.01	0.00	0.00
<i>G. punctatum</i>	0.06	0.06	0.02	0.10	0.00
<i>B. arborea</i>	0.08	0.06	0.01	0.10	0.00
<i>V. stipularis</i>	0.08	0.06	0.17	0.10	0.07
<i>S. corrugata</i>	0.09	0.06	0.10	0.10	0.00
<i>B. confertum</i>	0.12	0.06	0.21	0.10	0.91
<i>M. rupestris</i>	0.10	0.06	0.09	0.10	0.02
<i>V. arguta</i>	0.08	0.06	0.01	0.01	0.00
<i>T. stenoura</i>	0.08	0.06	0.01	0.10	0.00
<i>O. grandiflora</i>	0.07	0.06	0.01	0.10	0.00
<i>T. complanata</i>	0.05	0.06	0.00	0.10	0.00
<i>T. longebracteatus</i>	0.03	0.06	0.00	0.01	0.00
<i>R. floribundus</i>	0.02	0.05	0.00	0.00	0.00
<i>D. empetrifolium</i>	0.01	0.05	0.00	0.00	0.00

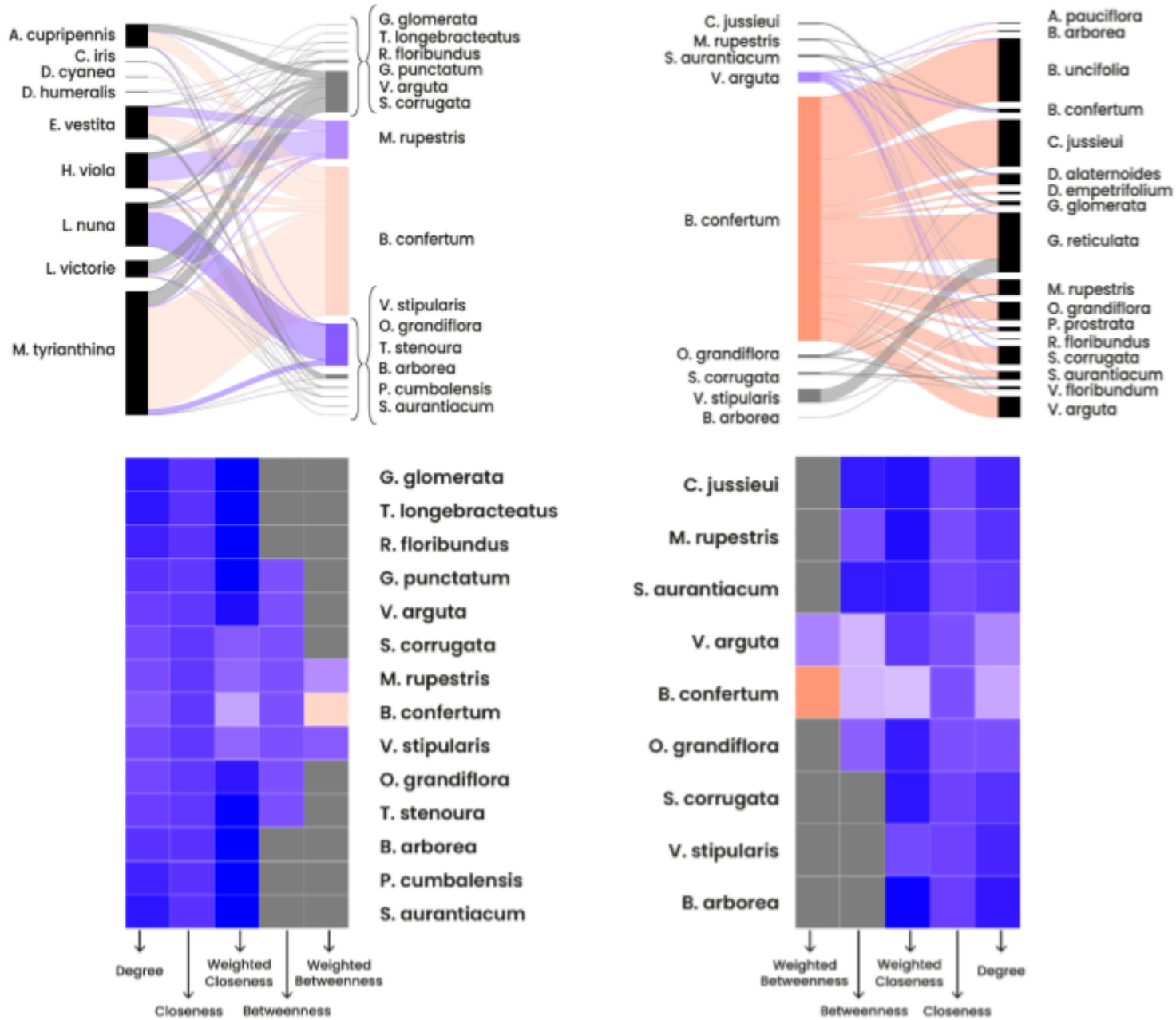
## 9. Mapas de calor de centralidades y redes de interacción - Aguarongo



# 10. Mapas de calor de centralidades y redes de interacción - El Gullán



11. Mapas de calor de centralidades y redes de interacción - La Tranca



12. Mapas de calor de centralidades y redes de interacción - Acumulado

