

RED DE POLINIZACIÓN DE UN BOSQUE ALTOANDINO EN TOTORO, CAUCA



JORGE MARIO BECOCHE MOSQUERA

**UNIVERSIDAD DEL CAUCA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN
MAESTRÍA EN BIOLOGÍA
POPAYÁN
2019**

RED DE POLINIZACIÓN DE UN BOSQUE ALTOANDINO EN TOTORÓ, CAUCA



JORGE MARIO BECOCHE MOSQUERA

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de
Magister en Biología

Director

Doctor Luis Germán Gómez Bernal
Profesor Titular Departamento de Biología

Asesora

Mg. Giselle Zambrano González
Profesora Titular Departamento de Biología

**UNIVERSIDAD DEL CAUCA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN
MAESTRÍA EN BIOLOGÍA
POPAYÁN
2019**

Dedicatoria

A mis padres y hermanos

AGRADECIMIENTOS

A mis padres por su paciencia, comprensión y apoyo.

A Luis Germán Gómez Bernal y Giselle Zambrano González por su asesoría, consejos y su valiosa amistad

A Rocío del Pilar Betancourt Hernández por su acompañamiento y apoyo incondicional.

A David Fernando Angulo Ortiz, por sus recomendaciones, sugerencias y acompañamiento.

Al profesor Giovanni Varona por su colaboración con el acceso al área de estudio.

Al grupo GECO por su acogida y apoyo.

A la fundación Rufford por la financiación de equipos.

A mis evaluadores Mónica B. Ramírez B. y Diego Macías P. por sus sugerencias y comentarios.

CONTENIDO

1	RESUMEN.....	11
2	ABSTRACT	12
3	INTRODUCCIÓN.....	13
4	PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	15
5	OBJETIVOS	17
5.1	Objetivo general	17
5.2	Objetivos específicos.....	17
6	MARCO TEÓRICO	18
6.1	Las redes de interacción mutualista	18
6.2	Potenciales polinizadores.....	20
6.3	Efectos de las actividades antrópicas sobre las interacciones mutualistas	22
6.4	Criterios para la conservación de la biodiversidad	23
7	ANTECEDENTES.....	25
8	METODOLOGÍA.....	28
8.1	Área de estudio	28
8.2	Registro e identificación de los componentes de la red	30
8.3	Parámetros estructurales de la red de polinización en el área de estudio	31
8.4	Identificación de especies clave en la estructura de la red.....	32
8.5	Topología de la red bajo escenarios de eliminación de especies.....	33
8.6	Análisis de resultados.....	36
9	RESULTADOS	37
9.1	Estructura de la red de potenciales polinizadores de un bosque altoandino en Totoró.....	37
9.2	Identificación de las especies clave en la estructura de la red	45

9.3	Estructura de la red de potenciales polinizadores en diferentes escenarios de pérdida de especies.....	47
10	DISCUSIÓN	56
11	CONCLUSIONES.....	64
12	RECOMENDACIONES	66
13	BIBLIOGRAFÍA	67
14	ANEXOS	79

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Ubicación de la zona de estudio en la vereda el Cofre, Totoró, Cauca..... 29
- Figura 2. Representación de la red de interacción bipartita entre plantas (verde) y animales (naranja), el ancho de los enlaces indica la intensidad de las visitas. En la columna izquierda (color verde) se representan las 53 especies de plantas y la columna derecha simboliza a las 47 especies de insectos (color naranja); las cinco especies de colibríes se distinguen por su respectiva ilustración adjunta. (Crédito de Ilustraciones: Heynen & Boesman (2018) (*Heliangelus exortis*); Heindl et al. (2018) (*Metallura tyrianthina*); Juan José Arango (2014) (*Aglaeactis cupripennis*); Züchner et al. (2018) (*Colibri coruscans*) y Andy Elliott (2018) (*Chaetocercus mulsant*))..... 37
- Figura 3. Matriz de interacciones indicando la intensidad de la interacción. Las filas representan las 53 especies de plantas y las columnas las 52 especies de animales. El color claro es una baja intensidad; y el oscuro es una alta frecuencia en la interacción..... 38
- Figura 4. Curva de interacciones acumuladas en un bosque altoandino en Totoró, Cauca. Se distingue que tanto las interacciones observadas S(est) como la curva de los estimadores ACE Mean y Chao 1 Mean aún no alcanzan una asíntota. 40
- Figura 5. Familias de plantas con mayor número de interacciones..... 41
- Figura 6. Géneros de plantas con mayor número de interacciones. 41
- Figura 7. Órdenes de animales (insectos – aves) con mayor número de interacciones. 42
- Figura 8. Matriz de interacción con módulos identificados por QuaBiMo (con pasos = 1E8; Q = 0,25) (Dormann & Strauss, 2014). Las filas representan las 53 especies de plantas y las columnas las 52 especies de animales. Los cuadrados más oscuros indican más interacciones observadas. Los cuadros rojos delimitan los cinco módulos. El primer módulo está conformado por las cinco especies de aves, mientras que es menos evidente un posible patrón ecológico para los otros módulos. 44
- Figura 9. Modelo nulo graficado para las métricas evaluadas en la red original. El eje X representa el valor del índice y el eje Y la densidad de modelos por cada unidad del índice. Se visualiza una línea como el valor observado (Obs.) y una campana con la distribución de los valores de las redes aleatorias generadas por el modelo

nulo (Esp.); la distancia entre ambas medias es significativamente diferente. Se representan los siguientes parámetros A) conectancia, B) especialización (H2'), C) anidamiento (NODF) e D) índice de asimetría de fuerza de interacción (ISA).

..... 48

Figura 10. Modelo nulo graficado para las métricas evaluadas en la red bajo el primer escenario de eliminación de especies. El eje X representa el valor del índice y el eje Y la densidad de modelos por cada unidad del índice. Se visualiza una línea como el valor observado (Obs.) y una campana con la distribución de los valores de las redes aleatorias generadas por el modelo nulo (Esp.); la distancia entre ambas medias es significativamente diferente. Se representan los siguientes parámetros A) conectancia, B) especialización (H2'), C) anidamiento (NODF) e D) índice de asimetría de fuerza de interacción (ISA)..... 50

Figura 11. Modelo nulo graficado para las métricas evaluadas en la red eliminando especies vegetales maderables. El eje X representa el valor del índice y el eje Y la densidad de modelos por cada unidad del índice. Se visualiza una línea como el valor observado (Obs.) y una campana con la distribución de los valores de las redes aleatorias generadas por el modelo nulo (Esp.); la distancia entre ambas medias es significativamente diferente. Se representan los siguientes parámetros A) conectancia, B) especialización (H2'), C) anidamiento (NODF) e D) índice de asimetría de fuerza de interacción (ISA). 52

Figura 12. Modelo nulo graficado para las métricas evaluadas en la red eliminando especies clave. El eje X representa el valor del índice y el eje Y la densidad de modelos por cada unidad del índice. Se visualiza una línea como el valor observado (Obs.) y una campana con la distribución de los valores de las redes aleatorias generadas por el modelo nulo (Esp.); la distancia entre ambas medias es significativamente diferente. Se representan los siguientes parámetros A) conectancia, B) especialización (H2'), C) anidamiento (NODF) e D) índice de asimetría de fuerza de interacción (ISA). 54

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Métricas a nivel de red. Se presentan los valores de Conectancia, H2 (especialización), NODF (anidamiento), ISA (índice de asimetría de fuerza de interacción), modularidad, pendiente de extinción (animales y plantas) y robustez (animales y plantas) calculados a partir de la red original. Se calcula la significancia (Sig.) de H2, NODF, ISA y Modularidad por medio del algoritmo de Patefield (1981).....	44
Tabla 2. Métricas evaluadas por cada especie de planta. Se presentan las diez especies de plantas con los valores calculados más altos de grado, centralidad y centralidad por intermediación para la escogencia de especies clave. Se distinguen (*) tres especies dentro de este grupo con los mayores valores.	46
Tabla 3. Métricas evaluadas por cada potencial polinizador. Se presentan las diez especies de animales con los valores calculados más altos de grado, centralidad y centralidad por intermediación para la escogencia de especies clave. Se distinguen (*) cuatro especies dentro de este grupo con los mayores valores.	47
Tabla 4. Modelo nulo para métricas evaluadas en la red original. Se registra la media esperada para la conectancia, especialización (H2'), anidamiento (NODF) e índice de asimetría de fuerza de interacción (ISA) generadas a partir del modelo nulo el cual difiere estadísticamente del valor calculado a partir de los datos registrados. Se presenta la desviación estándar (sd) de la distribución de los valores de las redes aleatorias generadas por el modelo nulo; el estadístico de Fisher (F) y el valor de significancia (p).	48
Tabla 5. Parámetros estructurales del bosque. Se muestran las siete especies vegetales con la mayor importancia estructural dentro del bosque en Totoró, se presentan los valores de frecuencia relativa (FR), densidad relativa (DR), dominancia relativa (DOR) e índice de valor de importancia (IVI).....	49
Tabla 6. Modelo nulo para métricas evaluadas en la red bajo el primer escenario de eliminación de especies. Se registra la media esperada para la conectancia, especialización (H2'), anidamiento (NODF) e índice de asimetría de fuerza de interacción (ISA) generadas a partir del modelo nulo el cual difiere estadísticamente del valor calculado a partir de los datos registrados. Se presenta la desviación estándar (sd) de la distribución de los valores de las redes	

aleatorias generadas por el modelo nulo; el estadístico de Fisher (F) y el valor de significancia (p). 51

Tabla 7. Modelo nulo para métricas evaluadas en la red eliminando especies vegetales maderables. Se registra la media esperada para la conectancia, especialización ($H2'$), anidamiento (NODF) e índice de asimetría de fuerza de interacción (ISA) generadas a partir del modelo nulo el cual difiere estadísticamente del valor calculado a partir de los datos registrados. Se presenta la desviación estándar (sd) de la distribución de los valores de las redes aleatorias generadas por el modelo nulo; el estadístico de Fisher (F) y el valor de significancia (p). 53

Tabla 8. Modelo nulo para métricas evaluadas en la red eliminando especies clave. Se registra la media esperada para la conectancia, especialización ($H2'$), anidamiento (NODF) e índice de asimetría de fuerza de interacción (ISA) generadas a partir del modelo nulo el cual difiere estadísticamente del valor calculado a partir de los datos registrados. Se presenta la desviación estándar (sd) de la distribución de los valores de las redes aleatorias generadas por el modelo nulo; el estadístico de Fisher (F) y el valor de significancia (p). 55

1 RESUMEN

La pérdida de conectividad biológica aumenta la vulnerabilidad de las dinámicas ecológicas. Uno de los procesos que resultaría gravemente afectado sería el de la polinización y resulta importante conocer quiénes participan en esta actividad ecológica para comprender el papel ejercido en estas redes de interacción. Existe un amplio desconocimiento de los principales actores de las redes de polinización en los bosques del país, por eso este estudio tiene como objetivo analizar las dinámicas estructurales de una red de potenciales polinizadores presentes en un relicto de bosque altoandino en Totoró, Cauca. Se registraron en campo interacciones entre plantas y potenciales polinizadores por medio de observación directa, posteriormente se elaboró una matriz de interacción, se evaluaron las métricas de la red y se simularon tres escenarios de pérdida de especies. Se registraron 53 especies de plantas y 52 de potenciales polinizadores entre insectos y aves con un esfuerzo de muestreo del 66%. La conectancia ($C=0,19$) y la especialización ($H2'=0,19$) fueron bajas indicando una red generalista. Se identificaron plantas como: *Freziera canescens*, *Gaiadendron punctatum*, *Persea mutisii* y animales como: *Bombus rubicundus*, *Heliangelus exortis*, *Chironomus* sp. y *Metallura tyrianthina* como especies clave, las cuales generan una mayor cohesividad en la estructura de la red. Los tres escenarios de eliminación de especies mostraron que se realiza una reorganización de las interacciones, pero también se da una pérdida secundaria de potenciales polinizadores en la estructura de la red. En consecuencia, es necesario implementar estrategias de restauración y conservación del bosque altoandino para el fortalecimiento de las interacciones planta animal y evitar la pérdida de especies.

Palabras clave: Polinización, bosque altoandino, redes de interacción

2 ABSTRACT

The loss of biological connectivity increases the vulnerability of ecological dynamics. One of the processes that would be seriously affected would be the of pollination and it is important to know who participates in this ecological activity to understand the role played in these interaction networks. There is a wide unknowledge of the main actors of pollination networks in the forests of the country, so this study aims to analyze the structural dynamics of a network of potential pollinators present in a high Andean forest in Totoró, Cauca. Plants and potential pollinators interactions Were recorded in the field through direct observation, an interaction matrix was elaborated. Network metrics were evaluated and three scenarios of species loss were simulated. I recorded 53 species of plants and 52 of potential pollinators among insects and birds with a sampling effort of 66%. The connectance ($C = 0,19$) and the specialization ($H_2' = 0,19$) were low indicating a generalist network. I identified plants as: *Freziera canescens*, *Gaiadendron punctatum*, *Persea mutisii* and animals as: *Bombus rubicundus*, *Heliangelus exortis*, *Chironomus sp.* and *Metallura tyrianthina* as key species, which generated greater cohesiveness in the structure of the network. The three species elimination scenarios showed that a reorganization of the interactions takes place, but there is also a secondary loss of potential pollinators in the structure of the network. Consequently, it is necessary to implement strategies for the restoration and conservation of the high Andean forest to strengthen animal-plant interactions and prevent the loss of species.

Keywords: Pollination, high Andean forest, interaction networks.

3 INTRODUCCIÓN

El bosque altoandino o bosque de niebla es un tipo de ecosistema, conformado por sistemas montañosos, una alta humedad relativa y una precipitación constante que generan variables microclimáticas únicas donde se pueden establecer organismos que no se encuentran en ningún otro ecosistema (Rangel-Ch., 2000). Este bioma se encuentra entre los más afectados por las presiones antrópicas que inciden negativamente sobre la interacción y magnitud de los factores bióticos y abióticos propios del bosque (Araújo & Rahbek, 2006), así como sobre la alta diversidad de endemismos que allí ocurren. En consecuencia las funciones y servicios ecosistémicos como la polinización, dispersión de semillas, secuestro de carbono, conservación de la biodiversidad y la protección de cuencas hidrográficas (Franquis & Infante, 2003) son vulnerables ante el riesgo que representa la pérdida de conectividad biológica.

Entre los procesos que podrían resultar afectados por pérdida de cobertura vegetal está la polinización, del cual dependen para su reproducción alrededor del 80% de las especies de angiospermas y donde la interacción con animales es su principal motor (Nates-Parra, 2016). Precisamente son estas complejas relaciones en las que se refleja la heterogeneidad del ecosistema donde la desaparición de alguno de sus componentes puede generar cambios bruscos en su dinámica (Bascompte *et al.*, 2006). Es conocido que los diferentes tipos de interacción intra e interespecífica son la base de la articulación de las especies en las comunidades y ecosistemas naturales (Bascompte & Jordano, 2007). Entre esas están las interacciones mutualistas, en la cual dos o más especies interactúan obteniendo un beneficio mutuo (Bascompte & Jordano, 2008). La migración, colonización de especies invasoras y la pérdida en la sincronía de las fenologías florales a causa del cambio climático afectarían gravemente la estabilidad de esta red de interacciones mutualistas (Dalsgaard *et al.*, 2013; Maglianesi & Jones, 2016).

En el país se siguen deforestando miles de hectáreas de bosque, que ponen en peligro a la biodiversidad; tan solo en el 2017 se deforestaron 219.973 hectáreas de las cuales el 66,5% pertenecían a la región amazónica (IDEAM, 2017). Esto a pesar de que Colombia ha establecido una normatividad para la protección de los

ecosistemas en el marco de su Constitución Política (Artículo 95, 1991), se ha hecho partícipe de la Declaración de Río sobre Medio Ambiente y Desarrollo promulgando sus principios de conservación y uso sostenible de los recursos naturales (ONU, 1992), ha creado la política nacional para la gestión integral de la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos (PNGIBSE, 2012) y elaboró el Plan Nacional de Restauración ecológica (MinAmbiente, 2015). Esto se debe en gran medida a la ausencia de información idónea que ilustre a los diferentes actores de la sociedad sobre las razones e importancia de conservar las plantas y animales en el ambiente. Adicionalmente la restauración y conservación del bosque no ha podido ser posible en muchas zonas del país, por ello es necesario el levantamiento de información de carácter ecológico que permita conocer las especies potenciales para el mantenimiento de la dinámica ecosistémica.

Dado que a la fecha las investigaciones se han centrado en la comprensión taxonómica de los bosques, es prioritario profundizar en la naturaleza de las redes de interacción ya que el desconocimiento de su estructura y función que cumplen no permiten dimensionar cuáles son las especies clave en la dinámica del ecosistema. Por eso es necesario caracterizar las interacciones y a partir de ello analizar cuáles son las especies potenciales para la conservación de este bosque.

Indicadores de impacto del estudio.

A partir del desarrollo de este estudio se conoció la estructura de la red de potenciales polinizadores de un bosque altoandino en Totoró, Cauca, las especies clave para la estructura de la red y el efecto sobre la red al eliminar especies bajo diferentes escenarios de pérdida de especies.

4 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Los organismos en la naturaleza se hallan sometidos a presiones de selección derivados de la competencia por la búsqueda de alimento, refugio y reproducción (Soler, 2002). Es conocido que los diferentes tipos de interacción intra e interespecífica son la base de la articulación de las especies en las comunidades y ecosistemas (Bascompte & Jordano, 2007). Entre esas está la interacción mutualista, en la cual dos o más especies interactúan obteniendo un beneficio mutuo (Bascompte & Jordano, 2008).

La regularidad ambiental en la que han evolucionado los ecosistemas tropicales permitió la conformación de redes complejas de interacción, las cuales son muy sensibles a los cambios (Tylianakis *et al.*, 2008). En la actualidad, esa regularidad ambiental está siendo afectada por factores como el cambio climático global, la extensión de la frontera agrícola y pecuaria que modifican las condiciones al interior de los ecosistemas (Rangel-Ch., 2000; Takemoto *et al.*, 2014).

La magnitud del cambio ambiental actual puede modificar la capacidad de adaptación de las especies de interior de bosque obligándolas a desplazarse en busca de climas más adecuados o desapareciendo (Lorente *et al.*, 2004). Entre las especies nativas que habitan bosques andinos y serían afectadas por los cambios ambientales están *Freziera canescens*, *Weinmannia mariquitae* y *Persea mutisii*. Adicionalmente hay otras especies que ya se encuentran en peligro de extinción como *Andigena hypoglauca* (Casi amenazada – NT), *Bombus rubicundus* (Datos deficientes – DD), *Tremarctos ornatus* (Vulnerable – VU), *Puma concolor* (Preocupación menor – LC), *Pudu mephistophiles* (Vulnerable – VU), *Tapirus pinchaque* (En peligro – EN) *Podocarpus oleifolius* (Preocupación menor – LC) (UICN, 2018). Si estas y otras especies se ven obligadas a cambiar abruptamente su rango de distribución o se extinguen se perdería la conectividad biológica perturbando la dinámica ecosistémica.

Lo anterior evidencia cómo las actividades del ser humano estarían ocasionando la migración o extinción de especies que cumplen funciones de importancia como la polinización, dispersión, activación de semillas, regeneración vegetal, sucesión vegetal, control poblacional (Araújo & Rahbek, 2006). Esta pérdida de especies

redunda en la descomposición de las redes de interacción y va en detrimento de la oferta de servicios ambientales como la polinización y dispersión de semillas.

Más de 40 millones de personas reciben beneficios y en buena medida su supervivencia depende del mantenimiento de las funciones que brindan las diferentes especies de flora y fauna que conforman las redes de interacción en los ecosistemas andinos tropicales (Herzog *et al.*, 2010). Se han planteado algunas estrategias como la restauración ecológica que surgen como una posibilidad para mitigar y reparar los daños ocasionados a los diferentes ecosistemas atendiendo al contexto biofísico, social, económico y político de cada área en particular (Vargas, 2008). Sin embargo, la selección de especies vegetales potenciales para este proceso se ve limitada a aspectos morfológicos o reproductivos de la planta y pocas veces a sus interacciones con los animales.

El desconocimiento de los diferentes tipos de redes interacción, su estructura y la función que cumplen en el ecosistema no permiten dimensionar cuáles son las especies clave en la dinámica del ecosistema. Por eso es necesario caracterizar las interacciones y a partir de ello analizar cuáles son las especies potenciales para la conservación de este bosque. Por lo anterior, con esta investigación se busca responder a las preguntas

¿Cuál es la estructura de la red de polinización de un bosque altoandino en Totoró, Cauca?

¿Cuáles son las especies clave para la estructura de la red de polinización?

¿Cuál es el efecto sobre la red de polinización al eliminar especies bajo diferentes criterios?

5 OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Analizar las dinámicas estructurales de una red de polinización en un bosque altoandino de Totoró, Cauca.

5.2 Objetivos específicos

- Determinar la estructura de la red de potenciales polinizadores de un bosque altoandino en Totoró, Cauca.
- Identificar las especies clave en la estructura de la red de potenciales polinizadores en el área de estudio.
- Evaluar los cambios en la estructura de la red de potenciales polinizadores en diferentes escenarios de pérdida de especies del bosque altoandino en Totoró Cauca.

6 MARCO TEÓRICO

Las interacciones mutualistas constituyen el sustento funcional de la biodiversidad en la tierra. La intervención de muchas especies en una trama de relaciones complejas permite la heterogeneidad del ecosistema. Sin embargo, dado el número de especies y de interacciones es un reto entender la organización y fragilidad de esas redes (Bascompte *et al.*, 2006; Olesen *et al.*, 2011). Los efectos que pueden tener las perturbaciones sobre estas redes son graves ya que pueden alterar la fenología, la distribución de las plantas o animales y/o la desaparición de sus consumidores (Herzog *et al.*, 2010). Estos procesos alteran la prestación de funciones y servicios ecosistémicos como la dispersión de semillas o la polinización de especies silvestres.

6.1 Las redes de interacción mutualista

Las interacciones mutualistas son la base del funcionamiento de los ecosistemas y del mantenimiento de su estructura jugando un papel central en la evolución de la biodiversidad terrestre. Por ejemplo, las redes de polinización y dispersión de semillas son parte vital para el funcionamiento de los bosques (Bascompte & Jordano, 2007, 2008). La complejidad de estas interacciones se caracteriza por estar compuesta de múltiples partes que interactúan entre sí, es por ello que se debe asumir el reto de comprender cómo funcionan estos sistemas y cuál es su robustez frente a las perturbaciones.

La aplicación de la teoría de redes a la ecología busca herramientas para representar y predecir la respuesta de estos sistemas a los efectos de diferentes procesos antrópicos (García, 2016). Dependiendo del diseño de muestreo implementado y a qué organismo se esté focalizando, se podrán obtener datos fitocéntricos o zoocéntricos con los que se construye una matriz traducible en una red de interacciones. A esta red se le pueden medir ciertos parámetros con los cuales se analiza su estructura y se interpreta la función que está cumpliendo cada componente dentro de la dinámica ecosistémica (Medel *et al.*, 2009)

Algunas de las métricas a nivel de red más utilizadas en el análisis de redes complejas (ponderadas o cuantitativas) de interacción mutualista son:

A nivel de especie

- 1) Grado: Número de especies a las que una especie está relacionada (Jordano, 1987). En las matrices de interacción planta-animal indican la generalización-especialización de cada especie (Bascompte & Jordano, 2008).
- 2) Centralidad: La centralidad es una familia de métricas relacionadas con la importancia relativa de cada nodo para la estructura de la red como un todo, pero siempre usando como base el número y el patrón de conexiones del nodo (Mello *et al.*, 2016).
- 3) Centralidad por intermediación: Calcula la intermediación (proporción de caminos más cortos a través de esta especie), pero en función de la representación ponderada de la red. Con esta métrica se muestra la importancia de las especies para la cohesividad de la red (Ramírez-B., 2013).

A nivel de red

- 1) Conectancia: Es la proporción de posibles enlaces realizados, considerando todas las especies en la red. Representa también la densidad global de interacciones (Jordano, 1987; Vázquez *et al.*, 2009).
- 2) Especialización (H_2'): Este índice se refiere a cómo las especies se especializan en cuanto a sus interacciones o muestran un alto grado de generalización en ellas (Blüthgen *et al.*, 2006).
- 3) Anidación: Es el grado en que las interacciones de especies menos conectadas son un subconjunto de las especies más conectadas (Bascompte *et al.*, 2003).
- 4) Asimetría de fuerza de interacción: Esta medida cuantifica el desequilibrio promedio (diferencia) entre las fuerzas de interacción (dependencias) de cada par de especies en la red (Bascompte *et al.*, 2006).

5) Pendiente de extinción: Es la pendiente hallada por la simulación de una secuencia de extinciones de especies dentro de un nivel trófico y calculando el número de extinciones secundarias en el otro nivel trófico (Ramírez-B., 2013) y se usa para determinar la sensibilidad del nivel superior a las extinciones en el nivel inferior (y viceversa) (Dormann *et al.*, 2017).

6) Robustez: Esta medida determina el área bajo la curva de extinción como una medida de la robustez del sistema a la pérdida de especies (Dormann *et al.*, 2017; Ramírez-B., 2013). El cálculo fue propuesto por Memmott *et al.* (2004) quien dedujo que la eliminación de un grupo de especies de un nivel trófico (por ejemplo, polinizadores) genera la extinción de varias especies en el otro nivel trófico (por ejemplo, plantas). Sin embargo, Burgos *et al.* (2007) modifica el cálculo desarrollando una medida cuantitativa de robustez con un solo parámetro el cual se define como el área bajo la curva de extinción (Dormann *et al.*, 2017).

7) Modularidad: Esta medida indica la existencia de grupos bien definidos de especies (compartimentos o módulos) con muchas relaciones intra-grupales y pocas inter-grupales (Olesen *et al.*, 2007).

Es importante considerar que para poder hacer uso de estas medidas, el muestreo debe abarcar en lo posible la mayoría de interacciones presentes en el sistema (Ramírez-B., 2013).

6.2 Potenciales polinizadores

Los polinizadores son valorados considerablemente por la importante función que desempeñan en los ecosistemas y el servicio que prestan a los sistemas agrícolas. Se ha cuantificado que contribuyen a la polinización del 75% de los cultivos y del 80% de las angiospermas a nivel mundial (Nates-Parra, 2016). Son miles de millones de dólares anuales en los cuales está valorado este servicio (Galai *et al.*, 2009). Por lo tanto, de llegar a desaparecer a causa de procesos como el cambio climático o la fragmentación total de los ecosistemas, no solo se afectarían gravemente los procesos ecológicos en los bosques, sino que también las pérdidas serían irreparables y millonarias para los agricultores.

Se le atribuye a los polinizadores algunas hipótesis tales como la diversificación de las angiospermas y mantenimiento de la estructura y función ecosistémica (Nates-Parra, 2016). El análisis de este proceso tan complejo se enmarca dentro de las redes de interacción mutualista. Éstas buscan conocer el papel de cada uno de los componentes de la red para contribuir en las iniciativas de restauración y conservación de las dinámicas ecosistémicas (García-Robledo, 2010).

Recientemente se está afrontando una grave problemática consistente en la desaparición de algunos grupos de polinizadores, específicamente las abejas. Aunque aún no está claro cuáles son las razones, se tienen algunos indicios en que el cambio climático y el uso indiscriminado de insecticidas pueden estar causando esta situación. Es por eso que en diferentes países entre ellos Colombia, se ha generado una iniciativa por la conservación de polinizadores, que busca promover el uso sostenible y la conservación de estos organismos en las diferentes regiones del país (Nates-Parra, 2016).

Se ha estimado que cerca de 250.000 especies de plantas angiospermas son polinizadas por aproximadamente 300.000 especies de vertebrados e invertebrados (Buchmann & Nabhan, 1996; Nates-Parra, 2016), sin embargo no todas las especies ni las interacciones estimadas se conocen a la fecha. Es por eso que se deben aunar esfuerzos por caracterizarlas.

Debido a la amplia variedad de grupos funcionales se debe tener especial cuidado al clasificar un organismo como polinizador. Se consideran potenciales polinizadores los organismos observados transportando polen desde la flor de una planta a otra, proceso que garantizaría la fecundación del gameto femenino. Para declarar el organismo como polinizador real es necesario realizar análisis de las cargas palinológicas y pruebas de viabilidad del polen que certifiquen la interacción. Sin embargo, existen otros organismos que interactúan con las flores, pero que no participan en el proceso de fecundación, a quienes se les considera como visitantes florales (Lara, 2014).

Es necesario aclarar el papel de los visitantes florales respecto a las relaciones funcionales con las plantas. Existen desde organismos polinívoros quienes se alimentan en estado adulto y larval de néctar o polen; se distinguen en esta categoría los potenciales polinizadores y los ladrones de néctar quienes extraen el néctar realizando orificios en la base de la flor (Dáttilo & Rico-Gray, 2018). También se pueden encontrar herbívoros los cuales acceden y consumen tejidos florales de las inflorescencias; depredadores o parasitoides que se encargan de depredar o parasitar los huevos, larvas e insectos y saprófagos que se alimentan de tejidos de la flor en descomposición (Gerrero, 2015).

Aunque es necesario conocer las interacciones reales de polinización que se dan en un ecosistema, es acertado identificar en primer lugar a los potenciales polinizadores ya que como lo menciona Dáttilo & Rico-Gray (2018) certificar la interacción polinizador - planta requiere procesos como la identificación del polen que suele llevar mucho tiempo y puede tornarse complicado en ecosistemas tropicales donde la diversidad de plantas es amplia; adicionalmente el procedimiento requiere comparaciones con palinotecas o secuenciación genética y existe un desconocimiento del nicho ecológico de cada especie. Por lo anterior, la determinación de potenciales polinizadores es clave para conocer de primera mano las interacciones planta- polinizador. Estos procedimientos deben ser realizados por investigadores expertos que puedan diferenciar todos los procesos que ocurren en la flor. Es necesario caracterizar este tipo de interacciones teniendo en cuenta diferentes aspectos de comportamiento del organismo al momento de la observación (Álvarez & Noval, 2017).

6.3 Efectos de las actividades antrópicas sobre las interacciones mutualistas

Se estima que en la región andina al menos el 50% de la biodiversidad no ha sido descrita, muchas especies podrían desaparecer debido a procesos de deforestación antes de ser descubiertas científicamente (Herzog *et al.*, 2010). Los ecosistemas de alta montaña y páramos son considerados prioritarios para su conservación por el alto número de endemismos y la generación servicios ecosistémicos como la regulación hídrica y almacenamiento de carbono. Sin embargo, el uso de la tierra está afectando

su estructura y funcionalidad ecológica siendo uno de los principales motores para la extinción y redistribución de especies.

El estudio de las redes mutualistas empieza a cobrar importancia debido a que la relación entre el medio ambiente y la estructura de las redes no ha sido bien entendida (Takemoto *et al.*, 2014). La pérdida de cobertura vegetal amenaza la integridad de las redes de polinización al desintegrar las relaciones entre plantas y polinizadores tanto fenológica como ecológicamente (Bascompte & Jordano, 2007). Las especies pueden responder de manera diferente a las perturbaciones, en una localidad se pueden modificar sus interacciones a través de una fenología cambiada y en otras sus distribuciones geográficas (Dalsgaard *et al.*, 2013). Se predice cierta resistencia de las especies generalistas porque su rango de interacciones es más amplio, mientras que las especialistas con interacciones específicas son más vulnerables ante las perturbaciones (Schleuning *et al.*, 2016).

Adicionalmente, la perturbación del hábitat por diversos factores como el cambio climático puede generar cambios en la diversidad funcional de polinizadores y modificación del nicho ecológico resultando en una menor eficacia del servicio ecosistémico de la polinización (Maruyama *et al.*, 2018).

Actualmente cobra fuerza el modelo desarrollado por Valiente-Banuet *et al.* (2015) quienes indican como las interacciones entre especies pueden extinguirse antes que la extinción de especies debido a las perturbaciones en el ecosistema y esto podría configurarse como una señal de alerta temprana para detectar los umbrales de pérdida de hábitats donde sería irreversible el daño ecológico. El análisis de estas estructuras ecológicas son fundamentales para el estudio sobre la persistencia y recuperación de la comunidad frente a perturbaciones.

6.4 Criterios para la conservación de la biodiversidad

Se establecen estos criterios con el objeto de tenerlos en cuenta al momento de seleccionar especies que podrían perderse bajo diferentes escenarios posibles de extinción.

La conservación de la biodiversidad es uno de los principales retos que afronta el ser humano en la actualidad. Según la Política Nacional para la Gestión Integral de la Biodiversidad y sus Servicios Ecosistémicos (PNGIBSE, 2012), la conservación debe ser entendida y gestionada a partir del balance entre la generación de conocimiento, restauración, uso sostenible y acciones de preservación.

La generación de estrategias de conservación debe involucrar el conocimiento de lo que se tiene, es decir un conocimiento previo de los componentes del ecosistema objetivo y recientemente también ha surgido interés por conocer sus interacciones (Gasca & Torres, 2013).

Otro criterio para la conservación surge a partir de la restauración ecológica de un ecosistema que ha sido degradado o destruido donde se intenta recuperar su integridad traducida en la estructura y función basada en la biodiversidad y salud ecológica (Murcia & Guariguata, 2014). El análisis de la red de potenciales polinizadores de un bosque podrá indicar cuales son las especies que atraen más organismos, que grupo de plantas son las más vulnerables a las perturbaciones y quienes contribuyen a la conectividad ecológica con el fin de recuperar la estructura y función del ecosistema (Dixon, 2009).

Adicionalmente el uso indiscriminado de los recursos bióticos del ecosistema por parte de las comunidades está generando la desaparición de variadas especies. El uso sostenible de estos recursos es una estrategia implementada para la conservación de especies en categoría de amenaza o usadas sin ningún control por parte de una comunidad.

Por último, las acciones de conservación están orientadas a preservar diferentes tipos de ecosistemas. Esto se realiza por medio de la declaración de áreas naturales protegidas escogidas con base en la presencia de alguna especie en peligro de extinción, carismática o prestación de algún servicio ecosistémico (Gasca & Torres, 2013). Es de esta manera como se pretende que estos cuatro criterios generen la conservación de los ecosistemas y a su vez mantengan o incrementen su resiliencia.

7 ANTECEDENTES

Las investigaciones en el continente americano sobre redes de polinización se han realizado en variados ecosistemas. Hacia el norte se registran trabajos en Estados Unidos, Canadá, México y países centroamericanos (Barrett & Helenurm, 1987; Ingversen, 2006; C. Lara, 2006; Motten, 1982), en los cuales caracterizaron las interacciones entre plantas y polinizadores para estudiar las dinámicas temporales de floración y analizar parámetros estructurales de la red de polinización.

En el neotrópico se han investigado las redes de polinización en países como Venezuela, Brasil y Ecuador (Las-Casas *et al.*, 2012; Philipp *et al.*, 2006; Ramirez & Brito, 1992; Vizentin-Bugoni *et al.*, 2016), donde los trabajos más recientes se han centrado en la medición de patrones de polinización respecto a muestreos fitocéntricos. En países suramericanos como Chile y Argentina, también se han realizado algunos registros donde se tiene una especial atención por la variación de patrones de polinización en rangos altitudinales de la cordillera de los Andes (Kalin *et al.*, 1982; Medan *et al.*, 2002; Smith-Ramírez *et al.*, 2005). En Perú, Gonzalez & Loiselle (2016) encontraron como la fenología de las plantas es el factor que mejor explica las frecuencias de anidación e interacción y cualquier modificación a causa de fenómenos como el cambio climático puede alterar la dinámica ecológica y evolutiva de las redes de polinización. En Ecuador comprobaron como la disponibilidad de recursos puede llegar a modificar el nicho ecológico y los servicios de polinización y en consecuencia este cambio de comportamiento en el forrajeo de los consumidores perjudica la estabilidad de la red y el funcionamiento del ecosistema (Tinoco *et al.*, 2016).

En Brasil se ha trabajado con una mayor profundidad sobre los parámetros y la respuesta de las redes mutualistas a diversos factores; trabajos como el de Vizentin-Bugoni *et al.* (2014) y Silveira-Vitória *et al.* (2017) han encontrado que la abundancia de especies no siempre es el impulsor más importante de las interacciones en las comunidades a diferencia de los enlaces prohibidos, concordancia morfológica, superposición fenológica e historia evolutiva que imponen restricciones a las interacciones entre especies cobrando una mayor importancia en la estructuración de la red ecológica. Adicionalmente se han investigado algunos parámetros como la

especialización de las redes la cual disminuye significativamente hacia las latitudes tropicales sugiriendo una mayor tolerancia contra las extinciones en las comunidades tropicales que en las templadas (Schleuning *et al.*, 2012).

En Colombia se han realizado algunas investigaciones en diferentes regiones, analizando aspectos coevolutivos de la relación planta-animal y como se ven afectados por la perturbación del hábitat (Amaya-Márquez *et al.*, 2001; Gutierrez & Rojas, 2001; León-Camargo, 2013; Rosero, 2003). Sin embargo, las investigaciones que estudian los parámetros estructurales de redes de polinización son escasos en el país. Se registra el de Rodríguez-Flores *et al.* (2012) quienes evaluaron la red de polinización de una comunidad de colibríes en la amazonía colombiana donde encontraron una red de estructura asimétrica y fuertemente anidada atribuida a la abundancia y convergencia fenotípica.

Se encuentran algunos trabajos realizados a nivel continental los cuales han tenido en cuenta estudios realizados en Colombia para sus análisis. Maruyama *et al.* (2016) investigaron el papel de las plantas exóticas en las redes mutualistas de plantas y colibríes encontrando una mayor riqueza de interacciones con dichas plantas que con las nativas lo que generaría una modificación en la dinámica ecológica y evolutiva de la red. Por otro lado, Maruyama *et al.* (2018) también ha investigado como los factores ambientales afectan la estructura de la red de interacción al influir en la diversidad funcional de las comunidades ecológicas encontrando que el ambiente ejerce efectos indirectos para la modificación del nicho ecológico mediado por la diversidad de rasgos del consumidor y la riqueza de recursos; comprender el papel funcional de cada especie puede permitir una mejor evaluación de la asociación entre la estructura de la comunidad, el funcionamiento del ecosistema y las respuestas a las perturbaciones.

Por último, se resalta el trabajo de Ramírez-B. (2013) en el departamento del Cauca; ella estudió los aspectos determinantes de la participación de *Eriocnemis mirabilis* en una red de interacciones mutualistas a partir de su descripción topológica y simulación de extinción aleatoria y selectiva de las especies. En esa investigación se encontró que *E. mirabilis* es una de las principales especies de la red, que por su alto grado de conectividad y centralidad es esencial para el mantenimiento de la estructura y función

del ecosistema; por lo tanto, si esta especie desapareciera generaría una extinción en cascada de los demás componentes participantes en la red. Adicionalmente, Ramírez-B. *et al.* (2017) también describe la importancia de la investigación de redes con enfoque zoocéntrico y especies en peligro de extinción; su estudio encontró una mayor riqueza de interacciones por medio de la identificación de cargas polínicas que por el registro de visitas florales; la especie más abundante *E. mirabilis*, amenazada de extinción, fue la mayor contribuyente destacándola como la más importante estructuralmente dentro de la red de polinización evaluada al interior de un área protegida.

El limitado número de trabajos realizados en el país y más aún hacia la región altoandina, muestra la necesidad de intensificar su investigación y conocer de manera más profunda su dinámica en el ecosistema.

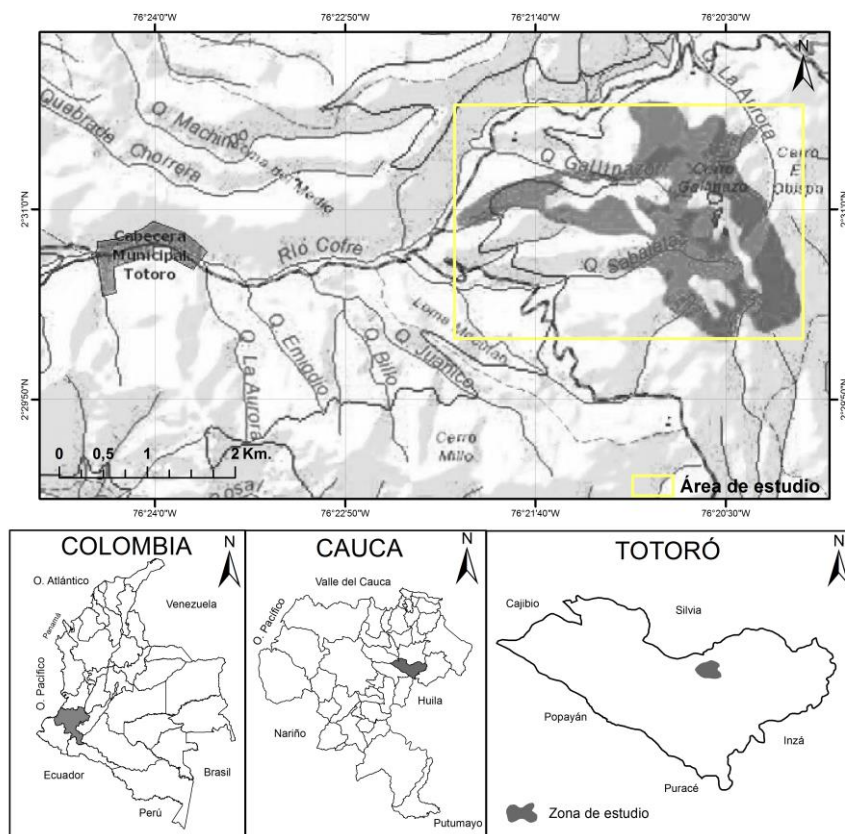
8 METODOLOGÍA

8.1 Área de estudio

La vereda El Cofre se encuentra ubicada en el municipio de Totoró haciendo parte del Resguardo Indígena de Totoró. El municipio con coordenadas geográficas 2°30'N - 76°24'W, colinda por el norte con Cajibío y Silvia, por el este con Inzá, hacia el sur con el área en litigio entre los departamentos de Cauca y Huila, al igual que con Puracé y Popayán y por el oeste con Popayán y Cajibío (Figura 1). La mayor parte del territorio se caracteriza por ser montañosa permitiendo encontrar topografía que va desde ligera hasta fuertemente ondulada, escarpada y quebrada. Su relieve hace parte de la cordillera central exhibiendo pendientes que varían entre los 3 y 70 grados. Posee alturas desde los 1800 y por encima de 3400 m.s.n.m. La temperatura oscila entre los 8 y 14 °C. El municipio posee una precipitación promedio anual de 2000 mm (Arcos, 2009; Becoche-M. *et al.*, 2018; Martínez, 2011).

Totoró está influenciado por la subcuenca hidrográfica del río Cofre, afluente del río Cauca y a su vez principal fuente de servicios para la población residente. Sus suelos están formados a partir de cenizas volcánicas, las cuales descansan sobre rocas ígneas, andesitas, basaltos y diabasas; caracterizados por estar de bien a moderadamente drenados, presenta procesos erosivos evidentes en algunos sectores provocados por reptación, solifluxión y nichos de deslizamientos (Arcos, 2009).

Figura 1. Ubicación de la zona de estudio en la vereda el Cofre, Totoró, Cauca



Su área aproximada es de 7 ha. Ésta presenta una cobertura vegetal dentro del complejo Guanacas, Puracé, Coconucos correspondiente al bosque alto andino según Rangel (2000), selva andina según Cuatrecasas (1958) y Bosque muy húmedo montano (Bmh-MB/T) bajo según Holdridge (Holdridge, 1947). Posee una importante riqueza biótica y ecosistémica, por ser un área de contacto entre las biotas andinas y paramunas. La cuenca hidrográfica del río Cofre y afluente del río Cauca es el principal prestador de servicios ecosistémicos en la zona; presentándose así actividades extractivas que elevan significativamente la deforestación y contaminación hídrica.

La zona de muestreo se ubica entre 2800 y 3300 m.s.n.m., en el cuadrante con coordenadas 2°30'50" N, 76°20'14" W y 2°31'44" N, 76°21'18" W. La precipitación promedio anual es de 2000 mm presentándose una estacionalidad climática correspondiente a un esquema bimodal, donde la mayor precipitación se presenta en los meses de abril a mayo y la escasas de régimen de lluvias en los meses de noviembre a enero (Martinez, 2011). La zona presenta una humedad relativa entre el

79.3 y 83.1%. La temperatura promedio anual está entre 9 y 13°C. Este punto posee una pendiente entre 20 y 70%. Se llega por la vía que conduce al municipio de Totoró.

8.2 Registro e identificación de los componentes de la red

Se realizaron 6 salidas de campo y se muestrearon 10 transectos de 100 x 2 metros establecidos al azar y separados entre sí por 50 metros. Se registraron las interacciones con observaciones en campo de plantas ornitófilas y entomófilas en estado de floración durante 30 minutos para cada individuo por especie buscando obtener el mayor número de interacciones (Vizentin-Bugoni *et al.*, 2016).

Se tuvo en cuenta muestrear el mismo número de individuos por cada especie de planta (2 individuos) y estandarizar los horarios de muestreo para todos los días trabajados. Cada planta visitada se marcó con una cinta visible para volver a observar durante cada salida de campo por 30 minutos para un total de 360 minutos (6 horas) de observación por especie de planta. Adicionalmente se complementaron las observaciones con los recorridos hacia cada transecto evaluando durante 30 minutos nuevas especies de plantas florecidas. Lo anterior a fin de registrar el mayor número de interacciones que se realizan en el bosque (insectos, colibríes) (Ramírez-B., 2013; Vizentin-Bugoni *et al.*, 2016) En total se realizaron 318 horas de observación por todas las salidas y plantas registradas.

El procedimiento para clasificar como potencial polinizador un organismo durante las interacciones consistió en una observación minuciosa por parte del investigador donde se percibieron todos los procesos llevados a cabo en la flor. Se establecieron tres conductas únicas para definir potenciales polinizadores; éstas fueron detallar el comportamiento de forrajeo, la presencia de polen adherido al cuerpo del organismo y el seguimiento del movimiento del mismo en las flores (Álvarez & Noval, 2017).

La vegetación de la zona de estudio se identificó con base en Arcos (2009); cuando no fue posible su identificación en campo, se colectó y llevó el material, al Herbario CAUP de la Universidad del Cauca y la determinación se confirmó con expertos.

El registro de aves se realizó con ayuda de binoculares Bushnell de 50x10 y los transectos se georreferenciaron con un GPS Garmin 62 st.; su determinación se realizó con ayuda de la guía de Hilty & Brown (2001).

Los insectos que no se lograron identificar en campo fueron colectados con una red entomológica y depositados en viales de vidrio al 70% para su traslado. Se procedió a realizar su identificación con ayuda de un estereoscopio AmsCope 90X y diversas guías como las de Borror *et al.* (1989); González *et al.* (2005); Serna (1996); Smith-Pardo & Vélez (2008) y Wolf (2006), algunos nombres fueron confirmados por expertos.

8.3 Parámetros estructurales de la red de polinización en el área de estudio

En primer lugar, se realizó una matriz de interacciones donde los vectores columna representan especies de animales (potenciales polinizadores) y los vectores fila representan plantas (con flores). Esto se realizó para cada especie animal con el objeto de mantener un registro de las especies de plantas con las que ella interactúa de una manera ordenada. En esta matriz se realizaron registros de frecuencia de interacciones; es decir, se registró el número de visitas para cada especie a lo que se le denomina grado (k) (Medel *et al.*, 2009).

Se describió la red construida a partir de los registros hechos en campo.

Para determinar si el muestreo de interacción fue robusto se realizó una curva acumulada de interacciones registradas (Medel *et al.*, 2009).

Posteriormente se representaron las redes gráficamente por medio del Bipartite 2.08 (Dormann *et al.*, 2008, 2009) mediante el software R project (Team R Core 2015) con el fin de obtener una clara visualización de los patrones de la red.

Se identificaron grupos taxonómicos de plantas y animales con el mayor número de interacciones. Adicionalmente se identificaron el número especies de plantas para cada estrato del bosque para una mejor interpretación de la dinámica ecológica del bosque.

Se calculó la conectancia, especialización, anidamiento, asimetría de la interacción, modularidad (usando el algoritmo de QuaBiMo (Dormann & Strauss, 2014), pendiente de extinción y robustez para la red en general (descritas antes).

8.4 Identificación de especies clave en la estructura de la red

En este estudio se consideró como especies clave en la estructura de la red de potenciales polinizadores aquellas que tengan las mayores medidas de centralidad a nivel de especie. Los criterios que se utilizaron son:

-Las especies con mayor grado (k), que define el número de especies a las que una especie está relacionada (Jordano, 1987). En las matrices de interacción planta-animal indican la generalización-especialización de cada especie (Bascompte & Jordano, 2008). Una matriz de interacciones R tiene I interacciones y k_i o k_j interacciones por cada especie de animal o planta, respectivamente. Estos valores de k_i o k_j interacciones/especie se denominan el grado de cada nodo (Bascompte & Jordano, 2007).

-Especies con mayor centralidad, que mide la proximidad relativa de cada nodo en la estructura de la red con respecto a los demás, pero siempre usando como base el número y el patrón de conexiones del nodo (Mello *et al.*, 2016). Valores altos indican que la especie evaluada se ubica en posiciones centrales de la red (Ramírez-B. *et al.*, 2017).

Se calcula mediante la fórmula:

$$BC_i = 2 \sum_{j < k; i \neq j} \frac{g_{jk(i)}/g_{jk}}{(n-1)(n-2)},$$

donde BC de una especie i es la fracción de rutas más cortas entre todos los pares de especies en la red, que pasan a través de i , n es el número de especies en la red, g_{jk} es el número de rutas más cortas que unen dos especies y $g_{jk}(i)$ es el número de esas rutas más cortas entre g_{jk} que pasan por i (Martín-González *et al.*, 2010).

-Especies con mayor centralidad por intermediación, que revela la importancia de un nodo como conector entre diferentes partes de la red, por lo tanto, nodos con valores mayores a cero conectan áreas de la red que de otra manera estarían esparcidos o totalmente desconectados. Se muestra la importancia de las especies para la cohesividad de la red (Newman, 2004; Ramírez-B., 2013).

8.5 Topología de la red bajo escenarios de eliminación de especies

Para evaluar la reorganización (rewiring) (CaraDonna *et al.*, 2017; Ponisio *et al.*, 2017) en los patrones estructurales de la red al tener en cuenta criterios de conservación de las especies evaluadas, se realizó la eliminación de especies de plantas y animales teniendo en cuenta los siguientes aspectos:

-Se eliminaron especies vegetales teniendo en cuenta los mayores valores estructurales del bosque como: frecuencia relativa (FR) (0-100), densidad relativa (DR) (0-100), dominancia relativa (DoR) (0-100) e índice de valor de importancia (IVI) (0-3) calculadas por Arcos (2009) en su trabajo del área estudiada.

-También se eliminaron las especies vegetales maderables más utilizadas por la comunidad determinadas en el trabajo realizado por Arcos (2009) y corroboradas por habitantes de la zona. Estas especies fueron: *Meliosma novogranatensis*, *Weinmannia mariquitae*, *Miconia orcheotoma*, *Miconia theizans*, *Gaiadendron punctatum*, *Palicourea amethystina*, *Ilex* sp., *Palicourea heterochroma*, *Freziera canescens*, *Panopsis* cf. *hernandezii*, *Bejaria mathewsii*, *Persea mutisii*, *Gynoxys columbiana* y *Saurauia bullosa*.

-Eliminación de especies clave identificadas en la red original.

Con cada uno de los anteriores escenarios se construyó una nueva red y se calculó la conectancia, especialización, anidamiento y asimetría de la fuerza de interacción, pendiente de extinción y robustez; las cuales se describen en seguida.

-Conectancia (C): Se refiere al total de interacciones registradas, frente al número de interacciones posibles; $C = I / (P \times A)$ donde I es el número de interacciones observadas, P el número de especies de plantas y A el número de especies animales. A medida que incrementa la riqueza de especies de una comunidad (P + A), incrementa también el número de interacciones registradas (I) pero la conectancia disminuye exponencialmente (Jordano 1987; Ramírez-B, 2013).

-Especialización (H_2): Este índice describe cómo las especies restringen sus interacciones de aquellas esperadas aleatoriamente en función de la disponibilidad del socio (Ramírez-B. *et al.* 2017). Va desde cero (0) donde todas las especies interactúan con los mismos compañeros a uno (1) donde cada especie interactúa con un subgrupo particular de compañeros (Blüthgen *et al.*, 2006; Ramírez-B., 2013).

-Anidamiento (NODF): Este índice representa el grado en que las interacciones de especies menos conectadas son un subconjunto de las especies más conectadas (Bascompte *et al.*, 2003). Va de cero (0) para cuando no hay anidamiento a cien (100) para cuando hay un perfecto anidamiento (Ramírez-B, 2013). El anidamiento en redes mutualistas es importante para entender los patrones coevolutivos en comunidades ricas en especies. Las implicaciones de esta aproximación a la estructura de las redes es importante para los estudios de coevolución, ecología de comunidades y ecología de la conservación (Rico-Gray, 2007).

-Asimetría de fuerza de interacción: Esta medida cuantifica el desequilibrio promedio (diferencia) entre las fuerzas de interacción (dependencias) de cada par de especies en la red. Un valor positivo indica una mayor especialización de los consumidores que de los recursos (los polinizadores dependen más de plantas específicas que viceversa), y un valor negativo, una mayor especialización de las plantas que de los polinizadores (Bascompte *et al.*, 2006).

-La pendiente de extinción funciona en una secuencia aleatoria repetida de extinciones de especies (dentro de un nivel trófico), y calcula el número de extinciones secundarias (en el otro nivel). Luego se promedia y se grafica la proporción de los que persisten (en el eje Y) en regresión contra la proporción de los exterminados (en

el eje X). Cuanto mayor sea la pendiente, más sensibilidad a la extinción habrá en el otro nivel trófico (Dormann *et al.*, 2017).

-El cálculo del área bajo la curva de extinción corresponde a un parámetro reestructurado por Burgos *et al.* (2007) donde $R=1$ corresponde a una curva que disminuye muy suavemente hasta el punto en el que se eliminan casi todas las especies animales lo que sería consistente con un sistema muy robusto, donde la mayoría de especies de plantas sobreviven incluso si una gran parte de las especies de animales son eliminadas. Por otro lado, $R=0$ es un sistema que decrece abruptamente tan pronto alguna especie es eliminada, esto es consistente con un sistema frágil en el que, por ejemplo, incluso si se elimina una fracción muy pequeña de las especies animales, la mayoría de las plantas pierden todas sus interacciones y se extinguen (Dormann *et al.*, 2017; Ramírez-B., 2013).

Para evaluar la importancia de las métricas se compararon los valores observados con los generados de cada red por medio de modelos nulos (Dormann *et al.*, 2009) para determinar si se genera una reorganización (rewiring) en los patrones de la red o se dan al azar (CaraDonna *et al.*, 2017; Ponisio *et al.*, 2017).

Para la implementación de este modelo se tuvo en cuenta el protocolo propuesto por García (2013) y Gotelli (2000) resumido en seis pasos principales:

- 1) Construir una matriz a partir de la cual se generarán las predicciones de teorías ecológicas (la predicción más usual es que “la coexistencia de especies no es aleatoria y tiene menor probabilidad de coexistencia que las comunidades ensambladas al azar”).
- 2) Definir algunas métricas a nivel general de red para describir numéricamente el modelo de coexistencia.
- 3) Medir el valor observado de la métrica (X_{obs}) para la matriz de datos.
- 4) Aleatorizar la matriz de datos con un modelo nulo y calcular el valor simulado (X_{sim}) para la matriz aleatoria.
- 5) El paso anterior se debe repetir n veces (usualmente 1000) para obtener un histograma de frecuencias de X_{sim} . Este histograma representa el rango de valores esperados para X_{obs} .

6) Posteriormente se debe realizar un método de inferencia estadística para interpretar X_{obs} . Calcular la probabilidad (p) de que $X_{sim} \leq o \geq X_{obs}$ e interpretar los resultados si se asume que la Hipótesis nula (H_0) existencia de aleatoriedad es cierta o la hipótesis alternativa (H_1) donde existiría un patrón natural.

8.6 Análisis de resultados

Se obtuvo la matriz de interacciones con la que posteriormente se graficaron las redes y se calcularon sus métricas. Estas últimas son presentadas en tablas debidamente rotuladas.

Los índices a nivel de especie y para la red en general calculados a partir de la eliminación de especies bajo criterios de conservación también fueron presentados en tablas.

Los modelos nulos se calcularon teniendo en cuenta la metodología de García (2013) y Gotelli (2000). Con el fin de evaluar el nivel de significancia se compararon las métricas observadas a nivel de red con 1000 modelos nulos generados con el algoritmo de Patefield (1981), el cual usa totales marginales fijos para distribuir las interacciones y producir un conjunto de redes donde todas las especies están asociadas al azar (Blüthgen *et al.*, 2008); éste se calculó mediante el paquete Bipartite en el software R (Dormann *et al.*, 2017). Se presentó una tabla con los resultados obtenidos. También se realizó una discusión sobre las implicaciones que tiene la reorganización de especies bajo los criterios evaluados.

9 RESULTADOS

9.1 Estructura de la red de potenciales polinizadores de un bosque altoandino en Totoró

La red de potenciales polinizadores del bosque altoandino en Totoró está compuesta por 53 especies de plantas y 52 especies de animales entre colibríes e insectos (Anexo 1). Se observaron 524 interacciones de las 2756 (53x52) posibles, estas se representan en una red de interacción bipartita (Figura 2). La intensidad de visitas entre animales y plantas fue variable, pero se distinguen parejas de especies como *Gaiadendron punctatum* y *Sphecodes* sp. las cuales registran mayor número de visitas (Figura 3). La elaboración de la curva de interacciones acumulada (Figura 4) indica que se obtuvo una representatividad del 66,3%.

Figura 2. Representación de la red de interacción bipartita entre plantas (verde) y animales (naranja), el ancho de los enlaces indica la intensidad de las visitas. En la columna izquierda (color verde) se representan las 53 especies de plantas y la columna derecha simboliza a las 47 especies de insectos (color naranja); las cinco especies de colibríes se distinguen por su respectiva ilustración adjunta. (Crédito de Ilustraciones: Heynen & Boesman (2018) (*Heliangelus exortis*); Heindl et al. (2018) (*Metallura tyrianthina*); Juan José Arango (2014) (*Aglaeactis cupripennis*); Züchner et al. (2018) (*Colibri coruscans*) y Andy Elliott (2018) (*Chaetocercus mulsant*)).

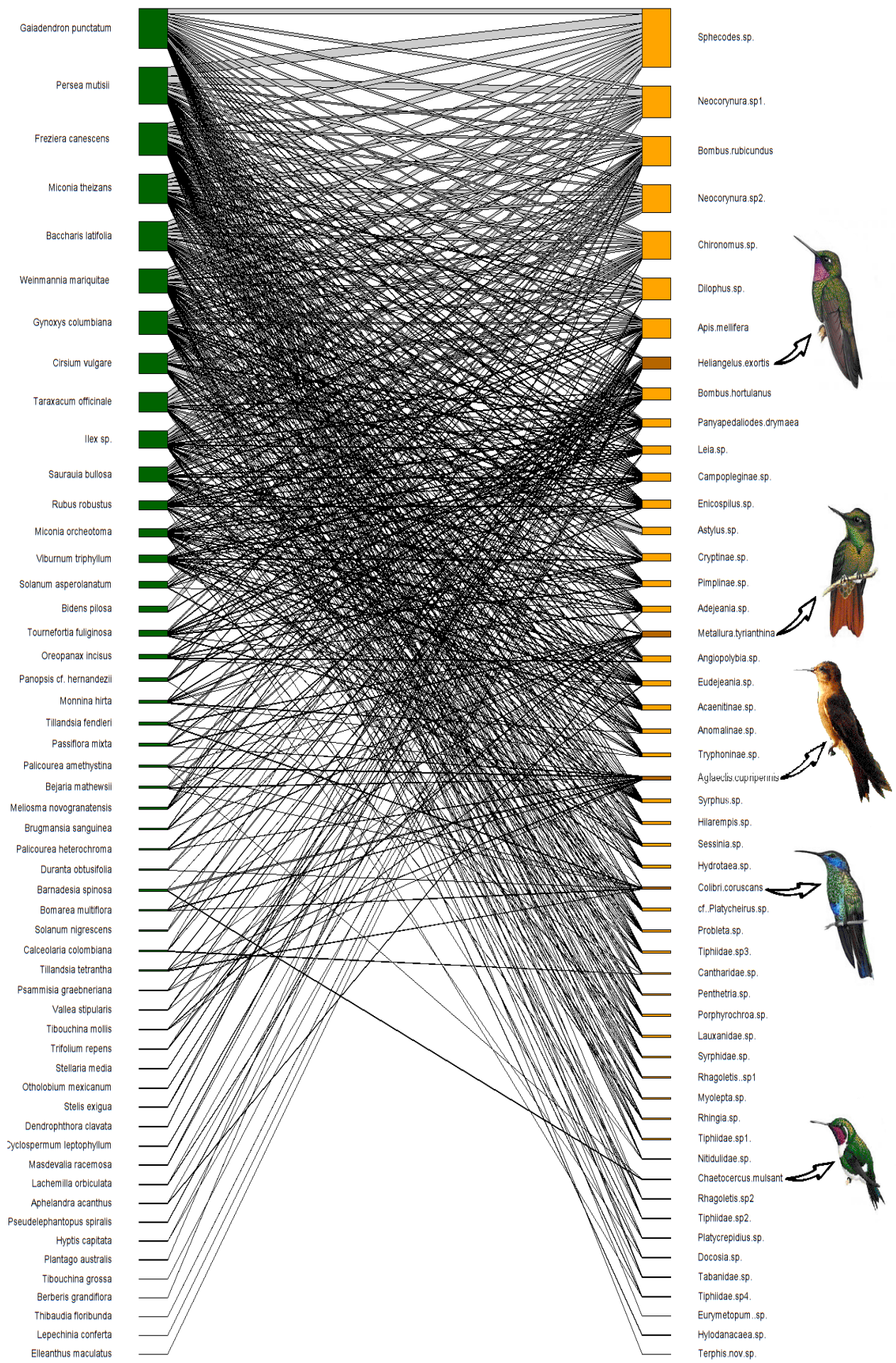


Figura 3. Matriz de interacciones indicando la intensidad de la interacción. Las filas representan las 53 especies de plantas y las columnas las 52 especies de animales. El color claro es una baja intensidad; y el oscuro es una alta frecuencia en la interacción.

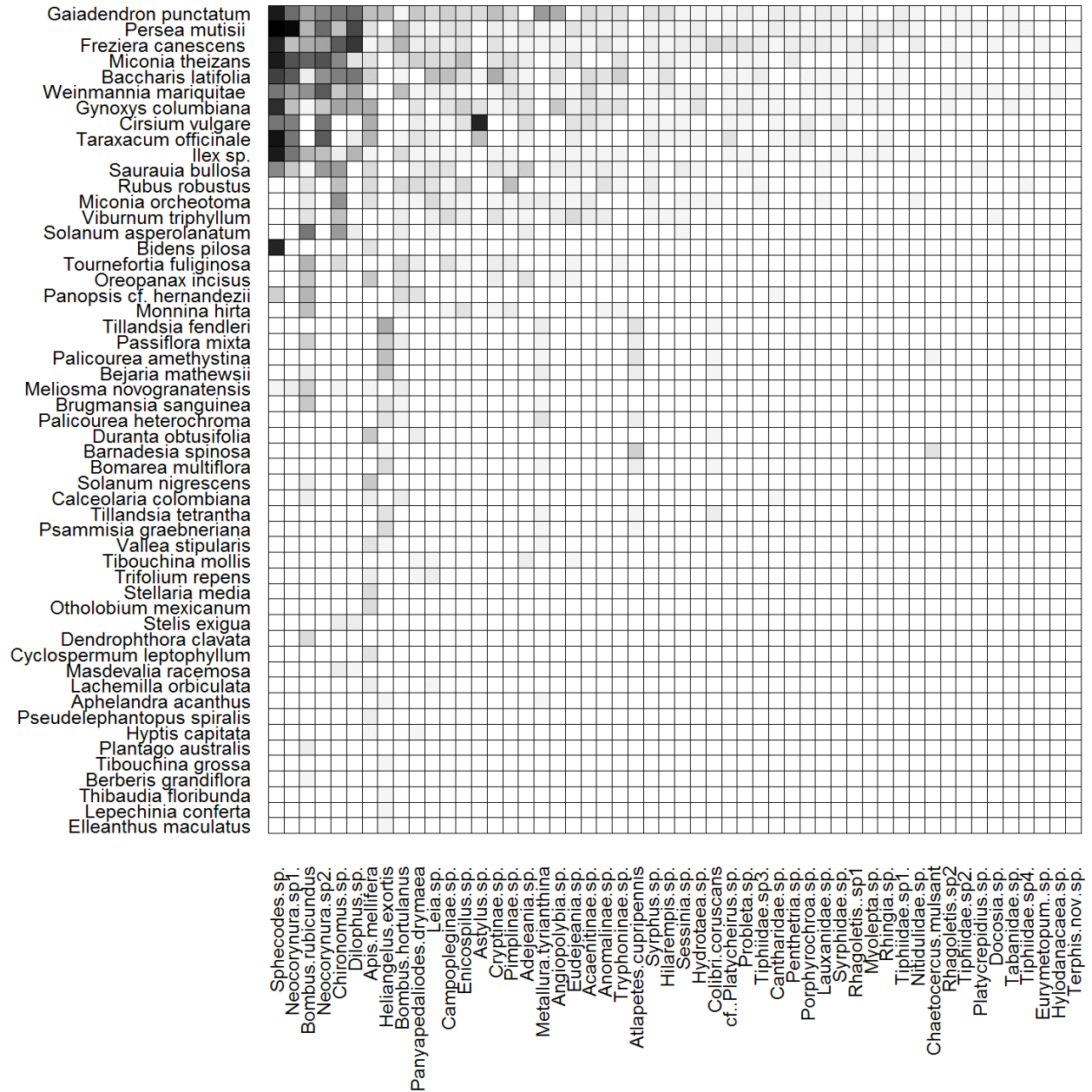
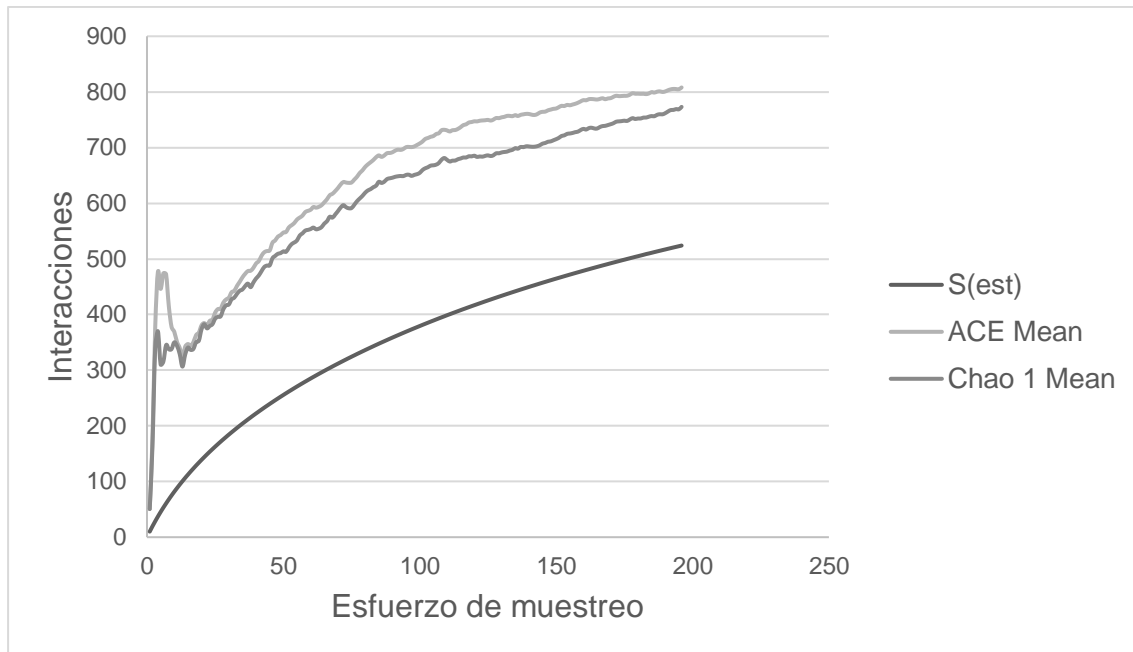


Figura 4. Curva de interacciones acumuladas en un bosque altoandino en Totoró, Cauca. Se distingue que tanto las interacciones observadas $S(est)$ como la curva de los estimadores ACE Mean y Chao 1 Mean aún no alcanzan una asíntota.



Las 53 especies de plantas pertenecen a 33 familias y 48 géneros. El estrato con mayor número de especies es el herbáceo (24) seguido del arbustivo (19) y el arbóreo (10). Las familias con mayor número de interacciones registradas fueron Asteraceae (109), Melastomataceae (55), Pentaphragaceae (43), Loranthaceae (41), Lauraceae (39) y Cunoniaceae (39) (Figura 5). Los géneros con mayor número de interacciones registradas fueron *Miconia* (50), *Freziera* (43), *Gaiadendron* (41), *Persea* (39), *Weinmannia* (39), *Gynoxys* (33) y *Baccharis* (29) (Figura 6).

Figura 5. Familias de plantas con mayor número de interacciones.

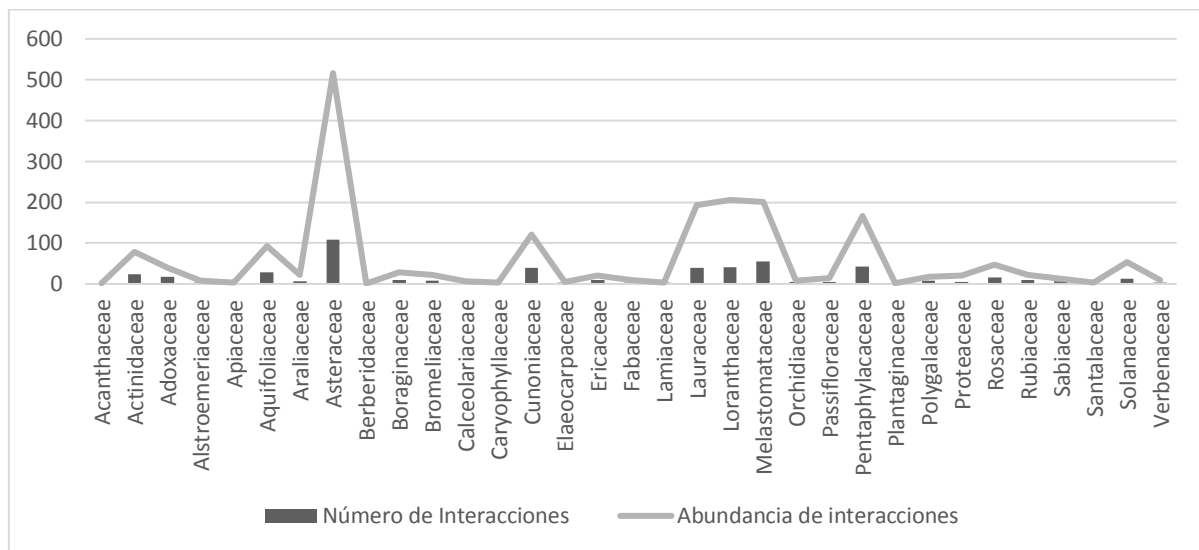
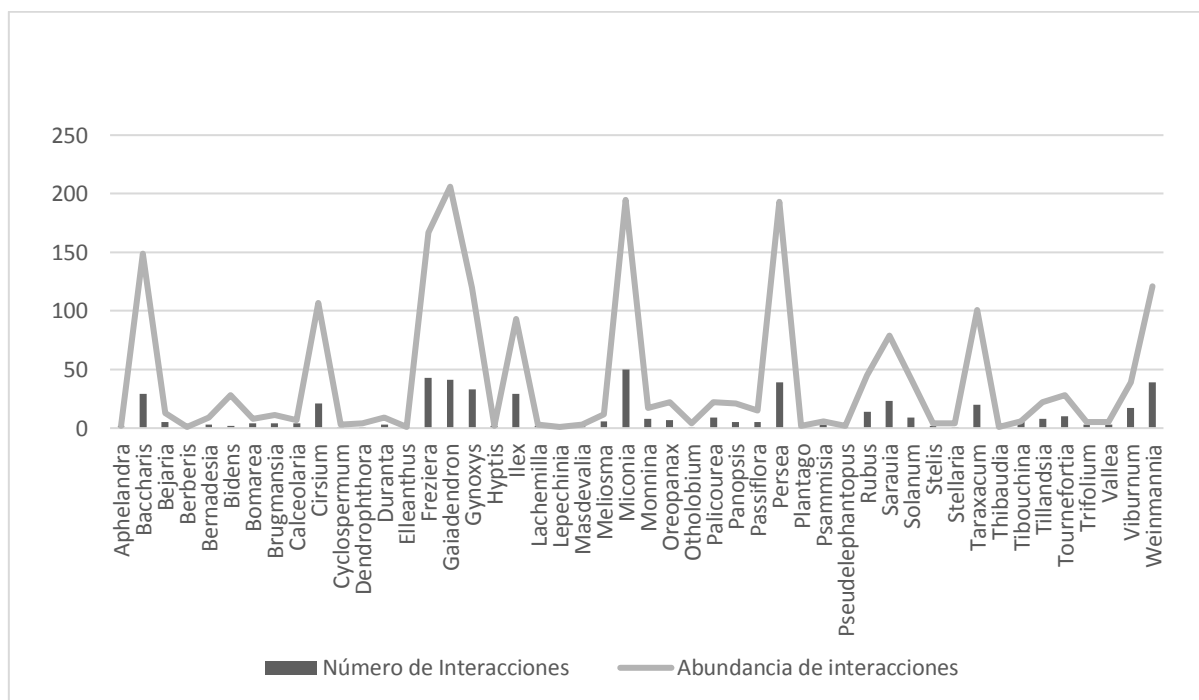


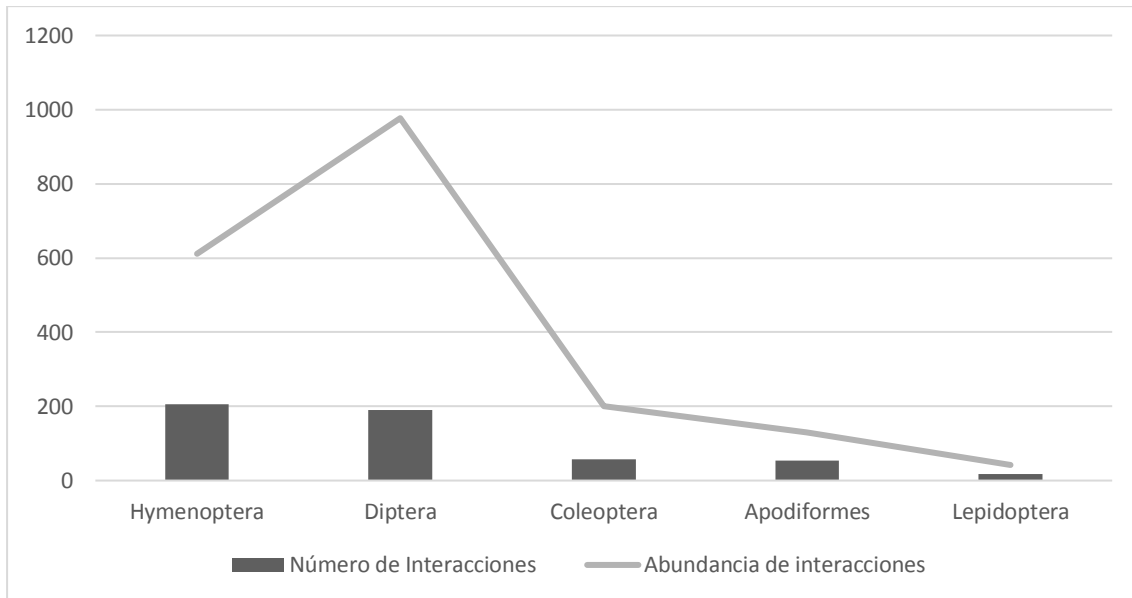
Figura 6. Géneros de plantas con mayor número de interacciones.



Las 52 especies de potenciales polinizadores se dividen entre 47 especies de insectos y 5 especies de aves. Los insectos pertenecen a 4 órdenes y 24 familias de las cuales Ichneumonidae, Apidae, Halictidae, Syrphidae y Tachinidae tuvieron el mayor número

de interacciones. En cuanto a las aves solo se registró el orden Apodiformes y la familia Trochilidae con 53 interacciones (Figura 7).

Figura 7. Órdenes de animales (insectos – aves) con mayor número de interacciones.



Se calcularon las métricas a nivel de red en las que se puede observar una conectancia del 19,1% representando así una baja densidad global de interacciones entre las plantas y los potenciales polinizadores (Tabla 1).

La especialización de la red ($H2'$) (Tabla 1) muestra como la mayoría de potenciales polinizadores registrados interactúan con las mismas especies de plantas, indicando un alto grado de generalización entre ellas; como es el caso de *Freziera canescens*, *Gaiadendron punctatum* y *Persea mutisii*, *Apis mellifera*, *Bombus rubicundus* y *Bombus hortulanus*, especies más generalistas dentro de la red.

El anidamiento de la red (NODF), cuyo valor arrojó un resultado de 55,95 (Tabla 1) sugiere que en la red de potenciales polinizadores de este relicto boscoso existe un grupo de generalistas los cuales interactúan con un subconjunto de las especies con menos interacciones.

El valor obtenido en el índice de asimetría de fuerza de interacción (ISA) (Tabla 1) revela que hay mayor dependencia de las plantas por los potenciales polinizadores que viceversa.

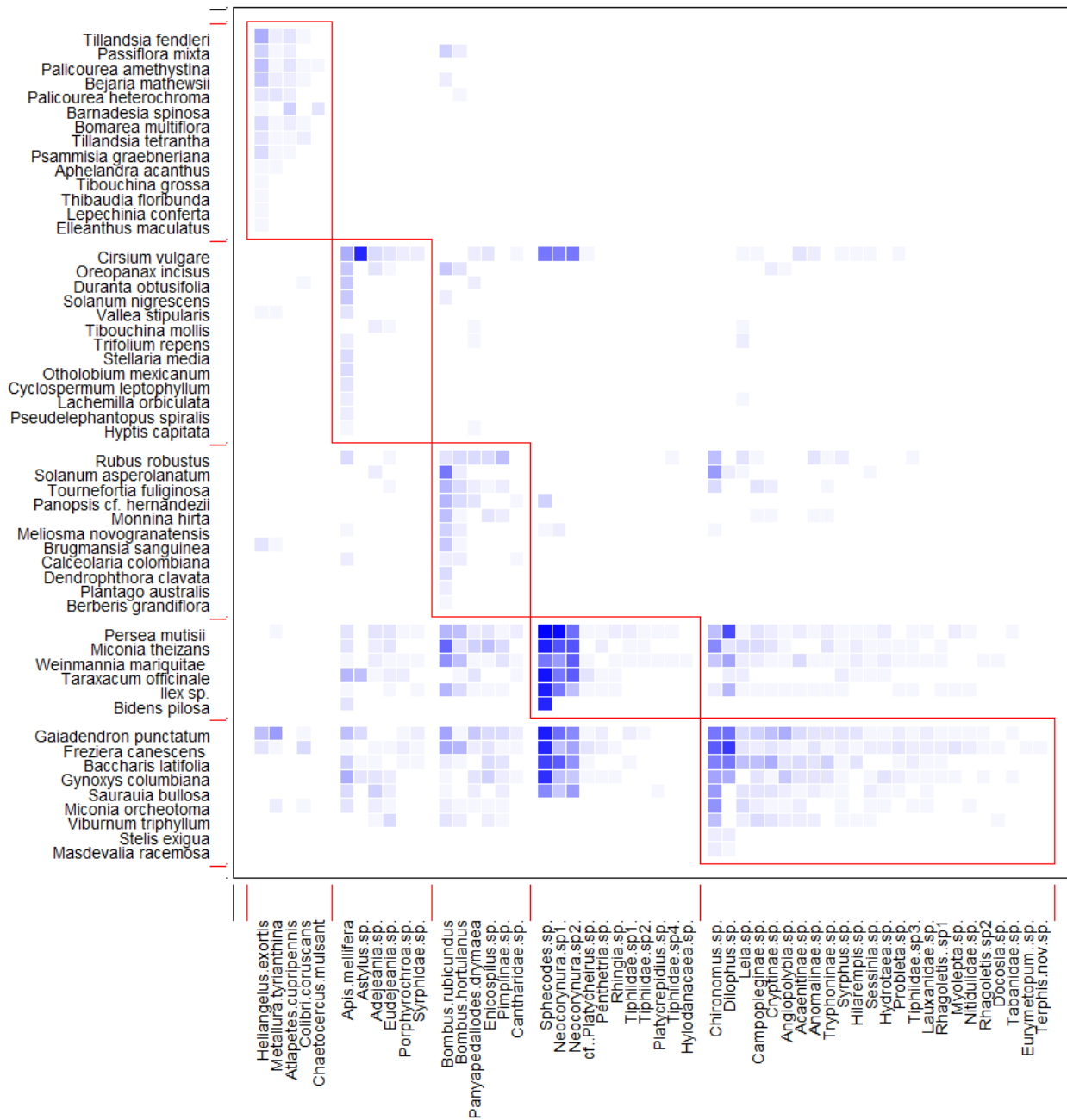
También se encontró que la red está compuesta por cinco grupos bien definidos de especies como lo indica su modularidad (Tabla 1). Es importante resaltar que las cinco especies de aves conformaron un subgrupo diferente de los cuatro subgrupos restantes que conformaron los insectos (Figura 8).

Las pendientes de extinción en la red muestran una mayor sensibilidad de extinción de los potenciales polinizadores si se eliminan las plantas del sistema. Sin embargo, el área bajo la curva de extinción sugiere que la suave disminución de la pendiente es consistente con una red muy robusta.

Tabla 1. Métricas a nivel de red. Se presentan los valores de Conectancia, H2 (especialización), NODF (anidamiento), ISA (índice de asimetría de fuerza de interacción), modularidad, pendiente de extinción (animales y plantas) y robustez (animales y plantas) calculados a partir de la red original. Se calcula la significancia (Sig.) de H2, NODF, ISA y Modularidad por medio del algoritmo de Patefield (1981).

Métricas	Valor calculado
Conectancia	0,1912192
H2	0,1979635 (Sig. <0,00; Patefield, 1981)
NODF	55,95717 (Sig. <0,00; Patefield, 1981)
ISA	-0,02007464 (Sig. <0,00; Patefield, 1981)
Modularidad	5 (Sig. <0,00; Patefield, 1981)
Pendiente de extinción (animales)	3,5279669
Pendiente de extinción (plantas)	8,5598719
Robustez (animales)	0,765515
Robustez (plantas)	0,8750506

Figura 8. Matriz de interacción con módulos identificados por QuaBiMo (con pasos = 1E8; Q = 0,25) (Dormann & Strauss, 2014). Las filas representan las 53 especies de plantas y las columnas las 52 especies de animales. Los cuadrados más oscuros indican más interacciones observadas. Los cuadros rojos delinean los cinco módulos. El primer módulo está conformado por las cinco especies de aves, mientras que es menos evidente un posible patrón ecológico para los otros módulos.



9.2 Identificación de las especies clave en la estructura de la red

Se lograron identificar siete especies clave dentro de esta red de interacción. Éstas se escogieron observando los mayores valores de grado, centralidad y centralidad por intermediación.

Las primeras tres son especies de plantas, *Freziera canescens*, *Gaiadendron punctatum* y *Persea mutisii* obtuvieron los mayores valores en cuanto a número de especies con las que están relacionadas (grado), posición central en la red

(centralidad) e importancia como conector entre diferentes partes de la red (centralidad por intermediación) (Tabla 2).

Tabla 2. Métricas evaluadas por cada especie de planta. Se presentan las diez especies de plantas con los valores calculados más altos de grado, centralidad y centralidad por intermediación para la escogencia de especies clave. Se distinguen (*) tres especies dentro de este grupo con los mayores valores.

Especie	Grado	Centralidad	Centralidad por intermediación
<i>Freziera canescens</i> *	43	0,14227858	0,06285219
<i>Gaiadendron punctatum</i> *	41	0,14227858	0,55136541
<i>Persea mutisii</i> *	40	0,07001098	0,10273082
<i>Weinmannia mariquitae</i>	40	0,01944184	0
<i>Gynoxys columbiana</i>	33	0,01740747	0,07108799
<i>Baccharis latifolia</i>	29	0,01944184	0,01907239
<i>Ilex</i> sp.	29	0,01944184	0
<i>Miconia theizans</i>	28	0,01944184	0,14217599
<i>Saurauia bullosa</i>	23	0,01740747	0
<i>Miconia orcheotoma</i>	22	0,07001098	0

*Especies con los mayores valores en las tres métricas

De manera similar se logró identificar a *Bombus rubicundus*, *Heliangelus exortis*, *Chironomus* sp. y *Metallura tyrianthina* como especies clave en el grupo de potenciales polinizadores. Estas especies son las más generalistas registrando el mayor número de vínculos, también son las que tenían mayor proximidad relativa a cada especie con respecto a las demás y presentaban la mayor importancia en cuanto a la cohesividad de la red (Tabla 3).

Tabla 3. Métricas evaluadas por cada potencial polinizador. Se presentan las diez especies de animales con los valores calculados más altos de grado, centralidad y centralidad por intermediación para la escogencia de especies clave. Se distinguen (*) cuatro especies dentro de este grupo con los mayores valores.

Especie	Grado	Centralidad	Centralidad por intermediación
<i>Apis mellifera</i>	27	0,00637904	0
<i>Bombus rubicundus</i> *	26	0,08422752	0,10849057
<i>Bombus hortulanus</i>	21	0,08422752	0
<i>Panyapedaliodes drymaea</i>	18	0,00637904	0
<i>Heliangelus exortis</i> *	18	0,19077916	0,11179245
<i>Leia</i> sp.	17	0,00637904	0
<i>Chironomus</i> sp.*	17	0,00637904	0,125
<i>Eudejeania</i> sp.	15	0,00637904	0
<i>Metallura tyrianthina</i> *	15	0,21460551	0,00141509
<i>Campopleginae</i> sp.	15	0,00637904	0

*Especies con los mayores valores en las tres métricas

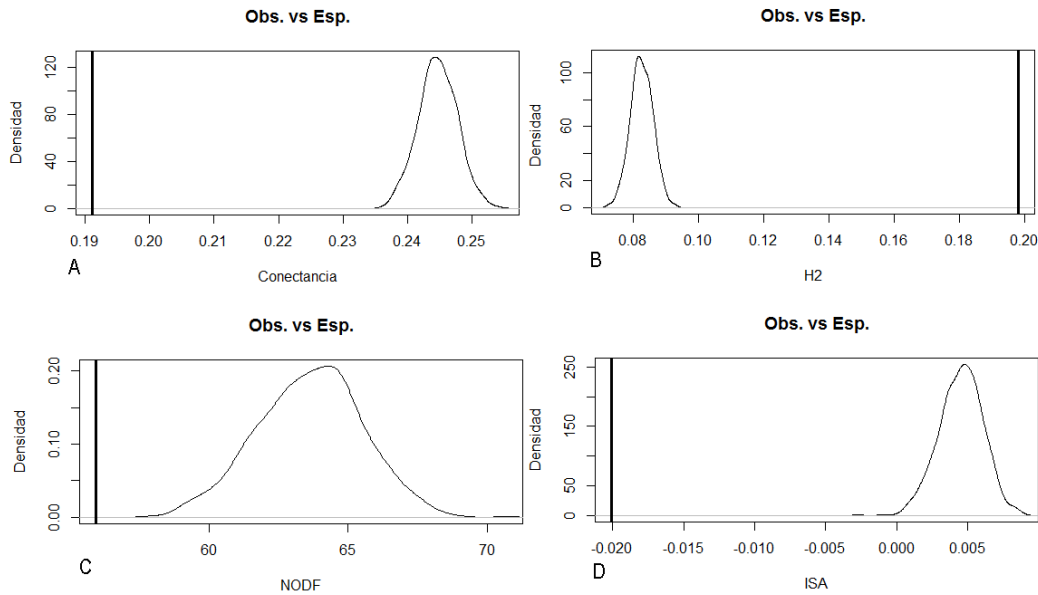
9.3 Estructura de la red de potenciales polinizadores en diferentes escenarios de pérdida de especies.

La evaluación de las métricas de la red original mediante el algoritmo de Patefield (1981) fueron significativas ($p < 0,00$; se acepta la H1) (Tabla 4) indicando que el comportamiento de la conectancia, especialización (H2'), anidamiento (NODF) e índice de asimetría de fuerza de interacción (ISA) son un patrón natural que está ocurriendo en el ecosistema; esto se corrobora visualizando la distancia entre las medias del valor observado de los índices y la distribución de los valores de las redes aleatorias generadas por el modelo nulo (Figura 9).

Tabla 4. Modelo nulo para métricas evaluadas en la red original. Se registra la media esperada para la conectancia, especialización (H2'), anidamiento (NODF) e índice de asimetría de fuerza de interacción (ISA) generadas a partir del modelo nulo el cual difiere estadísticamente del valor calculado a partir de los datos registrados. Se presenta la desviación estándar (sd) de la distribución de los valores de las redes aleatorias generadas por el modelo nulo; el estadístico de Fisher (F) y el valor de significancia (p).

Red Original	Observado	Modelo Nulo	sd	Z	p
(Patefield 1981)					
Conectancia	0,1912192	0,2446633	0,003036747	-17,62934	<0,00
H2	0,1979635	0,08281885	0,003441944	32,7792	<0,00
NODF	55,95717	63,63671	1,890555	-4,103718	<0,00
ISA	-0,02007464	0,004536839	0,001555155	-15,99905	<0,00

Figura 9. Modelo nulo graficado para las métricas evaluadas en la red original. El eje X representa el valor del índice y el eje Y la densidad de modelos por cada unidad del índice. Se visualiza una línea como el valor observado (Obs.) y una campana con la distribución de los valores de las redes aleatorias generadas por el modelo nulo (Esp.); la distancia entre ambas medias es significativamente diferente. Se representan los siguientes parámetros A) conectancia, B) especialización (H2'), C) anidamiento (NODF) e D) índice de asimetría de fuerza de interacción (ISA).



El primer escenario corresponde a la eliminación de especies vegetales con los valores más altos a nivel estructural del bosque reportados por Arcos (2009), asumiendo que la frontera agrícola y pecuaria se extendiera y afectara en gran medida a estas especies. Los cálculos se realizaron eliminando especies con los mayores valores de frecuencia relativa (FR), densidad relativa (DR), dominancia relativa (DOR) e índice de valor de importancia (IVI) (Tabla 5).

Tabla 5. Parámetros estructurales del bosque. Se muestran las siete especies vegetales con la mayor importancia estructural dentro del bosque en Totoró, se presentan los valores de frecuencia relativa (FR), densidad relativa (DR), dominancia relativa (DOR) e índice de valor de importancia (IVI).

Especie	FR	DR	DOR	IVI
<i>Freziera canescens</i>	4,46	5,3	28,52	38,27
<i>Weinmannia mariquitae</i>	3,47	6,96	7,69	18,11
<i>Ilex</i> sp.	3,96	4,39	8,04	16,38
<i>Palicourea heterochroma</i>	3,96	9,68	1,89	15,49
<i>Palicourea amethystina</i>	3,47	8,02	1,85	15,36
<i>Viburnum tryphillum</i>	4,46	6,81	3,08	14,35
<i>Oreopanax incisus</i>	4,46	2,72	2,87	10,05

(Tomada de Arcos, 2009)

Al evaluar los modelos nulos se pudo comprobar que después de la eliminación de estas especies la red tiene una reorganización (“rewiring”) y las métricas estructurales ocurren como un patrón natural. La distribución de los valores generados por el modelo nulo fue significativamente diferente a los valores observados (Figura 10). Se observa también la extinción secundaria de cuatro especies de potenciales polinizadores (*Eurymetopum* sp., *Hylodanacaea* sp., *Terphis nov* sp., *Docosia* sp.) las cuales solo se registraron interactuando con las plantas eliminadas. De igual forma se registran cambios en las métricas en comparación con la red original, la conectancia indica una densidad menor de especies por nodo, la especialización aumenta ($H2'$) al ser eliminadas especies muy generalistas como *Freziera canescens* y el anidamiento disminuye (NODF) al igual que la dependencia de las plantas por los potenciales polinizadores (ISA) (Tabla 6).

Figura 10. Modelo nulo graficado para las métricas evaluadas en la red bajo el primer escenario de eliminación de especies. El eje X representa el valor del índice y el eje Y la densidad de modelos por cada unidad del índice. Se visualiza una línea como el valor observado (Obs.) y una campana con la distribución de los valores de las redes aleatorias generadas por el modelo nulo (Esp.); la distancia entre ambas medias es significativamente diferente. Se representan los siguientes parámetros A) conectancia, B) especialización ($H2'$), C) anidamiento (NODF) e D) índice de asimetría de fuerza de interacción (ISA).

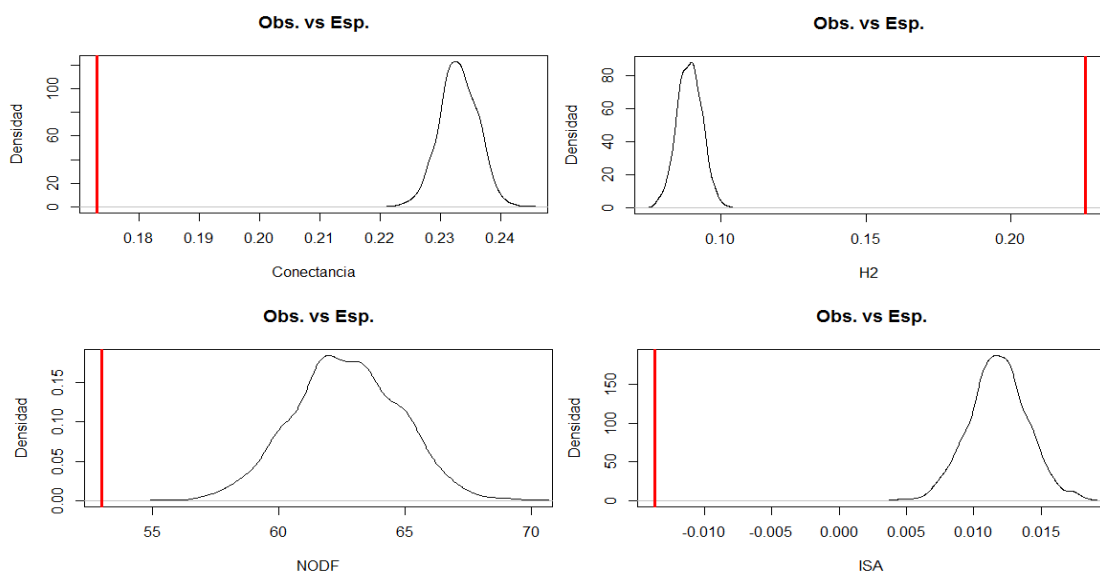


Tabla 6. Modelo nulo para métricas evaluadas en la red bajo el primer escenario de eliminación de especies. Se registra la media esperada para la conectancia, especialización (H2'), anidamiento (NODF) e índice de asimetría de fuerza de interacción (ISA) generadas a partir del modelo nulo el cual difiere estadísticamente del valor calculado a partir de los datos registrados. Se presenta la desviación estándar (sd) de la distribución de los valores de las redes aleatorias generadas por el modelo nulo; el estadístico de Fisher (F) y el valor de significancia (p).

	Observado	Modelo Nulo (Patefield 1981)	sd	z	p
Conectancia	0,1730072	0,2330829	0,003182874	-18,874650	<0,00
H2	0,2256687	0,08922218	0,004257879	32,04566	<0,00
NODF	53,01347	62,67970	2,10276	-4,596920	<0,00
ISA	-0,01366621	0,01181	0,00217	-11,74656	<0,00

El segundo escenario se realizó teniendo en cuenta la eliminación de especies vegetales maderables más utilizadas por la comunidad. Esto se asume debido al uso indiscriminado de especies maderables aptas para uso doméstico y posteadura. Las especies eliminadas fueron *Meliosma novogranatensis*, *Weinmannia mariquitae*, *Miconia orcheotoma*, *Vallea stipularis*, *Miconia theizans*, *Gaiadendron punctatum*, *Palicourea amethystina*, *Ilex* sp., *Palicourea heterochroma*, *Freziera canescens*, *Panopsis* cf. *hernandezii*, *Bejaria mathewsii*, *Persea mutisii*, *Gynoxys columbiana* y *Saurauia bullosa*.

La aplicación del modelo nulo indica que hay una reorganización (rewiring) en la red de interacción y por lo tanto las métricas evaluadas corresponderían a un patrón ecológico posible, se observa como la media esperada de cada índice tiene una diferencia significativa con su valor observado (Figura 11). De igual forma que en el primer escenario se genera la extinción secundaria de nueve potenciales polinizadores (*Rhagoletis* sp2, *Myolepta* sp., *Eurymetopum* sp., *Hylodanacaea* sp., *Nitidulidae* sp., *Platycrepidius* sp., *Terphis nov sp.*, *Tabanidae* sp., *Tiphiidae* sp4.) quienes se registraron interactuando de forma específica con las plantas eliminadas.

En comparación con la red original, la reorganización de la red proporcionó una conectancia menor indicando una disminución en la densidad de enlaces de cada nodo, la especialización ($H2'$) aumentó mostrando que las especies empiezan a interactuar con subgrupos más particulares de nodos, un mayor anidamiento (NODF) demuestra como la red empieza a formar subconjuntos de especies menos conectadas los cuales interactúan con grupos de generalistas y la dependencia de las plantas por los polinizadores (ISA) disminuye al igual que en el anterior escenario (Tabla 7).

Figura 11. Modelo nulo graficado para las métricas evaluadas en la red eliminando especies vegetales maderables. El eje X representa el valor del índice y el eje Y la densidad de modelos por cada unidad del índice. Se visualiza una línea como el valor observado (Obs.) y una campana con la distribución de los valores de las redes aleatorias generadas por el modelo nulo (Esp.); la distancia entre ambas medias es significativamente diferente. Se representan los siguientes parámetros A) conectancia, B) especialización ($H2'$), C) anidamiento (NODF) e D) índice de asimetría de fuerza de interacción (ISA).

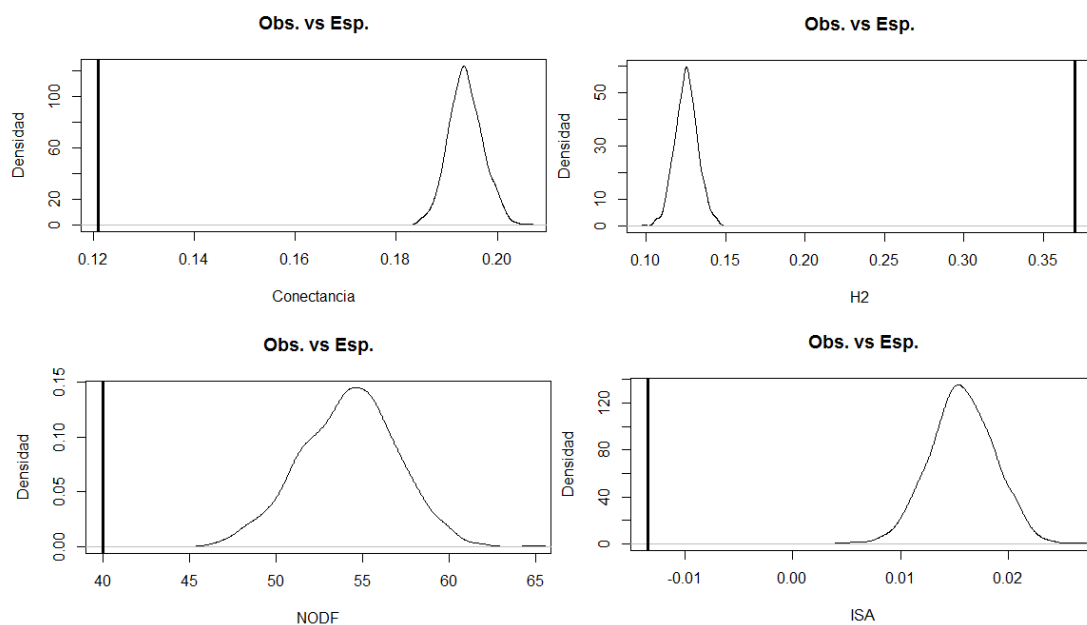


Tabla 7. Modelo nulo para métricas evaluadas en la red eliminando especies vegetales maderables. Se registra la media esperada para la conectancia, especialización (H2'), anidamiento (NODF) e índice de asimetría de fuerza de interacción (ISA) generadas a partir del modelo nulo el cual difiere estadísticamente del valor calculado a partir de los datos registrados. Se presenta la desviación estándar (sd) de la distribución de los valores de las redes aleatorias generadas por el modelo nulo; el estadístico de Fisher (F) y el valor de significancia (p).

	Observado	Modelo Nulo (Patefield 1981)	sd	z	p
Conectancia	0,1210495	0,1937895	0,003371551	-21,574640	<0,00
H2	0,3697811	0,1252025	0,007104059	34,428	<0,00
NODF	40,02707	54,21241	2,74904	5,160110	<0,00
ISA	-0,01344228	0,01573	0,00299	-9,77097	<0,00

El tercer y último escenario es la eliminación de las especies identificadas como claves en la estructura de la red original. Las plantas eliminadas fueron *Freziera canescens*, *Gaiadendron punctatum* y *Persea mutisii* (Tabla 2) y los potenciales polinizadores clave eliminados de la red fueron *Bombus rubicundus*, *Heliangelus exortis*, *Chironomus* sp. y *Metallura tyrianthina* (Tabla 3). Lo anterior asumiendo que las problemáticas en la conservación de estas especies por efectos de origen antrópico como la tala, tumba, quema, entresaca, cambio climático, uso de fertilizantes, especies invasoras entre otras generarían su desaparición de la red.

En este escenario también se registra una reorganización de la red (rewiring) y el modelo nulo muestra cómo los parámetros estructurales son posibles patrones ecológicos que pueden suceder en este ecosistema. Esto se deduce a partir de que se encontraron diferencias significativas entre el valor observado de cada índice estructural calculado y el valor esperado generado a partir del modelo nulo (Figura 12).

La eliminación de todas las especies clave en la red generó la desaparición de ocho especies de plantas (*Tibouchina grossa*, *Aphelandra acanthus*, *Berberis grandiflora*,

Thibaudia floribunda, *Lepechinia conferta*, *Elleanthus maculatus*, *Plantago australis*, *Dendrophthora clavata*) y dos especies de potenciales polinizadores (*Eurymetopum* sp., *Terphis nov sp*). adicionales a las que se habían eliminado. Los parámetros estructurales evaluados en este escenario no varían mucho respecto a la red original.

Sin embargo, la reorganización topológica de la red genera que la densidad de las interacciones medida por medio de la conectancia disminuya un poco, la especialización de la red (H2') aumente como en los demás escenarios, aumente la dependencia de las plantas por los potenciales polinizadores y el anidamiento disminuya, lo que indica un menor número de subconjuntos de especies menos conectadas interactuando con generalistas (Tabla 8).

Figura 12. Modelo nulo graficado para las métricas evaluadas en la red eliminando especies clave. El eje X representa el valor del índice y el eje Y la densidad de modelos por cada unidad del índice. Se visualiza una línea como el valor observado (Obs.) y una campana con la distribución de los valores de las redes aleatorias generadas por el modelo nulo (Esp.); la distancia entre ambas medias es significativamente diferente. Se representan los siguientes parámetros A) conectancia, B) especialización (H2'), C) anidamiento (NODF) e D) índice de asimetría de fuerza de interacción (ISA).

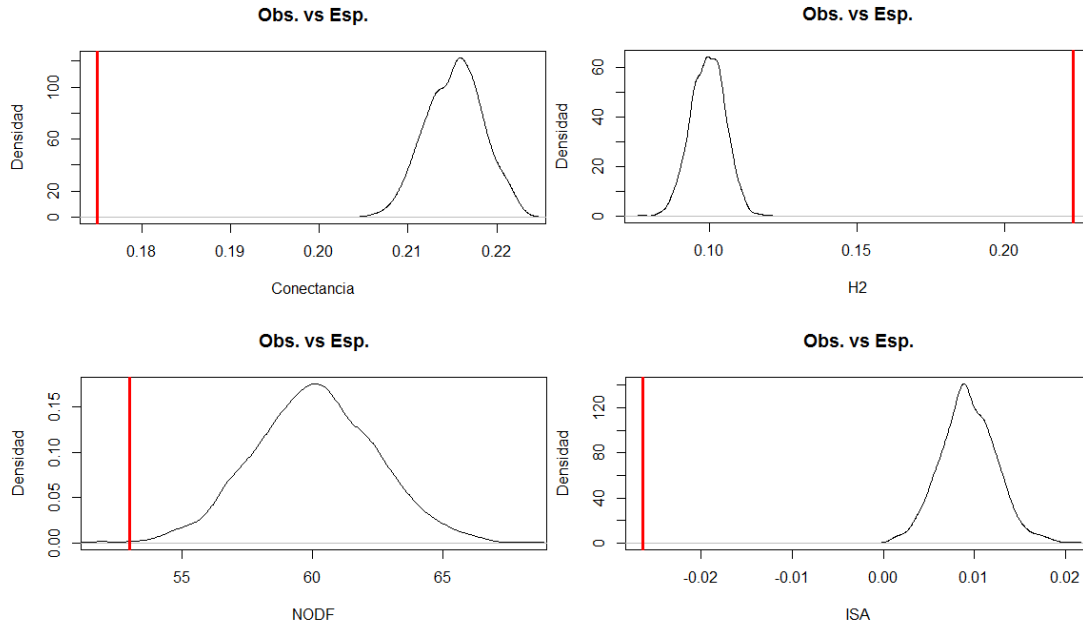


Tabla 8. Modelo nulo para métricas evaluadas en la red eliminando especies clave. Se registra la media esperada para la conectancia, especialización ($H2'$), anidamiento (NODF) e índice de asimetría de fuerza de interacción (ISA) generadas a partir del modelo nulo el cual difiere estadísticamente del valor calculado a partir de los datos registrados. Se presenta la desviación estándar (sd) de la distribución de los valores de las redes aleatorias generadas por el modelo nulo; el estadístico de Fisher (F) y el valor de significancia (p).

	Observado	Modelo Nulo	sd	z	p
Conectancia	0,1749482	0,2152593	0,003196268	-12,61192	<0,00
H2	0,2232154	0,099406	0,005770986	21,45377	<0,00
NODF	53,00878	60,10222	2,33629	-3,036195	<0,00
ISA	-0,02635648	0,00934	0,00302	-11,82508	<0,00

10 DISCUSIÓN

La red de interacción mutualista del bosque altoandino en Totoró es una muestra representativa de las interacciones entre plantas y potenciales polinizadores que hay en la zona. Aunque la curva de acumulación no sea asintótica, la muestra obtenida representa una parte importante de la comunidad mediante la cual se pueden inferir ciertos parámetros como la conectancia, anidación y anidamiento de la red los cuales se están dando de una manera natural en el ecosistema. Variaciones en la estacionalidad climática, fenología de las plantas y la amplia diversidad de insectos en el Neotrópico (Basset *et al.*, 2012), son atribuibles a la dificultad para obtener el total de interacciones que ocurren en el lugar. En el desarrollo de este trabajo se pudo evidenciar una temporada de lluvias donde el número de interacciones disminuía, esto debido a que las condiciones de vientos, humedad, radiación y precipitación impedían la libre circulación de los potenciales polinizadores. También la fenología floral pudo influir en el menor registro de interacciones (Dáttilo & Rico-Gray, 2018), debido a que se registraron especies como *Miconia orcheotoma* y *Miconia theizans* con flores durante todas las jornadas de campo y especies como *Vallea stipularis*, *Ilex sp*, *Gaiadendron pucntatum*, *Meliosma novogranatensis*, *Weinmannia mariquitae*, entre otras que solo se registraron una o dos veces florecidas durante el estudio (Martinez, 2011; Ospina, 2009).

Sin embargo, el bajo número de interacciones observadas en comparación con las posibles también puede explicarse debido a los enlaces prohibidos en la red (Ramírez-B., 2013) dadas las diferencias entre el tamaño del androceo y el polinizador o el tamaño del pico y la corola. Un ejemplo de ello es que no se registraron himenópteros o dípteros menores de un centímetro interactuando con flores grandes (≥ 10 cm) como la de *Brugmansia sanguinea* o *Passiflora mixta*. Sin embargo, algunos autores como Vizentin-Bugoni *et al.* (2014) mencionan la importancia de este tipo de enlaces para la estructuración de la red ecológica la cual puede llegar a ser incluso mayor que la abundancia de especies.

Algunos de los vínculos entre pares de especies se registraron en mayor intensidad, en comparación con los demás. La mayoría se daba con especies generalistas de insectos como *Sphcodes sp.*, *Neocorynura sp1.*, *Bombus rubicundus*, *Neocorynura*

sp2. y plantas como *Gaiadendron punctatum*, *Persea mutisii* y *Freziera canescens* entre otros. La intensidad de interacciones puede estar relacionada a la estrategia ecológica adoptada por los potenciales polinizadores, que en su mayoría fueron insectos, consistente en mantener poblaciones abundantes, fluctuantes y un número elevado de crías (Begon *et al.*, 2006). Esto también contribuiría a tener una mayor frecuencia de interacciones (Bascompte *et al.*, 2003; Vázquez *et al.*, 2009).

Las plantas registradas en la estructura de la red se caracterizan por ser árboles de menor porte, tener hojas pequeñas y un estrato superior con abundantes epífitas; características representativas de esta zona de vida (Cuatrecasas, 1958; Rangel-Ch., 2000, 2015). Adicionalmente un amplio registro de especies en el estrato herbáceo indica que el bosque se encuentra en un proceso de regeneración temprana, donde la dominancia de especies pioneras pertenecientes a familias como Melastomataceae y Asteraceae es elevada (Arcos, 2009; Vargas, 2008), por lo que son las familias con mayor número de interacciones registradas. Es importante resaltar el papel de los polinizadores en las etapas tempranas de sucesión. Algunos estudios han demostrado como estos organismos son más abundantes en ecosistemas en regeneración que en bosques maduros debido a la amplia disponibilidad de recursos (Roberts *et al.*, 2017; Tauro, 2013). Plantas pioneras de familias como asteraceae y melastomataceae con una alta plasticidad fenotípica y gran capacidad de colonización ofrecen atractivos y recompensas florales que aprovechan los polinizadores (Vargas, 2008). Adicionalmente, se ha descubierto que la diversidad de polinizadores en algunos casos es similar tanto en ecosistemas en regeneración como conservados indicando que estos organismos contribuyen a reestablecer la conectividad biológica (Roberts *et al.*, 2017). La selección de plantas con polinización de tipo zoófila se ha propuesto como atributo ecológico en la escogencia de especies potenciales para la restauración, debido a que pueden ayudar a acelerar los procesos de recuperación de la dinámica ecológica (Vargas, 2008).

En cuanto a los potenciales polinizadores se distinguen aves e insectos. Las especies de colibríes registradas (*Chaetocercus mulsant*, *Aglaectis cupripennis*, *Heliangelus exortis*, *Metallura tyrianthina*, *Colibri coruscans*) son propias de la zona de estudio (Ayerbe-Quiñones *et al.*, 2008) y sus interacciones solo se registraron con plantas de

porte arbustivo, arbóreo o enredadera como *Duranta obtusifolia*, *Freziera canescens* o *Passiflora mixta*.

No obstante, la mayor parte de potenciales polinizadores registrados fueron insectos. Esto podría deberse a la presencia de una amplia variedad de microhábitats y condiciones ecológicas aptas para su supervivencia (Becoche-M. *et al.*, 2018). El orden Hymenoptera es caracterizado por presentar una extensa diversidad de especies polinizadoras entre abejas y avispas lo cual se pudo corroborar con los vínculos registrados en campo donde especies como *Bombus rubicundus*, *Bombus hortulanus* o *Angiopolybia* sp. fueron ampliamente observados. Este orden es sin duda uno de los mayores contribuyentes al servicio ecosistémico de la polinización (Nates-Parra, 2016). El orden díptera también presentó un amplio número de interacciones, sin embargo Borrór *et al.* (1989) menciona que el número de especies dedicadas a la polinización es menor en comparación con los himenópteros. También es importante resaltar a algunos investigadores como Dalsgaard *et al.* (2009) y Devoto *et al.* (2005) que señalan como la riqueza y composición de las especies polinizadoras varían con la elevación, la precipitación y la temperatura y adicionalmente mencionan un patrón mundial donde la riqueza de dípteros domina las zonas húmedas y los himenópteros las zonas secas. Aunque este estudio se realizó en una zona húmeda, se encontró el mismo número de especies para ambos grupos. Esto quizás se debió a factores como una amplia variedad de especies vegetales pioneras que dominan el estado sucesional temprano del bosque y que ofrecen atractivos y recompensas florales aprovechados por los himenópteros y dípteros; por otro lado pueden haber especies cuya área de actividad haya cambiado por efectos de fenómenos como el cambio climático (Kiers *et al.*, 2010; Michener, 2007; Tylianakis *et al.*, 2008).

Adicionalmente se realizó un cálculo de las métricas de la red, las cuales no son comparables a nivel cuantitativo con otras redes debido a las diferencias en el tamaño y las distribuciones desconocidas en cada variable medida (Ramírez-B., 2013). Sin embargo, se realiza a continuación un análisis del comportamiento estructural de la red de una forma descriptiva.

En cuanto a la conectancia en la red, su bajo valor es atribuible a la amplia diversidad de especies e interacciones registradas; algunos autores (Jordano, 1987; Ramírez-

B., 2013; Winemiller, 1989) sugieren que esto es debido a que al incrementar la riqueza de especies, aumenta el número de interacciones, pero la conectancia disminuye exponencialmente. Trabajos como los de Basilio *et al.* (2006) y Olesen *et al.* (2008) encontraron casos similares en el comportamiento de estos parámetros.

La especialización en la red indica que la mayoría de polinizadores potenciales tienden a ser generalistas, aunque se encuentren algunas especies con un solo vínculo como *Terphis nov sp.* que son extremadamente raros, con distribución y comportamiento desconocidos. Es importante resaltar que los polinizadores especialistas tienen procesos coevolutivos que están siendo gravemente amenazados por las actividades que degradan la salud del ecosistema como la deforestación y esto se traduciría directamente en la extinción de la especie que no pueda suplir su dependencia para reproducirse sexualmente (Lindberg & Olesen, 2001).

En cuanto al valor de anidamiento registrado se puede atribuir a interacciones entre especies abundantes y dominantes con un alto número de vínculos como *Freziera canescens* y *Weinmannia mariquitae* con potenciales polinizadores como *Eurymetopum sp.* y *Hylodanacaea sp.*, que fueron registrados visitándolas respectivamente pocas veces. El patrón de encajamiento puede sugerir cierta heterogeneidad en el desarrollo evolutivo de cada una de las especies generando mayores efectos selectivos entre las especies que interactúan con más frecuencia (Medel *et al.*, 2009), pero algunos autores como Rico-Gray (2007) recalcan en la importancia de obtener un esfuerzo de muestreo considerable y replicar la metodología en zonas aledañas para poder afirmar los patrones co-evolutivos que se registran en las redes de polinización.

El índice de asimetría de interacción sugiere que en esta red hay una mayor dependencia de las plantas por los potenciales polinizadores que viceversa, esto puede deberse en parte a la estrategia evolutiva adoptada por la mayoría de las angiospermas en la cual puede llegar a ser menor el gasto energético y mayor el éxito reproductivo al interactuar con un polinizador (Nates-Parra, 2016) y así mismo Vázquez *et al.* (2007) sugieren como la alta abundancia relativa de algunas especies puede influir significativamente al aumento de la asimetría en la fuerza de interacción,

similar a lo que se encontró en esta investigación donde se registraron potenciales polinizadores como *Sphcodes* sp., *Bombus rubicundus*, *Neocorynura* sp1. y *Chironomus* sp. con una alta abundancia en la zona.

La modularidad de la red indica que hay cinco compartimientos, uno de ellos es conformado por las cinco especies de aves y los otros cuatro por insectos. Aunque se registraron interacciones de insectos con plantas ornitófilas se conformó un subgrupo de colibríes con plantas de flores campanuladas. Esto es resultado de procesos coevolutivos que permiten la reproducción de las plantas a cambio de una recompensa (Medel *et al.*, 2009) y la especialización de los miembros de este módulo es la razón principal de su existencia (Dormann & Strauss, 2014). Los cuatro compartimientos restantes fueron conformados por los insectos y el resto de las especies vegetales, pero igual que menciona Dormann & Strauss (2014) en su trabajo, aquí es menos evidente un posible patrón ecológico y para poder interpretar ecológicamente estos módulos se requiere un conocimiento mucho más profundo del sistema y de cada uno de sus componentes. Es prioritaria la identificación y la prioridad en conservación de las especies que sirven como centros y conectores entre módulos debido a que si desaparecen de la red se pueden generar cascadas de extinción (Olesen *et al.*, 2007). Por otro lado, también es posible que después del registro de todas las interacciones donde se incluyan potenciales polinizadores como murciélagos y polillas se formen nuevos compartimientos al realizar el análisis.

Otras métricas evaluadas fueron las pendientes de extinción que indicaron una amplia sensibilidad de los potenciales polinizadores a extinguirse si se eliminan las plantas de la red; según Memmott *et al.* (2004) esto es a causa del registro de varios organismos especialistas los cuales tienden a desaparecer primero, similar a lo que se encontró en este estudio. No obstante, se registra un alto valor de robustez para plantas y animales aumentando la tolerancia de la red a extinciones. Esto se le atribuye a la redundancia de la red (Kaiser-Bunbury *et al.*, 2010; Memmott *et al.*, 2004), comportamiento registrado en esta investigación donde la mayor parte de las plantas están conectadas con muchos polinizadores

Adicionalmente, se identificaron siete especies clave mediante la evaluación del aporte a la estructura de la red. Las primeras fueron *Freziera canescens*, *Gaiadendron*

punctatum y *Persea mutisii* las cuales son especies de árboles importantes para la estructura del bosque, es decir que su dominancia horizontal y vertical es mayor que las demás especies registradas (Arcos, 2009) y también son plantas que quizás posean recompensas florales importantes (polen y néctar), lo cual garantiza su reproducción e interacción con múltiples polinizadores. Por ejemplo, según Tinoco *et al.* (2016) *Gaiadendron punctatum* posee una producción promedio de néctar de 0,09 ml y 31 mg/ml en cuanto a concentración de azúcares, lo cual es alto con respecto a otras plantas evaluadas.

También se identificó a *Bombus rubicundus* y *Chironomus* sp. que son representantes de himenóptera y díptera respectivamente quienes se destacan por ser especies generalistas y abundantes en la zona de estudio; especialmente *B. rubicundus* es considerado como un importante polinizador de los bosques altoandinos del país (González *et al.*, 2005). En cuanto a *Heliangelus exortis*, y *Metallura tyrianthina* son especies de colibríes típicas de esta zona de vida, observadas en campo con una mayor frecuencia en comparación con las demás especies de aves registradas. Sumado a esto, el número de interacciones que realizan y la frecuencia de visitas son importantes para el mantenimiento de la cohesividad de la red. Esto se corrobora en trabajos como los de Bascompte *et al.* (2003) y Martín-González *et al.* (2010) donde se menciona como las especies generalistas son claves en la cohesividad de la red debido a la distribución altamente heterogénea del número de interacciones por especie proporcionando rutas alternas para buscar respuestas del sistema a las perturbaciones .

Se destaca la presencia de representantes de cada grupo taxonómico (plantas, aves e insectos) como especies clave; indicando cómo todos los componentes de la red juegan un papel fundamental en la dinámica del ecosistema. Es importante resaltar que aunque las redes de polinización son dinámicas (CaraDonna *et al.*, 2017) y tolerantes a la extinción de sus componentes (Memmott *et al.*, 2004), la eliminación de especies clave como las identificadas en este estudio, puede generar principalmente la extinción secundaria de otras especies de potenciales polinizadores y plantas.

También se registra la presencia de *Apis mellifera* como una importante polinizadora de la vegetación nativa de la zona de estudio, pero hay que considerar que esta especie fue introducida desde el viejo continente (Michener, 2007) y logró adaptarse a los diferentes ecosistemas del país. Aunque los servicios ecosistémicos que presta son importantes como la polinización y comercialización de sus productos derivados; se ha demostrado que la presencia de esta especie desplaza a los polinizadores nativos y en consecuencia disminuye la producción de frutos y semillas de la flora nativa (Montero-Castaño *et al.*, 2018; Valido *et al.*, 2014). El impacto de la introducción de una especie invasora sobre las redes de interacción puede generar nuevos mecanismos de adaptación de las plantas nativas como cambios en los tiempos de floración, morfología y recompensa de las flores generando la pérdida de diversidad y funcionalidad en la red de polinización (Pisanty & Mandelik, 2012).

Por último, la evaluación de los parámetros estructurales de la red original por medio de un modelo nulo indicó que la conectancia, especialización, anidamiento y asimetría de la fuerza de interacción son un patrón natural propio de este ecosistema. A partir de esto se registró una reorganización (rewiring) de la red en los tres escenarios planteados correspondientes a la eliminación de especies vegetales con importancia estructural en el bosque, especies maderables y especies clave dentro de la red original, infiriendo que a pesar de la pérdida de especies, los componentes de la red reconfigurarían sus interacciones (CaraDonna *et al.*, 2017), probablemente debido a la amplitud de nicho de las especies persistentes y la reducción de la competencia intraespecífica (Medel *et al.*, 2009).

Aunque la eliminación de especies bajo los tres escenarios evaluados generó cambios significativos posibles y comprobados mediante la aplicación de un modelo nulo, no se puede asegurar que esto signifique un deterioro de los parámetros estructurales de la red como menciona Ramírez-B. (2013), ya que como lo indica CaraDonna *et al.* (2017), las redes de polinización son dinámicas en el tiempo y sus interacciones no son fijas, pues las comunidades pueden sufrir un reordenamiento estructural mediante el establecimiento de nuevas interacciones entre las especies restantes después de una condición ambiental cambiante (Costa *et al.*, 2018). Sin embargo, la continua eliminación de especies del sistema por diversos factores antrópicos o climáticos podría generar la desaparición de nodos menos generalistas

los cuales tendrían una interacción específica con los inicialmente extinguidos como lo sugieren González *et al.* (2009) y Herzog *et al.* (2010). Esto se debe a que muchas especies no pueden generar nuevas interacciones dentro de la comunidad cuando hay una reorganización en la red (Brodie *et al.*, 2014). En consecuencia, lo anterior se traduce en una pérdida potencial de especies y diversidad funcional existente en el ecosistema. Esto se pudo corroborar con los análisis realizados en cada escenario donde se perdieron entre cuatro y diez especies adicionales a las eliminadas inicialmente. Según Valiente-Banuet *et al.* (2015) la pérdida de especies puede estar de la mano con la reducción de interacciones; incluso esta última podría ser más rápida y esta situación se relaciona con la disminución de la funcionalidad lo cual ocurre antes de una extinción de especies, pero adicionalmente Maruyama *et al.* (2018) sugiere que estos cambios en la diversidad funcional a causa de diversos fenómenos como el cambio climático también producen alteraciones estructurales en la red de interacción colocando en riesgo servicios ecosistémicos como el de la polinización.

Por último, estas perturbaciones sobre los polinizadores pueden generar con mayor facilidad graves afectaciones al equilibrio de la comunidad y como resultado que una o más poblaciones se extinguirán (Pawar, 2014). La pérdida de especies y principalmente de polinizadores en cualquier tipo de zona de vida es una grave amenaza a la continuidad de las dinámicas espacio temporales de los ecosistemas y adicionalmente a la seguridad alimentaria del ser humano, debido al deterioro de los servicios ecosistémicos derivados de la actividad de los polinizadores. Es por esto que autores como Kaiser-Bunbury *et al.* (2017) y Rico-Gray (2007) señalan importante diseñar estrategias encaminadas a la restauración y conservación de los ecosistemas; actividades que fortalecen la resistencia de las redes y promueven la recuperación de las dinámicas poblacionales de polinizadores evitando así la pérdida de diversidad de especies.

11 CONCLUSIONES

La red de potenciales polinizadores de un bosque altoandino en Totoró, Cauca está conformada por 53 especies de plantas y 52 de animales caracterizadas por su capacidad para adaptarse a las drásticas condiciones de microhábitat que ofrece de esta zona de vida. En su mayoría son especies generalistas que contribuyen a generar una red robusta y tolerante a cascadas de extinción secundaria. Se obtuvo una buena parte de las interacciones presentes en la zona y aspectos de tipo climático, fenológico o enlaces prohibidos pudieron contribuir a no encontrar un mayor número de interacciones.

La integración de insectos y aves como el grupo de potenciales polinizadores de la zona de estudio permitió concluir que ambos taxa conforman subgrupos distintos dentro de la red. Lo anterior debido a procesos coevolutivos entre aves y plantas con flores campanuladas; sin embargo, es menos evidente un posible patrón ecológico para los otros módulos mientras no se estudie a profundidad el papel de todos los componentes de la red.

Las especies de plantas: *Freziera canescens*, *Gaiadendron punctatum*, *Persea mutisii*; de insectos: *Bombus rubicundus*, *Chironomus* sp. y de colibríes: *Heliangelus exortis*, y *Metallura tyrianthina* fueron identificadas como claves en la estructura de la red. Estas especies además de ser nativas de esta zona de vida, son las que mayor conectividad generan y su eliminación de la red conllevaría a una importante extinción secundaria. Adicionalmente, se destaca la presencia de aves (*Heliangelus exortis* y *Metallura tyrianthina*) e insectos (*Bombus rubicundus* y *Chironomus* sp.) como especies clave, lo cual indica la importancia de ambos grupos para el ecosistema.

La evaluación de la red de potenciales polinizadores bajo tres escenarios de eliminación de especies indica una reorganización de las interacciones para cada escenario, debido a las dinámicas ecológicas, evolutivas y ambientales que se manejan dentro de los ecosistemas y que permiten reestructurar los parámetros que componen la red de potenciales polinizadores de este bosque altoandino.

La simulación de pérdida de especies vegetales importantes estructuralmente para el bosque generó la extinción secundaria de los insectos: *Eurymetopum* sp. (Coleoptera), *Hylodanacaea* sp. (Coleoptera), *Terphis nov sp.* (Diptera) y *Docosia* sp. (Diptera) potenciales polinizadores que se caracterizaban por ser especies menos generalistas.

La eliminación de especies maderables de uso doméstico y de posteadura generó la extinción secundaria de especies de potenciales polinizadores poco generalistas de los insectos: *Rhagoletis* sp2. (Diptera), *Myolepta* sp. (Diptera), *Eurymetopum* sp. (Coleoptera), *Hylodanacaea* sp. (Coleoptera), *Nitidulidae* sp. (Coleoptera), *Platycrepidius* sp. (Coleoptera), *Terphis nov sp.* (Diptera), *Tabanidae* sp. (Diptera) y *Tiphiidae* sp4. (Hymenoptera).

El escenario más grave fue el de eliminación de especies clave dentro de la red de polinización el cual generó la mayor extinción secundaria de especies donde se incluían plantas y animales. Las plantas fueron: *Tibouchina grossa* (Melastomataceae), *Aphelandra acanthus* (Acanthaceae), *Berberis grandiflora* (Berberidaceae), *Thibaudia floribunda* (Ericaceae), *Lepechinia conferta* (Lamiaceae), *Elleanthus maculatus* (Orchidiaceae), *Plantago australis* (Plantaginaceae) y *Dendrophthora clavata* (Viscaceae) y dos especies de potenciales polinizadores representados por los insectos *Eurymetopum* sp. (Coleoptera) y *Terphis nov sp.* (Diptera).

La pérdida de polinizadores en cualquier escenario lo cual se pudo comprobar en esta investigación, puede generar problemáticas graves en diferentes servicios ecosistémicos como la reducción de regeneración natural de bosques, deterioro en la protección del agua, disminución de la producción de frutos y semillas; crisis de seguridad alimentaria y extinción secundaria de otras especies.

12 RECOMENDACIONES

Es importante ampliar el esfuerzo de muestreo en escala espacial y temporal procurando muestrear el mayor número de parcelas posibles hacia los cuatro puntos cardinales tomando como base un punto medio de la zona de estudio muestreada con el fin de obtener el mayor número de interacciones posibles entre potenciales polinizadores y plantas.

Es preciso evaluar la fenología de las plantas en las parcelas muestreadas durante mínimo un año con el fin de correlacionar sus patrones con la topología de la red de potenciales polinizadores en la zona de estudio.

Se debe analizar la red de polinización realizando pruebas palinológicas a los potenciales polinizadores registrados en el bosque con el fin de obtener interacciones no registradas con la metodología de observación.

Es necesario estudiar el papel de cada uno de los componentes de la red de polinización a fin de identificar con precisión los procesos coevolutivos se dan en el ecosistema.

Es prioritario la implementación de estrategias para la restauración y conservación del bosque altoandino en la zona de estudio con el fin de fortalecer las interacciones entre plantas y animales que pueda evitar la pérdida de potenciales polinizadores de este ecosistema.

13 BIBLIOGRAFÍA

- Álvarez, F. M., & Noval, F. N. (2017). Primera lista de visitantes y potenciales polinizadores de las flores de *Malus domestica* (Borkh.) Borkh. (Rosaceae) en Asturias y la cornisa cantábrica. *BV News Publicaciones Científicas*, 6(82), 100–119.
- Amaya-Márquez, M., Stiles, G., & Rangel-Ch., J. O. (2001). Interacción planta-colibrí en Amacayacu (Amazonas, Colombia): una perspectiva palinológica. *Caldasia*, 23(2), 301–322.
- Araújo, M. B., & Rahbek, C. (2006). How does climate change affect biodiversity? *Science*, 313, 1396–1397.
- Arcos, L. F. S. (2009). Caracterización fisonómica y estructural de un bosque alto andino, en la Vereda el Cofre, finca Potrero del Rio, municipio de Totoró-Cauca. Universidad del Cauca.
- Ayerbe-Quiñones, F., López-Ordóñez, J. P., González-Rojas, M. F., Estela, F. A., Ramírez-B., M. B., Sandoval-Sierra, J. V., & Gómez-Bernal, L. G. (2008). Aves del departamento del Cauca - Colombia. *Biota Colombiana*, 9(1), 77–132.
- Barrett, S. C. H., & Helenurm, K. (1987). The reproductive biology of boreal forest herbs. Breeding systems and pollination. *Canadian Journal of Botany*, 65, 2036–2046.
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 567–593.
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2008). Redes mutualistas de especies. *Investigación y Ciencia*, 1–10.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melian, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(16), 9383–9387.
- Bascompte, J., Jordano, P., & Olesen, J. M. (2006). Asymmetric Coevolutionary Networks Facilitate Biodiversity Maintenance. *Science*, 312, 431–433.
- Basilio, A. M., Medan, D., Torretta, J. P., & Bartoloni, N. J. (2006). A year-long plant-

- pollinator network. *Austral Ecology*, 31, 975–983.
- Basset, Y., Cizek, L., Cuénoud, P., Didham, R. K., Guilhaumon, F., Missa, O., ... Leponce, M. (2012). Arthropod diversity in a tropical forest. *Science*, 338(6113), 1481–4.
- Becoche-M., J. M., Macías-P., D. J., & Zambrano-G., G. (2018). Relación *Podocarpus oleifolius* y artrópodos como potencial para la restauración ecológica del bosque altoandino. In P. Pinzón- García, M. Aguilar-Garavito, M. Quijano, J. Sierra, & J. Rubio (Eds.), *Restauración Ecológica en Colombia: “Un compromiso de país”* (1st ed., pp. 233–240). Bogotá, D.C.: Red Colombiana de Restauración Ecológica, Universidad Católica de Oriente.
- Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2006). *Ecology from individuals to ecosystems* (4th ed.). Oxford: Blackwell Publishing Ltd.
- Blüthgen, N., Fründ, J., Vazquez, D. P., & Menzel, F. (2008). What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology*, 89(12), 3387–3399.
- Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6(1), 1–12.
- Borror, D. J., Triplehorn, C. A., & Johnson, N. F. (1989). *An Introduction to the study of Insects* (6th ed.). Pensilvania E.E.U.U.: Saunders College Publishing.
- Brodie, J. F., Aslan, C. E., Rogers, H. S., Redford, K. H., Maron, J. L., Bronstein, J. L., & Groves, C. R. (2014). Secondary extinctions of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 29, 664–672.
- Buchmann, S. L., & Nabhan, G. P. (1996). *The Forgotten Pollinators*. Washington, D. C: Island Press.
- Burgos, E., Ceva, H., Perazzo, R. P. J., Devoto, M., Medan, D., Zimmermann, M., & Delbue, A. M. (2007). Why nestedness in mutualistic networks? *Journal of Theoretical Biology*, 249, 307–313.
- CaraDonna, P. J., Petry, W. K., Brennan, R. M., Cunningham, J. L., Bronstein, J. L., Waser, N. M., & Sanders, N. J. (2017). Interaction rewiring and the rapid turnover of plant–pollinator networks. *Ecology Letters*, 20(3), 385–394.

- Costa, J. M., Ramos, J. A., Luís, P., Timóteo, S., Andrade, P., Araújo, P. M., ... Heleno, R. H. (2018). Rewiring of experimentally disturbed seed dispersal networks might lead to unexpected network configurations. *Basic and Applied Ecology*, 30, 11–22.
- Cuatrecasas, J. (1958). Aspectos de la vegetación natural en Colombia. Editorial Voluntad.
- 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., Trøjelsgaard, K., Martín-González, A. M., Nogués-Bravo, D., Ollerton, J., Petanidou, T., ... Olesen, J. M. (2013). Historical climate-change influences modularity and nestedness of pollination networks. *Ecography*, 36, 1331–1340.
- Dáttilo, W., & Rico-Gray, V. (2018). *Ecological Networks in the Tropics*. Switzerland: Springer International Publishing AG.
- Devoto, M., Medan, D., & Montaldo, N. H. (2005). Patterns of interaction between plants and pollinators along an environmental gradient. *Oikos*, 109, 461–472.
- Dixon, K. W. (2009). Pollination and restoration. *Science*, 325, 571–573.
- Dormann, C. F., Fruend, J., & Gruber, B. (2008). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*, 8(2), 8–11.
- Dormann, C. F., Fruend, J., Gruber, B., Devoto, M., Iriondo, J., Vazquez, D. p., ... Rodriguez-Girones, M. (2017). Package 'bipartite' Visualising Bipartite Networks and Calculating Some (Ecological) Indices V. 2.08.
- Dormann, C. F., Frund, J., Blüthgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *The Open Ecology Journal*, 2, 7–24.
- Dormann, C. F., & Strauss, R. (2014). A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 90–98.
- Franquis, F., & Infante, A. (2003). Los bosques y su importancia para el suministro de servicios ambientales. *Rev. For. Lat.*, (34), 17–30.

- Galai, N., Salles, J. M., Settele, J., & Vaissiere, B. E. (2009). Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecol. Econ.*, 68(3), 810–821.
- García-Robledo, C. (2010). Restoration of plant-pollinator interactions: pollination neighborhood and asymmetric pollen flow between restored habitats in a beetle-pollinated aroid. *Restoration Ecology*, 18(1), 94–102.
- García, D. (2016). Birds in Ecological Networks: Insights from Bird-Plant Mutualistic Interactions. *Ardeola*, 63(1), 151–180.
- García, Q. A. (2013). Efecto de las migraciones sobre la estructura de anidamiento de los ensamblajes de aves en cayos del archipiélago de los Jardines de la Reina, Cuba. Universidad de la Habana, La Habana, Cuba.
- Gasca, Á. H. J., & Torres, R. D. (2013). Conservación de la biodiversidad en Colombia, una reflexión para una meta: conocer y educar para conservar. *Cuadernos de Biodiversidad*, 42, 31–37.
- Gerrero, O. N. Y. (2015). Comparación de visitantes florales y polinizadores de tres especies de palmas del género *Syagrus* (Arecaceae) endémicas y alopatricas de Colombia. Universidad de la Salle, Bogotá D.C.
- González, A. M. M., Dalsgaard, B., Ollerton, J., Timmermann, A., Olesen, J. M., Andersen, L., & Tossas, A. G. (2009). Effects of climate on pollination networks in the West Indies. *Journal of Tropical Ecology*, 25(05), 493–506.
- Gonzalez, O., & Loiselle, B. A. (2016). Species interactions in an Andean bird – flowering plant network: phenology is more important than abundance or morphology. *PeerJ*, 4, 1–22.
- González, V. H., Ospina, M., & Bennett, D. J. (2005). Abejas altoandinas de Colombia - Guía de campo. Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Gotelli, N. J. (2000). Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, 81(9), 2606–2621.
- Gutierrez, Z. E. A., & Rojas, N. S. V. (2001). Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos del volcán Galeras, Sur de Colombia. Universidad Nacional de Colombia.

- Heindl, M., Boesman, P., & Kirwan, G. M. (2018). Tyrian Metaltail (*Metallura tyrianthina*). In J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, & E. de Juana (Eds.), Handbook of the Birds of the World Alive. Barcelona: Lynx Edicions.
- Herzog, S., Jørgensen, P., Martínez, R., Martius, C., Anderson, E., Hole, D., ... Tiessen, H. (2010). Efectos del cambio climático en la biodiversidad de los Andes tropicales: el estado del conocimiento científico. Resumen para tomadores de decisiones y responsables de la formulación de políticas públicas. São José dos Campos, Brasil: Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global (IAI).
- Heynen, I., & Boesman, P. (2018). Tourmaline Sunangel (*Heliangelus exortis*). In J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, & E. de Juana (Eds.), Handbook of the Birds of the World Alive. Barcelona: Lynx Edicions.
- Hilty, S. L., & Brown, W. L. (2001). Guía de las Aves de Colombia. Princeton, NJ: Princetn. Univ. Press.
- Holdridge, L. (1947). Determination of World Plant Formations from Simple Climatic Data. *Science*, 105(2727), 367–368.
- IDEAM. (2017). Sistema de Monitoreo de Bosques y Carbono para Colombia. Bogotá D.C.: Instituto de Hidrología Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM).
- Ingversen, T. T. (2006). Plant-pollinator interactions on Jamaica and Dominica: The centrality, asymmetry and modularity of networks. University of Aarhus.
- Jordano, P. (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist*, 129(2), 657–677.
- Kaiser-Bunbury, C. N., Mougil, J., Whittington, A. E., Valentin, T., Gabriel, R., Olesen, J. M., & Blüthgen, N. (2017). Ecosystem restoration strengthens pollination network resilience and function. *Nature*, 1–15.
- Kaiser-Bunbury, C. N., Muff, S., Memmott, J., Müller, C. B., & Caflisch, A. (2010). The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: A quantitative approach incorporating pollinator behaviour. *Ecology Letters*, 13, 442–452.
- Kalin, A. M. T., Primack, R., & Armesto, J. (1982). Community studies in pollination

- ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American*, 69(1), 82–97.
- Kiers, T. E., Palmer, T. M., Ives, A. R., Bruno, J. F., & Bronstein, J. L. (2010). Mutualisms in a changing world: An evolutionary perspective. *Ecology Letters*, 13, 1459–1474.
- Lara, C. (2006). Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in México. *Ecoscience*, 13, 23–29.
- Lara, R. J. (2014). Contribución al conocimiento de los polinizadores potenciales y visitantes florales de Cucurbitaceae en la península ibérica (Insecta). *Micobotánica-Jaén*, 9(2), 4.
- Las-Casas, F. M. G., Azevedo, J. S. M., & Dias, F. M. M. (2012). The community of hummingbirds (Aves: Trochilidae) and the assemblage of flowers in a Caatinga vegetation. *Brazilian Journal of Biology*, 72, 51–58.
- León-Camargo, D. A. (2013). Efecto de la fragmentación sobre la interacción colibrí-flor en tres remanentes de bosque seco tropical en el municipio de Chimichagua (Cesar, Colombia). Universidad Nacional de Colombia.
- Lindberg, A. B., & Olesen, J. M. (2001). The fragility of extreme specialization: *Passiflora mixta* and its pollinating hummingbird *Ensifera ensifera*. *Journal of Tropical Ecology*, (17), 323–329.
- Lorente, I., Gamo, D., Gómez, J. L., Santos, R., Flores, L., Camacho, A., ... Navarro, J. (2004). Los efectos biológicos del cambio climático. *Ecosistemas*, 13(1), 103–110.
- Maglianesi, S. M. A., & Jones, R. G. (2016). Efecto del cambio climático sobre las interacciones planta-animal y sus consecuencias sobre los ecosistemas. *Biocenosis*, 30(1–2), 70–79.
- Martín-González, A. M., Dalsgaard, B., & Olesen, J. M. (2010). Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological Complexity*, 7, 36–43.
- Martinez, M. A. (2011). Fenología de la Majua (*Vallea stipularis*), Palo blanco (*Ilex quitensis*) y Cedrillo (*Ruagea hirsuta*) en un bosque Alto Andino, Vereda el Cofre, Totoró, Cauca. Universidad del Cauca.

- Maruyama, P. K., Sonne, J., Vizentin-Bugoni, J., Alarcón, R., Araujo, A., Chávez-González, E., ... Dalsgaard, B. (2018). Functional diversity mediates macroecological variation in plant- hummingbird interaction networks. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 1186–1199.
- Maruyama, P. K., Vizentin-Bugoni, J., Sonne, J., Martín-González, A. M., Schleuning, M., Araujo, A., ... Dalsgaard, B. (2016). The integration of alien plants in mutualistic plant-hummingbird networks across the Americas The importance of species traits and insularity. *Diversity and Distributions*, (22), 672–681.
- Medan, D., Montaldo, N. H., Devoto, M., Mantese, A., Vasellati, V., & Bartoloni, N. H. (2002). Plant-pollinator relationships at two altitudes in the Andes of Mendoza, Argentina. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 34, 233–241.
- Medel, R., Aizen, M. A., & Zamora, R. (2009). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Santiago de Chile: Universitaria.
- Mello, M. A. R. de, Muylaert, R. de L., Pereira, R. B. P., & Felix, G. M. F. (2016). *Guia para Análise de Redes Ecológicas (1st ed.)*. Belo Horizonte: Ecological Synthesis Lab.
- Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society London*, 271, 2605–2611.
- Michener, C. D. (2007). *The Bees the World (2nd ed.)*. U.S.A.: The Johns Hopkins University Press.
- MinAmbiente. (2015). *Plan Nacional de Restauración. Restauración Ecológica, Rehabilitación y Recuperación de Áreas Disturbadas*. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. Bogotá D.C.: Ministerio de ambiente y desarrollo sostenible.
- Montero-Castaño, A., Calviño-Cancela, M., Rojas-Nossa, S., De la Rúa, P., Arbetman, M., & Morales, C. L. (2018). Invasiones biológicas y pérdida de polinizadores. *Ecosistemas*, 27(2), 42–51.
- Motten, A. F. (1982). *Pollination ecology of the spring wildflower community in the deciduous forests of piedmont North Carolina*. Duke University.

- Murcia, C., & Guariguata, M. R. (2014). La restauración ecológica en Colombia tendencias necesidades y oportunidades. Center for International Forestry Research (Documentos). Bogor, Indonesia: CIFOR.
- Nates-Parra, G. (2016). Iniciativa Colombiana de Polinizadores: abejas ICPA. Bogotá, D.C.: Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia.
- Newman, M. E. J. (2004). Detecting community structure in network. *Eur. Phys.*, 38, 321–330.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., Elberling, H., Rasmussen, C., & Jordano, P. (2011). Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 278, 725–732.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(50), 19891–19896.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Elberling, H., & Jordano, P. (2008). Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology*, 89(6), 1573–1582.
- Ospina, A. F. (2009). Fenología del encenillo (*Weinmannia mariquitae*), en un bosque altoandino, vereda el Cofre, municipio de Totoró, departamento del Cauca. Universidad del Cauca, Popayán.
- Patefield, W. M. (1981). Algorithm AS 159: An efficient method of generating RxC tables with given row and column totals. *Journal of the Royal Statistical Society*, 30(1), 91–97.
- Pawar, S. (2014). Why are plant-pollinator networks nested? *Science*, 345, 383.
- Philipp, M., Böcher, J., Siegismund, H. R., & Nielsen, L. R. (2006). Structure of a plant-pollinator network on a pahoehoe lava desert of the Galápagos Islands. *Ecography*, 29, 531–540.
- Pisanty, G., & Mandelik, Y. (2012). Effects of alien species on plant-pollinator interactions: how can native plants adapt to changing pollination regimes? In S. Patiny (Ed.), *Evolution of Plant–Pollinator Relationships* (pp. 414–438). University Press.
- PNGIBSE. (2012). Política Nacional para la gestión integral de la biodiversidad y sus

servicios ecosistémicos (PNGIBSE). Bogotá D.C.: MINAMBIENTE.

- Poniso, L. C., Gaiarsa, M. P., & Kremen, C. (2017). Opportunistic attachment assembles plant-pollinator networks. *Ecology Letters*, 1261–1272.
- Ramírez-B., M. B. (2013). Redes de interacción mutualista colibrí-flor en el Parque Nacional Natural Munchique: ¿La pérdida de un colibrí endémico y en peligro crítico de extinción, acarrea el colapso del sistema? Universidad Nacional de Colombia.
- Ramírez-B., M. B., Stiles, G., González, C., Amorim, F. W., Dalsgaard, B., & Maruyama, P. K. (2017). The role of the endemic and critically endangered Colorful Puffleg *Eriocnemis mirabilis* in plant-hummingbird networks of the Colombian Andes. *Biotropica*, 49(4), 555–564.
- Ramirez, N., & Brito, Y. (1992). Pollination Biology in a Palm Swamp Community in the Venezuelan Central Plains. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 110, 277–302.
- Rangel-Ch., J. O. (2000). La región paramuna y franja aledaña en Colombia. In *Colombia Diversidad Biotica III* (pp. 1–23). Bogotá D.C.: Universidad Nacional de Colombia.
- Rangel-Ch., J. O. (2015). La biodiversidad de Colombia: significado y distribución regional. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat*, 39(151), 176–200.
- Rico-Gray, V. (2007). El análisis de redes complejas y la conservación de la biodiversidad. *Cuadernos de Biodiversidad*, 3–6.
- Roberts, A. H. P., King, B. D. I., & Milam, J. (2017). Factors affecting bee communities in forest openings and adjacent mature forest. *Forest Ecology and Management*, 394, 111–122.
- Rodríguez-Flores, C., Stiles, G., & Arizmendi, M. del C. (2012). Pollination network of a hermit hummingbird community (Trochilidae, Phaethornithinae) and their nectar resources in the colombian amazon. *Ornitología Neotropical*, (23), 85–100.
- Rosero, L. (2003). Interações planta/beija-flor em três comunidades vegetais da parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Amazonas (Colombia). Universidade Estadual de Campinas.

- Schleuning, M., Fründ, J., Klein, A. M., Abrahamczyk, S., Alarcón, R., Albrecht, M., ... Blüthgen, N. (2012). Specialization of mutualistic interaction networks decreases toward tropical latitudes. *Current Biology*, (22), 1925–1931.
- Schleuning, M., Fründ, J., Schweiger, O., Welk, E., Albrecht, J., Albrecht, M., ... Hof, C. (2016). Ecological networks are more sensitive to plant than to animal extinction under climate change. *Nature Communications*, 7, 1–9.
- Serna, F. J. C. (1996). *Entomología General - Guías para reconocer ordenes y familias*. Medellín: Universidad Nacional de Colombia.
- Silveira-Vitória, R., Vizentin-Bugoni, J., & Silva-Duarte, L. (2017). Evolutionary history as a driver of ecological networks a case study of plant-hummingbird interactions. *Oikos*, 127, 561–569.
- Smith-Pardo, A. H., & Vélez, R. I. R. (2008). *Abejas de Antioquia. Guía de campo*. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín.
- Smith-Ramírez, C., Martínez, P., Nuñez, M., González, C., & Armesto, J. J. (2005). Diversity, flower visitation frequency and generalism of pollinators in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 147, 399–416.
- Soler, M. (2002). *Evolución La base de la Biología*. España: Proyecto Sur de Ediciones, S. L.
- Takemoto, K., Kanamaru, S., & Feng, W. (2014). Climatic seasonality may affect ecological network structure : Food webs and mutualistic networks. *Biosystems*, 121, 29–37.
- Tauro, A. V. (2013). *Sucesión y dimensiones ecológicas en bosques tropicales secundarios*. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico D.F.
- TeamRCore. (2015). *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing.
- Tinoco, B. A., Graham, C. H., Aguilar, J. M., & Schleuning, M. (2016). Effects of hummingbird morphology on specialization in pollination networks vary with resource availability. *Oikos*, 126, 52–60.
- Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J., & Wardle, D. A. (2008). Global change

- and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11(12), 1351–1363.
- UICN. (2018). Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza.
- Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M. C., & Jordano, P. (2014). Impacto de la introducción de la abeja doméstica (*Apis mellifera*, Apidae) en el Parque Nacional del Teide (Tenerife, Islas Canarias). *Ecosistemas*, 23(3), 58–66.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M. A., Alcántara, J. M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., ... Zamora, R. (2015). Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, 29, 299–307.
- Vargas, O. R. (2008). Guía metodológica para la restauración ecológica del bosque altoandino. Bogotá D.C.: Universidad Nacional de Colombia.
- Vázquez, D. P., Blüthgen, N., Cagnolo, L., & Chacoff, N. P. (2009). Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: A review. *Annals of Botany*, 103, 1445–1457.
- Vázquez, D. P., Melá n, C. J., Willams, N. M., Blüthgen, N., Krasnov, B. R., & Poul, R. (2007). Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos*, 116, 1120–1127.
- Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P. K., Debastiani, V. J., Duarte, L. da S., Dalsgaard, B., & Sazima, M. (2016). Influences of sampling effort on detected patterns and structuring processes of a Neotropical plant-hummingbird network. *Journal of Animal Ecology*, 85, 262–272.
- Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P. K., & Sazima, M. (2014). Processes entangling interactions in communities: Forbidden links are more important than abundance in a hummingbird – plant network. *Proceedings of the Royal Society*, 281, 1–9.
- Winemiller, K. O. (1989). Must Connectance Decrease with Species Richness? *The American Naturalist*, 134(6), 960–968.
- Wolf, M. E. (2006). *Insectos de Colombia - Guía básica de familias*. (M. W. Echeverri, O. Gallo, J. Cardona, & R. Callejas., Eds.) (1st ed.). Medellín: Universidad de Antioquia.
- Züchner, T., Boesman, P., & Kirwan, G. M. (2018). Sparkling Violet-ear (*Colibri*

coruscans). In J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, & E. de Juana (Eds.), Handbook of the Birds of the World Alive. Barcelona: Lynx Edicions.

14 Anexos

Matriz de interacción

Página 1

	<i>Chaetocercus mulsant</i>	<i>Atlapetes cupripennis</i>	<i>Heliangelus exortis</i>	<i>Metallura tyrianthina</i>	<i>Colibri coruscans</i>	<i>Bombus rubicundus</i>	<i>Bombus hortulanus</i>	<i>Apis mellifera</i>	<i>Rhagoletis sp1</i>	<i>Rhagoletis sp2</i>	<i>Myolepta sp.</i>	<i>Rhingia sp.</i>	<i>Syrphus sp.</i>	<i>Syrphidae sp.</i>	cf. <i>Platycheirus sp.</i>
<i>Calceolaria colombiana</i>	0	0	0	0	0	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gynoxys columbiana</i>	0	0	0	0	0	1	0	9	1	1	1	1	1	0	1
<i>Miconia orchetoma</i>	0	0	0	2	1	2	1	3	0	0	0	0	1	0	0
<i>Palicourea heterochroma</i>	0	2	3	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Palicourea amethystina</i>	1	3	7	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Saurauia bullosa</i>	0	0	0	0	0	1	0	4	0	0	0	0	1	0	0
<i>Duranta obtusifolia</i>	0	0	0	0	1	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vallea stipularis</i>	0	0	1	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Barnadesia spinosa</i>	3	5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cirsium vulgare</i>	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	1	2	1
<i>Gaiadendron punctatum</i>	0	0	7	11	1	10	1	7	1	1	1	0	3	2	1
<i>Tibouchina mollis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tibouchina grossa</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Freziera canescens</i>	0	0	3	1	4	9	8	1	2	1	3	1	2	1	3
<i>Ilex sp.</i>	0	0	0	0	0	8	4	1	1	0	1	1	1	1	1
<i>Persea mutisii</i>	0	0	0	1	0	8	7	3	0	0	2	2	1	1	1
<i>Weinmannia mariquitae</i>	0	0	0	0	0	12	7	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Aphelandra acanthus</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Viburnum triphyllum</i>	0	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Bomarea multiflora</i>	0	2	4	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>CyclospERMUM leptophyllum</i>	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oreopanax incisus</i>	0	0	0	0	0	6	3	6	0	0	0	0	0	0	0
<i>Baccharis latifolia</i>	0	0	0	0	0	2	1	5	1	0	0	0	1	1	1
<i>Pseudelephantopus spiralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Taraxacum officinale</i>	0	0	0	0	0	0	1	8	0	0	0	1	2	0	3
<i>Bidens pilosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Berberis grandiflora</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tournefortia fuliginosa</i>	0	0	0	0	0	8	4	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tillandsia fendleri</i>	0	3	9	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tillandsia tetrantha</i>	0	1	3	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stellaria media</i>	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
<i>Psammisia graebneriana</i>	0	1	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Thibaudia floribunda</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bejaria mathewsii</i>	0	2	6	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Otholobium mexicanum</i>	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hyptis capitata</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lepechinia conferta</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

<i>Miconia theizans</i>	0	0	0	0	0	17	3	3	1	0	0	0	1	0	0
<i>Masdevallia racemosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stelis exigua</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Elleanthus maculatus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Passiflora mixta</i>	0	2	5	1	0	5	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago australis</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Monnina hirta</i>	0	0	0	0	0	7	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lachemilla orbiculata</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus robustus</i>	0	0	0	0	0	3	4	4	0	0	0	0	2	0	0
<i>Dendrophthora clavata</i>	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Solanum asperolanatum</i>	0	0	0	0	0	15	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Solanum nigrescens</i>	0	0	0	0	0	2	0	6	0	0	0	0	0	0	0
<i>Brugmansia sanguinea</i>	0	0	3	1	0	6	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Panopsis cf. hernandezii</i>	0	0	0	0	0	8	4	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Meliosma novogranatensis</i>	0	0	0	0	0	5	2	1	0	0	0	0	0	0	0

Página 2

	<i>Dilophus</i>	<i>Penthetria</i>	<i>Neocorynura</i>	<i>Neocorynura</i>	<i>Sphecodes</i>	<i>Panyapedaliodes</i>	<i>Astylus</i>	<i>Cantharidae</i>	<i>Eurymetopum</i>	<i>Hylopanacea</i>	<i>Nitidulidae</i>	<i>Platycrepidius</i>	<i>Sessinia</i>	<i>Terphis</i>
	sp.	sp.	sp1.	sp2.	sp.	drymaea	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	nov sp.
<i>Calceolaria colombiana</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Gynoxys columbiana</i>	9	1	7	6	24	3	3	1	0	0	0	0	1	0
<i>Miconia orcheotoma</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Palicourea heterochroma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Palicourea amethystina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Saurauia bullosa</i>	0	0	6	11	13	2	0	0	0	0	0	1	2	0
<i>Duranta obtusifolia</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vallea stipularis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Barnadesia spinosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cirsium vulgare</i>	0	0	14	15	15	2	25	1	0	0	0	0	1	0
<i>Gaiadendron punctatum</i>	16	2	16	13	27	6	4	2	0	0	1	0	1	0
<i>Tibouchina mollis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tibouchina grossa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Freziera canescens</i>	23	2	7	10	25	2	0	1	1	0	2	0	2	1
<i>Ilex sp.</i>	8	1	15	7	27	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Persea mutisii</i>	21	1	35	16	48	2	0	2	0	0	1	1	1	0
<i>Weinmannia mariquitae</i>	10	0	11	18	15	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Aphelandra acanthus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Viburnum triphyllum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Bomarea multiflora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cyclosporum leptophyllum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oreopanax incisus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Baccharis latifolia</i>	15	0	18	12	22	0	1	0	0	0	0	0	0	0

<i>Pseudelephantopus spiralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Taraxacum officinale</i>	2	1	15	18	29	3	7	1	0	0	0	0	1	0
<i>Bidens pilosa</i>	0	0	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Berberis grandiflora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tournefortia fuliginosa</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tillandsia fendleri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tillandsia tetrantha</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stellaria media</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Psammisia graebneriana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Thibaudia floribunda</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bejaria mathewsii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Otholobium mexicanum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hyptis capitata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lepechinia conferta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Miconia theizans</i>	3	2	19	19	27	5	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Masdevalia racemosa</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stelis exigua</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Elleanthus maculatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Passiflora mixta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Monnina hirta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lachemilla orbiculata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus robustus</i>	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dendrophthora clavata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Solanum asperolanatum</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Solanum nigrescens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Brugmansia sanguinea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Panopsis cf. hernandezii</i>	0	0	0	0	5	3	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Meliosma novogranatensis</i>	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Pagina 3

	Chironomus	Porphyrochroa	Hilarempis	Lauxanidae	Hydrotaea	Leia	Docosia	Tabanidae	Adejeania	Eudejeania	Acaenitinae	Anomalinae	Campopleginae	Cryptinae	Enicospilus
	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.
<i>Calceolaria colombiana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gynoxys columbiana</i>	10	0	0	1	3	0	0	1	3	2	3	3	3	1	5
<i>Miconia orcheotoma</i>	12	0	0	1	1	4	0	0	2	1	2	0	2	1	1
<i>Palicourea heterochroma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Palicourea amethystina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Saurauia bullosa</i>	11	0	0	1	1	3	0	0	5	2	1	2	3	3	0
<i>Duranta obtusifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vallea stipularis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Barnadesia spinosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

<i>Cirsium vulgare</i>	0	2	1	0	0	1	0	0	4	3	3	2	1	0	3
<i>Gaiadendron punctatum</i>	15	1	3	2	1	4	0	1	0	0	4	3	5	7	4
<i>Tibouchina mollis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	0	0	0
<i>Tibouchina grossa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Freziera canescens</i>	18	2	1	2	2	3	1	0	1	1	1	3	2	3	3
<i>Ilex</i> sp.	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>Persea mutisii</i>	7	1	1	1	2	1	0	1	3	3	2	1	3	2	3
<i>Weinmannia mariquitae</i>	6	1	2	1	2	2	1	0	2	1	4	1	2	1	1
<i>Aphelandra acanthus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Viburnum triphyllum</i>	7	0	1	0	0	2	1	0	1	4	2	2	4	3	2
<i>Bomarea multiflora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>CyclospERMUM leptophyllum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oreopanax incisus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0	2	0
<i>Baccharis latifolia</i>	14	1	3	1	0	7	0	0	1	0	4	3	7	9	4
<i>Pseudelephantopus spiralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Taraxacum officinale</i>	0	2	1	0	1	2	0	0	1	2	0	0	0	0	0
<i>Bidens pilosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Berberis grandiflora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tournefortia fuliginosa</i>	4	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	2	1
<i>Tillandsia fendleri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tillandsia tetrantha</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stellaria media</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Psammisia graebneriana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Thibaudia floribunda</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bejaria mathewsii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Otholobium mexicanum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hyptis capitata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lepechinia conferta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Miconia theizans</i>	13	0	2	0	1	4	0	0	2	3	0	0	4	3	7
<i>Masdevalia racemosa</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stelis exigua</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Elleanthus maculatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Passiflora mixta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Monnina hirta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	3
<i>Lachemilla orbiculata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus robustus</i>	7	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	3	1	0	4
<i>Dendrophthora clavata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Solanum asperolanatum</i>	11	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Solanum nigrescens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Brugmansia sanguinea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Panopsis</i> cf. <i>hernandezii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Meliosma novogranatensis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Página 4

	Pimplinae	Tryphoninae	Probleta	Tiphiidae	Tiphiidae	Tiphiidae	Tiphiidae	Angiopolybia
	sp.	sp.	sp.	sp1.	sp2.	sp3.	sp4.	sp.
<i>Calceolaria colombiana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gynoxys columbiana</i>	2	3	2	0	0	1	0	6
<i>Miconia orcheotoma</i>	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Palicourea heterochroma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Palicourea amethystina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Saurauia bullosa</i>	2	1	1	0	0	0	0	2
<i>Duranta obtusifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vallea stipularis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Barnadesia spinosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cirsium vulgare</i>	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Gaiadendron punctatum</i>	4	3	2	2	1	1	0	9
<i>Tibouchina mollis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tibouchina grossa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Freziera canescens</i>	1	1	3	0	0	2	0	2
<i>llex sp.</i>	1	1	1	0	0	1	0	1
<i>Persea mutisii</i>	1	2	0	2	1	1	1	1
<i>Weinmannia mariquitae</i>	3	1	1	1	1	1	1	1
<i>Aphelandra acanthus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Viburnum triphyllum</i>	1	0	0	0	0	0	0	2
<i>Bomarea multiflora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>CyclospERMUM leptophyllum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oreopanax incisus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Baccharis latifolia</i>	3	5	1	1	0	2	0	3
<i>Pseudelephantopus spiralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Taraxacum officinale</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bidens pilosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Berberis grandiflora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tournefortia fuliginosa</i>	2	1	0	0	0	0	0	0
<i>Tillandsia fendleri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tillandsia tetrantha</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stellaria media</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Psammisia graebneriana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Thibaudia floribunda</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bejaria mathewsii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Otholobium mexicanum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hyptis capitata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lepechinia conferta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Miconia theizans</i>	4	3	1	1	1	1	0	1

<i>Masdevalia racemosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stelis exigua</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Elleanthus maculatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Passiflora mixta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Monnina hirta</i>	2	1	0	0	0	0	0	0
<i>Lachemilla orbiculata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus robustus</i>	7	1	0	0	0	1	1	0
<i>Dendrophthora clavata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Solanum asperolanatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Solanum nigrescens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Brugmansia sanguinea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Panopsis cf. hernandezii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Meliosma novogranatensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0