

**Universidad de El Salvador**  
**Facultad de Ciencias Naturales y Matemática**  
**Escuela de Biología**



**“ESTRUCTURA Y FUNCIONAMIENTO DE LA RED DE AVES  
POLINIZADORAS DEL ECOPARQUE EL ESPINO, EL SALVADOR”.**

**Trabajo de Graduación Presentado por:**

Molina Fuentes, Raúl Ernesto      MF15003

**Para Optar al Grado de:**

Licenciado en Biología

Ciudad Universitaria, 23 de febrero del 2022

**Universidad de El Salvador**  
**Facultad de Ciencias Naturales y Matemática**  
**Escuela de Biología**



**“ESTRUCTURA Y FUNCIONAMIENTO DE LA RED DE AVES  
POLINIZADORAS DEL ECOPARQUE EL ESPINO, EL SALVADOR”.**

**Trabajo de Graduación Presentado por:**

Molina Fuentes, Raúl Ernesto      MF15003

**Para Optar al Grado de:**

Licenciado en Biología

**Docente asesor:**

Lic. Jairo Galileo Marroquín Elías

**Asesor externo:**

Lic. Abizaí Clemente Chinchilla Rodríguez

MSc. Frank Sullyvan Cardoza Ruiz

Ciudad Universitaria, 23 de febrero del 2022

**Universidad de El Salvador**  
**Facultad de Ciencias Naturales y Matemática**  
**Escuela de Biología**



**“ESTRUCTURA Y FUNCIONAMIENTO DE LA RED DE AVES  
POLINIZADORAS DEL ECOPARQUE EL ESPINO, EL SALVADOR”.**

**Trabajo de Graduación Presentado por:**

Molina Fuentes, Raúl Ernesto      MF15003

**Para Optar al Grado de:**

Licenciado en Biología

**TRIBUNAL CALIFICADOR:**

**Jurado Interno:**

MSD. Virginia Geraldine Ramírez Pineda

**Jurado Externo:**

Lic. Pablo Giovanni Olmedo Galán

Ciudad Universitaria, 23 de febrero del 2022

## **AUTORIDADES DE LA UNIVERSIDAD**

### **Universidad de El Salvador**

#### **Rector**

M.Sc. Roger Armando Arias

#### **Vicerrector Académico**

PhD. Raúl Ernesto Azcúnaga López

#### **Vicerrector Administrativo**

Ing. Juan Rosa Quintanilla

#### **Secretario General**

Ing. Francisco Alarcón

#### **Fiscal**

Lic. Rafael Humberto Peña Marín

### **Facultad de Ciencias Naturales y Matemática**

#### **Decano**

Lic. Mauricio Hernán Lovo Córdova

#### **Vice Decano**

M.Sc. Zoila Virginia Guerrero Mendoza

#### **Secretaria**

Lic. Jaime Humberto Salinas Espinoza

#### **Directora Escuela de Biología**

M.Sc. Ana Martha Zetino Calderón

Ciudad Universitaria, 23 de febrero de 2022

## **DEDICATORIA**

“A mis padres Raquel del Carmen Molina y Maximiliano Rivas Peñate quienes con su amor, paciencia y esfuerzo me han permitido llegar a cumplir hoy una meta más, gracias por inculcar en mí el ejemplo de esfuerzo y valentía, de no temer las adversidades y siempre esforzarme al máximo hasta alcanzar mis sueños”.

## **AGRADECIMIENTO**

A mis asesores Lic. Jairo Galileo Marroquín Elías, Lic. Abizaí Clemente Chinchilla Rodríguez y MSc. Frank Sullyvan Cardoza Ruiz, quienes creyeron en este trabajo y me motivaron a salir adelante brindándome un apoyo incondicional durante toda la investigación.

Al cuerpo de docentes de la Escuela de Biología, en especial a MSc. Francisco Antonio Chicas Batres y a la MSc. Roxana Margarita López Martínez, quienes fueron los primeros en creer en este trabajo y me brindaron su apoyo y conocimientos para poder sacar adelante este proyecto.

Al MSc. Ricardo Anselmo Pérez León por su amistad sincera, apoyo y asesoría en todo el proceso de este trabajo, gracias por compartir sus conocimientos y siempre estar dispuesto a ayudar.

A mis amigos Mónica Gabriela Pacas Mejía, Patricia Steffany Arias Orellana, Lic. Jennifer Noemy Ramírez Rivas y Roberto Antonio Navarro Linares, por brindarme su amistad, siempre apoyarme cuando lo necesite y acompañarme en toda mi investigación.

A mi amigo Aaron Enrique Villatoro Ramírez, quien siempre estuvo dispuesto a apoyarme y ayudar con la identificación de las especies vegetales del estudio.

A mi familia que siempre estuvo apoyándome en todo momento y siempre me motivaron a continuar y a nunca rendirme.

## INDICE DE CONTENIDO

CONTENIDO	N° de PÁG.
1. RESUMEN .....	11
2. INTRODUCCIÓN.....	12
3. OBJETIVOS .....	13
3.1. Objetivo general .....	13
3.2. Objetivos específicos.....	13
4. MARCO TEÓRICO .....	14
4.1. Antecedentes del problema .....	14
4.2. Fundamentos teóricos.....	15
4.2.1. Interacciones ecológicas .....	15
4.2.2. Mutualismos .....	15
4.2.3. Redes complejas .....	17
4.2.3.1. Generalidades de las redes .....	17
4.2.3.2. Tipos de redes .....	17
4.2.4. Redes ecológicas.....	18
4.2.5. Propiedades.....	19
4.2.6. Redes mutualistas planta-animal .....	20
4.2.7. Redes polinizador-planta .....	22
4.2.7.1. Patrones estructurales .....	22
4.2.8. Técnicas de colecta de datos para estudios de redes mutualistas .....	23
4.2.8.1. Muestreo de interacciones .....	23
5. METODOLOGÍA.....	25
5.1. Ubicación geográfica y caracterización del área de estudio .....	25
5.2. Clima .....	25
5.3. Vegetación.....	26
5.4. Avifauna .....	26
5.5. Medidas de bioseguridad.....	26
5.6. Fase de campo .....	27
5.6.1. Muestreo de polinizaciones .....	27
5.7. Análisis de datos.....	29

5.7.1.	Evaluación de la representatividad de los datos .....	29
5.7.2.	Propiedades de la red de interacciones .....	29
6.	RESULTADOS .....	32
6.1.	Curva de acumulación de interacciones .....	33
6.2.	Propiedades de la red de polinización Planta-Ave .....	34
6.3.	Propiedades de la especialización de la red Planta-Ave .....	36
6.4.	Robustez de la red .....	38
7.	DISCUSIÓN .....	39
7.1.	Curva de acumulación de interacciones .....	39
7.2.	Propiedades de la red de polinización Planta-Ave .....	40
7.3.	Propiedades de la especialización de la red Planta-Ave .....	41
7.4.	Robustez de la red .....	43
8.	CONCLUSIONES .....	44
9.	RECOMENDACIONES .....	45
10.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	46
	ANEXOS.....	60

## INDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b>	Estructura general de una red. Tomado de Medel et al. (2009) .....	17
<b>Figura 2.</b>	Tipos de redes. Tomado de Medel et al. (2009) .....	18
<b>Figura 3.</b>	Ubicación geográfica del Ecoparque El Espino. Elaborado por Patricia Steffany Arias Orellana.....	25
<b>Figura 4.</b>	Ubicación de las rutas de muestreo utilizadas en el Ecoparque El Espino. Elaboración propia.....	27
<b>Figura 5.</b>	Metodología del esfuerzo de muestreo del estudio aplicado a la detección de polinizaciones planta-ave.....	28
<b>Figura 6.</b>	Ejemplos de aves nectívoras realizando visita legítima (A) y no legítima (B).....	29
<b>Figura 7.</b>	Número de interacciones registradas para las diferentes especies de plantas ornitófilas.....	32
<b>Figura 8.</b>	Número de interacciones registradas para las diferentes especies de aves polinizadoras.....	32

<b>Figura 9.</b> Curva de acumulación de interacciones ornitófilas del Eco Parque El Espino registradas para noviembre 2020 – septiembre 2021.....	33
<b>Figura 10.</b> Red de aves polinizadoras del Eco Parque El Espino registradas para noviembre 2020 – septiembre 2021.....	34
<b>Figura 11.</b> Matriz de interacciones de aves polinizadoras del Eco Parque El Espino registradas para noviembre 2020 – septiembre 2021. Cada cuadro representa una interacción potencial, en donde los colores más oscuros indican mayor grado de conectancia.....	35
<b>Figura 12.</b> Matriz de modularidad de aves polinizadoras del Eco Parque El Espino registradas para noviembre 2020 – septiembre 2021. Cada cuadro representa una interacción potencial, en donde los colores más oscuros indican mayor grado de conectancia.....	36
<b>Figura 13.</b> Robustez de la red de polinización ornitófila ante la extirpación selectiva de las plantas con mayor grado de conectancia (A) vs la extirpación aleatoria (B).....	38
<b>Figura 14.</b> Robustez de la red de polinización ornitófila ante la extirpación selectiva de las aves con mayor grado de conectancia (A) vs la extirpación aleatoria (B).....	39

## INDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b> Factores que afectan la elección de los métodos de muestreo al planificar un estudio de red.....	24
<b>Cuadro 2.</b> Estimadores de eficiencia de muestreo para la detención de interacciones ornitófilas del Eco Parque El Espino para los meses de noviembre 2020 a septiembre 2021.....	33
<b>Cuadro 3.</b> Índices de anidamiento de la red de polinización ornitófilas del Eco Parque El Espino para los meses de noviembre 2020 a septiembre 2021.....	35
<b>Cuadro 4.</b> Índices de modularidad de la red de polinización ornitófilas del Eco Parque El Espino para los meses de noviembre 2020 a septiembre 2021.....	35
<b>Cuadro 5.</b> Índices de especialización del conjunto de plantas de la red de polinización ornitófilas. Se resaltan en el cuadro las especies clave de la red.....	37
<b>Cuadro 6.</b> Índices de especialización del conjunto de aves de la red de polinización ornitófilas. Se resaltan en el cuadro las especies clave de la red.....	38

## **INDICE DE ANEXOS**

<b>Anexo 1.</b> Ejemplo de matriz para la evaluación de representatividad de datos.....	59
<b>Anexo 2.</b> Ejemplo de matriz numérica para la toma de datos en campo y la elaboración de la red de interacciones. ....	60
<b>Anexo 3.</b> Ejemplo de matriz binomial para el análisis de las propiedades de la red.....	61
<b>Anexo 4.</b> Red de Polinización Planta-Ave del Ecoparque El Espino.....	62

## 1. RESUMEN

Uno de los temas centrales en ecología evolutiva está relacionado con la manera en que las interacciones surgen, se extienden y se organizan a través de los paisajes y se desarrollan sobre la biósfera. Las interacciones planta-animal han proporcionado desde siempre un sustrato de estudio invaluable para la comprensión de los factores que determinan e influyen en cada uno de estos fenómenos. (Medel et al. 2009).

En la presente investigación se analizó la estructura y funcionamiento de la red de aves polinizadoras del Eco Parque El Espino, ubicado entre los municipios de Santa Tecla y Antiguo Cuscatlán del departamento de La Libertad y el municipio de San Salvador del departamento de San Salvador. Se caracterizó la estructura de la red, además de establecer la funcionalidad de las especies de plantas y aves que la constituyen, se identificó también el grado de conectancia de la red y finalmente se definió la robustez de la red ante la extirpación de las especies más conectadas de la red. Para esto se realizaron muestreos en cuatro transectos ubicados en diferentes zonas del área de estudio, en donde se registraban el número de eventos de polinización planta-ave.

En la red de polinización planta-ave se registró un total de 39 especies (22 especies de plantas y 17 de aves), con 64 enlaces. La conectancia de la red fue baja ( $C = 0.17$ ), con una asimetría negativa (Asimetría =  $-0.13$ ) indicando que existe una mayor presencia de especies de plantas en la red. Con respecto al número de enlaces por especie (tanto de plantas como de aves) fue de al menos un enlace por especie (links =  $1.64$ ), asimismo la asimetría de fuerza de interacciones presentó un valor negativo (AFI =  $-0.11$ ), indicando una mayor dependencia del grupo de plantas con respecto al grupo de aves, por otra parte, el nivel de especialización de la red resultó ser bajo ( $H2' = 0.45$ ) mostrando ser un sistema generalista.

En términos de anidamiento y modularidad, la red presentó anidamiento intermedio y bajo grado de modularidad (NODF =  $49.15$  y  $M = 0.4047$  respectivamente). Las plantas más generalistas de la red fueron: *Inga oerstediana*, *Inga vera*, *Grevillea robusta* y *Megaskepasma erythrochlamys*; mientras que el grupo de aves fueron: *Amazilia rutila*, *Archilochus colubris*, *Saucerottia beryllina* y *Leiothlypis peregrina*. Presentando mayor especialidad tenemos a: *Heliconia collinsiana* y *Campylopterus hemileucurus*.

Con respecto al grado de robustez de la red fue bastante alto ante las extinciones secundarias tanto por la eliminación de plantas ( $R = 0.94$ ), como para la eliminación de aves ( $R = 0.75$ ).

Finalmente se concluye que la red de polinización planta-ave del Ecoparque El Espino es un sistema asimétrico, siendo también una red con una baja conectancia en donde presenta un grupo de especies generalistas interactuando tanto con generalistas y especialistas y presentando ser una red muy resistente a la pérdida de especies tanto de plantas como de aves.

## 2. INTRODUCCIÓN

Uno de los principales temas en ecología evolutiva es conocer cómo las interacciones de polinización surgen y se organizan en los ecosistemas (Medel et al. 2009). Debido a esto, han surgido diferentes mecanismos para estudiar dicho tema y a lo largo del tiempo diferentes autores han ayudado a comprender mejor como es que las redes de interacción se organizan y como es que estas van co-evolucionando con el tiempo.

Desde los trabajos seminales de Sprengel (1793), Darwin (1862) y Müller (1883), se ha avanzado mucho en el conocimiento de la diversidad y sutileza de tales interacciones. Entre estas, los mutualismos planta-animal son de las interacciones más importantes que pueden existir en el planeta, ya que gracias a ellas muchos ecosistemas funcionan eficientemente, al permitir un mayor éxito reproductivo a las plantas y a los animales, con la disponibilidad de alimentación (Medel et al. 2009; Lara-Rodríguez et al. 2012).

Dentro de los mutualismos, la polinización es uno de los más importantes, siendo su principal objetivo la transferencia de polen de las anteras de una planta al estigma de otra de la misma especie, facilitando la reproducción cruzada en las plantas e incrementando su éxito reproductivo, gracias a recompensas generadas por las flores como el néctar rico en carbohidratos que obtienen los polinizadores (Begon et al. 2006; Smith y Smith 2015).

Los mutualismos planta-animal como la polinización, así como otros tipos de interacciones interespecíficas, pueden visualizarse y representarse gráficamente como una red compleja que incluye dos componentes: los grupos de especies interactuantes, en este caso plantas y animales, y los enlaces entre ellas. Mediante estas representaciones se puede evaluar diversos factores relacionados al funcionamiento de un ecosistema, como capacidad de resistir perturbaciones, especies que mantienen estable el sistema, especies más susceptibles a desaparecer, entre otras características que pueden variar en un área y contexto determinado (Medel et al. 2009).

En la presente investigación se buscó comprender cómo se organiza y cómo funciona la red de polinización planta-ave del bosque secundario del Ecoparque El Espino, identificando las especies generalistas y especialistas de la red para calcular su robustez ante la extirpación de especies.

### **3. OBJETIVOS**

#### **3.1. Objetivo general**

- Analizar la estructura y funcionamiento de la red de aves polinizadoras del Ecoparque El Espino.

#### **3.2. Objetivos específicos**

- Caracterizar la estructura de la red de polinizadores planta-ave del sitio de estudio.
- Establecer la funcionalidad de especies de planta y ave que conforma la red de polinizadores.
- Identificar el grado de conectividad de las interacciones de la red de polinizadores planta y ave.
- Definir la robustez de la red de polinizadores planta-ave.

## 4. MARCO TEÓRICO

### 4.1. Antecedentes del problema

En la región centroamericana, específicamente en Costa Rica, se han realizado estudios previos a la introducción de las redes ecológicas, los cuales son clave para la comprensión de las comunidades de aves nectarívoras (Feinsinger 1978) y de las implicaciones ecológicas y evolutivas de la polinización (Stiles 1978).

La introducción y desarrollo de conceptos y terminologías apropiadas para el estudio de redes ecológicas inició a finales de la década de los años setenta (Rejmánek y Stary 1979; Yodzis 1980), dando paso a los primeros estudios de redes mutualistas a finales de los años ochenta (Jordano 1987), a partir de ello, diversos autores han tratado de evidenciar patrones estructurales en las redes de polinización planta-ave a lo largo de los años (Jordano et al., 2003; Bascompte et al., 2006; Valdovinos et al. 2009; Burns 2013; Heleno et al. 2014; García 2016; Rodríguez-Flores et al. 2019).

Nuevas corrientes de investigación han estudiado la variación de las propiedades estructurales de las redes mutualistas (Pauw 2019), en muchos casos intentando relacionar esto con factores como la altitud del sitio (Dalsgaard et al. 2009; Quitián et al. 2018), modificación del hábitat por acción de la fragmentación (Dalsgaard et al. 2009; Ferreira et al. 2013), presencia de especies exóticas invasivas (Ghazoul 2004) y la extinción de especies dentro de la red (Memmott et al. 2004). También, se ha intentado evaluar cómo la evolución y coevolución de las redes se ve afectada con la presencia de especies “supergeneralistas” (Guimarães et al. 2011) e “hiperespecialistas” (Geerts y Pauw 2009).

En cuanto a estudios más específicos de redes de polinización, se han realizado estudios de interacciones epífita-ave (Ferreira et al. 2019) y de redes de polinización planta-colibrí (Fonseca et al. 2015; Maruyama et al. 2019) en áreas urbanas de Brasil. Otros sitios donde se ha estudiado interacciones colibrí-planta son los bosques secos de Colombia (León-Camargo y Rangel 2015) y en diversos sitios de México (Lara-Rodríguez et al. 2012; Martínez García y Ortiz Pulido 2014; Partida-Lara et al. 2018).

En El Salvador, no existen estudios respecto a la estructura y funcionamiento de las redes mutualistas, siendo este trabajo el primer estudio que se realizara en El Salvador sobre esta temática, las investigaciones enfocadas en interacciones se limitaban a la documentación de las redes de interacciones y su especificidad. En el Parque Nacional Montecristo, se ha estudiado las relaciones entre plantas y animales a nivel de uso de hábitat (Pineda 2006), dieta (Morales 2016), dispersión de semillas (Quijano 2017), asociaciones entre insectos y plantas medicinales (Clemente 2019) y asociaciones planta-colibrí (Bonilla y Abrego 2014).

## 4.2. Fundamentos teóricos

### 4.2.1. Interacciones ecológicas

La ecología comprende el estudio de las interacciones entre organismos y su entorno físico. Dentro de los conceptos fundamentales en ecología se encuentran *entorno e interacción*. El entorno consiste en todos los factores y fenómenos externos que influyen en un organismo, estos pueden ser abióticos o bióticos; mientras que la interacción se define como el acto de relacionarse con el entorno (Trejo 2009).

Existen muchos tipos de interacciones, entre ellas se pueden mencionar las denominadas *interacciones interespecíficas*, que representan interacciones entre dos o más especies. Asimismo, existen varios tipos de interacciones interespecíficas que se clasifican según el impacto que generan las especies, el cual puede ser positivo, neutral o negativo (Smith y Smith 2007; Trejo 2009; Molles y Sher 2019):

Los principales tipos de interacciones interespecíficas son:

- ✓ **Neutralismo:** se presenta cuando ninguna de las especies ejerce influencia sobre la otra.
- ✓ **Competencia:** ocurre cuando especies de la misma comunidad compiten por un mismo recurso limitado.
- ✓ **Comensalismo:** cuando una especie se beneficia mientras que la otra no resulta afectada.
- ✓ **Amensalismo:** puede ser considerado como una forma muy asimétrica de competencia, en la que una especie reduce o afecta de manera adversa a la población de otra especie, pero la especie afectada no ejerce ninguna influencia sobre la primera.
- ✓ **Mutualismos:** sucede cuando ambas especies interactuantes resultan beneficiadas de la interacción.
- ✓ **Depredación:** es aquella en la que una especie se alimenta de otra.

La interacción que se evaluará en la presente investigación es el mutualismo. A continuación, se detallan aspectos referentes a este tipo de interacción.

### 4.2.2. Mutualismos

El mutualismo es una explotación recíproca entre dos especies de individuos que es beneficiosa para ambos, usualmente involucra un intercambio de bienes o servicios como alimento, protección o transporte (Begon et al. 1986).

En ocasiones el mutualismo es confundido con la simbiosis, debido a que las interacciones mutualistas requieren cierta cercanía física para desarrollarse, pero sin ser tan íntima; por ello, los mutualismos no son necesariamente simbiosis, ya que la simbiosis es el resultado de interacciones muy estrechas de al menos dos especies, en las que una de las especies depende de la otra, donde un "simbionte" ocupa un hábitat proporcionado por un "anfitrión" (Margulis 1998; Paracer y Ahmadjian 2000; Rice 2007; Trejo 2009; Begon et al. 2006; Smith y Smith 2015).

Las relaciones mutualistas, al igual que otros tipos de interacciones, muchas veces son asimétricas, es decir que los participantes no obtienen la misma cantidad de beneficios. A medida que una de las especies comienza a beneficiarse mucho más que otra, puede ser difícil detectar si una de las especies realmente gana cierto beneficio o si la interacción se ha convertido en un comensalismo. Muchas veces se dificulta más debido a que no siempre se pueden cuantificar los beneficios que adquiere cada parte (Keddy 2007).

Otro aspecto que puede variar entre los mutualismos es el grado de especialización entre las especies, lo cual está muy relacionado al "*Principio de intercambio*" planteado inicialmente por Charles Darwin. Este principio sostiene que, en un entorno heterogéneo, una población puede evolucionar para aumentar su adaptación a un estado ambiental específico, pero esto causa la pérdida de adaptabilidad a otros. Por ejemplo, en el caso de las plantas y la polinización, existen especies altamente especializadas que constan de largos tubos florales o recompensas inusuales para sus polinizadores. Al mismo tiempo, se tiene especies generalistas, que constan de un diseño floral abierto y de recompensas usuales (Trejo 2009).

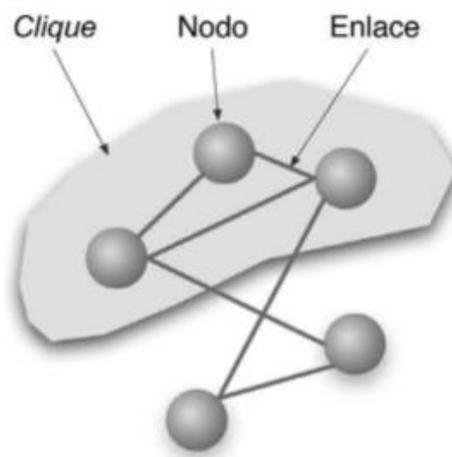
Los mutualismos son de gran importancia para la sobrevivencia de muchos ecosistemas, tales como los arrecifes de coral y los bosques tropicales lluviosos. Para estos últimos, por ejemplo, la formación de micorrizas es esencial, ya que el 90% de las plantas lo presentan. Además, una gran diversidad de plantas depende de animales polinizadores, por lo tanto, las plantas y polinizadores como los organismos herbívoros relacionados a estos desaparecerían y esta relación planta-animal no se limita solo a las polinizaciones ya que muchos animales se alimentan de los frutos de las plantas, ayudando a la dispersión de semillas. (Molles y Sher 2019).

Por lo anterior, las interacciones mutualistas planta-animal han sido un fenómeno bastante investigado, a tal punto, que en los últimos años se ha incorporado, incluso, el concepto de redes de interacción mutualista, profundizando su estudio a un nuevo nivel a través del uso de conceptos relacionados con las redes complejas (Bascompte et al. 2003; Jordano et al. 2003; Vázquez y Aizen 2004).

### 4.2.3. Redes complejas

#### 4.2.3.1. Generalidades de las redes

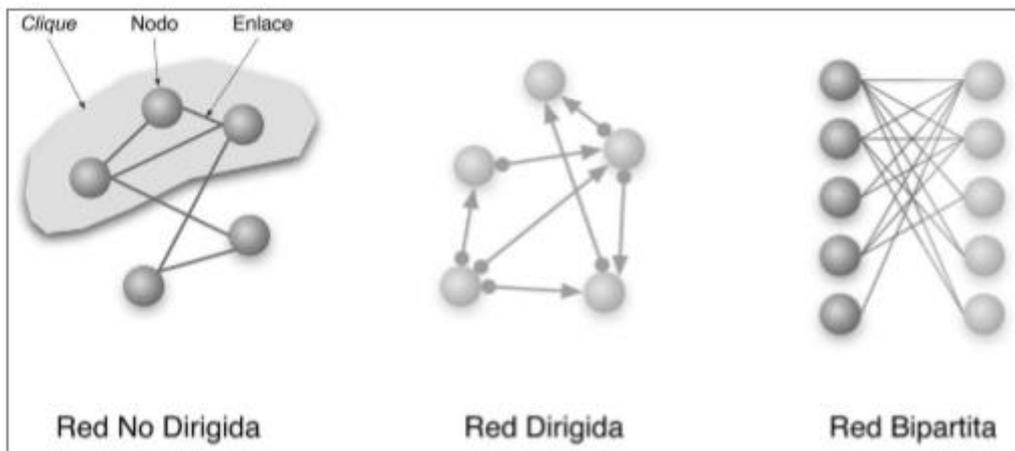
Los conjuntos de interacciones pueden ser representados gráficamente como una red. Estas representaciones ayudan a visualizar fácilmente todas las interacciones que constituyen dicha red, y proveen herramientas de búsqueda de patrones. Por ello, resultan de gran utilidad en estudios de ámbito social, molecular, bibliométrico o ecosistémico (Torres 2013). Una red se define como un conjunto con dos tipos de elementos: nodos o vértices y los enlaces entre ellos, llamados vínculos o arcos (Fig. 1). Además, pueden existir otras estructuras como subredes o cliques, que son subconjuntos definidos de nodos (Medel et al. 2009; Trejo 2009).



**Figura 1.** Estructura general de una red. Tomado de Medel et al. (2009).

#### 4.2.3.2. Tipos de redes

Existen dos tipos de redes que pueden representarse con distintos tipos de gráficos: redes **unipartitas o uni-modales** (one-mode networks), en las que los enlaces pueden establecerse entre cualquiera de los nodos de la red, y redes **bipartitas o bi-modales** (two-mode networks), donde existen dos conjuntos de nodos y los enlaces sólo se dan entre elementos de distinto conjunto. Ambas, a su vez, pueden ser redes no dirigidas (o simples) y redes dirigidas (Fig. 2). Las redes no dirigidas y dirigidas sólo difieren por el hecho de que estas últimas contienen información del flujo y dirección de la interacción. Por ejemplo, la mayor parte de las redes tróficas se pueden caracterizar por la dirección de transferencia de energía (de presa a depredador). Las redes bipartitas ilustran las conexiones entre nodos de dos grupos distintos, de tal modo que no existen conexiones entre nodos del mismo grupo (Borgatti y Everett 1997; Newman et al. 2006).



**Figura 2.** Tipos de redes. Tomado de Medel et al. (2009).

#### 4.2.4. Redes ecológicas

Una red ecológica puede definirse como un conjunto de nodos (usualmente especies) que están conectados unos con otros mediante interacciones en pares; con ellas es posible describir la estructura de las interacciones en las comunidades naturales (Woodward et al. 2005; Brose 2010). Las interacciones más estudiadas son las de tipo positivo como los mutualismos y comensalismos; sin embargo, también hay muchos estudios de tipo negativo, como el parasitismo y la depredación (Torres 2013).

Para analizar la evolución y estructura de las interacciones en las comunidades, es muy importante comprender cómo está distribuido el número y fuerza de interacciones entre los pares de especies que las componen (Jordano 1987). Para esto, el estudio de las redes organiza las relaciones observadas en matrices, donde las especies se ubican en las filas y las columnas (Bascompte et al. 2003). Las relaciones recogidas en las matrices pueden representarse de dos maneras:

**Cualitativamente**, en la cual “1” significa interacción entre especies, y “0” ausencia de la misma (Bascompte et al. 2003; Jordano et al. 2003), con este tipo de matrices podemos calcular los índices básicos de una red como su conectancia, anidamiento y modularidad.

**Cuantitativamente**, si se recoge la cantidad de individuos o especies que interactúan (por ejemplo: 5; 38; 210) (Fontaine et al. 2006), además de poder calcular índices básicos de la red, también se pueden calcular aspectos más específicos de la red (como su robustez) y de cada especie en específico que forma parte de la misma.

Una vez ordenados los datos, es posible determinar las propiedades que permiten caracterizar la red ecológica en estudio e identificar patrones en la misma.

#### **4.2.5. Propiedades**

##### **Topología (Grado “k”)**

La topología de la red de interacciones comprende la forma en que se distribuyen los enlaces entre las especies, también llamada distribución del grado “k”, o del número de interacciones por especie (Medel et al. 2009; Torres 2013).

La estabilidad topológica describe a las especies como nodos de la red (Bascompte y Jordano 2006). La estructura de las redes depende a la vez de diversos procesos, ecológicos y evolutivos, que varían con diferentes ritmos temporales, incluyendo conjuntamente variaciones estacionales en el comportamiento de las especies, y cambios morfológicos adaptativos que requieren muchas generaciones (Carnicer et al. 2009). Con el conocimiento que se deriva de estudiar la estructura de la red, se puede predecir cómo los ecosistemas responden a la pérdida de especies (Torres 2013).

##### **Conectividad**

Se define como el porcentaje observado de todas las interacciones posibles, es decir, la fracción de interacciones en relación al total de interacciones posibles (Kay y Schemske 2004; Fortuna et al. 2010). Esto representa el gradiente generalización-especialización que es observable entre especies (Medel et al. 2009). Por ello, la conectividad puede emplearse para establecer un grado de dependencia de las especies en un ecosistema (Jordano 1987), y por tanto evaluar el impacto de las variaciones en el número de especies. Por tanto, a mayor conectividad hay mayor dependencia entre las especies.

##### **Asimetría**

La asimetría, consiste en la concentración de las interacciones por parte de unas pocas especies, ocupando estas un lugar central (generalistas), mientras que las que presentan un menor número de interacciones se sitúan en posiciones más periféricas (especialistas) (Carnicer et al. 2009). Por tanto, se dice que una red es más asimétrica a medida se presentan mayores diferencias en la concentración de interacciones. Las especies que poseen el mayor número de interacciones se les considera especies clave del sistema, ya que alrededor de ellas se establecen las demás relaciones, convirtiéndose en especies fundamentales de la comunidad (Torres 2013).

##### **Anidamiento**

El anidamiento es una propiedad que ocurre cuando las especies generalistas interactúan tanto con otras especies generalistas como con especialistas. En el caso de las especies especialistas, estas interactúan sólo con las generalistas. Esto da lugar a una marcada asimetría de la especificidad de las interacciones y a un núcleo de especies generalistas que interactúan entre sí, además de hacerlo con los especialistas. Los especialistas interactúan con subconjuntos bien definidos de las especies con las que interactúan los generalistas (Bascompte et al. 2003; Bascompte y Jordano 2006; Medel et al. 2009).

## **Modularidad**

Es la medida de la organización de las interacciones de las especies en módulos claramente definidos. El grado de modularidad puede medirse a través del índice de modularidad. Los módulos corresponden a regiones densas de arcos (o interacciones) dentro de la red ecológica (Olesen et al. 2007).

Esta propiedad implica que las especies que más interactúan están dentro de un módulo y que la mayoría de las interacciones ocurren dentro de los mismos, y no entre ellos (Bascompte y Jordano 2006; Lewinsohn y Prado 2006); pudiéndose observar que, entre los módulos, las interacciones están esparcidas. Se ha sugerido que la estructura modular es la propiedad más estable en las comunidades (Dupont y Olesen 2009).

La modularidad ha tenido diversas aplicaciones para estudios de rol funcional, filogenia, coevolución y procesos de extinción en las especies, ya que es posible evaluar y clasificar los nodos dentro de cada módulo de acuerdo a su rol funcional (Guimera y Nunes 2005); los módulos pueden reflejar la especificidad de las interacciones, la agrupación filogenética de especies estrechamente relacionadas y, en el caso de las redes de polinización, la convergencia hacia los síndromes de polinización (Olesen et al. 2007).

Además, una red que exhibe muchos módulos pequeños puede representar una comunidad compuesta por varios grupos de algunas especies de coevolución. La extinción de una especie en dicha red afectará principalmente a las especies dentro de su módulo. Por ello, el efecto nocivo de la extinción de especies podría extenderse ampliamente a través de una red estructurada en unos pocos módulos grandes (Valdovinos et al. 2009).

### **4.2.6. Redes mutualistas planta-animal**

Desde una perspectiva matemática, las redes de interacción planta-animal son redes bipartitas, o bi-modales que consisten en dos conjuntos distintos de nodos (especies): plantas y animales (Medel et al. 2009). Las interacciones se dan entre pares de especies de cada conjunto de nodos y representan un vínculo que implica una reciprocidad entre las especies (Bascompte y Jordano 2007). Estas redes poseen propiedades fundamentales:

*a. Son muy heterogéneas y presentan una distribución de escala amplia, siguiendo una ley de potencia truncada.* Esto quiere decir que la mayoría de las especies tiene pocas interacciones; se observan muchas especies con pocos vínculos, y unas pocas especies muy conectadas; aquellas especies que presenten pocos vínculos se les conoce como “Especialistas” y aquellas que presentan muchas conexiones son las especies “Generalistas” (Jordano et al. 2003; Fortuna y Bascompte 2006).

La ley de potencia truncada es una distribución de escala amplia (broad-scale) en la que se pueden encontrar valores altos de  $P(k)$ , aunque no tan extremos como en una distribución libre de escala (Amaral et al. 2000; Stumpf et al. 2005).

Estas distribuciones revelan que la probabilidad  $P(k)$  de encontrar una especie con  $k$  interacciones decae a medida que aumenta  $k$ ; pero, a diferencia de lo que ocurre en redes aleatorias, la probabilidad de encontrar especies super generalistas no es cero, pero sigue siendo más baja que en redes de escala libre (Medel et al. 2009).

**b. Tienen una estructura muy anidada y un grado importante de modularidad** (Bascompte et al. 2003; Olesen et al. 2007). Esto se presenta de manera simultánea, con una estructura modular en la cual los módulos tienen una estructura anidada (Lewinsohn et al. 2006). La relación exacta entre estos dos patrones depende del tipo de interacción entre recursos y consumidores.

**c. En la mayoría de los casos presentan una baja conectividad**, por lo que no presentan nodos hiperconectados, cuya eliminación fragmenta rápidamente la red entera (Albert et al. 2000). Esto lleva a estas redes a ser muy estables y robustas (resistentes) a la eliminación de nodos, en este caso a las consecuencias de la extinción de especies (Memmot et al. 2004) lo que explica la persistencia de la biodiversidad aún ante perturbaciones como la pérdida de hábitat (Fortuna y Bascompte 2006).

Palacio (2014) expresa que una alta conectividad y grado de anidamiento promueve la estabilidad de las redes mutualistas, mientras las redes tróficas son más estables con una alta modularidad y arquitecturas no muy conectadas.

**d. A medida que aumenta la diversidad de especies, aumenta la diversidad de interacciones y la conectividad disminuye exponencialmente** (Cohen 1978; Dunne et al. 2002; Jordano 1987).

Estos hallazgos han demostrado que las interacciones mutualistas no se ensamblan al azar dentro de las comunidades, lo que sugiere la presencia de mecanismos subyacentes generales para el ensamblaje y la evolución de la comunidad (Ramos-Jiliberto et al. 2010).

El origen de este patrón de red responde a causas ecológicas complejas. Mediante modelos analíticos y numéricos, se ha sugerido que el anidamiento emerge como la consecuencia de un principio de optimización que intenta maximizar la abundancia de las especies: cuando se incrementa el número de individuos de una comunidad, sigue un incremento en el anidamiento de la matriz de interacciones (Suweis et al. 2013).

Por ende, el anidamiento se logra incrementando el tamaño de la comunidad, la diversidad de especies y el número de interacciones. Las comunidades mutualistas entonces,

presentan relaciones positivas de complejidad y estabilidad, de acuerdo a lo planteado por Roberts (1974) y en oposición a lo propuesto por el físico May (1972).

Aunque todavía no hay un consenso, el anidamiento parece ser la pieza fundamental que explica la coexistencia de las especies y el mantenimiento de la biodiversidad (Bascompte et al. 2006). Específicamente, un alto grado de anidamiento con interacciones fuertes y simétricas es determinante (Okuyama y Holland 2008).

En síntesis, la estructura de las redes mutualistas es bastante heterogénea, construida sobre interacciones con una estructura anidada que responde a causas ecológicas, razón por la cual las interacciones entre especies conforman la estructura física de la biodiversidad (Bascompte y Jordano 2007).

#### **4.2.7. Redes polinizador-planta**

##### **4.2.7.1. Patrones estructurales**

El conocimiento actual sobre redes mutualistas, y sistemas de polinizadores de plantas en particular, indica que ciertos patrones estructurales de interacciones se pueden encontrar de manera persistente en muchos ecosistemas (Ramos-Jiliberto et al. 2010).

Tres regularidades estructurales para las redes planta-polinizador son:

1. Su distribución de grados acumulativos sigue una función de cola larga, a menudo descrita por un modelo de ley de potencia truncada (Jordano et al. 2003).
2. Sus matrices de interacción exhiben una estructura anidada (Bascompte et al. 2003).
3. Las especies y sus interacciones mutualistas se organizan en subunidades o módulos interconectados (Olesen et al. 2007; Dupont y Olesen 2009).

Estas propiedades estructurales comunes parecen estar vinculadas a la robustez de las redes ecológicas, es decir, a la capacidad de soportar las perturbaciones ambientales (Fortuna y Bascompte 2006). Por ello, se ha planteado la hipótesis de que una distribución de frecuencia de cola larga del grado de especie (número de interacción por especie) hace que la red sea más robusta para la eliminación aleatoria de especies (Albert et al. 2000; Memmott et al. 2004). Asimismo, se sugiere que una organización anidada de enlaces planta-polinizador, donde se minimizan las interacciones entre especies especializadas, confiere robustez contra la pérdida aleatoria de especies.

Por otro lado, una estructura de red modular o compartimentada puede prevenir la propagación de efectos locales nocivos en toda la comunidad (Melián y Bascompte 2002) y reducir la reactividad del sistema (Ruiz-Moreno et al. 2006). En consecuencia, se espera

que la integridad y la persistencia de las comunidades ecológicas sean dependientes del tipo y la intensidad de la perturbación del hábitat, tanto como de la estructura de las redes de interacción ecológica (Ramos-Jiliberto et al. 2010).

Las especies que pertenecen a un mismo módulo comparten características que dan sentido biológico a las interacciones que tienen lugar. En el caso de las redes de polinización, tales características podrían estar asociadas a los síndromes de polinización de las especies (Silva et al. 2011), por lo que en un mismo módulo estarían las especies que se complementan, las cuales no podrían interactuar de manera óptima con plantas o animales de otros módulos (Torres 2013).

#### **4.2.8. Técnicas de colecta de datos para estudios de redes mutualistas**

##### **4.2.8.1. Muestreo de interacciones**

Una buena representación de las interacciones que ocurren en una comunidad proviene, al igual que una buena representación de las especies que la componen, de un muestreo robusto, suficiente y bien diseñado (Medel et al. 2009).

La mayoría de las matrices de interacción de las que se disponen (Jordano et al. 2003; Vázquez 2005; Bascompte et al. 2006; Guimarães et al. 2006) provienen de muestreos focalizados en las plantas (Vázquez et al. 2005), llamados “fitocéntricos”, en los cuales se registran visitas e interacciones en individuos seleccionados de acuerdo con un patrón determinado (e.g., al azar, estratificadamente, etc.) y se acumulan horas de observación registrando las interacciones. Son llamados de esta forma ya que las interacciones se registran para las plantas, es decir, ilustran el “muestreo” que las plantas individuales dentro de una población en un área concreta están efectuando sobre el conjunto de animales “disponibles”. También se suelen utilizar los muestreos “zoocéntricos” pero en raras ocasiones, al ser considerados como muestreos más incompletos que los anteriores (Jordano 1987; Medel et al. 2009).

En cualquier caso, ambas aproximaciones requieren el muestreo reiterado de interacciones, que se van acumulando hasta obtener una representación que no será alterada significativamente al incrementar el esfuerzo de muestreo; es decir, si se aumenta el número de horas de observación no se añadirán, o se añadirán muy pocas interacciones nuevas (Magurran 1998; Gotelli y Colwell 2001).

Además de la clasificación de muestreos por su focalización ya sea en plantas o animales, también se pueden clasificar los muestreos según la forma de obtención de los datos y estos son los muestreos por transectos y las observaciones cronometradas.

Estos difieren en la paridad del esfuerzo de observación asignado entre las especies de plantas de la comunidad estudiada. Entre las ventajas que puede traer los muestreos por transectos están la recopilación de muchos datos en poco tiempo y un menor esfuerzo de

muestreo, pero el número de interacciones únicas registradas será mayor utilizando el método de observaciones cronometradas, además con las observaciones cronometradas permite analizar las abundancias florales en la construcción de las redes mejorando su comparabilidad y realismo en los modelajes de las redes de interacción (Gibson et al. 2011). En la siguiente tabla se señalan a mayor detalle cada una de las ventajas y desventajas de estos tipos de muestreo.

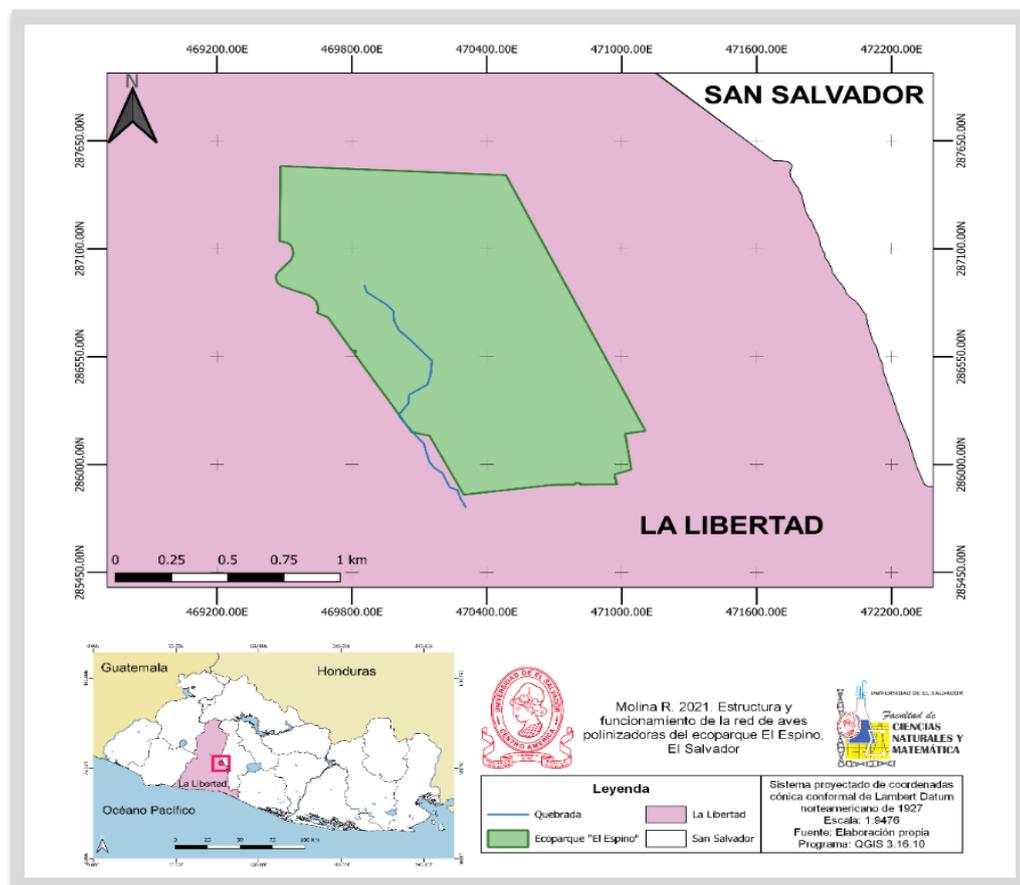
**Cuadro 1.** Factores que afectan la elección de los métodos de muestreo al planificar un estudio de red, cuadro obtenido de Gibson et al. 2011.

<b>MÉTODO MÁS APROPIADO PARA EL ESTUDIO DE LA RED</b>		
	<b>Transectos</b>	<b>Observaciones cronometradas</b>
Tipo de hábitat	Continuo u homogéneo.	Hábitat irregular o heterogéneo.
Taxones polinizadores	Insectos (se molestan con menos facilidad que los polinizadores vertebrados).	Superior para vertebrados u otros taxones de polinizadores fácilmente perturbados. También es bueno para los insectos.
Resolución	Mayor resolución por unidad de tiempo.	Menor resolución por unidad de tiempo, pero mayor resolución por observación.
Tiempo disponible	Tiempo y recursos limitados o cuando se replica los sitios y necesitan ser muestreados.	Tiempo y recursos amplios.
Preguntas teóricas o aplicadas	Incorpora información sobre la abundancia floral y, por lo tanto, está más cerca de la estructura real. En consecuencia, puede ser mejor para preguntas teóricas sobre el patrón y el proceso de la comunidad ecológica. Puede ser mejor para revelar estructuras anidadas de redes.	Si el estudio es sobre especies raras, ya que es más probable que se observen interacciones raras, por lo que una selección más amplia de especies de la comunidad estará representada en la red. Sin embargo, las observaciones cronometradas se pueden combinar con datos de abundancia floral para mejorar su "realismo" ecológico
Número de especies vegetales en la comunidad	Puede perder especies raras en la comunidad.	Incluye todas las especies de la comunidad.

## 5. METODOLOGÍA

### 5.1. Ubicación geográfica y caracterización del área de estudio

El Ecoparque El Espino se ubica en El Área Natural Protegida El Espino – Bosque Los Pericos, entre los municipios de Santa Tecla, Antiguo Cuscatlán y San Salvador, en los **departamentos** de La Libertad y San Salvador; con coordenadas 13°42'09.7"N 89°16'31.8"W (Fig. 3). Se encuentra en la falda suroriental del complejo volcánico del San Salvador o Quezaltepeque y en las afueras de la ciudad de San Salvador hacia el rumbo occidental (SALVANATURA 2011).



**Figura 3.** Ubicación geográfica del Ecoparque El Espino. Elaborado por Patricia Steffany Arias Orellana.

### 5.2. Clima

Tiene una elevación que va desde los 200 msnm hasta 1,200 m, donde la temperatura promedio es de 21 grados centígrados, el promedio de precipitación anual es de 361 mm. Al igual que el resto del territorio salvadoreño, el ecoparque El Espino presenta dos estaciones una seca (de diciembre a marzo) y una lluviosa (abril a noviembre) (Alvarado et al. 2014).

La estación lluviosa está dominada por la influencia de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT), cuyo efecto se manifiesta por chubascos y lluvias intermitentes.

Las lluvias fuertes de larga duración se deben a depresiones tropicales y ocurren sobre todo en los meses de junio a septiembre. La humedad relativa de la región es de 75.79% y presenta una nubosidad de 5.63 décimos de la bóveda celeste y con respecto al viento según la escala de Beaufort presenta una media anual de 1.77 (Alvarado et al. 2014).

### **5.3. Vegetación**

El Ecoparque El Espino presenta un Bosque Tropical Semidecíduo Latifoliado Submontano (Henríquez et al. 2010). A pesar de ello la totalidad del área está cubierta por una plantación de café en semi abandono (SALVANATURA 2011).

El café de la finca del Espino llamado “Sistema de policultura comercial” o “Sistema de policultivo comercial” (SALVANATURA 2011). Este sistema consiste en la eliminación total de los árboles del estrato superior del bosque original y la introducción de una serie de árboles de sombra apropiados para el cultivo del café.

La cubierta vegetal de este tipo de cultivo ya no consiste en los árboles originales que antes crecían en el emplazamiento del cafetal, sino en especies arbóreas, las cuales se utilizan porque se consideran como árboles de sombra adecuados (por ejemplo, plantas leguminosas, especialmente del género *Inga* y *Gliricidia*, que agregan nitrógeno al suelo) o por su utilidad para fines comerciales como el mango (*Mangifera indica*), la manzana rosa (*Syzygium jambos*), el cedro (*Cedrela odorata*), el pepeto, guamitas (*Inga spp.*), o el pito (*Erythrina berteroana*) (SALVANATURA 2011).

### **5.4. Avifauna**

En cuanto a las aves, en la base de datos digital especializada en la documentación de aves a nivel mundial, la cual es manejada por el Laboratorio de Ornitología de Cornell, se han registrado 186 especies de aves (Ebird 2021). Entre las especies que habitan en el ecoparque, especies como *Amazilia rutila*, *Saucerottia beryllina*, *Campylopterus hemileucurus* y *Leiothlypis peregrina* fueron observadas en el estudio cumpliendo la función de polinización en el ecosistema.

### **5.5. Medidas de bioseguridad**

Debido a la situación actual respecto a la pandemia por COVID-19 se utilizó el siguiente protocolo de bioseguridad para visitar el Ecoparque El Espino, con el fin de prevenir contagios del virus SARS-CoV-2 (MARN 2020).

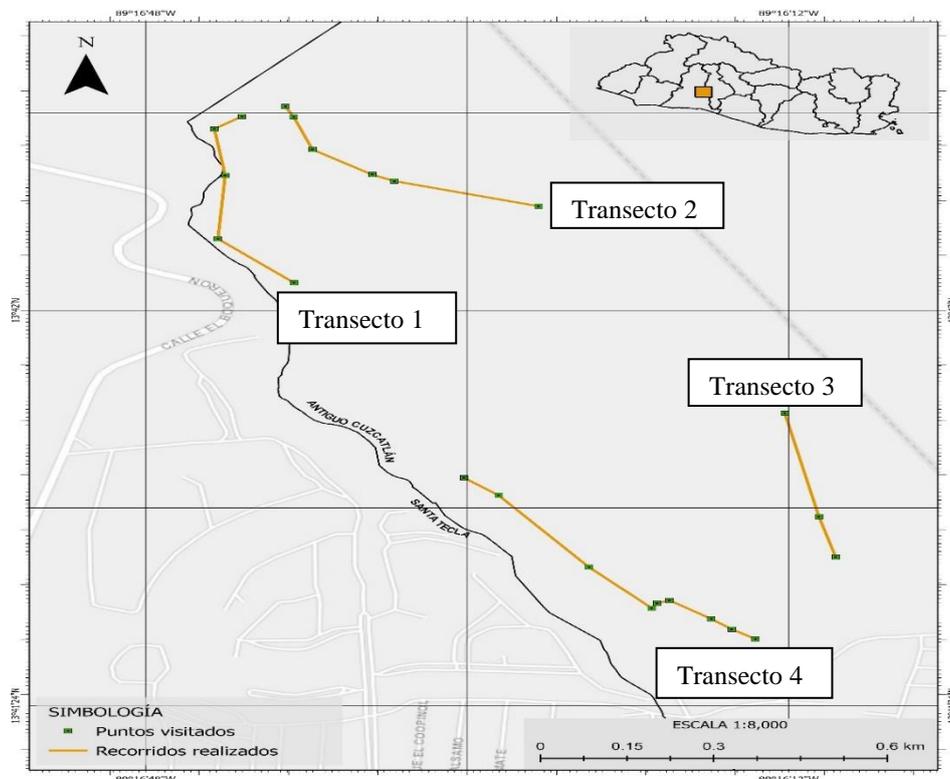
## Generales

- Se utilizó una mascarilla todo el tiempo.
- El distanciamiento con otros grupos dentro del Parque, fue de 5 m.
- Se evitó el contacto físico con otras personas.
- El investigador utilizó sus respectivas herramientas de trabajo.
- Se respetó en todo momento las indicaciones que estableció la administración del Ecoparque El Espino.
- Lavado de manos constantemente.

## 5.6. Fase de campo

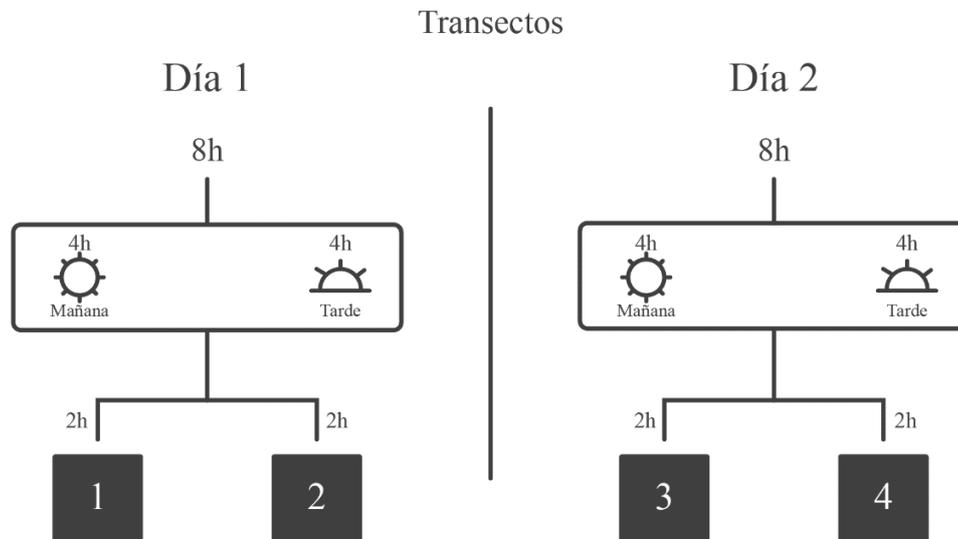
### 5.6.1. Muestreo de polinizaciones

Para la detección de las interacciones de polinización se utilizó el método de transecto de franja (Ralph et al. 1996; Bibby et al. 2000); la cual fue dividida en cuatro rutas distintas para poder obtener una mayor representación de las interacciones del área de estudio (Bibby et al. 2000). Las rutas fueron de longitudes variables de acuerdo a la distribución y abundancia de la vegetación (Fig. 4).



**Figura 4.** Ubicación de las rutas de muestreo utilizadas en el Ecoparque El Espino. Las longitudes de los transectos son las siguientes: Transecto 1 (600 m), Transecto 2 (550 m), Transecto 3 (450 m) y Transecto 4 (700 m).

Los muestreos se realizaron de la siguiente manera: se recorrieron dos de las cuatro rutas propuestas, por día. Cada ruta era recorrida por dos horas (independientemente de su longitud), esto se hizo tanto en la mañana como en la tarde. Realizando un total de ocho horas de muestreo por día. (Fig. 5)



**Figura 5.** Metodología del esfuerzo de muestreo del estudio aplicado a la detección de polinizaciones planta-ave.

Los muestreos fueron realizados desde Noviembre del 2020 hasta Septiembre del 2021, abarcando de esta manera la época seca y lluviosa. Totalizando 11 meses de muestreo. Por mes se realizaban tres días de muestreo, siendo al final un total de 33 viajes de muestreo, generando 264 horas de esfuerzos.

La selección de horarios de muestreo ha seleccionados con base a los períodos de mayor actividad para las aves. Estos fueron de 6:00 am a 10:00 am y de 1:00 pm a 5:00 pm (Villarreal et al. 2006; González-García 2011; Ortega-Álvarez et al. 2012; Fonseca et al. 2015).

La detección e identificación se realizó utilizando binoculares, guías de campo y cámara fotográfica. Cada observación se registró en una matriz previamente elaborada (Anexo 2), cuyos datos principales son las visitas que los polinizadores hacen a las flores, denominadas como “visitas legítimas”, las cuales se definieron como la acción en la que el polinizador hace contacto con las estructuras florales reproductivas (Fig. 6, A) (Dalsgaard et al. 2009; Palacio 2014; Fonseca et al. 2015; Partida-Lara et al. 2018). De esta manera, se distinguieron dos tipos de interacciones: “ave polinizadora” o “ladrón de néctar”; siendo este último caso aquel que no realiza visitas legítimas (Fig. 6, B).



**Figura 6.** Ejemplos de aves nectívoras realizando visita legítima (A) y no legítima (B).

## 5.7. Análisis de datos

### 5.7.1. Evaluación de la representatividad de los datos

Para evaluar si el estudio detectó la mayoría de las interacciones de polinización planta-ave, se realizó un análisis generando una curva de acumulación de interacciones en función del esfuerzo de muestreo, representado en una matriz (Anexo 1). Como unidad se utilizará cada muestreo, considerando las interacciones que se registrarán en el sitio. Se generaron 100 aleatorizaciones de los muestreos usando el programa EstimateS 9.1 (Colwell 2013) y se calculó la riqueza asintótica de las interacciones con los estimadores Chao 1 y Jackknife 1 (Chacoff et al. 2012).

### 5.7.2. Propiedades de la red de interacciones

Se ordenaron y tabularon los datos en matrices de interacción numéricas y binarias (Anexo 2 y 3), en las que las filas representan las especies de aves polinizadoras y las columnas las especies de plantas. Para las numéricas cada celda representa el número de interacciones entre una especie de ave y una especie de planta.

Por ende, la matriz representa el total de interacciones observadas en el sitio. Para la matriz binaria cada celda representa la presencia o ausencia de interacción entre las dos especies, siendo 1 “presencia” y 0 “ausencia” (Partida-Lara et al. 2018).

Se utilizó el programa R 3.0.3. (R CoreTeam 2013) y el paquete *bipartite* donde se generó una representación gráfica de la red de interacciones y se calculó los índices que permiten determinar la estructura y funcionamiento de la misma (Dormann et al. 2009; Blüthgen 2010; García 2016; Partida-Lara et al. 2018):

**Conectancia:** es la proporción de los posibles enlaces (interacciones) realizados, considerando todas las especies de la red. Representa la densidad global de las interacciones. Toma valores de 0 a 1, siendo 1 un valor de conectancia total (Dormann et al. 2009).

**Diversidad de interacción:** una medida de diversidad, basada en el índice de Shannon, que es estimada a partir de la frecuencia de interacciones. Es afectado tanto por el número de especies como por la distribución del peso de las interacciones entre las especies, o sea, cuál grupo de especies tiene interacciones y cuál tiene menos. Mide la complejidad de las asociaciones entre las especies del sistema (de la red) (Dormann et al. 2009).

**Equidad de interacción:** relacionado con la diversidad, representa mejor la similitud entre los pesos de las interacciones pareadas. Toma valores de 0 a 1, valores bajos indican una alta dominancia en la distribución de interacciones, es decir, una alta frecuencia de interacción para pocos grupos de especies y baja frecuencia para muchos. Así como la conectancia, este índice mide la conectividad entre aves y plantas, pero incorporando información de peso (frecuencia) entre las interacciones (Dormann et al. 2009).

**Especialización (H2):** Este índice está determinado por el número de interacciones que ocurren entre las especies involucradas. Toma valores de 0 a 1, en donde valores altos muestran que la red presenta asociaciones de interacciones con muchas especies especialistas. Valores bajos, por el contrario, reflejan un alto grado de generalización en sus interacciones (Dormann et al. 2009; Blüthgen 2010; García 2016; Partida-Lara et al. 2018).

**Anidamiento (NODF):** mide el anidamiento, se basa en dos propiedades simples: relleno decreciente (o DF) y superposición pareada (o PO). Se requieren dos propiedades básicas para que una matriz tenga el grado máximo de anidamiento de acuerdo con esta métrica: (1) superposición completa de unas de las columnas de derecha a izquierda y de filas de abajo hacia arriba, y (2) totales marginales decrecientes entre todos los pares de columnas y todos los pares de filas. El rango de valores va de 0 a 100, siendo 0 el valor de una red no anidada y 100 de anidamiento perfecto.

**Modularidad (Q):** es una medida de que tanto se agrupan en módulos las interacciones observadas. Esto es calculado a partir del algoritmo QuaBiMo. Toma valores de 0 a 1, donde 1 indica modularidad máximo (todos los enlaces están dentro de los módulos y ninguno entre ellos) (Dormann et al. 2009).

**Asimetría de fuerza de interacción:** 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 (las aves dependen más de plantas específicas que viceversa), y un valor negativo, una mayor especialización de plantas que de aves (Dormann et al. 2009; Blüthgen 2010; García 2016; Partida-Lara et al. 2018).

Para el análisis de especies centrales y periféricas, se aplicará la siguiente ecuación (Partida-Lara et al. 2018):

$$Gc = (k_i - k_{\text{mean}}) / \sigma_k,$$

Donde:

$k_i$  = número promedio de enlaces que involucran una especie de planta o ave.

$k_{\text{mean}}$  = número promedio de enlaces que involucran a todas las especies de plantas y aves en la red.

$\sigma_k$  = desviación estándar del número de enlaces entre todas las especies de plantas y aves.

Aquellas especies con valores de  $G_c > 1$  tendrían un alto número de interacciones en la red dentro de su nivel trófico; por lo que comprenderían el núcleo generalista. Las especies con valores de  $G_c < 1$  tendrían un bajo número de interacciones dentro de su nivel trófico y formarían la periferia de la red.

**Grado de especie (Grado):** Es la suma de enlaces por especie (RDocumentation sf). Las especies que presentan los mayores valores serán consideradas especies generalistas y aquellas con un bajo número de grado serán las especialistas.

**Interacción empujar / tirar:** Asimetría de dirección de interacción basada en dependencias: los valores positivos indican que una especie afecta a la especie del otro nivel con la que interactúa más fuerte de lo que la afecta (“empujador”); los valores negativos indican que una especie está, en promedio, en el extremo receptor del palo (“siendo jalada”).

Los valores están altamente correlacionados con las fortalezas de las especies, pero estandarizados para caer entre -1 (ser jalado) y 1 (empujar) (RDocumentation sf).

**Especificidad de especie:** Coeficiente de variación de interacciones, normalizado a valores entre 0 y 1. Los valores de 0 indican bajo, los de 1 una alta variabilidad (y por lo tanto sugieren baja y alta especificidad) (RDocumentation sf).

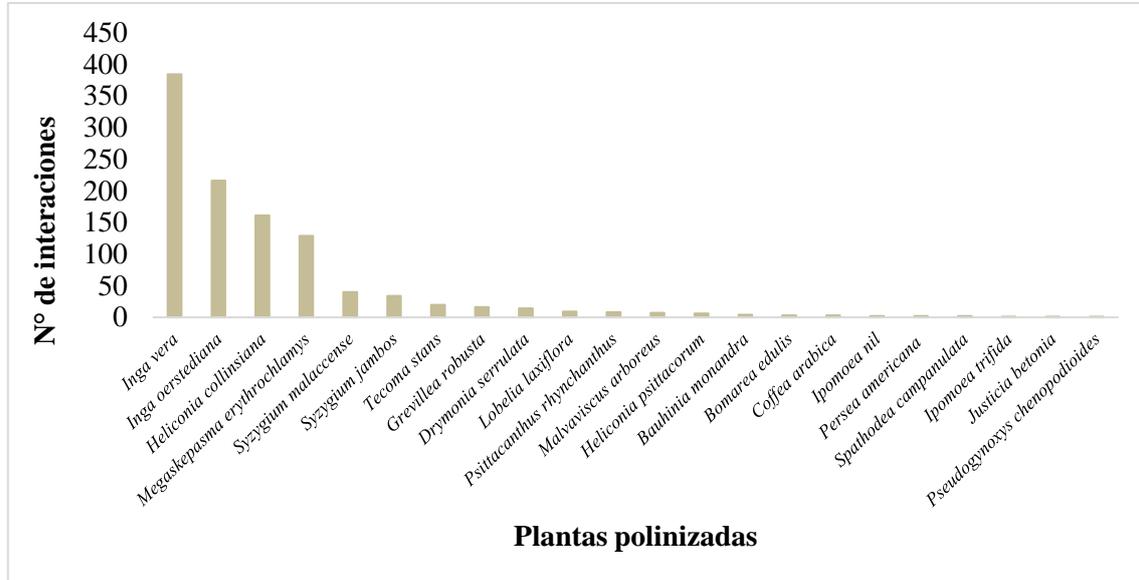
**Índice de servicio de polinización (PSI):** Expresa el valor de un polinizador para todas las especies de plantas como la suma (en todas las especies de plantas) de la proporción de polen depositado por visita. Cuanto más especializado sea el polinizador y menos polinizadores sean las plantas que poliniza, mayor será su valor para la comunidad vegetal (RDocumentation sf).

**Cercanía ponderada:** Calcula la cercanía (en una de sus variedades), pero basándose en la representación ponderada de la red. Llama `closeness_wdesde tnet` y suele ser muy similar a su contraparte binaria (RDocumentation sf).

**D:** Especialización de cada especie en función de su discriminación de la selección aleatoria de socios. Más específicamente, se devuelve “D”, que se calcula sobre la base de la materia prima D,  $D_{\text{min}}$  y  $D_{\text{max}}$  para cada especie (RDocumentation sf).

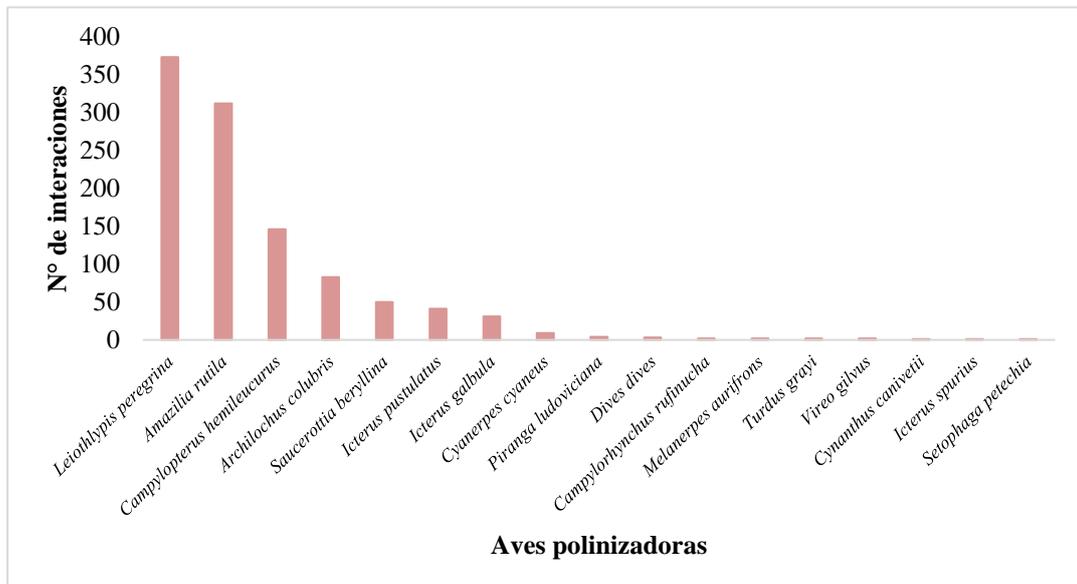
## 6. RESULTADOS

Se registraron un total de 1063 interacciones a lo largo de los 11 meses que duro el estudio, donde participaron 22 especies de plantas, las cuales pertenecen a 12 Ordenes y 15 Familias botánicas distintas, siendo las especies que tuvieron el mayor número de visitas *Inga vera* (384), *Inga oerstediana* (216), *Heliconia collinsiana* (161) y *Megaskepasma erythrochlamys* (129) (Fig. 7).



**Figura 7.** Número de interacciones registradas para las diferentes especies de plantas.

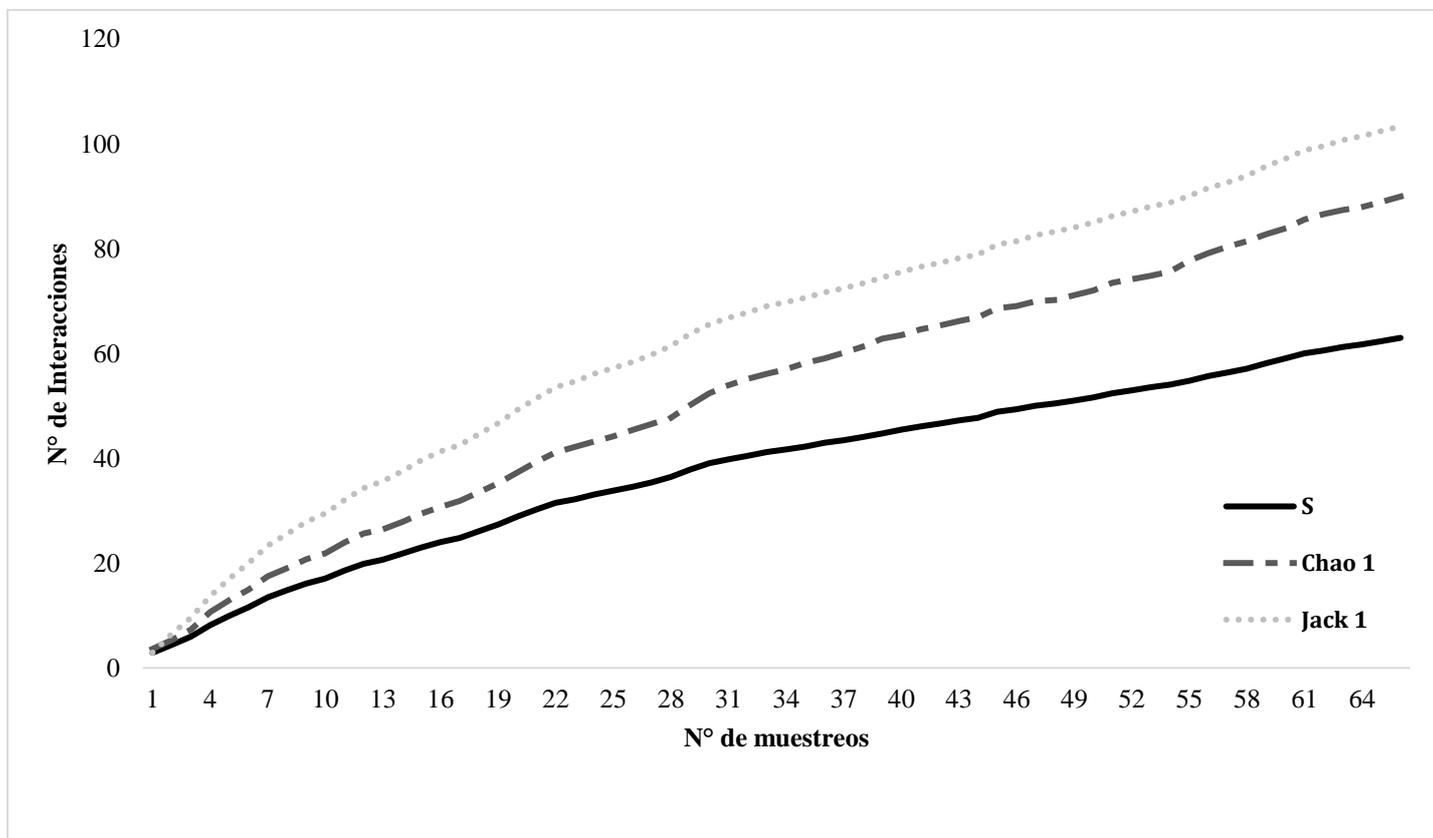
Con respecto a las aves, se registraron un total de 17 especies, divididas en tres Órdenes y nueve Familias. Las especies que tuvieron un mayor número de interacciones fueron: *Leiothlypis peregrina* (373), *Amazilia rutila* (312), *Campylopterus hemileucurus* (146) y *Archilochus colubris* (83) (Fig. 8).



**Figura 8.** Número de interacciones registradas para las diferentes especies de aves polinizadoras.

### 6.1. Curva de acumulación de interacciones

La curva de acumulación de interacciones (Fig. 9), muestra una leve tendencia asintótica, reflejando que se logró registrar una gran cantidad de interacciones en el área de estudio. Refiriéndose al esfuerzo de muestreo, el estimador Jackknife 1 reflejó una eficiencia en el muestreo del 60.94% y Chao 1 del 70.02% (Cuadro 2).



**Figura 9.** Curva de acumulación de interacciones ornitófilas del Eco Parque El Espino registradas para noviembre 2020 – septiembre 2021.

**Cuadro 2.** Estimadores de eficiencia de muestreo para la detección de interacciones ornitófilas del Eco Parque El Espino para los meses de noviembre 2020 a septiembre 2021.

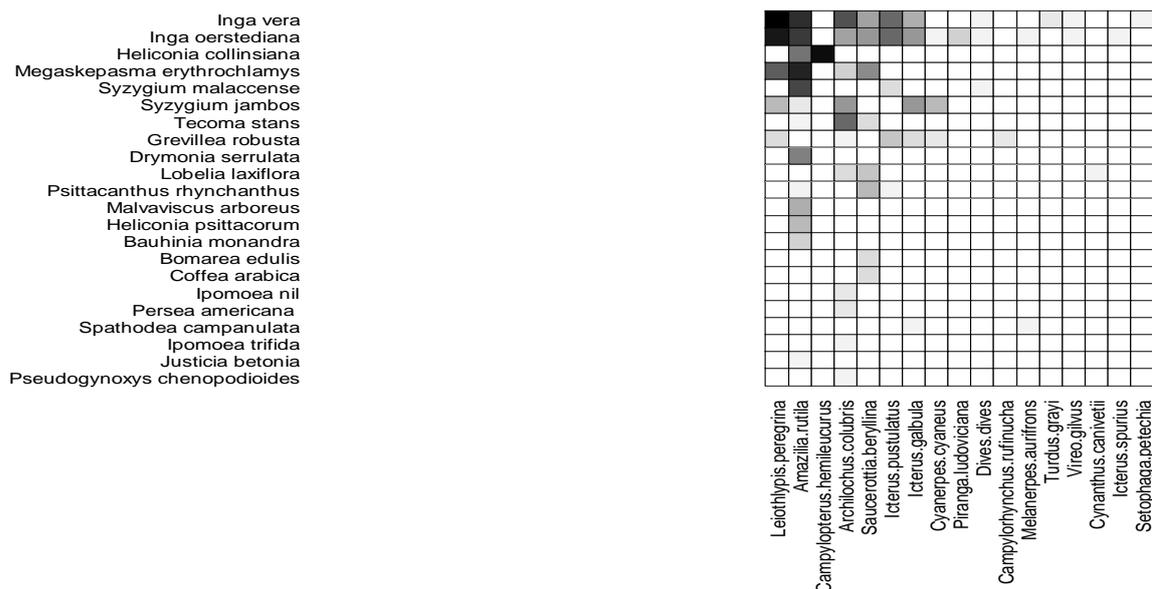
	<b>S</b>	<b>Chao 1</b>	<b>Jackknife 1</b>
<b>Estimadores</b>	63	89.97	103.38
<b>Porcentaje (%)</b>	-	70.02	60.94

## 6.2. Propiedades de la red de polinización Planta-Ave

De las 39 especies registradas para la red (22 especies de plantas y 17 de aves), se registraron 64 enlaces, de los 374 posibles (Fig. 10), mostrando que la red tiene baja conectancia ( $C = 0.17$ ), además la red presentó una asimetría negativa (Asimetría =  $-0.13$ ) indicando que existe una mayor presencia de especies de plantas en la red (Fig. 11), el número de enlaces por cada especie (tanto de plantas como de aves) fue al menos de un enlace en la red (links = 1.64), La asimetría de fuerza de interacciones presentó un valor negativo (AFI =  $-0.11$ ), indicando una mayor dependencia del grupo de plantas con respecto al grupo de aves. Por otra parte, el nivel de especialización de la red resultó ser bajo ( $H2' = 0.45$ ) mostrando ser un sistema generalista.



**Figura 10.** Red de aves polinizadoras del Eco Parque El Espino registradas para noviembre 2020 – septiembre 2021.



**Figura 11.** Matriz de interacciones de aves polinizadoras del Eco Parque El Espino registradas para noviembre 2020 – septiembre 2021. Cada cuadro representa una interacción potencial, en donde los colores más oscuros indican mayor grado de conectancia.

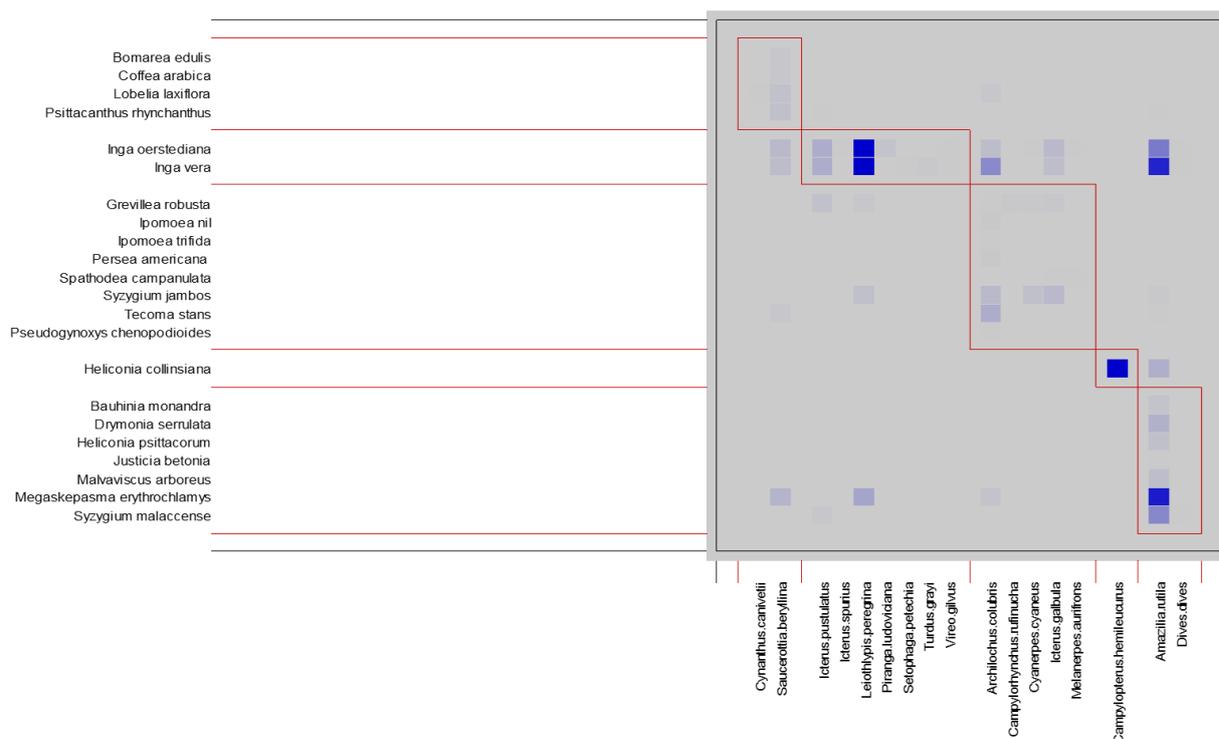
La red además presentó tener una estructura poco anidada ( $NODF = 49.15$ ), mostrando que las especies generalistas de la red interactúan entre ellas y poco con las especialistas ( $P(Ce) < 0.001$ ) (Cuadro 3). Además, mostró un bajo grado de modularidad (Cuadro 4), a pesar de que se reportaron 5 módulos distintos, estos módulos no son tan cerrados ya que las especies que interactúan en sus respectivos módulos también llegan a interactuar con otras especies de módulos distintos (Fig. 12).

**Cuadro 3.** Índices de anidamiento de la red de polinización ornitófilas del Eco Parque El Espino para los meses de noviembre 2020 a septiembre 2021.

NODF Total	NODF(Ce)	P(Ce)
49.15	26.54	0.00

**Cuadro 4.** Índices de modularidad de la red de polinización ornitófilas del Eco Parque El Espino para los meses de noviembre 2020 a septiembre 2021.

Nº Módulos	Modularidad	P. Null1	P. Null2
5	0.404787	0.937	0.782



**Figura 12.** Matriz de modularidad de aves polinizadoras del Eco Parque El Espino registradas para noviembre 2020 – septiembre 2021. Cada cuadro representa una interacción potencial, en donde los colores más oscuros indican mayor grado de conectancia.

### 6.3. Propiedades de la especialización de la red Planta-Ave

Con respecto a la funcionalidad de las especies que conforman la red de polinización Planta-Ave (Cuadro 5), para el grupo de plantas las especies que presentaron un mayor grado de especie fueron: *Inga oerstediana* (12), *I. vera* (10) y *Grevillea robusta* (6); además las especies que afectan más o “empujan” al grupo de aves son: *Inga vera*, *I. oerstediana* y *Grevillea robusta* (interacción empujar / tirar = 0.3917, 0.3261 y 0.0768 respectivamente) afectando más al grupo de aves en la red.

De las 22 especies de plantas *Inga vera* e *I. oerstediana* presentaron los valores más bajos de especialización (especificidad de especie = 0.4375, 0.3125; D = 0.2351, 0.1608), y los más altos en cercanía (cercanía ponderada = 0.0836, 0.0722), junto a *Megaskepasma erythrochlamys* (0.0744). Por otro lado, *Heliconia collinsiana* presentó un alto grado de especialización (especificidad de especie = 0.9375; D = 0.8491), además de tener un efecto de empuje en la red (interacción empujar / tirar = 0.0240). Debido ello se considera que *Inga vera*, *Inga oerstediana*, *Grevillea robusta*, *Megaskepasma erythrochlamys* y *Heliconia collinsiana* representan las especies clave de la red para el conjunto de plantas.

**Cuadro 5.** Índices de especialización del conjunto de plantas de la red de polinización ornitófilas. Se resaltan en el cuadro las especies clave de la red.

Especies Plantas	Grado	Interacción empujar / tirar	Especificidad de especie	Cercanía ponderada	D
<i>Bauhinia monandra</i>	1	-0.9872	1.0000	0.0075	0.1773
<i>Bomarea edulis</i>	1	-0.9400	1.0000	0.0058	0.4930
<i>Coffea arabica</i>	1	-0.9400	1.0000	0.0058	0.4930
<i>Drymonia serrulata</i>	1	-0.9551	1.0000	0.0224	0.2712
<i>Grevillea robusta</i>	6	0.0768	0.6875	0.0204	0.4053
<i>Heliconia collinsiana</i>	2	0.0240	0.9375	0.0236	0.8491
<i>Heliconia psittacorum</i>	1	-0.9808	1.0000	0.0109	0.2087
<i>Inga oerstediana</i>	12	0.3261	0.3125	0.0722	0.1608
<i>Inga vera</i>	10	0.3917	0.4375	0.0836	0.2351
<i>Ipomoea nil</i>	1	-0.9759	1.0000	0.0039	0.3612
<i>Ipomoea trifida</i>	1	-0.9880	1.0000	0.0020	0.2538
<i>Justicia betonia</i>	1	-0.9968	1.0000	0.0020	0.0302
<i>Lobelia laxiflora</i>	3	0.0454	0.8750	0.0138	0.4852
<i>Malvaviscus arboreus</i>	1	-0.9776	1.0000	0.0125	0.2176
<i>Megaskepasma erythrochlamys</i>	4	-0.0900	0.8125	0.0744	0.2584
<i>Persea americana</i>	1	-0.9759	1.0000	0.0039	0.3612
<i>Psittacanthus rhynchanthus</i>	3	-0.2841	0.8750	0.0140	0.4146
<i>Spathodea campanulata</i>	2	-0.2339	0.9375	0.0039	0.6462
<i>Syzygium jambos</i>	5	0.0264	0.7500	0.0361	0.3987
<i>Syzygium malaccense</i>	3	-0.1594	0.8750	0.0445	0.3336
<i>Tecoma stans</i>	3	-0.2480	0.8750	0.0293	0.4849
<i>Udogynoxys chenopodioides</i>	1	-0.9880	1.0000	0.0020	0.2538

Del grupo de aves, las especies que denotaron mayor grado de especie son *Amazilia rutila* (13), *Archilochus colubris* (11) y *Saucerottia beryllina* (8); con respecto al índice de interacción empujar / tirar: *Amazilia rutila* (0.4906), *Archilochus colubris* (0.4226), *Saucerottia beryllina* (0.3269) y *Leiothlypis peregrina* (0.1316) son las especies que más influyen en el grupo de plantas de la red; con respecto a la especialización: *Archilochus colubris*, *Amazilia rutila* y *Saucerottia beryllina* son las especies más generalistas (Cuadro 6).

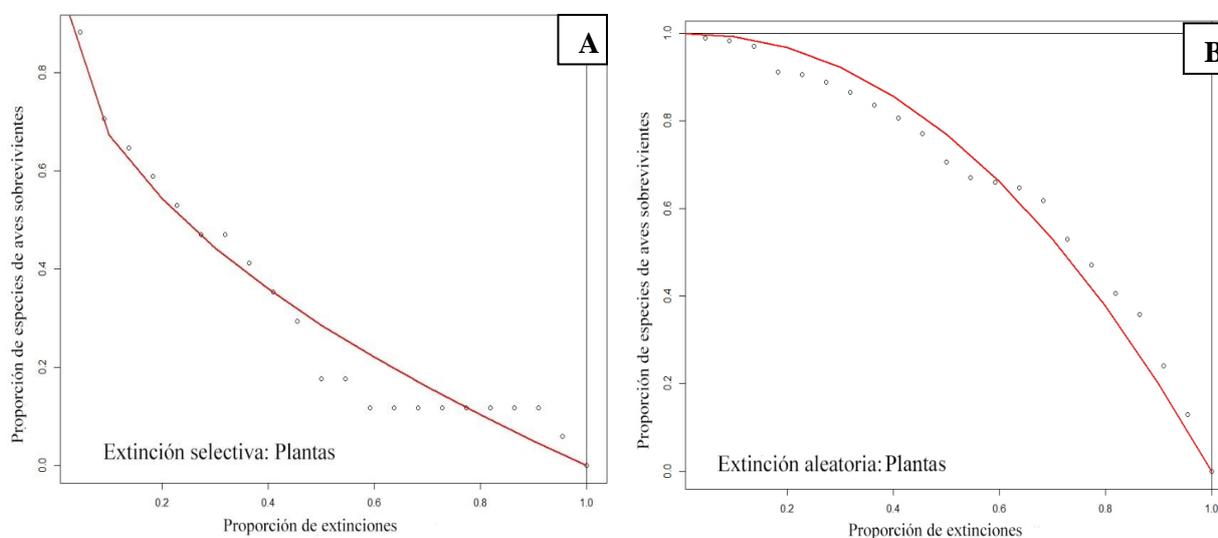
En la red estudiada se encontró que la única especie que mostró tener un alto grado de especialización fue *Campylopterus hemileucurus* presentando un alto grado de especificidad de especie (1.00), además de presentar el mayor índice de servicio de polinización (PSI= 0.9068).

**Cuadro 6.** Índices de especialización del conjunto de aves de la red de polinización ornitófilas. Se resaltan en el cuadro las especies clave de la red.

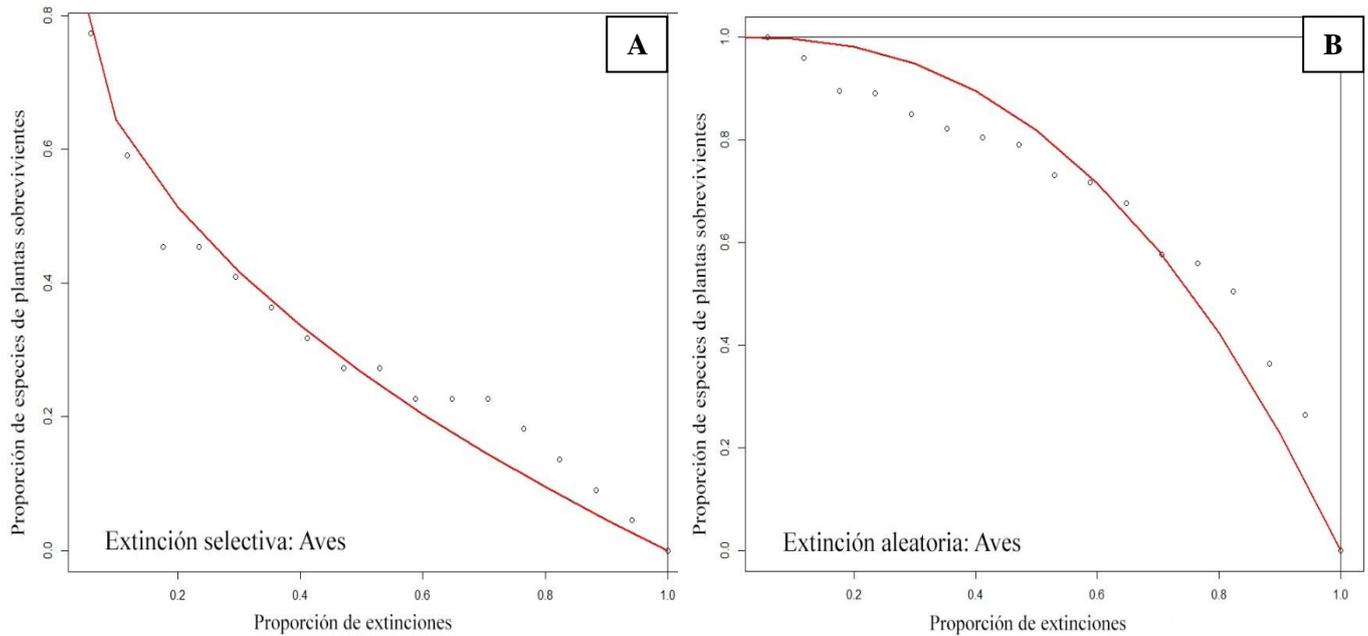
Especies de Aves	Grado	Interacción empujar / tirar	Especificidad de especie	PSI	Cercanía ponderada	D
<i>Amazilia rutila</i>	13	0.4907	0.4126	0.5203	0.0461	0.2651
<i>Archilochus colubris</i>	11	0.4226	0.4561	0.3182	0.0344	0.3033
<i>Campylopterus hemileucurus</i>	1	-0.0932	1.0000	0.9068	0.0429	0.9504
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	1	-0.8750	1.0000	0.1250	0.0032	0.6328
<i>Chlorostilbon canivetii</i>	1	-0.8889	1.0000	0.1111	0.0016	0.6308
<i>Cyanerpes cyaneus</i>	3	-0.2313	0.6947	0.1459	0.0117	0.5167
<i>Dives dives</i>	3	-0.3226	0.5492	0.0107	0.0046	0.0849
<i>Icterus galbula</i>	5	0.0092	0.4845	0.1482	0.0253	0.2861
<i>Icterus pustulatus</i>	5	-0.0744	0.5416	0.0918	0.0291	0.1754
<i>Icterus spurius</i>	1	-0.9954	1.0000	0.0046	0.0016	0.0967
<i>Leiothlypis peregrina</i>	5	0.1316	0.6648	0.5417	0.0503	0.3732
<i>Melanerpes aurifrons</i>	2	-0.2477	0.6901	0.2523	0.0030	0.4642
<i>Piranga ludoviciana</i>	1	-0.9815	1.0000	0.0185	0.0060	0.2497
<i>Saucerottia beryllina</i>	8	0.3270	0.3440	0.3095	0.0282	0.3319
<i>Setophaga petechia</i>	1	-0.9974	1.0000	0.0026	0.0016	0.0000
<i>Turdus grayi</i>	1	-0.9948	1.0000	0.0052	0.0032	0.0716
<i>Vireo gilvus</i>	2	-0.4964	0.6901	0.0036	0.0032	0.0000

#### 6.4. Robustez de la red

La red presentó una alta robustez ante la extirpación de especies con mayor grado (Fig. 13, A), tanto para la eliminación de plantas ( $R = 0.94$ ), como para la eliminación de aves ( $R = 0.75$ ); siendo mucho más resistente la red a la remoción de plantas, mostrando que el grupo de aves presenta tener un mayor impacto en la red de polinización (Fig. 14, A).



**Figura 13.** Robustez de la red de polinización ornitófila ante la extirpación selectiva de las plantas con mayor grado de conectancia (A) vs la extirpación aleatoria (B).



**Figura 14.** Robustez de la red de polinización ornitófila ante la extirpación selectiva de las aves con mayor grado de conectancia (A) vs la extirpación aleatoria (B).

## 7. DISCUSIÓN

### 7.1. Curva de acumulación de interacciones

A pesar de que la red de polinización ornitófila registrada presenta la gran mayoría de interacciones (Chao 1 = 70%), su valor sugiere que hay varias interacciones potenciales que se están desarrollando en el sitio de estudio, y a medida que se aumenten los esfuerzos de muestreo, la curva alcanzará su asíntota.

De igual forma, de acuerdo a lo sugerido por Bascompte y Jordano (2008), las interacciones faltantes corresponden a eventos de consumo poco frecuentes que influyen muy poco en la estructura de la red. Por otro lado debido a patrones fenológicos, características morfológicas o patrones conductuales que harán imposible la interacción de algunas de las especies presentes en la red, denominándolas interacciones prohibidas (Jordano et al. 2003), así que a pesar de incrementar las horas de muestreo en la zona se debe de tomar en cuenta que habrán interacciones que serán “0” estructurales y que por factores evolutivos no podrán darse.

Gracias al método utilizado y en concordancia con el porcentaje de interacciones registradas, se observó que las plantas en relación a su abundancia, y los parámetros obtenidos son más cercanos a la estructura real de la red (Gibson et al. 2011), debido a que las especies más abundantes tienen un mayor número de interacciones (Bascompte y Jordano 2003).

## 7.2. Propiedades de la red de polinización Planta-Ave

La baja conectancia ( $C = 0.17$ ) que presento la red de polinización, puede deberse a la alta diversidad de especies que la compone (22 de plantas y 17 de aves), ya que al existir una amplia variedad de opciones con las cuales las especies pueden relacionarse, las interacciones de la red se vuelven difusas o débiles (Bascompte y Jordano 2008; Medel et al. 2009; Palacio 2014). Esta debilidad de los enlaces en la red indica que no presenta especies super especialistas que estén generando una gran dependencia en la polinización de la comunidad estudiada.

Gracias a la diversidad de enlaces que existen en la red, está presente especies que interactuaron con varias especies (generalistas) y otras que interactuaron con pocas (especialistas), como la red estudiada presento una gran variedad de especies generalistas, que están acaparando la mayor cantidad de enlaces, se considera que la red presenta una estructura generalista ( $H2' = 0.45$ ), ya que es este grupo el que está moldeando las interacciones de la red de polinización Planta-Ave tal como lo expresa Bascompte y Jordano (2008), además como la red presenta una mayor riqueza de plantas que de aves, esta presento asimetría negativa (-0.13), desplazando los enlaces hacia el grupo de plantas, ya que son estas las que presentan un recurso alimenticio por el cual las aves se desplazan para obtenerlo (García 2016).

Debido a las especies generalistas de la red que acaparan la mayoría de interacciones, la red presento un grado de anidamiento intermedio ( $NODF = 49.15$ ;  $P(Ce) < 0.001$ ), ya que la mayoría de especies especialistas de la red están interactuando con las generalistas, esta característica puede estar ayudando a que la red de polinización tenga un cierto grado de estabilidad ya que permite que las especies especialistas puedan aprovechar de especies más generalistas y por tanto más abundantes evitando una dependencia con especies especialistas poco abundantes (Bascompte y Jordano 2008; Medel et al. 2009; García 2016).

El hecho de que la red no presente un grado de anidamiento superior al del 50% puede deberse a la presencia del único enlace especialista *Heliconia collinsiana-Campylopterus hemileucurus* ya que este enlace no solo presenta un alto grado de especialización, sino que también presenta ser un enlace es muy fuerte (Fig. 10).

Con respecto al modularidad de la red, aunque se encontraron 5 módulos; el índice fue bajo ( $M = 0.4048$ ;  $P. Null2 = 0.782$ ), esto se debe a que varias especies de diferentes módulos están interactuando con otras especies de módulos diferentes, indicando que el sistema estudiado presenta una alta heterogeneidad y muy poca especificidad entre ellos, ayudando en cierta manera a que exista una amplia gama de posibilidades a la hora de interactuar entre las especies que conforman la red (García 2016).

### 7.3. Propiedades de la especialización de la red Planta-Ave

Para la red se encontró que las especies centrales y las más generalistas del grupo de plantas (*Inga oerstediana*, *I. vera*, *Grevillea robusta* y *Megaskepasma erythrochlamys*), siendo las especies con las cuales el grupo de polinizadores interactuó más ya que a diferencias de especies muy especializadas, las flores de estas especies, aunque no presentan morfologías ornitófilas (exceptuando *M. erythrochlamys*), son de fácil acceso a la recompensa (néctar) para las aves, permiten que varias especies puedan llegar a polinizar las flores, además de ser muy abundantes en el sitio de estudio ya que es un sistema intervenido por el ser humano al ser utilizado como cultivo de café.

Con respecto al grupo de aves, las especies centrales y generalistas (*Amazilia rutila*, *Archilochus colibris*, *Saucerottia beryllina* y *Leiothlypis peregrina*), fueron en su mayoría colibríes. Estas especies muestran una morfología especializada (exceptuando a *Leiothlypis peregrina*) para el consumo de néctar, siendo el grupo de aves más importante en la polinización en los trópicos, generando interacciones clave para un buen funcionamiento de los ecosistema (Fonseca et al. 2015), mostrándose también que a pesar que estas especies presenten un alto grado de especialización, son capaces incluso de alimentarse de plantas con flores que no presenten rasgos ornitófilos (Maruyama et al. 2013), incluso en algunos casos estas pueden llegar a polinizar especies entomófilas ayudándolas a mejorar su éxito reproductivo (Hervías-Parejo y Traveset 2018) como el caso que se registró de *Coffea arabica*-*Saucerottia beryllina*.

Estos comportamientos de oportunismo que especies polinizadoras pueden llegar a ocupar, no es único de los colibríes ya que especies reconocidas en otros gremios (como *Leiothlypis peregrina* considera una especie insectívora) pueden llegar a aprovechar de los recursos que las flores ofrecen, por lo cual a esta características de oportunismo que algunas especies pueden realizar ya sea solo aprovechando el recurso floral momentáneamente o llegando incluso a poder ocupar un nicho ecológico, dependiendo la disponibilidad del alimento en la zona y la competencia, se les denomino como **polinizadores incidentales**.

Por esta razón la especie *Leiothlypis peregrina* a pesar que no es una especie especializada en la polinización se le considera también una especie clave para la red, ya que es capaz de aprovechar los recursos florales de varias especies vegetales y además presento una alta abundancia (Medel et al. 2009) (ya que es una especie migratoria y se moviliza por bandadas) sus interacciones logran llegar a generar un gran peso en la red de polinizadores, especialmente en las *Ingas* que son las especies más visitadas por ella (Fig. 10).

Los índices de especialización de especies mostraron para el grupo de plantas que la especie *Heliconia collinsiana* es la especie con mayor grado de especialización (especificidad de especie = 0.9375; D = 0.8491), y para el grupo de aves *Campylopterus hemileucurus* (especificidad de especie = 1.00; D = 0.9504; PSI= 0.9068); siendo estas dos especies las que comparten un mismo enlace con un alto grado de especificación y que presenta una gran fuerza en la red (Fig. 10). Esta interacción tan fuerte y específica puede deberse al comportamiento que algunas plantas presentan llamado **reconocimiento de polinizadores**, esta estrategia difiere de un filtrado de polinizadores (ejemplo: diferencias morfológicas en las corolas), debido a que esta no escala en un tiempo evolutivo, más bien en un tiempo fisiológico-ecológico (Betts et al. 2015).

Este mecanismo funciona por medio de la extracción del néctar, ya que la planta es capaz de reconocer especies polinizadoras especializadas de aquellas con rasgos generalistas, ya que picos más largos y curvos permitirán a algunas especies de colibríes extraer mucho más néctar, que a su vez es la señal que utiliza la planta para volverse mucho más receptiva (Betts et al. 2015). De parte de los polinizadores no solo adquieren características morfológicas específicas que los harán más fieles a una especie particular (reduciendo el riesgo de cargas de polen mixtas) (Maglianesi et al. 2014), sino que también sus estrategias de forrajeo indican que estas especies se desplazaran más para poder el recurso energético que buscan y de esta manera también aumentarían el flujo genético de la planta polinizada (Heinrich y Cuervo 1972).

Probablemente *Heliconia collinsiana* detecta la extracción del néctar que realiza *Campylopterus hemileucurus* (debido al mecanismo de reconocimiento de polinizadores), ya que este colibrí presenta la morfología adecuada que necesita la flor de *H. collinsiana* debido a que esta tiene un perianto curvado y largo (4.5-6 cm) (Ortiz y Idárraga 2022), y *C. hemileucurus* es un colibrí que posee un pico largo y curvado, además esta especie suele alimentarse en su mayoría en parches de Heliconias (Ridgely y Gwynne 2005), mostrando ser una especie muy especializada en este tipo de plantas, lo que genera que *C. hemileucurus* sea mucho más susceptible a la polinización de *C. hemileucurus*, provocando una fuerte dependencia entre ambas especies.

Las especies mencionadas anteriormente, debido a su gran impacto e importancia en la red estudiada se les considera como las especies clave, ya que ellas están ejerciendo un empuje o influenciando en las interacciones, y a su vez moldeando la red, y de esta manera determinando los patrones co-evolutivos que ocurren en dicha red.

#### **7.4. Robustez de la red**

La red de aves polinizadoras presentó un alto grado de robustez ante la extinción de especies (desde las más conectadas a las menos conectadas) tanto para la extirpación de plantas ( $R = 0.94$ ), como para la extirpación de aves ( $R = 0.75$ ); mostrando que para ambos casos la red muestra una alta tolerancia a la remoción de especies y por tanto a las extinciones secundarias. Esta tolerancia que se observa puede deberse a la redundancia de polinizadores que presenta la red, esto significa que la mayoría de las plantas estará protegida de una extinción hasta que se eliminen hasta el último de los múltiples polinizadores que presentan (Memmott et al. 2004).

Aunque la red es altamente tolerante a la extinción de especies se puede denotar que es particularmente más susceptible a la eliminación de aves que de plantas, esto debido a que hay una mayor riqueza de plantas que de aves, por lo tanto, estas últimas tienen una mayor gama de posibilidades para poder adaptarse y utilizar otras especies para su alimentación y que la red se adapte mejor a las extinciones secundarias, siendo necesario que se elimine una gran cantidad de especies para que la red llegase a colapsar (Albert et al. 2000).

Además como se pudo observar, las especies generalistas son mucho más abundantes que las especialistas, por lo tanto esta variedad de especies generalistas en la red ayuda a que la red sea mucho más robusta ante las extinciones secundarias (Medel et al. 2009).

## 8. CONCLUSIONES

- La red de aves polinizadoras del Eco Parque El Espino es una estructura asimétrica (siendo las plantas el grupo con mayor presencia), con una baja conectancia en sus interacciones, mostrando ser un sistema generalista.
- La red presenta un grado de anidamiento intermedio (NODF=0.4915), indicando que existe un sub grupo de aves y plantas generalistas que están interactuando entre sí, y las especialistas de la red estarán interactuando con este grupo central de especies.
- El sistema presenta un bajo grado de modularidad ( $M = 0.4048$ ;  $P. Null2 = 0.782$ ), esto se debe a que varias especies de diferentes módulos están interactuando con otras especies de módulos diferentes y no solo con las especies del mismo módulo.
- Las especies más generalistas de la red del grupo de plantas fueron: *Inga oerstediana*, *Inga vera*, *Grevillea robusta* y *Megaskepasma erythrochlamys* y del grupo de aves: *Amazilia rutila*, *Archilochus colibris*, *Saucerottia beryllina* y *Leiothlypis peregrina*. Mientras que las especies más especialistas de la red fueron: *Heliconia collinsiana* y *Campylopterus hemileucurus*.
- Las especies centrales de la red son: *Inga oerstediana*, *Inga vera*, *Grevillea robusta*, *Megaskepasma erythrochlamys* y *Heliconia collinsiana*; para el grupo de aves: *Amazilia rutila*, *Archilochus colibris*, *Saucerottia beryllina*, *Leiothlypis peregrina* y *Campylopterus hemileucurus*.
- De acuerdo a la disponibilidad de alimento, la facilidad de acceso que otorguen las plantas al néctar y la abundancia de las plantas, algunas especies de aves actúan como **polinizadores incidentales**, a pesar de no pertenecer al gremio alimentario.
- La interacción de la planta *Heliconia collinsiana* y el ave *Campylopterus hemileucurus* mostraron un alto grado de especialización, dando indicios de un posible mecanismo fisio-ecológico llamado **reconocimiento de polinizadores**, que algunas plantas pueden llegar a presentar.
- La red muestra una gran resistencia ante las extinciones secundarias tanto por la eliminación de plantas ( $R = 0.94$ ), como para la eliminación de aves ( $R = 0.75$ ), debiéndose principalmente a la gran diversidad de especies que la red presenta.

## 9. RECOMENDACIONES

- Realizar estudios de análisis de redes en sitios que no presenten alteraciones antropogénicas y también en zonas con alguna clase de alteración antropogénica para poder identificar los patrones de cada red y comparar cómo estas se comportan e identificar si existe algún patrón o diferencia que pueda ayudar a entender cómo las redes se adaptan antes las perturbaciones.
- Ampliar los estudios de redes de interacción a más taxones para poder definir completamente la red, ya sea de polinizadores o incluso de dispersores de semillas.
- Establecer períodos de tiempo más largos de muestreo por mes para poder identificar una mayor cantidad de interacciones.
- Utilizar los datos de los estudios de redes para idear mejores y más precisos programas de conservación, identificando las especies más vulnerables y aquellas que cumplen roles más importantes en los ecosistemas, enfocando los esfuerzos a estas especies claves para que sirvan como especies sombrilla ayudando no solo a conservar a la especie sino también el rol que esta cumple en su ecosistema.
- Estudiar a profundidad por medio de experimentos la relación entre *Heliconia collinsiana* y *Campylopterus hemileucurus* para comprobar si existe el mecanismo de reconocimiento de polinizadores y ampliarlo a más especies de *Heliconias*.

## 10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Almeida-Neto M., Guimaraes P., Guimaraes P.R., Loyola R.D. & Ulrich W. 2008. Una métrica consistente para el análisis de anidación en sistemas ecológicos: conciliar concepto y medición. *Oikos* (en prensa: doi: 10.1111/j.0030-1299.2008.16644.x).
2. Alvarado Larios RC, Lazo Arias JR, Pérez García JN, Pineda Menjívar ME, Rojas Mata MÁ, Soto Campos WV. 2014. Diagnóstico del Estado de los Recursos Naturales y Socioeconómicos del Sector Norte de la Cooperativa Finca El Espino, Departamento de La Libertad, El Salvador. San Salvador.
3. Albert R, Jeong H, Barabási AL. 2000. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature*. 406(6794): 378-382.
4. Bascompte J, Jordano P. 2006. The structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs*. p.143-159.
5. Bascompte J, Jordano P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 38: 567–593.
6. Bascompte J, Jordano P. 2008. Redes mutualistas de especies. *Investig Cienc.* (384):50–59.
7. Bascompte J, Jordano P, Olesen JM. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*. 312(5772): 431-433.
8. Bascompte J, Jordano P, Melián CJ, Olesen JM. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 100(16): 9383-9387.
9. Begon M, Townsend CR, Harper JL. 1986. *Ecology: From individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing. 750 p.

10. Betts MG, Hadley AS, Kress WJ. 2015. Pollinator recognition by a keystone tropical plant. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 112(11):3433–8. doi:10.1073/pnas.1419522112. [consultado 2021 oct 12]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/25733902>.
11. Bibby CJ, Burgess ND, Hill DA, Mustoe S. 2000. *Bird Census Techniques*. 2º Edición. Londres: Academic Press. 295 p.
12. Blüthgen N. 2010. Why network analysis is often disconnected from community ecology: a critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology*. 11(3): 185-195.
13. Bonilla M, Abrego J. 2014. Interacciones colibrí-planta en dos tipos de hábitat (Subcaducifolio y Ripario) del Área Protegida Trinacional Montecristo, departamento de Santa Ana, El Salvador [tesis de pregrado]. Universidad de El Salvador, San Salvador.
14. Borgatti SP, Everett MG. 1997. Network analysis of 2-mode data. *Social Networks*. 19(3): 243-269.
15. Brose U. 2010. Improving nature conservancy strategies by ecological network theory. *Basic and Applied Ecology*. 11(1): 1–5.
16. Burns KC. 2013. Comparative ecology of bird-pollinated and bird-dispersed New Zealand plants. *New Zealand journal of botany*. 51(3): 206-212.
17. Buzato S, Sazima M, Sazima I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic Forest sites. *Biotropica*. 32(4): 824-841.
18. Carnicer J, Jordano P, Melián CJ. 2009. The temporal dynamics of resource use by frugivorous birds: a network approach. *Ecology*. 90(7): 1958-1970.
19. Chacoff NP, Vázquez DP, Lomáscolo SB, Stevani EL, Dorado J, Padrón B. 2012. Evaluating sampling completeness in a desert plant–pollinator network. *Journal of Animal Ecology*. 81(1): 190–200.

20. Clemente SP. 2019. Insectos asociados a plantas de uso medicinal, en el Parque Nacional Montecristo, El Salvador [tesis de pregrado]. Universidad de El Salvador, San Salvador, El Salvador.
21. Cohen JE. 1978. Food Webs and Niche Space. Princeton: Princeton University Press. 208 p.
22. Colwell RK. 2013. EstimateS, Version 9: Statistical estimation of species richness and shared species from samples, user's Guide and application. University of Colorado.
23. Dalsgaard B, González AMM, Olesen JM, Ollerton J, Timmermann A, Andersen LH, Tossas AG. 2009. Plant–hummingbird interactions in the West Indies: floral specialisation gradients associated with environment and hummingbird size. *Oecologia*. 159(4): 757-766.
24. Darwin C. 1862. On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects, and on the good effects of intercrossing. Cambridge University Press. 380 p.
25. Dormann CF, Fründ J, Blüthgen N, Gruber B. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *Open Journal of Ecology*. 2(1): 7-24.
26. Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology letters*. 5(5): 58-67.
27. Dupont YL, Olesen JM. 2009. Ecological modules and roles of species in heathland plant–insect flower visitor networks. *J. Anim. Ecol.* 78: 346–353.
28. Ebird. 2020. El Salvador overview. Disponible en: <https://ebird.org/region/SV?yr=all&fbclid=IwAR26EjsfVUvLTSK210XhC0y11aBVF9upjTl4Bb4fjjYz4iNzeWjoldRraAw>

29. Feinsinger P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecological monographs*. 48(3): 269-287.
30. Feinsinger P. 1983. Coevolution and pollination. In *Coevolution*, D. Futuyma y M. Slatkin (eds.). Sinauer, Sunderland, Massachusetts. p. 282-310.
31. Ferreira PA, Boscolo D, Viana BF. 2013. What do we know about the effects of landscape changes on plant–pollinator interaction networks? *Ecological Indicators*. 31(1): 35-40.
32. Ferreira R, da Silva BF, Nunes-Freitas AF. 2019. Bird-epiphyte interactions in three Atlantic Forest environments in southeastern Brazil. *Ornithology Research*. 27(2): 108-114.
33. Fonseca LC, Vizentin-Bugoni J, Rech AR, Alves MAS. 2015. Plant-hummingbird interactions and temporal nectar availability in a restinga from Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 87(4): 2163-2175.
34. Fontaine C, Dajoz I, Meriguet J, Loreau M. 2006. Functional Diversity of Plant–Pollinator Interaction Webs Enhances the Persistence of Plant Communities. *PLoS Biology*. 4(1).
35. Fortuna MA, Stouffer DB, Olesen JM, Jordano P, Mouillot D, Krasnov BR, Poulin R, Bascompte J. 2010. Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology*. (1): 811–817.
36. Fortuna M, Bascompte J. 2006. Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology Letters*. p. 281-286.
37. García D. 2016. Birds in ecological networks: insights from bird-plant mutualistic interactions. *Ardeola*. 63(1): 151-180.

38. Geerts S, Pauw A. 2009. Hyper-specialization for long-billed bird pollination in a guild of South African plants: The Malachite Sunbird pollination syndrome. *South African Journal of Botany*. 75(4): 699-706.
39. Ghazoul J. 2004. Alien abduction: disruption of native plant-pollinator interactions by invasive species. *Biotropica*. 36(2): 156-164.
40. González-García F. 2011. Métodos para contar aves terrestres. *Manual de Técnicas para el estudio de la Fauna*. 1(1): 128-147.
41. Gotelli NJ, Colwell RK. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*. 4(4): 379-391.
42. Guimarães Jr PR, Jordano P, Thompson JN. 2011. Evolution and coevolution in mutualistic networks. *Ecology letters*. 14(9): 877-885.
43. Guimarães Jr, PR, Rico-Gray V, Furtado dos Reis S, Thompson JN. 2006. Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society of London*. 273(1597): 2041-2047
44. Guimarães PR, Guimarães P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environ Model Softw*. 21(10):1512–1513. doi: 10.1016/j.envsoft.2006.04.002.
45. Guimera R, Nunes LA. 2005. Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature*. 433(7028): 895–900.
46. Henríquez V., Lara K, Komar. O.2010. Ecosistemas de Alto Valor para la Conservación en El Salvador. *SalvaNATURA*, San Salvador, 60 pp
47. Heinrich B. Cuervo PH. 1972. Ecología energética y polinización. *Ciencia* 176 (4035): 597 - 602

48. Heleno R, Garcia C, Jordano P, Traveset A, Gómez JM, Blüthgen N, Memmott J, Moora M, Cerdeira J, Rodríguez-Echeverría S, et al. 2014. Ecological networks: delving into the architecture of biodiversity. *Biol. Lett.* 10(1).
49. Hervías-Parejo S, Traveset A. 2018. Pollination effectiveness of opportunistic Galápagos birds compared to that of insects: from fruit set to seedling emergence. *American journal of botany.* 105(7): 1142-1153.
50. Jennings S, Gardali T, Seavy NE, Geupe GR. 2009. Effects of mist netting on reproductive performance of Wrentits and Song Sparrow in Central Coastal California. *The Condor.* 111: 488–496.
51. Jordano P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *Am. Nat.* 129 (5): 657–77
52. Jordano P, Bascompte J, Olesen J. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters.* (6):69–81
53. Kay KM, Schemske DW. 2004. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks: comment. *Ecology.* 85(3): 875-878
54. Kearns CA, Inouye DW, Waser NM. 1998. Endangered mutualism: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 29(1):83-112.
55. Keddy PA. 2007. *Plants and vegetation, origin, proceses, consequences.* Cambridge University Press.
56. Landry C. 2010. *Mighty Mutualisms: The Nature of Plant-Polinator Interactions.* *Conocimiento de Educación de la Naturaleza;* 3(10): 37
57. Lara–Rodríguez NZ, Díaz Valenzuela R, Martínez–García V, Mauricio López E, Anaíd Díaz S, Valle OI, Fisher de León AD, Lara C, Ortiz–Pulido R. 2012. *Redes de interacción*

colibrí-planta del centro-este de México. *Revista mexicana de biodiversidad*. 83(2); 569-577.

58. León-Camargo D, Rangel JO. 2015. Interacción colibrí-flor en tres remanentes de Bosque Tropical Seco (BST) del municipio de Chimichagua (Cesar, Colombia) Hummingbird-flower interaction in three remnants of tropical dry forest (TdF) in the municipality of Chimichagua (Cesar, Colombia). *Caldasia*. 37(1): 107-123.
59. Levey DJ, Silva WR, Galetti M. 2002. Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. CABI Publishing, Wallingford.
60. Lewinsohn TM, Prado PI. 2006. Structure in plant /animal interaction assemblages. *Oikos*. 113(1): 174-184.
61. Lewinsohn TM, Prado PI, Jordano P, Bascompte J, Olesen J. 2006. Structure in plant–animal interaction assemblages. *Oikos*. 113: 174–184.
62. MacGregor–Fors I. 2008. Relation between habitat attributes and bird richness in a western Mexico suburb. *Landscape and Urban Planning*. 84: 92–98.
63. Maglianesi MA. Blüthgen N. Böhning-Gaese K. Schleuning M. 2014. Los rasgos morfológicos determinan la especialización y el uso de recursos en las redes de plantas y colibríes en el Neotrópico. *Ecología* 95 (12): 3325 - 3334
64. MAG-PAES-CATIE. 2003. Diagnóstico del Parque Nacional Montecristo. El Salvador.
65. Magurran AE. 1998. Ecological diversity and its measurement. Princeton: Princeton University Press.
66. Mandujano, S.R. 1992. Estimaciones de la densidad del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco (tesis de maestría). UNAM, México.

67. Margulis L. 1998. *Symbiotic Planet: A New Look at Evolution*, Basic Books, New York.
68. MARN. 2020. Protocolo de bioseguridad para la prestación del servicio en la reapertura de las áreas naturales protegidas de El Salvador para evitar posibles contagios del SARS-CoV-2 (COVID19).
69. Martínez García V, Ortiz Pulido R. 2014. Redes mutualistas colibrí-planta: comparación en dos escalas espaciales. *Ornitología neotropical*. 25: 273-289.
70. Maruyama PK, Bonizária C, Marconc AP, D'Angelod G, da Silvae MM, da Silva Netoe EN, Oliveiraa PE, Sazimaf I, Sazima M, Vizentin-Bugonig J, et al. 2019. Plant-hummingbird interaction networks in urban areas: Generalization and the importance of trees with specialized flowers as a nectar resource for pollinator conservation. *Biological conservation*. 230: 187-194.
71. Maruyama PK, Oliveira GM, Ferreira C, Dalsgaard B, Oliveira PE. 2013. Pollination syndromes ignored: Importance of non-ornithophilous flowers to Neotropical savanna hummingbirds. *Naturwissenschaften*. 100(11):1061–1068. doi:10.1007/s00114-013-1111-9.
72. May RM. 1972. Will a large complex system be stable? *Nature*. 238: 413–414.
73. Medel R, Aizen M, Zamora R. 2009. *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Santiago: Editorial Universitaria.
74. Melián CJ, Bascompte J. 2002. Complex networks: two ways to be robust? *Ecol.Lett*. 5: 705–708.
75. Memmott J, Waser NM, Price MV. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proc. Biol. Sci*. 271(26): 05–11. doi:10.1098/rspb.2004.2909.
76. Milns I, Beale C, Smith V. 2010. Revealing ecological networks using Bayesian network inference algorithms. *Ecology*. 7: 1892–1899.

77. Molles MC, Sher A. 2019. Ecology Concepts and Applications. New York, NY: McGraw-Hill Education.
78. Morales AE. 2016. Dieta, actividad y reproducción de los murciélagos *Anoura geoffroyi* y *Sturnira hondurensis* en el bosque Nublado del Parque Nacional Montecristo, El Salvador [tesis de pregrado]. Universidad de El Salvador, San Salvador, El Salvador.
79. Moreno C. 2017. Diversidad taxonómica y funcional de aves asociadas a diferentes tipos de vegetación [tesis de grado]. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia.
80. Müller H. 1883. The fertilization of flowers. Macmillan, London.
81. Murillo L. 2011. Medición de Biodiversidad Alfa y Beta en dos Tipos de Vegetación del Parque Nacional Montecristo, El Salvador [tesis de grado]. Universidad Zamorano, Honduras.
82. Newman M, Barabási AL, Watts DJ. 2006. The structure and dynamics of networks. Princeton: Princeton University Press.
83. Okuyama T, Holland JN. 2008. Network structural properties mediate the stability of mutualistic communities. *Ecology Letters*. 11: 208–216.
84. Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P. 2006. The smallest of all worlds: Pollination networks. *Journal of Theoretical Biology*. 240: 270–276.
85. Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P. 2007. The modularity of pollination networks. *Proc. Natl Acad. Sci*. 104: 19891–19896.
86. Ollerton J, Winfree R, Tarrant S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*. 120:321-326.
87. Ortega-Álvarez R, Sánchez González LA, Berlanga H, Rodríguez Contreras V, Vargas V. 2012. Manual para monitores comunitarios de aves. México, 35p.

88. Palacio R. 2014. Estructura de la red de interacciones mutualistas entre plantas y aves frugívoras en el bosque nublado de San Antonio Km 18, Valle del Cauca [tesis de pregrado]. Universidad ICESI, Santiago de Cali, Colombia.
89. Paracer S, Ahmadjian V. 2000. Symbiosis: an introduction to biological associations. 2nd Edition. Oxford University Press, New York.
90. Partida-Lara R, Enríquez PL, Vázquez Pérez JR, de Bonilla EPD, Martínez Ico M, Rangel Salazar JL. 2018. Pollination syndromes and interaction networks in hummingbird assemblages in El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 34(5): 293-307.
91. Pauw A. 2019. A Bird's-Eye View of Pollination: Biotic Interactions as Drivers of Adaptation and Community Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 50: 477-502.
92. Pineda LA. 2006. Biología reproductiva de la pava negra (*Penelopina nigra*) en el Parque Nacional Montecristo, Santa Ana, El Salvador, 2005 [tesis de pregrado]. Universidad de El Salvador, Santa Ana, El Salvador.
93. Quesada J, MacGregor Fors I. 2010. Avian community responses to the establishment of small garden allotments within a Mediterranean habitat mosaic. *Animal Biodiversity and Conservation*. 33: 53–61.
94. Quijano K. 2017. Dispersión de semillas por murciélagos frugívoros en el Parque Nacional Montecristo [tesis de pregrado]. Universidad de El Salvador. El Salvador, San Salvador.
95. Quitián M, Santillán V, Espinosa CI, Homeier J, Böhning Gaese K, Schleuning M, Neuschulz EL. 2018. Elevation-dependent effects of forest fragmentation on plant–bird interaction networks in the tropical Andes. *Ecography*. 41(9): 1497-1506.

96. R CoreTeam. 2013. R: A language and Environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
97. RDocumentation [En línea]. s.f. specieslevel: Calculate various indices for network properties at the species level; [citado el 8 de Nov de 2021]. Disponible en: <https://www.rdocumentation.org/packages/bipartite/versions/2.16/topics/specieslevel?fbclid=IwAR3ch06cF6ACzMxoemILT8ySXoLSUJGbr1pLCDhEazzz98gV-hKFeJ9wgM0>
98. Radford AE, Dickinson WC, Massey JR, Bell CR. 1974. Vascular plant systematics. Nueva York: Harper and Row Publishers.
99. Ralph CJ, Scott JM. 1981. Estimating numbers of terrestrial birds. Studies in Avian Biology 6, Kansas: Cooper Ornithological Society.
100. Ralph CJ, Geupel GR, Pyle P, Martin TE, de Sante DF, Milá B. 1996. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. California: Department of Agriculture.
101. Ramos-Jiliberto R, Domínguez D, Espinoza C, López G, Valdovinos FS, Bustamante RO, Medel R. 2010. Topological change of Andean plant-pollinator networks along an altitudinal gradient. Ecological complexity. 7: 80-90.
102. Rejmánek M, Stary P. 1979. Connectance in real biotic communities and critical values for stability of model ecosystems. Nature. 280: 311-313.
103. Reynolds RT, Scott JM, Nussbaum RA. 1980. A variable circular-plot method for estimating bird numbers. The Condor. 82: 309-313.
104. Rice SA. 2007. Encyclopedia of Evolution. Facts on File, New York.
105. Ridgely RS, Gwynne JA. 2005. Guía de las aves de Panamá Incluyendo Costa Rica, Nicaragua Y Honduras. Editorial de la Universidad de Princeton.

106. Roberts A. 1974. The stability of a feasible random ecosystem. *Nature*. 251: 607–608.
107. Rodríguez-Flores CI, Ornelas JF, Wethington S, del Coro Arizmendi M. 2019. Are hummingbirds' generalists or specialists? Using network analysis to explore the mechanisms influencing their interaction with nectar resources. *PloS one*. 14(2).
108. Ruiz-Moreno D, Pascual M, Riolo R. 2006. Exploring network space with genetic algorithms: modularity, resilience, and reactivity. In: Pascual, M., Dunne, J.A. (Eds.), *Ecological Networks. Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. New York:Oxford University Press. 187–208.
109. SALVANATURA. 2011. Inventario de Flora Vascular Área Natural Protegida El Espino – Bosque Los Pericos Parque del Bicentenario
110. Silva IA, Ferreira AWC, Lima MIS, Soares JJ. 2011. Networks of epiphytic orchids and host trees in Brazilian gallery forests. *Journal of Tropical Ecology*. 26: 1-11.
111. Smith TM, Smith RL. 2007. *Ecología*. 6nd. Madrid: PEARSON EDUCACIÓN.
112. Smith TM, Smith RL. 2015. *Elements of Ecology*. 9th edition. Benjamin Cummings, San Francisco.
113. Smith MR, Singh GM, Mozaffarian D, Myers SS. 2015. Effects of decreases of animal pollinators on human nutrition and global health: a modelling analysis. *The Lancet*. 6736: 1–9.
114. Sprengel CK. 1793. *Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*. Lehre, Cramer, 1972, Reimpresión.
115. Stiles FG. 1978. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *American Zoologist*. 18(4): 715-727.

116. Stumpf MPH, Ingram PJ, Nouvel I, Wiuf C. 2005. Statistical model selection methods applied to biological networks. En: Priami, C. (Ed.), Transactions on computational systems biology. Springer, New York.
117. Suweis S, Simini F, Banavar JR, Maritan A. 2013. Emergence of structural and dynamical properties of ecological mutualistic networks. *Nature*. 500(7463): 52-449.
118. Torres E. 2013. Redes ecológicas en el análisis de la fenología reproductiva de una comunidad vegetal [tesis de diplomado]. Universidad Central "Marta Abreu" de Las Villas, Santa Clara, Cuba.
119. Trejo C. 2009. Dinámica de población en redes heterogéneas [tesis de grado]. Universidad Nacional de Cuyo, San Carlos de Bariloche, Argentina.
120. Ortiz RC, Idárraga PA. [En Línea]. Catálogo de las Plantas Vasculares del Departamento de Antioquia. Tropicos, Botanical Information System at the Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri, USA. [citado el 2 de Feb de 2022]. Disponible en: <http://www.tropicos.org/Project/Catalogo-de-Antioquia>.
121. Valdovinos FS, Ramos-Jiliberto R, Flores JD, Espinoza C, López G. 2009. Structure and dynamics of pollination networks: the role of alien plants. *Oikos*. 118(8): 1190-1200.
122. Vázquez D, Aizen M. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology*. 85(5): 1251-1257.
123. Vázquez DP. 2005. Degree distribution in plant-animal mutualistic networks: forbidden links or random interactions? *Oikos*. 108: 421-426.
124. Vázquez DP, Morris WF, Jordano P. 2005. Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecology Letters*. 8: 1088-1094
125. Verner J. 1985. Assessment of counting techniques. *Current Ornithology*. 2: 247-302.

126. Villarreal H, Álvarez M, Córdoba S, Escobar F, Fagua G, Gast F, Mendoza H, Ospina M, Umaña AM. 2006. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Segunda edición. 236 p.
127. Waser NM, Ollerton J. 2006. Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization. University of Chicago Press, Chicago.
128. Weelwright NT, Nadkami NM. 2014. Monteverde: Ecología y conservación de un bosque nuboso tropical (Versión actualizada y ampliada en español). New York: Oxford University Press.
129. Woodward G, Ebenman B, Emmerson MJ, Montoya M, Olesen JM, Valido A, Warren P H. 2005. Body size in ecological networks. *Trends in Ecology and Evolution*. 20(7): 402-409.
130. Wunderle JM Jr. 1992. Sexual habitat segregation in wintering black-throated blue warblers in Puerto Rico. En: Hagan, J. y D.P. Johnston (Eds.). *Ecology and conservation of Neotropical migrant landbirds*. Washington: Smithsonian Institution.
131. Wunderle JM Jr. 1994. *Métodos para contar aves terrestres del Caribe*. Louisiana: Southern Forest Experiment Station.
132. Yodzis P. 1980. The connectance of real ecosystems. *Nature*. 284: 544-545.

## ANEXOS

**Anexo 1.** Ejemplo de matriz para la evaluación de representatividad de datos.

<b>Observadores:</b>		<b>Fecha:</b>	<b>N° Transecto:</b>		
<b>Localidad:</b>		<b>Hora de inicio:</b>			
<b>Coordenadas:</b>		<b>Hora final:</b>			
<b>Interacciones</b>	<b>Muestreos</b>				
	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	...
<b>Planta1-Ave1</b>	20	8	6	11	...
<b>Planta1-Ave2</b>	25	25	25	4	...
<b>Planta1-Ave3</b>	25	2	7	9	...
<b>Planta2-Ave1</b>	2	7	3	7	...
<b>Planta2-Ave2</b>	28	2	21	26	...
<b>Planta2-Ave3</b>	27	14	30	6	...
<b>Planta3-Ave1</b>	16	17	24	19	...
<b>Planta3-Ave2</b>	20	23	23	21	...
<b>Planta3-Ave3</b>	20	8	9	5	...
...	...	...	...	...	...

**Anexo 2.** Ejemplo de matriz numérica para la toma de datos en campo y la elaboración de la red de interacciones.

<b>Observadores:</b>		<b>Fecha:</b>		<b>N°</b> <b>Transecto:</b>		
<b>Localidad:</b>		<b>Hora de inicio:</b>				
<b>Coordenadas:</b>		<b>Hora final:</b>				
<b>Especies</b>	<b>Plantas</b>					
<b>Aves</b>	<b>Planta1</b>	<b>Planta2</b>	<b>Planta3</b>	<b>Planta4</b>	<b>Planta5</b>	<b>Planta6</b>
<b>Ave1</b>	8	20	0	0	7	27
<b>Ave2</b>	5	9	0	7	1	4
<b>Ave3</b>	0	15	29	2	15	7
<b>Ave4</b>	2	4	0	13	7	0
<b>Ave5</b>	0	0	4	19	5	21
<b>Ave6</b>	4	8	15	20	11	22
<b>Ave7</b>	0	0	26	0	8	0
<b>Ave8</b>	10	17	14	0	17	0

**Anexo 3.** Ejemplo de matriz binomial para el análisis de las propiedades de la red.

	<b>Plantas</b>					
<b>Aves</b>	Planta1	Planta2	Planta3	Planta4	Planta5	Planta6
Ave1	0	1	0	1	1	1
Ave2	0	0	0	0	0	1
Ave3	1	1	0	1	1	0
Ave4	0	0	1	1	1	1
...	...	...	...	...	...	...

### Anexo 4. Red de Polinización Planta-Ave del Ecoparque El Espino.

