

UNIVERSIDAD DEL VALLE



**DIVERSIDAD Y ESPECIALIZACIÓN DE LAS INTERACCIONES COLIBRÍ-PLANTA EN UN GRADIENTE DE
TRANSFORMACIÓN DE HÁBITATS Y DEL PAISAJE EN LA REGIÓN CAFETERA DE COLOMBIA**

Tesis doctoral

JAIME ANDRÉS CARRANZA-QUICENO, M.Sc.

Directora

Inge Armbrecht, Ph.D.

DOCTORADO EN CIENCIAS – BIOLOGÍA (COD. 9194)

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS

CALI, MARZO DE 2024

UNIVERSIDAD DEL VALLE



**DIVERSIDAD Y ESPECIALIZACIÓN DE LAS INTERACCIONES COLIBRÍ-PLANTA EN UN GRADIENTE DE
TRANSFORMACIÓN DE HABITATS Y DEL PAISAJE EN LA REGIÓN CAFETERA DE COLOMBIA**

JAIME ANDRÉS CARRANZA-QUICENO, M.Sc.

Tesis de grado presentada como requisito parcial para optar al título de

Doctor en Ciencias – Biología

Directora

Inge Armbrecht, Ph.D.

Comité de doctorado y evaluador externo (EE)

Sandra Bibiana Muriel Ruiz, Ph.D.

Pietro K. Maruyama M., Ph.D.

Oscar Murillo, Ph.D. (EE)

DOCTORADO EN CIENCIAS – BIOLOGÍA (COD. 9194)

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS

CALI, MARZO DE 2024

AGRADECIMIENTOS

El desarrollo de una tesis doctoral es un proceso largo en el cual participan muchas personas e instituciones.

Inicialmente quiero agradecer a mi familia, pues sin su apoyo incondicional, no hubiera podido culminar nunca este proceso. El mayor reconocimiento es para Eliza, quien durante casi 17 años me ha acompañado incondicionalmente en el camino de hacer realidad los sueños; y a Zoe e Inti, que esperaron pacientemente a que papá terminara de estudiar para compartir tiempo con ellos. También mi madre Blanca y mi padre Arlex que siempre han creído en mí; ellos, junto a mis hermanos Isabel Cristina y Germán Alonso fomentaron siempre en mí el amor por la naturaleza.

Quiero hacer un reconocimiento especial a mi directora de tesis, la profesora Inge Armbrecht, por su apoyo incondicional durante el desarrollo de esta tesis doctoral y sus acertados consejos en los momentos de crisis, que siempre llegan en algún momento; a ella toda mi admiración y agradecimiento. De igual forma los miembros del comité doctoral, quienes hicieron aportes muy valiosos durante el proceso de organización, desarrollo y escritura de esta tesis.

Agradezco también a la Corporación Universitaria Santa rosa de Cabal UNISARC, que financió este doctorado a través de una comisión de estudios. En particular, el grupo de investigación Biología de la Conservación y Biotecnología ha sido uno de los apoyos más importantes durante el desarrollo de esta investigación; especialmente John Harold Castaño y Luz Elena Muñoz, quienes me alentaron siempre para la culminación de este trabajo. Gracias a todos los investigadores y estudiantes del Programa de Biología de UNISARC y el programa de intercambio académico

DELFIN que me acompañaron durante la recolección de datos en campo, especialmente (sin importan el orden) Arlyn Grijalva, Sirleyn Payan, Samuel López, Sara Navarro, Juan David Echeverry, Julián Ricardo Henao, Ronald Moreno y Jennifer Pareja. De igual forma los botánicos Sthepany Quintero y Dayro Rodríguez aportaron en la determinación de las plantas estudiadas y al cuidado de la colección de plantas CUSP de UNISARC, que sirvió de referencia para este trabajo.

Expreso también mi agradecimiento a la Universidad del Valle, especialmente el Posgrado en Ciencias Biología y sus docentes, de los cuales recibí enseñanzas invaluable en este camino de formación como científico. En adición, el Posgrado en Ciencias Biología me proporcionó fondos parciales para los desplazamientos a las localidades de estudio y la Convocatoria Interna de Apoyo a la Movilidad Internacional (CIAM-2023) de Univalle, financió parcialmente el desarrollo de una estancia de investigación en el Instituto de Ciencias Biológicas de la Universidad Federal de Minas Gerais en Brasil. Muchas gracias a Pietro por permitirme visitar el laboratorio de Síntesis Ecológica y Conservación y acompañarme a conocer un poco de la cultura brasilera.

Propietarios y cuidadores de los predios visitados (Fernando Tobón, Gloria María Tobón, Milena Ortega, UNISARC, Gobernación de Risaralda, CARDER y CHEC) permitieron el acceso a las localidades de estudio y facilitaron de diversas maneras los aspectos logísticos relacionados con el trabajo de campo.

La culminación de esta tesis esta dedicada a Eliza, Zoe e Inti.

TABLA DE CONTENIDO

Agradecimientos

Resumen	i
Abstract	iii
1. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
2. CAPÍTULO 1. FOREST LOSS AND HABITAT CHANGES REDUCE HUMMINGBIRD FUNCTIONAL DIVERSITY AND THE SPECIALIZATION OF THEIR INTERACTIONS WITH PLANTS IN THE TROPICAL ANDES	6
3. CAPÍTULO 2. EL SUMINISTRO DE LOS RECURSOS FLORALES NO INCREMENTA LA ESPECIALIZACIÓN LAS INTERACCIONES COLIBRÍ-PLANTA EN LOS AGROECOSISTEMAS CAFETEROS NEOTROPICALES	52
4. CAPÍTULO 3. ¿EXISTE UNA ESTRUCTURA ESPACIAL DE LAS INTERACCIONES COLIBRÍ- PLANTA EN UNA REGIÓN CAFETERA DE LOS ANDES TROPICALES?	89
5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN GENERAL	125
6. LITERATURA CITADA GENERAL	130

DIVERSIDAD Y ESPECIALIZACIÓN DE LAS INTERACCIONES COLIBRÍ – PLANTA EN UN GRADIENTE DE TRANSFORMACIÓN DE HÁBITATS Y DEL PAISAJE EN LA REGIÓN CAFETERA DE COLOMBIA

Resumen

La transformación antropogénica de los hábitats naturales en los paisajes agrícolas se considera uno de los principales impulsores de pérdida de biodiversidad y servicios ecosistémicos a escala global. Diversos factores a escala local y del paisaje determinan la respuesta de la biodiversidad a estos cambios. En las regiones cafeteras de los Andes tropicales, la biodiversidad está amenazada por la eliminación de los bosques y la intensificación agrícola del cultivo del café. No obstante, los estudios que evalúan los efectos del cambio ambiental sobre las interacciones ecológicas son aún insuficientes para construir un marco teórico coherente. El análisis de las redes ecológicas en gradientes ambientales permite describir cómo cambian los procesos que determinan a las comunidades ecológicas entre diferentes hábitats. Particularmente, las redes interacciones colibrí – planta que se presentan en los paisajes agrícolas representan un buen modelo para evaluar estos cambios. Con el propósito de evaluar la influencia de la transformación del paisaje y los cambios del hábitat sobre las redes ecológicas y la biodiversidad, se analizó como varía la diversidad y especialización de las redes de interacción colibrí-planta en gradientes ambientales a escala local y del paisaje en la región cafetera de la cordillera Central de Colombia; lo anterior con base en observaciones de campo en condiciones naturales y mediante experimentos semi-controlados de manipulación de la oferta de recursos en diferentes hábitats (bosques y cafetales). En dicho escenario buscamos respuestas a las siguientes preguntas: 1) ¿existe alguna relación entre el grado de transformación del paisaje cafetero y la diversidad y especialización de las redes de interacción colibrí – planta?; 2) ¿cómo varían estas redes entre bosques y cafetales y cuáles son

los principales promotores de estos cambios?; y 3) ¿Existe alguna estructura espacial de las interacciones en el paisaje fragmentado? Encontramos que los cambios ambientales en el paisaje agrícola estudiado, tanto a escala de paisaje como a escala de hábitat, tienen efectos sobre la diversidad y especialización de las redes. A escala de paisaje, la pérdida de bosques es un factor determinante en la composición y organización de las redes, así como en la diversidad funcional de los ensambles de colibríes; mientras que, a escala de hábitat, es el cambio en la estructura de la vegetación tal vez el principal conductor de cambios en las redes ecológicas y la diversidad colibríes. Se descubrió que, como consecuencia de la fragmentación de los bosques, la red de interacciones se ha configurado como una meta red en la que cada fragmento alberga un conjunto particular de interacciones, con un bajo recambio especie e interacciones entre fragmentos. La conservación de la biodiversidad en los paisajes agrícolas depende no solamente del diseño de agroecosistemas que promuevan biodiversidad, la conectividad, sino también de la conservación y recuperación de los fragmentos de bosque existentes en el paisaje.

Palabras Clave: *Biodiversidad, Fragmentación paisaje cafetero, Redes colibrí-planta, Región cafetera Colombiana, Redes ecológicas Bosques, Cafetales.*

DIVERSITY AND SPECIALIZATION OF HUMMINGBIRD-PLANT INTERACTIONS IN HABITAT AND LANDSCAPE TRANSFORMATION GRADIENTS IN THE COFFEE GROWING REGION OF COLOMBIA

Abstract

The anthropogenic transformation of natural habitats into agricultural landscapes is considered one of the primary drivers of biodiversity loss and ecosystem service decline on a global scale. Various factors at local and landscape scales determine biodiversity's response to these changes. In the coffee-growing regions of the tropical Andes, biodiversity is threatened by forest clearance and the agricultural intensification of coffee cultivation. However, studies evaluating the effects of environmental change on ecological interactions are still insufficient to construct a coherent theoretical framework. Analyzing ecological networks across environmental gradients allows us to describe how processes determining ecological communities change between different habitats. Particularly, hummingbird-plant interaction networks in agricultural landscapes represent a suitable model for assessing these changes. In order to evaluate the influence of landscape transformation and habitat changes on ecological networks and biodiversity, we analyzed how the diversity and specialization of hummingbird-plant interaction networks vary across environmental gradients at both local and landscape scales in the coffee-growing region of the Central Andes of Colombia. This was based on field observations in natural conditions and semi-controlled experiments manipulating resource availability in different habitats (forests and coffee plantations). In this scenario, we sought answers to the following questions: 1) Is there any relationship between the degree of transformation of the coffee landscape and the diversity and specialization of hummingbird-plant interaction networks?; 2) How do these networks vary between forests and coffee plantations, and what are the main drivers of these changes?; and 3) Is

there any spatial structure of interactions in the fragmented landscape? We found that environmental changes in the studied agricultural landscape, both at the landscape and habitat scales, have effects on the diversity and specialization of networks. At the landscape scale, forest loss is a determining factor in the composition and organization of networks, as well as in the functional diversity of hummingbird assemblages, while at the habitat scale, changes in vegetation structure are perhaps the main driver of changes in ecological networks and hummingbird diversity. It was discovered that, as a consequence of forest fragmentation, the interaction network has configured as a metanetwork in which each fragment hosts a particular set of interactions, with low species turnover and interactions between fragments. Biodiversity conservation in agricultural landscapes depends not only on the design of agroecosystems that promote biodiversity and connectivity but also on the conservation and restoration of existing forest fragments in the landscape.

Keywords: Biodiversity, Forest fragmentation, Agricultural landscapes, coffee growing landscape, ecological networks, forest, coffee agroecosystems.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La región andina tropical es reconocida como un “Hot spot” de biodiversidad a escala global (Myers *et al.*, 2000; Bax & Francesconi, 2019). Esta biodiversidad es importante no solamente por estar compuesta por una gran cantidad de especies, sino también porque se manifiesta a nivel ecosistémico como consecuencia del gradiente de elevación que ocurre las montañas andinas (Kattan & Franco, 2004). Por su parte, los paisajes andinos tropicales han tenido una historia de ocupación humana que supera los 6000 años AP, lo que significa también una historia de cambios ambientales y transformaciones del paisaje asociados a factores antrópicos, aunque muy diferentes a los de la sociedad industrial (Cano, 2004; Aceituno & Loaiza, 2006). En general, como resultado de esta dinámica de ocupación humana, aparecen paisajes agrícolas, los cuales son mosaicos de ecosistemas y agroecosistemas que resultan de la interacción entre la sociedad humana y los ambientes que habitan (Fahrig *et al.*, 2011).

Se ha documentado que la transformación de los paisajes debido a la acción humana es uno de los principales impulsores de pérdida de biodiversidad y servicios ecosistémicos a escala global (Sala *et al.*, 2000). Benton *et al.* (2003) sugieren que la principal consecuencia de la agricultura es el reemplazo de la heterogeneidad de los ecosistemas por hábitats más homogéneos estructuralmente. Los cambios en el uso del suelo asociados a la remoción de las coberturas de vegetación naturales y la intensificación de la agricultura, modifican las características ambientales a múltiples escalas espaciales, y la biodiversidad es muy sensible a estos cambios (Tscharntke *et al.*, 2005). El efecto de los cambios en la estructura del hábitat sobre la riqueza de especies y sus abundancias, por lo general, tiene como consecuencia la extinción local de las especies más sensibles o especialistas de hábitat (Fahrig *et al.*, 2011). Sin embargo, los sistemas naturales son

multidimensionales y todavía falta estudiar la diversidad e interacciones a través de diferentes escalas. Comprender las dinámicas de la biodiversidad en los paisajes agrícolas han sido un aspecto que despierta mucho interés, principalmente con el ánimo de diseñar estrategias de conservación de especies y ecosistemas (Tschardt *et al.*, 2005; Perfecto *et al.*, 2019).

En particular, los paisajes cafeteros colombianos han sido transformados por la actual sociedad occidental durante aproximadamente un siglo (Guhl, 2008). En una primera fase de expansión de la caficultura, se mantuvieron sistemas de producción altamente diversificados. Sin embargo, durante la década de 1970 (y antes), se promovió la intensificación de los sistemas de cultivo por café con sombra mono-específica (árboles de un solo género), y más recientemente de café sin sombra de alta productividad. Esta situación se ha reflejado también en la pérdida generalizada de los bosques en los paisajes, afectando negativamente la diversidad y abundancia de polinizadores (Cepeda-Valencia *et al.*, 2014), de los cuales depende en gran medida no solo la sostenibilidad económica de los cultivos, sino también la sostenibilidad ambiental en términos de conservar funciones ecosistémicas que se traducen en servicios de soporte como la polinización. Asimismo, Philpott *et al.* (2008) encontraron que la transición hacia sistemas de cultivo con manejo más intensivo, ha tenido un efecto negativo considerable sobre la riqueza de especies de insectos, aves y plantas. Generalmente, la pérdida de biodiversidad implica mucho más que solo la pérdida de especies en el espacio y el tiempo, pues puede generar una disminución de biomasa, de funciones ecológicas, rasgos funcionales en la comunidad y de las interacciones bióticas (Cardoso *et al.*, 2020). Por todo lo anterior, la biodiversidad en las regiones cafeteras de los Andes tropicales, está amenazada por la eliminación de los bosques y la expansión e intensificación de la caficultura (Philpott *et al.* 2008).

El análisis de las redes ecológicas que se establecen entre plantas y animales (redes mutualistas) se ha considerado una herramienta valiosa para evaluar más profundamente el impacto de la transformación de los hábitats sobre las especies y las interacciones que ocurren entre ellas (Pellissier *et al.*, 2017; Tylianakis & Morris, 2017). Estos análisis se basan en el principio que cada especie está conectada con otra, o con varias más, a través de interacciones y conforman una red entre toda la comunidad (Dunne *et al.*, 2002), lo que permite describir la estructura de las comunidades y evidenciar procesos ecológicos y evolutivos que determinan los patrones observados (Ponisio, 2019). Los gradientes ambientales que se generan por la intensificación de la agricultura y la transformación del paisaje cafetero presentan un escenario donde es posible evaluar los efectos de estos cambios (Morrison & Mendenhall, 2020). Tylianakis & Morris (2017), sugieren que los cambios en los ambientes locales pueden afectar la diversidad y estructura de las redes de interacciones ecológicas, ya sea por cambios en las abundancias de las especies, las extinciones locales o las invasiones biológicas. Este conocimiento es relevante para la planificación de estrategias de conservación de la biodiversidad en paisajes agrícolas orientadas a mantener la diversidad de especies y sus interacciones, más aún si se considera que hay una relación entre la estructura y la función de las redes ecológicas, tal como lo sugieren algunos autores (Dunne *et al.* 2002; Bascompte & Jordano, 2014).

El objetivo general de esta tesis doctoral es evaluar los efectos de la transformación del paisaje y la intensificación de la caficultura sobre la diversidad y la especialización de las redes ecológicas, usando como modelo las interacciones colibrí – planta en la región cafetera de la cordillera Central de Colombia. Se ha descrito en varios trabajos como las interacciones colibrí – planta son afectadas por procesos ecológicos como la oferta de recursos y otros factores del hábitat (Graham *et al.*, 2012; Maglianesi *et al.*, 2014; Tinoco *et al.*, 2017); y por la influencia de rasgos funcionales

(morfológicos y de comportamiento) de las especies que interactúan (Maglianesi *et al.*, 2014, Maglianesi *et al.*, 2015; Maruyama *et al.*, 2018), encontrando, en general, que las redes de interacción en cafetales son menos especializadas con relación a los hábitats naturales (Morrison & Mendenhall, 2020; López-Flores *et al.*, 2023). De acuerdo con esto, algunos autores sugieren que los colibríes y sus interacciones con flores pueden ser útiles para poner a prueba hipótesis sobre los efectos de la transformación de los paisajes sobre la biodiversidad (Graham *et al.*, 2012; Tinoco *et al.*, 2017).

Para abordar este objetivo se estructura esta tesis en tres capítulos. En el **Capítulo 1** se evaluaron los cambios en la diversidad funcional de colibríes y en las redes colibrí-planta como respuesta a la transformación del paisaje y del hábitat en la región de estudio, consistente de varios paisajes de la zona cafetera de la cordillera central colombiana. Al respecto, se ha sugerido que la fragmentación y pérdida de bosques en el paisaje está relacionada con una simplificación de las redes ecológicas y la diversidad funcional (Hadley *et al.*, 2017; Hatfield *et al.*, 2018; Ferreira *et al.* 2020); y que los cambios en los ambientes locales pueden afectar la diversidad y estructura de las redes de interacciones ecológicas ya sea por cambios en las abundancias de las especies, las extinciones locales o las invasiones biológicas (Tylianakis & Morris, 2017). En el **Capítulo 2**, con el propósito de desentramar cual es el factor más influyente en la estructura de las redes en hábitats intervenidos, se evaluó la respuesta de las redes ecológicas a la manipulación experimental de la diversidad y abundancia de recursos, tanto en bosques como en cafetales. Aunque se han planteado algunos criterios para identificar la influencia del cambio ambiental sobre la diversidad y la especialización de las interacciones (*i.e.*: filtro ambiental y abundancia de recursos), la estrategia ideal para desentramar estos efectos podría ser fijando la composición de la comunidad o la oferta de recursos a través de experimentos manipulativos (Dormann *et al.*, 2017). Aunque la manipulación

experimental de redes ecológicas puede ser difícil y engañosa (Russo & Shea, 2016), es deseable una combinación de observaciones en condiciones naturales y experimentales (Maglianesi *et al.*, 2015) por lo que los hábitats (bosque y cafetal) fueron evaluados en condiciones “con” y “sin” jardín experimental. Finalmente, en el **Capítulo 3** se evaluó cómo la estructura de las redes también puede estar relacionada con la estructura de la meta-comunidad en el paisaje (Leibold & Chase, 2018) en donde el recambio espacial de interacciones (beta diversidad) a lo largo de gradientes de cambio ambiental puede revelar una estructura espacial de la metared en el paisaje (Tylianakis & Morris, 2017; Emer *et al.*, 2018).

CAPÍTULO 1

LA VERSIÓN QUE AQUÍ SE PRESENTA HA SIDO SOMETIDA A GLOBAL ECOLOGY AND CONSERVATION*

* Estado actual: Sometido el 22-01-2024 a *Global Ecology and Conservation*. En revisión desde
05/02/2024

FOREST LOSS AND HABITAT CHANGES REDUCE HUMMINGBIRD FUNCTIONAL DIVERSITY AND THE SPECIALIZATION OF THEIR INTERACTIONS WITH PLANTS IN THE TROPICAL ANDES*

FOREST LOSS AND HABITAT CHANGES REDUCE HUMMINGBIRD FUNCTIONAL DIVERSITY AND THE SPECIALIZATION OF THEIR INTERACTIONS WITH PLANTS IN THE TROPICAL ANDES

Abstract

The expansion of agricultural landscapes is one of the main drivers of biodiversity loss around the world; the environmental gradients resulting from these landscape changes, however, allow an assessment of how biodiversity responds to environmental change. Functional diversity and mutualistic interactions between plants and animals represent an important aspect of biodiversity. In particular, the interactions between hummingbirds and plants stand out for their morphological specialization. Here, we evaluated how changes in landscape attributes affect the functional diversity and hummingbird-plant interaction networks in the coffee-growing region of the Colombian Andes. We described the functional diversity of hummingbirds and their interaction networks with plants in circular plots with a diameter of 50 m located in forests and coffee agroecosystems distributed along a landscape transformation gradient. We found that network specialization in forests is positively related to forest coverage of the landscape, while the relationship with landscape diversity and heterogeneity was weak. In contrast, we found no relationship between landscape variables and network specialization in coffee agroecosystems where the networks are less specialized and less modular compared to forests. A structural equation model showed that hummingbird functional diversity had a significant relationship to landscape structure, while the specialization of hummingbird-plant networks was mainly affected by the amount of forest in the landscape. Although no significant direct relationship was found between hummingbird functional diversity and network specialization, SEMs show that, when considering a mediating role of functional diversity, the specialization R^2 coefficient increased. Based on our results, we suggest that changes in the diversity and structure of ecological networks were an invisible consequence of the impacts of human intervention on landscapes and natural habitats.

Keywords: ecological networks, agricultural landscapes, forest, coffee agroecosystems, landscape fragmentation.

1. INTRODUCTION

The expansion of agricultural landscapes represents an important threat to biodiversity around the world (Gibbs *et al.*, 2010; Harvey *et al.*, 2021). These changes affect directly the populations of plants and animals by reducing habitats and their replacement by agricultural production systems called “agroecosystems”. Many species are sensitive to this change and the new environments have different species assemblages (Philpott *et al.*, 2008). During the formation of these landscapes due to human intervention, changes in land cover and land use modify environmental characteristics at multiple spatial scales (Fahrig *et al.*, 2011; Fahrig *et al.*, 2017) and the biological diversity is very sensitive to these changes (Tscharntke *et al.*, 2008, Tscharntke *et al.*, 2012). In addition to changes in the structure of natural habitats, landscape transformation increases the isolation of habitat patches and leads to changes in resource abundance and distribution that typically result in the local extinction of sensitive or habitat specialist species (Fahrig *et al.*, 2011). While most work has focused on the effects of habitat transformation, changes in landscape configuration and simplification can affect the taxonomic and functional composition of local species assemblages and the species interaction networks, making them less diverse and more generalist (Gamez-Virues *et al.*, 2015). Hatfield *et al.* (2018) assessed how various functional diversity indices are sensitive to landscape-scale environmental changes, like fragmentation and habitat loss that could reflect changes in the distribution or composition of the functional traits in local species assemblages.

Species in nature are not isolated and the interactions between plants and animals can be represented as networks that describe patterns of organization that have been metaphorically referred to as networks representing the "architecture" of biodiversity (Bascompte & Jordano, 2014). Environmental gradients created by the development of agricultural landscapes provide a scenario where it is possible to evaluate the changes occurring in the diversity and structure of ecological networks (Tylianakis & Morris, 2017; Morrison & Mendenhall, 2020). An analysis of interaction networks allows us to describe the structure of communities and reveals ecological and evolutionary processes that determine observed patterns (Ponisio, 2019). These analyses are based on the principle that each species is connected to others, forming a network (Dunne *et al.*, 2002; Guimarães *et al.*, 2006); and the community dynamics depend greatly on how these interactions are distributed (Bascompte *et al.*, 2006). The ecological patterns of interaction between animals and plants vary depending on species composition, local abundances, and morphological adaptations among the interacting species (Maruyama *et al.*, 2014). Different factors can affect interaction networks (Poisot *et al.*, 2015) such as species morphology, physiology, and/or behavior that favor some interactions and limit others (Vázquez *et al.* 2009; Dormann *et al.*, 2017). In addition, network structure can also be related to local abundances and species dispersal in the landscape, and in this case, interaction networks are affected by the probability of encounters between pairs of species-(Vázquez *et al.* 2009, Dormann *et al.*, 2017).

In this study, we used the hummingbird-plant interaction networks in the coffee agricultural landscape of the Colombian Andes as a model to evaluate the effects of landscape-scale environmental changes on their diversity and structure. In this landscape, at least 24 species of hummingbirds have been recorded (Carranza *et al.*, 2018), representing a wide variation in their functional traits for interactions with flowers, which translates into high functional diversity

(Graham *et al.*, 2012). Hummingbird-plant networks are highly specialized, primarily due to morphological matching in interactions (Maglianesi *et al.*, 2014; Maglianesi *et al.*, 2015). Network specialization has been considered a measure of the degree of niche partitioning among species participating in the network (Blüthgen *et al.*, 2006), and functional traits of interacting species can play an important role in this phenomenon (Maruyama *et al.*, 2018). However, after environmental changes, local assemblages of hummingbirds and plants undergo changes in their taxonomic and functional diversity and the structure of their interactions (Tinoco *et al.*, 2018). Some studies have explored the effects of environmental gradients on the structure of hummingbird-plant interactions (Graham *et al.*, 2012; Tinoco *et al.*, 2018; Morrison & Mendenhall, 2020). These found that network structure is determined by changes in the composition and distribution of functional traits of local species assemblages that can affect the frequency and distribution of interactions (Sonne *et al.* 2020; Maglianesi *et al.*, 2014, Maglianesi *et al.*, 2015; Maruyama *et al.*, 2018). These changes directly affect the occurrence probabilities of some interactions that are determined by morphological matching between species; and the effect of hummingbird morphology on interaction specialization can vary due to changes in resource availability (Tinoco *et al.*, 2017). Finally, changes in hummingbird abundances and variations in floral resource availability in different habitat types also have a high influence on the networks structure (Sonne *et al.* 2020; Tinoco *et al.*, 2017; Maglianesi *et al.*, 2014; Graham *et al.*, 2012). In general, ecological networks in coffee agroecosystems are less diverse and less specialized than in natural habitats (Morrison & Mendenhall, 2020; Lopez-Flores *et al.*, 2023)

Mutualistic interactions are usually analyzed as bipartite networks in which one group of organisms (plants or animals) interacts with the other, but there are no interactions within each group. These networks are measurable using parameters that describe both the community

structure and the role of species within ecological networks (Blüthgen *et al.*, 2008; Delmas *et al.*, 2019). The most commonly used metrics at the community level refer to the distribution of interactions within the network, such as specialization and modularity (Pellissier *et al.*, 2017). In particular, if we consider that the interaction network is an expression of the ecological niche of species, both complementary specialization (H_2') and species specialization within the networks (d'') can provide an insight into resource utilization and the degree of niche differentiation among species participating in the network (Blüthgen *et al.*, 2006; Blüthgen *et al.*, 2008).

In hummingbird-plant networks, specialization is commonly the result of morphological matching between interacting species (e.g., bill shape and corolla shape) (Abrahamczyk & Kessler, 2014, Dalsgaard *et al.* 2021). The relative abundance and species richness of hummingbirds with specialized morphologies can be affected by changes in landscape structure and the availability of natural habitats (Hadley *et al.*, 2017). In this sense, there is a relationship between functional diversity and the structure of ecological networks (Gravel *et al.*, 2016; Maruyama *et al.*, 2018). Although functional diversity has been widely used and shown to be sensitive to environmental change (Hatfield *et al.*, 2018), the relationship between functional diversity and ecological networks depends on the type of traits used. Therefore, trait selection could be based on a detailed understanding of the morphology and functional role of each species within the assemblage (Gravel *et al.*, 2016). For hummingbirds, usually body mass, bill length and bill curvature has been used to describe the functional diversity of the assemblages; these traits are directly related with the foraging strategies of these birds and morphological matching of her interactions with flowers (Graham *et al.*, 2012; Maglianesi *et al.*, 2014; Tinoco *et al.*, 2017)

Based on these ideas, we hypothesized that in the studied region, that landscape and habitats transformation reduces the functional diversity and specialization of hummingbird-plant networks. To assess these phenomena, we described the interaction networks between hummingbirds and plants in two habitat types (forests and coffee agroecosystems) distributed along a landscape transformation gradient to answer the following questions: (1) does the structure of hummingbird-plant networks remain consistent across the landscape transformation gradient? (2) are there differences in the response of ecological networks to landscape transformation depending on the habitat type? and (3) what is the role of hummingbird functional diversity in shaping interaction network structure?

2. METHODS

2.1. Study region

This research was conducted in the region known as the "Coffee Cultural Landscape" in the Central Andes of Colombia (04°55' N and 75°37' W; 1600 – 2000 meters above sea level). This region was originally covered by sub-Andean forests several decades ago (*sensu* Cuatrecasas, 1958) and presumably it had high biological and environmental diversity. Currently, it is a vast agricultural area resulting from the tradition of coffee cultivation since the first half of the 20th century. Over time, as deforestation has progressed, natural forests have been replaced by coffee agroecosystems, pastures, and other crops, with a clear historical trend towards increasingly intensive management and greater reliance on external inputs (Guhl, 2008). Although coffee has been the main driver of landscape transformation, other important crops have gained increasing importance in the landscape, such as livestock pasture, forest plantations, and small-scale cold-

climate fruit orchards. All of this has resulted in a matrix composed of a highly heterogeneous mosaic of agroecosystems and forest remnants that maintain a significant representation of the regional biota (Carranza *et al.*, 2018). The annual average temperature ranges between 16 and 24°C, relative humidity remains above 75% throughout the year, and the annual average precipitation exceeds 3000 mm. Currently, the region has areas with varying degrees of transformation: some landscapes with medium to large forest fragments (approximately 400 hectares) and others with a higher degree of anthropogenic activities and very few forests.

2.2. Sampling design

Two types of habitats were contrasted, natural forest fragments of at least 30 years of age and coffee agroecosystems with scattered trees at low densities (approximately 20-25 trees/ha). Five forest fragments and five coffee agroecosystem landscapes were selected. Within each one, a "locality" was defined as a circular plot with a 50-meter diameter ($\sim 7850\text{m}^2$). In each locality (either forest or coffee agroecosystem), hummingbird diversity and abundances, and interactions between hummingbirds and plants were recorded from November 2021 to October 2022. A landscape unit (LU) was defined around each locality, delimited by a circular portion of the landscape with a 1000-meter radius (~ 314 hectares). For both the forest and coffee agroecosystems, landscape units were defined by a transformation gradient estimated based on the proportion of native forest, based on a review of recent satellite images of the study region available through the Bing® platform and analyzed using QGIS 3.1® software (QGIS Development Team, 2022) (Figure 1). For each landscape unit, three landscape indices were calculated: (1) the percentage of native forest coverage (*Forest*) as an indicator of the amount of available natural habitat; (2) the Simpson diversity index (*D*) as a measure of the relative richness of vegetation

cover types in the landscape, and (3) the Shannon index (H), used to represent heterogeneity in landscape composition. These indices have been considered important predictors of species richness and functional diversity at the landscape scale (Schindler *et al.*, 2013; Lee & Martin, 2017, Farina, 2006). To calculate these variables, coverage types for each landscape unit were digitized on satellite images and classified into seven categories (Supplementary Material, Table S1). For each of these landscape units, the proportion of area occupied by each cover type was measured and used as proportional abundance (p_i) in the calculation of landscape indices. These indices were calculated using the *diversity* function from the "Vegan" package (Oksanen *et al.*, 2022) in the R programming language (R Core Team, 2023).

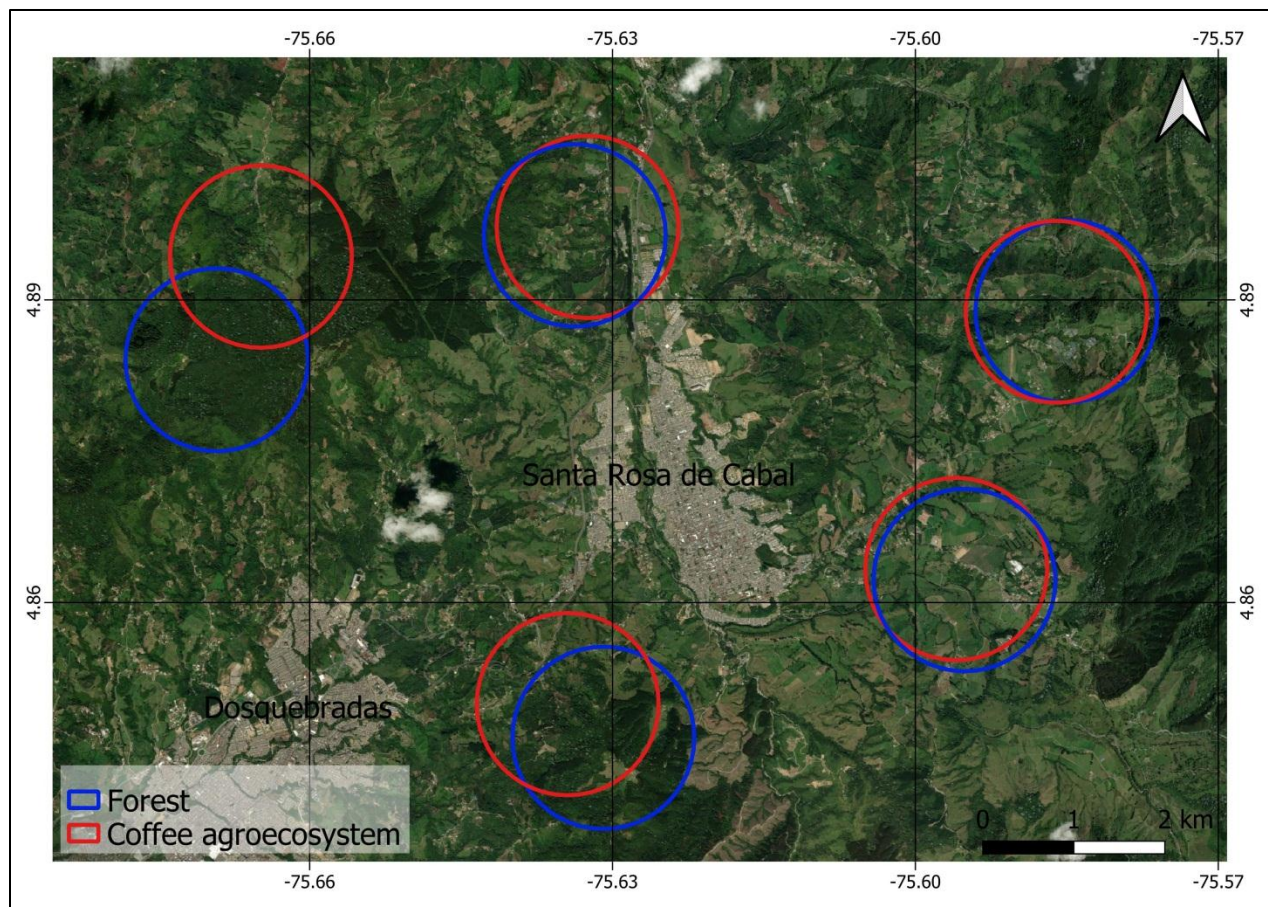


Figure 1. Location of the landscape transformation gradients analyzed in this study in the coffee region of Cordillera Central of Colombia, near the municipalities of Dosquebradas and Santa Rosa de Cabal. The circles indicate landscape units (LUs) with a 1.0 km diameter (blue for LUs around forest and red for LUs around

coffee agroecosystems). The center of each circle corresponds to the sampling site, either in the forest or coffee agroecosystem, in each of the five landscapes. The image obtained from the Bing® platform for the year 2021 and visualized in QGIS 3.1® software (QGIS Development Team, 2022) shows the differences in natural forest coverage, which is depicted in a darker shade of green.

2.3. Description of hummingbird functional diversity

The assessment of functional diversity aims to describe how functional traits of an assemblage are distributed, weighted by the abundance of each species (Petchey & Gaston, 2006). Various indices assess functional diversity, describing the distribution of species within the functional space represented by selected morphological traits (Mouchet *et al.*, 2010). The estimation of hummingbird functional diversity in each sampling unit was based on three traits that are related to flower interactions (Hadley *et al.*, 2017; Maglianesi *et al.*, 2014): (1) body mass (W), (2) bill length (BL), measured from the base to the tip; and (3) bill curvature (BA), measured with respect to the straight line connecting the base with the tip of the bill. These traits were obtained from collection data and direct measurements of specimens deposited in the ornithological collection of the Universidad del Valle, supplemented with the available literature (Zanata *et al.*, 2018). This information was recorded in a species-by-traits matrix, with values standardized to zero mean and variance of 1, and a species-by-site abundance matrix (Supplementary Material, Table S2). In addition, total hummingbird abundances in each locality were estimated through 15-minute point counts, a duration meant to avoid recounting individuals. Counts were repeated up to 20 times in each locality and distributed throughout the interaction sampling field trips. Abundance data were supplemented with interaction records from video, counting only one individual per recorded species. Based on these matrices, three functional diversity indices (Petchey & Gaston, 2006) were

calculated: functional richness, functional evenness, and functional dispersion, which represent three different aspects of the distribution of functional traits (Mouchet *et al.*, 2010). The first index (*Fric*) indicates the size of the functional space; the second index (*Feve*), describes the distribution of species within the functional space; and the third one, functional dispersion (*Fdis*), describes how far species are from the centroid of the functional space (Mouchet *et al.*, 2010). The indices were obtained using the *dbFD* function of the *FD* package (Laliberté & Legendre, 2010) for the R programming language (R Core Team, 2023).

2.4. Data collection of hummingbird-plant Interaction networks

Hummingbird-plant interactions were recorded by a combination of methods: video recordings and direct observations. Hummingbird visits to flowers were recorded using multiple cameras in time-lapse mode (taking one image every half second), placed between 0.5m and 1.5m from the identified flower patches in the plot. Every two months, up to 10 cameras were installed during each sampling day, depending on the availability of accessible flowers. Video recordings were extended to at least eight hours for each plant species in each plot. Cameras were focused on flowers that represented a wide variety of morphologies to maximize the recording of floral resources accessible to hummingbirds. When it was not possible to record flower visits, direct observations were made with binoculars, in this case, observers were located at least 10 meters from the flowers to avoid interference with floral visits.

Flower visits were compiled into weighted interaction matrices with hummingbird species in the columns and plant species in the rows. The total number of flowers visited during the cumulative sampling time for each plant species was used as an estimator of the strength of the interaction

between each pair of species. Based on these matrices, parameters were evaluated at both the community and species levels (Blüthgen *et al.*, 2008). At the community level, we calculated complementary specialization (H_2') and modularity (Q) of the networks. Complementary specialization (H_2') indicates the degree of niche differentiation among the species participating in the network. H_2' varies between 0 (networks composed of generalists) and 1 (networks composed of specialist species) (Blüthgen *et al.*, 2006). In the other side, quantitative modularity (Q) parameter indicates the existence of densely connected, non-overlapping subsets of species (i.e. modules), which are composed of species having many interactions among themselves but with very few interactions between species from other modules (Castaño *et al.*, 2018). In this case, values for each network (Q) were calculated using the DIRTLPawb+ algorithm (Beckett, 2016) that ranges from 0 (non-modular) to 100 (completely modular). To test the significance of the calculated metrics, Type I null models (Delmas *et al.*, 2019) were used, comparing the observed metrics with those obtained in 1000 random interaction networks generated using the Patefield method (1981) to create null models (Dormann *et al.*, 2008). Similarly, the weighed specialization of hummingbirds ($\langle d' \rangle$) was estimated, which is considered a estimation of partner diversity of each hummingbird species. These analyses were conducted using the "*Bipartite*" package (Dormann *et al.*, 2009) in the R programming language (R Core Team, 2023).

2.5. Comparisons of networks between habitats

For habitat comparisons, 10 bipartite networks were constructed for each habitat type (forest and coffee agroecosystem, two season each). For each network, we calculated the *complementary specialization* (H_2'), the weighed species specialization ($\langle d \rangle$) and *modularity* (Q), following the methods described previously. Generalized linear mixed models (GLMMs) were estimated to

evaluate the effect of habitat (forest and coffee agroecosystem) on the modularity, complementary specialization and species specialization, considering the effect of "Site" as a random variable. The estimation of these models used the Gamma distribution with a logarithmic link function to estimate the mean of the response variable. These analyses were conducted using the *glmer* function from the "lme4" package (Bates et al., 2015).

2.6. Relationships between landscape attributes, functional diversity, and interaction networks.

To evaluate the relationship between landscape attributes, functional diversity, and network specialization, 10 bipartite networks were constructed for forest fragments (two seasons at each site). Before this analysis, the normality and homoscedasticity of each variable of landscape, networks, and hummingbirds functional diversity, were evaluated using Shapiro-Wilk and Levene tests, respectively. In all analyses, variables were square root-transformed, as they showed a better fit to normality. Multiple linear regressions of hummingbird functional diversity and specialization were conducted using landscape variables as predictors. In addition, simple regressions were also performed using functional diversity indices as predictors of network specialization. Finally, multiple predictor linear models were fitted using (1) complementary specialization (H_2') as the response variable with landscape attributes (*Forest*, *H*, and *D*) and functional diversity indexes as predictors and (2) functional diversity indices (Fve and Fric) as the response variable with landscape attributes. Model selection was based on AICc, and models were evaluated using the *dredge* function from the *MuMIn* package (Barton, 2014).

Finally, to assess the relationships between landscape attributes, functional diversity, and ecological network specialization, structural equation models (SEMs) were used. SEMs allow the establishment of hypothetical causal relationships between empirical variables and offer the

possibility of assessing data fit to theoretical models (Kline, 2016; Grace *et al.*, 2010) to discover key relationships and reveal mechanisms controlling natural system functioning (Garrido *et al.*, 2022). SEMs are considered more as a framework than a specific statistical technique; however, they are expressed as arrangements of regressions and estimate the co-variation between variables included in the analysis (Grace & Irvine, 2020). SEMs are often represented as graphs of causal relationships specifying, based on theoretical predictions, the effect of some variables on others (causality or co-variation). An important aspect of SEMs is the possibility of representing latent variables, which are theoretical variables that cannot be directly measured but are indicated by other measurable variables (Grace *et al.*, 2010). One commonly used hypothesis in SEMs is mediation, where the causal relationship between one variable and another is mediated by a third variable (Grace & Irvine, 2020; Grace *et al.*, 2010). In this case, covariances between variables must also be estimated to compare in which cases the relationship is more significant. In this research, whether hummingbird functional diversity plays any mediating role in the effect of landscape transformations on the specialization of ecological networks was tested (Maruyama *et al.*, 2018).

We constructed six *a-priori* SEMs, specified by the following hypothetical causal relationships: (1) landscape structure affects hummingbird functional diversity and ecological networks due to changes in natural habitat availability and trait filtering effects occurring in transformed habitats; (2) the proportion of forest also affects the specialization of ecological networks, as the reduction of natural habitats is related to the richness and abundance of floral resources for hummingbirds, making interactions more generalized; (3) functional diversity may or may not act as a mediator in the relationship between landscape characteristics and network specialization (Bartomeus *et al.*, 2016; Tylianakis & Morris, 2017); and (4) there is co-variation between the proportion of forest

and landscape structure. Variable selection is based on a confirmatory factor analysis (CFA) (Kline, 2016) that allows contrasting the effect of indicator variables on latent variables. These represent each of the elements present in the hypothetical relationships used in SEMs: landscape structure, hummingbird functional diversity, and specialization of interaction networks. The variables with the highest correlation with latent variables in the CFA were network specialization (H_2'), functional richness (*Fric*), functional dominance (*Feve*), landscape heterogeneity (*H*), landscape diversity (*D*), and forest proportion in the landscape (*Forest*). Two latent variables were used to construct the structural model, one to describe landscape attributes ("*Landscape*") indicated by variables *H* and *D* and one variable to describe hummingbird functional diversity ("*Humm_FD*") indicated by variables *Feve* and *Fric*. The SEMs were fitted using the Lavaan package (Rosseel, 2012), using maximum likelihood (ML) estimation. The goodness of fit of each model was measured based on RMSEA (Root Mean Square Error of Approximation), indicating a good fit with values below 0.07. CFI (Comparative Fit Index), which relates the model's X^2 to the X^2 of an independent model assumes zero correlation between variables, was also estimated. This index ranges from 0.0 when the fit is poor to 1.0 when a good fit is achieved. Finally, the p-value of the X^2 test was used, where a value greater than 0.05 indicated that the model's predictions do not differ from the empirical data distribution, also indicating a good fit (Kline, 2005). Table S5 presents the evaluated models that showed a better fit.

3. RESULTS

3.1. Hummingbird-plant networks in coffee agricultural landscapes

The networks in the studied landscape is represented by a total of 4029 interactions between 20 hummingbird species and 51 plant species. We found that plant-hummingbird networks were more specialized in forests ($H_2' = 0.77 \pm 0.13$), while in coffee agroecosystems ($H_2' = 0.66 \pm 0.12$), there was a lower degree of specialization ($p < 0.01$) (Figure 2a). Furthermore, the networks in forests were found to be more modular ($Q = 0.48 \pm 0.08$) compared to coffee agroecosystem ($Q = 0.35 \pm 0.07$) ($p = 0.00$) (Figure 2b). This same pattern was observed in the weighted average specialization at the species level in each network ($\langle d \rangle$) where there were significant differences ($p = 0.08$) between forest (0.64 ± 0.05) and coffee agroecosystems networks (0.52 ± 0.08). All the network metrics calculated in this study differed from those obtained in null models, so it was assumed that these values had a significant influence on factors other than randomness.

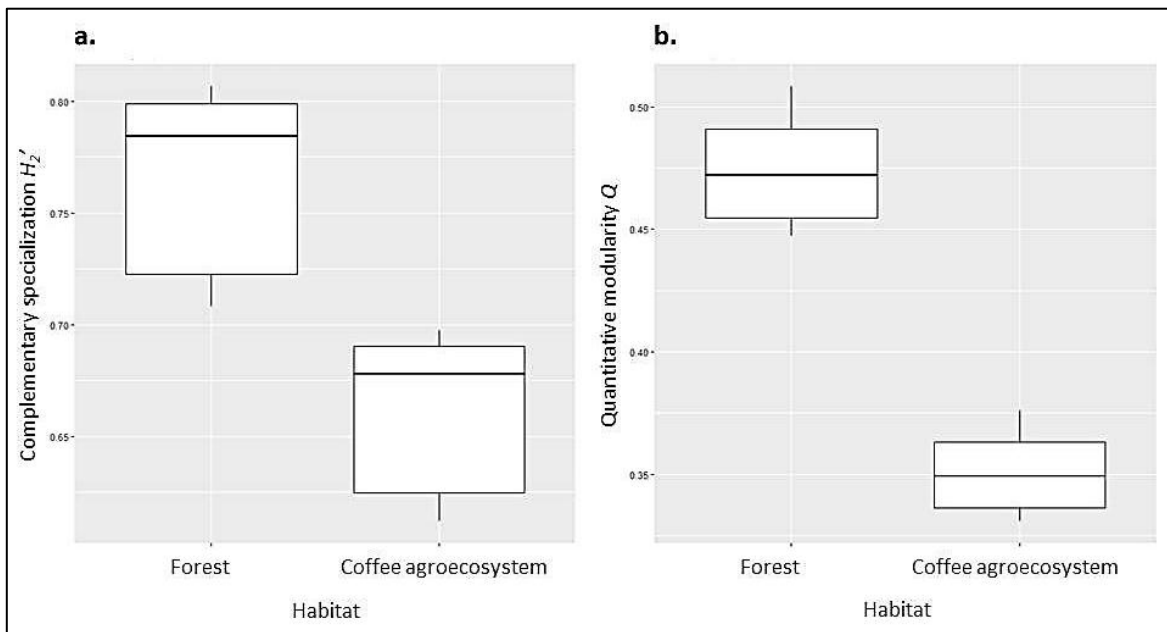


Figure 2. Differences in: a) complementary specialization of networks (H_2') and b) quantitative modularity (Q) of ecological networks in forests and coffee agroecosystems y the agricultural landscape. The "y" axis of each figure shows the values estimated by the GLMMs.

The complementary specialization of plant-hummingbird networks occurring in forests was positively related to the amount of forest in the landscape ($R^2_{\text{adj}}=0.49$; $p<0.01$), while the relationship with diversity (D) ($R^2_{\text{adj}}=0.26$; $p<0.07$) and landscape heterogeneity (H) ($R^2_{\text{adj}}=0.24$; $p<0.08$) was weaker. In this work, we did not find a significant relationship between flower abundance and the complementary specialization (H_2') of networks, either the forests ($R^2_{\text{adj}}=0.30$; $p<0.06$) or coffee agroecosystems ($R^2_{\text{adj}}=0.13$; $p<0.16$). Regarding functional diversity, we found that landscape diversity (D) had a relationship with functional dominance (*Feve*) ($R^2_{\text{adj}}=0.42$; $p<0.02$) and functional richness (*Fric*) ($R^2_{\text{adj}}=0.44$; $p<0.02$) (Figure S1.B). Likewise, landscape heterogeneity (H) showed a significant relationship with functional dominance (*Feve*) ($R^2_{\text{adj}}=0.41$; $p<0.02$) and functional richness (*Fric*) ($R^2_{\text{adj}}=0.43$; $p<0.02$). In addition, these two functional diversity indices are not significantly correlated ($P=0.5$, $p=0.14$), so we consider both for further analysis. On the other hand, there was a significant inverse relationship between network specialization (H_2') and functional evenness (*Feve*) ($R^2_{\text{adj}}=0.34$; $p<0.04$), and no significant relationships were found with any of the other functional diversity variables. In forests, we found an influence of landscape structure on ecological networks and hummingbird functional diversity, but these patterns were not consistent with the specialization of networks configured in coffee agroecosystems, and we found no significant relationship between these networks, landscape structure, and functional diversity. For this reason, in the multiple predictor regression analysis, only forest networks were used. In this case, the best-fitting models were mostly described by a single variable, with the proportion of forest in the landscape being the best predictor of network specialization (Supplementary Material, Table S3). However, the best-fitting models included landscape diversity and heterogeneity, as well as functional richness and diversity as possible predictors of specialization, resulting in an average model using the *model.avg* function in "MuMIn" (Barton, 2014), with models having delta < 5 compared to the most fitted model. Table 1

shows the values of the averaged coefficients, standard error, and associated p-value for each predictor variable.

Table 1. Selected variables based on multiple predictor linear regressions adjusted for complementary specialization (H_2'), functional dominance (*Feve*) and functional richness (*Fric*). The averaged model was obtained based on models with the best fit (delta < 5 compared to the most fitted model) (Supplementary Material, Table S3). Standardized coefficients, standard error, and p-values of the selected variables are shown: *Forest* = proportion of forest in the landscape, *D* = diversity of the land cover mosaic in the landscape, *H* = landscape heterogeneity.

	Complementary specialization (H_2')			Functional richness (<i>Fric</i>)			Functional evenness (<i>Feve</i>)		
	Coefficient	Std error	p-value	Coefficient	Std error	p-value	Coefficient	Std error	p-value
Intercep	0.92	0.19	0.00	-0.21	11.26	0.86	0.42	0.16	0.01
<i>Forest</i>	0.18	0.07	0.03	-	-	-	-0.19	0.12	0.17
<i>D</i>	-0.24	0.12	0.10	32.71	11.46	0.02	0.42	0.15	0.01
<i>H</i>	-0.19	0.10	0.09	26.33	0.95	0.02	0.34	0.12	0.02
<i>Feve</i>	-0.40	0.21	0.10	-	-	-	-	-	-

3.2. Relationships between landscape attributes, functional diversity, and network structure

Overall, the SEMs with the best fit revealed significant relationships between landscape structure, the functional diversity of hummingbirds, and the specialization of interaction networks ((Supplementary Material, Table S5). Among the different specified models, three models provided the best fit to the data, according to RMSEA, CFI, and the p-value of the X_2 test. In these three models, we tested the mediating role of functional diversity; and in both cases, the models showed significant covariance coefficients between landscape structure and functional diversity

and between the proportion of forest in the landscape and the specialization of interaction networks (Figure 3a). However, in cases where the mediating effect of functional diversity was estimated, considering a direct causal effect on network specialization, the R^2_{adj} of H_2' was slightly higher than under the covariance hypothesis (Figure 3b), indicating the possible existence of an indirect relationship between landscape configuration and networks specialization.

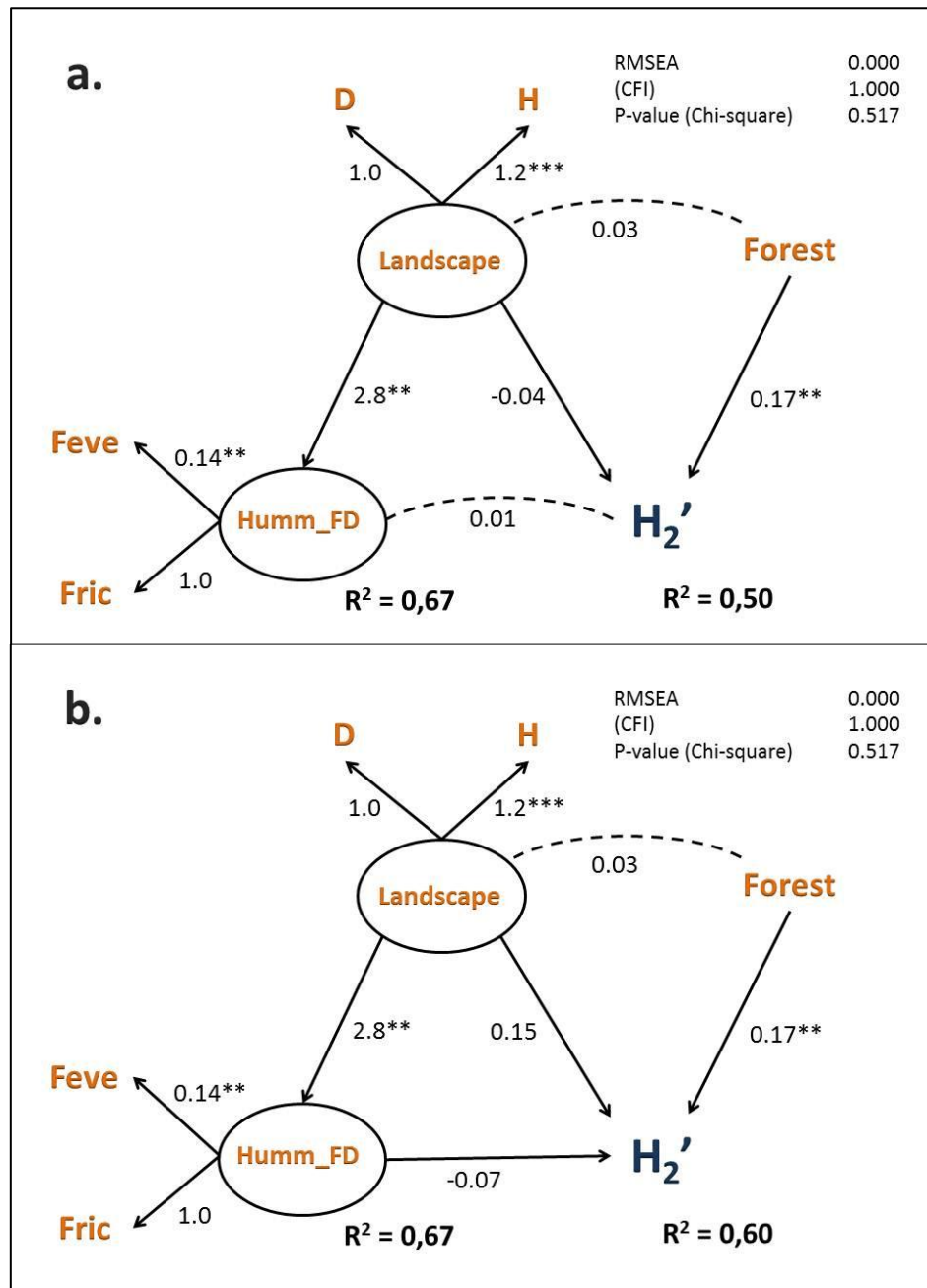


Figure 3. Structural equation models constructed to assess the relationship between different landscape configurations, functional diversity of hummingbirds, and ecological network specialization. Continuous arrows indicate a hypothetical causal relationship between two variables, and dashed lines indicate co-variation relationships. Indicator variables (*Feve*, *Fric*, *H*, *D*, and *Forest*, square root-transformed—see Table 1) are presented in orange color, and latent variables in circles; the response variable complementary specialization (H_2') is indicated in blue. Co-variation coefficients are indicated on each arrow, and significant relationships are marked with asterisks (*). The models represent two hypothetical scenarios (sensu Grace et al., 2010; Maruyama et al., 2018): Model (a) represents a causal effect of landscape configuration on hummingbird functional diversity and network specialization with co-variation between functional diversity and networks. Model (b) represents the mediation of functional diversity as the cause of changes in networks and co-variation between landscape configuration and ecological networks. In each case, R^2 values are presented for hummingbird functional diversity (*Humm_FD*) and complementary network specialization (H_2').

4. DISCUSSION

Changes in the diversity and hummingbird-plant ecological networks in the heterogeneous coffee landscape were primarily associated with the proportion of forests (natural habitats).

Furthermore, the diversity and heterogeneity of vegetation cover mosaics in landscapes affected the functional diversity of hummingbirds. Although no significant relationship was found between the functional diversity of hummingbirds and network specialization, the mediating role of functional diversity suggested an indirect effect of landscape configuration on the structure of ecological interactions, as reflected in the coefficient of determination of network specialization in the best-fitting SEMs (Figure 2b). However, the impact of landscape changes on biodiversity might require time, so although current data show no clear relationship between forest loss in the

landscape and functional diversity, these changes could be manifested in the long term (Renjifo, 1999; Kattan, 1992).

Several studies have demonstrated how functional diversity can be affected by changes in landscape composition and configuration (Hatfield *et al.*, 2018; Gamez-Virues *et al.*, 2015). In agricultural landscapes, natural habitats are typically replaced by crops where environmental conditions change; and species struggle to establish themselves, a process described as habitat filtering (Mayfield *et al.*, 2010). However, some functional traits (e.g., morphological traits) may be advantageous in new conditions. An example of this is seen with the hummingbirds *Chlorostilbon melanorynchus* and *Amazilia tzacalt*; which are small, short-billed hummingbirds and are more abundant in coffee agroecosystems (Table S6). Their morphological and functional characteristics allow them to adapt quickly to changing environments. In this regard, Tinoco *et al.* (2018) demonstrates that the functional diversity of hummingbirds is more affected than species richness after landscape transformation in the Ecuadorian Andes. Functional diversity metrics can be considered a measure of variation in functional traits within a community (Petchey & Gaston, 2006). Therefore, in this study, changes in functional richness and functional evenness in relation to landscape diversity and heterogeneity (see table 1), are not necessarily related to species loss but rather to changes in the composition of traits that create a new functional space (Hatfield *et al.*, 2018; Petchey & Gaston, 2006). In fact, in our study no significant changes were found in functional dispersion and species richness of hummingbirds among landscape units. There is little consensus on the responses of different functional diversity metrics to landscape changes, but in general, it is agreed that landscapes with a higher proportion of natural habitats and less fragmentation exhibit greater functional diversity (Hatfield *et al.*, 2018). However, it could be the case that highly heterogeneous landscapes, as in the present study, can maintain a more diverse

trait community by providing a greater diversity of habitat types (Hatfield *et al.*, 2018; Mayfield *et al.*, 2010).

Regarding ecological networks, Tylianakis & Morris (2017) suggest that changes in networks associated with the landscape transformation gradient and the functional diversity of hummingbirds could be related to (1) changes in species composition, (2) alterations in the probability or frequency of interactions, and (3) changes in the role of evolutionary factors that directly affect interaction efficiency, such as the adjustment of morphological traits. In the first case, the loss of natural forests in the landscape has led to the local extinction of many species; and, in general, Andean tropical agricultural landscapes maintain a impoverished species pool, in which habitat specialist species have disappeared (Kattan, 1992; Kattan, 2006; Renjifo, 1999, Carranza *et al.*, 2018). Secondly, environmental changes imply variations in resource composition and abundance that can also affect the likelihood of occurrences and how interactions are distributed among species reflected in network specialization (Hagen *et al.*, 2012; Dalsgaard *et al.*, 2011). Finally, in agricultural landscapes, floral resources utilized by hummingbirds are typically variable in space and time. Thus, floral visits are not necessarily driven by trait matching but rather by the abundance or quality of the resources they offer (Partida *et al.*, 2012). This latter case could be an important factor in the specialization of ecological networks that occurs in more transformed habitats where floral resources are mainly short-lived herbaceous plants that bloom massively at the end of each cycle. Furthermore, in many cases, exotic floral species are present, altering ecological networks, and interactions are not determined by the matching of morphological traits but represent a significant fraction of the floral offerings in coffee agroecosystems (unpublished data).

It has been generally proposed that interaction specialization is associated with morphological traits as a result of evolutionary processes (Blüthgen *et al.*, 2006), and that changes in the distribution of traits within a community can affect the probability of interactions between species pairs (Schleuning *et al.*, 2015). At a macroecological scale, Maruyama *et al.* (2018) demonstrate how functional dispersion can act as a mediator of environmental changes on hummingbird specialization in interaction networks. This process is reported for natural forests in Costa Rica, where the morphological traits of hummingbirds determine their specialization and resource use in ecological networks (Maglianesi *et al.*, 2014). For these reasons, the morphological matching of interactions is considered the main driver of interaction specialization in hummingbird-plant networks, especially in the tropics (Abrahamczyk & Kessler, 2014; Maglianesi *et al.*, 2014, Maglianesi *et al.*, 2015; Maruyama *et al.*, 2018, Sonne *et al.* 2020). However, in this study, no significant relationship was detected between functional diversity indices and the structure of ecological networks (Figure 2). These results are similar to those reported by Bueno *et al.* (2021), who find no relationship between hummingbird traits and their role within ecological networks, suggesting that factors other than morphological matching might also be affecting network specialization.

In particular, plant richness in tropical regions can affect specialization when many plants are visited by hummingbirds even without specialized morphologies for ornithophilous interactions, showing that abundance is clearly the most important factor. (Dalsgaard *et al.* 2009; Bueno *et al.*, 2021; Maruyama *et al.* 2013, Rodrigues & Rodrigues, 2015). Likewise, the floral offering in Andean tropical agricultural landscapes often includes exotic species with abundant nectar, continually visited by several hummingbird species (e.g., *Musa velutina*). For reasons like these, functional diversity is not always related to resource partitioning among hummingbirds (Bueno *et al.*, 2021).

In this sense, we suggest that the possible mediating role of functional diversity on network structure could be influenced by factors associated with landscape attributes, however aspects such as changes in resource availability and plant community composition might reduce the importance of functional traits for certain interactions in which morphological matching is not limiting (Tinoco *et al.*, 2017; Bueno *et al.*, 2021). The models developed in this study (Figure 2) provide evidence for our interpretation. In particular, model b, that represents the mediation of functional diversity as a cause of network change and a co-variation between landscape configuration and ecological networks could be underlined. From this perspective, the influence of niche processes on network structure might be less pronounced in transformed habitats, where many interactions might be occurring as a result of encounter probabilities between hummingbirds and flowers (neutral processes) (Bartomeus *et al.*, 2016).

Tropical Andean landscapes harbor a significant portion of global biodiversity (Myers *et al.*, 2000), and these landscapes, in particular, contain the highest diversity of hummingbirds in the world (Leimberger *et al.*, 2022). However, the development of agricultural landscapes has had undocumented consequences on the processes supporting this biodiversity, such as mutualistic interactions between plants and animals. The importance of hummingbirds as mobile links across tropical landscapes is incalculable since, as vertebrate pollinators (Martínez-Meneses & Torres-González 2020), they provide ecosystem support services (provision and existence of other services) that are crucial for nature and society (Wright & Muller-Landau, 2006). The introduction of coffee crops with varying degrees of intensification drives changes in the richness of insect, bird, and plant species (Philpott *et al.* 2008) and in some ecological processes, like species interactions, that support ecosystem services like pollination (Machado *et al.*, 2021). The network perspective used in this study contributes not only to understanding biodiversity responses to environmental

changes but also to the interdependencies of scales in the processes that determine the structure of ecological interactions. Within forests, network specialization was related to the amount of natural habitat in the landscape, and networks were less influenced by landscape attributes in coffee agroecosystems, indicating that habitat-scale changes might have a greater effect on the structure of these networks. In this regard, it is necessary to assess which ecological mechanisms are driving network changes in more transformed habitats. Finally, this situation suggests significant challenges for the design of conservation strategies, which should focus not only on the restoration of natural habitats and the design of biodiversity-friendly agroecosystems (Chazdon *et al.*, 2009; Harvey *et al.*, 2008) but also on the restoration of natural forest and their connectivity across the agricultural landscape.

5. CITED LITERATURE

Abrahamczyk, S., & Kessler, M. (2014). Morphological and behavioural adaptations to feed on nectar: How feeding ecology determines the diversity and composition of hummingbird assemblages. *Journal of Ornithology*, 156, 333–347.

Bartomeus, I., Gravel, D., Tylianakis, J. M., Aizen, M. A., Dickie, I. A., & Bernard-Verdier, M. (2016). A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Functional Ecology* 30: 1894-1903.

Barton, K. (2014). MuMIn: Multi-model Inference (R Package Version 1.10.5). <https://cran.r-project.org/package=MuumIn>

Bascompte J, Jordano P & Olesen JM. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312 (5772): 431–3.

Bascompte, J., & Jordano, P. (2014). *Mutualistic networks*. Monographs in Population Biology 53. Princeton University Press. 224 p. USA

Beckett, S.J. (2016). Improved community detection in weighted bipartite networks. *Royal Society open science*, 3(1), 140536.

Blüthgen N, Menzel F & Blüthgen N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology* 6: 9. <http://dx.doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>

Blüthgen, N., Freund, J., Vazquez, D.P. & Menzel, F. (2008). What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology*, 89, 3387–3399.

Bueno RO, Zanata TB, & Varassin IG. (2021). Niche partitioning between hummingbirds and well-matched flowers is independent of hummingbird traits. *Journal of Tropical Ecology*. <https://doi.org/10.1017/S026646742100033X>

Carranza-Quiceno, JA., Castaño, JH & Henao-Isaza, JR (2018). Avifauna de un paisaje rural heterogéneo en Risaralda, Cordillera Central de Colombia. *Biota Colombiana* 19: 92-104.

Chazdon, R., C. A. Harvey, O. Komar, D. M. Griffith, B. G. Ferguson, M. Martinez-Ramos, H. Morales, R. Nigh, L. Soto-Pinto, M. van Breugel & Stacy M. Philpott. 2009. Beyond reserves: A

research agenda for conserving biodiversity in human-modified tropical landscapes. *Biotropica* 41: 142–153.

Cuatrecasas, J (1958). Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, físicas y Naturales* 10 (40):221-268.

Dalsgaard B, Magard E, Fjeldsa J, Martín Gonzalez AM, Rahbek C, Olesen JM and Svenning JC. (2011). Specialization in plant-hummingbird networks is associated with species richness, contemporary precipitation and quaternary climate-change velocity. *PLoS ONE* 6, e25891.

Delmas, E., Besson, M., Brice, M.-H., Burkle, L.A., Dalla Riva, G.V., Fortin, M.-J., Gravel, D., Guimarães, P.R., Jr., Hembry, D.H., Newman, E.A., Olesen, J.M., Pires, M.M., Yeakel, J.D. & Poisot, T. (2019), Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, 94: 16-36.
<https://doi.org/10.1111/brev.12433>

Dalsgaard, B., Maruyama, P. K., Sonne, J., Hansen, K., Zanata, T. B., Abrahamczyk, S., ... & Martín Gonzalez, A. M. (2021). The influence of biogeographical and evolutionary histories on morphological trait-matching and resource specialization in mutualistic hummingbird–plant networks. *Functional Ecology*, 35(5), 1120-1133.

Dormann, C. F., Gruber, B. & Fruend, J. (2008). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*, 8(2), 8-11.

Dormann, C.F., Fruend, J., Bluethgen, N. & Gruber B. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2, 7-24.

Dormann, C. F., Frund, J. & Schaefer, H. M. (2017). Identifying causes of patterns in ecological networks: opportunities and limitations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48, 559–584.

Dunne, JA., R. J. Williams, & N. D. Martinez. (2002). Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 99 (20): 12917–22.

Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., Martin, J.-L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14, 101–112. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>

Fahrig, L. (2017). Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 48: 1–23.

Farina, A. (2006). *Principles and Methods in Landscape Ecology: Toward a Science of Landscape*. Springer. 435 p. Netherlands.

Gamez-Virués S, Perović D, Gossner M, Börschig C, Blüthgen N, Jong H, Simons N, Klein AM, Krauss J, Maier G, Scherber C, Steckel J, Rothenwöhrer C, Steffan-Dewenter I, Weiner C, Weisser W,

Werner M, Tschardt T & Westphal C. (2015). Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature Communications*. 6, 8568

Garrido, M., Hansen, S. K., Yaari, R., & Hawlena, H. (2022). A model selection approach to structural equation modelling: A critical evaluation and a road map for ecologists. *Methods in Ecology and Evolution*, 13: 42–53. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13742>

Gibbs, H.K., Ruesch, A.S., Achard, F., Clayton, M.K., Holmgren, P., Ramankutty, N.,Foley, J.A. (2010). Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 107, 16732–16737,<http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0910275107>.
Grace JB, Anderson TM, Olff H, Scheiner SM. (2010). On the specification of structural equation models for ecological systems. *Ecological Monographs*. 80(1): 67–87

Grace, J. B. & Irvine, K. M. (2020). Scientist’s guide to developing explanatory statistical models using causal analysis principles. *Ecology*, 101(4). doi:10.1002/ecy.2962

Graham, C. H., Parra, J. L., Tinoco, B. A., Stiles, F. G., & McGuire, J. A. (2012). Untangling the influence of ecological and evolutionary factors on trait variation across hummingbird assemblages. *Ecology*, 93, S99–S111. <https://doi.org/10.1890/11-0493.1>

Gravel D, Albouy C, Thuiller W. (2016) The meaning of functional trait composition of food webs for ecosystem functioning. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biology*, 371: 20150268. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0268>

Guimarães, P.R., V. Rico-Gray, S. F. dos Reis & J. N. Thompson. (2006). Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings in Biological Sciences*, 273 (1597): 2041–7.

Guhl, A. (2008). *Café y cambio de paisaje en Colombia, 1970-2005* Fondo Editorial Universidad EAFIT, Banco de la República. 336 p. Colombia

Hadley, A.S., Frey, S.J.K., Robinson, W.D. & Betts, M.G. (2017). Forest fragmentation and loss reduce richness, availability, and specialization in tropical hummingbird communities. *Biotropica*, 50: 74-83. <https://doi.org/10.1111/btp.12487>

Hagen, M., W. D. Kissling, C. Rasmussen, M. A. M. De Aguiar, L. E. Brown, D. W. Carstensen, I. Alves-Dos-Santos, Y. L. Dupont, F. K. Edwards, J. Genini, P. R. Guimarães Jr., G. B. Jenkins, P. Jordano, M. E. Kaiser-Bunbury, Christopher N. Ledger, K. P. Maia, F. M. D. Marquitti, Ó. McLaughlin, L. P. C. Morellato, E. J. O’Gorman, K. Trøjelsgaard, J. M. Tylianakis, M. M. Vida, G. Woodward & J. M. Olesen. (2012). Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world. *Advances of Ecological Research*, (46): 89-210.

Harvey, C., O. Komar, R. Chazdon, B. G. Ferguson, B. Finegan, D. M. Griffith, M. Martinez-Ramos, H. Morales, R. Nigh, L. Soto-Pinto, M. Van Breugel & M. Wishnie. (2008). Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the mesoamerican hotspot. *Conservation Biology*, 22: 8 –15.

Harvey, C.A., Pritts, A.A., Zwetsloot, M.J., Jansen, K., Pulleman, M.M., Armbrecht, I., Avelino, J., Barrera, J.F., Bunn, C., Hoyos, J., Isaza, C., Munos-Ucros, J., Pérez-Alemán, C.J., Rahn, E., Robiglio, V., Somarriba, E., Valencia, V. (2021). Transformation of coffee-growing landscapes across Latin America. *Annual reviews in Agronomy and Sustainable Development*, 41. <http://dx.doi.org/10.1007/s13593-021-00712-0>.

Hatfield, J.H., Harrison, M.L. & Banks-Leite, C. (2018). Functional Diversity Metrics: How They Are Affected by Landscape Change and How They Represent Ecosystem Functioning in the Tropics. *Current Landscape Ecology*, 3: 35–42. <https://doi.org/10.1007/s40823-018-0032->

Hilty, S. & Brown, W. (1986). *A Guide to the Birds of Colombia*. Princeton. USA.

Kleyer, M. *et al.* (2012). Assessing species and community functional responses to environmental gradients: which multivariate methods? *Journal of Vegetation Science*, 23: 805–821

Kline, R.B. (2016). *Principles and practice of structural equation modeling*. Fourth edition. Guilford Press, New York, New York, USA.

Kattan, G. (1992). Rarity and vulnerability: The birds of the Cordillera Central of Colombia. *Conservation Biology*, 6, 64-70.

Kattan, G., Franco, P., Saavedra-Rodríguez, C. A., Valderrama, C., Rojas, V., Osorio, D. & Martínez, J. (2006). Spatial components of bird diversity in the Andes of Colombia: Implications for designing a regional reserve system. *Conservation Biology*, 20, 1203-1211.

Laliberté, E. and P. Legendre (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299-305.

Lee MB & Martin JA. (2017). Avian Species and Functional Diversity in Agricultural Landscapes: Does Landscape Heterogeneity Matter? *PLOS ONE* 12(1): e0170540.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170540>

Leimberger K.G. Dalsgaard B. Tobias J.A. Wolf C & M.G. Betts. (2022). The evolution, ecology, and conservation of hummingbirds and their interactions with flowering plants. *Biological Reviews*, 97 pp. 923-959

Machado, A.C.P., Barônio, G.J., de Oliveira, F.F., Garcia, C.T. & Rech, A.R. (2021). Does a coffee plantation host potential pollinators when it is not flowering? Bee distribution in an agricultural landscape with high biological diversity in the Brazilian Campo Rupestre. *Journal Science, Food and Agriculture*, 101: 2345-2354. <https://doi.org/10.1002/jsfa.10857>

Maglianesi, M. A., Blüthgen, N., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2014). Morphological traits determine specialization and resource use in plant–hummingbird networks in the neotropics. *Ecology*, 95, 3325–3334.

Maglianesi, M.A., Böhning-Gaese, K. & Schleuning, M. (2015). Different foraging preferences of hummingbirds on artificial and natural flowers reveal mechanisms structuring plant–pollinator interactions. *Journal of Animal Ecology*, 84: 655-664. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12319>

Martínez-Meneses & Torres-González. (2020). Polinización efectiva de flores ornitófilas en un bosque de niebla de Colombia. *Ciencia en Desarrollo*, 11 (2): 53-63. DOI: 10.19053/01217488.v11.n2.2020.10466

Maruyama PK, Sonne J, Vizentin- Bugoni J, *et al.* (2018). Functional diversity mediates macroecological variation in plant–hummingbird interaction networks. *Global Ecology and Biogeography*. 27:1186–1199.

Maruyama PK, Vizentin-Bugoni J, Oliveira GM, Oliveira PE & Dalsgaard B. (2014) Morphological and spatio-temporal mismatches shape a Neotropical savanna plant hummingbird network. *Biotropica*, 46:740–747.

Maruyama, P. K., Oliveira, G. M., Ferreira, C., Dalsgaard, B., & Oliveira, P. E. (2013). Pollination syndromes ignored: importance of non-ornithophilous flowers to Neotropical savanna hummingbirds. *Naturwissenschaften*, 100: 1061-1068.

Mayfield, M.M., Bonser, S.P., Morgan, J.W., Aubin, I., McNamara, S. and Vesk, P.A. (2010), What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 423-431. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00532.x>

Morrison B & CD Mendenhall. (2020). Hummingbird–plant interactions are more specialized in forest compared to coffee plantations. *Diversity*, 12. doi:10.3390/d12040126

Moreira EF, Boscolo D & Viana BF (2015) Spatial Heterogeneity Regulates Plant-Pollinator Networks across Multiple Landscape Scales. *PLoS ONE*, 10(4): e0123628.
doi:10.1371/journal.pone.0123628

Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, Mouillot D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24:867–76.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.

Oksanen J, Simpson G, Blanchet F, Kindt R, Legendre P, Minchin P, O'Hara R, Solymos P, Stevens M, Szoecs E, Wagner H, Barbour M, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Carvalho G, Chirico M, De Caceres M, Durand S, Evangelista H, FitzJohn R, Friendly M, Furneaux B, Hannigan G, Hill M, Lahti L, McGlinn D, Ouellette M, Ribeiro Cunha E, Smith T, Stier A, Ter Braak C, Weedon J. (2022). *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-4, <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Partida Ruth; Enríquez Paula L; Rangel-Salazar José Luis; Lara Carlos; Martínez Miguel. (2012). Abundancia de colibríes y uso de flores en un bosque templado del sureste de México. *Journal of Tropical Biology*, 60 (4): 1621-1630.

Patefield WM. (1981). Algorithm AS 159: An efficient method of generating random $R \times C$ tables with given row and column totals. *Journal of the Royal Statistical Society*, 30: 91–97.

Pellissier L, C Albouy, J Bascompte, N Farwig, C Graham, M Loreau, MA Maglianesi, CJ Melián, C Pitteloud, T Roslin, R Rohr, S Saavedra, W Thuiller, G Woodward, NE Zimmermann & D Gravel. (2017). Comparing species interaction networks along environmental gradients. *Biological Reviews*, 000–000. doi: 10.1111/brv.12366

Petchey OL, Gaston KJ. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9:741–58.

Philpott, S.M., Arendt, W.J., Armbrrecht, I., Bichier, P., Diestch, T.V., Gordon, C., Greenberg, R., Perfecto, I., Reynoso-Santos, R., Soto-Pinto, L., Tejeda-Cruz, C., Williams-Linera, G., Valenzuela, J. & Zolotoff, J.M., (2008). Biodiversity loss in Latin American coffee landscapes: review of the evidence on ants, birds, and trees. *Conservation Biology*, 22: 1093 – 1105.

Ponisio LC, Valdovinos FS, Allhoff KT, Gaiarsa MP, Barner A, Guimarães PR Jr, Hembry DH, Morrison B. & Gillespie R. (2019). A Network Perspective for Community Assembly. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7:103. doi: 10.3389/fevo.2019.00103

Poisot, T., Stouffer, D.B. and Gravel, D. (2015). Beyond species: why ecological interaction networks vary through space and time. *Oikos*, 124: 243-251. <https://doi.org/10.1111/oik.01719>

QGIS Development Team. (2022). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>

R Core Team (2023). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>.

Renjifo, L. M. (1999). Composition changes in a subandean avifauna after long-term forest fragmentation. *Conservation Biology*, 13(5): 1124-1139.

Rodrigues, LC. & Rodrigues, MA. (2015). Floral resources and habitat affect the composition of hummingbirds at the local scale in tropical mountaintops. *Brazilian Journal of Biology*, 75(1): 39-48. <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.06913>

Rosseel Y. (2012). “lavaan: An R Package for Structural Equation Modeling”. *Journal of Statistical Software*, 48(2), 1–36. doi:10.18637/jss.v048.i02.

Schindler S, H von Wehrden, K Poirazidis, Th Wrbka, Vassiliki K. (2013). Multiscale performance of landscape metrics as indicators of species richness of plants, insects and vertebrates. *Ecological Indicators*, 31: 41-48. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.04.012>.

Schleuning, M., Fründ, J., & García, D. (2015). Predicting ecosystem functions from biodiversity and mutualistic networks: An extension of trait-based concepts to plant-animal interactions. *Ecography*, 38, 380–392. <https://doi.org/10.1111/ecog.00983>

Sonne, J., Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P. K., Araujo, A. C., Chávez-González, E., Coelho, A. G., ... & Dalsgaard, B. (2020). Ecological mechanisms explaining interactions within plant–hummingbird

networks: morphological matching increases towards lower latitudes. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1922), 20192873.

Tinoco BA, Santillán VE, Graham CH. (2018). Land use change has stronger effects on functional diversity than taxonomic diversity in tropical Andean hummingbirds. *Ecology and Evolution*, 00: 1 - 13. <https://doi.org/10.1002/ece3.3813>

Tinoco BA, Graham CH, Aguilar JM and Schleuning M. (2017). Effects of hummingbird morphology on specialization in pollination networks vary with resource availability. *Oikos*, 126: 52–60.

Tscharntke, T., Sekercioglu, C. H., Dietsch, T. V., Sodhi, N. S., Hoehn, P., & Tylianakis, J. M. (2008). Landscape constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agroecosystems. *Ecology*, 89: 944–951. <https://doi.org/10.1890/07-0455.1>

Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batáry, P., Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes—eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87: 661–685. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x>

Tylianakis J.M. & Morris R.J. (2017). Ecological networks across environmental gradients. *Annual Reviews in Ecology, Evolution and Systematics*, 48: 25–48

Vázquez, D. P., Blüthgen, N., Cagnolo, L., & Chacoff, N. P. (2009). Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. *Annals of botany*, 103(9): 1445-1457.

Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P.K. & Sazima, M. (2014). Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird–plant network. *Proceedings of the Royal Society B*, 281: 20132397.

Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P. K., Debastiani, V. J., Duarte, L. D. S., Dalsgaard, B., & Sazima, M. (2016). Influences of sampling effort on detected patterns and structuring processes of a Neotropical plant–hummingbird network. *Journal of Animal Ecology*, 85: 262–272.
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.12459>

Wright, S. J., & H. C. Muller-Landau. (2006). The future of tropical forest species. *Biotropica*, 38: 207–301.

Zanata TB, Dalsgaard B, Passos FC, Cotton PA, Roper JJ, Maruyama PK, Fischer E, Schleuning M, Martín González AM, Vizentin-Bugoni J, Franklin DC, Abrahamczyk S, Alárcon R, Araujo AC, Araújo FP, Azevedo-Junior SM, Baquero AC, Böhning-Gaese K, Carstensen DW, Chupil H, Coelho AG, Faria RR, Hořák D, Ingversen TT, Janeček S, Kohler G, Lara C, Las-Casas FMG, Lopes AV, Machado AO, Machado CG, Machado IC, Maglianesi MA, Malucelli TS, Mohd-Azlan J, Moura AC, Oliveira GM, Oliveira PE, Ornelas JF, Riegert J, Rodrigues LC, Rosero-Lasprilla L, Rui AM, Sazima M, Schmid B, Sedláček O, Timmermann A, Vollstädt MGR, Wang Z, Watts S, Rahbek C and Varassin IG. (2017). Global patterns of interaction specialization in bird–flower networks. *Journal of Biogeography*, 44: 1891–1910.

Zanata, T. B., Dalsgaard, B., Rahbek, C., & Varassin, I. G. (2018). Bill measurements of hummingbirds in the network database. Fileset. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.6151196.v2>

6. SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S1. Categories of vegetation cover used for describing landscape attributes. Values represent the proportion of area occupied in circular landscape units with a 1.0 km radius. These values were obtained through manual digitization from satellite images available on the Bing® platform using QGIS software.

Land cover category	El Chuzo – Forest	El Chuzo – Coffee	La Leona - Forest	La Leona - Coffee	La María – Forest	La María – Coffee	El Obito – Forest	El Obito – Coffee	El Venado - Forest	El Venado – Coffee
Coffee agroecosystem	0.04	0.11	0.02	0.02	0.43	0.41	0.39	0.40	0.11	0.27
Livestock agroecosystem	0.02	0.22	0.78	0.77	0.14	0.13	0.18	0.18	0.03	0.04
Forest	0.90	0.57	0.08	0.09	0.24	0.27	0.26	0.26	0.81	0.62
Permanent crop	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.08	0.01	0.01
Forest plantation	0.00	0.08	0.00	0.00	0.08	0.07	0.00	0.00	0.02	0.02
Shrubland	0.02	0.00	0.11	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Urbanized areas	0.00	0.01	0.02	0.02	0.11	0.12	0.09	0.08	0.02	0.04
Total	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Table S2. Standardized measures of morphological traits used in the estimation of hummingbird functional diversity in each locality.

Hummingbird	Weight	Bill_Length	Bill_Angle
<i>Adelomyia_melanogenys</i>	-0.63	-1	-0.33
<i>Amazilia_tzacalt</i>	-0.28	-0.09	-0.1
<i>Chaetocercus_mulsant</i>	-0.74	-0.75	-0.29
<i>Chalybura_buffonii</i>	0.22	0.19	-0.13
<i>Chlorostilbon_melanorhynchus</i>	-0.87	-0.96	-0.39
<i>Coeligena_coeligena</i>	0.8	0.89	-0.48
<i>Colibri_coruscans</i>	0.85	0.17	-0.21
<i>Doryfera_ludovicae</i>	0.41	1.69	-0.55
<i>Eutoxeres_aquila</i>	3.05	0.46	4.01
<i>Florisuga_melivora</i>	0.52	-0.34	-0.19
<i>Haplopaedia_aureliae</i>	-0.31	-0.44	-0.46
<i>Heliodoxa_rubinoidea</i>	0.77	-0.03	-0.08
<i>Helimaster_longirostris</i>	0.74	1.5	-0.33
<i>Metallura_tyrianthina</i>	-1.06	-1.31	-0.48
<i>Ocreatus_underwoodii</i>	-0.9	-0.9	-0.38
<i>Phaethornis_guy</i>	0.12	2.5	0.92
<i>Phaethornis_strigularis</i>	-1.39	-0.14	0.2
<i>Schistes_albogularis</i>	-0.87	-0.99	-0.54
<i>Thalurania_colombica</i>	-0.46	-0.51	-0.06
<i>Uranomitra_franciae</i>	0.03	0.07	-0.14

Table S3. Site characteristics, network metrics and hummingbird functional diversity analyzed in this work

			Landscape attributes			Networks metrics					Hummingbirds functional diversity metrics		
Site	Habitat type	Season	Forest	D	H	Plant Ric	Humm Ric	H2	Q	<d>	Feve	Fric	Fdiv
El Chuzo	Forest	1	0.90	0.19	0.47	9	6	0.98	0.55	0.72	0.25	0.01	0.84
El Chuzo	Forest	2	0.90	0.19	0.47	13	7	0.82	0.58	0.63	0.40	3.67	0.96
El Obito	Forest	1	0.27	0.73	1.44	8	9	0.85	0.51	0.66	0.47	8.62	0.96
El Obito	Forest	2	0.27	0.73	1.44	5	8	0.70	0.53	0.65	0.69	7.89	0.80
El Venado	Forest	1	0.81	0.33	0.72	7	5	0.79	0.34	0.60	0.34	2.33	0.92
El Venado	Forest	2	0.81	0.33	0.72	8	7	0.92	0.49	0.80	0.57	3.89	0.90
La Leona	Forest	1	0.08	0.37	0.78	7	4	0.61	0.41	0.54	0.58	1.40	0.71
La Leona	Forest	2	0.08	0.37	0.78	6	7	0.77	0.38	0.61	0.37	4.17	0.78
La Maria	Forest	1	0.24	0.72	1.43	6	8	0.63	0.46	0.51	0.63	3.89	0.87
La Maria	Forest	2	0.24	0.72	1.43	6	4	0.63	0.52	0.64	0.53	4.27	0.89
El Chuzo	Coffee plantation	1	0.57	0.61	1.16	5	4	0.71	0.25	0.40	0.50	3.99	0.84
El Chuzo	Coffee plantation	2	0.57	0.61	1.16	2	3	0.52	0.32	0.66	0.50	3.99	0.83
El Obito	Coffee plantation	1	0.26	0.73	1.43	7	4	0.67	0.42	0.41	0.46	5.14	0.94

El Obito	Coffee plantation	2	0.26	0.73	1.43	3	4	0.88	0.44	0.39	0.58	7.62	0.85
El Venado	Coffee plantation	1	0.62	0.54	1.02	3	4	0.71	0.36	0.54	0.58	5.16	0.80
El Venado	Coffee plantation	2	0.62	0.54	1.02	6	3	0.75	0.26	0.37	0.94	1.29	0.57
La Leona	Coffee plantation	1	0.09	0.39	0.80	12	5	0.47	0.29	0.61	0.92	3.45	0.91
La Leona	Coffee plantation	2	0.09	0.39	0.80	7	5	0.73	0.41	0.52	0.33	5.98	0.88
La Maria	Coffee plantation	1	0.27	0.72	1.43	6	4	0.61	0.40	0.68	0.75	3.78	0.80
La Maria	Coffee plantation	2	0.27	0.72	1.43	10	6	0.59	0.40	0.57	0.43	3.84	0.76

Table S4. Best-fitting models and standardized coefficients of predictor variables. For each model. we report R^2_{adj} . AICc. and weights .

Dependent variable	Model number	<i>Intercept</i>	<i>D</i>	<i>Feve</i>	<i>Forest</i>	<i>H</i>	R^2_{aj}	AICc	weight
H_2'	9	0.76	-	-	0.19	-	0.43	-21.90	0.29
	5	11.82	-	-	-	-0.45	0.33	-20.20	0.13
	1	0.87	-	-	-	-	0.00	-19.30	0.08
	2	-10.33	0.24	-	-	-	0.24	-19.00	0.07
	33	10.61	-	-	-	-0.19	0.24	-18.90	0.07
	13	0.97	-	-0.27	0.14	-	0.50	-18.40	0.05
Feve	2	0.40	0.42	-	-	-	0.44	-15.00	0.41
	5	0.36	-	-	-	0.34	0.43	-14.70	0.36
	3	0.81	-	-	-0.19	-	0.15	-10.70	0.05
Fric	2	-0.33	3.27	-	-	-	0.44	26.00	0.43
	5	-0.69	-	-	-	2.63	0.43	26.30	0.37
	6	12.64	16.2 4	-	-	-10.61	0.40	31.50	0.03
	3	25.30	-	-	-10.81	-	0.02	31.60	0.03

Table S5. Structural equation models evaluated for the hypothetical relationships between landscape, functional diversity, and hummingbird-plant network specialization. The specified models assess two possible relationships between hummingbird functional diversity and network specialization: 1) Functional diversity and network specialization respond independently to landscape change, and 2) Functional diversity acts as a mediator of changes in network specialization. Several models used the latent variables "Landscape," indicated by diversity (*D*) and landscape heterogeneity (*H*), and "Humm_FD," indicated by the variables *Feve* and *Fric* (functional evenness and functional richness), assessed for hummingbird assemblages. Additionally, R^2 values for network specialization and hummingbird functional diversity obtained from the covariance models between functional diversity and network specialization are shown.

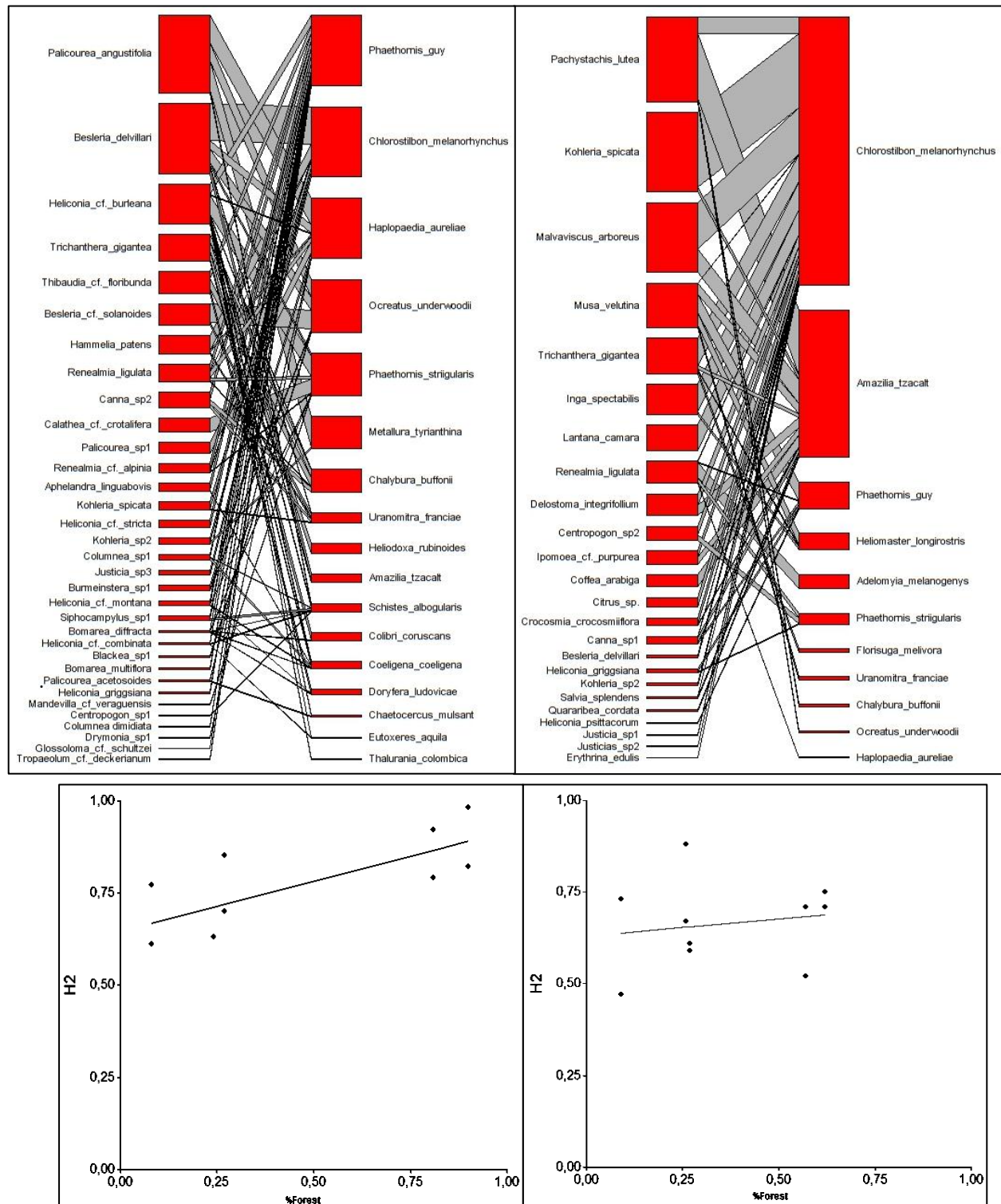
Type of relationship between DF y H ₂	Model specification	RMSEA	CFI	P- value χ^2	R^2_{aj}	
Covariation between Humm_FD and H ₂ ' as a result of landscape change.	'Landscape =~ D + H Humm_FD =~ Fric + Feve H2 ~ Landscape + Forest Landscape ~~ Forest Humm_FD ~ Landscape H2 ~~ Humm_FD'	0.000	1.000	0.517	H2	0.495
					Humm_FD	0.668
	'Landscape =~ D + H Humm_FD =~ Fric + Feve H2 ~ Landscape Humm_FD ~ Landscape H2 ~~ Humm_FD'	0.055	0.999	0.378	H2	0.318
					Humm_FD	0.812
	'Humm_FD =~ Fric + Feve H2 ~ H + Forest H ~~ Forest	0.084	0.989	0.360	H2	0.532
					Humm_FD	0.786

	Humm_FD ~ H H2 ~ Humm_FD'				
Mediation between Humm_FD and H2 as a result of landscape change.	'Landscape =~ D + H Humm_FD =~ Fric + Feve H2 ~ Landscape + Forest + Humm_FD Landscape ~ Forest Humm_FD ~ Landscape'	0.000	1.000	0.517	H2 0.602 Humm_FD 0.668
	'Landscape =~ D + H Humm_FD =~ Fric + Feve H2 ~ Landscape + Humm_FD Humm_FD ~ Landscape'	0.055	0.999	0.378	H2 0.368 Humm_FD 0.812
	'Humm_FD =~ Fric + Feve H2 ~ H + Forest + Humm_FD H ~ Forest Humm_FD ~ H'	0.084	0.989	0.360	H2 0.568 Humm_FD 0.786

Table S6. Total hummingbird species abundances in the study sites.

	Forest					Coffee plantation				
Hummingbird sp.	El Chuzo	El Obito	El Venado	La Leona	La Maria	El Chuzo	El Obito	El Venado	La Leona	La Maria
<i>Adelomyia melanogenys</i>	0	0	0	0	1	0	0	3	0	7
<i>Amazilia tzacalt</i>	0	0	0	0	4	7	6	6	36	12
<i>Chaetocercus mulsant</i>	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chalybura buffonii</i>	0	4	0	10	2	0	0	0	0	2
<i>Chlorostilbon melanorhynchus</i>	3	11	0	34	18	19	15	16	85	35
<i>Coeligena coeligena</i>	3	4	6	0	0	0	0	0	0	0
<i>Colibri coruscans</i>	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Doryfera ludovicae</i>	0	2	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Eutoxeres aquila</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Florisuga melivora</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0
<i>Haplopaedia aureliae</i>	16	16	20	0	1	0	0	2	0	0
<i>Heliodoxa rubinoides</i>	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Helimaster longirostris</i>	0	0	0	0	0	1	5	0	6	0
<i>Metallura tyrianthina</i>	1	0	15	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ocreatus underwoodii</i>	25	0	4	0	11	0	0	0	0	1
<i>Phaethornis guy</i>	9	21	48	20	23	3	9	0	6	3
<i>Phaethornis striigularis</i>	0	5	0	0	59	0	0	4	0	6
<i>Schistes albogularis</i>	6	2	2	1	0	0	0	0	0	0
<i>Thalurania colombica</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uranomitra franciae</i>	0	0	1	6	0	0	0	0	3	0

Figure S1. Graph's diagram of lumped hummingbird-flower networks in forests and coffee plantations and relationship between the percentage of forest in the landscape and network specialization studied in this work (b).



CAPÍTULO 2

EL SUMINISTRO DE LOS RECURSOS FLORALES NO INCREMENTA LA ESPECIALIZACIÓN DE LAS INTERACCIONES COLIBRÍ PLANTA EN AGROECOSISTEMAS CAFETEROS NEOTROPICALES

EL SUMINISTRO DE LOS RECURSOS FLORALES NO INCREMENTA LA ESPECIALIZACION DE LAS INTERACCIONES COLIBRI PLANTA EN LOS AGROECOSISTEMAS CAFETEROS NEOTROPICALES

Resumen

La transformación antropogénica de los hábitats afecta a las comunidades ecológicas, tanto por cambios en las condiciones ambientales como por cambios en la oferta y distribución de los recursos. Aunque las interacciones entre colibríes y plantas están principalmente influenciadas por factores evolutivos como el ajuste de rasgos morfológicos, el filtro ambiental que representan las condiciones del hábitat transformado podría también afectar la composición de rasgos funcionales del ensamblaje de especies y a su vez, la frecuencia y distribución de las interacciones, que ocurren entre éstas. Evaluamos, a partir de un experimento de manipulación de los recursos florales, los efectos del tipo del hábitat y de la oferta de recursos alimenticios sobre la diversidad y especialización de las redes ecológicas colibrí-planta en un paisaje cafetero de los Andes centrales colombianos. Para esto comparamos bosques y agroecosistemas de café (cafetales) en los que se incrementó la oferta de recursos mediante la instalación de un jardín experimental entre marzo y octubre de 2023. Encontramos que las condiciones del hábitat tienen un mayor efecto sobre la especialización de las redes y los colibríes, respecto al efecto de la abundancia y diversidad de los recursos florales, significando que no es dicha oferta el principal impulsor de la especialización. Asimismo, encontramos que en los cafetales los colibríes son menos especializados en las redes y que en ellos ocurre una mayor proporción de interacciones ilegítimas entre los colibríes y las plantas. En general, aun con abundante y diversa oferta floral, las redes de los cafetales son más generalistas, por lo que podemos concluir que el cambio de hábitats naturales por cafetales tiene efectos dramáticos sobre las redes ecológicas y el papel de las especies de colibríes dentro de

estas y que el suministro de recursos florales no compensa el impacto del cambio de hábitat sobre los polinizadores.

Palabras clave: *Agroecosistema de café, Colombia, Recursos florales, Redes ecológicas colibrí-planta, pérdida de hábitat, Trochilidae.*

Abstract

The anthropogenic transformation of habitats affects ecological communities both through changes in environmental conditions and alterations in resource availability and distribution. While interactions between hummingbirds and plants are primarily influenced by evolutionary factors such as morphological traits adaptation, the environmental filter represented by the conditions of transformed habitats could also affect the composition of functional traits in species assemblages and consequently, the frequency and distribution of interactions occurring among them. We evaluated, through a floral resource manipulation experiment, the effects of habitat type and food resource availability on the diversity and specialization of hummingbird-plant ecological networks in a coffee landscape in the central Andes of Colombia. We compared forests and coffee agroecosystems (coffee plantations) where resource availability was increased by establishing an experimental garden between March and October 2023. We found that habitat conditions have a greater effect on network specialization and hummingbirds compared to the effect of floral resource abundance and diversity, indicating that resource availability is not the main driver of specialization. Furthermore, we found that in coffee plantations, hummingbirds are less specialized in the networks and there is a higher proportion of illegitimate interactions between hummingbirds and plants. Overall, even with abundant and diverse floral resources,

coffee plantation networks are more generalized, leading us to conclude that the conversion of natural habitats to coffee plantations has dramatic effects on ecological networks and the role of hummingbird species within them, and that floral resource provisioning does not compensate for the impact of habitat change on pollinators.

Keywords: Coffee agroecosystem, Colombia, Floral resources, Hummingbird-plant ecological networks, Habitat loss, Trochilidae.

1. INTRODUCCIÓN

La transformación de los hábitats naturales debido a la acción humana es uno de los principales impulsores de pérdida de biodiversidad y servicios ecosistémicos a escala global (Gibbs *et al.*, 2010; Sala *et al.*, 2000). Los cambios en el uso del suelo asociados a la remoción de las coberturas de vegetación naturales y la aparición de hábitats manejados o “agroecosistemas”, modifican las condiciones ambientales y los recursos y muchas especies son sensibles a estos cambios (Tscharntke *et al.* 2005). La región de los Andes tropicales se han reconocido como un hotspot de biodiversidad (Scatena *et al.*, 2010), sin embargo, el aumento de la fragmentación y la expansión de la frontera agrícola representan una amenaza para esta biodiversidad (Sala *et al.*, 2000; Sekercioglu *et al.*, 2004). Los cambios que presenta la biodiversidad en respuesta a la intensificación de la agricultura han sido un aspecto que despierta mucho interés (Tscharntke *et al.*, 2005; Perfecto *et al.*, 2009;). El agroecosistema de café ha servido como modelo para estudiar el efecto de la intensificación agrícola sobre la biodiversidad silvestre asociada (Perfecto & Vandermeer, 2015) y ha sido considerado uno de los principales cultivos en las regiones tropicales de América (Harvey *et al.*, 2021). Se ha descrito cómo muchos de los sistemas tradicionales de

cultivo pueden mantener una alta biodiversidad (Moguel & Toledo, 1999); sin embargo, la transición a sistemas de cultivo más intensivos se ha considerado uno de los principales impulsores de pérdida de biodiversidad en las regiones cafeteras del neotrópico (Philpott *et al.*, 2008; Harvey *et al.*, 2021; Perfecto *et al.*, 2019). En particular, la transición hacia sistemas de cultivo con manejo más intensivo, han tenido un efecto negativo considerable sobre la riqueza de especies de insectos, aves y plantas (Philpott *et al.*, 2008), así como una reducción de las poblaciones de polinizadores, principalmente porque los cafetales mantienen una baja diversidad de plantas que ofrecen recursos florales (Potts *et al.*, 2010; Machado *et al.*, 2021).

Una de las principales consecuencias de la intensificación de la agricultura es el reemplazo de la heterogeneidad de los ecosistemas, por hábitats más homogéneos estructuralmente (Benton *et al.*, 2003). El efecto de la simplificación en la estructura del hábitat sobre la riqueza de especies y sus abundancias, por lo general tiene como consecuencia la extinción local de las especies más sensibles o especialistas de hábitat (Fahrig *et al.* 2011). Durante la transformación de los hábitats ocurren tanto cambios ambientales (por ejemplo, en los bordes una mayor luminosidad, mayor temperatura, velocidad del viento, entre otros), como cambios en la composición y abundancia de recursos alimenticios. Estos procesos ocurren generalmente de manera simultánea y la respuesta de las especies a estos cambios depende, no solo de la tolerancia fisiológica a estas nuevas condiciones, sino también de la capacidad de los organismos para encontrar y utilizar los recursos disponibles en los nuevos hábitats. En este sentido, se ha sugerido que los cambios en la estructura del hábitat pueden actuar como un filtro que limita la composición funcional de las comunidades que usan estos hábitats transformados y por tanto de sus redes de interacción (Kraft *et al.*, 2014; Tylianakis & Morris, 2017)

En la naturaleza, las especies no están aisladas y el análisis de las redes de interacciones entre plantas y animales (redes ecológicas) se han considerado una herramienta importante para evaluar el efecto de la transformación de los hábitats sobre las poblaciones y las comunidades ecológicas (Pellissier *et al.*, 2017; Tylianakis & Morris, 2017). En particular, algunos trabajos han explorado cómo las condiciones ambientales y la oferta de recursos pueden afectar la estructura las interacciones colibrí – planta y la diversidad funcional de los ensamblajes de especies (Graham *et al.*, 2012, Maglianesi *et al.*, 2014, Maglianesi *et al.*, 2015; Maruyama *et al.*, 2018; Tinoco *et al.*, 2017; Tinoco *et al.*, 2018). Se ha descrito que en los agroecosistemas cafeteros las redes de interacción colibrí-planta son menos especializadas en relación a los hábitats naturales (Barney, 2019; Morrison & Mendenhall, 2020). En adición, se ha encontrado que la diversidad de colibríes y plantas es diferente entre bosques y cafetales, lo que sugiere un recambio en las interacciones entre estos dos grupos de organismos entre estos hábitats (Morrison & Mendenhall, 2020).

Los colibríes (Aves: Trochilidae), son considerados uno de los grupos de aves más diverso y abundante en los Andes tropicales (Stiles, 2008) y se han reconocido por su especialización para el forrajeo de néctar en flores mediante de rasgos morfológicos especializados para esta función tales como el largo y la curvatura del pico (Tinoco *et al.*, 2017). Se ha sugerido que estas aves tienen una gran capacidad de adaptación a ambientes transformados, principalmente por su habilidad para encontrar y utilizar los recursos alimenticios en los agroecosistemas. Esto se ha demostrado especialmente en algunos cafetales con alta densidad de árboles dentro del sistema de cultivo (Barney, 2019; Morrison & Mendenhall, 2020; López-Flores *et al.*, 2023), en donde se han encontrado que las interacciones entre colibríes y plantas están influenciadas principalmente por los atributos de las plantas y la altura del dosel que por la abundancia de recursos (López-Flores *et al.*, 2023). No obstante, es posible que los colibríes presenten cambios en su estrategia

de búsqueda y utilización de recursos florales en ambientes con condiciones de escasez, como posiblemente ocurre en los agroecosistemas con manejo más intensivo (Tinoco *et al.*, 2017; Rodrigues & Rodrigues, 2015; Bueno *et al.*, 2021) en donde puede ocurrir un mayor número de visitas ilegítimas a las flores, sin tener contacto con las partes reproductivas y actuando como robadores de néctar (Sakhalkar *et al.*, 2023; Irwin *et al.*, 2010) .

Una posible estrategia para desentramar los efectos del cambio ambiental y la oferta de recursos sobre la diversidad y la especialización de las interacciones, podría ser fijando la composición de la comunidad o la oferta de recursos a través de experimentos manipulativos (Dormann *et al.*, 2017). La manipulación experimental de redes ecológicas puede ser difícil y engañosa (Russo & Shea, 2016), por lo que se requiere una combinación de observaciones en condiciones naturales y experimentales (Maglianesi *et al.*, 2015). Los recursos florales en los agroecosistemas cafeteros pueden ser limitados y la variación espacial y temporal de la disponibilidad de recursos pueden afectar la estructura de los ensamblajes de visitantes florales (Partida *et al.*, 2012; López-Flores *et al.*, 2023;). Sin embargo, se ha observado que los jardines campesinos, que suelen estar cerca de los cultivos de café y que mantienen flores ornitófilas son utilizados por varias especies de colibríes, lo que sugiere que varias de estas especies pueden tolerar los cambios en las condiciones de hábitat y acceder a los recursos florales en los cafetales, jardines y espacios antropogénicamente alterados. Inspirados en estos entornos campesinos, nos planteamos la hipótesis de que el suministro de recursos florales en los agroecosistemas podría mitigar el efecto de los cambios en las condiciones de hábitat sobre los colibríes y sus interacciones con plantas. Para esto diseñamos un experimento de manipulación de recursos florales para colibríes mediante la instalación de jardines experimentales, a través del cual nos preguntamos: (1) ¿Cuáles son los efectos de las condiciones de hábitat de bosques y cafetales sobre la diversidad y especialización

de las redes colibrí-planta? (2) ¿Cómo varían las redes en bosques y cafetales en respuesta al incremento manipulativo de los recursos florales? y (3) ¿existen diferencias en la especialización de los colibríes y su comportamiento de forrajeo en bosques y cafetales? En adición, tomando como modelo dos especies de colibríes presentes en todas las redes evaluadas nos preguntamos: (4) ¿cómo cambia su papel en las redes entre hábitats naturales y transformados? y (5) ¿existe alguna asociación entre la composición funcional de las plantas y el comportamiento de forrajeo de los colibríes en cada uno de los hábitats?

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Región y paisajes (sitios) de estudio

El paisaje de la región cafetera del oriente del departamento de Risaralda (centro-occidente en Colombia) es resultado de una tradición en el cultivo de café desde la primera mitad del siglo XX. Desde entonces, el paisaje se ha transformado eliminando bosques naturales y reemplazando por plantaciones de café, pastizales y otros cultivos (Guhl, 2008). El estudio se realizó en una región que cubre aproximadamente 400 km². En esta región se seleccionaron tres ventanas de paisaje o, en adelante, sitios (La Leona, El Obito, La María) que representan la configuración típica de los paisajes agrícolas altamente fragmentados. En cada sitio se delimitaron dos parcelas circulares de 50 m de radio, una en bosque y una en el cafetal más cercano a dicho bosque. Las parcelas circulares en cada hábitat (bosque y cafetal) están separadas a distancias entre 100 y 200 m. En cada parcela se describió la vegetación siguiendo los métodos clásicos empleados en estos estudios (Rangel & Velázquez, 1997), para efectos del presente estudio se enfatizó en la altura promedio de la vegetación, obtenida a partir de mediciones en cinco puntos de la parcela; el

porcentaje de cobertura de dosel, medido a partir de fotografías obtenidas con un dron y digitalizadas en el software QGIS); y la abundancia de recursos florales, estimada como el número total de flores en antesis por cada especie de planta, durante todo el tiempo de muestreo.

Las porciones de paisaje que estudiamos se encuentran ubicados en una franja altitudinal entre 1600 y 1800 msnm, y el régimen de precipitación es bimodal con dos periodos secos y dos periodos lluviosos en el año, alcanzado una precipitación anual promedio de 2400 mm (Ocampo-López *et al.*, 2017). Las observaciones y experimentos se realizaron entre marzo y octubre de 2022.

2.2. Muestreo de interacciones colibrí planta y métricas de redes

En cada una de las parcelas delimitadas, se registraron las visitas de los colibríes a las flores usando múltiples cámaras en modo de lapso de tiempo (tomando una imagen cada medio segundo), ubicadas entre 0,5 y 1,5 m de parches de flores identificadas en la parcela y abarcando en lo posible toda la diversidad de plantas con oferta floral disponible. Se instalaron hasta 10 cámaras durante cada día de muestreo, dependiendo de la disponibilidad de flores accesibles. Las grabaciones se realizaron entre las 6:30 y 12:00 horas, tiempo en el que se da la mayor actividad de los colibríes. Los muestreos se extendieron hasta completar al menos 8-10 horas de muestreo por cada especie de planta en cada sitio (Vizentin-Bugoni *et al.*, 2016). Los colibríes fueron identificados a nivel de especie mediante guías de campo (Hilty & Brown, 1986; Ayerbe, 2022) y las plantas fueron recolectadas para su identificación en el laboratorio de botánica de UNISARC (Santa Rosa de Cabal, Colombia).

Para describir el comportamiento de forrajeo de las especies de colibríes, las visitas florales registradas fueron clasificadas entre legítimas, cuando el colibrí tuvo contacto con los órganos reproductivos de la flor que visita; e ilegítimas, cuando el colibrí extrae néctar sin entrar en contacto con las partes reproductivas de la flor, en la mayoría de los casos accediendo a la cámara de néctar a través de orificios dejados en las corolas por insectos u otras aves robadoras de néctar. Las visitas florales fueron compiladas en matrices de interacción ponderadas con las especies de colibríes en las columnas y las especies de plantas en las filas. Se usó el número de total de flores visitadas (legítimas e ilegítimas) como estimador de la fuerza de la interacción entre cada par de especies. Con base en estas matrices, se evaluaron parámetros, tanto a nivel comunitario, como al nivel de especie (Blüthgen *et al.*, 2008). En primer lugar, evaluamos el papel de cada especie dentro de las redes usando el índice de especialización (d') (Blüthgen *et al.*, 2006), el cual es una medida de la diversidad de interacciones que tiene cada especie (amplitud de nicho). Este puede ser utilizado para realizar comparaciones sobre el papel de las especies en diferentes redes de interacción. En segundo lugar, a nivel de comunidad se calculó, en cada caso, la especialización complementaria ("*complementary specialization*", H_2'), la cual indica el grado de diferenciación de nicho entre las especies que participan en la red y puede ser usada para comparar diferentes redes (Blüthgen *et al.*, 2006). H_2' varía entre 0 (redes conformadas por generalistas) y 1 (redes conformadas por especies especialistas). En adición, con base en la especialización de cada especie dentro de las redes (d'), se calculó la especialización ponderada de las especies ($\langle d' \rangle$) dentro de cada red (Blüthgen *et al.*, 2008; Maruyama *et al.*, 2018). Estos análisis se realizaron en el paquete "Bipartite" (Dormann *et al.*, 2009) en el lenguaje de programación R (R Core Team, 2023).

2.3. Diversidad funcional de colibríes y plantas

Para la estimación de la diversidad funcional de colibríes usamos el peso corporal, longitud del pico y la curvatura del pico, los cuales son una combinación de rasgos morfológicos que se ha descrito típicamente para colibríes por tener alguna relación con las interacciones con flores (Maglianesi *et al.*, 2014; Hadley *et al.*, 2017). Estos rasgos fueron obtenidos a partir de datos de colecta y mediciones directas sobre al menos tres especímenes por especie, ya sea depositados en la colección ornitológica de la Universidad del Valle, datos no publicados de mediciones directas a partir de capturas y complementados con literatura disponible (Zanata *et al.*, 2018). Esta información fue consignada en una matriz de rasgos por especies, cuyos valores fueron estandarizados con media 0 y varianza 1. También se construyó una matriz de abundancias de cada especie por sitio, las cuales fueron estimadas con base en las frecuencias de registro en video de cada especie de colibrí en cada parcela. Se calculó para cada especie el índice de dominio funcional (*Feve*), el cual describe la distribución de los rasgos de dentro del espacio funcional; este índice, por tanto, es sensible a cambios en la distribución de las abundancias de las especies (Mouchet *et al.*, 2010). Este índice fue obtenido con la función *dbFD* del paquete FD (Laliberté & Legendre, 2010) para el lenguaje de programación R (R Core Team, 2023).

La composición funcional de la oferta floral en cada tipo de hábitat fue descrita como la composición de grupos funcionales de plantas. Para esto se construyó una matriz de rasgos de la totalidad de las plantas visitadas por colibríes en este estudio; estos rasgos fueron la longitud de la corola, la cual fue obtenida a partir de al menos diez mediciones en cada especie; la forma de crecimiento (hierba, liana, arbusto, árbol) y la procedencia de la planta (nativa o exótica), las cuales fueron consultadas en la base de datos W3.tropicos.org. La asignación de cada especie de planta a un grupo funcional, se hizo con base en un análisis de agrupamiento usando la distancia Euclidean como medida de similitud y el método de agrupamiento de Ward.

2.4. Jardines experimentales y manipulación de recursos florales

Luego de la evaluación de las interacciones en las parcelas de bosques y agroecosistema cafetero, instalamos, en el centro de cada parcela, un jardín experimental, compuesto por 30 Plantas dispuestas en una cuadrícula (aprox. 0,3m entre plantas). Cada jardín estuvo conformado por plantas que representan tres morfologías típicas de las flores visitadas por colibríes: *Pachystachys lutea* Ness (Corola corta), *Salvia splendens* Sellow ex Wied-Neuw (Corola larga y recta) y *Heliconia psittacorum* L.f. (Corola larga y curva). Estas especies vegetales se caracterizan por tener una alta producción de flores/día y alta oferta energética por flor (entre 10 y 20 °brix) (JACQ, datos no publicados), por lo que son visitadas frecuentemente por varias especies de colibríes en los jardines ornamentales en el paisaje cafetero (JACQ, observación personal). Las plantas de los jardines se mantuvieron en macetas y en condiciones de vivero previo a la instalación en las parcelas y fueron fertilizadas cada dos semanas con un fertilizante comercial (N, P y K en proporción 15:15:15). Todas las plantas de cada jardín experimental iniciaron su proceso de floración en el vivero antes de ser llevadas al campo. En cada parcela, antes y después de la instalación del jardín se estimó la oferta de flores/día de cada especie de planta. Entre cuatro y cinco días después del montaje de los jardines, siguiendo los procedimientos de muestreo mencionados anteriormente (sección 2.2), se realizó nuevamente un muestreo de las visitas florales de colibríes, siguiendo los mismos métodos descritos en el numeral 2.2; pero en este caso incluyendo la oferta floral suministrada mediante el jardín experimental.

2.5. Análisis de datos

Las diferencias entre los hábitats fueron evaluadas mediante comparaciones simples mediante pruebas *t-student* de las variables de vegetación (altura promedio de la vegetación, porcentaje de cobertura de dosel y abundancia de recursos florales). Para evaluar las diferencias entre especialización complementaria (*complementary specialization*) (H2'), la especialización ponderada de los colibríes ($\langle d' \rangle$) y el comportamiento de forrajeo en relación a la proporción de visitas ilegítimas en cada hábitat, se usaron modelos de ANOVA de factores cruzados en los que el primer factor fue "*Hábitat*", con los niveles bosque y agroecosistema cafetero y el segundo factor fue la condición de la oferta floral "*Floral_resources*", con los niveles con y sin jardín experimental. Además, se estimaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMMs) para evaluar el efecto del hábitat (bosque y cafetal) y la condición de la oferta floral (con o sin jardín) sobre especialización de las redes ecológicas y de las especies, considerando el efecto del "*Sitio*" como variable aleatoria. Para la estimación de estos modelos se usó la distribución Gamma con la función de enlace logarítmico para estimar la media de la variable respuesta. En estos modelos no se consideró la interacción entre factores, dado que no mejora significativamente la interpretación del modelo, y nuestro interés está más enfocado en evaluar aporte de cada uno de los factores por separado en el modelo. Estos análisis fueron conducidos usando la función *glmer* del paquete lme4 (Bates *et al.*, 2015)

Finalmente, seleccionamos las dos especies de colibríes con mayor número de interacciones en las redes (*Chlorostilbon melanorhynchus* y *Phaethornis guy*) y que además se encontraron presentes en los dos hábitats durante la temporada del estudio. Estas especies tienen la particularidad de tener diferencias en el tamaño corporal, y en la longitud y curvatura del pico, por lo que se asume que presentan diferencias en sus estrategias de búsqueda y uso de recursos florales. Comparamos la especialización y el comportamiento de forrajeo de estas especies entre hábitats usando

pruebas *t-student*. En adición, para cada especie evaluamos mediante una prueba χ^2 las diferencias en la frecuencia total de visitas florales en cada uno de los hábitats. Finalmente, realizamos un análisis de correspondencias para evaluar si las visitas florales de especie de colibrí y su rol como visitante floral: visitante legítimo o robador de néctar, tienen alguna asociación con el tipo de hábitat y el grupo funcional de las plantas que visita cada especie. La asignación del rol como visitante floral de cada colibrí sobre cada grupo de plantas se realizó con base en la proporción de visitas ilegítimas sobre las visitas totales; considerándolo robador cuando esta proporción es superior a 0.3. En estos análisis se usó la prueba χ^2 como medida del grado de asociación entre variables. Estos análisis se realizaron en el paquete estadístico Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2018).

3. RESULTADOS

3.1. Diferencias entre hábitats

Para poner a prueba la hipótesis principal de este trabajo era necesario examinar si los dos hábitats diferían en sus características. Se demostró que los bosques eran diferentes de los cafetales en todas las variables de hábitat medidas. En las comparaciones, encontramos que estos difieren significativamente en la cobertura del dosel ($X_{bos} = 0.85$; $X_{caf} = 0.23$; $F = 195.6$, $p = 0.0002$), la altura promedio de la vegetación ($X_{bos} = 17.7$; $X_{caf} = 2.4$; $F = 96.7$, $p = 0.0006$) y la abundancia de recursos florales ($X_{bos} = 274.5$; $X_{caf} = 569.6$; $F = 14.7$, $p = 0.01$) (Carranza-Quiceno, 2022, datos no publicados).

3.2. Efectos del hábitat sobre las interacciones colibrí planta

En general, registramos 14 especies de colibríes forrajeando flores en los bosques y nueve especies en los cafetales; siete especies fueron registradas en ambos tipos de hábitat. En los bosques, la especie más abundante fue *Ph. guy*, mientras que en los cafetales fue *Ch. melanorhynchus*. Estos colibríes visitaron 30 especies de plantas (20 en bosques y 19 en cafetales), entre las cuales 10 especies estuvieron presentes sólo en los cafetales y consistieron principalmente de plantas exóticas (cultivadas o invasoras), hierbas de corolas cortas y árboles dispersos entre el cultivo de café (Tabla S2). La diversidad de plantas usadas por los colibríes en los bosques ($x = 6.8$ spp) fue mayor con respecto a la de los cafetales ($x = 5.0$ spp), y la presencia de plantas exóticas fue rara en los bosques, pero frecuente en los cafetales. En los análisis las interacciones, se encontró que las redes en los cafetales fueron menos especializadas que las redes que ocurren en los bosques, independiente del efecto de los jardines experimentales ($F = 45.8$, $p < 0.0001$). Asimismo, los colibríes que forrajeaban en los bosques presentaron una mayor especialización ($<d>$) que en los cafetales ($F = 12.2$, $p = 0.0008$) (Figura 1).

3.3. Efectos de la oferta floral sobre las interacciones colibrí planta

Los jardines experimentales tuvieron un efecto significativo sobre la abundancia de la oferta floral tanto en bosques como en los cafetales ($F = 7.72$, $p = 0.02$). Esta mayor oferta floral en los hábitats con jardines experimentales, también tuvo un efecto significativo sobre la cantidad total de visitas florales realizadas por colibríes ($F = 6.21$, $p = 0.03$). Sin embargo, no se encontraron diferencias en la especialización de las redes ecológicas con y sin jardines experimentales ($F = 3.05$, $p = 0.12$), ni tampoco en la especialización ponderada de las especies de colibríes ($F = 0.55$, $p = 0.47$). Entre los factores considerados en el GLMM, el principal conductor del cambio en la especialización de las

redes y las especies de colibríes fue el tipo de hábitat ($p= 9.57E-12$) y no la condición de la oferta floral ($p= 0.14$) (Tabla S1, Figura 1).

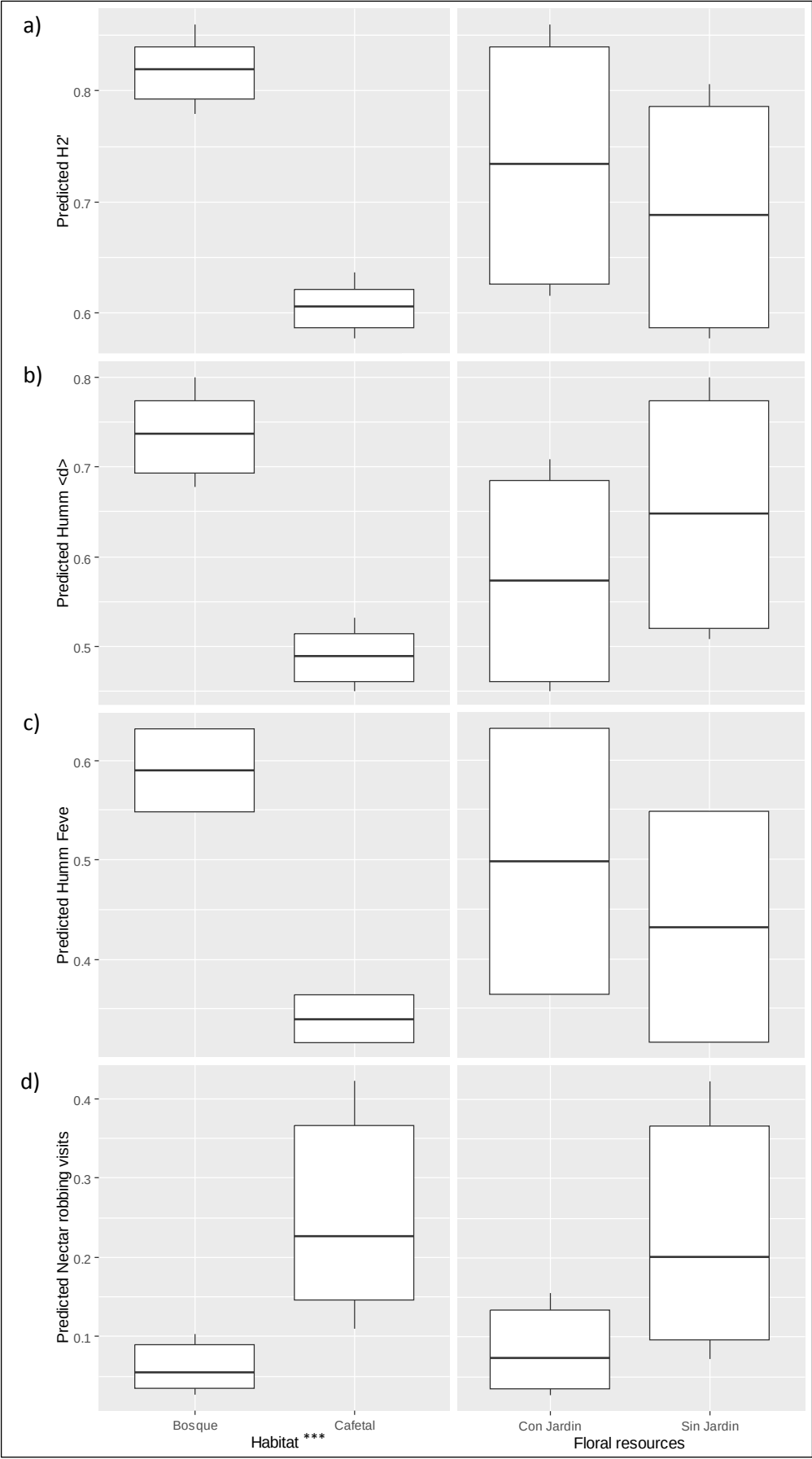


Figura 1. Diferencias en: a) la especialización complementaria de las redes (H_2'), b) la especialización ponderada de los colibríes ($\langle d' \rangle$), c) la diversidad funcional ($Feve$) de colibríes y d) la proporción de visitas ilegítimas (*Nectar robbing freq*) en cada tipo de hábitat y en cada condición de la oferta floral (con o sin jardín experimental). Las diferencias significativas están marcadas con ***. En el eje “y” de cada figura se presentan los valores estimados por cada uno de los GLMMs.

3.4. Asociación entre la estrategia de forrajeo de los colibríes, el tipo de hábitat y la composición funcional de los recursos florales

No se encontraron diferencias significativas en la cantidad total de visitas florales en bosques y cafetales ni para *Ch. melanorhynchus* ($T = 0.87$, $p = 0.41$) ni para *Ph. guy* ($T = 0.69$, $p = 0.51$).

Asimismo, la especialización de estas especies en las redes (d) no cambia significativamente entre hábitats ni para *Ch. melanorhynchus* ($T = 1.66$, $p = 0.12$) ni para *Ph. guy* ($T = 0.75$, $p = 0.47$). No obstante, las especies de colibríes seleccionadas fueron diferentes en su grado de asociación con los grupos funcionales de plantas en ambos tipos de hábitat. Las plantas visitadas por los colibríes durante éste estudio se clasificaron en un total de seis grupos funcionales entre los cuales están: 1) arbustos nativos y cultivados, 2) plantas exóticas, 3) lianas, 4) herbáceas de corola corta, 5) herbáceas de corola larga y 6) árboles (ver Tabla S2). En el análisis de correspondencias, usando el total de visitas florales por cada especie de colibrí a cada grupo funcional de plantas en cada tipo de hábitat, se encontró, con base en las distancias en el espacio multivariado (Figura 2), que las especies de colibríes analizadas difieren en sus preferencias por los grupos de plantas que forrajean así como en su tendencia a realizar visitas ilegítimas en los cafetales. En este caso; encontramos que *Ph. guy* tiene una tendencia a forrajear en bosques, aunque puede también visitar eventualmente el cafetal; mientras que *Ch. melanorhynchus* visita flores en ambos tipos de hábitats ($\chi^2 = 11.28$, $p = 0.0008$). En cuanto a las relaciones con los diferentes grupos de plantas, se

encontró una asociación significativa de *Ch. melanorhynchus* con las plantas arbustivas y herbáceas de corola corta, tanto en bosques como en cafetales, en donde también visitó árboles. Por su parte *Ph. guy* se encontró asociado principalmente a lianas y hierbas de corola larga en los bosques, mientras que en los cafetales visitó con mayor frecuencia a plantas exóticas de corolas largas tales como *Musa velutina* ($\chi^2 = 51.06$, $p = 0.0001$) (Figura 2). Finalmente, respecto a la distribución de las visitas ilegítimas, estas fueron realizadas principalmente por *Ch. melanorhynchus* en los cafetales ($\chi^2 = 36.91$, $p = 0.0001$). Las escasas visitas ilegítimas por parte de *Ph. guy* ocurrieron en bosques y en plantas con presencia de orificios en la base de la corola dejados por insectos u otras aves.

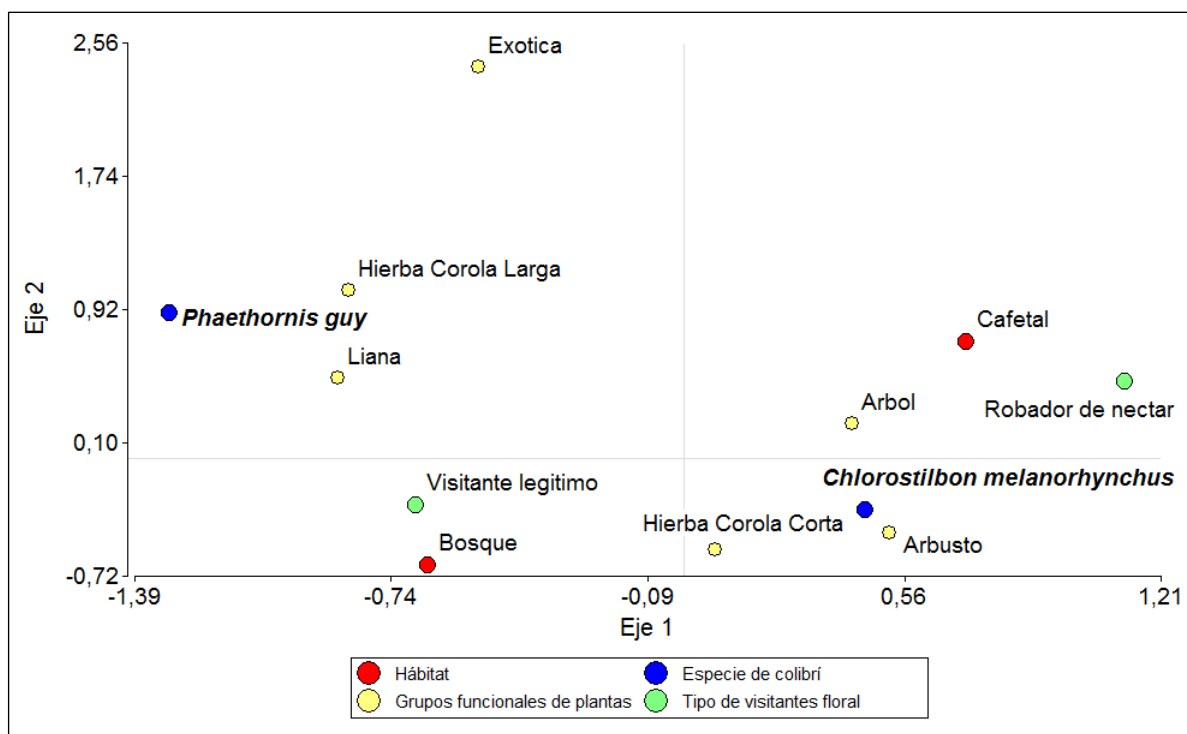


Figura 2. Asociación entre las visitas florales totales de cada especie de colibrí, con los grupos funcionales de plantas presentes en bosques y cafetales y el comportamiento como visitante floral (legítimo o robador de néctar). Aunque ambas especies, aunque usan los dos tipos de hábitat, difieren en sus preferencias por los grupos de plantas y su comportamiento como visitantes florales

4. DISCUSIÓN

La transformación de los hábitats naturales en el paisaje agrícola estudiado tiene efectos negativos sobre la diversidad y especialización de las interacciones colibrí-planta, sin que el aumento de diversidad o cantidad de recursos florales amortigüe dichos efectos. Los cambios que observamos al comparar bosques y cafetales se ven reflejados tanto a nivel de comunidad, al tener redes menos especializadas en los cafetales, como a nivel de especies, al ser éstas menos especializadas en el uso de recursos y presentar cambios en el comportamiento de forrajeo y el tipo de recursos utilizados en los hábitats transformados, confirmando que también los cambios de hábitat pueden afectar el papel de las especies dentro de las redes de interacción (Morrison & Mendenhall, 2020; Tinoco *et al.* 2017). En el escenario de este estudio, encontramos una mayor especialización ponderada de los colibríes en los bosques respecto a los cafetales lo cual es consistente con trabajos como el de Morrison & Mendenhall (2020), quienes describen este mismo patrón en un paisaje cafetero de Costa Rica y relacionan esta menor especialización en hábitats transformados como respuesta a una reducción en la densidad de árboles dentro de estos hábitats. No obstante, los resultados de nuestro estudio sugieren que la diversidad o cantidad de oferta de recursos no es un mecanismo que explique esta menor especialización, por lo cual podría ser una confluencia de factores asociados a los cambios en el hábitat. Por ejemplo, algunos autores sugieren que los cafetales con sombra diversa y multiestratificada pueden favorecer la especialización de las redes ecológicas (López-Flores *et al.*, 2023) y esto implica no solo recursos alimenticios, sino de anidación, microhábitats, y disponibilidad de otros recursos alimentarios (insectos) que hacen parte de la dieta de los colibríes, entre otros. Sin embargo, inevitablemente siempre habrán cambios en la composición de las redes, la abundancia de especies y la composición de la oferta de

recursos florales cuando se pasa de un ecosistema natural a un agroecosistema, aun siendo éste “amigable” con la biodiversidad (e.g. cafetal de sombra rústica o poligenérica).

En cuanto a los cambios en la diversidad funcional de colibríes, los resultados del presente estudio son consistentes con Tinoco y coautores (2018), quienes sugieren esta diversidad funcional se ve más afectada que la diversidad taxonómica, como respuesta a los cambios en las coberturas del suelo en los Andes ecuatorianos. Los cambios descritos no están relacionados solamente con cambios en la composición taxonómica de la comunidad, sino también por cambios en las abundancias, que pueden verse reflejados en el dominio funcional del ensamblaje de especies (*Feve*). Considerando que altos valores del índice de dominio funcional (*Feve*) pueden estar relacionados con que las abundancias de las especies están más equitativamente distribuidas, mientras que las marcadas diferencias entre las abundancias relativas de los colibríes en los cafetales se reflejan en un menor *Feve* (Mouchet *et al.*, 2010). En los casos analizados, la disminución de los valores de *Feve* en los cafetales pueden estar relacionado con una mayor abundancia relativa de algunas especies como es el caso de *Ch. melanorhynchus*. En este aspecto, aunque la respuesta de los colibríes a los cambios en el hábitat en paisajes agrícolas es muy variada, los ensamblajes de especies en bosques y cafetales difieren principalmente en cambios en las abundancias (Barney, 2019). En este trabajo encontramos que, en los cafetales, la mayoría de las especies presentaron una reducción en sus abundancias, con excepción de *Ch. melanorhynchus* que las incrementó. Más aún, algunas especies no fueron registradas en los cafetales, como es el caso de *Coeligena coeligena*, *Colibri coruscans*, *Doryfera ludovicae*, *Eutoxeres Aquila*, *Haplopaedia aureliae* y *Heliodoxa rubinoides*. Estas especies coinciden en tener picos largos o curvos, los cuales se han reconocido como especialistas en sus interacciones ecológicas (Sonne *et al.* 2019).

La distribución de las visitas totales e ilegítimas de las especies seleccionadas, sugieren que *Ch. melanorhynchus*, cambia su comportamiento de forrajeo en cafetales incrementando la frecuencia de visitas ilegítimas (20.7% del total de visitas) con respecto a su comportamiento en los bosques (14% de las visitas). Este fenómeno coincide con una mayor incidencia en estos hábitats del robo de néctar. Considerando solamente a las plantas del jardín experimental, las visitas de robo de néctar realizadas por *Ch. melanorhynchus* ocurrieron solamente en el cafetal (Figura S2). Este comportamiento no fue detectado en *Ph. guy*, que realizó principalmente visitas legítimas a las flores. No obstante, llama la atención que esta especie en los cafetales visitó principalmente plantas exóticas que son cultivadas o invasoras en los agroecosistemas (i.e.: *M. velutina*). Lo anterior que sugiere que estas especies, aún siendo exóticas, pueden ser importantes recursos para algunas especies de colibríes que suelen vivir al interior del bosque. Las visitas ilegítimas son algo que, en general, las especies evitan, puesto que suponen un mayor costo energético para las aves al requerir, en la mayoría de los casos, un mayor tiempo de forrajeo como consecuencia del desajuste morfológico de rasgos involucrados en la interacción (Irwin *et al.*, 2010). En este sentido, La ocurrencia de visitas ilegítimas es más una expresión del oportunismo de los colibríes (aspecto comportamental) que los lleva a explorar todo tipo de recursos (Sakhalkar *et al.*, 2023; Maruyama *et al.*, 2013) y acudiendo a todo tipo de estrategias, como por ejemplo, una mayor tendencia a usar perforaciones dejadas por insectos en la base de las corolas.

En particular, *Ph. guy* es una especie abundante en el paisaje y que prefiere los bosques, donde además se comporta como especialista en las redes de interacción. Hadley & Bets (2009) demostraron que esta especie se puede mover a través del paisaje siguiendo franjas de vegetación por lo que eventualmente los individuos pueden moverse a través de hábitats transformados y aprovechar los recursos que allí encuentran (Barney, 2019). En este caso, el uso de especies

exóticas es consecuencia de un empobrecimiento de la oferta floral nativa, pero también de una alta capacidad de esta especie para encontrar y utilizar estos recursos de manera legítima (con evidente acarreo de polen) dadas las convergencias evolutivas en la forma de las corolas de algunas especies exóticas.

Aunque diversos autores han planteado que los sistemas de cultivo de café pueden ser favorables a la biodiversidad (Sánchez-Clavijo *et al.*, 2009; Moguel y Toledo, 1999; López-Flores *et al.*, 2023), aún existen muchos vacíos de conocimiento sobre cómo responden las especies a estos cambios y cómo cambian procesos ecológicos en los agroecosistemas. Este estudio revela que los cultivos de café, en este caso intensificados con algunos árboles aislados, pueden tener una oferta floral diversa y abundante. Aún así estos hábitats afectan negativamente no solo la diversidad, sino también la estructura de las interacciones ecológicas que allí ocurren. Al igual que lo observado en cafetales de Centroamérica (López-Flores *et al.*, 2023), el aumento de oferta de recursos florales, en términos de diversidad y de abundancia no generó un aumento en la especialización ni en la diversidad de las interacciones colibrí-planta en el paisaje andino cafetero estudiado en el presente trabajo. Desafortunadamente, en la región estudiada no existen cafetales rústicos o policultivos tradicionales, cuya presencia hubiera podido ser interesante, para contrastar con los existentes, que son cafetales más simplificados. En los cafetales de manejo intensivo, es clara una reducción de las poblaciones de aves y plantas (Philpott *et al.*, 2008), lo cual puede tener consecuencias importantes en el funcionamiento de los ecosistemas (Sekericioglu *et al.*, 2004). Como se describió arriba, los cafetales de la región cafetera estudiada son intensificados aunque todavía contengan elementos escasos de árboles de sombra, lo cual es congruente con la literatura. Con base en estos resultados, recomendamos avanzar en la implementación de sistemas de producción de agrícola que favorezcan altos niveles de heterogeneidad ambiental y a

su vez puedan sostener procesos ecológicos importantes como lo son las complejas redes de interacción entre plantas y animales.

5. AGRADECIMIENTOS

El autor principal es financiado por la Corporación Universitaria Santa rosa de Cabal UNISARC (Colombia), El Posgrado en Ciencias Biología de la Universidad del Valle (Colombia) proporcionó fondos parciales para el desplazamiento a los sitios de estudio. JACQ agradece la participación de los estudiantes del Programa de Biología de UNISARC y el programa de intercambio académico DELFIN durante la recolección de datos en campo, especialmente Arlyn Grijalva, Sirleyn Payan, Samuel López, Samuel Salazar, Sara Navarro, Juan David Echeverry. De igual forma los botánicos Sthepany Quintero y Dayro Rodríguez aportaron en la determinación de las plantas. El autor agradece los valiosos comentarios de Pietro K. Maruyama y los estudiantes del laboratorio de Síntesis Ecológica y Conservación del ICB de la Universidad Federal de Minas Gerais (UFMG)

6. LITERATURA CITADA CAPÍTULO 2

Ayerbe-Quiñones, F. (2022). Guía ilustrada de la avifauna colombiana. Tercera edición. WCS Colombia. Ed. PuntoAparte. 472 pp.

Barney, S. (2019). Management effects on hummingbird abundance and ecosystem services in a coffee landscape. MSc Thesis. University of Michigan. En:
<https://deepblue.lib.umich.edu/handle/2027.42/149010>

Bates D, Martin Maechler, Ben Bolker, Steve Walker. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1): 1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01.

Benton, T.G.; J. A. Vickery & J.D. Wilson. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key?. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 182 – 188

Blüthgen N, Menzel F & Blüthgen N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology* 6:9. <http://dx.doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>

Blüthgen, N., Freund, J., Vazquez, D.P. & Menzel, F. (2008). What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology*, 89: 3387–3399.

Bueno RO, Zanata TB, & Varassin IG. (2021). Niche partitioning between hummingbirds and well-matched flowers is independent of hummingbird traits. *Journal of Tropical Ecology*.

<https://doi.org/10.1017/S026646742100033X>

Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. (2018). InfoStat versión 2018. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>

Dormann, C. F., Gruber, B. & Fruend, J. (2008). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*, 8(2): 8-11.

Dormann, C. F., Frund, J. & Schaefer, H. M. (2017). Identifying causes of patterns in ecological networks: opportunities and limitations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48: 559–584.

Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J. & Martin, J.-L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14: 101–112. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>

Gibbs, H.K., Ruesch, A.S., Achard, F., Clayton, M.K., Holmgren, P., Ramankutty, N.,Foley, J.A. (2010). Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proceeding Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 107, 16732–16737, <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0910275107>.

Graham, C. H., Parra, J. L., Tinoco, B. A., Stiles, F. G. & McGuire, J. A. (2012). Untangling the influence of ecological and evolutionary factors on trait variation across hummingbird assemblages. *Ecology*, 93: S99–S111. <https://doi.org/10.1890/11-0493.1>

Guhl, A. (2008). *Café y cambio de paisaje en Colombia, 1970-2005* Fondo Editorial Universidad EAFIT, Banco de la República. 336 p.

Hadley, AS. & Betts, MG. (2009). Tropical deforestation alters hummingbird movement patterns. *Biology Letters*, 5(2): 207-210.

Hadley, A.S., Frey, S.J.K., Robinson, W.D. & Betts, M.G. (2017). Forest fragmentation and loss reduce richness, availability, and specialization in tropical hummingbird communities. *Biotropica*, 50: 74-83. <https://doi.org/10.1111/btp.12487>

Harvey, C.A., Pritts, A.A., Zwetsloot, M.J., Jansen, K., Pulleman, M.M., Armbrecht, I., Avelino, J., Barrera, J.F., Bunn, C., Hoyos, J., Isaza, C., Munos-Ucros, J., Pérez-Alemán, C.J., Rahn, E., Robiglio, V., Somarriba, E., Valencia, V. (2021). Transformation of coffee-growing landscapes across Latin America. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 41: 62, <http://dx.doi.org/10.1007/s13593-021-00712-0>.

Hilty, S. & Brown, W. (1986). *A Guide to the Birds of Colombia*. Princeton. USA.

Irwin, R. E., J. L. Bronstein, J. S. Manson, and L. Richardson. (2010). "Nectar Robbing: Ecological and Evolutionary Perspectives." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41(1): 271–292. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120330>.

Kraft N., Adler P., Godoy O., James E.C., Fuller S. & Levine J. (2014). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional ecology*. Doi:10.1111/1365-2435.12345

Laliberté, E. and P. Legendre (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91: 299-305.

López-Flores, A.I., C.I. Rodríguez-Flores, M.D. Arizmendi *et al.* (2023). Shade coffee plantations favor specialization, decrease robustness and increase foraging in hummingbird-plant networks, *Perspectives in Ecology and Conservation*, <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2023.10.005>

Machado, A.C.P., Barônio, G.J., de Oliveira, F.F., Garcia, C.T. & Rech, A.R. (2021). Does a coffee plantation host potential pollinators when it is not flowering? Bee distribution in an agricultural landscape with high biological diversity in the Brazilian Campo Rupestre. *Journal of Sciences of Food and Agriculture*, 101: 2345-2354. <https://doi.org/10.1002/jsfa.10857>

Maglianesi, M. A., Blüthgen, N., Böhning-Gaese, K. & Schleuning, M. (2014). Morphological traits determine specialization and resource use in plant–hummingbird networks in the neotropics. *Ecology*, 95: 3325–3334.

Maglianesi, M.A., Böhning-Gaese, K. & Schleuning, M. (2015). Different foraging preferences of hummingbirds on artificial and natural flowers reveal mechanisms structuring plant–pollinator interactions. *Journal of Animal Ecology*, 84: 655-664. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12319>

Maruyama PK, Sonne J, Vizentin- Bugoni J, *et al.* (37 authors). (2018). Functional diversity mediates macroecological variation in plant–hummingbird interaction networks. *Global Ecology and Biogeography*, 27: 1186–1199.

Maruyama PK, Oliveira GM, Ferreira C, Dalsgaard B, & Oliveira PE. (2013). Pollination syndromes ignored: importance of non-ornithophilous flowers to Neotropical savanna hummingbirds. *Die Naturwissenschaften*, 100(11), 1061–1068. <https://doi.org/10.1007/s00114-013-1111-9>

Moguel, P., Toledo, V.M., 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico: a review. *Conservation Biology*, 13, 1–11. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.97153.x>.

Morrison B & CD Mendenhall. (2020). Hummingbird–plant interactions are more specialized in forest compared to coffee plantations. *Diversity*, 12: 126; doi:10.3390/d12040126

Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, Mouillot D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24: 867–76.

Partida Ruth; Enríquez Paula L; Rangel-Salazar José Luis; Lara Carlos; Martínez Miguel. (2012). Abundancia de colibríes y uso de flores en un bosque templado del sureste de México. *Journal of Tropical Biology*, 60(4): 1621-1630.

Pellissier L, C Albouy, J Bascompte, N Farwig, C Graham, M Loreau, MA Maglianesi, CJ Melián, C Pitteloud, T Roslin, R Rohr, S Saavedra, W Thuiller, G Woodward, NE Zimmermann & D Gravel. (2017). Comparing species interaction networks along environmental gradients. *Biological Reviews*, XX: 000–000. doi: 10.1111/brv.12366

Perfecto I, Jimenez-Soto, E. & Vandermeer J. (2019). Coffee Landscapes Shaping the Anthropocene Forced Simplification on a Complex Agroecological Landscape. *Current anthropology*, 60: S20.

Perfecto , I & J. Vandermeer. 2015. Coffee agroecology. Earthscan. 1 edición. N. York. 336p.

Philpott, S.M., Arendt, W.J., Armbrrecht, I., Bichier, P., Diestch, T.V., Gordon, C., Greenberg, R., Perfecto, I., Reynoso-Santos, R., Soto-Pinto, L., Tejeda-Cruz, C., Williams-Linera, G., Valenzuela, J. & Zolotoff, J.M., (2008). Biodiversity loss in Latin American coffee landscapes: review of the evidence on ants, birds, and trees. *Conservation Biology*, 22: 1093 – 1105.

Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O. & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in ecology & evolution*, 25(6): 345-353.

R Core Team (2023). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>.

Rangel-Ch, J.O., & A. Velázquez. 1997. Métodos de estudio de la vegetación. En: Rangel-Ch, J.O., P. Lowy-C, M. Aguilar-P. (eds.), Colombia Diversidad Biótica II: Tipos de Vegetación en Colombia. ICN. Santafé de Bogotá. Pp. 59 – 87

Rodrigues, LC. & Rodrigues, MA. (2015). Floral resources and habitat affect the composition of hummingbirds at the local scale in tropical mountaintops. *Brazilian Journal of Biology*, 75(1): 39-48. <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.06913>

Russo, L., & Shea, K. (2016). Deliberately increased network connectance in a plant-pollinator community experiment. *Journal of Complex Networks*, 5: 473-485.

Sala OE, Chapin FS, Armesto J J, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke L F, Jackson R B, Kinzig A, Leemans R, Lodge D M, Mooney H A, Oesterheld M, Poff N L, Sykes M T, Walker B, Walker M. & Wall DH. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287: 1770-1774.

Sakhalkar, Sailee P., Stepan Janeczek, Yannick Klomberg, Jan E. J. Mertens, Jirí Hodeček and Robert Tropek. (2023). Cheaters among pollinators: Nectar robbing and thieving vary spatiotemporally with floral traits in Afrotropical forests. *Ecosphere*, 14(11): e4696.

<https://doi.org/10.1002/ecs2.4696>

Sánchez-Clavijo, L. M., Botero, J. E. & Espinosa, R. (2009). Assessing the value of shade coffee for bird conservation in the Colombian Andes at a local, regional, and national level. En: Rich, T. D., Arizmendi, C., Demarest, D. W. & Thompson, C. (eds.). *Proceedings of the Fourth International Partners in Flight Conference: Tundra to Tropics*. Pp. 148-157.

Scatena, F.N., Bruijnzeel, L.A., Bubba, P., Das, S. (2010). Setting the stage. In: Bruijnzeel, L.A., Scatena, F.N., Hamilton, L.S. (Eds.), *Tropical Montane Cloud Forests Science for Conservation and Management*. Cambridge University Press, UK, pp. 38–63.

Sekercioglu, C.H., Daily, C.D., Ehrlich, P.R., (2004). Ecosystem consequences of bird declines. *Ecology*, 52: 18042–18047, <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0408049101>

Sonne J, Zanata TB, Martín González AM, *et al.* (2019). The distributions of morphologically specialized hummingbirds coincide with floral trait matching across an Andean elevational gradient. *Biotropica*, 51: 205–218. <https://doi.org/10.1111/btp.12637>

Stiles, F. G. (2008). Ecomorphology and phylogeny of hummingbirds: divergence and convergence in adaptations to high elevations. *Ornitologia Neotropical* 19:511–519.

Tinoco, B.; Graham, C.H.; Aguilar, J.M. & Schleuning M. (2017). Effects of hummingbird morphology on specialization in pollination networks vary with resource availability. *Oikos*, 126: 52–60

Tinoco, B.A.; Santillán, V.E. & Graham, C.H. (2018). Land use change has stronger effects on functional diversity than taxonomic diversity in tropical Andean hummingbirds. *Ecology and Evolution*, 00:1–13. <https://doi.org/10.1002/ece3.3813>

Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I & Thies C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8: 857–874.

Tylianakis J.M. & Morris R.J. (2017). Ecological networks across environmental gradients. *Annual Reviews in Ecology, Evolution and Systematics*, 48; 25–48

Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P. K., Debastiani, V. J., Duarte, L. D. S., Dalsgaard, B., & Sazima, M. (2016). Influences of sampling effort on detected patterns and structuring processes of a

Neotropical plant–hummingbird network. *Journal of Animal Ecology*, 85: 262–272.

<https://doi.org/10.1111/1365-2656.12459>

Zanata, T. B., Dalsgaard, B., Rahbek, C., & Varassin, I. G. (2018). Bill measurements of

hummingbirds in the network database. Fileset. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.6151196.v2>

7. MATERIAL SUPLEMENTARIO

Tabla S1. Estimación de los efectos fijos de cada uno de los factores evaluados mediante los GLMMs para las variables especialización de la red (H_2'), especialización ponderada de los colibríes en las redes (<d>) y el dominio funcional (Feve) de los colibríes. Se presentan el *coeficiente*, *error estándar*, el *t value* y el *p value* de cada factor y la significancia del efecto se representa con asteriscos (***) altamente significativo, ** significativo).

Response variable	Factor	Coeficient	Std. error	t value	p value
<i>H2'</i>	Intercept	-0,16875	0,04515	-3,737	0,000186 ***
	<i>Habitat</i>	-0,30184	0,0443	-6,813	9,57E-12 ***
	<i>Floral resources</i>	-0,06544	0,0442	-1,481	0,138715
<i>Hummingbirds <d></i>	Intercept	-0,3698	0,1135	-3,259	0,00112 **
	<i>Habitat</i>	-0,4094	0,1259	-3,25	0,00115 **
	<i>Floral resources</i>	0,1223	0,1251	0,977	0,32838
<i>Humm_Feve</i>	Intercept	-0,45847	0,08095	-5,664	1,48E-08 ***
	<i>Habitat</i>	-0,5514	0,09093	-6,064	1,33E-09 ***
	<i>Floral resources</i>	-0,14204	0,09093	-1,562	0,118
<i>Int._ilegítim.</i>	Intercept	-3,4249	0,3823	-8,959	< 2e-16 ***
	<i>Habitat</i>	1,4114	0,333	4,238	2,25E-05 ***
	<i>Floral resources</i>	1,0011	0,3489	2,869	0,00411 **

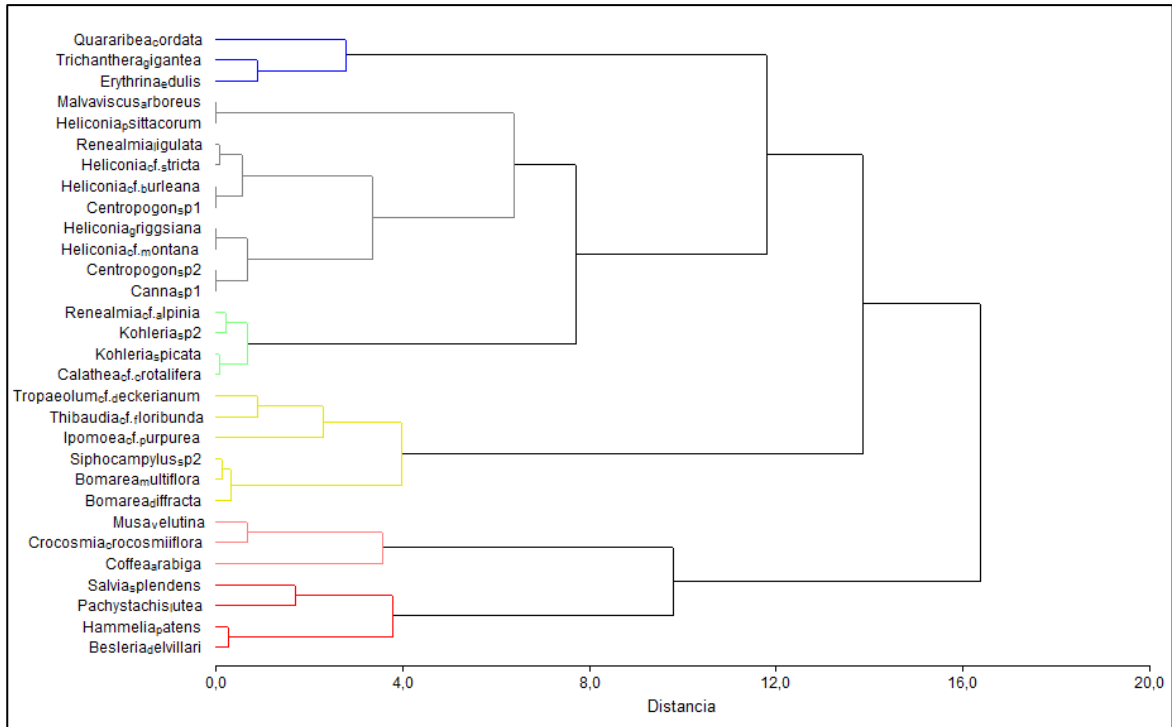


Figura S1. Clasificación de los grupos funcionales de plantas visitadas por colibríes en bosques y cafetales del paisaje estudiado. La clasificación se realizó con base en atributos morfológicos y el origen o procedencia de cada especie de planta. Para el agrupamiento se usó la distancia euclidean y el método de Ward. Se definieron un total de seis grupos funcionales entre los cuales están: 1) arbustos nativos y cultivados (rojo), 2) plantas exóticas (rosa), 3) lianas corola larga (amarillo), 4) herbáceas de corola corta (verde), 5) herbáceas de corola larga (gris) y 6) árboles (azul).

Tabla S2. Especies de plantas visitadas por colibríes en este estudio. Se presenta los rasgos funcionales a partir de los cuales se agruparon, el grupo al cual pertenece cada especie y el tipo de hábitat en el que estuvieron presentes. Se señalan con asterisco (*) las especies introducidas en los experimentos de manipulación de la oferta floral.

Familia	Especie	Origen	Longitud de corola (mm)	Forma de crecimiento	Conglomerado	Nombre del conglomerado	Hábitat	
							Bosque	Cafetal
Acanthaceae	<i>Pachystachis lutea</i> *	Cultivada	10	Shrub	1	Hierbas de corola larga	X	X
	<i>Trichanthera gigantea</i>	Nativa	35	Tree	2	Hierbas exóticas	X	
Alstroemeriaceae	<i>Bomarea diffracta</i>	Nativa	55	Liane	3	Arbustos	X	
	<i>Bomarea multiflora</i>	Nativa	50	Liane	3	Arbustos	X	
Campanulaceae	<i>Centropogon sp1</i>	Nativa	40	Herbaceous	5	Arboles	X	
	<i>Centropogon sp2</i>	Nativa	50	Herbaceous	5	Arboles		X
	<i>Siphocampylus sp2</i>	Nativa	52	Liane	3	Hierbas de corola larga		X
Cannaceae	<i>Canna sp1</i>	Nativa	50	Herbaceous	5	Arboles	X	X
Convolvulaceae	<i>Ipomoea cf. purpurea</i>	Nativa	5	Liane	3	Hierbas de corola corta		X
Ericaceae	<i>Thibaudia cf. floribunda</i>	Nativa	27	Liane	3	Hierbas exóticas	X	
Fabaceae	<i>Erythrina edulis</i>	Nativa	22	Tree	2	Lianas		X
Gesneriaceae	<i>Besleria delvillari</i>	Nativa	17	Shrub	1	Arbustos	X	X
	<i>Kohleria sp2</i>	Nativa	20	Herbaceous	4	Hierbas de corola larga	X	X
	<i>Kohleria spicata</i>	Nativa	16	Herbaceous	4	Hierbas de corola larga	X	X

Familia	Especie	Origen	Longitud de corola (mm)	Forma de crecimiento	Conglomerado	Nombre del conglomerado	Hábitat	
							Bosque	Cafetal
Heliconiaceae	<i>Heliconia cf. burleana</i>	Nativa	40	Herbaceous	5	Lianas	X	
	<i>Heliconia cf. montana</i>	Nativa	55	Herbaceous	5	Lianas	X	
	<i>Heliconia cf. stricta</i>	Nativa	35	Herbaceous	5	Hierbas de corola corta	X	
	<i>Heliconia griggsiana</i>	Nativa	55	Herbaceous	5	Hierbas de corola corta	X	X
	<i>Heliconia psittacorum</i> *	Cultivada	45	Herbaceous	5	Hierbas de corola corta	X	X
Iridaceae	<i>Crocasmia crocosmiiflora</i>	Exótica	25	Herbaceous	6	Lianas		X
Lamiaceae	<i>Salvia splendens</i> *	Cultivada	35	Shrub	1	Hierbas de corola larga	X	X
Malvaceae	<i>Malvaviscus arboreus</i>	Cultivada	45	Shrub	5	Hierbas de corola larga		X
	<i>Quararibea cordata</i>	Cultivada	35	Tree	2	Hierbas de corola larga		X
Musaceae	<i>Musa velutina</i>	Exótica	35	Herbaceous	6	Hierbas de corola larga		X
Rubiaceae	<i>Coffea arabica</i>	Exótica	15	Shrub	6	Lianas		X
	<i>Hammelia patens</i>	Nativa	21	Shrub	1	Lianas	X	X
Tropaeolaceae	<i>Tropaeolum cf. deckerianum</i>	Nativa	40	Liane	3	Hierbas exóticas	X	
Zingiberaceae	<i>Calathea cf. crotalifera</i>	Nativa	15	Herbaceous	4	Arbustos	X	
	<i>Renealmia cf. alpinia</i>	Nativa	23	Herbaceous	4	Hierbas de corola larga	X	
	<i>Renealmia ligulata</i>	Nativa	36	Herbaceous	5	Hierbas de corola larga	X	X

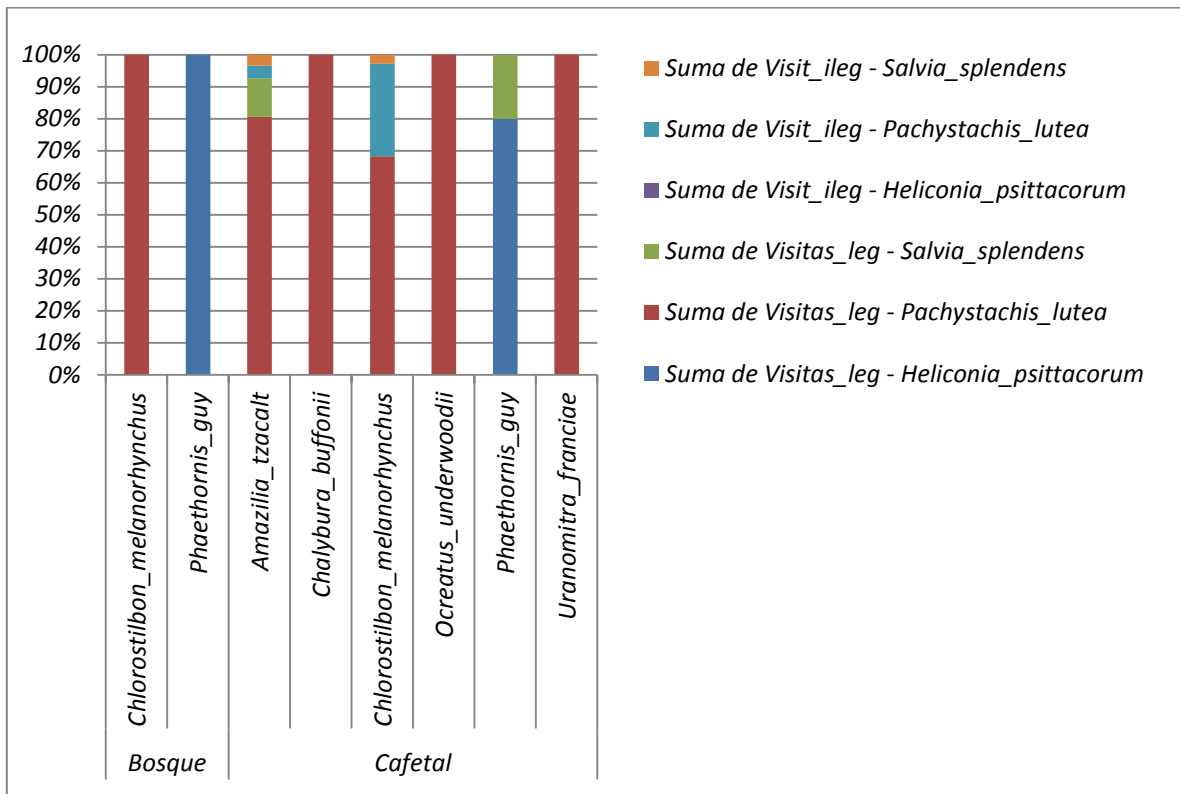


Figura S2. Distribución de las visitas legítimas e ilegítimas de los colibríes que visitaron las plantas del jardín experimental. Todas las visitas de robo de néctar ocurrieron en el cafetal y fueron realizadas por *Chlorostilbon melanorhynchus* y *Amazilia tzacalt*. En el bosque, el jardín experimental solamente fue visitado por estas mismas dos especies.

CAPÍTULO 3

¿EXISTE UNA ESTRUCTURA ESPACIAL DE LAS INTERACCIONES COLIBRÍ-PLANTA EN UN PAISAJE CAFETERO DE LOS ANDES TROPICALES?

¿EXISTE UNA ESTRUCTURA ESPACIAL DE LAS INTERACCIONES COLIBRÍ-PLANTA EN UN PAISAJE CAFETERO DE LOS ANDES TROPICALES?

Resumen

Los paisajes agrícolas, especialmente los cafeteros, en los Andes tropicales, generalmente se presentan como mosaicos de hábitats manejados y naturales, con diferencias en su estructura vegetal y la oferta de recursos para la biota silvestre. Estos mosaicos tienen como consecuencia, no solamente un alto recambio espacial de las especies, sino también la configuración de diferentes ensamblajes locales de especies y una estructura espacial de las interacciones en las comunidades ecológicas silvestres. Con base en observaciones en campo, evaluamos si la esta conformación del paisaje cafetero fragmentado ha tenido algún efecto en la composición de las redes de interacción, la distribución espacial de las interacciones y el papel de los colibríes como conectores de las redes en diferentes sitios. A partir de un análisis de la Metared de interacciones en cinco fragmentos de bosque del paisaje cafetero de Colombia, encontramos que existe un alto recambio espacial de las interacciones y las interacciones en cada sector del paisaje conforman módulos bien diferenciados. Por su parte, análisis de redes multicapa revelan una estructura modular, con una baja persistencia de los módulos entre los fragmentos, lo que sugiere un alto grado de complementariedad entre las redes de locales. Finalmente evidenciamos como el colibrí ermitaño verde (*Phaethornis guy*), el colibrí calzoncitos verdoso (*Haplophaedia aureliae*) y el colibrí esmeralda occidental (*Chlorostilbon melanorhynchus*), son especies que puede actuar como conectores entre redes ecológicas en diferentes fragmentos. Nuestros resultados nos permiten concluir que la fragmentación del paisaje tiene como consecuencia un aislamiento de las

interacciones ecológicas a escala de parche, lo que genera una estructura espacial modular y una fragmentación de la Metared de interacciones en el paisaje.

Palabras clave: *Paisaje agrícola, diversidad beta de interacciones, fragmentación, metaredes, redes multicapa*

Abstract

Agricultural landscapes, especially coffee-growing ones, in the tropical Andes, typically appear as mosaics of managed and natural habitats, exhibiting differences in their vegetation structure and resource provision for wildlife. These mosaics result not only in high spatial turnover of species but also in the formation of distinct local species assemblages and a spatial structure of interactions within wild ecological communities. Based on field observations, we assessed whether the configuration of fragmented coffee landscape has had any effect on interaction network composition, spatial distribution of interactions, and the role of hummingbirds as network connectors across different sites. Through an analysis of the interaction meta-network across five forest fragments within the Colombian coffee landscape, we found a high spatial turnover of interactions, with interactions within each landscape sector forming distinct modules. Multilayer network analyses revealed a modular structure with low module persistence among fragments, suggesting a high degree of complementarity among local networks. Finally, we demonstrated how the Green Hermit (*Phaethornis guy*), the Greenish Puffleg (*Haplophaedia aureliae*), and the Western Emerald (*Chlorostilbon melanorhynchus*) hummingbirds are species that can act as connectors between ecological networks in different fragments. Our results lead us to conclude that landscape fragmentation results in isolation of ecological interactions at the patch scale,

leading to a modular spatial structure and fragmentation of the interaction meta-network in the landscape.

Keywords: Agricultural landscape, interaction beta diversity, fragmentation, Meta-networks, Multilayer networks

1. INTRODUCCIÓN

La aparición de paisajes fragmentados por presión antropogénica es una de las principales amenazas a la biodiversidad a escala global (Fahrig *et al.*, 2013; Haddad *et al.*, 2015; Fahrig, 2017). Este proceso ha sido relacionado principalmente por la expansión de la agricultura, considerándolo como uno de los principales impulsores de pérdida de la biodiversidad en ecosistemas (Tscharntke *et al.*, 2005; Philpott *et al.*, 2008). En particular, se estima que en las regiones andinas tropicales queda menos del 6.5% de las coberturas originales de bosque subandino (Armenteras *et al.*, 2003) y es necesario comprender como ha sido la respuesta de la biodiversidad, en sus diferentes dimensiones, a estos cambios. La fragmentación de ecosistemas puede generar un aislamiento de las poblaciones locales de plantas y animales desde y hacia los pequeños fragmentos de bosque remanentes en el paisaje, dadas las limitaciones al movimiento de muchas especies a través de la matriz agrícola (Haddad *et al.*, 2015; Fahrig *et al.* 2017). Durante este proceso, muchas de las poblaciones locales se extinguen, y largo plazo aparecen paisajes con una diversidad biótica empobrecida (homogenización) y con marcadas diferencias en la composición de los ensambles locales de especies (Anderson *et al.*, 2011; Carranza-Quiceno *et al.*, 2018). Desde la perspectiva de las meta-comunidades, en la que los ensambles locales de especies son sub-conjuntos del pool regional de especies (Leibold & Chase, 2018), los ecólogos han usado la

diversidad beta como una medida de los cambios en la composición de especies entre localidades y puede proporcionar información clave sobre los patrones geográficos de la diversidad y otros procesos ecológicos, como las redes de interacción (Carstensen *et al.*, 2014; Anderson *et al.*, 2011; Kraft *et al.*, 2011).

No obstante lo anterior, en la naturaleza, e incluso en paisajes fragmentados, las especies no están aisladas, sino que interactúan formando redes ecológicas que también pueden exhibir una estructura espacial como consecuencia de la fragmentación (Emer *et al.*, 2018). En estos casos, los análisis de estas redes nos permiten identificar patrones de organización que ocurren en las comunidades con base en la distribución de las interacciones entre las especies que participan de la red (Dormann *et al.*, 2017) y con base en esto, se ha documentado como la pérdida de bosques y conectividad del paisaje no solo afecta la riqueza de los ensamblajes locales, sino que también cambia la distribución de las interacciones entre especies y la estructura de las redes ecológicas en el paisaje (Hagen *et al.*, 2012; Ferreira *et al.*, 2020). En las regiones tropicales, los colibríes y sus interacciones con plantas se han considerado un buen modelo para comprender la respuesta de las redes ecológicas a la fragmentación. Los colibríes (Aves: Trochilidae), conforman uno de los grupos de aves más diverso y abundante en los Andes tropicales (Stiles *et al.*, 2008; Graham *et al.*, 2012;) y pueden persistir en los paisajes fragmentados (Stouffer & Bierregaard, 1995). De acuerdo con esto, algunos autores sugieren que los colibríes y las redes de interacción que conforman con las plantas que visitan, pueden ser útiles para poner a prueba hipótesis sobre los efectos de la transformación de los paisajes sobre la biodiversidad (Graham *et al.*, 2012; Tinoco *et al.*, 2017). La ocurrencia de una determinada interacción en una comunidad local puede estar asociada tanto a factores evolutivos (i.e: el ajuste morfológico de las interacciones) como a factores ecológicos (i.e: abundancias locales y la probabilidad de encuentro en el tiempo y el espacio); por esta razón, se

ha descrito la manera en que las redes son afectadas por la diversidad funcional y la abundancia de las especies que interactúan (Poisot *et al.*, 2015; Dormann *et al.*, 2017). Por su parte, considerando que pueden haber ocurrido extinciones locales de especies y procesos de dispersión entre fragmentos, la estructura de las redes ecológicas también puede estar asociada a la estructura de la meta-comunidad en el paisaje (Tylianakis & Morris, 2017; Leibold & Chase, 2018). Aunque se ha estudiado poco cómo la fragmentación y las diferencias en la composición de los ensamblajes locales de especies pueden generar un recambio de interacciones entre fragmentos (Carstensen *et al.*, 2014; Burkle *et al.*, 2016; Emer *et al.*, 2018; Librán-Embú *et al.*, 2021); se ha sugerido que este proceso puede alterar la estructura espacial de la Metared a lo largo de gradientes de cambio ambiental en el paisaje; principalmente por los procesos de extinción local de muchas especies de plantas y animales en el paisaje fragmentado (Tylianakis & Morris, 2017), que en muchos casos pueden acarrear la extinción de las especies con las que interactúan (Dunne *et al.*, 2002; Memmott *et al.*, 2004).

Los estudios de redes ecológicas en paisajes fragmentados se han centrado principalmente en describir sus características con base en las interacciones que ocurren dentro de la comunidad local, describiendo aspectos como la especialización, la modularidad y el anidamiento (Dormann *et al.*, 2009; Dormann *et al.*, 2017) y como estos varían en respuesta a variables ambientales (i.e: tamaño del fragmento, cobertura de bosque en el paisaje) (Hagen *et al.*, 2012; Tylianakis & Morris, 2017); sin embargo, estas redes se han evaluado principalmente a escala de fragmento y se han considerado como entidades aisladas de otras redes que se ensamblan en diferentes fragmentos en el paisaje (Pilosof *et al.*, 2017; Hutchinson *et al.*, 2019); y entre las que, sin embargo, puede existir un flujo de individuos o genes que las conectan entre sí (Hagen *et al.*, 2012, Hutchinson *et al.*, 2019). De acuerdo con esto, se han utilizado varios enfoques para estudiar estas redes a escala

del paisaje: (1) los análisis de una “red agregada” que incluya todas las especies presentes en los diferentes sitios del paisaje, la cual es comparada con las redes de cada fragmento (i.e: Timoteo *et al.*, 2018), (2) el análisis de la “Metared”, la cual es construida a partir de una matriz de adyacencia de interacciones x sitio y que permite identificar cómo se distribuyen las interacciones entre pares de especies, entre diferentes sitios del paisaje (Emer *et al.*, 2018; Librán-Embú *et al.*, 2021) y (3) el análisis de una red multicapa, la cual se basa en considerar varias redes (capas) (i.e: redes de cada fragmento del paisaje) , conectadas entre sí por algunos nodos inter-capas (i.e.: especies de colibríes) (Piloso *et al.*, 2017; Hutchinson *et al.*, 2019; Frydman *et al.*, 2023a). En las redes colibrí-planta, el papel de las aves como conectores entre plantas a través del paisaje ha sido identificado por diferentes autores (Stiles, 1975; Stouffer & Bierregaard 1995), gracias a su capacidad de persistir en el paisaje fragmentado. También se analizado cómo algunas especies se pueden mover a través de estos paisajes (Hadley & Betts, 2009), por lo que pueden ser importantes en el flujo genético de poblaciones de plantas que tienen aislamiento espacial y están restringidas a solo algunos fragmentos en el paisaje.

El paisaje agrícola cafetero de los Andes colombianos es un escenario altamente fragmentado y con una matriz de producción agrícola intensiva, principalmente de café (*Coffea arabica*) (Guhl, 2008; Philpott *et al.*, 2008). Aunque se ha planteado en los cultivos de café pueden ser hábitat de muchas especies silvestres, el avance hacia sistemas de producción más intensivos, sin presencia de árboles en los cultivos, convierte a la matriz cafetera en una barrera que puede limitar el movimiento de las especies en el paisaje (Philpott *et al.*, 2008; Morrison & Mendenhall, 2020). Algunos estudios han demostrado que, en el paisaje cafetero, existe un alto recambio de especies de aves y de las interacciones ecológicas, entre sitios con diferente grado de fragmentación (Carranza-Quiceno *et al.*, 2018; Castaño *et al.*, 2020). Previo al presente estudio, en un paisaje

cafetero del centro de los Andes Colombianos (Departamento de Risaralda) se han descrito las redes entre colibríes y plantas en cinco fragmentos de bosque dispuestos en un gradiente de transformación del paisaje, de mayor a menor proporción de bosque natural (Carranza-Quiceno, Cap 1). Sin embargo estas redes requieren ser estudiadas con mayor profundidad y aún no se ha explorado qué tan similares son en cuanto a su composición y sus interconexiones entre los fragmentos de bosque que aún quedan en el paisaje. En este trabajo nos proponemos responder las siguientes preguntas: 1) *¿Existen diferencias en la composición de las redes colibrí-planta diferentes fragmentos del paisaje agrícola cafetero?* 2) *¿Qué tan interconectadas están las diferentes redes?* y 3) *¿Cuál es el papel de las especies de colibríes como conectores de la Metared conformada por los fragmentos de bosque en la región?*

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Sitios de estudio.

Este estudio se realizó en la región conocida como “Paisaje Cultural Cafetero” en los Andes Centrales de Colombia (~ 04°55' N y 75°37' W; 1600 – 2000 m snm). Esta región estuvo originalmente cubierta por bosques sub-andinos (*sensu* Cuatrecasas, 1958; Armenteras *et al.*, 2003). Actualmente es un paisaje agrícola cafetero, principalmente resultado de la implementación de cultivos de café desde la primera mitad del siglo XX. A través del tiempo, conforme avanza la deforestación, la vegetación natural ha quedado reducida a fragmentos de bosques natural inmersos en una matriz de cultivos con manejo intensivo (Guhl, 2008). En este paisaje, seleccionamos cinco fragmentos de bosque situados en cinco paisajes dispuestos en un gradiente de pérdida de bosque (de mayor a menor proporción de bosque). En cada fragmento de

bosque muestreamos las interacciones colibrí-planta. Los fragmentos varían en tamaño entre 9 y 370 hectáreas ($x = 144 \pm 116.3$) y la distancia geográfica entre estos está entre 3.2 y 9.3 km ($x = 5.92 \pm 1.9$) (ver Figura 1, capítulo 1). Los fragmentos corresponden a remanentes de bosque original con algún grado de intervención humana o bosques que resultaron de la sucesión secundaria luego del abandono de cafetales o pastizales desde hace más de 30 años atrás.

2.2. Muestreo de interacciones.

Los datos se recopilieron entre noviembre de 2021 y octubre de 2022 durante los que se realizaron al menos cuatro salidas de campo a cada uno de los fragmentos seleccionados. En cada fragmento se estableció una parcela circular de 50 m de radio ($\sim 7850 \text{ m}^2$). En cada parcela registramos las visitas de los colibríes a las flores usando múltiples cámaras en modo de lapso de tiempo (tomando una imagen cada medio segundo), ubicadas entre 0,5 y 1,5 m de parches de flores identificadas en la parcela. Se instalaron hasta 10 cámaras durante cada día de muestreo, dependiendo de la disponibilidad de flores accesibles. Se instalaron cámaras en flores que correspondieron a una amplia variedad de morfologías para maximizar el registro de la oferta floral accesible a los colibríes (Maruyama *et al.*, 2014). Los registros de video se extendieron hasta completar al menos ocho horas por cada especie de planta en cada fragmento. Cuando no fue posible realizar grabaciones de las flores, se realizaron observaciones directas con la ayuda de binoculares. Con base en estos registros se construyeron matrices de adyacencia ponderadas, con las especies de colibríes en las columnas y las especies de plantas en las filas sobre las cuales se basaron los análisis de redes. En todas las redes usamos el número de total de flores visitadas durante el tiempo de muestreo acumulado en cada especie de planta, como estimador de la fuerza de la interacción entre cada par de especies. Con base en estas matrices, se evaluaron

parámetros a nivel comunitario como descriptores de las redes de cada fragmento (Blüthgen *et al.*, 2008,). En cada caso se calculó: (1) la especialización complementaria (H_2'), la cual indica el grado de diferenciación de nicho entre las especies que participan en la red, y puede ser usada para comparar diferentes redes y describir si éstas están conformadas principalmente por especies especialistas o generalistas (Blüthgen *et al.*, 2006); ésta especialización H_2' , varía entre 0 (redes conformadas por generalistas) y 1 (redes conformadas por especies especialistas); y (2) la modularidad, que fue estimada con el parámetro *Quantitative Modularity* (Q), el cual varía entre 0 (no modular) hasta 100 (completamente modular). En este caso, los valores para cada red fueron calculados utilizando el algoritmo DIRTLPWb+ (Beckett, 2016). Para poner a prueba la significancia de las métricas obtenidas se utilizaron modelos nulos Tipo I (Delmas *et al.*, 2019), comparando las métricas observadas con las obtenidas en 1000 redes de interacción aleatorias obtenidas con el método de Patefield (1981) para generar modelos nulos (Dormann *et al.*, 2008). Estos análisis se realizaron en el paquete “Bipartite” (Dormann *et al.*, 2009) en el lenguaje de programación R (R Core Team, 2023)

2.3. Estructura espacial de las interacciones y efectos del cambio del paisaje.

La estructura espacial de las interacciones se describió con base en el análisis de la “Metared”. Inicialmente, construimos una Metared que consistió en una matriz de interacciones pareadas (“*pairwise interactions*”) por fragmento de bosque, en la que usamos la frecuencia de cada interacción como estimador del peso de cada interacción (Dormann *et al.*, 2009; Dormann *et al.*, 2017); esta red fue analizada con base en los parámetros descritos en la sección anterior. Evaluamos la modularidad (Q) como indicadora de la existencia de sub-conjuntos de interacciones propios de cada uno de los fragmentos, revelando una estructura espacial modular las

interacciones (Emer *et al.*, 2018). En adición, evaluamos la centralidad por grado (*Degree centrality* - DC), definida como el número de fragmentos en los que una interacción ocurre y la centralidad por intermediación ponderada (*Weighted Betweenness centrality* - WBC) como una medida de la proporción de enlaces directos entre un par de nodos y puede ser usado como un *proxi* para identificar las interacciones que más contribuyen a la conectividad funcional a escala del paisaje (Emer *et al.*, 2018). Estos análisis fueron realizados en el paquete “Bipartite” (Dormann *et al.*, 2009) en el lenguaje de programación R (R Core Team, 2023)

Para complementar los análisis anteriores, evaluamos la *beta-diversidad* de las interacciones entre fragmentos utilizando el índice de disimilaridad de *Bray-Curtis* (Anderson *et al.*, 2011), el cual fue calculado con el paquete “Betapart” (Baselga & Orme, 2012). Posteriormente, usamos modelos de regresión lineal múltiple para evaluar los efectos de la transformación del paisaje, el recambio de plantas, el recambio de colibríes y la distancia geográfica sobre el recambio de interacciones. Todos los análisis fueron realizados en el lenguaje de programación R (R Core Team, 2023).

2.4. Interconexión de las redes entre fragmentos y papel (rol) de los colibríes como conectores entre fragmentos.

La conexión entre las redes de cada uno de los fragmentos estudiados con los demás fue analizada desde la perspectiva de las redes multicapa (Pilosof *et al.*, 2017; Hutchinson *et al.*, 2019; Frydman *et al.*, 2023a). Estos análisis se basan en una matriz de super-adyacencia (SAM) en la que, además de las interacciones que ocurren en cada red (*intra-layer interactions*), se incluyen las interacciones que ocurren entre redes. Estas interacciones entre redes son llevadas a cabo por

algunas especies, que se asume que se pueden mover por el paisaje conectando poblaciones que ocupan diferentes fragmentos (*inter-layer interactions*) (Pilosof *et al.*, 2017). Para la obtención de la SAM a partir de las matrices de cada fragmento creamos inicialmente una red multicapa con la función *create_multilayer_network* en el paquete “emln” (Frydman *et al.*, 2023b) en el lenguaje de programación R (R Core Team, 2023). Para este proceso seleccionamos cuáles fueron los colibríes que ocuparon más de un fragmento, y a éstos los definimos como nodos inter-capa dada su alta movilidad a través del paisaje. Se utilizó la distancia entre fragmentos como peso, asumiendo que cuanto más lejanos están dos fragmentos, el papel (rol) de las especies de colibríes como conectoras es más importante. Finalmente utilizamos la función *getsam* para obtener la matriz de superadyacencia. Con base en la SAM, comparamos la composición de los módulos de interacciones y su persistencia en los diferentes fragmentos con las funciones *run_infomap_multilayer* del paquete “infomapecology” (Pilosof, 2023). Finalmente, estimamos la importancia de los nodos inter-capa con base en centralidad de vector propio (*Eigencentality*) de cada especie de colibrí (De Domenico *et al.*, 2015); valores altos de *Eigencentality* indican que un nodo está conectado a otros nodos que a su vez son muy relevantes; considerándose una generalización de la centralidad de grado (De Domenico *et al.*, 2015). Finalmente, evaluamos si la importancia de los colibríes está relacionada con algún rasgo morfológico o con su abundancia en el paisaje, para lo cual usamos regresiones simples en las que incluimos el peso corporal (*W*) y la longitud del pico (*BL*) de cada especie de colibrí como variables predictoras. Estas medidas fueron obtenidas a partir de datos de colecta y mediciones directas sobre al menos tres especímenes depositados en la colección ornitológica de la Universidad del Valle y complementados con literatura disponible (Zanata *et al.*, 2018).

3. RESULTADOS

Registramos un total 2112 visitas florales distribuidas en 84 interacciones (*pairwise interactions*) colibrí-planta en las redes de los cinco fragmentos de bosque estudiados, en las que participaron 17 especies de colibríes y 33 especies de plantas. La red agregada fue significativamente más especializada ($H_2' = 0.61$, $p=0.000$) y modular ($Q=0.57$, $p=0.000$) con respecto a los modelos nulos. Todas las redes analizadas en los diferentes fragmentos fueron también significativamente especializadas ($H_2' = 7.0 \pm 0.13$) y modulares ($Q=0.55 \pm 0.05$), presentando entre tres y cinco módulos de interacción en cada fragmento ($\chi = 4.20 \pm 0.84$).

3.1. Estructura espacial de las interacciones.

Los análisis de la Metared de interacciones reflejan una modularidad estadísticamente significativa ($Q = 0.67$, $p=0.000$) en la que cada fragmento presenta su propio conjunto de interacciones, formando módulos bien diferenciados y con solo algunas interacciones compartidas entre fragmentos (Figura 1). Entre las interacciones presentes en la Metared, los mayores valores de centralidad por grado y por intermediación corresponden a las interacciones *Chlorostilbon melanorhynchus* – *Besleria delvillari* ($DC = 4$, $WBC= 0.41$), *Haplophaedia aureliae* – *Renealmia lingulata* ($DC = 2$, $WBC= 0.19$) y *Phaethornis guy* – *Heliconia burleana* ($DC = 3$, $WBC= 0.06$).

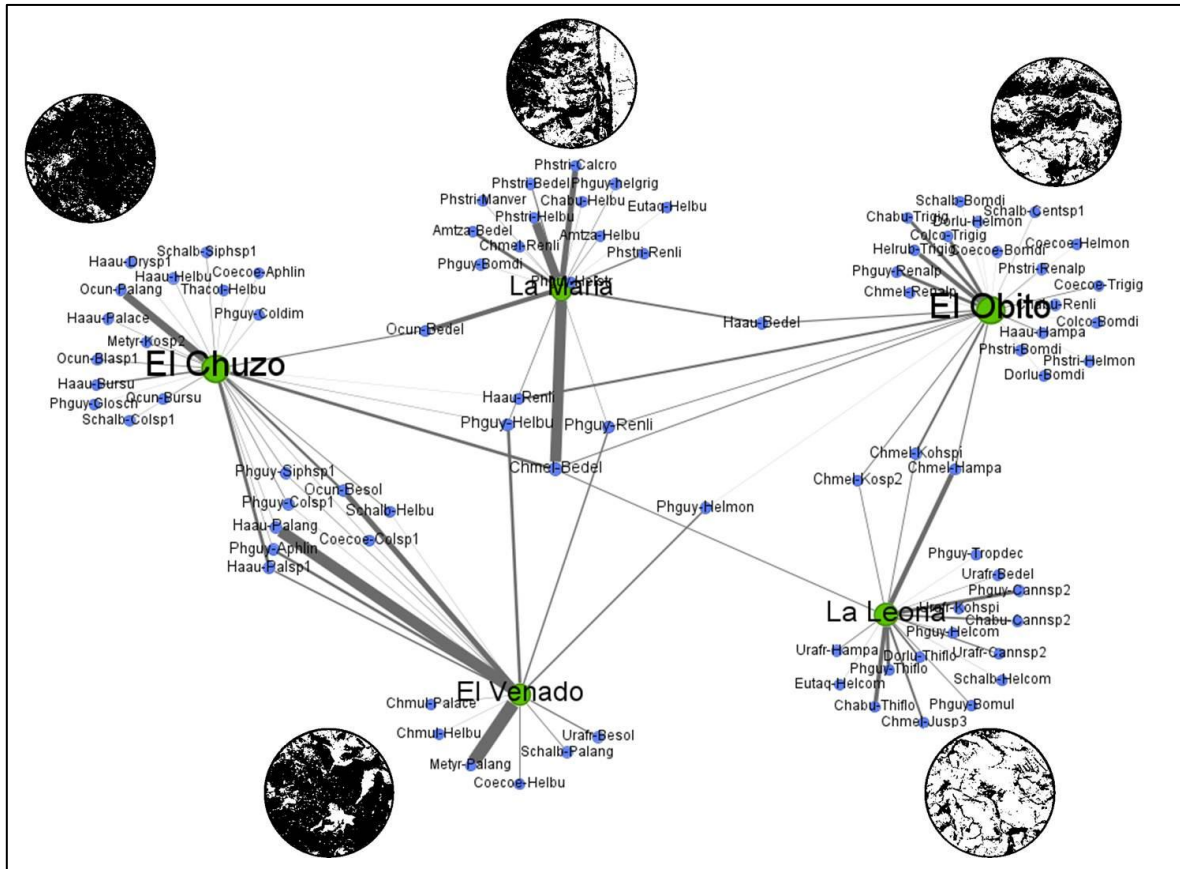


Figura 1. Diagrama de grafos de la metared de interacciones colibrí-planta en los cinco fragmentos estudiados (nodos verdes) entre los cuales existe una distribución de las interacciones (nodos azules) que configura módulos asociados a cada fragmento (ver la identidad de cada interacción en la Tabla S1). Se presentan en los círculos las condiciones del paisaje alrededor de cada fragmento, representando la proporción de coberturas “bosque” (negro) o “no bosque” (blanco).

Asimismo, cuando evaluamos la disimilaridad en las interacciones entre fragmentos encontramos diferencias altas entre todos los pares de redes evaluados ($Bray\ Curtis = 0.93 \pm 0.06$) y una disimilaridad total entre múltiples sitios de 0.94 (Baselga & Orme, 2012). Estos valores de disimilaridad no presentaron ninguna relación significativa ni con la distancia geográfica ($R^2_{aj} = 0.04$; $p < 0.28$) ni con la diferencia en la cantidad de bosque en el paisaje de los fragmentos

comparados ($R^2_{aj} = 0.20$; $p < 0.08$), pero si con el recambio de especies de plantas entre fragmentos ($R^2_{aj} = 0.79$; $p < 0.0003$). En este sentido, la regresiones múltiples sugieren que el recambio de plantas tiene una mayor influencia sobre el recambio de interacciones con respecto a otras variables evaluadas ($R^2_{aj} = 0.84$)

3.2. Interconexión de las redes entre fragmentos.

Los análisis de redes multicapa lograron identificar 18 módulos de interacciones a partir de la *SAM*. Las comparaciones entre fragmentos muestran que las redes de cada fragmento, no solo comparten pocas interacciones entre sí, sino que además difieren en la composición de los módulos que conforman los pares de especies que interactúan con mayor frecuencia dentro de cada fragmento, revelando una estructura de la comunidad que es diferente en cada caso (Figura 2).

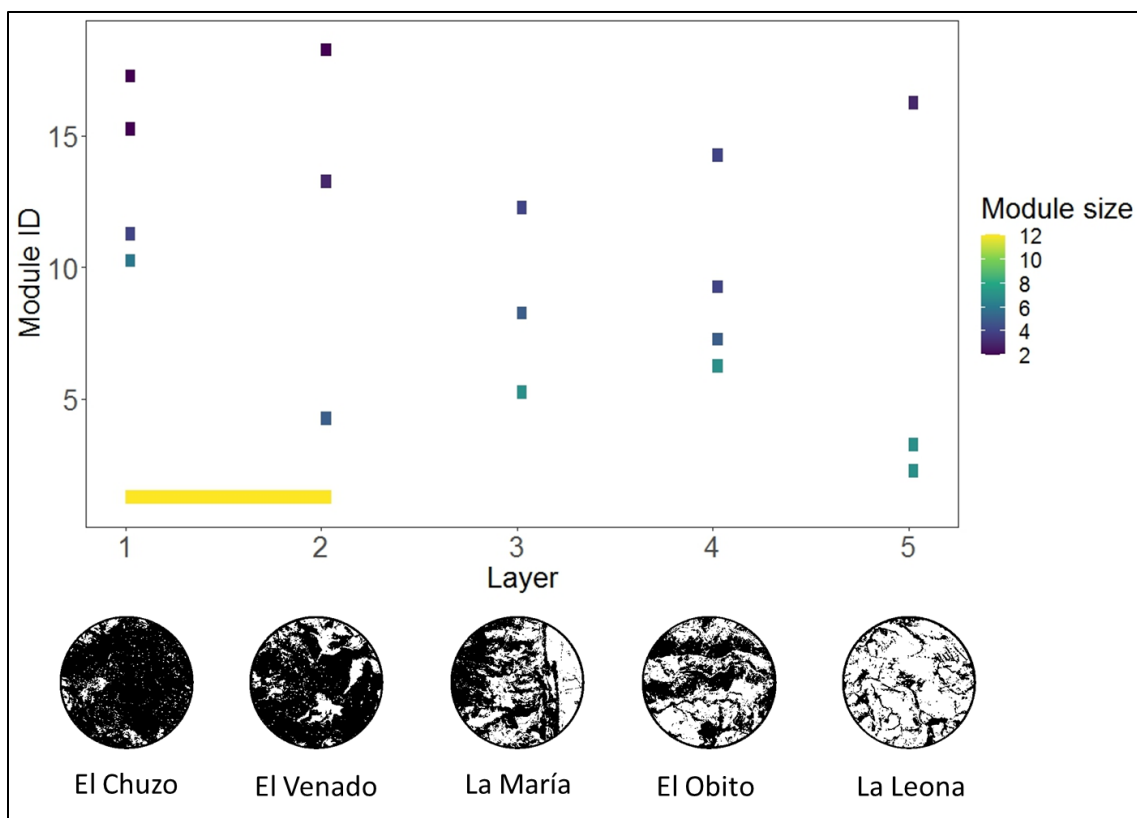


Figura 2. Persistencia de los módulos de interacciones colibrí-planta entre los diferentes fragmentos del paisaje estudiado (1 = El Chuzo, 2 = El Venado, 3: La María, 4 = El Obito, 5 = La Leona). La gráfica muestra diferencias en la composición de los módulos que se conforman en las redes de cada fragmento. Los colores de las barras indican el número de especies que hacen parte de cada uno de los módulos diferenciados

En cuanto al papel de los colibríes como conectores entre redes, *Phaethornis guy* es la especie con mayores auto-valores de centralidad (*Eigencentrality* = 1.0) en la red multicapa, junto con *Haplophaedia aureliae* (*Eigencentrality* = 0.37) y *Chlorostilbon melanorhynchus* (*Eigencentrality* = 0.36). Los valores de centralidad (*Eigencentrality*) de los nodos inter-capa, están relacionados con la abundancia total de cada especie de colibrí en el paisaje y ($R^2_{aj} = 0.79$; $p < 0.0001$) pero no con el tamaño ($R^2_{aj} = 0.0$; $p = 0.84$), ni la longitud del pico del colibrí ($R^2_{aj} = 0.0$; $p = 0.97$) (Figura S2)

4. DISCUSIÓN

Este estudio encontró evidencia que la fragmentación de los paisajes andinos tropicales tiene como consecuencia, no solo la pérdida de especies, sino también un empobrecimiento de las interacciones bióticas a escala local y del paisaje (Emer *et al.*, 2018). Los análisis de beta-diversidad de las interacciones nos sugieren, además, que la Metared en el paisaje está también fragmentada, lo cual se refleja en que cada fragmento tiene su propio conjunto de interacciones. Este proceso también es evidente cuando la mayoría de los módulos identificados en el análisis de red multicapa no persisten entre fragmentos, con excepción de un subconjunto de especies que interactúan en los fragmentos con mayor cobertura de bosque en el paisaje alrededor, como se observó en el resultado de la persistencia de los módulos en los diferentes fragmentos (Figura 2). De hecho se interpreta que estas excepciones podrían considerarse un remanente de la red de interacciones antes que ocurriera la fragmentación y de la cual aún quedan vestigios en los fragmentos más grandes (El Chuzo y El Venado). Este patrón de organización espacial se ha descrito en otros paisajes fragmentados, en los que se ha demostrado que las interacciones pueden tener una estructura espacialmente explícita que se refleja en una estructura modular y redes pobremente conectadas (Emer *et al.*, 2018, Librán-Embú *et al.*, 2021).

Aunque los análisis de disimilaridad nos permiten inferir que existen diferencias en la composición de interacciones que ocurren en cada fragmento (Anderson *et al.*, 2011); la existencia de interacciones compartidas entre fragmentos, cuando tanto de parte del colibrí como la planta coinciden en varios de ellos, nos sugiere que existen conexiones entre las redes a escala del paisaje. Estas conexiones son posibles gracias a ciertas especies, y permite deducir que los colibríes tienen un papel muy importante, dada su capacidad de movimiento entre fragmentos de bosque transportando cargas de polen, a través de la matriz agrícola, entre varias poblaciones de

plantas aisladas geográficamente (Hadley & Betts, 2009; Morrison & Mendenhall, 2020). Por otra parte, para el caso de las plantas, su limitada capacidad de dispersión a través del paisaje agrícola se ve reflejada en el alto recambio de especies de plantas entre fragmentos ($Bray\ Curtis = 0.86 \pm 0.13$). Este resultado es relevante por cuanto sugiere que la matriz agrícola intensificada de la región cafetera estudiada constituye una barrera para especies nativas de plantas, que podrían estar enfrentando problemas para su persistencia en el paisaje como consecuencia del aislamiento de sus poblaciones (aspecto que todavía requiere estudio). Por tanto interpretamos que la beta diversidad de especies de plantas podría considerarse el principal conductor de la estructura espacial de las interacciones.

En el mismo sentido, los análisis de redes multicapa evidencian un alto recambio en la composición de los módulos de interacciones cada red, revelando también una estructura de la comunidad diferente en cada uno de los fragmentos analizados. Este mismo patrón se ha descrito en paisajes con mucha heterogeneidad en el mosaico de coberturas vegetales (Timóteo *et al.*, 2018) en el trópico africano, en donde además existe un alto recambio en los ensambles locales de especies. No obstante, cuando consideramos a los colibríes como nodos intercapa, su papel como conectores entre redes de interacción es revelado. En este caso, las especies con mayores valores de *Eigencentality* en la SAM se distinguen principalmente por ser las más abundantes en el paisaje, y tener una alta capacidad de moverse a través de él, ya sea siguiendo los corredores de bosque como es el caso de *Ph. guy* (Hadley & Betts, 2009), o atravesando la matriz agrícola, como es el caso de *Ch. melanorhynchus* (Carranza-Quiceno, Cap 2).

Aunque no encontramos una relación consistente entre los rasgos morfológicos de los colibríes y su papel como conectores de redes entre fragmentos, se ha propuesto que la composición de

rasgos funcionales puede ser afectada por los cambios en los usos del suelo y la fragmentación (Tinoco *et al.*, 2018; Hatfield *et al.*, 2018). En el paisaje estudiado, la mayoría de las especies de colibríes fueron registradas en al menos dos fragmentos; no obstante, algunas estuvieron restringidos solo a los fragmentos de mayor tamaño y con una mayor cobertura de bosques en el sector del paisaje adyacente. Es de resaltar que encontramos una relación significativa entre los valores de *Eigencentrality* de los colibríes y su abundancia relativa a nivel regional (Figura S2), la cual puede ser una buena indicadora de la capacidad de los colibríes para tolerar los cambios ambientales que suceden en los paisajes agrícolas (Hadley & Betts, 2009; Morrison & Mendenhall, 2020; Carranza-Quiceno, Cap 2). Como se resaltó arriba, en el caso de las plantas, el alto recambio de especies sugiere que existen limitaciones a la dispersión de éstas a través del paisaje, pero no obstante, la persistencia de algunas interacciones entre fragmentos; hacen evidente que, al menos en principio, las redes han estado conectadas, y que ciertas especies conectoras podrían amortiguar los efectos de la fragmentación. Aun así, este estudio presenta evidencia que la problemática de destrucción de hábitats boscosos y su consecuente fragmentación va más allá de la pérdida de especies e incluye también pérdida de la estructura de las interacciones que ocurren entre estas.

Finalmente, la baja redundancia de interacciones entre fragmentos y su alta complementariedad tiene implicaciones importantes para la conservación de la biodiversidad en los paisajes agrícolas cafeteros de los Andes centrales. Por un lado, todos los fragmentos de bosque estudiados mantienen poblaciones de plantas y aves que interactúan formando redes ecológicas propias de cada fragmento, por lo que conservar cada fragmento es completamente esencial y relevante. Por otro lado, las redes de cada fragmento podrían estar interconectadas en la medida en que los colibríes puedan moverse a través del paisaje; en este sentido, las estrategias de conservación

deben no solamente enfocarse en acciones a escala local, sino también en una recuperación de la conectividad ecológica a través de todas las estrategias posibles de la matriz agrícola (e.g. elementos conectores lineales, o más importante aún, mejora general de la calidad).

5. AGRADECIMIENTOS

El autor principal es financiado por la Corporación Universitaria Santa rosa de Cabal UNISARC (Colombia). El Posgrado en Ciencias Biología de la Universidad del Valle (Colombia) proporcionó fondos parciales para el desplazamiento a los sitios de estudios. JACQ agradece la participación de los estudiantes del Programa de Biología de UNISARC y el grupo de investigación Biología de la Conservación y Biotecnología durante la recolección de datos en campo, especialmente Samuel López, Sara Navarro, Juan David Echeverry, Julián Ricardo Henao, Ronald Moreno. De igual forma los botánicos Sthepany Quintero y Dayro Rodríguez aportaron en la determinación de las plantas. El autor agradece los valiosos comentarios de Pietro K. Maruyama y Harold Castaño durante la concepción del manuscrito y el análisis de datos.

6. LITERATURA CITADA

Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen, J.C. and Swenson, N.G. (2011), Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14: 19-28. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>

- Armenteras D, Gast F & Villareal H. (2003). Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia, *Biological Conservation* 113(2): 245-256. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00359-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00359-2).
- Bates D, Martin Maechler, Ben Bolker, Steve Walker. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01.
- Baselga A & Orme DL. (2012). betapart: An R package for the study of beta Diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 808–812
- Beckett, S.J. (2016). Improved community detection in weighted bipartite networks. *Royal Society open science*, 3(1), 140536.
- Blüthgen N, Menzel F & Blüthgen N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology* 6: 9.
- Blüthgen, N., Freund, J., Vazquez, D.P. & Menzel, F. (2008). What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology*, 89, 3387–3399.
- Burkle LA, Myers JA & Belote RT. (2016). The beta-diversity of species interactions: Untangling the drivers of geographic variation in plant-pollinator diversity and function across scales. *Am J Bot*; 103(1):118-128. doi:10.3732/ajb.1500079

Carranza-Quiceno, JA., Castaño, JH & Henao-Isaza, JR (2018). Avifauna de un paisaje rural heterogéneo en Risaralda, Cordillera Central de Colombia. *Biota Colombiana* 19: 92-104

Castaño, JH, Carranza-Quiceno, JA & Pérez-Torres, J. (2020). Bat-fruit networks structure resist habitat modification but species roles change in the most transformed habitats. *Acta Oecologica* 105: 103550

Carstensen DW, Sabatino M, Trøjelsgaard K & Morellato LPC. (2014). Beta Diversity of Plant-Pollinator Networks and the Spatial Turnover of Pairwise Interactions. *PLoS ONE* 9(11): e112903. doi:10.1371/journal.pone.0112903

Cuatrecasas, J. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Rev. Acad. Col. Cs. Ex. Fis. Nat.* 10 (40):221-268. 1958.

De Domenico, M., Sole-Ribalta, A., Omodei, E., Gomez, S. & Arenas, A. (2015). Ranking in interconnected multilayer networks reveals versatile nodes. *Nature Communications*. 6, 6868.

Delmas, E., Besson, M., Brice, M.-H., Burkle, L.A., Dalla Riva, G.V., Fortin, M.-J., Gravel, D., Guimarães, P.R., Jr., Hembry, D.H., Newman, E.A., Olesen, J.M., Pires, M.M., Yeakel, J.D. & Poisot, T. (2019), Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, 94: 16-36. <https://doi.org/10.1111/brv.12433>

Dormann, C. F., Gruber, B. & Fruend, J. (2008). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*, 8(2), 8-11.

Dormann, C.F., Fruend, J., Bluethgen, N. & Gruber B. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2, 7-24.

Dormann, C. F., Frund, J. & Schaefer, H. M. (2017). Identifying causes of patterns in ecological networks: opportunities and limitations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48, 559–584.

Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND. (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 5: 558–67

Emer, C., Galetti, M., Pizo, M.A., Guimarães, P.R., Jr., Moraes, S., Piratelli, A. & Jordano, P. (2018), Seed-dispersal interactions in fragmented landscapes – a metanetwork approach. *Ecology Letters*, 21: 484-493. doi:10.1111/ele.12909

Fahrig, L., (2013). Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*. 40, 1649–1663. <https://doi.org/10.1111/jbi.12130>.

Fahrig, L. (2017). Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 48:1–23.

Ferreira, P. A., Boscolo, D., Lopes, L. E., Carvalheiro, L. G., Biesmeijer, J. C., da Rocha, P. L. B., & Viana, B. F. (2020). Forest and connectivity loss simplify tropical pollination networks. *Oecologia*, 192(2), 577-590.

Frydman, N., Freilikhman, S., Talpaz, I., & Pilosof, S. (2023a). Practical guidelines and the EMLN R package for handling ecological multilayer networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 14, 2964–2973. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.14225>

Frydman N, Pilosof S, Freilikhman S (2023b). `_emln`: A package to organize, handle, and explore ecological multilayer networks_. R package version 1.0, <https://ecological-complexity-lab.github.io/emln_package/index.html>.

Graham, C. H., Parra, J. L., Tinoco, B. A., Stiles, F. G. & McGuire, J. A. (2012). Untangling the influence of ecological and evolutionary factors on trait variation across hummingbird assemblages. *Ecology*, 93: S99–S111. <https://doi.org/10.1890/11-0493.1>

Guhl, A. (2008). *Café y cambio de paisaje en Colombia, 1970-2005* Fondo Editorial Universidad EAFIT, Banco de la República. 336 p.

Hadley, AS. & Betts, MG. (2009). Tropical deforestation alters hummingbird movement patterns. *Biology Letters*, 5(2): 207-210.

Hadley, A.S., Frey, S.J.K., Robinson, W.D. & Betts, M.G. (2017), Forest fragmentation and loss reduce richness, availability, and specialization in tropical hummingbird communities. *Biotropica*, 50: 74-83. <https://doi.org/10.1111/btp.12487>

Hagen, M., W. D. Kissling, C. Rasmussen, M. A. M. De Aguiar, L. E. Brown, D. W. Carstensen, I. Alves-Dos-Santos, Y. L. Dupont, F. K. Edwards, J. Genini, P. R. Guimarães Jr., G. B. Jenkins, P. Jordano, M. E. Kaiser-Bunbury, Christopher N. Ledger, K. P. Maia, F. M. D. Marquitti, Ó. McLaughlin, L. P. C. Morellato, E. J. O’Gorman, K. Trøjelsgaard, J. M. Tylianakis, M. M. Vida, G. Woodward & J. M. Olesen. (2012). Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world. *Advances of Ecological Research*, (46): 89-210.

Hatfield, J.H., Harrison, M.L. & Banks-Leite, C. (2018). Functional Diversity Metrics: How They Are Affected by Landscape Change and How They Represent Ecosystem Functioning in the Tropics. *Current Landscape Ecology*, 3, 35–42. <https://doi.org/10.1007/s40823-018-0032->

Hutchinson MC, Bramon Mora B, Pilosof S, Barner A, Kéfi S, Thébault E, Jordano P & Stouffer D. (2019). Seeing the forest for the trees: Putting multilayer networks to work for community ecology. *Functional Ecology*, 33:206–217. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13237>

Kraft , N. J. B. , L. S. Comita , J. M. Chase , N. J. Sanders , N. G. Swenson , T. O. Crist , J. C. Stegen , *et al* . (2011). Disentangling the drivers of beta diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science*, 333: 1755 – 1758.

Leibold, M. & Chase, J. (2017). Metacommunity ecology. *Monographs in Population Biology*. Princeton University Press. 504 pp.

Librán-Embid, F., Grass, I., Emer, C., Ganuza, C. & Tschardtke, T. (2021) A plant–pollinator metanetwork along a habitat fragmentation gradient. *Ecology Letters*, 24: 2700–2712.
<https://doi.org/10.1111/ele.13892>

Maruyama PK, Vizentin-Bugoni J, Oliveira GM, Oliveira PE & Dalsgaard B. (2014) Morphological and spatio-temporal mismatches shape a Neotropical savanna plant hummingbird network. *Biotropica*, 46: 740–747.

Mcmullan M, Quevedo A. & Donegan TM. (2011). *Guía de campo de las Aves de Colombia*. Colombia: Fundación ProAves. 221 pp.

Memmott J, Waser NM, Price MV. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of Royal Society B*, 271: 2605–11

Morrison B & CD Mendenhall. (2020). Hummingbird–plant interactions are more specialized in forest compared to coffee plantations. *Diversity* 12, 126. doi:10.3390/d12040126

Haddad N. M., L. A. Brudvig, J. Clobert, K. F. Davies, A. Gonzalez, R. D. Holt, T. E. Lovejoy, J. O. Sexton, M. P. Austin, C. D. Collins, W. M. Cook, E. I. Damschen, R. M. Ewers, B. L. Foster, C. N. Jenkins, A. J. King, W. F. Laurance, D. J. Levey, C. R. Margules, B. A. Melbourne, A. O. Nicholls, J. L. Orrock, D.-X. Song, J. R. Townshend. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth’s ecosystems. *Science Advances*. 1, e1500052

- Ocampo-López, Olga Lucía, Castañeda-Peláez, Karen, & Vélez-Upegui, Jorge Julián. (2017). Caracterización de los ecotopos cafeteros colombianos en el Triángulo del Café. *Perspectiva Geográfica*, 22(1): 89-108. <https://doi.org/10.19053/01233769.6100>
- Patefield WM. (1981). Algorithm AS 159: An efficient method of generating random RxC tables with given row and column totals. *Journal of the Royal Statistical Society*, 30: 91–97.
- Philpott, S.M., Arendt, W.J., Armbrrecht, I., Bichier, P., Diestch, T.V., Gordon, C., Greenberg, R., Perfecto, I., Reynoso-Santos, R., Soto-Pinto, L., Tejeda-Cruz, C., Williams-Linera, G., Valenzuela, J. & Zolotoff, J.M., (2008). Biodiversity loss in Latin American coffee landscapes: review of the evidence on ants, birds, and trees. *Conservation Biology*, 22: 1093 – 1105.
- Pilosof S. (2023). *_infomapecology: Community Detection using Infomap, Inspired by Ecological Networks_*. R package version 2.0, <https://github.com/Ecological-Complexity-Lab/infomap_ecology_package>.
- Pilosof, S., Porter, M. A., Pascual, M. & Kéfi, S. (2017). The multilayer nature of ecological networks. *Nature Ecology and Evolution*, 1: 101.
- Poisot, T., Stouffer, D.B. and Gravel, D. (2015). Beyond species: why ecological interaction networks vary through space and time. *Oikos*, 124: 243-251. <https://doi.org/10.1111/oik.01719>
- R Core Team (2023). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>.

Stiles, F. G. (1975). Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology*, 56: 285–301. (doi:10.2307/1934961)

Stouffer, P. C. & Bierregaard, R. O. (1995). Effects of forest fragmentation on understory hummingbirds in Amazonian Brazil. *Conservation Biology*. 9, 1085–1094. (doi:10.1046/j.1523-1739.1995.9051085.x)

Timóteo, S., Correia, M., Rodriguez-Echeverra, S., Freitas, H., & Heleno, R. (2018). Multilayer networks reveal the spatial structure of seed-dispersal interactions across the great rift landscapes. *Nature Communications*, 9: 140.

Tinoco, B.; Graham, C.H.; Aguilar, J.M. & Schleuning M. (2017). Effects of hummingbird morphology on specialization in pollination networks vary with resource availability. *Oikos*, 126: 52–60

Tinoco BA, Santillán VE, Graham CH. (2018). Land use change has stronger effects on functional diversity than taxonomic diversity in tropical Andean hummingbirds. *Ecology and Evolution*; 00:1–13. <https://doi.org/10.1002/ece3.3813>

Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I & Thies C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8: 857–874.

Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batary, P., ... & Ewers, R. M. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87(3): 661-685.

Tylianakis, J.M., Laliberté, E., Nielsen, A., Bascompte, J., (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, 143: 2270–2279.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.004>.

Tylianakis J.M. & Morris R.J. (2017). Ecological networks across environmental gradients. *Annual Reviews in Ecology, Evolution and Systematics*, 48: 25–48

Zanata, T. B., Dalsgaard, B., Rahbek, C., & Varassin, I. G. (2018). Bill measurements of hummingbirds in the network database. Fileset. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.6151196.v2>

7. MATERIAL SUPLEMENTARIO

Tabla S1. Interacciones (*Pairwise interactions*) entre colibríes y plantas en cinco fragmentos de bosque de una región agrícola cafetera de los Andes colombianos centrales.

	Colibrí	Planta	ID Interacción	Frec.
1	<i>Amazilia tzacalt</i>	<i>Besleria delvillari</i>	Amtza-Bedel	37
2	<i>Amazilia tzacalt</i>	<i>Heliconia cf. burleana</i>	Amtza-Helbu	7
3	<i>Chaetocercus mulsant</i>	<i>Heliconia cf. burleana</i>	Chmul-Helbu	3
4	<i>Chaetocercus mulsant</i>	<i>Palicourea acetosoides</i>	Chmul-Palace	5
5	<i>Chalybura buffonii</i>	<i>Canna sp2</i>	Chabu-Cannsp2	24
6	<i>Chalybura buffonii</i>	<i>Heliconia cf. burleana</i>	Chabu-Helbu	4
7	<i>Chalybura buffonii</i>	<i>Renealmia ligulata</i>	Chabu-Renli	2
8	<i>Chalybura buffonii</i>	<i>Thibaudia cf. floribunda</i>	Chabu-Thiflo	50
9	<i>Chalybura buffonii</i>	<i>Trichanthera gigantea</i>	Chabu-Trigig	38
10	<i>Chlorostilbon melanorhynchus</i>	<i>Besleria delvillari</i>	Chmel-Bedel	192
11	<i>Chlorostilbon melanorhynchus</i>	<i>Hammelia patens</i>	Chmel-Hampa	73
12	<i>Chlorostilbon melanorhynchus</i>	<i>Justicia sp3</i>	Chmel-Jusp3	26
13	<i>Chlorostilbon melanorhynchus</i>	<i>Kohleria sp2</i>	Chmel-Kosp2	23
14	<i>Chlorostilbon melanorhynchus</i>	<i>Kohleria spicata</i>	Chmel-Kohspi	39
15	<i>Chlorostilbon melanorhynchus</i>	<i>Renealmia cf. alpinia</i>	Chmel-Renalp	3
16	<i>Chlorostilbon melanorhynchus</i>	<i>Renealmia ligulata</i>	Chmel-Renli	3
17	<i>Coeligena coeligena</i>	<i>Aphelandra linguabovis</i>	Coecoe-Aphlin	4
18	<i>Coeligena coeligena</i>	<i>Bomarea diffracta</i>	Coecoe-Bomdi	1
19	<i>Coeligena coeligena</i>	<i>Columnea sp1</i>	Coecoe-Colsp1	10
20	<i>Coeligena coeligena</i>	<i>Heliconia cf. burleana</i>	Coecoe-Helbu	12

21	<i>Coeligena coeligena</i>	<i>Heliconia cf. montana</i>	Coecoe-Helmon	1
22	<i>Coeligena coeligena</i>	<i>Trichanthera gigantea</i>	Coecoe-Trigig	10
23	<i>Colibri coruscans</i>	<i>Bomarea diffracta</i>	Colco-Bomdi	1
24	<i>Colibri coruscans</i>	<i>Trichanthera gigantea</i>	Colco-Trigig	40
25	<i>Doryfera ludovicae</i>	<i>Bomarea diffracta</i>	Dorlu-Bomdi	2
26	<i>Doryfera ludovicae</i>	<i>Heliconia cf. montana</i>	Dorlu-Helmon	1
27	<i>Doryfera ludovicae</i>	<i>Thibaudia cf. floribunda</i>	Dorlu-Thiflo	23
28	<i>Eutoxeres aquila</i>	<i>Heliconia cf. burleana</i>	Eutaq-Helbu	2
29	<i>Eutoxeres aquila</i>	<i>Heliconia cf. combinata</i>	Eutaq-Helcom	3
30	<i>Haplopaedia aureliae</i>	<i>Besleria delvillari</i>	Haau-Bedel	41
31	<i>Haplopaedia aureliae</i>	<i>Burmeinstera succulenta</i>	Haau-Bursu	20
32	<i>Haplopaedia aureliae</i>	<i>Drymonia sp1</i>	Haau-Drysp1	3
33	<i>Haplopaedia aureliae</i>	<i>Hammelia patens</i>	Haau-Hampa	10
34	<i>Haplopaedia aureliae</i>	<i>Heliconia cf. burleana</i>	Haau-Helbu	5
35	<i>Haplopaedia aureliae</i>	<i>Palicourea acetosoides</i>	Haau-Palace	5
36	<i>Haplopaedia aureliae</i>	<i>Palicourea angustifolia</i>	Haau-Palang	140
37	<i>Haplopaedia aureliae</i>	<i>Palicourea sp1</i>	Haau-Palsp1	58
38	<i>Haplopaedia aureliae</i>	<i>Renealmia ligulata</i>	Haau-Renli	29
39	<i>Heliodoxa rubinoides</i>	<i>Trichanthera gigantea</i>	Helrub-Trigig	50
40	<i>Metallura tyrianthina</i>	<i>Kohleria sp2</i>	Metyr-Kosp2	8
41	<i>Metallura tyrianthina</i>	<i>Palicourea angustifolia</i>	Metyr-Palang	155
42	<i>Ocreatus underwoodii</i>	<i>Besleria cf. solanoides</i>	Ocun-Besol	95
43	<i>Ocreatus underwoodii</i>	<i>Besleria delvillari</i>	Ocun-Bedel	70
44	<i>Ocreatus underwoodii</i>	<i>Blackea sp1</i>	Ocun-Blasp1	10
45	<i>Ocreatus underwoodii</i>	<i>Burmeinstera succulenta</i>	Ocun-Bursu	5
46	<i>Ocreatus underwoodii</i>	<i>Palicourea angustifolia</i>	Ocun-Palang	91

47	<i>Phaethornis guy</i>	<i>Aphelandra linguabovis</i>	Phguy-Aphlin	38
48	<i>Phaethornis guy</i>	<i>Bomarea diffracta</i>	Phguy-Bomdi	3
49	<i>Phaethornis guy</i>	<i>Bomarea multiflora</i>	Phguy-Bomul	10
50	<i>Phaethornis guy</i>	<i>Canna sp2</i>	Phguy-Cannsp2	41
51	<i>Phaethornis guy</i>	<i>Columnnea dimidiata</i>	Phguy-Coldim	4
52	<i>Phaethornis guy</i>	<i>Columnnea sp1</i>	Phguy-Colsp1	13
53	<i>Phaethornis guy</i>	<i>Glossoloma cf. schultzei</i>	Phguy-Glosch	2
54	<i>Phaethornis guy</i>	<i>Heliconia cf. burleana</i>	Phguy-Helbu	50
55	<i>Phaethornis guy</i>	<i>Heliconia cf. combinata</i>	Phguy-Helcom	5
56	<i>Phaethornis guy</i>	<i>Heliconia cf. montana</i>	Phguy-Helmon	21
57	<i>Phaethornis guy</i>	<i>Heliconia cf. stricta</i>	Phguy-Helstr	38
58	<i>Phaethornis guy</i>	<i>Heliconia griggsiana</i>	Phguy-helgrig	7
59	<i>Phaethornis guy</i>	<i>Renealmia cf. alpinia</i>	Phguy-Renalp	37
60	<i>Phaethornis guy</i>	<i>Renealmia ligulata</i>	Phguy-Renli	36
61	<i>Phaethornis guy</i>	<i>Siphocampylus sp1</i>	Phguy-Siphsp1	15
62	<i>Phaethornis guy</i>	<i>Thibaudia cf. floribunda</i>	Phguy-Thiflo	40
63	<i>Phaethornis guy</i>	<i>Tropaeolum cf. deckerianum</i>	Phguy-Tropdec	2
64	<i>Phaethornis striigularis</i>	<i>Besleria delvillari</i>	Phstri-Bedel	15
65	<i>Phaethornis striigularis</i>	<i>Bomarea diffracta</i>	Phstri-Bomdi	2
66	<i>Phaethornis striigularis</i>	<i>Calathea cf. crotalifera</i>	Phstri-Calcro	70
67	<i>Phaethornis striigularis</i>	<i>Heliconia cf. burleana</i>	Phstri-Helbu	103
68	<i>Phaethornis striigularis</i>	<i>Heliconia cf. montana</i>	Phstri-Helmon	1
69	<i>Phaethornis striigularis</i>	<i>Mandevilla cf. veraguensis</i>	Phstri-Manver	5
70	<i>Phaethornis striigularis</i>	<i>Renealmia cf. alpinia</i>	Phstri-Renalp	6
71	<i>Phaethornis striigularis</i>	<i>Renealmia ligulata</i>	Phstri-Renli	17
72	<i>Schistes albogularis</i>	<i>Bomarea diffracta</i>	Schalb-Bomdi	2

73	<i>Schistes albogularis</i>	<i>Centropogon sp1</i>	Schalb-Centsp1	4
74	<i>Schistes albogularis</i>	<i>Columnnea sp1</i>	Schalb-Colsp1	4
75	<i>Schistes albogularis</i>	<i>Heliconia cf. burleana</i>	Schalb-Helbu	13
76	<i>Schistes albogularis</i>	<i>Heliconia cf. combinata</i>	Schalb-Helcom	3
77	<i>Schistes albogularis</i>	<i>Palicourea angustifolia</i>	Schalb-Palang	10
78	<i>Schistes albogularis</i>	<i>Siphocampylus sp1</i>	Schalb-Siphsp1	7
79	<i>Thalurania colombica</i>	<i>Heliconia cf. burleana</i>	Thacol-Helbu	3
80	<i>Uranomitra franciae</i>	<i>Besleria cf. solanoides</i>	Urafr-Besol	16
81	<i>Uranomitra franciae</i>	<i>Besleria delvillari</i>	Urafr-Bedel	6
82	<i>Uranomitra franciae</i>	<i>Canna sp2</i>	Urafr-Cannsp2	16
83	<i>Uranomitra franciae</i>	<i>Hammelia patens</i>	Urafr-Hampa	10
84	<i>Uranomitra franciae</i>	<i>Kohleria spicata</i>	Urafr-Kohspi	3

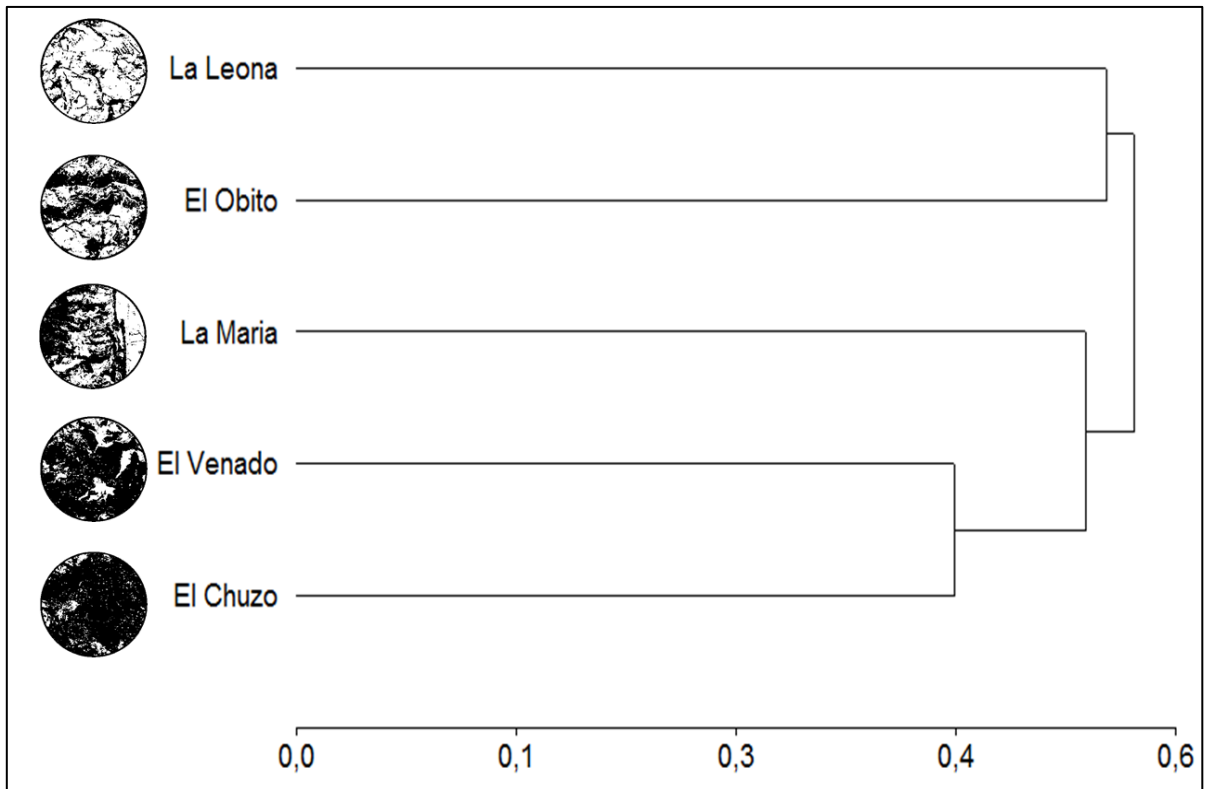


Figura S1. Análisis de agrupamiento con base en la composición de interacciones (*pairwise interactions*) de los fragmentos de bosque estudiados. La similitud en las interacciones podría estar relacionada con la proporción de bosques en el paisaje alrededor de cada fragmento (parte negra en los círculos de la izquierda).

Tabla S2. Rasgos funcionales y valores de centralidad en la Metared de las diferentes especies de colibríes presentes en los fragmentos estudiados. Los rasgos funcionales se presentan como valores estandarizados.

Especie de colibrí	Abundancia	Rasgos morfológicos			Centralidad en la Metared	
		Peso corporal	Longitud del pico	Curvatura del pico	Degree	Eigencentrality
<i>Amazilia tzacalt</i>	4	-0,28	-0,09	-0,1	4	0,09
<i>Chaetocercus mulsant</i>	4	-0,74	-0,75	-0,29	4	0,05
<i>Chalybura buffonii</i>	16	0,22	0,19	-0,13	12	0,22
<i>Chlorostilbon melanorhynchus</i>	66	-0,87	-0,96	-0,39	28	0,36
<i>Coeligena coeligena</i>	13	0,8	0,89	-0,48	16	0,30
<i>Colibri coruscans</i>	3	0,85	0,17	-0,21	4	0,05
<i>Doryfera ludovicae</i>	5	0,41	1,69	-0,55	8	0,14
<i>Eutoxeres aquila</i>	2	3,05	0,46	4,01	6	0,10
<i>Haplopaedia aureliae</i>	53	-0,31	-0,44	-0,46	28	0,37
<i>Heliodoxa rubinoides</i>	4	0,77	-0,03	-0,08	2	0,02
<i>Metallura tyrianthina</i>	16	-1,06	-1,31	-0,48	6	0,04
<i>Ocreatus underwoodii</i>	40	-0,9	-0,9	-0,38	16	0,16
<i>Phaethornis guy</i>	121	0,12	2,5	0,92	52	1,00
<i>Phaethornis striigularis</i>	64	-1,39	-0,14	0,2	18	0,34
<i>Schistes albogularis</i>	11	-0,87	-0,99	-0,54	18	0,33
<i>Thalurania colombica</i>	1	-0,46	-0,51	-0,06	2	0,05
<i>Uranomitra franciae</i>	7	0,03	0,07	-0,14	12	0,12

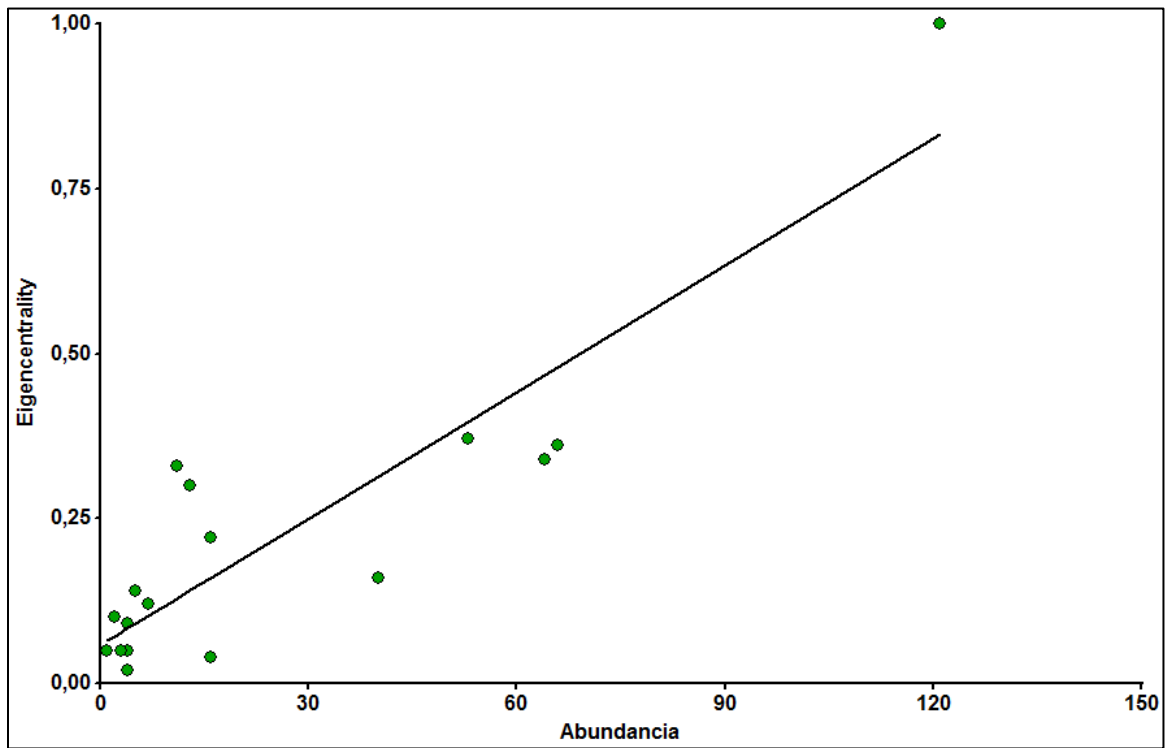


Figura S2. Relación entre los valores de *Eigencentrality* de los colibríes que actúan como nodos intercapa y su abundancia en la red multicapa ($R^2_{aj} = 0.79$; $p < 0.0001$). Los valores de abundancia son independientes de las visitas florales que realizó cada colibrí en las redes de interacciones.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN GENERAL

La ocupación humana de los paisajes andinos y la consecuente pérdida de bosque y su reemplazo por agroecosistemas cada vez más intensificados agronómicamente, ha generado cambios en la biodiversidad, tanto en la composición taxonómica y funcional de los ensambles de especies, como también en la organización de estas especies en las redes de interacciones ecológicas. Estos fenómenos requieren de una mejor comprensión de los factores que están generando estos cambios; y los gradientes de cambio ambiental, tanto a escala de hábitat como de paisaje, son escenarios útiles para entender las dinámicas de la biodiversidad en los paisajes agrícolas (Tylianakis & Morris, 2017; Pellissier *et al.*, 2017). En este trabajo abordamos este análisis a partir de la descripción de la diversidad y estructura de las redes de interacción entre colibríes y plantas, y cómo cambian éstas en respuesta a factores que actúan ya sea a escala del paisaje o del hábitat, principalmente la fragmentación de los bosques naturales y su reemplazo por agroecosistemas de café.

En el capítulo 1, se logró evidenciar como la pérdida de bosques en el paisaje tiene un efecto negativo sobre la diversidad y especialización de las redes ecológicas. Los hallazgos de esta tesis son consistentes con otros trabajos que han demostrado como los cambios ambientales afectan las redes ecológicas como consecuencia de un empobrecimiento del pool regional de especies a causa de las extinciones locales (Tylianakis & Morris, 2017). Este fenómeno es evidente en las redes ecológicas en el gradiente estudiado. En primer lugar, el empobrecimiento de especies se hace muy evidente en los fragmentos de bosque más pequeños, donde los colibríes y plantas son principalmente especies que toleran el cambio ambiental y establecen interacciones que podemos considerar generalistas dentro de las redes de interacción; esto significa que existe un mayor

oportunismo en la selección de las flores que son visitadas por los colibríes, y estos se alimentan principalmente de aquellas especies de plantas que son más abundantes en los paisajes más transformados. Por otra parte, los fragmentos pequeños y aislados tienden a estar sumidos en paisajes con menor proporción de bosque, y, además con matrices agrícolas más tecnificadas (intensificadas), factores difíciles de aislar en los contextos de fragmentación, pues a menudo son concomitantes. En las redes ecológicas analizadas, aunque es claro el efecto de factores a escala de paisaje como la fragmentación y a escala de hábitat como los cambios en las condiciones de hábitat; no es posible desengranar ambos factores (Fahrig, 2017). Un aspecto que puede ayudar a entender esta relación es el análisis de la diversidad funcional a escala local y su relación con la estructura de las redes ecológicas, para lo cual fue muy valioso el uso de modelos de ecuaciones estructurales. Así pues, esta tesis aporta a la discusión de cómo los ambientes antropogénicamente transformados pueden actuar como filtro ambiental para muchas especies que no pueden tener éxito en estos espacios, lo cual se ve reflejado en los índices de diversidad funcional de colibríes en los diferentes paisajes estudiados. En este aspecto, el uso de modelos de ecuaciones estructurales permitió establecer posibles interacciones entre estos factores que impulsan los cambios en las redes ecológicas. Todo lo anterior sugiere que los efectos de la transformación de los paisajes y los hábitats son resultado de una combinación de factores que actúan a diferentes escalas espaciales.

A escala de hábitat, se ha planteado que la especialización de las redes ecológicas está relacionada con la diversidad y abundancia de recursos (Poisot *et al.*, 2015; Rodrigues & Rodrigues, 2015; Dormann *et al.*, 2017; Tinoco *et al.*, 2017 *et al.*), sin embargo, en el capítulo 2 evidenciamos, mediante la manipulación experimental de la oferta de flores, cómo el cambio de los bosques naturales por agroecosistemas de café es el estresor más importante que afecta la estructura de

las redes ecológicas, aun con abundante y diversa oferta de recursos florales (silvestres e introducidos) en cada uno de estos hábitats. Los resultados experimentales sugieren que en los cafetales las redes ecológicas son menos especializadas con respecto a los bosques como consecuencia posiblemente del filtro ambiental que limita la presencia de varias especies de colibríes en los hábitats transformados, estando allí presentes solamente las especies que pueden tolerar el cambio en las condiciones ambientales y forrajear los recursos disponibles allí. Este es el caso de *Chlorostilbon melanorhynchus* y *Amazilia tzacalt*, los cuales son más abundantes en los cafetales con respecto a los bosques. Un aspecto adicional que desveló la presente tesis es el aumento de visitas ilegítimas (sin contacto del colibrí con las estructuras reproductivas de las flores) y a plantas exóticas en los cafetales, algo que no se había reportado previamente, lo cual nos sugiere el carácter oportunista de muchas de las interacciones que están ocurriendo allí. Es de resaltar el cambio de comportamientos de una misma especie oportunista según el hábitat, y cómo el mismo papel (rol) cambia según sea sistema natural o manejado. De particular interés *Ch. melanorhynchus* que se comportó como especialista en bosque y generalista en cafetales, lo que genera nuevas preguntas de investigación respecto a la conservación de la biodiversidad en la matriz agrícola de las regiones cafeteras; entre estas: ¿hasta dónde la cultura campesina, como el hábito de mantener jardines floreados con huertos diversos puede estar contribuyendo a mantener los colibríes que actúan como conectores entre fragmentos de bosque? ¿hasta dónde, especies eurióticas pueden o tienen capacidad de extender su nicho realizado? Hay un límite o umbral después del cual se precipita esta capacidad de adaptación?

Más allá de los cambios en las redes ecológicas a escala local, en el capítulo 3 se logró evidenciar como la fragmentación de los bosques y el aislamiento de las poblaciones de plantas, ha generado una estructura espacial de las interacciones en la región cafetera, con un alto recambio de

especies e interacciones entre las diferentes localidades estudiadas. Este efecto de la fragmentación sobre las redes ecológicas en paisajes tropicales ha sido descrito por varios autores (Emer *et al.*, 2018; Librán-Embid *et al.*, 2021). Sin embargo, es necesario el uso de nuevos enfoques en el análisis de redes para una mejor comprensión de los cambios en las redes ecológicas a escala regional. En este contexto, los análisis de redes multicapa revelaron el papel de los colibríes como conectores entre redes, principalmente por especies con alta movilidad y que pueden tolerar las condiciones ambientales en los hábitats transformados. Desde esta perspectiva es posible afirmar la existencia de una metared altamente fragmentada, pero conectada por algunas especies que se pueden mover a través del paisaje agrícola, tal como lo sugieren Librán-Embid *et al.* (2021). No obstante, la dispersión de especies a través de la matriz agrícola depende de diversos factores como la estructura de la vegetación en los agroecosistemas; sin embargo, como se demostró en el Capítulo 2, varias especies de colibríes no son muy propensas a salir del bosque y se requiere la restauración de la conectividad a través de franjas de vegetación natural que conecten los fragmentos de bosque existentes (Estrada-Carmona *et al.*, 2019).

Los cambios que presentan las redes ecológicas en los paisajes agrícolas pueden considerarse una de las consecuencias menos conocidas de la fragmentación de los bosques y su reemplazo por agroecosistemas (Hagen *et al.*, 2012). No obstante, estos cambios pueden representar graves consecuencias para el funcionamiento de los ecosistemas a largo plazo, el mantenimiento de la biodiversidad y la provisión de servicios ecosistémicos de interés para la sociedad como lo puede ser la polinización (Potts *et al.*, 2010). Esta situación sugiere grandes retos para el diseño de estrategias de conservación, las cuales deben estar enfocadas, no solamente a la recuperación de los hábitats naturales y el diseño de agroecosistemas favorables a la biodiversidad (Chazdon *et al.*, 2009; Harvey *et al.*, 2008), sino también a la recuperación de la conectividad de los bosques a

escala del paisaje (Estrada-Carmona *et al.*, 2019). Aunque se ha sugerido que muchos agroecosistemas pueden aportar a la conservación de las especies, en este estudio encontramos que el modelo intensivo de producción de café, ha promovido el establecimiento de cafetales con altas densidades de siembra y sin árboles acompañantes (Guhl, 2008), lo que los ha convertido en hábitats empobrecidos en términos biológicos (Philpott *et al.*, 2008). Se ha demostrado matemáticamente cómo la calidad de los agroecosistemas es fundamental para la dispersión de la biota asociada a los fragmentos de bosque y cómo también posiblemente es la única alternativa si se quiere mantener metacomunidades a través del tiempo (Perfecto & Vandermeer 2015). Para la conservación de la biodiversidad silvestre y las redes de interacción a nivel regional, es necesario promover también agroecosistemas cafeteros diversos en lo que puedan confluir los intereses de producción y las necesidades de conservación en un región altamente biodiversa, considerando que para prevenir la extinción de especies en un futuro cercano, es necesario conservar los remanentes de hábitat natural que aún quedan en el paisaje, además de promover su aumento y conectividad.

LITERATURA CITADA GENERAL

Aceituno, F.J. & Loaiza. N. (2006). Una aproximación ecológica al poblamiento del Cauca medio entre el Pleistoceno final y el Holoceno medio. En: López C, Cano M & Rodríguez D. (Comp.). Cambios ambientales en perspectiva histórica Vol. 2. Pp. 42-55. Universidad Tecnológica de Pereira.

Bascompte, J., & Jordano, P. (2014). Mutualistic networks. Monographs in Population Biology 53. Princeton University Press. 224 p. USA

Bax, V & Francesconi, W. (2019). Conservation gaps and priorities in the Tropical Andes biodiversity hotspot: Implications for the expansion of protected areas. Journal of Environmental Management 232: 387-396. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.11.086>.

Benton, T.G.; J. A. Vickery & J.D. Wilson. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key?. Trends in Ecology and Evolution 18: 182 – 188

Cardoso, P, Philip S. Barton, Klaus Birkhofer, Filipe Chichorro, Charl Deacon, Thomas Fartmann, Caroline S. Fukushima, René Gaigher, Jan C. Habel, Caspar A. Hallmann, Matthew J. Hill, Axel Hochkirch, Mackenzie L. Kwak, Stefano Mammola, Jorge Ari Noriega, Alexander B. Orfinger, Fernando Pedraza, James S. Pryke, Fabio O. Roque, Josef Settele, John P. Simaika, Nigel E. Stork, Frank Suhling, Carlien Vorster, Michael J. Samways. (2020). Scientists' warning to humanity on insect extinctions, Biological Conservation, 242,108426.

Cano. M. (2004). Los primeros habitantes de las cuencas medias de los ríos Otún y Consota. En: López C. & Cano M (Comp.). Cambios ambientales en perspectiva histórica Vol. 1. Pp. 68-91. Universidad Tecnológica de Pereira.

Cepeda-Valencia, J, Gomez, D & Nicholls, C. (2014). La estructura importa: abejas visitantes del café y estructura agroecológica principal (EAP) en cafetales. Revista Colombiana de Entomología 40 (2): 241-250

Chazdon, R., C. A. Harvey, O. Komar, D. M. Griffith, B. G. Ferguson, M. Martinez-Ramos, H. Morales, R. Nigh, L. Soto-Pinto, M. van Breugel & Stacy M. Philpott. 2009. Beyond reserves: A research agenda for conserving biodiversity in human-modified tropical landscapes. Biotropica 41: 142–153

Dormann, C. F., Frund, J. & Schaefer, H. M. (2017). Identifying causes of patterns in ecological networks: opportunities and limitations. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 48, 559–584.

Dunne, JA., R. J. Williams, & N. D. Martinez. (2002). Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. Proceedings of the National Academy of Science of the USA 99 (20): 12917–22.

Emer, C., Galetti, M., Pizo, M.A., Guimarães, P.R., Jr., Moraes, S., Piratelli, A. & Jordano, P. (2018), Seed-dispersal interactions in fragmented landscapes – a metanetwork approach. Ecology Letters, 21: 484-493. doi:10.1111/ele.12909

Estrada-Carmona, N. Martínez-Salinas ADeClerck., F.A.J., Vílchez-Mendoza S. & Garbach K. (2019). Managing the farmscape for connectivity increases conservation value for tropical bird species with different forest-dependencies. *Journal of Environmental Management*, 250, <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.109504>.

Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J. & Martin, J.-L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14: 101–112. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>

Fahrig, L. (2017). Ecological Responses to Habitat Fragmentation Per Se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48: 1-23

Ferreira, P. A., Boscolo, D., Lopes, L. E., Carvalheiro, L. G., Biesmeijer, J. C., da Rocha, P. L. B., & Viana, B. F. (2020). Forest and connectivity loss simplify tropical pollination networks. *Oecologia*, 192(2): 577-590.

Graham, C. H., Parra, J. L., Tinoco, B. A., Stiles, F. G. & McGuire, J. A. (2012). Untangling the influence of ecological and evolutionary factors on trait variation across hummingbird assemblages. *Ecology*, 93: S99–S111. <https://doi.org/10.1890/11-0493.1>

Guhl, A. (2008). *Café y cambio de paisaje en Colombia, 1970-2005* Fondo Editorial Universidad EAFIT, Banco de la República. 336 p. Colombia

Hadley, A.S., Frey, S.J.K., Robinson, W.D. & Betts, M.G. (2017). Forest fragmentation and loss reduce richness, availability, and specialization in tropical hummingbird communities. *Biotropica*, 50: 74-83. <https://doi.org/10.1111/btp.12487>

Harvey, C., O. Komar, R. Chazdon, B. G. Ferguson, B. Finegan, D. M. Griffith, M. Martinez-Ramos, H. Morales, R. Nigh, L. Soto-Pinto, M. Van Breugel & M. Wishnie. (2008). Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the mesoamerican hotspot. *Conservation Biology*, 22: 8 –15

Hatfield, J.H., Harrison, M.L. & Banks-Leite, C. (2018). Functional diversity metrics: How they are affected by landscape change and how they represent ecosystem functioning in the tropics. *Current Landscape Ecology*, 3: 35–42. <https://doi.org/10.1007/s40823-018-0032->

Hagen M., Kissling D, Rasmussen C, Marcus A.M. De Aguiar, Lee E. Brown, DW. Carstensen, I. Alves-Dos-Santos, YL. Dupont, FK. Edwards, Julieta Genini, P R. Guimarães Jr., G. Jenkins, Pedro Jordano, CN. Kaiser-Bunbury*, ME. Ledger, KP. Maia, FM. D Marquitti, Ó McLaughlin, LC. Morellato, EJ O'Gorman, K Trøjelsgaard, JM. Tylianakis, M Morais Vidal, G Woodward & JM. Olesen (2012). Biodiversity, Species Interactions and Ecological Networks in a Fragmented World. *Advances in Ecological Research*, 46. <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-396992-7.00002-2>

Kattan, G.H. & Franco, P. (2004). Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: area and mass effects. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 451-458. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2004.00117.x>

Leibold, M. & Chase, J. (2017). Metacommunity ecology. Monographs in Population Biology. Princeton University Press. 504 pp. USA.

Librán-Embú, F., Grass, I., Emer, C., Ganuza, C. & Tschardtke, T. (2021) A plant–pollinator metanetwork along a habitat fragmentation gradient. *Ecology Letters*, 24: 2700–2712.
<https://doi.org/10.1111/ele.13892>

López-Flores, A.I., C.I. Rodríguez-Flores, M.D. Arizmendi *et al.* (2023). Shade coffee plantations favor specialization, decrease robustness and increase foraging in hummingbird-plant networks, *Perspectives in Ecology and Conservation*, <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2023.10.005>

Maglianesi, M. A., Blüthgen, N., Böhning-Gaese, K. & Schleuning, M. (2014). Morphological traits determine specialization and resource use in plant–hummingbird networks in the neotropics. *Ecology*, 95: 3325–3334.

Maglianesi, M.A., Böhning-Gaese, K. & Schleuning, M. (2015). Different foraging preferences of hummingbirds on artificial and natural flowers reveal mechanisms structuring plant–pollinator interactions. *Journal of Animal Ecology*, 84: 655–664. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12319>.

Maruyama PK, Sonne J, Vizentin- Bugoni J, *et al.* (37 authors). (2018). Functional diversity mediates macroecological variation in plant–hummingbird interaction networks. *Global Ecology and Biogeography*, 27: 1186–1199.

Morrison B & CD Mendenhall. (2020). Hummingbird–plant interactions are more specialized in forest compared to coffee plantations. *Diversity* 2020, 12, 126; doi:10.3390/d12040126

Myers, N. Mittermeier, R.A. Mittermeier, C.G. Da Fonseca, G.A. & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772): 853-858

Pellissier L, C Albouy, J Bascompte, N Farwig, C Graham, M Loreau, MA Maglianesi, CJ Melián, C Pitteloud, T Roslin, R Rohr, S Saavedra, W Thuiller, G Woodward, NE Zimmermann & D Gravel. (2017). Comparing species interaction networks along environmental gradients. *Biological Reviews*; XX: 000–000. doi: 10.1111/brv.12366

Perfecto , I & J. Vandermeer. (2015). *Coffee agroecology*. Earthscan. 1 edición. N. York. 336p.

Perfecto I, Jimenez-Soto, E. & Vandermeer J. (2019). Coffee Landscapes Shaping the Anthropocene Forced Simplification on a Complex Agroecological Landscape. *Current Anthropology*, 60: S20.

Philpott, S.M., Arendt, W.J., Armbrrecht, I., Bichier, P., Diestch, T.V., Gordon, C., Greenberg, R., Perfecto, I., Reynoso-Santos, R., Soto-Pinto, L., Tejeda-Cruz, C., Williams-Linera, G., Valenzuela, J. & Zolotoff, J.M., (2008). Biodiversity loss in Latin American coffee landscapes: review of the evidence on ants, birds, and trees. *Conservation Biology*, 22: 1093 – 1105.

Poisot, T., Stouffer, D.B. and Gravel, D. (2015). Beyond species: why ecological interaction networks vary through space and time. *Oikos*, 124: 243-251. <https://doi.org/10.1111/oik.01719>

- Ponisio LC, Valdovinos FS, Allhoff KT, Gaiarsa MP, Barner A, Guimarães PR Jr, Hembry DH, Morrison B. & Gillespie R. (2019). A Network Perspective for Community Assembly. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7: 103. doi: 10.3389/fevo.2019.00103
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O. & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6): 345-353.
- Rodrigues, LC. & Rodrigues, MA. (2015). Floral resources and habitat affect the composition of hummingbirds at the local scale in tropical mountaintops. *Brazilian Journal of Biology*, 75(1): 39-48. <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.06913>
- Russo L & Shea K. 2016. Deliberately increased network connectance in a plant–pollinator community experiment. *Journal of Complex Networks*, 5: 473–85
- Sala OE, Chapin FS, Armesto J J, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke L F, Jackson R B, Kinzig A, Leemans R, Lodge D M, Mooney H A, Oesterheld M, Poff N L, Sykes M T, Walker B, Walker M. & Wall DH. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287: 1770-1774.
- Tinoco, B.; Graham, C.H.; Aguilar, J.M. & Schleuning M. (2017). Effects of hummingbird morphology on specialization in pollination networks vary with resource availability. *Oikos*, 126: 52–60

Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I. & Thies C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8: 857–874.

Tylianakis J.M. & Morris R.J. (2017). Ecological networks across environmental gradients. *Annual Reviews in Ecology, Evolution and Systematics*, 48: 25–48