



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Patrones de Diversidad y de Fenología en las Relaciones Esfíngido - Flor en un Bosque en Regeneración de la Amazonia Colombiana

Lilibeth Ortegaón Acero

Maestría en Estudios Amazónicos
Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia
Maestría en Estudios Amazónicos
Leticia, Colombia
2023

Patrones de Diversidad y de Fenología en las Relaciones Esfíngido- Flor en un Bosque en Regeneración de la Amazonia Colombiana

Lilibeth Ortegón Acero

Tesis de investigación presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Estudios Amazónicos

Director:

Gabriel Jaime Colorado Zuluaga

Línea de Investigación:

Ecosistemas, Biodiversidad y Conservación

Grupo de Investigación: Ecología y Conservación de Fauna y Flora Silvestre

Maestría en Estudios Amazónicos

Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia

Leticia, Colombia

2023

Dedicatoria

A Dios por su infinito amor y misericordia.

Declaración de obra original

Yo declaro lo siguiente:

He leído el Acuerdo 035 de 2003 del Consejo Académico de la Universidad Nacional. «Reglamento sobre propiedad intelectual» y la Normatividad Nacional relacionada al respeto de los derechos de autor. Esta disertación representa mi trabajo original, excepto donde he reconocido las ideas, las palabras, o materiales de otros autores.

Cuando se han presentado ideas o palabras de otros autores en esta disertación, he realizado su respectivo reconocimiento aplicando correctamente los esquemas de citas y referencias bibliográficas en el estilo requerido.

He obtenido el permiso del autor o editor para incluir cualquier material con derechos de autor (por ejemplo, tablas, figuras, instrumentos de encuesta o grandes porciones de texto).

Por último, he sometido esta disertación a la herramienta de integridad académica, definida por la universidad.

LILIBETH ORTEGÓN ACERO

Fecha 02/08/2023

Agradecimientos

A mis padres Gladys Acero y Alfonso Ortegón por su apoyo, oraciones y la confianza que siempre me han brindado, así como mis hermanos, hermanas, cuñadas, cuñados y sobrinos.

A mi querida prima Gladys Acero por su apoyo y confianza desde el inicio de todo este proceso.

A todos mis amigos, que no escribo sus nombres para que no me falte ninguno, a ellos mi más profundo agradecimiento por sus consejos, fuerza y risas en los momentos más difíciles, gracias por su compañía y tazas de café.

A mi director de tesis el Doctor Gabriel Colorado, por su confianza, amistad y apoyo incondicional para desarrollar esta investigación.

A la Directora de la Sede Amazonia Eliana Jiménez por su cariño al animarme constantemente en este proceso.

A mis Docentes Germán Palacio, Germán Ochoa, Carlos Franky, Danny Mahecha, Santiago Duque, Juan Álvaro Echeverri, Pablo Palacio, Carlos Zárate, Allan Wood, Ángela Chaparro, Edgar Bolívar, Arturo Gómez, por sus enseñanzas dentro y fuera del aula.

A mis chicos de PEAMA por acompañarme en varias noches de muestreo.

A mi cuñado Noel por su colaboración en mi último esfuerzo.

A la Universidad Nacional de Colombia Sede Amazonia, por prestarme sus instalaciones para el desarrollo de ésta investigación.

A los caballeros de seguridad, Oscar, Arsenio y Manuel, por su protección y acompañamiento durante las noches de muestreo.

Al Instituto Amazónico de Investigación IMANI y a la Fundación CEIBA por apoyo económico para la realización de esta investigación.

Resumen

Patrones de Diversidad y de Fenología en las Relaciones Esfíngido- Flor en un Bosque en Regeneración de la Amazonia Colombiana

Los esfíngidos o mariposas colibrí (Familia: Sphingidae) son polillas nocturnas reconocidas como uno de los vectores de polinización más importantes en la naturaleza, particularmente en los bosques Neotropicales. En el mundo, se reconocen aproximadamente 1400 especies, de las cuales se han reportado 408 en el Neotrópico y 56 en la Amazonia. A pesar de la gran diversidad de este grupo en el mundo, y de la relevancia de su íntima interacción con plantas tropicales, existe un gran vacío del conocimiento sobre su ecología y la relación con los ecosistemas en nuestro país y en particular en la Amazonia colombiana. En esta investigación, se evalúan los patrones de diversidad y fenología en la relación entre la comunidad de esfíngidos y las plantas que visitan en un bosque en regeneración en la Amazonia Colombiana. Se muestreó durante 48 noches distribuidas en 12 meses empleando trampas de luz, entre los años 2017 y 2018, en donde se colectaron esfíngidos, se registraron variables climáticas y se tomaron muestras de polen de los esfíngidos y de las flores encontradas en el campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia durante cada noche de muestreo. Se colectaron 463 esfíngidos representados en 44 especies y 6 subfamilias, que corresponden al 80.4% de los esfíngidos registrados para esta región. Las especies con mayor abundancia fueron *Erinnyis ello ello*, (25.05%), seguida de *Eumorpha anchemolus* (12.74%). Se observaron diferencias mensuales en la abundancia, con el mayor número de individuos obtenidos en octubre de 2017 (123 polillas). Se presentó una relación significativa entre la precipitación y la temperatura máxima con la riqueza de esfíngidos. El análisis de red bipartita mostró una relación generalista entre los esfíngidos y las flores que visitan. Este estudio nació principalmente por la necesidad del reconocimiento de la diversidad y ecología de las especies de una zona poco estudiada, así como para explicar la dinámica de las comunidades bióticas en bosques en la Amazonia colombiana. En este sentido, esta investigación ahondó no sólo en el reconocimiento de la diversidad biológica, sino también en el conocimiento de las interacciones ecológicas y el nivel de especificidad en la interacción planta-polinizador, empleando como modelo las mariposas nocturnas de la familia Sphingidae y las plantas que visita.

Palabras clave: Sphingidae; Polinización; *Erinnyis ello ello*; Red bipartita; Diversidad; Variables climáticas.

Abstract

Patterns of Diversity and Phenology in Sphingid - Flower Relationships in a Regenerating Forest of the Colombian Amazon

Hawkmoth or hummingbird butterflies (Sphingidae: Lepidoptera) are nocturnal moths recognized as one of the most important pollination vectors in nature, particularly in Neotropical forests. In the world, approximately 1,400 species are recognized, of which 408 have been reported in the Neotropics and 56 in the Amazon. Despite the great diversity of this group in the world, and the relevance of its intimate interaction with tropical plants, there is a great lack of knowledge about the abundance and the relationship with the ecosystem in our country and in particular in the Colombian Amazon. In this research, I assessed the patterns of diversity and phenology in a sphingid assemblage as well as the pollination network of the sphingid-flower interaction in a regenerating forest in the Colombian Amazon at the campus of the National University of Colombia, Amazon Headquarters. 48 nights distributed in 12 months were sampled, using light traps, between 2017 and 2018, and climatic variables were recorded during each sampling night. Likewise, pollen samples were taken from the hawkmoths and the flowers found. 463 Hawkmoths were collected, represented in 44 species and 6 subfamilies, which correspond to 80.4% of the Hawkmoth registered for this region. The species with the highest abundance were *Erinnyis ello ello*, (25.05%), followed by *Eumorpha anchemolus* (12.74%). Monthly differences in abundance were observed, with the highest number of individuals obtained in October 2017 (123 moths). There was a significant relationship between precipitation and maximum temperature with moth richness. The bipartite network analysis showed a generalistic relationship between hawkmoths and the flowers they visit. This study was born mainly from the need to recognize the diversity and ecology of species from a little studied area, as well as to explain the dynamics of biotic communities in forests in the Colombian Amazon. In this regard, this research has deepened not only in the recognition of biological diversity, but also in the knowledge of ecological interactions and the level of specificity in the plant-pollinator interaction, using as a model the nocturnal butterflies of the Sphingidae family and the plants it visits.

Keywords: Sphingidae; Pollination; *Erinnyis ello ello*; bipartite network; Diversity; Climatic variables.

Contenido

	Pág.
Resumen	XI
Lista de figuras.....	XIV
Lista de tablas	XVI
Introducción.....	1
1. Capítulo 1: Influencia del clima en la diversidad de polillas colibrí (Lepidoptera: Sphingidae) en la Amazonia colombiana	5
1.1 Resumen	5
1.2 Introducción	6
1.3 Métodos.....	10
1.3.1 Área de estudio	10
1.3.2 Diversidad, composición y estructura de la comunidad de esfíngidos	12
1.4 Resultados.....	16
1.4.1 Diversidad, estructura y composición del ensamble de esfíngidos	16
1.4.2 Respuesta de la comunidad de esfíngidos a factores climáticos	22
1.5 Discusión	25
2. Capítulo 2: Relación Esfíngido – Flor en un bosque en regeneración en la Amazonia Colombiana	30
2.1 Resumen	30
2.2 Introducción	31
2.3 Métodos.....	35
2.3.1 Área de estudio	35
2.3.2 Cargas de polen en esfíngidos.....	36
2.3.3 Cargas de polen en flores	37
2.3.4 Determinación de granos de polen	38
2.3.5 Análisis de redes de interacción esfíngido-flor.....	39
2.4 Resultados.....	42
2.4.1 Cargas de polen en esfíngidos y en flores	42
2.4.2 Índices de redes de interacción esfíngido-flor.....	45
2.5 Discusión	52
2.6 Conclusiones.....	54
A. Anexo 1: Registro fotográfico por sub- familias de la familia Sphingidae, colectada en el campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia. Julio de 2017 - junio de 2018. 56	
Bibliografía.....	59

Lista de figuras

Pág.

Figura 1-1. Zona de muestreo de polillas colibrí (Lepidoptera: Sphingidae). Campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, Leticia – Colombia (69°56'20"W 4°11'20"S), julio 2017 - junio 2018.h	11
Figura 1-2. Método de captura, colecta y preservación de polillas de la familia Sphingidae. a). Tela extendida con luz led y captura de polilla con botella plástica; b). Colección de polillas (Lepidoptera: Sphingidae) organizada por especie. Campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, Leticia – Colombia (69°56'20"W 4°11'20"S), julio 2017 - junio 2018.	13
Figura 1-3. Riqueza y abundancia por género de la familia Sphingidae colectados durante doce meses de muestreo en el Campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, Leticia – Colombia (69°56'20"W 4°11'20"S), julio 2017 - junio 2018. Las barras de color blanco corresponden a la riqueza de esfíngidos y las barras de color negro a la abundancia. Imagen: <i>Hemeroplanes ornatus</i> (Rothschildc, 1894). Fotografía propia de esta investigación.	17
Figura 1-4. Especies más abundantes durante los 12 meses de muestreo. <i>Erinnyis ello ello</i> (116 individuos); <i>Eumorpha anchemolus</i> (59 individuos); <i>Erinnyis oenotrus</i> (58 individuos). Campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, Leticia – Colombia (69°56'20"W 4°11'20"S), julio 2017 - junio 2018. Fotografías propias de esta investigación.	19
Figura 1-5. Curva rango - abundancia para polillas colibrí en un bosque en regeneración en el campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, julio 2017 - junio 2018. Las divisiones punteadas separan las especies entre las más comunes (izquierda) y las especies más raras (derecha). Dentro de este intervalo se encuentran las especies observadas y colectadas entre 2 y 10 meses.....	20
Figura 1-6. Curva de acumulación de especies de polillas Sphingidae por el método de rarefacción. La gráfica superior representa la curva de acumulación basada en especies durante los doce meses de colecta mientras que la gráfica inferior representa la curva basada en días de muestreo. Estimadores no paramétricos de riqueza Chao 2 (Línea continua), Jackknife 1 (Línea punteada) y especies observadas (Línea continua inferior con barras). De julio de 2017 a junio de 2018 en el campus de la Universidad Nacional de Colombia, sede Amazonia.	21
Figura 1-7. Variación en la abundancia y riqueza de especies de polillas de esfíngidos colectados en el Campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, Leticia – Colombia (69°56'20"W 4°11'20"S), julio 2017 - junio 2018.	22

- Figura 2-1.** Precipitación y temperatura máxima durante los doce meses del año para la ciudad de Leticia, Amazonas, durante julio de 2017 a junio de 2018. Temporada de bajas precipitaciones (mayo - octubre) y temporada de altas precipitaciones (noviembre – abril). 36
- Figura 2-2.** Izquierda: esfíngido preparado para extender y tomar medidas y muestra de polen. Derecha: extensión y medición de la probóscide. Laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna y Flora Silvestre, Universidad Nacional de Colombia Sede Amazonia. 37
- Figura 2-3.** Ejemplo de extracción del polen de una flor colectada en el campus de la Universidad Nacional de Colombia Sede Amazonia. Julio de 2017 a junio de 2018. a) Anteras abiertas de flor masculinas y remoción del polen con una aguja; b) Polen seleccionado con goma de gelatina; c) Fotografía de polen tomada en objetivo 40x..... 38
- Figura 2-4.** Gráfica bipartita de la red de interacciones esfíngido-flor en el campus de la Universidad Nacional de Colombia Sede Amazonia. Julio de 2017 a junio de 2018. A la derecha se representan los géneros de las plantas (filas), y a la izquierda las especies de los esfíngidos (columnas). Los rectángulos resaltan la importancia de las especies en la interacción..... 46
- Figura 2-5.** Matriz de anidamiento o mapa de calor. Las filas representan las especies de los esfíngidos y las columnas los géneros de las flores que interactúan con la comunidad de esfíngidos colectados en el campus de la Universidad Nacional de Colombia Sede Amazonia, julio de 2017 a junio de 2018. 48
- Figura 2-6.** Red de modularidad esfíngido-flor. Cada módulo se encuentra enmarcado por un rectángulo rojo, las especies que los interceptan son las correspondientes a los esfíngidos (filas) y las flores (columnas) incluidas en los mismos. La escala de colores significa la intensidad de la interacción, entre más oscuro sea el color mayor interacción entre esas especies. 51

Lista de tablas

Pág.

Tabla 1-1. Lista taxonómica de polillas colibrí (Lepidoptera: Sphingidae) y sus abundancias relativas. Campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, Leticia – Colombia (69°56'20"W 4°11'20"S), julio 2017 - junio 2018.	16
Tabla 1-2. Mejores modelos para relacionar la riqueza y abundancia de esfíngidos con variables climáticas de acuerdo al criterio de información de Akaike (AIC), en donde K es el número de parámetros, AIC_c es el modelo ajustado a tamaños pequeños de muestra, Δ AIC_c corresponde al delta ($\Delta < 2$) y w.AIC_c es el peso relativo de la evidencia para cada uno de los modelos. Análisis para datos colectados en el campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia. Julio 2017 - junio 2018.	23
Tabla 2-1. Ejemplo de la base de datos para la elaboración de una matriz binaria de las cargas de polen encontradas en los esfíngidos colectados en el Campus de la Universidad Nacional de Colombia Sede Amazonia. Julio de 2017 a junio de 2018. Las filas representan las especies de esfíngidos y las columnas las familias del polen de las flores.	39
Tabla 2-2. Cargas polínicas colectadas en especies de esfíngidos en el campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia. Julio 2017 a junio 2018.	43
Tabla 2-3. Recurso floral encontrado en el campus de la Universidad Nacional de Colombia Sede Amazonia, julio de 2017 a junio de 2018.	44
Tabla 2-4. Descriptores a nivel de red para la red bipartita esfíngido-flor, en el campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia entre julio de 2017 a junio de 2018. Los sufijos LL y HL corresponden a los niveles inferior (flores) y superior (esfíngidos). ...	45
Tabla 2-5. Descriptores a nivel de especies de la familia Sphingidae, (* un solo individuo de una especie) en el campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia entre julio de 2017 y julio de 2018.	49
Tabla 2-6. Descriptores a nivel de especie para los géneros de las flores encontradas en el campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, entre julio de 2017 y junio de 2018. (* género de flores con una sola visita de esfíngido)	50

Introducción

Uno de los grupos de insectos más representativos por su diversidad, tamaño y funcionalidad ecológica en aspectos como la polinización de plantas tropicales son las polillas colibrí (Lepidoptera: Sphingidae) (Vaglia et al., 2008). Esta familia se ha caracterizado por ser polinizadora de gran importancia en comunidades tropicales, principalmente por su capacidad de vuelo sostenido en un punto fijo (Carrascal, 2012), con un alto número de visitas a flores en la noche (Trejo-Salazar et al., 2015), esto último relacionado con sus altos requerimientos de néctar para su supervivencia (Moré et al., 2014).

Debido a la poca información sobre la ecología de estas especies y la importancia que representan en los ecosistemas, se han realizado investigaciones encaminadas al estudio de la diversidad y riqueza de esfíngidos, así como la relación con su recurso floral (Steen, 2012), no sólo enfocados geográficamente en el Neotrópico, sino en todos los continentes del mundo, desde estudios de taxonomía y sistemática en países como China (Alka, Harmenn, & Irungbam, 2015), Mongolia (Yakovlev, Gus'kova, Doroshkin, & Titov, 2015), Brasil (Primo, Duarte, & Machado, 2013; Haxaire, Rougerie, Mielke, & Kitching, 2014; Santos, Casagrande, & Mielke, 2015) y Argentina (Bustos & Rodríguez, 2014; Rodríguez & Bustos, 2017), hasta estudios de diversidad y riqueza en algunos bosques de Argentina, (Beccacece, y otros, 2011) y Brasil (Reisla & Clemens, 2002; Gusmão & Creão, 2004; Da Silva Motta & Xavier, 2005; Silva, Da Silva Motta, & Melo, 2009; Marcelino, Marques, Silva, Arce, & De Oliveira, 2010).

Los trabajos más representativos para el Neotrópico referentes a la composición y estructura de la comunidad de polillas colibrí se han llevado a cabo en países como Costa Rica (Agosta & Janzen, 2005), Perú (Ignatov, y otros, 2011), Chile (Angulo & Antezana, 2001) (Angulo & Tarsicio, 2001), Argentina (Zapata, Chalup, Beccacece, Drewniak, & Villafañe, 2016), Brasil (Amorin, 2008, Duarte, Carlin, & Marconato, 2008, Avila, Cruz-

Barros, & Correa, 2010), Colombia (Correa - Carmona, 2015, Correa-Carmona & Colorado, 2015), Venezuela (Narváez & Soriano, 1996), y Cuba (Cruz & Barro, 2015). El desarrollo de estos trabajos ha permitido la determinación de diferentes patrones de diversidad de esta familia, como por ejemplo la asociación con las comunidades de flores esfingófilas (Moré, Benitez-Vieyra, et al., 2014; Trejo-Salazar et al., 2015), la influencia del clima sobre su abundancia (Palanca-Soler, 1987; Zapata Sierra, 1982) y su distribución a nivel mundial (Escamilla Herrera, 2019). En particular en muchos estudios de ecología con animales, incluyendo los insectos, se incorporan comúnmente factores climáticos como elementos principales que se utilizan para explicar y predecir patrones que inciden en el comportamiento real de la fauna y la naturaleza (Holdridge, 1987).

Dada la dificultad de separar especies de mariposas colibríes, se realizan análisis comparativos basados en ADN, los cuales, complementados con análisis morfológicos, representan una manera directa para probar los límites taxonómicos y biogeográficos de esta familia y el descubrimiento de nuevas especies (Rougerie, y otros, 2014). Asimismo, se adelantan estudios botánicos que evalúan la dinámica temporal de estos lepidópteros asociados a la morfología floral y la producción de néctar que permite la relación ecológica entre estas comunidades (De Ávila, 2011). La aproximación molecular y filogenética ha permitido que en lugares como Hawaii, las investigaciones de taxones raros y posiblemente extintos a partir de ADN histórico han permitido implementar planes estratégicos de conservación para evitar la extinción de estos insectos (Hundsdoerfer & Kitching, 2017). Por su parte, en El Reino unido se investiga la relación morfológica de las flores con el aparato bucal (probóscide o espiritrompa) que utilizan las polillas para libar el néctar de diferentes especies de orquídeas y petunias, asimismo como la biología nocturna de esta familia (Encyclopedia Britannica, 2018).

Para Colombia, es de resaltar el trabajo realizado por Correa-Carmona y colaboradores en 2013 en Antioquia – Colombia, donde se encontraron 82 especies de las cuales 58 fueron reportadas por primera vez para el departamento de Antioquia. Más adelante, Correa-Carmona y colaboradores en 2015 efectuaron una revisión bibliográfica sobre la composición de especies de esta familia encontradas en las principales colecciones entomológicas y en literatura de Colombia, donde se encontraron 188 especies en todo el país y 29 especies para la región Amazónica. En particular para la Amazonia, Correa-Carmona y Colorado (2015) presentaron la guía ilustrada de las polillas colibrí de la

Amazonia colombiana, muestreando específicamente el campus de la Universidad Nacional de Colombia Sede Amazonia (Leticia, Amazonas) quienes reportaron 38 especies de esta familia solo para este sitio.

Esto deja en evidencia la gran diversidad de un grupo tan importante y resalta, por tanto, la necesidad de conocer aspectos adicionales asociados no sólo a su diversidad y distribución, sino a su ecología y función ecosistémica. Por ejemplo, actualmente en Colombia no existen trabajos publicados detallados sobre la ecología de la polinización e interacción esfíngido-flor, de manera que se desconoce cuán específicas o generalistas son las especies en su interacción con las flores que visitan. Por tanto, el presente estudio nace precisamente de la necesidad de ahondar no sólo en el reconocimiento de la diversidad de especies de este grupo en una zona muy poco estudiada como lo son los bosques del sur del trapecio amazónico, sino también la importancia de explicar patrones que evidencien el grado de asociación y especificidad en la interacción entre la comunidad de esfíngidos y las plantas que visitan. Así mismo, se busca entender la relación de los atributos de diversidad de las polillas colibrí con el clima y profundizar en el conocimiento de las interacciones ecológicas y el nivel de especificidad en la interacción planta-polinizador, empleando como modelo las mariposas nocturnas de la familia Sphingidae y las plantas que visita.

Para el capítulo 1 me pregunté: ¿Cuál es la diversidad y abundancia relativa de la comunidad de esfíngidos en el área de estudio? y ¿Cómo varía la abundancia y riqueza de esfíngidos en función de las variables ambientales? Este capítulo presenta la diversidad de polillas colibrí en un bosque en regeneración de la Amazonía colombiana, determinando cuan diversa es esta familia y su importante presencia en el ecosistema. También confirma el impacto que tienen las variables climáticas como la temperatura y la precipitación sobre su diversidad, estructura y composición, respaldando otros estudios en el Neotrópico.

Para el capítulo 2 me pregunté: ¿Cuál es el grado de especificidad es la relación que existe entre la comunidad de esfíngidos y la comunidad de flores que visitan? Este capítulo espera identificar qué tan generalista o especialista es la relación entre la comunidad de esfíngidos y las plantas que visitan en un bosque en regeneración en el campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, por medio de análisis cuantitativos y cualitativos de redes bipartitas. Aunque no se logró encontrar una gran representatividad

de polen en la mayoría de especies encontradas (~64% del total de polillas colectadas), se evidenció una red generalista, con bajos niveles de modularidad y niveles altos de anidamiento. Adicional a esto, los análisis por especie determinaron que *Erinnyis ello ello* presenta más fuerza de conexión que las demás especies, considerándose una especie clave en la comunidad de esfíngidos.

1. Capítulo 1: Influencia del clima en la diversidad de polillas colibrí (Lepidóptera: Sphingidae) en la Amazonia colombiana

1.1 Resumen

El clima desempeña un papel fundamental en la distribución, diversidad y riqueza de los lepidópteros. Esta relación se hace aún más relevante en la familia Sphingidae, una de las más diversas e importantes en los ecosistemas dado su papel en interacciones mutualistas como la polinización. Este capítulo tiene como objetivo identificar patrones de variación temporal en la composición y estructura de la comunidad de esfíngidos (Lepidoptera: Sphingidae) en un bosque secundario de la Amazonia colombiana y su relación con el clima. Se realizaron colectas de esfíngidos a lo largo de un año entre 2017 y 2018 y se descargaron las bases de datos del clima del IDEAM para el mismo periodo. Se realizaron cálculos de riqueza empleando curvas de rarefacción, basadas en muestras y en individuos, usando el método de Coleman. Para evaluar la relación entre la riqueza y abundancia de esfíngidos y las variables climáticas, se emplearon modelos de regresión lineal múltiple y se utilizó el criterio de información de Akaike para muestras pequeñas (AIC_c) como criterio de selección. Se colectaron 463 individuos, correspondientes a 44 especies, incluyendo 6 nuevos registros para la zona de muestreo. La temperatura máxima se relacionó positivamente mientras que la precipitación se relacionó negativamente con la riqueza de esfíngidos. Sin embargo, para el caso de la abundancia, el modelo nulo (i.e., modelo de solo intercepto) quedó entre los modelos plausibles, lo que significa que es posible que otras variables no cuantificadas en esta investigación puedan ajustarse mejor a la distribución de la abundancia de esfíngidos. Esta investigación representa la primera aproximación al estudio de la dinámica temporal de la riqueza y la abundancia de

mariposas colibrí, y su relación con las variables climáticas en el sur del trapezio amazónico. Mi investigación resalta la necesidad de conocer mejor sobre la ecología de esta familia (p. ej. respuestas a fluctuaciones climáticas) que contribuyan a diseñar estrategias de conservación de los polinizadores.

Palabras clave: Bosque tropical; Diversidad; Estacionalidad; Factores ambientales; Fenología; Mariposas nocturnas.

1.2 Introducción

Los factores climáticos desempeñan un papel fundamental en la supervivencia, distribución y diversidad de los insectos (Dagatti, 2015; Hufnagel & Kocsis, 2011), particularmente de las mariposas diurnas y nocturnas (Lepidópteros; Intachat et al., 2001; Palanca Soler & Galante, 1977). Estas exhiben diversos patrones y mecanismos de adaptación en diferentes climas (Bentancur, 2016; Boom-Urueta et al., 2013), como la variación en sus abundancias en función del clima, la presencia de hembras juveniles en época de lluvias y las diferentes respuestas demográficas y comportamentales a altas temperaturas, entre otros (Bärtschi et al., 2019). En particular, factores como la temperatura (Johnson et al., 1992; Montero-Muñoz et al., 2013; Sánchez Díaz & Sánchez Díaz, 2019), la precipitación (Agudelo Martínez et al., 2018; Bärtschi et al., 2019; Sappington & Showers, 1983) y la humedad relativa (Boom-Urueta et al., 2013; García, 1978) son reconocidos como agentes clave que influyen atributos como la riqueza y abundancia de las mariposas nocturnas (Johnson et al., 1992; McGeachie, 1989; Montero-Muñoz et al., 2013; Ríos-González et al., 2019). Más aún, debido a que las mariposas son vulnerables a las variaciones climáticas, su ciclo de vida, sobre todo durante la fecundación y reproducción, se ve influenciado y puede reflejarse en un recambio temporal que puede afectar sus poblaciones (Báez, Islas et al., 2015; Garibaldi & Paritsis, 2012), especialmente en ambientes templados y en zonas tropicales (p. ej. Yucatán, México; Montero-Muñoz et al., 2013). Por tanto, esta estrecha relación con las condiciones ambientales puede afectar

drásticamente su supervivencia y mortalidad, lo cual se ve reflejado en los patrones de distribución y agrupamiento taxonómico (Diodato & Fuster, 2016).

Por otro lado, la disponibilidad de alimento para las mariposas nocturnas también se encuentra asociada a los factores climáticos (Linares B, Lizarazo, Jara M, & Suarez P, 2022) y a la estacionalidad (Mendoza Mamani, 2019). Esto debido principalmente a que tienen hábitos alimenticios especiales lo que las hace dependientes de los tejidos vegetales en la etapa larval y del néctar de las flores en la etapa adulta para su supervivencia (Motta & Xavier-Filho, 2005; Torretta et al., 2009). Adicionalmente, la disponibilidad de alimento en las zonas tropicales también puede estar afectada por la alteración del hábitat, en el caso de las perturbaciones causados por el hombre (p.ej. deforestación y cambio climático), lo que conlleva a una variación en la disponibilidad de alimento para los insectos (González-Valdivia et al., 2016).

Dentro del grupo de las mariposas nocturnas, que representan ~87.3% de los lepidópteros descritos (Calero-Mejía et al., 2014; Gutierrez Usedo, 2016; Lamas, 2000; More et al., 2014), las mariposas colibrí (Lepidoptera: Sphingidae) constituyen un grupo muy diverso con más de 1500 especies y 206 géneros reconocidos en todo el mundo (Betancur, 2016), con una mejor representación en zonas tropicales. De estas, 408 especies se han registrado para el Neotrópico (Beccaccede et al., 2011), 188 especies para Colombia y 56 reportadas para la Amazonia Colombiana (Correa-Carmona et al., 2015). En general, los esfíngidos tienen una apariencia llamativa por sus colores y elegancia con un vuelo ágil y sostenido semejante al vuelo de un colibrí (More et al., 2005). No todas las especies son nocturnas, algunas son crepusculares y unas pocas diurnas como aquellas especies pertenecientes a los géneros *Cephonodes* y *Macroglossum* (Andujár Tomas & Ruano Marco, 1989). Representan un grupo de insectos ampliamente estudiado particularmente en los años 80s, sirviendo como modelo en diferentes disciplinas biológicas como la sistemática, la ecología y la genética (Kawahara et al., 2009). Al ser un grupo llamativo dentro de los lepidópteros, se encuentran en casi todas las colecciones biológicas en el mundo, permitiendo conocer mejor su distribución en zonas como el Neotrópico (Kitching et al., 2001).

A pesar de que los esfíngidos son relativamente abundantes y fácilmente reconocibles (More et al., 2014), la mayoría de estudios sobre su comportamiento, alimentación y hábitat

solo se conocen en unas pocas especies, como por ejemplo con *Manduca sexta* conocida como el gusano del tabaco (Kawooya et al., 1987; Rivas & Martinex, 2012), o especies relacionadas al género *Xanthopan*, por sus probóscides de gran longitud (More et al., 2005), siendo de interés específico en algunas regiones y países.

En el caso de Colombia, se presenta no sólo limitaciones tanto en la información disponible sino también en estudios sistemáticos acerca de sus especies, así como poco conocimiento sobre su ecología, en particular sobre sus patrones de distribución, abundancia y diversidad en relación con factores climáticos como la temperatura, precipitación o humedad relativa. Adicionalmente, existe un desconocimiento a nivel comunitario sobre la estructura, composición y funcionamiento de este grupo de mariposas nocturnas, considerado relevante en servicios ecosistémicos como la polinización. Esto se hace más importante aún si se considera que Colombia es uno de los países con mayor diversidad biológica (Orlando Rangel-Ch, 2015), y en especial en la biorregión Amazónica, el ecosistema terrestre más rico en especies de la tierra (Malhado et al., 2013), paralelo a los preocupantes niveles de deforestación y ampliación de las áreas de pastizales no nativos, asociado a múltiples factores como la ganadería extensiva y los macroproyectos de desarrollo (Ruiz et al., 2011).

Los esfíngidos, al ser una familia llamativa por su morfología y función ecosistémica, ciclo de vida relativamente corto (Torres Bauzá, 2000) y facilidad muestreo (Pescador Rubio, 1994), se consideran buenos indicadores del estado de los ecosistemas. Por ejemplo, su presencia predice la abundancia de la flora que les provee tanto alimento a las orugas (Mojorovich Castillo, 2021), las cuales son capaces de consumir gran cantidad de hojas en determinados cultivos (Arias V. & Bellotti, 1993; Barrera Cubillos et al., 2014; Bellotti et al., 1992), como a los adultos al alimentarse del néctar de las flores (Fox et al., 2015). Adicionalmente, el recurso alimenticio para los insectos en zonas tropicales está mediado por épocas húmedas y secas del año, lo que determina la disponibilidad de alimento sobre todo en las épocas con mayor precipitación (Ortega & Hernández, 1983). Por tanto, es relevante reconocer las variaciones estacionales y temporales, especialmente los eventos periódicos relacionados con la temperatura y precipitación, debido a que la mayoría de las veces se encuentran conectadas con cambios en la disponibilidad de recursos (Wallace & Painter, 2002). De esta forma, el estudio de la relación entre las variables climáticas y la

abundancia y riqueza de estos insectos permite conocer la influencia del clima sobre el ritmo de vida, dinámica y diversidad de la familia Sphingidae y, por ende, llevar a cabo análisis ecológicos que contribuyan a futuras comparaciones y estudios específicos (Palanca-Soler, 1987).

El estudio de esta relación es más relevante aún si se consideran los cambios climáticos a los que nos enfrentamos en la actualidad (Schilman, 2015). La mayoría de los estudios de esta familia se han centrado en análisis de diversidad en países como Cuba (Cruz Flores & Barro Cañamero, 2015), Perú (Mojorovich Castillo, 2021), Argentina (Torretta et al., 2009), Brasil (Lourido et al., 2018), Costa Rica (Stephen & Sánchez, 2014; Vega-Araya & Gloor, 1999), Panamá (Ríos-González et al., 2019) y Colombia (Correa-Carmona et al., 2015). Para la región amazónica colombiana en particular, la cual ocupa cerca de un tercio del territorio del país, solamente se encuentra disponible un estudio taxonómico relacionado con la familia de esfíngidos en donde se identificaron aproximadamente 38 especies de esta familia para un área de bosque secundario urbano en la ciudad de Leticia, Amazonas (Correa-Carmona y Colorado, 2016).

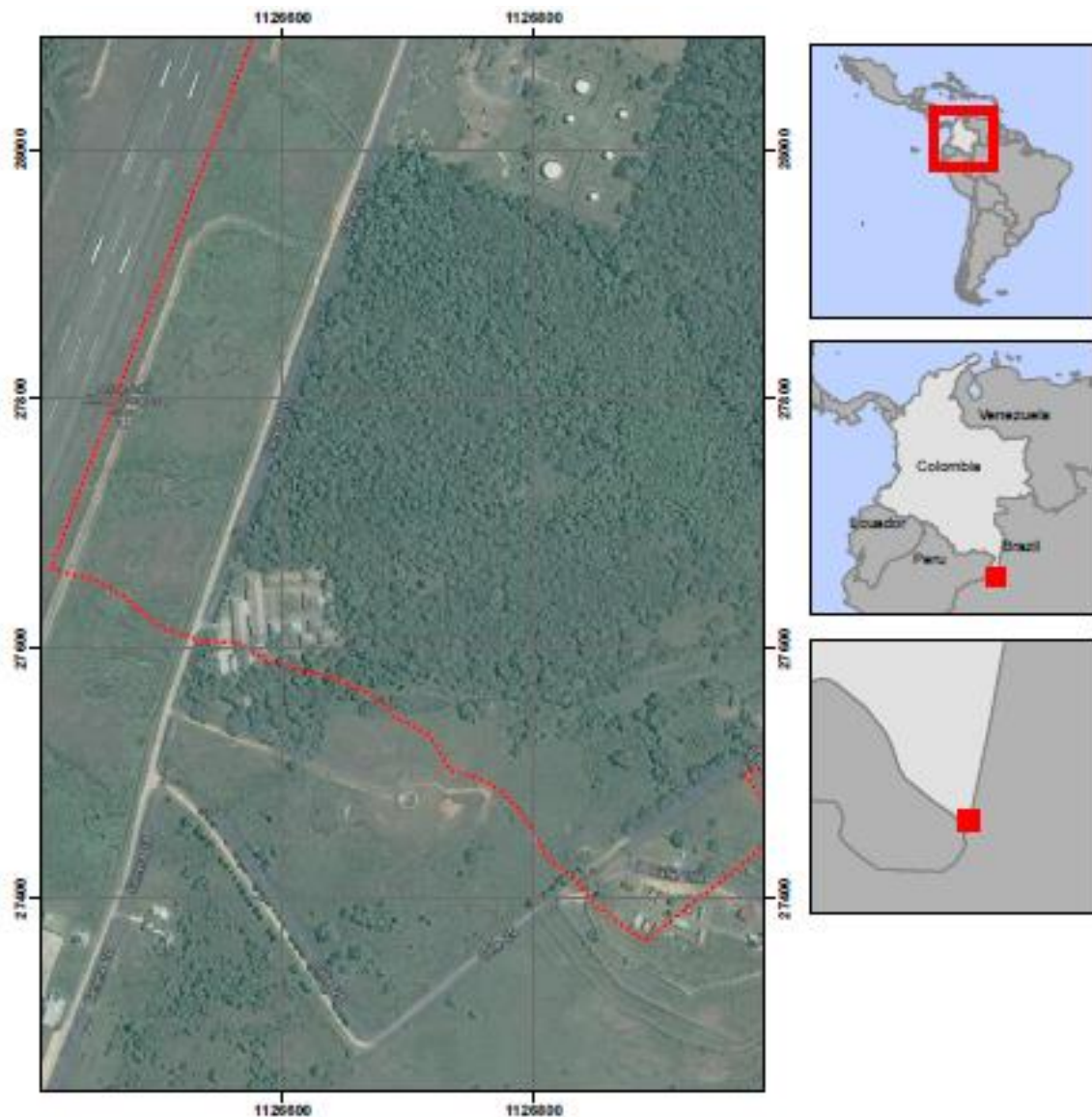
Dado que en estudios realizados sobre los lepidópteros los factores climáticos influyen en su diversidad y composición, y más específicamente en su capacidad de vuelo y tasa de crecimiento (Montero-Muñoz et al., 2013), el objetivo de este capítulo es evaluar los patrones de variación de la composición, diversidad y estructura de la comunidad de esfíngidos a lo largo de un año en un bosque en regeneración en el sur de la Amazonia Colombia, y analizar su relación con la temperatura, la precipitación y la humedad relativa. Dado que la precipitación está relacionada con la disponibilidad floral (Marlès Magre et al., 2015), y la humedad relativa con la capacidad del suelo para recibir y mantener nutrientes (Montero-Muñoz et al., 2013; Patricia Rivas-Arancibia et al., 2015), se espera encontrar una relación positiva de éstas con la abundancia y riqueza de la comunidad de esfíngidos dado que, en general, con el incremento de la precipitación y la humedad relativa se favorecen los procesos fisiológicos y fenológicos en los insectos (p. ej. Reproducción). Por su parte, se espera encontrar una relación débil con la temperatura (Paritsis & Veblen, 2010). Este es el primer estudio que conocemos que evalúa patrones fenológicos de un ensamble de esfíngidos a lo largo de un año en el sur de la Amazonia colombiana.

1.3 Métodos


1.3.1 Área de estudio

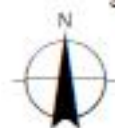
Esta investigación se desarrolló en el campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia localizado en el kilómetro 2 vía Tarapacá (69°56'20"W / 4°11'20"S; Fig. 1-1), jurisdicción del municipio de Leticia, departamento de Amazonas (90 msnm), en el extremo sur del trapecio amazónico. Las precipitaciones son superiores a los 3.400 mm anuales, alcanzando valores máximos cercanos a 5.500 mm/año y temperatura con valores entre 22°C y 28°C. Los meses con mayores precipitaciones son los que van de noviembre a abril y los meses más secos, pero aún con lluvias, van de mayo a octubre (Galvis et al., 2006), sin meses ecológicamente secos. El campus consta de un terreno que incluye área de bosque natural (~16 ha), sendero ecológico, parqueadero, área construida y alojamientos. Es un fragmento de bosque muy húmedo ecuatorial, que lleva en proceso de restauración aproximadamente 30 años, donde se observa el restablecimiento de comunidades de la flora amazónica con coberturas vegetales como: sucesión de bosque de tierra firme, sucesión de bosque de rebalse, bordes de bosque o rastrojo, zonas abiertas, jardines y humedales (Gutiérrez-Zamora, 2005).

Figura 1-1. Zona de muestreo de polillas colibrí (Lepidoptera: Sphingidae). Campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, Leticia – Colombia (69°56'20"W 4°11'20"S), julio 2017 - junio 2018.h

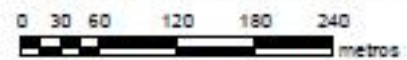


Leyenda

 perímetro urbano



Sistema de coordenadas planas nacional de Colombia
Zona central este. Datum horizontal Bogotá



Elaboro: Ing. Luis Gabriel Quina

1.3.2 Diversidad, composición y estructura de la comunidad de esfíngidos

Técnica de captura

Para la captura de esfíngidos, se destinaron 4 noches por mes (i.e., eventos de muestreo), distribuidas a lo largo de doce meses entre julio de 2017 y junio de 2018 para un total de 48 eventos de muestreo. Cada noche tuvo una duración promedio de 11 horas desde las 19:00 horas de un día hasta las 6:00 horas del día siguiente. Los muestreos se realizaron en noches de luna nueva, siguiendo protocolos que sugieren una mayor captura de individuos en esta fase lunar (Correa-Carmona, 2016; Nowinszky & Puskás, 2012). Las polillas fueron atraídas empleando una tela blanca de 2 m x 4 m, iluminada por una luz artificial blanca (LED) de 80 W y 240 W (Haggis, 1971; McGeachie, 1989) (Fig. 1-2). Cada individuo atraído fue retirado manualmente con ayuda de una botella plástica la cual se colocaba sobre el individuo posado en la tela. Este procedimiento evitó daños y pérdida de escamas, lo que facilitó la preservación e identificación de las especies. Luego se adormecieron hasta su muerte con choque térmico, dejándolos a bajas temperaturas en un congelador. Cada espécimen colectado fue identificado a nivel de género y especie con la ayuda del catálogo en línea “Sphingidae Taxonomic Inventory” (I. Kitching, 2013), la guía ilustrada de polillas para la amazonia (Correa-Carmona y Colorado, 2016), listados de especies de la familia Sphingidae en Colombia (Correa-Carmona et al., 2015) y el catálogo de BIG MOTHS of Buenos Aires and Southern Uruguay (Mattoni et al., 2012).

Finalmente, los individuos colectados se guardaron individualmente dentro de bolsas de papel mantequilla, para su posterior rehidratación en una cámara de humedad durante la noche, y su extensión en láminas de poliestireno expandido, etiquetados, referenciados geográficamente y depositados en la colección de referencia de esfíngidos del Laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna y Flora Silvestre de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia (Fig. 1-2).

Figura 1-2. Método de captura, colecta y preservación de polillas de la familia Sphingidae. a). Tela extendida con luz led y captura de polilla con botella plástica; b). Colección de polillas (Lepidóptera: Sphingidae) organizada por especie. Campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, Leticia – Colombia (69°56'20"W 4°11'20"S), julio 2017 - junio 2018.



Análisis de Diversidad

Para el análisis de diversidad, inicialmente se elaboró una base de datos de las especies en una hoja de cálculo de Excel, con información geográfica, morfometría y taxonomía de los esfíngidos colectados. Se obtuvo la abundancia relativa de las polillas a partir de la proporción de individuos de cada especie de esfíngido capturada durante los doce meses de muestreo y el total de la muestra (Stephen & Sánchez, 2014).

Para analizar el comportamiento de la riqueza de especies se tuvieron en cuenta los siguientes índices de diversidad alfa (α) (Carmona-Galindo & Carmona, 2013): Dominancia de Simpson (D_{Sp}) (Simpson, 2007), Diversidad general (Shannon H') (Shannon, 1948), y

el índice de Fisher (f) (Fisher et al., 1943), que se calcularon mediante el programa Past3 (Hammer et al., 2001).

También se realizaron dos gráficas de acumulación de especies basados en el método de rarefacción (Lourido et al., 2018), para determinar la significancia del esfuerzo realizado durante los doce meses de investigación y para construir índices de diversidad no paramétricos, buscando un estimado más representativo de la diversidad (Jiménez-Valverde & Hortal, 2003). Para ello, se calcularon los estimadores no paramétricos Chao 2 y Jackknife 1 (Cruz Flores & Barro Cañamero, 2015; Zapata et al., 2016), basados en incidencia y abundancias para esfuerzos de censos crecientes (Aranibar, 2019; González-Oreja et al., 2010). Se empleó el método de Coleman (Casatti et al., 2013) utilizando el software estadístico EstimateS versión 9.10 con 100 aleatorizaciones (Colwell & Elsensohn, 2014).

Se construyó un gráfico de rango-abundancia para determinar el orden de importancia de las especies en cuanto al número de individuos encontrados, separándolas en grupos de mayor a menor abundancia (Velazquez Velazquez et al., 2008). Para ello se organizaron en tres grandes categorías; i) Comunes: Especies presentes en los doce meses de muestreo; ii) Discontinuas: Presente entre 2 y 10 meses; y iii) Raras: Especies que solo se registraron una sola vez durante los doce meses de muestreo.

Para reconocer los patrones de variación en la composición, diversidad y estructura de la comunidad de esfíngidos en el tiempo de muestreo y su relación con el clima (i.e., temperatura, precipitación y humedad relativa), se relacionó la información de esfíngidos colectados en campo con información meteorológica para la zona de estudio (IDEAM, 2017). Esta información fue obtenida de la estación meteorológica del aeropuerto Vásquez Cobo, que se encuentra a menos de 1 kilómetro del sitio de estudio. Se tuvieron en cuenta los promedios de la precipitación total (mm), promedios de la temperatura mínima ($^{\circ}\text{C}$), máxima ($^{\circ}\text{C}$) y el porcentaje promedio de la humedad relativa (%) para los meses del periodo de muestreo.

Para analizar la relación entre las variables climáticas con la diversidad y abundancia de esfíngidos, se empleó un análisis de regresión lineal múltiple, utilizando la riqueza y diversidad de esfíngidos como variables dependientes y las variables climáticas de precipitación, temperatura máxima y mínima y humedad relativa como variables

independientes. Se empleó el criterio de información de Akaike (Akaike Information Criterion, AIC) corregido para tamaños muestrales pequeños (AICc) para evaluar la fiabilidad de las combinaciones construidas con las diferentes variables. Para ello, se consideraron aquellos modelos con valor de delta AICc (ΔAIC_c) ≤ 2 como modelos igualmente plausibles (Cruz-Jiménez et al., 2014; García et al., 2014). Cuando $\Delta AIC < 2$, se considera que los modelos son altamente significativos, mientras que los que están en el rango $2 < \Delta < 10$ presentan una significancia intermedia y aquellos con un $\Delta > 10$, no se consideran modelos concluyentes por lo que presentan muy poco o ningún soporte de información, lo que indica que se pueden eliminar en futuras investigaciones (Burnham & Anderson, 2004). Estos análisis se realizaron usando el programa R (versión 4.2.1) (Tierney, 2012).

Finalmente, se realizó un análisis de similitud o de conglomerados con el índice Euclidiano (Aranibar, 2019) con el fin de examinar posibles agrupaciones entre la dominancia y la abundancia de las especies durante las temporadas de altas y bajas precipitaciones para observar la distribución del ensamble de esfíngidos en función de la estacionalidad (Barrientos Medina et al., 2016).

Para el análisis descriptivo de la base de datos y la elaboración de algunas gráficas exploratorias se utilizaron hojas de cálculo del programa Excel, s, GraphPad Prism 10.0.1 (Garrett, 2023) para gráficas de acumulación de especies y del clima, EstimateSWin 910 (Colwell & Elsensohn, 2014) para la obtención de las curvas de acumulación de especies y los índices no paramétricos, R (versión 4.2.1) (Tierney, 2012) para la construcción de los modelos de regresión y el proceso de selección y el programa Past3 (Hammer et al., 2001) se utilizó para la construcción del dendrograma.

1.4 Resultados

1.4.1 Diversidad, estructura y composición del ensamble de esfíngidos

Durante los doce meses de muestreo en el campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia se colectaron un total de 463 individuos, de los cuales 413 (89.2%) correspondieron a machos y 50 a hembras (10.8%). Estos se agruparon en 44 especies, 24 géneros, 6 tribus y 3 subfamilias (Tabla 1-1). El número de individuos capturado por especie varió de 1 a 116 (media \pm Desviación Estándar, 3.00 ± 20.8 , $N = 463$). Se reportaron 15 especies con un solo individuo: *Aleuron chloroptera*, *Aellopos fadus*, *Adhemarius palmeris*, *Callionima parce*, *Enyo cavifer*, *Eupyrhroglossum sagra*, *Hemeroplanes triptolemus*, *Isognathus excelsior*, *Manduca brunalba*, *Manduca hannibal mayeri*, *Madoryx plutonius*, *Oryba Kadeni*, *Pachygonidia caliginosa*, *Xylophanes titana* y *Eumorpha capronnieri* (Tabla 1-1).

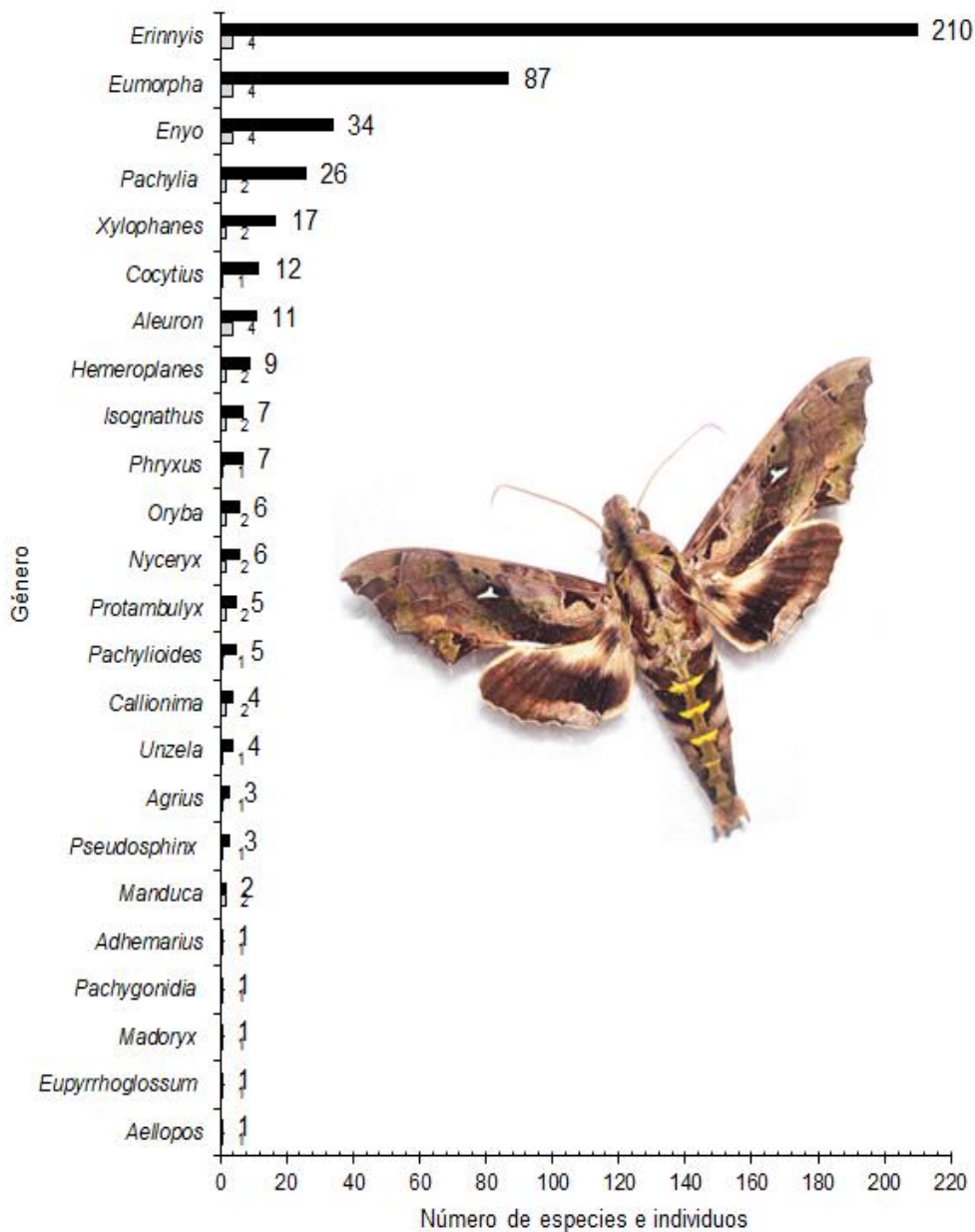
Tabla 1-1. Lista taxonómica de polillas colibrí (Lepidoptera: Sphingidae) y sus abundancias relativas. Campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, Leticia – Colombia (69°56'20"W 4°11'20"S), julio 2017 - junio 2018.

Subfamilia	Tribu	Género	Especie	# Machos	# Hembras	Abundancia Relativa (%)
Macroglossinae	Dilophonotini	Aellopos	<i>Aellopos fadus</i> (Cramer, 1777)	1	0	0.22
			<i>Aleuron carinata</i> (Walker, 1856)	1	3	0.86
		Aleuron	<i>Aleuron iphis</i> (Walker, 1856)	3	0	0.65
			<i>Aleuron chloroptera</i> (Perty, 1833)	1	0	0.22
			<i>Aleuron neglectum</i> (Rothschild & Jordan, 1903)	3	0	0.65
			<i>Callionima parce</i> (Fabricius, 1775)	1	0	0.22
		Callionima	<i>Callionima nomius</i> (Walker, 1856)	3	0	0.65
			<i>Enyo lugubris</i> (Linnaeus, 1758)	11	1	2.59
		Enyo	<i>Enyo ocypete</i> (Linnaeus, 1758)	17	0	3.67
			<i>Enyo cavifer</i> (Rothschild & Jordan, 1903)	1	0	0.22
			<i>Enyo gorgon</i> (Cramer, 1777)	4	0	0.86
			<i>Eupyrhroglossum sagra</i> (Poey, 1832)	1	0	0.22
		Eupyrhroglossum	<i>Erinnyis ello ello</i> (Linnaeus, 1785)	105	11	25.05
			<i>Erinnyis alope</i> (Drury, 1773)	23	4	5.83
			<i>Erinnyis obscura</i> (Fabricius, 1775)	9	0	1.94
			<i>Erinnyis oenotrus</i> (Cramer, 1780)	57	1	12.53
		Hemeroplanes	<i>Hemeroplanes triptolemus</i> (Cramer, 1779)	0	1	0.22
			<i>Hemeroplanes ornatus</i> (Rothschild, 1894)	6	2	1.73
		Isognathus	<i>Isognathus leachii</i> (Gardiner, 1876)	6	0	1.30
			<i>Isognathus excelsior</i> (Boisduval, 1875)	1	0	0.22

Subfamilia	Tribu	Género	Especie	# Machos	# Hembras	Abundancia Relativa (%)	
		Madoryx	<i>Madoryx plutonius</i> (Gehlen, 1931)	1	0	0.22	
		Nyceryx	<i>Nyceryx coffaeae</i> (Boisduval, 1875)	4	0	0.86	
			<i>Nyceryx magna</i> (Boisduval, 1875)	2	0	0.43	
		Oryba	<i>Oryba achemenides</i> (Cramer, 1779)	5	0	1.08	
			<i>Oryba kadeni</i> (Cramer, 1779)	1	0	0.22	
		Pachygonidia	<i>Pachygonidia caliginosa</i> (Fletcher, 1982)	1	0	0.22	
		Pachylia	<i>Pachylia darceta</i> (Walker, 1856)	3	0	0.65	
			<i>Pachylia ficus</i> (Linnaeus, 1758)	16	7	4.97	
		Pachylioides	<i>Pachylioides resumens</i> (Hodges, 1971)	4	1	1.08	
		Phryxus	<i>Phryxus caicus</i> (Cramer, 1777)	7	0	1.51	
		Pseudosphinx	<i>Pseudosphinx tetrio</i> (Burmeister, 1856)	3	0	0.65	
		Unzela	<i>Unzela japix</i> (Cramer, 1776)	3	1	0.86	
	Macroglossini	Xylophanes	<i>Xylophanes chiron nechus</i> (Drury, 1771)	13	3	3.46	
				<i>Xylophanes titana</i> (Drury, 1771)	1	0	0.22
	Philampelini	<i>Eumorpha</i>	<i>Eumorpha anchemolus</i> (Cramer, 1779)	55	4	12.74	
				<i>Eumorpha labruscae</i> (Linnaeus, 1758)	2	1	0.65
				<i>Eumorpha capronnieri</i> (Boisduval, 1875)	0	1	0.22
				<i>Eumorpha vitis</i> (Linnaeus, 1758)	16	8	5.18
Smerinthinae	Ambulycini	<i>Adhemarius</i>	<i>Adhemarius palmeris</i> (Boisduval, 1875)	1	0	0.22	
		<i>Protambulyx</i>	<i>Protambulyx strigilis</i> (Linnaeus, 1771)	5	0	1.08	
Sphinginae	Acherontiini	<i>Agrius</i>	<i>Agrius cingulata</i> (Fabricius, 1775)	2	1	0.65	
		<i>Cocytius</i>	<i>Cocytius duponchel</i> (Drury, 1773)	12	0	2.59	
	Sphingini	<i>Manduca</i>	<i>Manduca brunalba</i> (Clark, 1929)	1	0	0.22	
	<i>Manduca hannibal mayeri</i> (Cramer, 1779)		1	0	0.22		
TOTAL				413	50	100%	

Erinnyis fue el género más abundante con 210 individuos (45.4%), seguido de *Eumorpha* con 87 individuos (18.8%; Fig. 1-3).

Figura 1-3. Riqueza y abundancia por género de la familia Sphingidae colectados durante doce meses de muestreo en el Campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, Leticia – Colombia (69°56'20"W 4°11'20"S), julio 2017 - junio 2018. Las barras de color blanco corresponden a la riqueza de esfingidos y las barras de color negro a la abundancia. Imagen: *Hemeroplanes ornatus* (Rothschild, 1894). Fotografía propia de esta investigación.



Los géneros con mayor riqueza de especies fueron *Erinnyis* (9.1%; 4 especies), *Eumorpha* (9.1%; 4), *Enyo* (9.1%; 4) y *Aleuron* (9.1%; 4), los cuales agruparon la mayor riqueza de mariposas colibrí en la zona de estudio. Las especies con mayor abundancia relativa en el campus de la Sede Amazonia fueron *Erinnyis ello ello* (25.05%; 116 individuos), *Eumorpha anchemolus* (12.74%; 59) y *Erinnyis oenotrus* (12.53%; 58) (Tabla 1-1; Fig. 1-4).

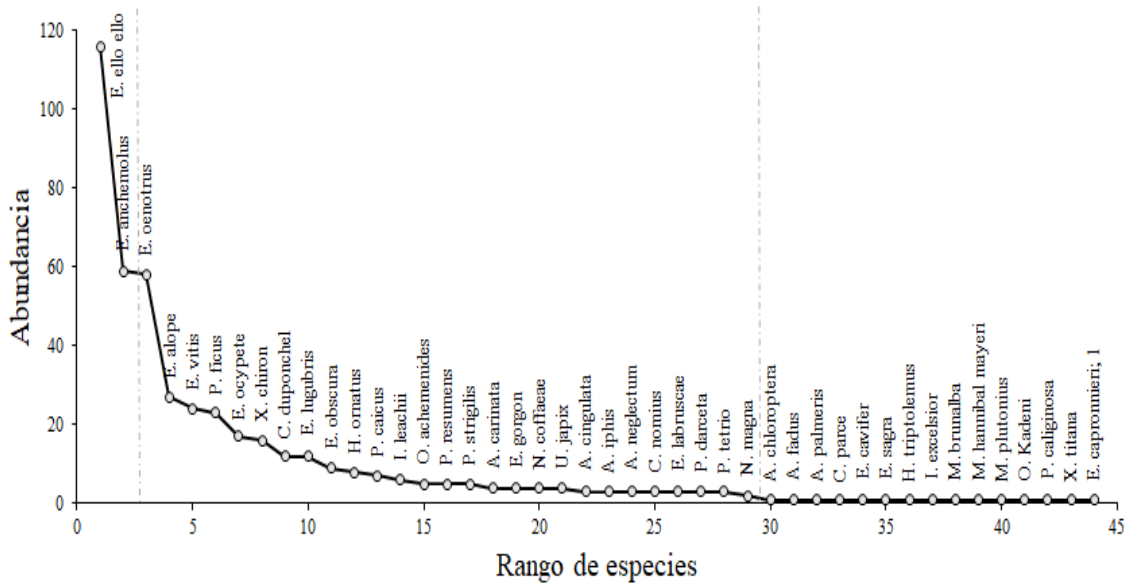
Figura 1-4. Especies más abundantes durante los 12 meses de muestreo. *Erinnyis ello ello* (116 individuos); *Eumorpha anchemolus* (59 individuos); *Erinnyis oenotrus* (58 individuos). Campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, Leticia – Colombia (69°56'20"W 4°11'20"S), julio 2017 - junio 2018. Fotografías propias de esta investigación.



Los índices de diversidad para la comunidad de polillas colibrí alcanzaron los siguientes valores: Dominancia de Simpson (D_{Sp}) = 0.89, índice de Fisher (f) = 12.32 y Shannon H' (diversidad general) = 2.8.

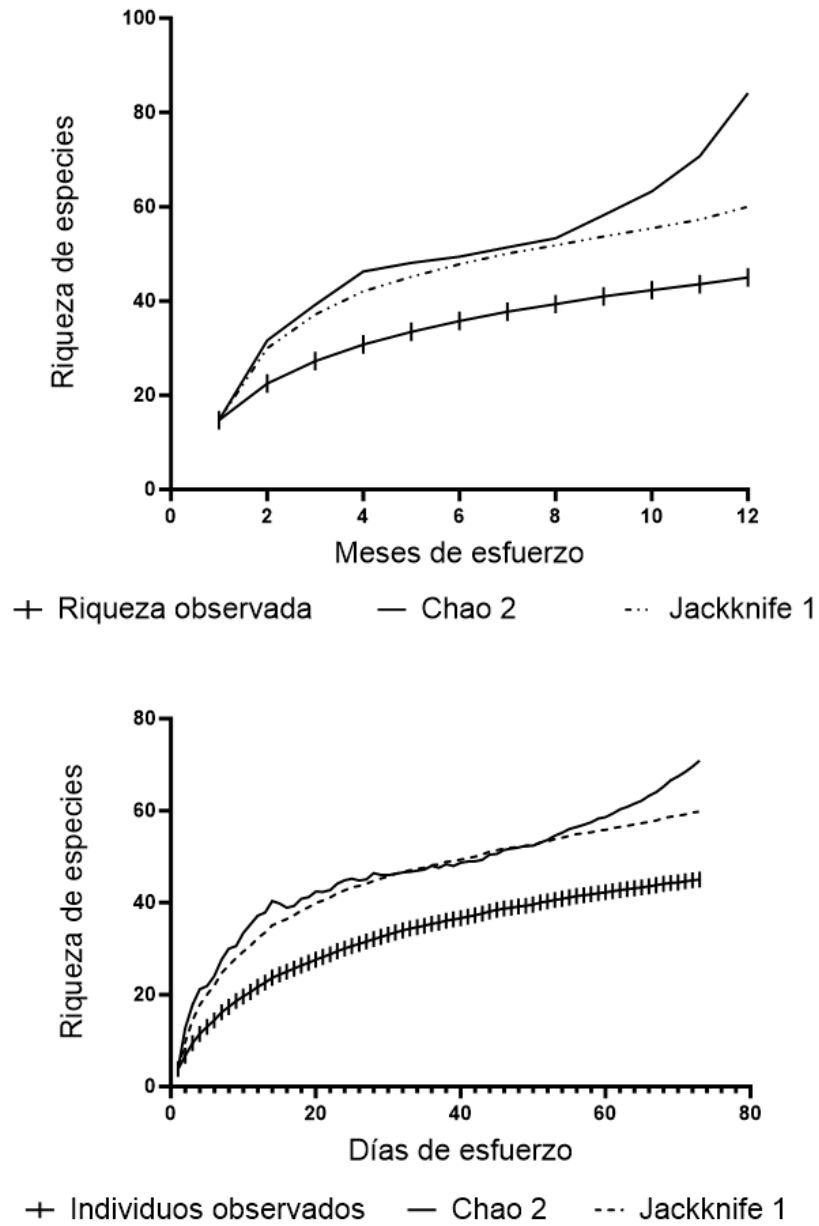
En la curva rango - abundancia se encontró una marcada dominancia de la especie más común *E. ello ello*, la cual representó la única especie que se registró en los doce meses de muestreo, mientras que 28 especies fueron discontinuas o intermitentes durante el trabajo de campo, al estar presente entre 2 y 10 meses. 15 especies (34% del total de especies) se catalogaron como raras, ya que sólo fueron registradas una vez durante los doce meses de muestreo (Fig. 1-5).

Figura 1-5. Curva rango - abundancia para polillas colibrí en un bosque en regeneración en el campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, julio 2017 - junio 2018. Las divisiones punteadas separan las especies entre las más comunes (izquierda) y las especies más raras (derecha). Dentro de este intervalo se encuentran las especies observadas y colectadas entre 2 y 10 meses.



La riqueza observada de polillas colibrí (44 especies) se encuentra por debajo de lo calculado por el estimador no paramétrico Chao 2 (71 especies; 52% de eficiencia), y por el estimador no paramétrico Jackknife 1 (57 especies; 77 de eficiencia). Un patrón similar de eficiencia se observa al construir esta curva a partir de los días de muestreo, tanto para el estimador paramétrico Chao 2 (71 especies; 52% de eficiencia) como para el estimador Jackknife (60 especies; 74 % de eficiencia).

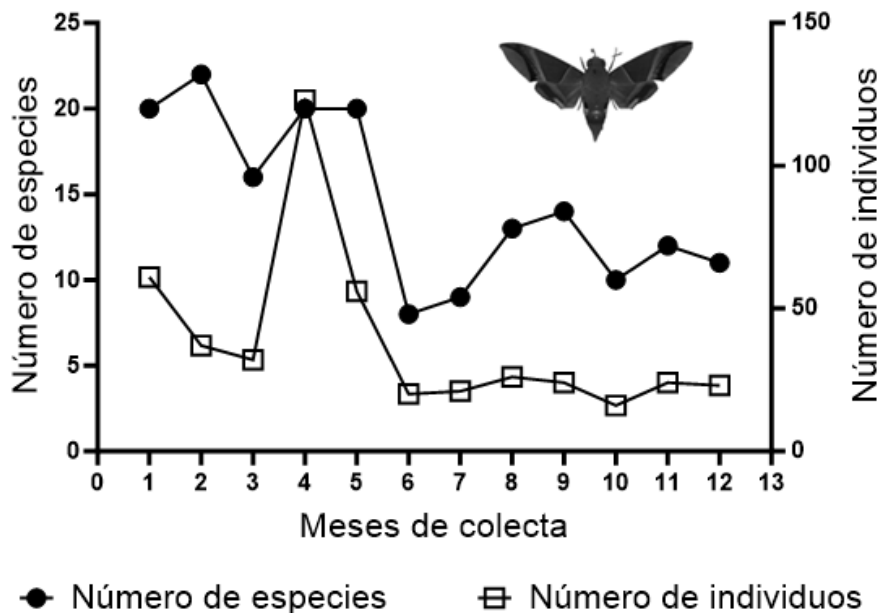
Figura 1-6. Curva de acumulación de especies de polillas Sphingidae por el método de rarefacción. La gráfica superior representa la curva de acumulación basada en especies durante los doce meses de colecta mientras que la gráfica inferior representa la curva basada en días de muestreo. Estimadores no paramétricos de riqueza Chao 2 (Línea continua), Jackknife 1 (Línea punteada) y especies observadas (Línea continua inferior con barras). De julio de 2017 a junio de 2018 en el campus de la Universidad Nacional de Colombia, sede Amazonia.



1.4.2 Respuesta de la comunidad de esfíngidos a factores climáticos

En la época de bajas precipitaciones (mayo – octubre) se capturó la mayor cantidad de individuos (300 individuos; 64.8%), con el mes de octubre de 2017 como el periodo en que se colectó el mayor número de individuos (mes 4; 123 individuos; 26.6%), pertenecientes a 20 especies, seguido del mes de julio de 2017 (mes 1; 61 individuos; 13.2%) pertenecientes a 20 especies (Fig. 1-7).

Figura 1-7. Variación en la abundancia y riqueza de especies de polillas de esfíngidos colectados en el Campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, Leticia – Colombia (69°56'20"W 4°11'20"S), julio 2017 - junio 2018.



Por su parte, en la época de altas precipitaciones (noviembre – abril) se capturaron 163 individuos (35.2%), con el mes de abril de 2018 con el menor número de individuos (mes 10; 16 individuos; 3.5%) pertenecientes a 10 especies (22.7%). El mes donde se reportó la mayor riqueza fue en agosto de 2017, con 22 especies (48.9%), mientras que la menor riqueza se registró en diciembre de 2017 con 8 especies (11.1%) (Fig. 1-7).

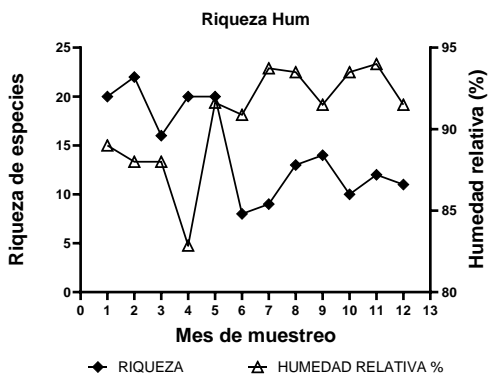
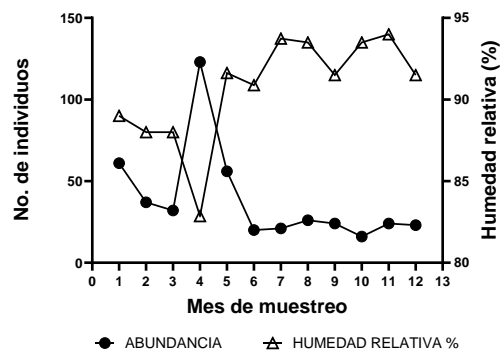
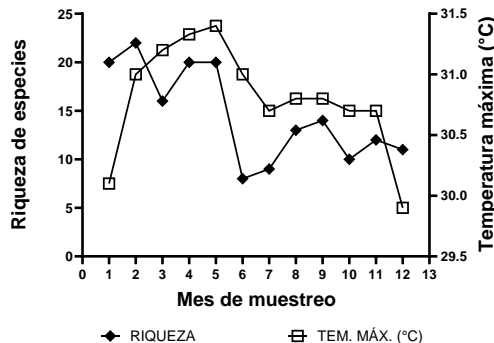
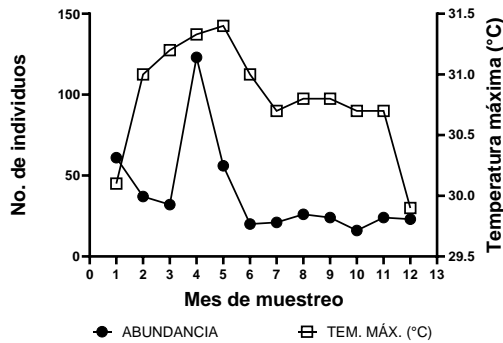
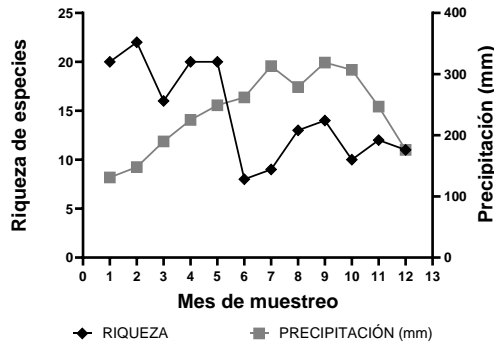
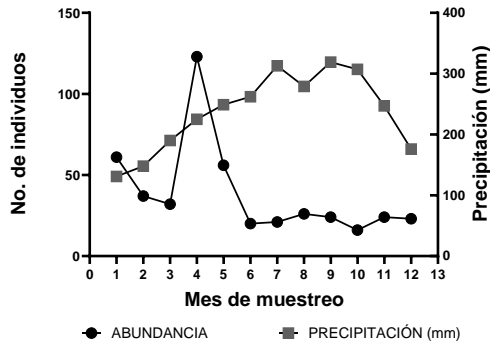
Tabla 1-2. Mejores modelos para relacionar la riqueza y abundancia de esfíngidos con variables climáticas de acuerdo al criterio de información de Akaike (AIC), en donde K es el número de parámetros, AIC_c es el criterio ajustado a tamaños pequeños de muestra, ΔAIC_c corresponde al delta ($\Delta < 2$) y $w.AIC_c$ es el peso relativo de la evidencia para cada uno de los modelos. Análisis para datos colectados en el campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia. Julio 2017 - junio 2018.

VARIABLE	MODELO	k	AIC	AIC_c	ΔAIC_c	$w.AIC_c$
Riqueza	Precipitación + Temperatura máxima	3	65,20	68,20	0,00	0,62
	1	1	118,72	119,12	0,00	0,40
Abundancia	Precipitación	2	119,33	120,66	1,54	0,19
	Temperatura máxima	2	119,51	120,84	1,72	0,17

La precipitación y la temperatura máxima tuvieron un efecto significativo en la distribución de la riqueza de esfíngidos a través del periodo de estudio. El modelo más significativo fue aquel que relacionó la riqueza positivamente con la temperatura máxima ($\beta = 0,014 \pm 0,01$; $P < 0,05$) y negativamente con la precipitación ($\beta = -0,0065 \pm 0,02$; $P < 0,05$; Tabla 1-2). Para el caso de la abundancia de esfíngidos, estas mismas variables fueron seleccionadas como relevantes en los modelos. Sin embargo, el modelo nulo ($\beta = 0,001 \pm 8,69$; $P > 0,05$) quedó entre los modelos más plausibles según el criterio empleado (Tabla 1-2), lo que significa que, si bien la precipitación y la temperatura máxima pueden tener algún efecto sobre la abundancia de esfíngidos, pueden existir otras variables no consideradas en esta investigación que pueden ajustarse mejor a la distribución de la abundancia de los esfíngidos. La baja relevancia de estas variables predictivas escogidas se hace evidente por la falta de significancia de la temperatura máxima ($\beta = 0,33 \pm 10$; $P > 0,05$) y la precipitación ($\beta = -0,29 \pm 0,1$; $P > 0,05$) al relacionarla con la abundancia (Tabla 1-2).

Figura 1-8. Relación de la abundancia (columna izquierda) y la riqueza (columna derecha) de polillas colibrí con variables climáticas en el Campus de la Universidad Nacional de

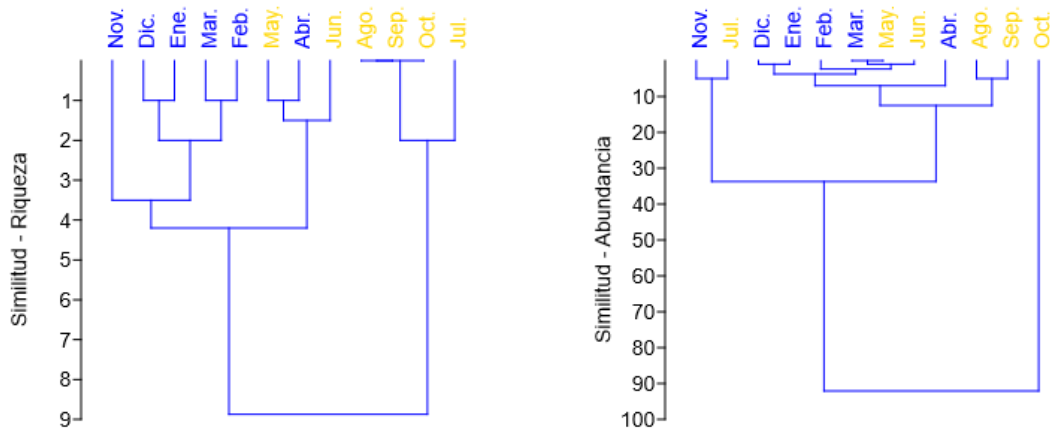
Colombia sede Amazonia, Leticia – Colombia (69°56'20"W 4°11'20"S), julio 2017 - junio 2018.



Al analizar el comportamiento mensual de la riqueza y abundancia de polillas colibríes, la riqueza de polillas colibrí presentó un patrón de agrupación en dos conglomerados

asociados a las temporadas de altas y bajas precipitaciones. En el caso de las abundancias, la conformación de conglomerados es más difusa (Fig. 1-9).

Figura 1-9. Gráfica de similitud (dendrograma) para las temporadas de altas (diciembre – abril; meses de color azul) y bajas (mayo – octubre; meses de color amarillo) precipitaciones. a) Dendrograma de la riqueza de esfíngidos, b) Dendrograma de la abundancia de esfíngidos. Campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia. julio 2017 - junio 2018.



1.5 Discusión

ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE ESFÍNGIDOS

Al caracterizar la estructura y composición del ensamble de esfíngidos en el bosque secundario en regeneración del campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, se registró un total de 44 especies de esfíngidos, con 12 especies adicionales a las reportadas anteriormente para la Amazonia colombiana por Correa-Carmona et al., (2015). Es posible que lo que permitió obtener un mayor registro de especies fue principalmente el abarcar sistemáticamente otros meses del año durante esta investigación. Sin embargo, los estimadores no paramétricos confirman una eficiencia de colecta para Chao 2 del 52% y para Jackknife del ~76%. En comparación con la diversidad

reportada por otros autores para la cuenca amazónica, en países como Bolivia (189 especies; (I. J. Kitching et al., 2001), Brasil (79 especies; Motta & Andreazze, 2001; Motta & Xavier-Filho, 2005), Venezuela (40 especies; Chacín & Clavijo 1995) y Perú (176 especies; Izersky & Pozdniakov, 2020), el número total de especies reportadas se encuentra en el rango inferior de estas investigaciones. Es probable que el número de especies aumente mientras se lleven a cabo muestreos más sistemáticos e intensivos, que cubran una mayor área (p. ej. diferentes tipos de coberturas), y un tiempo más prolongado en días de muestreo.

La especie *E. ello ello*, fue la más representativa en todos los meses de muestreo con un 25% de abundancia. Esta especie se reconoce por ser una de las principales plagas de la yuca (Arias & Bellottii, 1977; Urias López et al., 1987), y en su estado larval, puede defoliar las hojas de este cultivo en su totalidad (Aguiar et al., 2010; Arias-V & Bellotti, 1984; Barbosa et al., 2015; Barrera et al., 2014; Bellotti et al., 1992; Santos et al., 1983). La yuca es una de las especies de plantas más usadas en los cultivos tradicionales indígenas (chagras) en el municipio de Leticia y sus zonas periurbanas (Pérez et al., 2019; Triana-Moreno et al., 2006), por lo que la presencia de *E. ello ello* puede estar relacionada con el cultivo de este tubérculo en esta zona. También es notorio que la especie dominante en nuestro estudio difiera en comparación con otros trabajos en la cuenca amazónica. Es el caso de los registros en el Amazonas venezolano (Chacín & Clavijo 1995), donde *E. ocypete* y *M. sexta paphus* fueron las especies más abundantes en esta región. El trabajo realizado por Ignatov et al. (2011) menciona que *C. duponchel* es la segunda especie más abundante en la selva amazónica en el Perú.

RESPUESTA DE LA COMUNIDAD DE ESFÍNGIDOS A FACTORES CLIMÁTICOS

A pesar de que en Colombia se han realizado varios estudios taxonómicos de la familia Sphingidae (e.g.a, Prada Lara et al., 2019), pocos han tenido una aproximación ecológica en relacionar diversos atributos de diversidad de este grupo con factores climáticos (Agudelo-Martínez et al., 2018; Saavedra-Conde et al., 2022). Al estudiar los patrones de variación temporal en la composición de la comunidad de esfíngidos en el área de estudio, encontramos que la precipitación y la temperatura máxima juegan un papel importante en

la variación de la riqueza de especies de esfíngidos. Sin embargo, mis resultados no fueron concluyentes al buscar una relación entre la abundancia de esfíngidos y las variables climáticas empleadas, lo cual denota la necesidad de explorar otras potenciales variables explicativas.

La variación en los atributos de diversidad de insectos asociada a factores ambientales es un patrón común tanto en zonas templadas como en zonas tropicales (Ríos-González et al., 2019). En particular, en este estudio se encontró que la riqueza de esfíngidos mostró una relación significativamente negativa con la precipitación (Tabla 1-2) y positiva con temperaturas máximas. Un estudio realizado en Cuba, afirma que los esfíngidos son muy sensibles a las bajas temperaturas por lo que su representatividad para esta temporada es muy baja (Agudelo et al., 2018; Cruz Flores & Barro Cañamero, 2015). En cuanto a la precipitación, varios estudios afirman, contrario a mis resultados, encontrar una relación positiva en la abundancia y riqueza de esfíngidos, relacionándolas con las temporadas de altas precipitaciones y la producción de abundante recurso floral (Agudelo-Martínez et al., 2018; Marlès Magre et al., 2015; Ríos-González et al., 2019), lo cual ha sido relacionado con los requerimientos alimenticios y de refugio de las polillas en su ciclo de vida, especialmente en el estado larval y de adultez (Boom-Urueta et al., 2013).

Las altas temperaturas y bajas precipitaciones, que coinciden con la temporada seca en la zona, pueden estar afectando el ciclo de vida de las especies, lo que se vería reflejado en la variación en su diversidad (Bärtschi et al., 2019; Hufnagel & Kocsis, 2011; Johnson et al., 1992; Ríos-González et al., 2019). Por ejemplo, en la zona de estudio la precipitación es muy alta comparada con otras regiones tropicales, lo cual puede influir negativamente sobre el ciclo de vida de estas especies. Por otro lado, en términos fenológicos, es conocido que la floración de muchas plantas tropicales se asocia con las temporadas secas, lo cual incrementaría la abundancia y diversidad de esfíngidos durante estos meses de menor precipitación y mayores temperaturas (Bärtschi et al., 2019). Es posible, por tanto, que las variaciones en la precipitación y la temperatura máxima tengan un efecto significativo no sólo sobre los procesos fisiológicos en este grupo de insectos, sino sobre la fenología de sus recursos florales (Cruz & Barro, 2015; Fachin et al., 2019).

No se encontró una relación entre la humedad relativa y la abundancia y la riqueza de esfíngidos. La humedad se puede asociar más específicamente a la influencia que tiene

sobre el recurso floral, ya que se considera que al aumentar la humedad y la precipitación en el caso de flores que no poseen características tubulares la concentración del néctar puede variar, disminuyendo su calidad (Loayza & Rios, 1999). Sin embargo, estudios realizados en condiciones controladas dan como resultado que la humedad juega un papel importante en el proceso de polinización, debido a que fortalece la maduración y agiliza la apertura de la flor, facilitando la disponibilidad de alimento para los polinizadores (Ríos-González et al., 2019; Torres, 2002). En el caso particular de mi investigación, es posible que la poca variación de la humedad relativa (83% a 94%) registrada a través del periodo de estudio no permitió que tuviera un peso dominante en los modelos, como si fue el caso de la variación de la precipitación a lo largo del año (131 mm a 319 mm entre el mes más seco y el más húmedo, respectivamente).

La comunidad de esfíngidos también se puede ver afectada por los cambios climáticos que se presentan en la actualidad debido a la intervención antropogénica, la fragmentación de los bosques y los monocultivos, provocando su mortalidad por la pérdida del hábitat (Escamilla Herrera, 2019), así como el aumento de plagas que ocasionan la disminución de plantas y aumento de depredadores (Young et al., 2017). Estos factores son preocupantes teniendo en cuenta que las especies de la familia de los esfíngidos se reconocen como vectores nocturnos importantes en la polinización, manteniendo los cultivos y ecosistemas naturalmente estables (Biesmeijer et al., 2006; Watanabe, 2014). Así mismo, por ser especies de cuerpos robustos, son una fuente de alimento importante para depredadores. De esto se desprende la importancia de conocer más sobre la ecología de esta familia y cómo responde a la variación climática extrema, con el fin de mantener la biodiversidad y estabilidad de los bosques, creando estrategias de conservación y mitigando los efectos de las fluctuaciones temporales las cuales determinan la abundancia y composición de los polinizadores.

Es esta investigación se suministra por primera vez información con relación a las variables climáticas y su asociación con la diversidad de esfíngidos en la región del trapecio amazónico en Colombia. A pesar de que mi investigación solo abarcó un área geográfica relativamente pequeña, se encontraron patrones de diversidad y ecológicos significativos. Para futuros estudios sobre las mariposas colibrí es recomendable, por tanto, ampliar la zona de estudio a lugares más alejados de la urbanización, con el fin de dilucidar si los

mismos patrones encontrados en mi investigación se sostienen para áreas menos intervenidas.

Los estudios comunitarios en el Amazonas, incluso tan simples como este, son muy necesarios. Esto es especialmente cierto en el caso de la Amazonia colombiana, ya que se han encontrado significativamente menos estudios ecológicos sobre las mariposas colibrí en comparación con otros países de la cuenca. (e.g., Brazil). Junto con uno de los niveles más altos de diversidad de esta cuenca, el noroeste de la Amazonia se enfrenta a graves amenazas a la conservación relacionadas con la deforestación y la degradación del hábitat mediada por acciones humanas como proyectos hidroeléctricos (Finer & Jenkins 2012), desarrollo agrícola a escala de paisaje (por ejemplo, soja y palma de aceite; Fitzherbert et al 2008), producción de carne de vacuno (Bowman et al 2012), explotación de petróleo (San Sebastián & Hurtig 2004), y minería (Cremers et al 2013), entre otros. Por lo tanto, como primer paso, el reconocimiento de la diversidad de las especies y su distribución en esta región, que está claramente sometida a estudios insuficientes, es fundamental para la conservación.

Se sugiere así ampliar el tiempo de muestreo como se ha realizado en otras zonas Neotropicales de hasta 24 meses (Beccacece et al., 2011; Ríos-González et al., 2019)]. Con esto, se podrían encontrar más especies en la zona de muestreo y posiblemente patrones más consistentes. Adicionalmente, mi estudio no encontró una relación significativa de la variación de la abundancia de esfíngidos con las variables climáticas seleccionadas. Por tanto, es necesario reconocer otras variables que puedan estar influenciando este parámetro de las polillas-colibrí.

2. Capítulo 2: Relación Esfíngido – Flor en un bosque en regeneración en la Amazonia Colombiana

2.1 Resumen

El estudio de las relaciones planta-animal resulta esencial para comprender el funcionamiento de los ecosistemas y los mecanismos de estabilidad de los sistemas biológicos. En este sentido, las redes de interacción son una técnica eficaz para analizar esta complejidad en las comunidades. Este capítulo tiene como objetivo analizar la interacción esfíngido-flor a partir del estudio sus cargas de polen por medio de la construcción de una red de interacción bipartita para un ensamble de mariposas colibrí y el recurso floral existente en un bosque secundario del campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, colectados entre julio de 2017 y junio de 2018. Para construir la matriz de interacción bipartita, se organizó una base de datos con las especies de los esfíngidos capturados durante los doce meses de colecta y las familias de polen encontrados en los esfíngidos. Se realizaron análisis tanto gráficos como cuantitativos para modelar las interacciones mutualistas entre los esfíngidos y las plantas que visitan. A pesar de que se capturó un alto número de especies de esfíngidos, solo un poco más de la mitad de ellos tenían cargas de polen en su cuerpo. Se evidenció una red con bajo nivel de especialidad ($H2' = 0.144$) y un nivel intermedio de superposición de nicho ($NO \sim 0.4$), así como una baja modularidad. Los índices a nivel de especie indican que la red está compuesta mayormente por especies generalistas. Por tanto, la red de interacción esfíngido-flor en estudio, dadas sus características, se considera una red anidada, con un

índice de anidamiento alto (58.54) favoreciendo la estabilidad en las dos comunidades. La generalidad de esta red puede deberse tanto al estado sucesional temprano-intermedio del bosque en estudio (~ 30 años), así como al nivel de perturbación de la matriz urbanizada en que este bosque se encuentra embebido. Los análisis basados en las redes bipartitas proporcionan una mirada más clara y objetiva sobre las interacciones esfíngido-flor, para comprender su funcionalidad e importancia en el ecosistema, contribuyendo a estudiar aspectos clave para su conservación.

Palabras clave: Red bipartita; *Erinnyis ello ello*; Polinización; Anidamiento; Índice de especialización (H_2'); Red generalista.

2.2 Introducción

Las relaciones entre plantas y animales pueden clasificarse como antagónicas (relación negativa: e.g. depredación: herbivoría: una liebre alimentándose de hierba; Morin, 1999) o sinérgicas (relación positiva: e.g. mutualismo: como en la relación colibrí-flor; Smith & Smith, 2007). En estas últimas, habitualmente ambas especies logran un beneficio. Adicionalmente, estas relaciones entre organismos están mediadas por su fisiología, estructura y tipo de ambiente, en donde los factores físicos y biológicos se combinan haciendo que la vida de un ser vivo esté estrechamente ajustada no sólo a otros organismos (e.g., interacción planta-animal) sino a las condiciones de su ambiente (Aizen et al., 2002; Jordano et al., 2009a; Murcia, 2002; Zamora Rodríguez et al., 2008). En múltiples ocasiones, estas relaciones han evolucionado en forma paralela a lo largo de miles de años (i.e., coevolución), usualmente brindándose un beneficio mutuo asociado con adaptaciones en múltiples dimensiones (Botero Tobón, 1986).

La interacción estrecha que se establece entre individuos de diferentes especies crea asociaciones positivas que pueden ser de tipo comportamental (e.g. mejores estrategias de búsqueda de alimento; Oscar, 2015), ecológicas (e.g. interacción sinérgica entre

comunidades; Jordano et al., 2009a; Martínez & Pugnaire, 2009), morfológicas (e.g. longitud de probóscides de mariposas que pueden asociarse con grupos de flores tubulares o gamopétalas; Kato & Inoue, 1994), fenológicas (e.g. influencia de factores ambientales en la abundancia de las especies; Dellatorre, 2021;) y funcionales (e.g. la especialidad de ciertos insectos y aves para ser buenos polinizadores; (Peña, 2003; Vásquez Bardales et al., 2017). Un claro ejemplo de este tipo de asociaciones es el síndrome de polinización, el cual corresponde al conjunto de características de la flor como la forma, el color, la calidad y cantidad de néctar, el tipo de polen y las esencias, que potencialmente atraen a polinizadores específicos hacia flores particulares (Pozo & Andrea, 2017). Estas particularidades permiten que algunos animales se alimenten excluyendo a otros visitantes que podrían usurpar los recursos florales sin realizar polinización efectiva (Faegri & Van Der Pijl, 2016).

Las Angiospermas, con más de 250,000 especies vivientes (Barreda et al., 2007; Olmstead, 2004), son consideradas el grupo de plantas actualmente dominantes del planeta tierra, y son las especies vegetales que dependen en mayor grado de la polinización animal. De hecho, cerca del 99% de las plantas de los bosques húmedos tropicales son polinizadas por animales (Bawa, 1990; Carranza-Quiceno & Estévez-Varón, 2008; Poorter et al., 2001; Williams-Linera & Meave, 2002), siendo los insectos uno de los principales polinizadores en estos bosques (Gallardo, 2013). Se considera que fueron en parte este tipo de interacciones las que posibilitaron la gran evolución de ambos grupos. A pesar de lo relevante de esta interacción, para la mayoría de las especies de este grupo se desconoce su tipo de polinización (Cruz & Barro, 2015; López, 2021; Torretta et al., 2009)

El estudio de las interacciones planta-animal resulta fundamental pues permite comprender el funcionamiento de los ecosistemas, su evolución y los mecanismos de estabilidad de los sistemas biológicos complejos (Jordano, 2009). En particular, para el caso de América tropical, una de las zonas más biodiversas del mundo, el estudio de la interacción planta-animal se incrementó a partir de la década de los 60s (Martínez López, 2019), con investigaciones en temas como la importancia de las polillas como polinizadores (bosques secos de Costa Rica; Haber & Frankie, 1989; Agosta & Janzen, 2005), la adaptación de las distintas flores y sus visitantes polinizadores (Bosque lluvioso de Costa Rica; Stiles, 1977), la dominancia de diferentes modos de polinización (sabanas tropicales de

Venezuela; Ramírez, 2004) y, en general, el estudio de diferentes patrones en las relaciones ecológicas de importantes polinizadores como las polillas de la familia Sphingidae (Brasil; Laroca & Mielke, 1975, Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1975, Motta, Aguilera-Peralta & Andreazze, 1998, Darrault & Schlindwein, 2001, Amorin, 2008, Amorim, De Ávila, De Camargo, Vieira, & Oliveira, 2009, Avila, Cruz-Barros, & Correa, 2010). Igualmente, estudios realizados en otras zonas del Neotrópico (Belice; Linhart & Mendenhall, 1977; Región Neotropical, Schreiber, 1978; Massachusetts, Bawa, 1990, Kato & Inoue, 1994; Colombia, Narváez & Soriano, 1996; Chile, Cocucci, Moré, & Sérseg, 2009) describen la importancia de estas asociaciones.

Un caso especial de insectos polinizadores son aquellos pertenecientes a la familia Sphingidae (Orden Lepidoptera: clado Ditrysia), comúnmente llamados mariposas o polillas colibrí. Estas polillas son mariposas nocturnas reconocidas como uno de los vectores más importantes en la polinización (Amorim, 2008; Avila Junior et al., 2010; Murcia, 2002; Trejo-Salazar et al., 2015). El nombre Sphingidae fue propuesto en 1802 por el entomólogo Pierre André Latreille (Pittaway & Natural History Museum, 1993), el cual se asocia con la mitología griega debido a que, en el estado larval durante la metamorfosis, el gusano eleva la cabeza en forma de defensa, simulando una esfinge egipcia (Moré, Kitching, Roig, & Morrone, 2014). Estas polillas presentan metamorfosis completa, pasando por cuatro etapas de desarrollo: huevo, oruga, crisálida y adulto. En la última etapa de mariposa, los esfíngidos se caracterizan por su larga probóscide, la cual les permite alcanzar fácilmente el néctar de flores. También poseen colores llamativos en sus alas posteriores, cuerpos robustos, ojos grandes y antenas curvadas (Moré, Kitching, Roig, & Morrone, 2014). Su función como polinizadores está principalmente relacionada con su alta capacidad de vuelo (pueden recorrer largas distancias), su vuelo sostenido en un punto fijo y su vuelo reverso o invertido mientras realizan un alto número de visitas de flores en la noche (de Enrech et al., 1985; Rubio, 1994). Dada su alta actividad floral, sus cuerpos relativamente grandes y vuelos largos, requieren una alta cantidad de néctar para cubrir su gasto energético (Cocucci, Moré, & Sérseg, 2009).

Aunque los esfíngidos y las plantas esfingófilas son fácilmente reconocibles y su interacción ha sido muy llamativa en el estudio de la especialización morfológica recíproca (Cocucci, Moré, & Sérseg, 2009), Colombia presenta aún un gran vacío en el conocimiento de su biología y ecología, con alta deficiencia de datos y de estudios sistemáticos. Igualmente, existe un desconocimiento general de la estructura, composición y

funcionamiento de los ecosistemas en que habitan. Esto se hace más preocupante si se considera que Colombia es uno de los países con mayor diversidad biológica (Rangel-Ch, 2006), y en especial la biorregión Amazónica, el ecosistema terrestre más rico en especies de la tierra (Malhado et al., 2013), con una amplia deficiencia de datos y de estudios sistemáticos en muchos grupos taxonómicos (Malhado et al., 2013). Desafortunadamente, en comparación con otros ecosistemas y regiones, es poca la información sobre la ecología de la polinización de estos bosques (Murcia, 2002). Por ejemplo, se desconoce la composición, estructura y especificidad de múltiples interacciones planta-animal en la Amazonia colombiana. La escasa información para esta biorregión limita en gran medida proponer estrategias para la conservación de especies y sus ecosistemas. Este problema se hace aún más alarmante si se considera que en la Amazonia actualmente se presentan los procesos más acelerados de deforestación de bosques y ampliación de las áreas de pastizales no nativos para el país, asociados a múltiples factores como la ganadería extensiva y los macroproyectos (SINCHI, 2007).

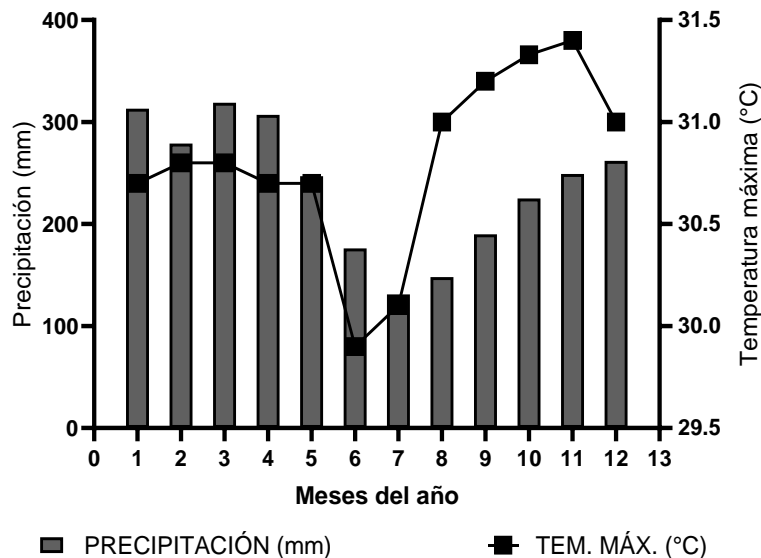
En este capítulo, se evaluó una red de interacción esfíngido-flor de un bosque secundario amazónico a partir del análisis de las cargas de polen encontradas en los esfíngidos colectados sistemáticamente a lo largo de un año de muestreo. En particular, en este capítulo quiero evaluar si el comportamiento de la red de interacción es generalista (i.e., la comunidad de esfíngidos interactúa con una gran variedad de recurso floral) o especialista (i.e., los esfíngidos son específicos al alimentarse de una o unas pocas especies de plantas con flor y, a su vez, las plantas son visitadas por pocos esfíngidos). Dado que la zona de estudio se encuentra embebida en una matriz urbanizada, además de que es un bosque secundario en proceso de regeneración (~ 30 años), el recurso floral es menos diverso y la cobertura menos compleja estructuralmente y, por tanto, las interacciones tenderán a ser más generalistas. Esto puede hacer que los lepidópteros se ajusten al recurso disponible influenciado por la actividad humana (Millán-J. et al., 2009), en particular disminuyendo la diversidad y especificidad de las especies de plantas visitadas por ellos. Por tanto, se espera que la red de polinización esfíngido-flor sea poco especializada y con una superposición de nicho de intermedia a alta.

2.3 Métodos

2.3.1 Área de estudio

Esta investigación se llevó a cabo en el campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia localizado en la ciudad de Leticia, extremo sur del trapecio amazónico, departamento de Amazonas, Colombia (69°56'20"W, 4°11'40"S). El campus es un fragmento de bosque húmedo ecuatorial de ~ 16 hectáreas, que lleva en proceso de restauración aproximadamente 30 años, donde se observa el restablecimiento de comunidades de la flora amazónica con coberturas vegetales como: sucesión de bosque de tierra firme, sucesión de bosque de rebalse, bordes de bosque y humedales. Adicional al bosque, se encuentra un sendero ecológico, parqueaderos, área construida y alojamientos (Figura 1-1). El campus de la Universidad Nacional posee un área de bosque natural en regeneración con alta diversidad de plantas con flores e igualmente una alta diversidad de especies de lepidópteros, las cuales en su mayoría se encuentran en la “Guía ilustrada de las polillas colibrí de la Amazonia Colombiana”, en donde se identificaron aproximadamente 38 especies de esta familia (Correa-Carmona & Colorado, 2015). Esta zona está ubicada a 90 msnm, con precipitaciones superiores a los 3.000 mm anuales, alcanzando valores cercanos a 5.500 mm/año, temperatura con valores promedios entre 22°C y 28°C y una radiación solar aproximada de 113,7 kcal/cm²/año (CORPOAMAZONIA, 2017) (Fig. 2-1).

Figura 2-1. Precipitación y temperatura máxima durante los doce meses del año para la ciudad de Leticia, Amazonas, durante julio de 2017 a junio de 2018. Temporada de bajas precipitaciones (mayo - octubre) y temporada de altas precipitaciones (noviembre – abril).



2.3.2 Cargas de polen en esfíngidos

Con el objeto de analizar las plantas visitadas por la comunidad de esfíngidos durante julio de 2017 y junio de 2018, se extrajeron muestras de polen de los esfíngidos con una goma preparada en el laboratorio a base de gelatina sin sabor, agua destilada, glicerina y fucsina (Pozo & Andrea, 2017; Tamame, 2011). A cada individuo de esfíngido capturado (ver capítulo 1 para metodología de captura y almacenamiento) se le daban suaves toques con la gelatina por las partes del cuerpo de potencial acumulación de polen como cabeza, patas, cuerpo y probóscide (Kearns & Inouye, 1993; Figura 2-1. Posteriormente se depositaron las muestras en tubos eppendorf de 1,5 cm³ debidamente marcados, tapados y dispuestos en la nevera a 2°C para su conservación y análisis. Cada carga de polen se montó sobre un portaobjetos para observarlas y determinarlas con ayuda del microscopio. Debido al sesgo introducido por la variabilidad en la cantidad de polen producido por las plantas, no se tuvo en cuenta la abundancia de los mismos en los análisis. Adicionalmente, para disminuir el sesgo por potencial contaminación de las muestras, no se consideraron

las especies de plantas encontradas que tuvieron pequeñas cantidades de granos de polen (< 5 granos).

Figura 2-2. Izquierda: esfíngido preparado para extender y tomar medidas y muestra de polen. Derecha: extensión y medición de la probóscide. Laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna y Flora Silvestre, Universidad Nacional de Colombia Sede Amazonia.



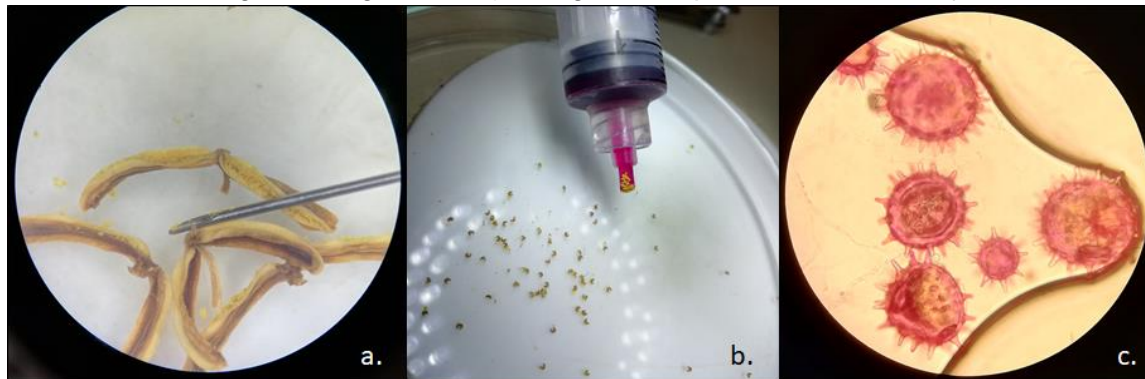
2.3.3 Cargas de polen en flores

Con el fin de comparar el polen colectado en los esfíngidos con la comunidad de plantas visitadas y apoyar el proceso de determinación botánica, se colectó el polen de flores encontradas en el campus de la Universidad Nacional de Colombia Sede Amazonia a partir de búsquedas activas en diferentes días del mes durante julio de 2017 y junio de 2018 (Fig. 1-1). A cada especie de planta florecida encontrada en la zona de estudio, se le extrajo de 4 a 5 botones para la extracción del polen, las cuales se guardaron en bolsas de papel mantequilla para su posterior análisis.

Para la identificación del polen en las flores, con ayuda de pinzas y agujas, se abrieron los botones de estambres y se barrieron los granos de polen ubicándolos sobre una caja de Petri y observarlos directamente en el microscopio (Fig. 2-3). La identificación de los granos de polen extraído directamente de las flores se utilizó para lograr una mejor identificación de las cargas de polen encontradas en los esfíngidos.

Las muestras de polen encontradas en las polillas y el polen de las flores se conservaron en portaobjetos cubriendo la parte superior con un cubreobjetos y sellando las esquinas con esmalte transparente para su conservación y evitar contaminaciones. Luego se depositaron en cajas organizadoras debidamente selladas para su posterior determinación. Se tomaron fotografías al microscopio de los granos de polen en los objetivos 4X, 10X, 40X y 100X, este último objetivo con aceite de inmersión (Dorantes, 2018).

Figura 2-3. Ejemplo de extracción del polen de una flor colectada en el campus de la Universidad Nacional de Colombia Sede Amazonia. Julio de 2017 a junio de 2018. a) Anteras abiertas de flor masculinas y remoción del polen con una aguja; b) Polen seleccionado con goma de gelatina; c) Fotografía de polen tomada en objetivo 40x.



2.3.4 Determinación de granos de polen

Para la identificación tanto de los granos de polen colectados en los esfíngidos como en las flores en campo, se empleó el Atlas de polen de plantas útiles y cultivadas de la Amazonia colombiana (Herrera & Urrego, 1996), el Banco de Imágenes de Polen de Plantas apícolas (Montoya-Pfeiffer et al., 2014; Silva et al., 2020), el Catálogo de Polen das Leguminosas da Amazonia Brasileira (Carreira, 1996), Atlas of pollen and plants used by bees (Silva et al., 2020), entre otros. Adicionalmente, se contó con la colaboración del Grupo de Palinología y Paleoecología Tropical del Departamento de Ciencias Biológicas de la Universidad de los Andes.

2.3.5 Análisis de redes de interacción esfíngido-flor

Con el objeto de analizar la red de interacción entre la comunidad de esfíngidos colectados y sus cargas de polen, se emplearon redes bipartitas o binomiales. En una red bipartita o binomial las relaciones o interacciones se conectan por medio de líneas entre dos conjuntos de A especies de animales y P especies de plantas (e.g., esfíngidos y flores), en los cuales los enlaces de los nodos generan subconjuntos indicando la existencia de interacción entre ambas comunidades (Jordano et al., 2009a). Un ejemplo claro de estas redes son las interacciones planta-polinizador, donde las especies polinizadoras constituyen un tipo de nodo y las plantas frecuentadas el otro tipo de nodo (Munguía-Rosas et al., 2013). Estas redes, dado su grado de relación o dependencia entre ambas comunidades y su nivel de beneficio, se conocen como redes mutualistas (Jordano et al., 2009a). Se ha encontrado, por ejemplo, que las redes mutualistas se caracterizan por ser redes asimétricas, anidadas y heterogéneas (Munguía-Rosas et al., 2013),

Para realizar la matriz de interacción bipartita, se organizó una base de datos en Excel con las especies de los esfíngidos (filas) capturados durante los doce meses de colecta y los géneros (columnas; Tabla 2-1) de polen encontrados en los esfíngidos.

Tabla 2-1. Ejemplo de la base de datos para la elaboración de una matriz de las cargas de polen encontradas en los esfíngidos colectados en el Campus de la Universidad Nacional de Colombia Sede Amazonia. Julio de 2017 a junio de 2018. Las filas representan las especies de esfíngidos y las columnas las familias del polen de las flores.

	Fam. 1	Fam. 2	Fam. 3	Fam. 4	Fam. 5
Sp. 1	5	0	2	10	0
Sp. 2	0	1	1	0	3
Sp. 3	3	0	1	0	0
Sp. 4	0	1	1	0	1
Sp. 5	7	0	1	0	0
Sp. 6	0	0	1	0	0

Con los datos obtenidos se construyó una red bipartita en RStudio (Team, 2021), empleando los paquetes estadísticos Vegan (Oksanen et al., 2015), Network (Butts, 2008)

y Bipartite (Dormann et al., 2009). Se realizaron análisis tanto gráficos como cuantitativos para modelar las interacciones mutualistas entre los esfíngidos y las plantas que visitan.

Para el análisis gráfico, se construyó además de la matriz de interacción (gráfico bipartito), una gráfica de anidamiento y otra de modularidad. Para el gráfico bipartito, el programa primero reorganiza la matriz ordenando por filas y columnas la especie más generalista (con mayor número de interacciones; rectángulos más grandes) hasta la más especialista (con menor número de interacciones; rectángulos más pequeños), y las especies que interactúan entre sí (planta-animal) son unidas por líneas (García, Chacoff, Herrera, & Amigo, 2009). Este gráfico permite también identificar las especies que tienen un grado de especialización en la polinización, ya sea de esfíngidos a plantas o de plantas a esfíngidos (Blüthgen & Menzel, 2006). Por su parte, el gráfico de anidamiento presenta celdas de color desde oscuro a claro, también llamadas matrices de calor, e indica la intensidad o frecuencia de las interacciones entre las dos comunidades (Mora & Dátilo, 2021). Esta matriz representa la fuerza de la interacción entre las dos comunidades bióticas (esfíngido-flor), con las casillas blancas representando ausencia de interacción y las más oscuras constituyen un mayor número de interacciones. Por último, en el gráfico de modular se representa la red en donde se forman subconjuntos con grupos de especies que comparten grupos de plantas, interactuando más frecuentemente entre ellas (Vidal Márquez, 2021). En este gráfico la existencia de grupos bien definidos con relaciones intra-grupales y poco extra-grupales reflejan el grado de especialización, y así cuando las especies de esfíngidos son más selectivas mayor es el grado de especialización (Dormann et al., 2009).

Por su parte, el análisis cuantitativo de la estructura y funcionalidad de la red en general y de los vértices que en este caso serían las especies, se realizó mediante las funciones “networklevel” (Antoniazzi et al., 2018; Dormann et al., 2009), “specieslevel” (Poisot et al., 2012) y “bipartite” (Dormann et al., 2008), del programa RStudio.

Para el análisis cuantitativo de la red global se tuvieron en cuenta 7 parámetros, a) **Conectancia** (connectance): La cual permite medir la fracción de uniones observadas con base al total de uniones posibles dentro de la red, el valor de la conectancia varía entre 0 y 1, donde valores altos indican alta interconectividad entre las especies (Manrique Garzón, 2022; Mora Ardila et al., 2021); b) **Enlaces por especies** (links per species): El cual estudia el número promedio de enlaces entre esfíngidos y las plantas que consumen (Summerville & Crist, 2003); c) **Anidamiento** (nestedness), evaluado a partir del índice NODF

(Nestedness metric based on Overlap and Decreasing Fill), el cual considera la abundancia de las especies (Aparicio-Rizzo & Muñoz, 2015) (Almeida-Neto & Ulrich, 2011), computando la superposición entre conjuntos de especies y resaltando en forma decreciente las mismas a través de la matriz (Rizo et al., 2019). El anidamiento se mide de 0 a 100, siendo valores cercanos a 100 cuando se habla de una red completamente anidada (Britton et al., 2015). Para determinar si los valores de anidamiento observados son más altos de lo esperado por patrones al azar, se utilizó el modelo nulo CE (modelo nulo 2, Bascompte et al., 2003) con 1000 aleatorizaciones; d) **Modularidad Q** (modularity Q): Permite reconocer las especies que interactúan con un grupo más pequeño de otras especies, considerándolas un poco más especialistas (Macfadyen et al., 2011), difiriendo de otros grupos de módulos y permitiendo identificar componentes claves en la zona de estudio (Fontenla et al., 2020). La modularidad se comparó con un modelo nulo configuracional con 1000 aleatorizaciones, comparando la modularidad real de la red con la de redes aleatorias (Berenstein, 2017). e) **Robustez**: Identifica la importancia de algunas especies para mantener la robustez en la red, simulando la pérdida de las especies clave las cuales tienen mayor interacción o las especies menos conectadas para ver cuál de las dos tiene mayor influencia sobre la red (Opuni-Frimpong et al., 2008); f) **Índice de especialización de la red (H2')**: Este índice tiene un rango que va de 0 (red sin especialización) a 1 (red completamente especializada), lo que reflejaría si la red está compuesta por más especies generalistas o especialistas (Quiroz González, 2020), y g) **Superposición de nicho** (Niche overlap): Permite conocer qué tanto porcentaje de especies comparten el mismo recurso, lo que vislumbra el nivel de especialización de la red esfíngido-flor (Romero & García, 1998).

Para el análisis a nivel de especie se tuvieron en cuenta 5 descriptores: a) **Grado de una especie** (species' degree): para determinar los esfíngidos y las plantas que tuvieron el mayor número de interacciones (Arivoli & Tennyson, s. f.); b) **Fuerza de la conexión de las especies** (strength interaction SS): la cual mide la importancia de una especie de polilla colibrí o de planta en la comunidad (Lara-Rodríguez et al., 2012); c) **Índice de diferencia pareada** (PDI): El cual calcula el grado de especialización de los esfíngidos en la red (Baquero González, 2021); d) **Diversidad de interacciones**: Este índice, al igual que las curvas de acumulación de especies en los estudios de diversidad biológica, permite conocer la diversidad beta de las interacciones esfíngido-flor (Vélez Lemos et al., 2015); e) **Especialización por especie** (índice d'): El valor de este índice varía de 0 (especie más

generalista) a 1 (especie más especializada), por lo que toma en cuenta la abundancia de la especie con la que interactúa con otras especies. Sin embargo, si un esfíngido establece pocas interacciones no quiere decir necesariamente que sea más especialista (Reyna Cervantes, 2023).

2.4 Resultados

2.4.1 Cargas de polen en esfíngidos y en flores

De los 463 esfíngidos representados por 44 especies colectadas entre julio de 2017 y junio de 2018 en el campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, se encontraron cargas polínicas en 28 especies y 154 individuos (64 % y 33% del total, respectivamente), representadas por 28 especies de plantas (64%), 17 géneros (71%), 5 tribus (83%) y 3 familias (100%; Tabla 2-2). Los géneros *Inga* (Fabáceae) (72 esfíngidos; 37.3%) y *Alpinia* (Zingiberaceae) (64 esfíngidos; 33.2%) fueron los más visitados por las polillas colibrí.

Las especies a las que se les encontró la mayor cantidad de cargas polínicas fueron *Erinnyis ello ello* (44 individuos; 9 familias de plantas; 29%), seguida de *Erinnyis oenotrus* (20 individuos; 6 familias de plantas; 13%), *Erinnyis alope* (14 individuos; 3 familias de plantas; 9%), *Eumorpha vitis* (10 individuos; 3 familias de plantas; 6%), *Eumorpha anchemolus* (9 individuos; 6 familias de plantas; 6%), y *Enyo ocypete* (8 individuos; 3 familias; 5%). Las demás especies presentaron cargas polínicas con menor cantidad de individuos y menos de 3 géneros de plantas.

Tabla 2-2. Cargas polínicas colectadas en especies de esfíngidos en el campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia. Julio 2017 a junio 2018.

Subfamilia	Tribu	Género	Especie	Individuos	Género de plantas visitadas
		Aellopos	<i>Aellopos fadus</i> (Cramer, 1777)	1	1
		Aleuron	<i>Aleuron carinata</i> (Walker, 1856)	2	1
			<i>Enyo lugubris</i> (Linnaeus, 1758)	7	3
		Enyo	<i>Enyo ocypete</i> (Linnaeus, 1758)	8	3
			<i>Enyo gorgon</i> (Cramer, 1777)	3	2
		Eupyrrhoglossum	<i>Eupyrrhoglossum sagra</i> (Poey, 1832)	1	1
			<i>Erinnyis ello ello</i> (Linnaeus, 1785)	44	9
			<i>Erinnyis alope</i> (Drury, 1773)	14	3
		Erinnyis	<i>Erinnyis obscura</i> (Fabricius, 1775)	5	4
	Dilophonotini		<i>Erinnyis oenotrus</i> (Cramer, 1780)	20	6
			<i>Isognathus leachii</i> (Gardiner, 1876)	2	1
		Isognathus	<i>Isognathus excelsior</i> (Boisduval, 1875)	1	1
Macroglossinae		Nyceryx	<i>Nyceryx coffaeae</i> (Boisduval, 1875)	1	1
		Oryba	<i>Oryba achemenides</i> (Cramer, 1779)	2	1
			<i>Pachylia darceta</i> (Walker, 1856)	2	1
		Pachylia	<i>Pachylia ficus</i> (Linnaeus, 1758)	6	3
		Phryxus	<i>Phryxus caicus</i> (Cramer, 1777)	1	1
		Pseudosphinx	<i>Pseudosphinx tetrio</i> (Burmeister, 1856)	1	1
		Unzela	<i>Unzela japix</i> (Cramer, 1776)	1	1
	Macroglossini	Xylophanes	<i>Xylophanes chiron nechus</i> (Drury, 1771)	3	2
			<i>Eumorpha anchemolus</i> (Cramer, 1779)	9	6
			<i>Eumorpha labruscae</i> (Linnaeus, 1758)	2	2
	Philampelini	<i>Eumorpha</i>	<i>Eumorpha caprionnieri</i> (Boisduval, 1875)	1	1
			<i>Eumorpha vitis</i> (Linnaeus, 1758)	10	3
		<i>Adhemarius</i>	<i>Adhemarius palmeris</i> (Boisduval, 1875)	1	1
Smerinthinae	Ambulycini	<i>Protambulyx</i>	<i>Protambulyx orange</i> (Linnaeus, 1771)	1	1
		<i>Protambulyx</i>	<i>Protambulyx strigilis</i> (Linnaeus, 1771)	2	2
Sphinginae	Sphingini	<i>Cocytius</i>	<i>Cocytius duponchel</i> (Drury, 1773)	3	1
TOTAL				154	

El recurso floral recolectado en plantas en el campus de la Universidad Nacional Sede Amazonia, perteneció a 35 géneros y a 30 familias de plantas con flor (Tabla 2-3). De estas, solo se encontró polen de 16 géneros (45.7%) de plantas con flor en los esfíngidos, es decir, hubo 19 géneros (54.3%) de plantas con flor en el campus que no se encontró en las cargas polínicas colectadas en esfíngidos.

Tabla 2-3. Recurso floral encontrado en el campus de la Universidad Nacional de Colombia Sede Amazonia, julio de 2017 a junio de 2018.

Familia de plantas	Género de plantas	Polen encontrado en esfíngidos	Abundancia relativa (%)
ACANTHACEAE	<i>Barleria</i>	14	7,3
ANACARDEACEAE	<i>Mangifera</i>	0	0,0
APOCYNACEAE	<i>Catharanthus</i>	1	0,5
ARACEAE	<i>Zantedeschia</i>	8	4,1
ZINGIBERACEAE	<i>Alpinia</i>	64	33,2
ASTERACEAE	<i>Aster</i>	2	1,0
BALSAMINACEAE	<i>Impatiens</i>	1	0,5
BIGNONIACEAE	<i>Phryganocydia</i>	1	0,5
CAESALPINIACEAE	<i>Cassia</i>	5	2,6
CAMPANULACEAE	<i>Burmeistera</i>	0	0,0
CARICACEAE	<i>Carica</i>	0	0,0
CARYOCARACEAE	<i>Caryocar</i>	1	0,5
CYPERACEAE	<i>Carex</i>	1	0,5
	<i>Desmodium</i>	1	0,5
FABACEAE	<i>Senna</i>	0	0,0
	<i>Arachis</i>	0	0,0
HYPERICACEAE	<i>Hypericum</i>	0	0,0
IRIDACEAE	<i>Iris</i>	4	2,1
LAMEACEAE	<i>Holmskioldia</i>	0	0,0
LYTHRACEAE	<i>Cuphea</i>	0	0,0
MALVACEAE	<i>Hibiscus</i>	0	0,0
MALVACEAE	<i>Malachra</i>	0	0,0
MELSTOMATACEAE	<i>Tibouchina</i>	0	0,0
	<i>Acasia</i>	14	7,3
MIMOSACEAE	<i>Calliandra</i>	3	1,6
	<i>Inga</i>	72	37,3
NYCTAGINACEAE	<i>Bougainvillea</i>	0	0,0
OXILADACEAE	<i>Averrhoa</i>	0	0,0
PASSIFLORACEAE	<i>Passiflora</i>	0	0,0
PHYTOLACCACEAE	<i>Phytolacca</i>	1	0,5
SOLANACEAE	<i>Capsicum</i>	0	0,0
THEACEAE	<i>Camellia</i>	0	0,0
VALERIANACEAE	<i>Valerianella</i>	0	0,0
ZINGIBERACEAE	<i>Hedychium</i>	0	0,0
TOTAL		193	100,0

2.4.2 Índices de redes de interacción esfíngido-flor

La red bipartita está compuesta por 16 géneros de plantas que fueron visitadas por 28 especies de polillas colibrí, lo que representa un total de 448 posibles interacciones (Fig. 2-4). Al tener en cuenta los tres descriptores básicos que caracterizan una red ecológica bipartita (i.e. conectancia, modularidad y anidamiento; Tabla 2-4), se encontró que la red tiene una conectancia moderadamente alta (0.17), una modularidad con un valor bajo (0.25, $P < 0.01$) y valores altos de anidamiento (58.54, $P < 0.05$).

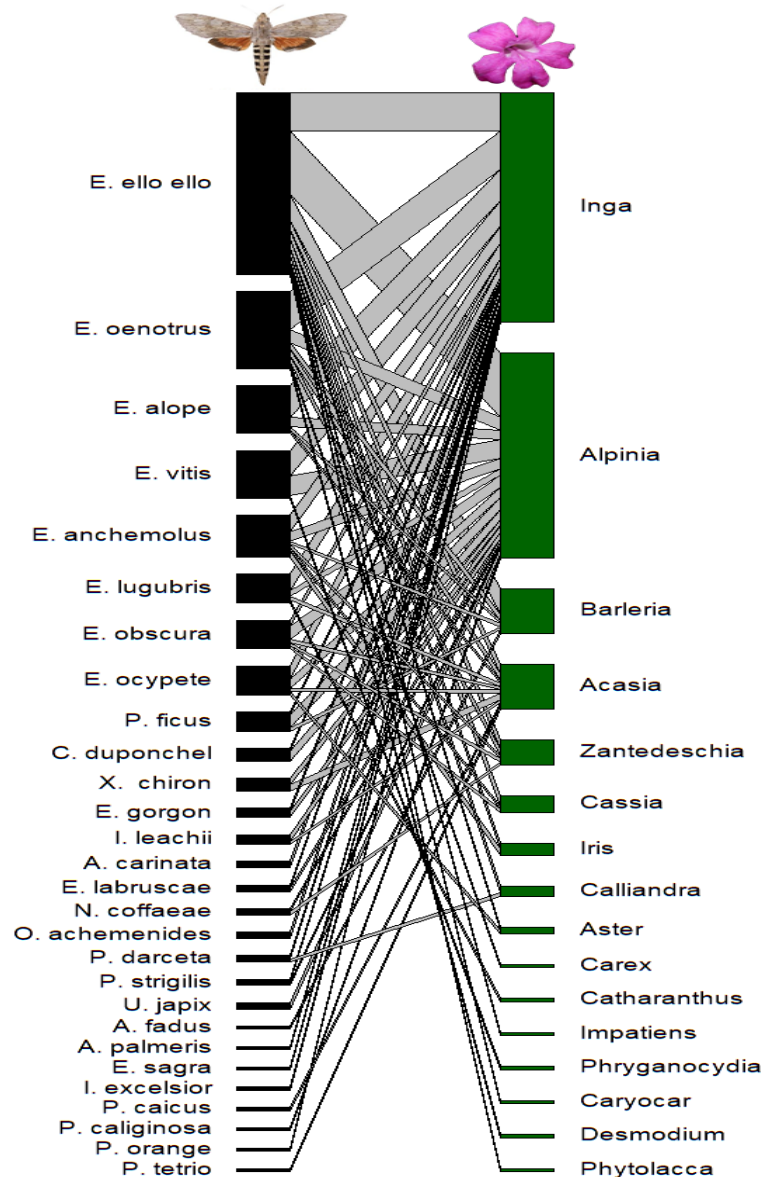
Tabla 2-4. Descriptores a nivel de red para la red bipartita esfíngido-flor, en el campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia entre julio de 2017 a junio de 2018. Los sufijos LL y HL corresponden a los niveles inferior (flores) y superior (esfíngidos).

DESCRIPTORES A NIVEL DE RED		
No.	Índice	Valor
1	Conectancia	0.17
2	Enlaces por especies	1.7
3	Anidamiento NODF	58.54
4	Modularidad Q	0.25
5	Robustez HL/LL (<i>R</i>)	0.59 / 0.65
6	H ²	0.14
7	Superposición de nicho HL/LL (<i>NO</i>)	0.39 / 0.48

El índice de conectancia encontrado evidencia aproximadamente un 20% de las posibles conexiones en la red mutualista. Se encontró que, en promedio, cada esfíngido de la red tiene ~ 1.7 enlaces con el recurso floral que visitan, lo que sugiere que cada polilla tiende a alimentarse de uno a dos géneros de plantas. El índice de anidamiento NODF (58.54) presenta un valor elevado, por lo que se considera una red asimétrica y muy anidada, favoreciendo la estabilidad en las dos comunidades. El índice de modularidad (0.246) es relativamente bajo, por lo que la red no es muy modular, apoyando la idea de una red esfíngido-flor generalista (Cagnolo & Valladares, 2011). El descriptor de generalidad HL (10.006), consideró que aproximadamente 10 de las especies de esfíngidos son efectivas dentro de la red y el índice de vulnerabilidad LL (4.234) que aproximadamente 4 géneros de plantas fueron efectivos dentro de la red bipartita. La robustez (*R*) de la red tanto para esfíngidos como para las plantas presenta valores medios (0.591 y 0.647, respectivamente) aproximados a 0.6, lo que indica que, si existiera una eliminación de especies de cualquiera de las dos comunidades en la zona de estudio, la afectación en el mantenimiento de la red es baja (Melián & Bascompte, 2002). El bajo índice de

especialización de red $H2'$ (0.144) indica una red con especies de esfíngidos más generalistas (Mas & Vilagines, 2018), esto último apoyado por la métrica de superposición de nicho (0.391 para esfíngidos y 0.481 para las plantas), que indica que cerca de un 40% de las especies comparten su nicho trófico, por lo que tienden a ser más generalistas en cuanto al recurso alimenticio usado o compartido.

Figura 2-4. Gráfica bipartita de la red de interacciones esfíngido-flor en el campus de la Universidad Nacional de Colombia Sede Amazonia. Julio de 2017 a junio de 2018. A la derecha se representan los géneros de las plantas (filas), y a la izquierda las especies de los esfíngidos (columnas). Los rectángulos resaltan la importancia de las especies en la interacción.



En la matriz de anidamiento (Fig. 2-5) se observa la interacción entre las dos comunidades de especies (esfíngido-flor), con una fuerte relación de varias especies de esfíngidos con unas pocas especies de plantas (e.g., *Inga*, *Alpinia* y *Barleria*; casillas más oscuras). Por ejemplo, este es el caso de la polilla colibrí *Erinnyis ello ello* que se alimenta mayormente del género de plantas *Inga* (33.2%) y *Alpinia* (37.3%). Sin embargo, se observa que la mayoría de esfíngidos tienen también en sus cargas polínicas estos tres géneros de plantas con flor.

Por su parte, el resultado de los descriptores de especies de esfíngidos (Tabla 2-5) y de género de plantas (Tabla 2-6), indica que la especie de esfíngido que tiene más interacción y más fuerza en la conexión de la red es *Erinnyis ello ello* (0.75) y los géneros de plantas que tienen más relación con diferentes polinizadores son *Alpinia* (0.64) e *Inga* (0.71). A este tipo de especies se les denomina de alto grado o especies clave (Meléndez-Ramirez et al., 2021). Estos resultados son evidentes en la matriz de interacciones (Fig. 2-5). En cuanto al índice de especialización por especie (d'), se observan más especies generalistas (rango 0,0 – 0,38), las cuales visitan un rango más amplio de recurso floral.

Tabla 2-5. Descriptores a nivel de especies de la familia Sphingidae, (* un solo individuo de una especie) en el campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia entre julio de 2017 y julio de 2018.

No.	Especie de esfingido	Grado de especie	Fuerza de la conexión de las especies	Índice de diferencia pareada (PDI):	Diversidad de interacciones	Especialización por especie (d')
1	<i>Aleuron carinata</i>	0,063	0,028	1,000	0,000	0,150
2	<i>Aellopos fadus*</i>	0,063	0,071	1,000	0,000	0,383
3	<i>Adhemarius palmeris *</i>	0,063	0,014	1,000	0,000	0,000
4	<i>Cocytius duponchel</i>	0,125	0,061	0,978	0,562	0,045
5	<i>Erinnyis alope</i>	0,250	0,329	0,967	0,953	0,066
6	<i>Eumorpha anchemolus</i>	0,375	1,013	0,893	1,586	0,096
7	<i>Erinnyis ello ello</i>	0,750	6,907	0,877	1,955	0,088
8	<i>Enyo gorgón</i>	0,125	0,045	0,967	0,637	0,010
9	<i>Eumorpha labruscae</i>	0,125	0,030	0,933	0,693	0,000
10	<i>Enyo lugubris</i>	0,250	1,172	0,947	1,149	0,121
11	<i>Erinnyis obscura</i>	0,313	0,487	0,917	1,427	0,057
12	<i>Enyo ocypete</i>	0,250	0,674	0,917	1,215	0,077
13	<i>Erinnyis oenotrus</i>	0,438	2,765	0,933	1,531	0,105
14	<i>Eupyrrhoglossum sagra *</i>	0,063	0,014	1,000	0,000	0,000
15	<i>Eumorpha vitis</i>	0,188	1,205	0,942	8,823	0,132
16	<i>Isognathus excelsior*</i>	0,063	0,014	1,000	0,000	0,000
17	<i>Isognathus leachii</i>	0,125	0,103	0,967	6,365	0,155
18	<i>Nyceryx coffaeae*</i>	0,125	0,141	0,933	6,931	0,260
19	<i>Oryba achemenides</i>	0,063	0,028	1,000	0,000	0,150
20	<i>Phryxus caicus*</i>	0,063	0,071	1,000	0,000	0,383
21	<i>Pachygonidia caliginosa</i>	0,063	0,016	1,000	0,000	0,028
22	<i>Pachylia darceta</i>	0,125	0,347	0,933	0,693	0,363
23	<i>Pachylia ficus</i>	0,188	0,148	0,967	0,868	0,071
24	<i>Protambulyx orange*</i>	0,063	0,014	1,000	0,000	0,000
25	<i>Protambulyx strigilis</i>	0,125	0,030	0,933	0,693	0,000
26	<i>Pseudosphinx tetrio*</i>	0,063	0,071	1,000	0,000	0,383
27	<i>Unzela japix*</i>	0,063	0,031	1,000	0,000	0,178
28	<i>Xylophanes chiron</i>	0,125	0,174	0,933	0,693	0,232

Tabla 2-6. Descriptores a nivel de especie para los géneros de las flores encontradas en el campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, entre julio de 2017 y junio de 2018. (* género de flores con una sola visita de esfíngido)

No.	Género de flor	Grado de especie	Fuerza de la conexión de las especies	Índice de diferencia pareada (PDI):	Diversidad de interacciones	Especialización por especie (d')
F1	<i>Zantedeschia</i>	0,179	0,824	0,938	1,494	0,135
F2	<i>Alpinia</i>	0,643	9,098	0,919	2,481	0,110
F3	<i>Carex</i> *	0,036	0,042	1,000	0,000	0,214
F4	<i>Iris</i>	0,071	0,189	0,963	0,693	0,174
F5	<i>Barleria</i>	0,214	1,534	0,973	1,352	0,172
F6	<i>Catharanthus</i> *	0,036	0,111	0,972	0,000	0,457
F7	<i>Aster</i>	0,071	0,129	1,000	0,693	0,136
F8	<i>Impatiens</i> *	0,036	0,018	0,963	0,000	0,000
F9	<i>Phryganocydia</i> *	0,036	0,067	1,000	0,000	0,330
F10	<i>Caryocar</i> *	0,036	0,018	1,000	0,000	0,000
F11	<i>Cassia</i>	0,107	0,241	1,000	0,950	0,111
F12	<i>Desmodium</i> *	0,036	0,042	0,975	0,000	0,214
F13	<i>Acacia</i>	0,357	3,369	1,000	2,206	0,236
F14	<i>Calliandra</i>	0,071	0,535	0,864	0,637	0,255
F15	<i>Inga</i>	0,714	11,767	0,815	2,539	0,164
F16	<i>Phytolacca</i> *	0,036	0,018	1,000	0,000	0,000

Se identificaron cuatro módulos en la red de modularidad esfíngido-flor (Fig. 2-6), lo que representa que las especies de estos nodos usan un recurso en común y que tengan poca relación con nodos diferentes (Rizo et al., 2019). Sin embargo, todos los módulos también presentan interacciones fuera de los nodos conformados en la red. Se observa en la gráfica que dos géneros de plantas F2 (*Alpinia*) y F15 (*Inga*) se asocian con la mayoría de polinizadores.

2.5 Discusión

Con el objetivo de conocer las relaciones mutualistas esfíngido-flor en un bosque secundario de la amazonia colombiana, se construyó una red de visitantes florales de la familia Sphingidae a partir del análisis de sus cargas de polen. Las redes de interacción permitieron visualizar el comportamiento de los esfíngidos a nivel de red y a nivel de especie (Beteta Hernández, 2018), indicando que la estructura de la interacción esfíngido-flor tiene un patrón de interacciones que se acerca más a la conformación de una red generalista en cuanto al recurso floral que la comunidad de esfíngidos visita. Se encontró, en particular, que la red esfíngido-flor de este bosque es una red anidada, con baja especialización y poco modular.

Los resultados de los índices cuantitativos (Tabla 2-4) evidencian un grado alto de generalidad en la red, es decir, que hay una tendencia a la interacción con gran cantidad de especies y que las polillas colibrí, en general, transportaron múltiples especies de plantas. Los valores cercanos a cero para el índice de especialización de red ($H2' = 0.144$) y el índice de superposición de nicho ($NO \sim 0.4$) indican que la red está compuesta mayormente por especies generalistas en cuanto al recurso alimenticio visitado y muchas especies tienden a compartir su mismo nicho alimenticio. Este es el caso de la especie de planta del género *Inga*, que fue registrada en el 46,8% de los esfíngidos. Estos patrones relativamente generalistas se han presentado en redes de himenópteros (Mas & Vilagines, 2018) argumentando que la baja competencia por alimentarse del mismo recurso favorece a las plantas (Aguirre, 2023; Zografou et al., 2020). En estudios con comunidades de colibríes se observaron patrones altamente anidados y heterogéneos similares a otras redes mutualistas (Lara-Rodríguez et al., 2012; Palacio et al., 2016; Vizentin-Bugoni et al., 2020). Adicionalmente, su morfología favorece la visita a flores con características ornitofilias, intermedias y no ornitofilias (Rodríguez-Flores et al., 2019), así como los patrones morfológicos encontrados con los esfíngidos y caracteres florales con síndrome de esfingofilia (Amorin, 2008). Es de anotar que en el caso de la red en estudio, las cargas de polen dominantes en los esfíngidos (géneros *Inga* y *Alpinia*) no evidencian síndrome de esfingofilia.

El ensamble de polillas colibrí estuvo dominado por la especie *Erinyis ello ello* (116 individuos colectados; 25% del tamaño muestral final) la cual mostró tanto una alta

diversidad de plantas visitadas (12 géneros de plantas con flor en sus cargas polínicas) como una alta dominancia de dos géneros de plantas (20 ocurrencias de *Alpinia* y 12 de *Inga*), en relación a las otras especies. Los descriptores a nivel de especie como los índices de grado de especie (0.75) y fuerza de interacción (6.91) respaldan este comportamiento (Tabla 2-5). En un estudio realizado durante doce meses en Brasil central, *E. Ello Ello*, también fue una de las especies más abundantes (154 individuos), lo que indica que es una especie capaz de adaptarse a diferentes condiciones ambientales (Lourido et al., 2018). *E. ello ello* es una especie de esfíngido que puede explotar diferentes tipos de flores para llevar a cabo su ciclo reproductivo. Cuando están en estado larval, por ejemplo, se alimenta mayormente de las hojas de diversas especies y variedades de la yuca (*Manihot* spp.) presentes en el Neotrópico (Bellotti et al., 1999), considerada una plaga por ser el principal defoliador de sus cultivos (Arias-V & Bellotti, 1984; Carvalho et al., 2022; Ceballos L., 1980). También puede alimentarse del caucho (*Hevea brasiliensis*) y plantas de copoazú (*Theobroma grandiflorum*) (Sterling et al., 2016). En su estado adulto se alimenta del néctar de las flores (Peña, 2003; Trejo-Salazar et al., 2015). Por tanto, los lepidópteros y las plantas que visitan participan en dos tipos de interacciones, la primera como herbívoros en su estado larval y la segunda como polinizadores en su etapa adulta (Garcés, 2019). En el caso de la interacción como herbívoros, las redes pueden llegar a ser más especialistas, mientras que en su etapa adulta las redes presentan mayor anidamiento y conectividad (Xiangping et al., 2023), como en el caso del presente estudio. *E. Ello Ello*, una especie super-generalista, es clave para mantener la resiliencia de la red y evitar que colapse (Palacio 2016), como en el caso de interacciones frugívoro-fruto, lo que puede impactar la dinámica y estabilidad de la comunidad (Vizentin et al., 2019). No obstante, las especies raras también juegan un papel importante en la estabilidad del ecosistema, debido a que amortiguan las dinámicas de los sesgos poblacionales (Cagnolo & Valladares, 2011).

De los 463 individuos colectados, la muestra de individuos con polen para la red de interacción sólo representó el 33% de la abundancia (154 individuos) y un poco más de la mitad de la riqueza total colectada (28 especies). Más aún, muchas especies de esfíngidos capturados (4 especies) estuvieron representadas por un solo individuo. Aun así, otras especies de esfíngidos compartieron el mismo recurso floral, permitiendo que se mantuviera el anidamiento de la red mutualista (Jordano et al., 2009b). Además, los esfíngidos pueden compartir sustratos sin que haya competencia, al utilizar este recurso

en diferentes momentos de la noche y en diferentes épocas del año (Peña, 2003; Pozo & Andrea, 2017). A pesar de estas limitaciones, la red de interacción esfíngido-flor en este bosque evidenció un carácter generalista más que especialista. Esto puede deberse en parte a dos razones fundamentales. Por un lado, se trata de una cobertura en proceso de regeneración de aproximadamente 30 años que, desafortunadamente, ha tenido diversas intervenciones y perturbaciones en su proceso de regeneración (p. ej. construcción de edificaciones). Su edad y la potencial perturbación, por tanto, pueden afectar el que sea una cobertura boscosa aún poco compleja a nivel tanto de diversidad como de estructura. Esto puede causar que la densidad de algunos grupos (p. ej. hospederos) disminuya (Delfín & Burgos, 2000). Por otro lado, este bosque se encuentra inmerso en una matriz urbanizada que ha cambiado sustancialmente en las últimas décadas, afectándolo en múltiples dimensiones y escalas (Pérez Hernández, 2019).

2.6 Conclusiones

La metodología utilizada en este estudio es una base útil para describir el estado y actividad de la comunidad de esfíngidos en un bosque secundario de la Amazonia colombiana, ya que se puede vislumbrar mejor tanto cuantitativa como cualitativamente sus interacciones mutualistas con la comunidad de flores que visitan. A pesar de que se esperaba encontrar una mayor cantidad de cargas de polen en los 463 individuos colectados, en la muestra se puede presenciar la interacción con un rango amplio de flores, dando a conocer que los esfíngidos se adaptan al recurso floral de la zona y sus alrededores.

La especie *Erinnyis Ello Ello*, es una especie clave para próximos estudios de ecología de poblaciones, gracias a su abundante presencia en la zona de estudio durante casi todos los meses del año.

Los análisis basados en las redes bipartitas proporcionan una mirada más clara y objetiva sobre las interacciones esfíngido-flor, para comprender su funcionalidad e importancia en el ecosistema, contribuyendo a estudiar aspectos clave para su conservación.

Se espera que este estudio sirva como base para próximas investigaciones sobre polinizadores nocturnos en la Amazonia colombiana. Por ejemplo, en cómo está influyendo la presencia del hombre con sus actividades de deforestación e intervención con construcciones e invasiones aledañas en la conservación de estos bosques y sus interacciones. Para reconocer este efecto, es importante construir redes de interacción esfíngido-flor en zonas menos intervenidas. Con esto, sería posible realizar análisis comparativos y potenciales acciones de recuperación del recurso floral a partir de redes esfíngido-flor de referencia.

Se recomienda para futuras investigaciones de la familia Sphingidae, ampliar el esfuerzo de muestreo a 24 meses, así como considerar el recurso floral aledaño al campus de la sede Amazonia para el análisis de polen y poder identificar el polen a nivel de especie.

Esta investigación ha obtenido la siguiente información para futuras investigaciones y comparaciones en la Amazonia colombiana:

1. Lista detallada de la familia Sphingidae hasta nivel de especie durante un año de trabajo en campo.
2. Una colección de esfíngidos de más de 463 individuos en óptimas condiciones para la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, que se encuentra en el Laboratorio de Ecología y conservación de Fauna y Flora Silvestre con registro fotográfico (anexo 1).
3. Exposición de los primeros resultados en el Foro Internacional: Experiencias e iniciativas de conservación en Latinoamérica, realizado en Lima, Perú, con el título: "DIVERSIDAD DE LA FAMILIA SPHINGIDAE EN UN FRAGMENTO DE BOSQUE DE TIERRA FIRME EN LA AMAZONÍA COLOMBIANA".

A. Anexo 1: Registro fotográfico por sub- familias de la familia Sphingidae, colectada en el campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia. Julio de 2017 - junio de 2018.

Sub-familia Sphinginae

Tribu Acherontiini



Agrius cingulata
(Fabricius, 1775)



Manduca brunalba
(Clark, 1929)



Manduca hannibal
(Cramer, 1779)

Tribu Sphingini



Coccytus duponchel
(Drury, 1773)

Sub-familia Smerinthinae

Tribu Ambulycini



Adhemarius palmeris
(Boisduval, 1875)



Protambulyx strigilis
(Linnaeus, 1771)

Sub-familia Macroglossinae

Tribu Dilophonotini



Aellopos fedus
(Cramer, 1777)



Aleuron carinata
(Walker, 1856)



Aleuron iphis
(Walker, 1856)



Aleuron chloroptera
(Perty, 1833)



Aleuron neglectum
(Rothschild & Jordan, 1903)



Callionima nomius
(Walker, 1856)



Callionima parca
(Fabricius, 1775)



Enyo cavifer
(Rothschild & Jordan, 1903)



Enyo gorgon
(Cramer, 1777)



Enyo lugubris
(Linnaeus, 1758)



Enyo ocypte
(Linnaeus, 1758)



Eupymhoglossum sagra
(Poey, 1832)



Erinnyis ello ello
(Linnaeus, 1785)



Erinnyis obscura
(Fabricius, 1775)



Erinnyis alope
(Drury, 1773)



Erinnyis oenotrus
(Cramer, 1782)



Hemeroplanes triptolemus
(Cramer, 1779)



Hemeroplanes ornatus
(Rothschild, 1894)



Isognathus excelsior
(Boisduval, 1875)



Isognathus leachii
(Gardner, 1876)



Madoryx plutonius
(Gehlen, 1931)



Nyceryx coffaeae
(Boisduval, 1875)



Nyceryx magna
(Boisduval, 1875)



Oryba achemenides
(Cramer, 1779)



Oryba kaeni
(Cramer, 1779)



Pachygonidia caliginosa
(Fletcher, 1982)



Pachylia darceta
(Walker, 1856)



Pachylia ficus
(Linnaeus, 1758)



Pachylionides resumens
(Hodges, 1971)



Phryxus calicus
(Cramer, 1777)



Pseudosphinx tetrio
(Burmeister, 1856)



Unzela japir
(Cramer, 1776)

Sub-familia Macroglossinae

Tribu Macroglossini



Xylophanes chiron nechus
(Drury, 1771)



Xylophanes titana
(Drury, 1771)

Tribu Philampelini



Eumorpha anchemolus
(Cramer, 1779)



Eumorpha capriionieri
(Boisduval, 1875)



Eumorpha labruscae
(Linnaeus, 1758)



Eumorpha vitis
(Linnaeus, 1758)

Bibliografía

Agudelo-Martínez, J. C., Gómez-Tapia, E. M., Pérez-Buitrago, N., Agudelo-Martínez, J.

C., Gómez-Tapia, E. M., & Pérez-Buitrago, N. (2018). Dinámica temporal de la riqueza de especies y la abundancia de mariposas frugívoras (Lepidóptera: Nymphalidae) en la sabana inundable del municipio de Arauca (Colombia).

Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 42(164), 246-254. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.672>

Aguiar, E. B. [UNESP, Lorenzi, J. O., Monteiro, D. A., & Bicudo, S. J. [UNESP. (2010).

Monitoramento do mandarová da mandioca (*Erinnyis ello* L. 1758) para o controle com baculovirus (*Baculovirus erinnyis*). *Revista Trópica: Ciências Agrárias e Biológicas*, 55.

Aguirre, L. A. (2023). *Sistema reproductivo y nicho de polinización de dos especies simpátricas de Glandularia (Verbenaceae)* [bachelorThesis].

<https://rdu.unc.edu.ar/handle/11086/547965>

Aizen, M. A., Vázquez, D. P., & Smith-Ramírez, C. (2002). Historia natural y conservación de los mutualismos planta-animal del bosque templado de Sudamérica austral.

Revista chilena de historia natural, 75(1), 79-97. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2002000100008>

Amorim, F. W. (2008). *A comunidade de esfingídeos (Lepidoptera Sphingidae) e plantas esfingófilas numa área de Cerrado no sudeste do Brasil: Biogeografia e*

associações mutualísticas [Tesis]. universidade Federal de Uberlândia.

- Antoniazzi, R., Dáttilo, W., & Rico-Gray, V. (2018). A Useful Guide of Main Indices and Software Used for Ecological Networks Studies. En W. Dáttilo & V. Rico-Gray (Eds.), *Ecological Networks in the Tropics: An Integrative Overview of Species Interactions from Some of the Most Species-Rich Habitats on Earth* (pp. 185-196). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0_13
- Aparicio-Rizzo, P., & Muñoz, G. (2015). Anidamiento en las comunidades de parásitos en peces intermareales de Chile central: ¿Qué tan influyente es la longitud corporal del hospedero? *Rev. Biol. Trop.*, 63.
- Aranibar, G. R. (2019). Analisis de conglomerados. *Revista Varianza*, 65-84.
- Arias, B., & Bellottii, A. (1977). Eficiencia Del Bacillus Thuringiensis, Sobre el Gusano Cachon de la Yuca *Erinnyis Ello*, en un programa de Control Biológico. *Revista Colombiana de Entomología*, 3(3-4), Article 3-4.
<https://doi.org/10.25100/socolen.v3i3-4.10397>
- Arias-V, B., & Bellotti, A. C. (1984). Perdidas En Rendimiento (Daño Simulado) Causadas Por *Erinnyis Ello* (1.) Y Niveles Críticos de Población En Diferentes Etapas De Desarrollo En Tres Clones De Yuca. *Revista Colombiana de Entomología*, 10(3-4), Article 3-4. <https://doi.org/10.25100/socolen.v10i3-4.10284>
- Arivoli, S., & Tennyson, S. (s. f.). Antifeedant activity, developmental indices and morphogenetic variations of plant extracts against *Spodoptera litura* (Fab) (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Entomology and Zoology Studies*.
- Avila Junior, R. S. de, Cruz-Barros, M. A. V. da, Correa, Â. M. da S., & Sazima, M. (2010). Tipos polínicos encontrados em esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) em área de Floresta Atlântica do sudeste do Brasil: Uso da palinologia no estudo de interações ecológicas. *Brazilian Journal of Botany*, 33, 415-424.
<https://doi.org/10.1590/S0100-84042010000300005>

- Baquero González, N. D. (2021). *Estructura de la red de interacciones mutualistas entre aves frugívoras residentes, migratorias y plantas ornitócoras en tierras bajas de la Cordillera Oriental colombiana*.
<https://repositorio.unbosque.edu.co/handle/20.500.12495/7633>
- Barbosa, R. H., Kassab, S. O., Pereira, F. F., Rossoni, C., Costa, D. P., & Berndt, M. A. (2015). Parasitism and biological aspects of *Tetrastichus howardi* (Hymenoptera: Eulophidae) on *Erinnyis ello* (Lepidoptera: Sphingidae) pupae. *Ciência Rural*, *45*, 185-188. <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20130896>
- Barreda, V. D., Anzótegui, L. M., Prieto, A. R., Aceñolaza, P. G., Bianchi, M. M., Borromei, A. M., Brea, M., Caccavari, M. A., Cuadrado, G. A., Garralla, S. S., Grilli, S. M., Guerstein, G. R., Lutz, A. I., Mancini, M. V., Mautino, L. R., Ottone, E. G., Quattrocchio, M. E., Romero, E. J., Zamaloa, M. del C., & Zucol, A. F. (2007). *Diversificación y cambios de las angiospermas durante el Neógeno en Argentina*.
<https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/104480>
- Barrera, G., Gómez, J., Cuartas, P., León, G., & Villamizar, L. (2014). Caracterización morfológica, biológica y genética de un aislamiento colombiano de granulovirus de *Erinnyis ello* (L.) (Lepidoptera: Sphingidae). *Revista Colombiana de Biotecnología*, *16*(2), 129-140. <https://doi.org/10.15446/rev.colomb.biote.v16n2.41663>
- Bärtschi, F., McCain, C. M., Ballesteros-Mejía, L., Kitching, I. J., Beerli, N., & Beck, J. (2019). Elevational richness patterns of sphingid moths support area effects over climatic drivers in a near-global analysis. *Global Ecology and Biogeography*, *28*(7), 917-927. <https://doi.org/10.1111/geb.12903>
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *100*(16), 9383-9387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>

- Bawa, K. S. (1990). Plant-Pollinator Interactions in Tropical Rain Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21(1), 399-422.
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.21.110190.002151>
- Bellotti, A. C., Arias, B., & Guzman, O. L. (1992). Biological Control of the Cassava Hornworm *Erinnyis ello* (Lepidoptera: Sphingidae). *The Florida Entomologist*, 75(4), 506-515. <https://doi.org/10.2307/3496132>
- Bellotti, A. C., Smith, L., & Lapointe, S. L. (1999). Recent Advances in Cassava Pest Management. *Annual Review of Entomology*, 44(1), 343-370.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.44.1.343>
- Berenstein, A. J. (2017). *Análisis de redes complejas en sistemas biomoleculares*.
<http://repositorioslatinoamericanos.uchile.cl/handle/2250/73835>
- Beteta Hernández, C. I. (2018). *Redes de interacciones entre mariposas y plantas en un gradiente de urbanización en el área metropolitana de Pachuca, Hidalgo, México*.
<http://200.57.56.70:8080/xmlui/handle/231104/2435>
- Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P. M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A. P., Potts, S. G., Kleukers, R., Thomas, C. D., Settele, J., & Kunin, W. E. (2006). Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313(5785), 351-354.
<https://doi.org/10.1126/science.1127863>
- Botero Tobón, R. H. (1986). Insectos de los páramos: Maravillas en la coevolución entre plantas y animales. *Boletín Cultural y Bibliográfico*, 23(8), 33-42.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (Eds.). (2004). *Model Selection and Multimodel Inference*. Springer New York. <https://doi.org/10.1007/b97636>
- Butts, C. T. (2008). network: A Package for Managing Relational Data in R. *Journal of Statistical Software*, 24, 1-36. <https://doi.org/10.18637/jss.v024.i02>

- Cagnolo, L., & Valladares, G. (2011). Fragmentación del hábitat y desensamble de redes tróficas: *Ecosistemas*, 20(2-3), Article 2-3.
<https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/24>
- Carmona-Galindo, V. D., & Carmona, T. V. (2013). *La Diversidad de los Análisis de Diversidad La Diversidad de los Análisis de Diversidad [The Diversity of Diversity Analyses]*.
- Carranza-Quiceno, J. A., & Estévez-Varón, J. V. (2008). Ecología De La Polinización De Bromeliaceae en el Dosel De Los Bosques Neotropicales De Montaña. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 12(1), 38-47.
- Carrascal, R. A. C. (2012). *Manual Cría De Mariposas*. Editorial San Pablo.
- Carvalho, L. C., Pietrowski, V., Wengrat, A. P. G. da S., Coutinho, P. W. R., Franco, J. A. da S., & Weyand, J. J. (2022). Biology of *Trichogramma marandobai* and *T. manicobai* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in eggs of *Erinnyis ello* (Lepidoptera: Sphingidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 66, e20210086.
<https://doi.org/10.1590/1806-9665-RBENT-2021-0086>
- Ceballos L., L. F. (1980). *El control de Erinnyis ello (L) (Gusano cachón de la yuca)*. CIAT. <https://repository.agrosavia.co/handle/20.500.12324/18276>
- Colwell, R. K., & Elsensohn, J. E. (2014). EstimateS turns 20: Statistical estimation of species richness and shared species from samples, with non-parametric extrapolation. *Ecography*, 37(6), 609-613. <https://doi.org/10.1111/ecog.00814>
- Cruz, F. D., & Barro, C. A. (2015). Diversidad de los ensambles de esfíngidos (Lepidoptera: Sphingidae) de un bosque siempreverde mesófilo, Sierra del Rosario, Cuba. *Revista Cubana de Ciencias Biológicas*, 4, 27-35.

- Cruz-Jiménez, C. S., de Guevara, G. C.-L., & Anislado-Tolentino, V. (2014). *Descripción del crecimiento del tiburón aleta de cartón Carcharhinus falciformis, capturado en Oaxaca: Inferencia a partir de modelos múltiples.*
- de Enrech, N. X., Ramírez, N., Sobrevila, C., & Agostini, G. (1985). Notas Sobre La Biología Floral De Luehea Candida (Moc. & Sesse Dc.) Mart. & Zucc., Tiliaceae, en los Llanos Venezolanos. *Acta Botánica Venezuéllica*, 14(4), 141-152.
- Delfín, H., & Burgos, D. (2000). Los braconidos (Hymenoptera: Braconidae) como grupo parámetro de biodiversidad en las selvas deciduas del trópico: una discusión acerca de su posible uso. *Acta zoológica mexicana*, 79, 43-56.
- Dellatorre, F. G. (2021). *Influencia de factores ambientales sobre la distribución y el asentamiento de larvas de cangrejos braquiuros y anomuros con potencial pesquero en Golfo Nuevo.* <http://rdi.uncoma.edu.ar/handle/uncomaid/16154>
- Dorantes, E. L. (2018). El microscopio óptico. *Uno Sapiens Boletín Científico de la Escuela Preparatoria No. 1*, 1(1), Article 1.
<https://repository.uaeh.edu.mx/revistas/index.php/prepa1/article/view/3381>
- Dormann, C., Fründ, J., Blüthgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *The Open Ecology Journal*, 2.
<https://doi.org/10.2174/1874213000902010007>
- Dormann, C., Gruber, B., & Fründ, J. (2008). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*, 8.
- Escamilla Herrera, M. del P. (2019). *Distribución potencial de tres especies de lepidópteros de la familia Sphingidae en Norteamérica.*
<https://repositorio.xoc.uam.mx/jspui/handle/123456789/25945>
- Fachin, G., Pinedo, K., Vásquez, J., Flores, E., Doria, M., Alvarado, J., Koch, C., Bellido, J. J., Fachin, G., Pinedo, K., Vásquez, J., Flores, E., Doria, M., Alvarado, J., Koch, C., & Bellido, J. J. (2019). Factores Ambientales y su Relación con la Incidencia

- de Carmenta foraseminis (Busck) Eichlin (LEPIDOPTERA: SESIIDAE) en Frutos de Theobroma Cacao "Cacao" En San Martín, Perú. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 23(2), 133-145.
<https://doi.org/10.17151/bccm.2019.23.2.6>
- Fisher, R. A., Corbet, A. S., & Williams, C. B. (1943). The Relation Between the Number of Species and the Number of Individuals in a Random Sample of an Animal Population. *Journal of Animal Ecology*, 12(1), 42-58. <https://doi.org/10.2307/1411>
- Fontenla, J. L., Fontenla, Y., & Mancina, C. A. (2020). Composición y modularidad de los ensamblajes de mariposas de playas del este, La Habana, Cuba. *Poeyana*, 511, Article 511. <http://revistasgeotech.com/index.php/poey/article/view/336>
- García, M. del C., Castellana, N., Rapelli, C., Koegel, L., & Catalano, M. (2014). Criterios de información y predictivos para la selección de un modelo lineal mixto. *SaberEs*, 6(2), 00-00.
- Garrett, D. H. (2023). *Beyond The Graph Theory*. Dr. Henry Garrett.
- Hammer, O., Harper, D., & Ryan, P. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontología Electrónica*, 4, 1-9.
- Izersky, V. V., & Pozdniakov, V. A. (2020). Fauna Sphingidae (Lepidoptera: Heterocera) de la provincia Satipo departamento de Junin, Peru. *Алтайский Зоологический Журнал*, 16, 3-18.
- Johnson, J. A., Wofford, P. L., & Whitehand, L. C. (1992). Effect of Diet and Temperature on Development Rates, Survival, and Reproduction of the Indianmeal Moth (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Economic Entomology*, 85(2), 561-566.
<https://doi.org/10.1093/jee/85.2.561>

- Jordano, P., Vázquez, D., & Bascompte, J. (2009a). *Redes complejas de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria (Santiago, Chile).
<https://digital.csic.es/handle/10261/40617>
- Jordano, P., Vázquez, D., & Bascompte, J. (2009b). *Redes complejas de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria (Santiago, Chile).
<https://digital.csic.es/handle/10261/40617>
- Kitching, I. (2013). *Sphingidae Taxonomic Inventory | Creating a taxonomic e-science*.
<https://sphingidae.myspecies.info/>
- Kitching, I. J., Ledezma, J., & Baixeras, J. (2001). Una Lista Comentada de los Sphingidae de Bolivia (Insecta: Lepidoptera). *Gayana (Concepción)*, 65(2), 79-111. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382001000200001>
- Kolman, B., & Hill, D. R. (2006). *Algebra lineal*. Pearson Educación.
- Lara-Rodríguez, N. Z., Díaz-Valenzuela, R., Martínez-García, V., Mauricio-López, E., Anaid-Díaz, S., Valle, O. I., Fisher-de León, A. D., Lara, C., & Ortiz-Pulido, R. (2012). Redes de interacción colibrí-planta del centro-este de México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 83(2), 569-577.
- Loayza, A., & Rios, R. (1999). Características del nectar y visitas de insectos a flores de *Nicotiana glauca* L. (Solanaceae): Asociadas a cambios de temperatura y humedad del ambiente? *Ecología en Bolivia*, 33, 51-61.
- López, J. J. (2021). *Evolución ecológica y funcional en el complejo autoploide *Dianthus broteri*: Avances en conservación*.
<https://idus.us.es/handle/11441/126372>
- Lourido, G. M., Motta, C. da S., Graça, M. B., & Rafael, J. A. (2018). Diversity patterns of hawkmoths (Lepidoptera: Sphingidae) in the canopy of an ombrophilous forest in Central Amazon, Brazil. *Acta Amazónica*, 48, 117-125.
<https://doi.org/10.1590/1809-4392201704721>

- Macfadyen, S., Gibson, R. H., Symondson, W. O. C., & Memmott, J. (2011). Landscape structure influences modularity patterns in farm food webs: Consequences for pest control. *Ecological Applications*, 21(2), 516-524. <https://doi.org/10.1890/09-2111.1>
- Malhado, A. C. M., Ladle, R. J., Whittaker, R. J., Neto, J. A. O., Malhi, Y., & Steege, H. ter. (2013). The ecological biogeography of Amazonia. *Amazon Business School Online*, 1, Article 1.
- Manrique Garzón, L. M. (2022). *Red de polinización para los páramos andinos: Un caso de estudio en el páramo de Matarredonda*. <https://repositorio.uniandes.edu.co/handle/1992/64477>
- Marlès Magre, J., Ivars, T. V., López, B. C., Pérez Salicrup, D. R., Zaragoza, R. M., Mateo, S. S., & Juncà, M. B. (2015). Análisis dendroclimático de *Pinus pseudostrobus* y *Pinus devoniana* en los municipios de Áporo y Zitácuaro (Michoacán), Reserva de la Biósfera de la Mariposa Monarca. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía*, 2015(88), 19-32. <https://doi.org/10.14350/rig.43338>
- Martínez, L. B., & Pugnaire, F. I. (2009). Interacciones entre las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares y de plantas. Algunos ejemplos en los ecosistemas semiáridos: *Ecosistemas*, 18(2), Article 2. <https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/65>
- Martínez López, V. (2019). Análisis ecológico y genético de interacciones planta-animal en ambientes mediterráneos. *Proyecto de Investigación*: <https://digitum.um.es/digitum/handle/10201/76201>
- Mas, R. B., & Vilagines, A. T. (2018). Redes de interacción entre flores e himenópteros en dos comunidades costeras. Efectos de la pérdida de hábitat: *Ecosistemas*, 27(2), Article 2. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1409>

- Mattoni, R., Penco, F., Penco, F., & Penco, F. (2012). *Big moths of Buenos Aires and southern Uruguay*. The Lepidoptera Research Foundation, Inc.
- McGeachie, W. J. (1989). The effects of moonlight illuminance, temperature and wind speed on light-trap catches of moths. *Bulletin of Entomological Research*, 79(2), 185-192. <https://doi.org/10.1017/S0007485300018162>
- Meléndez-Ramírez, V., Delfín, H., Manrique-Saide, P., Selem Salas, C., & Chablé-Santos, J. (2021). Review [Revisión] Diversidad Y Ecología De Abejas, Avispas Depredadoras Y Mariposas: Aportaciones Del Ccba-Uady † [Diversity And Ecology Of Bees, Predatory Wasps And Butterflies: Contributions From Ccba-Uady]. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 24, 1-10.
- Melián, C. J., & Bascompte, J. (2002). Complex networks: Two ways to be robust? *Ecology Letters*, 5(6), 705-708. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00386.x>
- Millán-J., C., Chacón, P., & Giraldo, A. (2009). Estudio De La Comunidad De Lepidópteros Diurnos En Zonas Naturales Y Sistemas Productivos Del Municipio De Caloto (Cauca, Colombia). *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 13(1), 185-195.
- Montero-Muñoz, J. L., Pozo, C., & Cepeda-González, M. F. (2013). Recambio temporal de especies de lepidópteros nocturnos en función de la temperatura y la humedad en una zona de selva caducifolia en Yucatán, México. *Acta zoológica mexicana*, 29(3), 614-628.
- Montoya-Pfeiffer, P. M., León-Bonilla, D., & Nates-Parra, G. (2014). Catálogo de polen en mieles de *Apis mellifera* provenientes de zonas cafeteras en la Sierra Nevada de Santa Marta, Magdalena, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 38(149), 364-384.
- Mora Ardila, F., Martínez Salgado, M., & Martínez Villalba, A. Y. (2021). *Manual de métodos y herramientas para el análisis de información usando el lenguaje R. Vol.*

- I. Universidad Nacional Autónoma de México.
<https://doi.org/10.22201/enesmorelia.001b.2021>
- Mora, F., & Dáttilo, W. (2021). *Introducción al Análisis de Redes de Interacciones Ecológicas entre Especies* (pp. 100-127).
- Moré, M., Kitching, I., Cocucci, A., Roig, S., Claps, L., Morrone, J., De, B., & Argentinos, A. (2014). *LEPIDOPTERA: SPHINGIDAE*. (pp. 281-295).
- Moriano Huillca, M. O. (2022). *Palinología de la flora actual en el área de influencia del sitio arqueológico de Salapunku, Santuario Histórico de Machupicchu, Cusco*.
<https://repositorio.unsaac.edu.pe/handle/20.500.12918/6886>
- Motta, C. da S., & Andreazze, R. (2001). Esfingofauna (Lepidóptera: Sphingidae) do Parque Nacional do Jaú e arredores, Amazonas, Brasil. *Acta Amazónica*, 31, 643-643. <https://doi.org/10.1590/1809-43922001314654>
- Motta, C. da S., & Xavier-Filho, F. F. (2005). Esfingídeos (Lepidóptera, Sphingidae) do município de Beruri, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, 35, 457-462.
<https://doi.org/10.1590/S0044-59672005000400010>
- Munguía-Rosas, M. A., Montiel, S., & Castillo, M. T. (2013). Redes, Ecología y Ciencias Sociales: Las redes complejas en Ecología Humana. *Ecología austral*, 23(2), 135-142.
- Murcia, C. (2002). Ecología de la polinización. *Ecología y conservación de bosques Neotropicales. LUR, Costa Rica*, 493-530.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, B., Simpson, G., Solymos, P., Stevens, H., & Wagner, H. (2015). Vegan: Community Ecology Package. *R Package Version 2.2-1*, 2, 1-2.
- Olmstead, R. (2004). *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach*, 2nd ed.—W. S. Judd, C. S. Campbell, E. A. Kellogg, P. F. Stevens, and M. J. Donoghue. 2002. Sinauer

- Associates, Sunderland, MA. 576 pp. ISBN 0–87893–403–0. \$89.95 hardcover. *Systematic Biology*, 53(3), 517-518. <https://doi.org/10.1080/10635150490445878>
- Opuni-Frimpong, E., Karnosky, D. F., Storer, A. J., Abeney, E. A., & Cobbinah, J. R. (2008). Relative susceptibility of four species of African mahogany to the shoot borer *Hypsipyla robusta* (Lepidoptera: Pyralidae) in the moist semideciduous forest of Ghana. *Forest Ecology and Management*, 255(2), 313-319. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.077>
- Oscar, A. M., LUIS. (2015). *Guía de campo de los polinizadores de España*. Ediciones Mundi-Prensa.
- Palacio, R. D., Valderrama-Ardila, C., & Kattan, G. H. (2016). Generalist Species Have a Central Role In a Highly Diverse Plant–Frugivore Network. *Biotropica*, 48(3), 349-355. <https://doi.org/10.1111/btp.12290>
- Paritsis, J., & Veblen, T. T. (2010). La temperatura y la calidad del follaje afectan el desempeño del defoliador epidémico *Ormiscodes amphimone* (F.) (Lepidoptera: Saturniidae) en el noroeste de la Patagonia argentina. *Revista chilena de historia natural*, 83(4), 593-603. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2010000400012>
- Patricia Rivas-Arancibia, S., Bello-Cervantes, E., Carrillo-Ruiz, H., Rosa Andrés-Hernández, A., María Figueroa-Castro, D., & Guzmán-Jiménez, S. (2015). Variaciones de la comunidad de visitantes florales de *Bursera copallifera* (Burseraceae) a lo largo de un gradiente de perturbación antropogénica. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(1), 178-187. <https://doi.org/10.7550/rmb.44620>
- Peña, J. E. (2003). *Insectos polinizadores de frutales tropicales: No solo las abejas llevan la miel al panal*. <https://repositorio.catie.ac.cr/handle/11554/6417>
- Pérez Hernández, P. A. (2019). *Diversidad de Polillas (Lepidoptera: Ditrysia: Erebidae, Geometridae, Megalopygidae, Noctuidae, Saturniidae, Sphingidae) del Parque*

- Natural Chicaque, San Antonio del Tequendama, Cundinamarca.*
<http://repository.udistrital.edu.co/handle/11349/14941>
- Poisot, T., Canard, E., Mouillot, D., Mouquet, N., Gravel, D., & Jordan, F. (2012). The dissimilarity of species interaction networks. *Ecology letters*, 15, 1353-1361.
<https://doi.org/10.1111/ele.12002>
- Poorter, L., Boot, R., Hayashida-Oliver, Y., Leigue-Gomez, J., Peña-Claros, M., & Zuidema, P. (2001). Dinámica de especies arbóreas en un bosque húmedo tropical en el norte de la Amazonía boliviana. *In: Regeneración y silvicultura de bosques tropicales en Bolivia. / Mostacedo B, Fredericksen TS (eds) . - Bolfor, Santa Cruz : Bolfor, 2001.*
- Pozo, M. del, & Andrea, N. (2017). *Polinizadores y atributos florales de Ecuadendron acosta-solisianum D. A. Neill 1998 (Fabales:Fabaceae), en un remanente de Bosque Húmedo Tropical de la Provincia del Guayas-Ecuador.* [bachelorThesis, Facultad de Ciencias Naturales. Universidad de Guayaquil].
<http://repositorio.ug.edu.ec/handle/redug/20975>
- Quiroz González, I. H. (2020). *Diversidad de escarabajos atraídos a trampas cebadas con etanol en huertas de aguacate en Sabinas Hidalgo, Nuevo León, México* [Masters, Universidad Autónoma de Nuevo León]. <http://eprints.uanl.mx/2021/>
- Reyna Cervantes, M. T. (2023). *Diversidad de Rhopalocera (Insecta: Lepidoptera) y su relación con la vegetación en el Ecoparque Metropolitano de la ciudad de Puebla México.* <https://hdl.handle.net/20.500.12371/18709>
- Ríos-González, T. A., Saldaña, Y. T., Vargas, G. A., & Bernal-Vega, J. A. (2019). Sphingidae y Saturniidae (Insecta: Lepidoptera) de la Reserva Forestal Fortuna y el Parque Internacional La Amistad, Panamá. *Revista mexicana de biodiversidad*, 90. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2837>

- Rizo, J. L. F., García, Y. F., Reinoso, Z. C., & Zayas, A. M. Á. de. (2019). Red de interacción ecológica insectos-plantas en Playas del Este, la Habana, Cuba / Insects-plants ecological interaction network in Playas del Este, La Habana, Cuba. *Acta Botánica Cubana*, 218(2), Article 2.
<http://revistasgeotech.com/index.php/abc/article/view/293>
- Rodríguez-Flores, C. I., Ornelas, J. F., Wethington, S., & Arizmendi, M. del C. (2019). Are hummingbirds generalists or specialists? Using network analysis to explore the mechanisms influencing their interaction with nectar resources. *PLOS ONE*, 14(2), e0211855. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211855>
- Romero, M. E. G., & Garcia, I. F. (1998). Hábitos alimentarios del Sabanero (*Sturnella magna*) en un agroecosistema cubano. *Journal of Caribbean Ornithology*, 11(2), Article 2.
- Rubio, A. P. (1994). *Manual de identificación para las mariposas de la familia Sphingidae (Lepidoptera) de la Estación de Biología «Chamela», Jalisco, México*. UNAM.
- Saavedra-Conde, N., Osorio-Domínguez, D., Kattan, G. H., Saavedra-Conde, N., Osorio-Domínguez, D., & Kattan, G. H. (2022). Mariposas Ithomiini (Nymphalidae) en un fragmento de bosque seco tropical del Valle del Cauca, Colombia. *Biota colombiana*, 23(1). <https://doi.org/10.21068/2539200x.1002>
- Santos, C. D., Ferreira, C., & Terra, W. R. (1983). Consumption of food and spatial organization of digestion in the cassava hornworm, *Erinnyis ello*. *Journal of Insect Physiology*, 29(9), 707-714. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(83\)90045-8](https://doi.org/10.1016/0022-1910(83)90045-8)
- Shannon, C. E. (1948). A Mathematical Theory of Communication. *Bell System Technical Journal*, 27(3), 379-423. <https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x>
- Silva, C., N Radaeski, J., Victorino Nicolosi Arena, M., Bauermann, S., Veiga, A., Limão, A., Saraiva, A., Kleinert, A., Freitas, B., Costa, C., Maia-Silva, C., Poveda Coronel, C., Krug, C., Alvarado Ospino, D., Alarcon Prado, D. P., Riaño, D., Gomes, F.,

- Gruchowski Woitowicz, F. C., Santos, F., & Imperatriz-Fonseca, V. L. (2020). *Atlas of pollen and plants used by bees*.
- Simpson, L. (2007). Ghettos of the Mind: The Empirical Behaviour of Indices of Segregation and Diversity. *Journal of the Royal Statistical Society Series A: Statistics in Society*, 170(2), 405-424. <https://doi.org/10.1111/j.1467-985X.2007.00465.x>
- Steen, R. (2012). Pollination of *Platanthera chlorantha* (Orchidaceae): New video registration of a hawkmoth (Sphingidae). *Nordic Journal of Botany*, 30(5), 623-626. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2012.01574.x>
- Sterling, A., Salas-Tobón, Y. M., & Virgüez-Díaz, Y. (2016). *Erinnyis ello* (Lepidoptera: Sphingidae) y *Leptopharsa heveae* (Hemiptera: Tingidae) en *Hevea brasiliensis* en sistema agroforestal. *Revista Colombiana de Entomología*, 42(2), 124-132.
- Stiles, F. G. (1977). Coadapted Competitors: The Flowering Seasons of Hummingbird-Pollinated Plants in a Tropical Forest. *Science*, 198(4322), 1177-1178. <https://doi.org/10.1126/science.198.4322.1177>
- Summerville, K. S., & Crist, T. O. (2003). Determinants of lepidopteran community composition and species diversity in eastern deciduous forests: Roles of season, eco-region and patch size. *Oikos*, 100(1), 134-148. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.11992.x>
- Tamame, M. A. (2011). *Estudio de la composición, disponibilidad y calidad de los recursos apícolas del noroeste de La Pampa, Provincia Fitogeográfica del Monte (República Argentina)* [Tesis, Universidad Nacional de La Plata]. <https://doi.org/10.35537/10915/5322>

- Team, R. C. (2021). R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R foundation for statistical computing. (*No Title*).
<https://cir.nii.ac.jp/crid/1370576118723163397>
- Tierney, L. (2012). The R Statistical Computing Environment. En E. D. Feigelson & G. J. Babu (Eds.), *Statistical Challenges in Modern Astronomy V* (pp. 435-447). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-3520-4_41
- Torres, L. F. C. (2002). Influencia de la humedad relativa y la temperatura en la receptividad del estigma de guanábana (*annona muricata* L) en el Guamo (Tolima). *Colombia forestal*, 7(15), Article 15.
<https://doi.org/10.14483/2256201X.3308>
- Torretta, J. P., Navarro, F., & Medan, D. (2009). Visitantes florales nocturnos del girasol (*Helianthus annuus*, Asterales: Asteraceae) en la Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 68(3-4), 339-350.
- Trejo-Salazar, R. E., Scheinvar, E., Eguiarte, L. E., Trejo-Salazar, R. E., Scheinvar, E., & Eguiarte, L. E. (2015). ¿Quién poliniza realmente los agaves? Diversidad de visitantes florales en 3 especies de Agave (Agavoideae: Asparagaceae). *Revista mexicana de biodiversidad*, 86(2), 358-369.
<https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.04.007>
- Urias López, M. A., Bellotti, A. C., Bravo Mojica, H., & Carrillo Sánchez, J. L. (1987). Impacto de insecticidas sobre tres parasitoides de *Erinnyis ello* (L.) gusano de cuerno de la yuca. *Agrociencia*. <https://cgspace.cgiar.org/handle/10568/88603>
- Vaglia, T., Haxaire, J., Kitching, I. J., Meusnier, I., & Rougerie, R. (2008). **Morphology and DNA barcoding reveal three cryptic species within the *Xylophanes neoptolemus* and *loelia* species-groups (Lepidoptera: Sphingidae)**. *Zootaxa*, 1923(1), Article 1.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.1923.1.2>

- Vásquez Bardales, J., Zárate Gómez, R., Huiñapi Canaquiri, P., Pinedo Jiménez, J., Ramírez Hernández, J. J., Lamas, G., & Vela García, P. (2017). Plantas alimenticias de 19 especies de mariposas diurnas (Lepidoptera) en Loreto, Perú. *Revista Peruana de Biología*, 24(1), 35-42.
<https://doi.org/10.15381/rpb.v24i1.13109>
- Velazquez Velazquez, E., Perez Farrera, M. A., & Chavez Cortazar, A. (2008). *El análisis de la comunidad: Parámetros y evaluaciones de la diversidad biológica*.
<https://repositorio.unicach.mx/handle/20.500.12753/1785>
- Vélez Lemos, D. M., Gallego-Roper, M. C., & Riascos Forero, Y. (2015). Diversidad de Mariposas Diurnas (Insecta: Lepidóptera) de un Bosque Subandino, Cajibío, Cauca. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 19(1), 263-285. <https://doi.org/10.17151/bccm.2015.19.1.20>
- Vidal Márquez, C. N. (2021). *Caracterización de las interacciones planta- herbívoro en un bosque esclerófilo de Chile central: El caso de los lepidópteros constructores de refugios foliares en el PNRC*. <https://repositorio.uchile.cl/handle/2250/181952>
- Vizentin-Bugoni, J., Debastiani, V. J., Bastazini, V. A. G., Maruyama, P. K., & Sperry, J. H. (2020). Including rewiring in the estimation of the robustness of mutualistic networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(1), 106-116.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.13306>
- Watanabe, M. E. (2014). Pollinators at Risk: Human activities threaten key species. *BioScience*, 64(1), 5-10. <https://doi.org/10.1093/biosci/bit012>
- Williams-Linera, G., & Meave, J. (2002). *Patrones fenológicos* (pp. 407-431).
- Young, B. E., Auer, S., Ormes, M., Rapacciolo, G., Schweitzer, D., & Sears, N. (2017). Are pollinating hawk moths declining in the Northeastern United States? An

analysis of collection records. *PLOS ONE*, 12(10), e0185683.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185683>

Zamora Rodríguez, R., García-Fayos, P., & Gómez Aparicio, L. (2008). *Las interacciones planta-planta y planta-animal en el contexto de la sucesión ecológica*. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino (España).

<https://digital.csic.es/handle/10261/47939>

Zografou, K., Swartz, M. T., Tilden, V. P., McKinney, E. N., Eckenrode, J. A., & Sewall, B. J. (2020). Stable generalist species anchor a dynamic pollination network.

Ecosphere, 11(8), e03225. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3225>