



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA

**MAESTRÍA EN CIENCIAS EN
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**

**EFECTO DE LA EXTINCIÓN DE ESPECIES
EN LA ESTRUCTURA DE REDES
MUTUALISTAS COLIBRÍ-PLANTA**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS EN
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**

P R E S E N T A

ERIKA GUZMÁN ARIAS

DIRECTOR DE TESIS:

DR. RAÚL ORTIZ PULIDO



Mineral de la Reforma, Hgo., a 21 de noviembre de 2018

Número de control: ICBI-D/1134/2018

Asunto: Autorización de impresión de tesis

M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR DE LA UAEH

Por este conducto le comunico que el comité revisor asignado a la C. Erika Guzmán Arias, alumna de la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación con número de cuenta 194978, autoriza la impresión del proyecto de tesis titulado **"Efecto de la extinción de especies en la estructura de redes mutualistas colibri-planta"** en virtud de que se han efectuado las revisiones y correcciones pertinentes.

A continuación se registran las firmas de conformidad de los integrantes del comité revisor.

PRESIDENTE	Dr. Numa Pompilio Pavón Hernández
SECRETARIO	Dra. Cecilia Díaz Castelazo
VOCAL	Dr. Raúl Ortiz Pulido
SUPLENTE	Dra. Ana Paola Martínez Falcón

Sin otro particular reitero a Usted la seguridad de mi atenta consideración.

Atentamente,
 "Amor, Orden y Progreso"
 Dr. Óscar Rodolfo Suárez Castillo
 Director del ICBI

ORSC/LVCL



Ciudad del Conocimiento
 Carretera Pachuca-Tulancingo Km 4.6 Carretera
 Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo,
 México, C.P. 42184
 Teléfono: +52 (771) 71 720 00 ext. 2231
 Fax: 2109
 dirección: icbi@uaeh.edu.mx

www.uaeh.edu.mx

A E. Jacob

Mi maestro de vida

Por enseñarme la grandeza de amar en libertad

*No importa que pueda separarnos,
siempre nos volveremos a encontrar el uno al otro.*

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Raúl Ortiz Pulido por dirigir este trabajo, por su inmensa paciencia, por creer en mí cuando ni yo misma lo hacía.

A los miembros del Comité Tutorial, Dra. Paola Martínez Falcón, Dr. Numa Pompilio Pavón Hernández y Dra. Cecilia Díaz Castelazo (INECOL), por sus valiosos comentarios y sugerencias que enriquecieron y mejoraron el documento.

A la Dra. Vanessa Martínez García por sus valiosos comentarios, apoyo y colaboración con el Capítulo IV de esta tesis.

Al CONACyT por la beca número 781750/606829 otorgada para la realización de esta maestría.

A mis compañeros del laboratorio de Ecología de Poblaciones, Kenia Natividad Ceballos, Tomas Azariel, Luis Tello, Pablo Caballero, Jesús Favela y Saraí Trigueros, por su apoyo y grata compañía.

**EN LA NATURALEZA TODO FORMA UN ENGRANAJE PERFECTO,
CON UN EQUILIBRIO CONTINUO
QUE EL *HOMO SAPIENS* NO DEBE ALTERAR.**

- Miguel A. Gómez Garza

ÍNDICE

RESUMEN.....	viii
CAPÍTULO I Introducción general.....	1
Literatura citada.....	5
CAPÍTULO II Eliminación teórica de especies y su efecto en la estructura y robustez de una red mutualista colibrí-planta en un matorral xerófilo.....	7
Introducción.....	8
Objetivo	10
Objetivo general	10
Objetivos particulares.....	10
Método.....	11
Sitio de estudio.....	11
Especies interactuantes.....	11
Trabajo de campo	11
Estructura de la red.....	14
Simulación de extinción de especies.....	16
Resultados.....	18
Especies interactuantes.....	18
Estructura de la red	19
Simulación de extinción de especies.....	23
Discusión	27
Conclusiones.....	30
Literatura citada.....	31
CAPÍTULO III Efecto de la simulación de extinción de especies en una red de interacciones visitante floral-planta en un bosque de oyamel	35
Introducción.....	36
Objetivo.....	38

Objetivo general.....	38
Objetivos particulares.....	38
Método.....	39
Sitio de estudio.....	39
Trabajo de campo.....	39
Análisis de datos.....	41
Resultados.....	43
Especies interactuantes.....	43
Estructura de la red.....	44
Simulación de extinción de especies.....	49
Discusión.....	52
Conclusiones.....	55
Literatura citada.....	56
CAPÍTULO IV Efecto de la presencia de cóccidos en la estructura de una red mutualista colibrí-planta en un bosque de encino.....	59
Introducción.....	60
Objetivo.....	62
Objetivo general.....	62
Objetivos particulares.....	62
Método.....	63
Sitio de estudio.....	63
Trabajo de campo.....	63
Análisis de datos.....	64
Resultados.....	65
Especies interactuantes.....	65
Estructura de la red.....	66

Simulación de extinción de especies.....	71
Discusión	74
Conclusiones.....	77
Literatura citada.....	78
CAPÍTULO V Discusión general.....	80
Literatura citada.....	84
ANEXO I.....	86
ANEXO II	88

ÍNDICE DE CUADROS

CAPÍTULO II

CUADRO 1. Especies de colibríes que fueron observados visitando flores en un matorral xerófilo cercano a la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México.....	18
CUADRO 2. Especies de plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes en un matorral xerófilo cercano a la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México.....	19
CUADRO 3. Matriz de interacciones colibrí-planta para un matorral xerófilo en las cercanías de la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México.....	20
CUADRO 4. Parámetros estructurales a nivel red para un matorral xerófilo en las cercanías de la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México.....	22
CUADRO 5. Porcentaje de ocurrencia de cada especie dentro del núcleo o periferia para la red colibrí-planta en un matorral xerófilo en las cercanías de la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México.....	23
CUADRO 6. Valores de robustez posteriores a la simulación de eliminación de especies para la red colibrí-planta en un matorral xerófilo en las cercanías de la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México.....	24

CAPÍTULO III

CUADRO 1. Especies de visitantes florales visitando flores en un bosque de oyamel en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México.....	43
CUADRO 2. Especies de plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes e insectos en un bosque de oyamel en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México.....	44
CUADRO 3. Matriz de interacciones visitante floral-planta para un bosque de oyamel en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México.....	45
CUADRO 4. Parámetros estructurales a nivel red para un bosque de oyamel en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México.....	47
CUADRO 5. Porcentaje de ocurrencia de cada especie dentro del núcleo o periferia para la red visitante floral-planta de un bosque de oyamel en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México.....	48
CUADRO 6. Valores de robustez posteriores a la simulación de eliminación de especies para la red visitante floral-planta en un bosque de oyamel en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México.....	49

CAPÍTULO IV

CUADRO 1. Especies de colibríes que fueron observados visitando flores en un bosque de encino en la Reserva Privada Las Coas, Tlahuiltepa, Hidalgo, México.....	65
CUADRO 2. Especies de plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes en un bosque de encino en la Reserva Privada Las Coas, Tlahuiltepa, Hidalgo, México.....	66
CUADRO 3. Matriz de interacciones colibrí-planta-cóccido para un bosque de encino en la Reserva Privada Las Coas, Tlahuiltepa, Hidalgo, México.....	67

CUADRO 4. Parámetros estructurales a nivel red para la red colibrí-planta-cóccido de un bosque de encino en la Reserva Privada Las Coas, Tlahuiltepa, Hidalgo, México..	70
CUADRO 5. Porcentaje de ocurrencia de cada especie dentro del núcleo o periferia para la red colibrí-planta-cóccido en un bosque de encino en la Reserva Privada Las Coas, Tlahuiltepa, Hidalgo, México.	70
CUADRO 6. Valores de robustez posteriores a la simulación de eliminación de especies para la red colibrí-planta-cóccido en un bosque de encino en la Reserva Privada Las Coas, Tlahuiltepa, Hidalgo, México	71

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO II

FIGURA 1. Ubicación de los sitios de muestreo en la periferia de la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México	13
FIGURA 2. Diseño del muestreo de campo realizado en un matorral xerófilo cercano a la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México.....	14
FIGURA 3. Red de interacciones colibrí-planta para un matorral xerófilo cercano a la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México	21
FIGURA 4. Curva de acumulación de interacciones de una red colibrí-planta para un matorral xerófilo cercano a la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México.....	22
FIGURA 5. Curvas de extinción de una red colibrí-planta para un matorral xerófilo cercano a la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México.....	25
FIGURA 6. Redes de interacción colibrí-planta sin una, dos y tres especies vegetales más conectadas para un matorral xerófilo cercano a la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México.	26

CAPÍTULO III

FIGURA 1. Diseño del muestreo de campo para registrar interacciones colibrí-planta llevado a cabo en un sitio de bosque de oyamel dentro del Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México	40
FIGURA 2. Diseño del muestreo de campo para registrar interacciones insecto-planta llevado a cabo en un sitio de bosque de oyamel dentro del Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México	41
FIGURA 3. Red de interacciones visitante floral-planta para un bosque de oyamel en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México.....	46
FIGURA 4. Curvas de extinción de una red visitante floral-planta ante tres escenarios de eliminación de especies para un bosque de oyamel en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México.	50
FIGURA 5. Curvas de extinción de una red visitante floral-planta ante la eliminación de especies de colibríes e insectos para un bosque de oyamel en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México.....	51

CAPÍTULO IV

FIGURA 1. Matrices de interacciones colibrí-planta-cóccido y colibrí-planta registradas en la Reserva Privada Las Coas, Tlahuiltepa, Hidalgo, México.	68
FIGURA 2. Red de interacciones colibrí-planta para un bosque de encino en la Reserva Privada Las Coas, Tlahuiltepa, Hidalgo, México	69

FIGURA 3. Curvas de extinción de una red colibrí-planta-cóccido para un bosque de encino en la Reserva Privada Las Coas, Tlahuiltepa, Hidalgo, México	72
FIGURA 4. Curvas de extinción de una red colibrí-planta para un bosque de encino en la Reserva Privada Las Coas, Tlahuiltepa, Hidalgo, México.	73

RESUMEN

Las interacciones mutualistas planta-animal son de gran importancia para mantener la biodiversidad. Actualmente la fragmentación del hábitat, el cambio climático y las especies exóticas provocan la pérdida de interacciones bióticas. En el presente trabajo se estudió y evaluó la estructura (anidamiento y modularidad) y la robustez de tres redes mutualistas ante la eliminación de especies. Para ello se siguieron tres escenarios de eliminación de especies (al azar, eliminación de la menos a la más conectada y de la más a la menos conectada) para conocer su efecto en la extinción secundaria en redes de interacciones colibrí-planta en tres diferentes ambientes: un matorral xerófilo, un bosque de oyamel y un bosque de encino. El capítulo I presenta las bases teóricas de las redes mutualistas y como su uso facilita el estudio de la robustez de una comunidad ante la pérdida de especies. En el capítulo II se analiza la estructura y robustez de la red que presenta a una comunidad de plantas visitadas por colibríes localizada en dos zonas de matorral xerófilo cercanos a la Ciudad de Pachuca, Hidalgo. En el capítulo III se evaluó la estructura, dinámica y robustez de una red de interacciones compuesta por visitantes florales (colibríes e insectos) y plantas ornitófilas presentes en un bosque de oyamel del Parque Nacional El Chico, Hidalgo. En el capítulo IV se evaluó el efecto de la presencia de insectos productores de miel rocío (coccidos) en la estructura y robustez de una red colibrí-planta de un bosque de encino en la Reserva Privada Las Coas, Tlahuiltepa, Hidalgo. Finalmente, en el capítulo V se discuten las implicaciones de los resultados obtenidos en los capítulos II, III y IV. Se encontró que la eliminación aleatoria de especies, así como la eliminación de especies menos conectadas provocó una pérdida paulatina de especies de plantas, colibríes e insectos; mientras que la eliminación de las especies más conectadas o de especies consideradas como centrales/clave, colapsó las redes. De igual forma, la eliminación de colibríes incrementó más la fragilidad de las redes que la eliminación de especies de insectos y plantas. Por último, la presencia de coccidos en una red no modificó su estructura y robustez. Concluimos que la robustez de las redes dependerá del escenario de eliminación aplicado y el nivel trófico eliminado de la red.

CAPÍTULO I

Introducción general

INTRODUCCIÓN GENERAL

Una comunidad es un conjunto de poblaciones de diferentes especies que coexisten en espacio y tiempo (Begon et al., 1999), que interactúan entre sí o tienen el potencial de interactuar unas con otras. La clave del funcionamiento de una comunidad son las interacciones, puesto que los organismos no se encuentran aislados o son independientes entre sí. Las interacciones bióticas son aquellas relaciones que se establecen entre dos o más organismos para obtener recursos necesarios para sobrevivir, y en las cuales los organismos pueden verse beneficiados (mutualistas), perjudicados (antagónicas) o no ser afectados (neutras; Boege y del Val, 2011). De estas tres, se cree que las interacciones mutualistas han desempeñado un papel muy importante en la generación de la biodiversidad (Bascompte y Jordano, 2008). Por ejemplo, se cree que las interacciones mutualistas explican procesos coevolutivos (Thompson, 2006).

El estudio de las interacciones mutualistas puede hacerse bajo el enfoque de la teoría de redes complejas de interacciones o redes ecológicas (Bascompte y Jordano, 2008). Esta aproximación permite entender los patrones arquitectónicos que definen a las comunidades mutualistas, así como predecir teóricamente su respuesta ante perturbaciones. Esto es porque una red mutualista está constituida por un conjunto de especies –e.g. animales y vegetales (i.e., nodos)- y por las interacciones (i.e., enlaces) que dichos grupos de especies establecen para beneficio mutuo (Jordano et al., 2009).

Una red mutualista es robusta cuando al perder una parte de las especies que la componen, no experimenta cambios importantes en su estructura; es decir puede perder polinizadores sin que las plantas dejen de recibir visitas, o bien puede perder plantas sin que sus polinizadores dejen de recibir néctar o polen (Santamaría y Méndez, 2013), o puede perder especies sin que esto condicione la desaparición de otras especies de la red. La tolerancia a la pérdida de especies, también llamada robustez (i.e., la probabilidad de extinción de especies secundarias después de la pérdida de especies focales; Memmott et al., 2004) puede ser medida y es importante entenderla para planear acciones de conservación en el futuro, sobre todo en un contexto de extinción masiva que podría estar enfrentando ahora la vida en el planeta tierra (Barnosky et al., 2011).

La robustez de la red es un tipo de estabilidad del ecosistema (i.e., capacidad para hacer frente a una perturbación) a permanecer con ciertas características que le permiten funcionar en respuesta a las modificaciones, como la pérdida de especies (Memmott et al., 2005). Entendido de otra forma, la robustez es la probabilidad de extinción de especies secundarias después de la pérdida primaria de especies (Memmott et al., 2004). La pérdida primaria de especies se refiere al conjunto de especies eliminadas de la red en primera instancia; mientras que la pérdida secundaria de especies es la fracción de especies que se pierden como resultado de la eliminación previa por las interacciones que las unían. La robustez se mide a través de una curva llamada de tolerancia al ataque. Esta curva se basa en la suposición de que si una fracción de especies en un nivel trófico se eliminan (e.g. colibríes), como resultado, en el otro nivel (e.g. plantas) se extinguirán un número de especies (Memmott et al., 2004; Burgos et al., 2007). La medición de la robustez corresponde a un parámetro o índice R , definido como el área bajo la curva de tolerancia al ataque. $R=1$ corresponde a una curva que decrece sutilmente hasta el punto en que casi todas las especies

son eliminadas, lo que sería consistente con un sistema muy robusto en el que la mayoría de las especies de plantas sobreviven incluso si se elimina una gran parte de las especies animales (en este caso, colibríes) o viceversa. $R=0$ corresponde a una curva que decrece abruptamente tan pronto alguna especie se pierde, esto ocurre en un sistema frágil, en el cual, por ejemplo, si se elimina una fracción muy pequeña de especies animales, la mayoría de las plantas pierden todas sus interacciones y se extinguen (Burgos et al., 2007).

El índice R puede subestimar la robustez de la red ya que no toma en cuenta la resiliencia que caracteriza a los sistemas biológicos (Palacio, 2014). La resiliencia es la capacidad de un sistema de resistir a perturbaciones sin perder sus propiedades fundamentales (i.e., sus componentes o procesos) y de recuperar su equilibrio inicial después de dicha perturbación (Holling, 1973). Esta capacidad depende en gran medida de las especies clave (i.e., aquellas especies que establecen más interacciones) y de su función conforme el sistema se recupera tras las perturbaciones sufridas (Thompson, 2011). La resiliencia de un sistema biológico se puede ver reducida por actividades antropogénicas como son la agricultura intensiva, la deforestación, la contaminación, la minería, la sobrepesca, el vertido de basura en los mares, el cambio climático y la pérdida de especies.

La pérdida o remoción de especies en una red mutualista puede ocurrir de tres maneras: al azar, por grado de importancia (i.e. de la menos a la más conectada o viceversa) o dirigida. Se ha observado que cuando se eliminan especies al azar, las redes se mantienen conectadas y presentan tasas de extinción bajas aun cuando un gran porcentaje de especies componentes hayan sido removidas (hasta el 80%). Algo similar se observa al eliminar las especies empezando por las menos conectadas, pues el sistema muestra estabilidad hasta que se eliminan las especies clave (Castaño, 2009; Santamaría y Méndez, 2013). En cambio, cuando se eliminan sistemáticamente las especies de la más a la menos conectada se observan tasas de extinción altas y una pérdida rápida de la estabilidad del sistema (Ramírez, 2013; Palacio, 2014), i.e. la red es menos robusta, lo que provoca la fragmentación de la misma en subredes desconectadas entre sí (Montoya et al., 2001; Castaño, 2009). Así, una red que pierde especies más conectadas sería menos robusta que una red que pierde especies menos conectadas, pues lo primero conlleva a mayor inestabilidad y al posible colapso de la red (Castaño, 2009). Por ello se ha hipotetizado que el efecto de la eliminación dirigida de especies sobre la robustez de la red dependerá de la especie que se haya eliminado (i.e., una especie muy conectada o una poco conectada).

La robustez de las redes mutualistas esta explicada en gran medida por una característica propia de las redes llamada anidamiento (Memmott et al., 2004; Bascompte y Jordano, 2008). El anidamiento se refiere a la tendencia de las especies de pocos enlaces o “grado” (K) bajo, denominadas periféricas, por interactuar con las especies núcleo (especies con muchos enlaces) y a estas últimas por interactuar entre sí (Bascompte y Jordano, 2008). Esto genera una estructura asimétrica en el patrón de enlaces o interacciones entre especies de alto y de bajo grado (generalistas vs. especialistas). Se ha observado que las redes que tienen una estructura anidada son más resilientes ante la pérdida potencial de especies y a distintas perturbaciones (Bascompte et al., 2003; Bascompte y Jordano, 2008). La estabilidad proporcionada por el anidamiento radica en el supuesto de que las especies periféricas desaparecerán primero que las especies núcleo (Burgos et al., 2007; Castaño, 2009), básicamente porque la probabilidad de que se extinga una (o pocas) especies de grado alto o

generalistas, es teóricamente menor a que se extingan muchas especies de grados intermedios y bajos (especialistas o periféricas). Por lo tanto, se considera que, para afectar una comunidad representada por una red mutualista con una estructura anidada, habría que realizar un “ataque” dirigido a los nodos o especies hiperconectadas de la red (las de grado más alto o supergeneralistas).

El efecto de la eliminación de especies (o nodos) y sus consecuencias se ha estudiado tanto en redes abióticas (Albert et al., 2000), como en redes tróficas (Solé y Montoya, 2001) y redes mutualistas (Memmott et al., 2004). Algunos de los estudios puntuales que se han hecho sobre la robustez de las redes mutualistas son los realizados con redes murciélagos frugívoros-plantas quiropterocoras (Castaño, 2009), redes insecto-planta (Santamaría y Méndez, 2013), redes aves frugívoras-planta (Palacio, 2014) y redes colibrí-planta (Ramírez, 2013). En el último caso, Ramírez (2013) describió y analizó la estructura de cinco redes colibrí-planta en un ecosistema de bosque de niebla, examinando el efecto que tuvo en la red la eliminación de un colibrí endémico y en peligro crítico de extinción (*Eriocnemis mirabilis*). En este estudio se sugirió que la eliminación de las especies núcleo de colibríes (entre ellas *E. mirabilis*) podría ocasionar la extinción en cascada del resto de especies participantes en la red. Esto no ocurrió con la eliminación de las especies de plantas, proponiendo que la robustez de la red podría ser casi la misma después de la pérdida aleatoria o por grado de importancia de las especies vegetales. Sin embargo, dicha investigación solo se centró en eliminar una especie de colibrí (ausencia natural de *E. mirabilis*) y no examinó la eliminación (natural o experimental) de ninguna especie de planta. Además, no midió si las especies de colibríes o de plantas remanentes se veían beneficiadas de la eliminación de ciertas especies y en qué proporción ocurría esto al eliminar las especies núcleo.

Considerando lo anterior, el objetivo de esta tesis es analizar el efecto que tiene la eliminación de especies (i.e., colibríes y plantas) sobre la robustez de redes mutualistas colibrí-planta en varias comunidades bióticas y sitios del estado de Hidalgo, México: (1) un matorral xerófilo, en las cercanías y periferia de la Ciudad de Pachuca de Soto; (2) un bosque de oyamel, en el Parque Nacional El Chico (PNEC); y (3) un bosque de encino, en la Reserva Privada Las Coas (RPLC). Para lograrlo se abordó una aproximación teórica donde se estudió la estructura o topología de las redes calculando los parámetros estructurales de anidamiento y modularidad (ver métodos en Capítulo II), así como su relación con la robustez de las redes ante distintos escenarios de extinciones simuladas de especies.

Esta tesis se ha dividido en cinco capítulos. En el Capítulo I se hace una introducción general al tema. En el Capítulo II se simulan teóricamente, con datos ya existentes (Ortiz-Pulido, datos no publicados), secuencias de extinción de especies de colibríes y plantas visitadas por estos en dos zonas de matorral xerófilo. En el Capítulo III se evalúa teóricamente el efecto de la extinción de tres grupos de especies, colibríes, insectos y plantas, en la estructura y robustez de las redes colibrí-planta. En el Capítulo IV se evalúa el efecto de la presencia de una especie mutualista externa (cócidos) en la red colibrí-planta y su efecto en la robustez de la red. Finalmente, en el Capítulo V se discuten las implicaciones de lo encontrado en los capítulos II, III y IV. Con este enfoque se puede evaluar el efecto que tiene en las redes la eliminación de especies y plantear estrategias de conservación que permitan la persistencia de sistemas de polinización como de los que son parte los colibríes.

LITERATURA CITADA

- Albert, R., H. Jeong y A. L. Barabási. 2000. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature*, 406: 378-382
- Barnosky, A. D., N. Matzke, S. Tomiya, G. O. U. Wogan, B. Swartz, T. B. Quental, C. Marshall, J. L. McGuire, E. L. Lindsey, K. C. Maguire, B. Mersey y E. A. Ferrer. 2011. Has the earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471: 51-57
- Bascompte, J., P. Jordano, C. J. Melián y J. M. Olesen. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100: 9383-9387
- Bascompte, J. y P. Jordano. 2008. Redes mutualistas de especies. *Investigación y ciencia*, 384: 50-59
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1999. *Ecología: Individuos, poblaciones y comunidades*. Ediciones Omega, Barcelona, España. 1148 p.
- Boege, K. y Ek del Val. 2011. Bichos vemos relaciones no sabemos. *Ciencias*, 102: 5-11
- Burgos, E., H. Ceva, R. P. J. Perazzo, M. Devoto, D. Medan, M. Zimmermann y A. M. Delbue. 2007. Why nestedness in mutualistic networks? *Journal of Theoretical Biology*, 249: 307-313
- Castaño, S. J. H. 2009. Murciélagos frugívoros y plantas quiropterocoras: descubriendo la estructura de sus interacciones mutualistas en una selva semi-caducifolia. Trabajo especial de grado, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 52 p.
- Holling, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual review of ecology and systematics*, 4: 1-23
- Jordano, P., D. Vázquez y J. Bascompte. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En: R. Medel, M. Aizen y R. Zamora (eds.). *Ecología y evolución de interacciones planta animal*. Primera edición. Editorial Universitaria, S.A. Santiago de Chile. 17-41 p.
- Memmott, J., N. M. Waser y M. V. Price. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *The Royal Society*, 271: 2605-2611
- Memmott, J., D. Alonso, E. L. Berlow, A. Dobson, J. A. Dunne, R. Solé y J. Weitz. 2005. Biodiversity loss and ecological network structure. En: M. Pascual y J. A. Dunne (eds.). *Ecological Networks: Linking structure to dynamics in food webs*. Oxford University Press. 325-347 p.
- Montoya, J.M., R. V. Solé y M.Á. Rodríguez. 2001. La arquitectura de la naturaleza: complejidad y fragilidad en redes ecológicas. *Ecosistemas*, 10: 1-14
- Palacio, R. D. A. 2014. Estructura de la red de interacciones mutualistas entre plantas y aves frugívoras en el bosque nublado de San Antonio –Km 18, Valle del Cauca. Trabajo de grado. Universidad Icesi, Facultad de Ciencias Naturales, Departamento de Ciencias Biológicas. Santiago de Cali. 41 p.
- Ramírez, M. B. B. 2013. Redes de interacción mutualista colibrí-flor en el Parque Nacional Natural Munchique: ¿La pérdida de un colibrí endémico y en peligro crítico de extinción, acarrea el colapso del sistema? Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 96 p.
- Santamaría, S. y M. Méndez. 2013. Cómo conservar las interacciones entre polinizadores y plantas en ecosistemas de alta montaña con ayuda de la teoría de redes complejas. En: *Organismo autónomo de Parques Nacionales* (eds.). *Proyectos de investigación en parques nacionales: convocatoria 2009-2012*. 111-122 p.

- Solé, R. V. y J. M. Montoya. 2001. Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of the Royal Society of London Ser. B*, 268: 2039-2045
- Thompson, J. N. 2006. Mutualistic webs of species. *Science*, 312: 372-373
- Thompson, I. 2011. Biodiversidad, umbrales ecosistémicos, resiliencia y degradación forestal. *Unasylva*, 238: 25-30

CAPÍTULO II

Eliminación teórica de especies y su efecto en la estructura y robustez de una red mutualista colibrí-planta en un matorral xerófilo

INTRODUCCIÓN

Las interacciones mutualistas planta-animal son de gran importancia en el mantenimiento de la biodiversidad (Thompson, 2006). Este es el caso de las interacciones polinizador-planta, que son uno de los mecanismos más importantes para la preservación, sustentabilidad y mantenimiento de los ecosistemas terrestres, ya que facilitan y aseguran la reproducción sexual en la mayoría de las angiospermas y la provisión de alimento para los polinizadores (Chalcoff et al., 2014). La polinización biótica es un componente clave de la diversidad biológica y un servicio ecosistémico esencial para la mayoría de las especies de plantas, dado que su reproducción depende de ésta (Klein et al., 2007). Se ha estimado que el 87.5% de las angiospermas dependen de los animales para su polinización (Ollerton et al., 2011), muchos de los cuales mantienen con las plantas relaciones evolutivas muy especializadas (Bascompte y Jordano, 2008).

Entre las interacciones polinizador-planta destaca la interacción colibrí-planta. Los colibríes son polinizadores importantes con un alto metabolismo energético que mantienen alimentándose del néctar de las flores que visitan. La mayoría de estas flores presentan colores brillantes (rojos, naranjas, amarillos) con corolas tubulares y alargadas y abundante néctar, características que les aseguran las visitas consecutivas a sus flores por parte de los colibríes (Stiles, 1976). La interacción colibrí-planta ha sido estudiada desde diferentes enfoques, desde la variación espacio-temporal (Arregui, 2004; Mauricio-López, 2005; Ortiz-Pulido y Vargas-Licona, 2008; Vargas-Licona, 2010; Díaz-Valenzuela y Ortiz-Pulido, 2011) hasta la de redes mutualistas (Díaz-Valenzuela, 2008; Lara-Rodríguez et al., 2012; Ortiz-Pulido et al., 2012; Ramírez, 2013; Martínez-García y Ortiz-Pulido, 2014).

La pérdida y reducción de la diversidad y abundancia de polinizadores (entre ellos colibríes) y por ende de las interacciones polinizador-planta puede ocurrir como consecuencia de distintas actividades humanas como son la fragmentación y modificación del hábitat, el cambio climático y la introducción de especies exóticas (Chacoff y Morales, 2007). Entender cómo se ve afectado el proceso de polinización ante estas modificaciones antrópicas requiere estudios que arrojen luz sobre los mecanismos y las relaciones de causalidad que ocurren en las interacciones polinizador-planta (Chacoff y Morales, 2007). Esto no es fácil debido a la gran cantidad de interacciones que ocurren en una comunidad. En este sentido ha ayudado estudiar estos sistemas con un enfoque teórico y analítico de redes complejas de interacciones (p. ej. redes mutualistas), puesto que este enfoque permite obtener información sobre quiénes interactúan y conocer de forma integral cómo lo hacen a nivel de comunidad biótica (Chalcoff et al., 2014).

Una red mutualista de polinización está compuesta por un conjunto de especies de plantas con flores y los animales que visitan estas estructuras reproductivas para obtener alimento (i.e., artrópodos, aves, mamíferos, anfibios y reptiles). Asimismo, contiene las interacciones que establecen estas especies entre sí (identidad y frecuencia de las interacciones). Estas redes se representan gráficamente con grafos bipartitas, donde sólo existen conexiones entre nodos de dos grupos o gremios distintos (Jordano et al., 2009).

El análisis de redes ecológicas no solo permite estudiar la estructura en la red de interacciones, sino también su dinámica y su respuesta ante perturbaciones de diversa índole,

como la pérdida de especies. Se sabe que las redes polinizador-planta poseen una gran capacidad de recuperación después de perturbaciones, es decir son bastante robustas ante la pérdida de especies (Montoya et al., 2001; Memmott et al., 2004; Díaz-Valenzuela y Ortiz-Pulido, 2011). La robustez y resiliencia de estas redes mutualistas implica perder polinizadores o plantas sin que la conectividad de la red se afecte drásticamente y sin que las plantas dejen de ser visitadas y los polinizadores dejen de tener recursos florales, respectivamente; es decir la composición y estructura de la red no sufre cambios importantes (Santamaría y Méndez, 2013) y el sistema continúa funcionando.

La capacidad de recuperación de las redes polinizador-planta depende de cuántas y cuáles especies se hayan perdido, así como de la función ecológica de estas últimas. Por ejemplo, se sabe que la pérdida de polinizadores afecta de manera distinta a la red que la pérdida de plantas (Ramírez, 2013). En este sentido, la eliminación de polinizadores hace más frágil a la red que la eliminación de plantas, ya que para las plantas es más difícil encontrar un reemplazo de polinizador que para los polinizadores explotar otros recursos florales. Otro punto importante a tomar en cuenta es el orden de pérdida de las especies, es decir cuáles especies desaparecen primero y cuáles lo hacen después. Si la eliminación afecta primero a las especies más conectadas, es decir aquellas que realicen o reciban más visitas, habrá un mayor efecto sobre la robustez y estabilidad de la red de interacciones, que si la eliminación afecta a las especies menos conectadas. En el último caso, se ha visto que la eliminación de especies menos conectadas (es decir, las de menor grado o “ K ”) causa una disminución gradual en la riqueza de interactuantes pero los sistemas se mantienen estables (Montoya et al., 2001; Memmott et al., 2004; Castaño, 2009).

La extinción de una especie clave (i.e., una especie muy conectada con un grado alto y conectada con especies centrales en la conectividad) puede provocar una cascada de extinción de especies, ya que su desaparición ocasiona que la red se vaya fragmentando en subredes desconectadas entre sí (Montoya et al., 2001). Esto es porque un integrante clave de una interacción conforma una pieza importante de la red ecológica, sin la cual la integridad de la red se ve comprometida, ocasionando el futuro colapso de la estructura remanente. La extinción de interacciones es más difícil de notar que la extinción de especies (Ramírez, 2013), pero en algunos casos puede tener un efecto más negativo que la pérdida de una especie no conectada, de ahí la importancia de preservalas. La aproximación de redes permite simular esta pérdida, medir la resiliencia y predecir cascadas de extinción de especies. Además de permitir ubicar especies clave en la red. La protección de las especies centrales en la red (incluyendo algunas de las más conectadas) podría ser una garantía para la persistencia y conservación de los sistemas de los que forman parte (Montoya et al., 2001).

En este capítulo, usando una aproximación teórica, se describe el efecto de la eliminación de especies de colibríes y plantas en la estructura de una red mutualista colibrí-planta localizada en un matorral xerófilo del centro de México. La eliminación de especies se realizó a partir de simulaciones siguiendo tres secuencias de extinción: eliminación de especies al azar, eliminación de especies de la menos a la más conectada y eliminación de especies de la más a la menos conectada. Esto permitió obtener evidencia sobre cómo y en qué medida la pérdida de especies de colibríes y plantas afecta la tolerancia de la red y modifica su estructura ante dicha pérdida.

OBJETIVO

Objetivo general

Analizar la robustez (estructura y resiliencia) de una red mutualista colibrí-planta sometida teóricamente a la eliminación de especies, considerando para ello la época de mayor floración en un matorral xerófilo del centro de México.

Objetivos particulares

Definir la red de interacción colibrí-planta en un ambiente de matorral xerófilo.

Describir y analizar la estructura y robustez de dicha red obteniendo sus valores de anidamiento y modularidad bajo cuatro esquemas de extinción de especies: al azar, de la menos a la más conectada, de la más a la menos conectada, simulando la eliminación de colibríes y de plantas.

MÉTODO

Sitio de estudio

El trabajo de campo se realizó en un paisaje de matorral xerófilo localizado en las cercanías y periferia de la ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo. Durante cuatros años, 2012 a 2015 se muestrearon dos sitios conocidos como Azoyatla de Ocampo y El Gigante Dormido (Ortiz-Pulido et al., datos no publicados), separados por una distancia de aproximadamente 3.5 kilómetros (Fig. 1). Azoyatla (20°05'27''-20°06'42'' N y 98°41'48''-98°41'15'' O; 2,480 msnm) presenta un clima templado frío con un rango de temperatura media anual de 14°C y una precipitación media anual de 500 mm; mientras que El Gigante Dormido (20°09'28''-25°00'57'' N y 98°46'00''-98°21'42'' O; 2,350 msnm) presenta un clima templado semiseco con verano cálido, con un rango de temperatura media anual de 14.7°C y una precipitación media anual de 378.9 mm (INEGI, 1998). Ambos sitios presentan lluvias en primavera-verano (marzo a agosto) y sequía en otoño-invierno (septiembre a febrero), y tienen como vegetación original el matorral xerófilo con abundantes cactáceas de tallos suculentos como *Opuntia*, *Myrtillocactus* (Cactaceae) y *Agave* (Agavaceae) y plantas anuales (Arregui, 2004; UAEH-COEDE, 2004; Díaz-Valenzuela, 2008; Márquez-Luna, 2014).

Especies interactuantes

Tomando como base trabajos previos en ambos sitios y sus cercanías, del año 2003 a 2015 se han reportado 11 especies de colibríes y 38 especies de plantas (de 16 familias) interactuantes (ANEXO 1; Arregui, 2004; Mauricio-López, 2005; Díaz-Valenzuela, 2008; Ortiz-Pulido y Vargas-Licona, 2008; Vargas-Licona, 2010; Márquez-Luna, 2014; Ortiz-Pulido et al., datos no publicados). La floración de las especies de plantas visitadas por colibríes inicia comúnmente en marzo y termina en noviembre (Díaz-Valenzuela, 2008). La mayor abundancia tanto de colibríes como de flores de plantas visitadas por colibríes ocurre en el periodo de abril a octubre, con pico de floración entre mayo y septiembre; la ausencia casi total de colibríes y flores ocurre entre noviembre a marzo (Mauricio-López, 2005; ANEXO 2).

Trabajo de campo

El muestreo realizado en Azoyatla y El Gigante Dormido (Ortiz-Pulido et al., datos no publicados) se realizó del 2012 al 2015 y comprendió en el primer año visitas mensuales cada mes, pero en los años subsecuentes se redujo a los meses de abril a septiembre, al excluir a los meses en los que prácticamente no ocurren interacciones colibrí-planta en la zona. Para el presente estudio solo se tomaron en cuenta los datos obtenidos en los meses de mayo y junio en los dos sitios pues: (1) en los meses de mayo y junio se han registrado más interacciones en la zona a lo largo de todos los años (en casi todos los otros meses del año se registran pocas especies interactuantes), por lo que son los meses adecuados para modelar redes mutualistas, y (2) nos interesó modelar el efecto de la extinción de especies en una comunidad rica en especies.

En cada sitio se marcó permanentemente un cuadrante de 300 x 450 metros (i.e., 13.5 ha), dividido en 54 cuadros de 50 x 50 metros (Fig. 2; siguiendo a Díaz-Valenzuela, 2008).

En el centro de cada uno de los 54 cuadros se colocó un punto de conteo que fue visitado mensualmente durante 5 minutos entre 7:00 y 12:00 horas del día, registrando: especie de colibrí observada, tipo de registro (visual o auditivo), actividad desarrollada por cada especie, número de individuos registrados y la identidad de la planta con la que interactuó. Las especies de colibríes fueron determinadas en campo con ayuda de binoculares (8 x 42 mm, 10 x 50 mm) y guías de campo (Williamson, 2001; Howell, 2002; Ortiz-Pulido et al., 2005; Ortiz-Pulido et al., 2008); los registros auditivos se usaron como complemento para corroborar las especies interactuantes. Las especies de plantas fueron determinadas con ayuda de una colección de referencia ubicada en el Herbario del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Las interacciones colibrí-planta fueron consideradas como tales siempre que el colibrí introdujo su pico dentro de la corola de una flor (Arregui, 2004; Mauricio-López, 2005; Martínez-García, 2006; Díaz-Valenzuela, 2008). De igual manera, en cada cuadro de 50 x 50 m se determinaron y contabilizaron mensualmente las especies de plantas cuyas flores tuvieran características de ser visitadas por colibríes (i.e., flores tubulares, de colores llamativos como rojo, naranja, amarillo, sin aroma y con abundante néctar) o para las cuales existieron registros de que sus flores fueron visitadas por colibríes (Arregui, 2004; Mauricio-López, 2005; Díaz-Valenzuela, 2008; Ortiz-Pulido y Vargas-Licona, 2008; Márquez-Luna, 2014; Ortiz-Pulido et al., datos no publicados). Para esto se muestrearon dos áreas de 3 x 2 m (i.e., 12 m por cuadro) cada una separada 10 m del centro de cada cuadro de 50 x 50 (Fig. 2). En cada área se contaron el número total de flores por especie vegetal, contando solo aquellas flores que se encontraban abiertas, frescas y/o maduras, es decir flores que al mover la planta y/o la inflorescencia vigorosamente se mantenían en ella (sensu Díaz-Valenzuela y Ortiz-Pulido, 2011). En el muestreo de cada mes participaron de 3 a 7 observadores siguiendo de forma homogénea la metodología estandarizada previamente descrita.

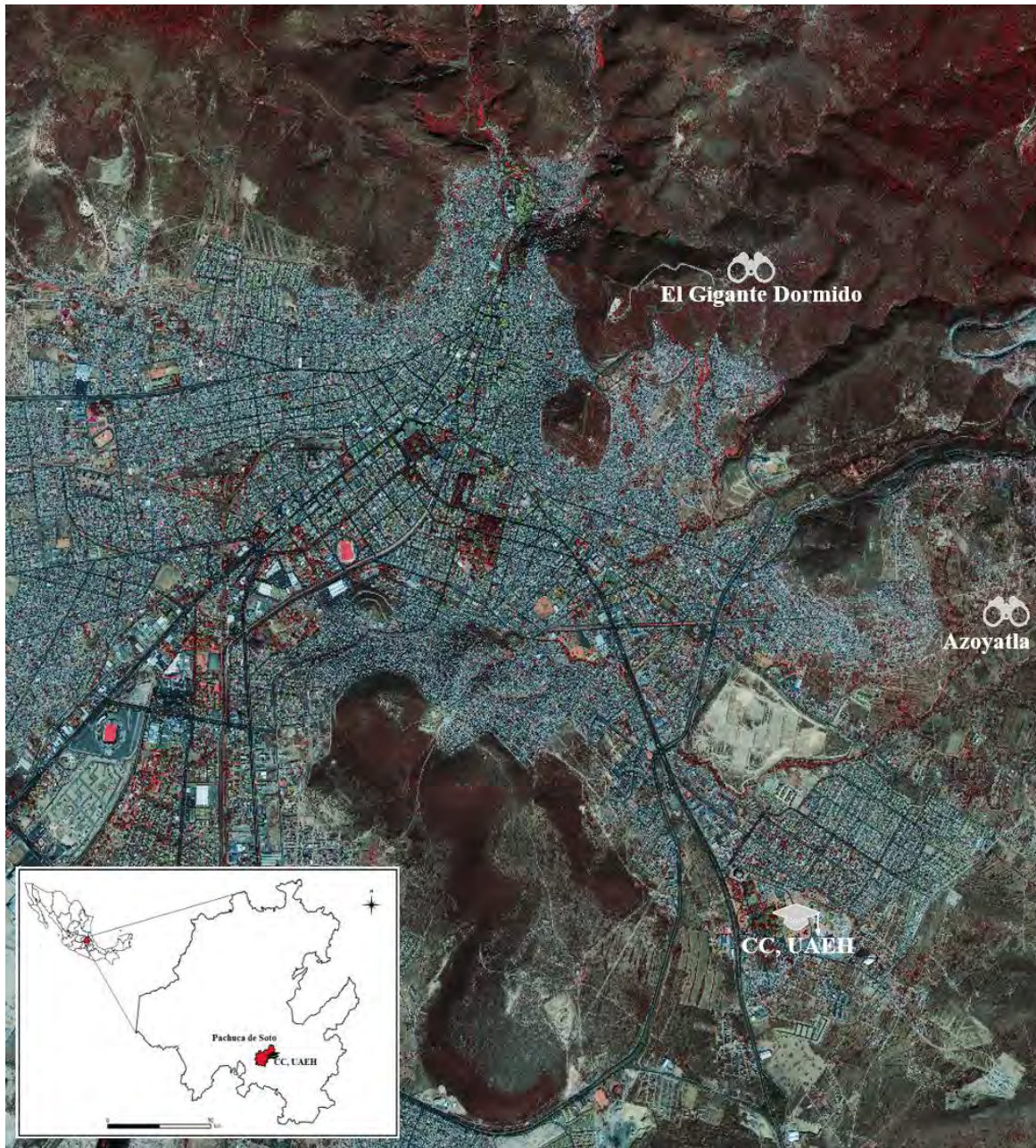


Figura 1. Ubicación de los sitios de muestreo, Azoyatla y El Gigante Dormido, en la periferia de la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México. Se muestra, además, Ciudad del Conocimiento de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (CC, UAHEH).

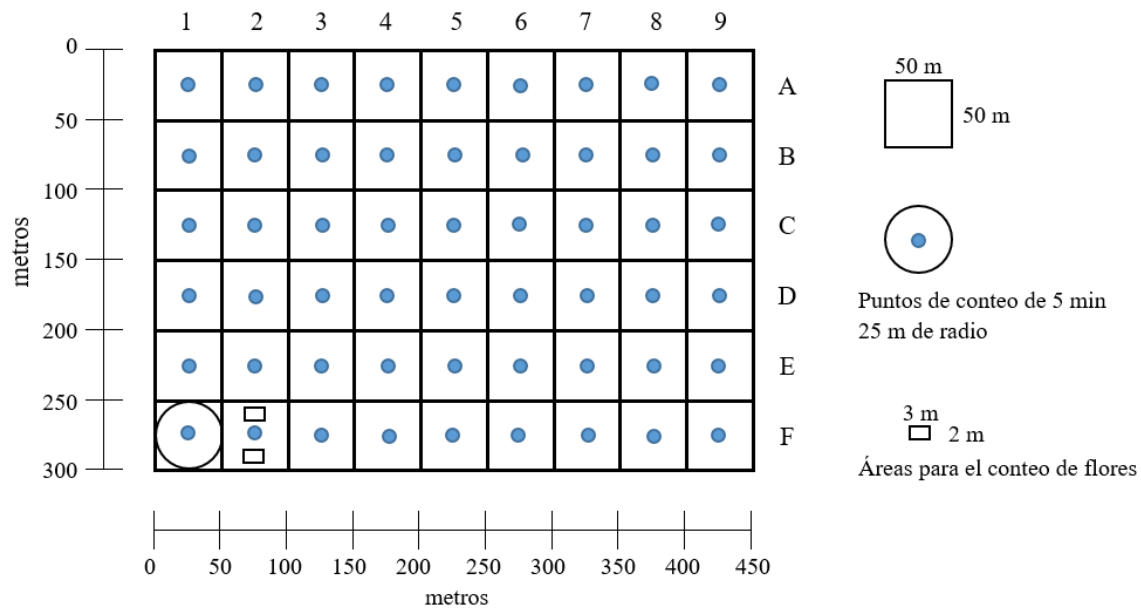


Figura 2. Diseño del muestreo de campo llevado a cabo en cada uno de los dos sitios de matorral xerófilo estudiado (Azoyatla y El Gigante Dormido; tomado y modificado de Díaz-Valenzuela, 2008). Se muestra un cuadrante de 300 x 450 m, dividido en 54 cuadros de 50 x 50 m cada uno. En el centro de cada cuadro se ubicó un punto de conteo de 25 m de radio que fue visitado mensualmente durante 5 minutos para determinar la riqueza y abundancia de colibríes. Para contabilizar el número de flores por especie vegetal se delimitaron dos áreas de 3 x 2 m en cada cuadro (ejemplificado en la parte inferior izquierda del cuadrante). Los números y letras al margen del cuadrante sirvieron para ubicar cada cuadro en un eje de coordenadas en campo.

Estructura de la red

Con los datos de campo se construyó una matriz cuantitativa o ponderada de interacciones P x C (plantas x colibríes), donde cada fila representó especies de plantas y cada columna especies de colibríes. Las interacciones observadas entre ambos niveles tróficos (i.e., plantas y colibríes) se registraron en las casillas correspondientes con valores de 0 ($a_{ij} = 0$), cuando la interacción no fue registrada, y valores $\neq 0$ ($a_{ij} \neq 0$) representando el número de interacciones registradas, es decir la frecuencia de visita entre las especies i y j (Jordano et al., 2009). La matriz se construyó considerando los datos de los dos sitios (Azoyatla y El Gigante Dormido), los dos meses tomados en cuenta (mayo y junio) y los cuatros años de muestreo (2012 a 2015). Para el mes de mayo solo se consideraron los datos de ambos sitios en los años de 2012 y 2014. Para el mes de junio se consideraron los datos de ambos sitios en los años de 2012 a 2015. La matriz de interacciones colibrí-plantas se construyó ordenando las filas (P) y las columnas (C) desde la especie más generalista (con mayor número de interacciones) hasta la especie más especialista (con menor número de interacciones), y se representó gráficamente en una red bipartita, donde se ilustraron conexiones entre nodos de los dos grupos de especies (i.e., colibríes y plantas; Jordano et al., 2009), esta última se construyó usando el software R, versión 3.2.3, paquete Bipartite (Dormann et al., 2009).

Para evaluar si el número de interacciones registradas en ambos sitios de muestreo fue representativo, se construyó una curva de acumulación de interacciones con el estimador Chao 2. Este estimador se escogió por ser uno de los modelos no paramétricos (también llamado de distribución libre o *distribution-free*) más usados para la estimación de la riqueza específica, más recientemente para la estimación de la riqueza de interacciones observadas (Chacoff et al., 2012).

El estimador Chao 2 es un modelo basado en la incidencia (presencia-ausencia) que estima el número de especies en una comunidad, en este caso de interacciones, proporcionando menos sesgo para muestras pequeñas (Moreno, 2001). Su fórmula es:

$$\text{Chao 2} = S_{\text{obs}} + \frac{L^2}{2M}$$

Donde S_{obs} es el número total de interacciones observadas en una muestra, L es el número de interacciones que ocurren solamente en una muestra (interacciones “únicas”), y M es el número de interacciones que ocurren en exactamente dos muestras (interacciones “dobles” o “duplicadas”).

Para Chao 2, el esfuerzo de muestreo se consideró como el número de días de observación (i.e., un día por sitio por mes por año, dando en total 12 días de muestreo). Los valores de dicho estimador se obtuvieron con el programa EstimateS, versión 9.1.0 (Colwell, 2013), usando 100 aleatorizaciones.

Para describir la estructura de la red de interacciones colibrí-planta se consideraron el anidamiento (N) y la modularidad (M), pues según Bascompte y Jordano (2014) son las propiedades estructurales más importantes de las redes.

El anidamiento (N) o encajamiento (*nestedness*) es definido como la existencia de un núcleo pequeño de plantas y animales (en este caso colibríes) generalistas que interactúan entre sí acaparando una fracción elevada de las interacciones totales. Ocurre cuando las especies generalistas interactúan principalmente entre ellas, mientras que las especialistas interactúan solo con las generalistas (Bascompte y Jordano, 2008; Jordano et al., 2009). Este parámetro estructural de las redes tiene como componentes a la heterogeneidad y la asimetría. La heterogeneidad se refiere a la existencia de pocas especies generalistas y muchas especialistas (Bascompte y Jordano, 2008; Castaño, 2009). La asimetría alude a la dependencia no equivalente entre un par de especies interactuantes, donde a menudo una de las especies depende mucho de otra, pero la otra especie no depende en gran medida de la primera (Bascompte y Jordano, 2008), extrapolando esto a través del número de interacciones totales registradas de cada especie y como se reparten estas interacciones entre las especies con las que entra en contacto. El anidamiento se cuantificó usando los cálculos NODF (incidencias) y WNODF (riqueza), los cuales presentan valores que oscilan entre 0 para no anidamiento o matrices aleatorias, y 100 para perfecto anidamiento.

El índice NODF (*nestedness measure based on overlap and decreasing fills*) se calculó usando la matriz cualitativa o binaria (1=presencia o 0=ausencia de la interacción) de la red construida (Almeida-Neto et al., 2008) con ayuda del software Aninhado, versión

3.03 (Guimaraes y Guimaraes, 2006), corriendo 1,000 réplicas. Se utilizaron los valores del modelo nulo CE (nulo 2) para medir la significancia del anidamiento. El modelo nulo CE considera que la probabilidad de que una planta y un colibrí interactúen es la suma de las probabilidades de interacción de ambas especies (Bascompte et al., 2003; Díaz-Valenzuela, 2008). Esto es:

$$CE = \left(\frac{P_i}{C} + \frac{P_j}{R} \right) / 2$$

Donde P_i es el número de interacciones de la planta i , P_j es el número de interacciones del colibrí j , C es el número de especies de colibríes y R es el número de especies de plantas (Díaz-Valenzuela, 2008; Lara-Rodríguez et al., 2012).

El estimador WNODF (*weighted nestedness metric based on overlap and decreasing fill*) se calculó usando la matriz cuantitativa o ponderada de la red construida con ayuda del programa NODF, versión 2.0 (Almeida-Neto y Ulrich, 2010), corriendo 1,000 repeticiones. Se estimó su significancia usando el modelo nulo RC, el cual asigna individuos a las celdas de la matriz de manera proporcional a los totales observados de la abundancia de filas y columnas hasta que, para cada fila y columna, se alcancen las abundancias totales.

La modularidad (M) o compartimentalización se refiere a la existencia de grupos bien definidos o subgrupos cohesivos también llamados módulos o compartimentos, de especies que interactúan mayormente entre ellas en comparación con lo esperado por un patrón aleatorio; así las especies dentro de un módulo interactúan más frecuentemente y con mayor intensidad entre sí que con otras especies de la red (Jordano et al., 2009). La modularidad se calculó a través de la matriz binaria de la red construida con ayuda del software Modular, versión 0.1 (Marquitti et al., 2012). Igualmente se estimaron los valores del modelo nulo CE (nulo 2) para el cual se generaron 100 réplicas en el análisis.

Se determinó, además, la importancia de cada una de las especies dentro de la red, tanto de colibríes como de plantas, es decir si se trataba de especies núcleo (core) o de especies periféricas (periphery). Las estructuras núcleo/periferia están compuestas por un núcleo denso y cohesivo de especies más conectadas entre sí que el resto, y una periferia escasa y no conectada (i.e., especies núcleo y periféricas, respectivamente). La centralidad de una especie está dada por el grado (número de enlaces) y con quién está conectada la especie para que se considere parte del núcleo o de la periferia. Por ejemplo, las especies más conectadas (de grado alto) tienden a ser especies núcleo o centrales al igual que especies no tan conectadas o de grado intermedio. Estas últimas son consideradas centrales al estar conectadas con algunas especies muy conectadas. El análisis categórico de núcleo/periferia se realizó corriendo 20 asignaciones aleatorias para la red construida con el programa UCINET 6 (Borgatti et al., 2002) y calculando el porcentaje de ocurrencia para cada especie dentro del núcleo o de la periferia.

Simulación de extinción de especies

Se realizaron simulaciones de eliminación de especies tanto de colibríes como de plantas para la red obtenida en ambos sitios de matorral xerófilo. Esto para observar cuántas y cuáles especies de colibríes eran eliminadas como resultado de la simulación de remoción de

especies de plantas, y viceversa (Castaño, 2009). Las simulaciones se realizaron a partir de dos acercamientos: 1) eliminando una, dos o tres especies vegetales de la matriz de interacción y 2) siguiendo tres secuencias de extinción. Para el primer acercamiento, se eliminó de la matriz (correspondiente a los dos sitios, los dos meses y los cuatro años de muestreo) de una hasta tres especies de plantas más visitadas por colibríes, es decir se obtuvieron tres matrices a partir de la matriz original: a) una matriz donde se simuló la extinción de una especie vegetal, b) una matriz donde se simuló la eliminación de dos especies vegetales y c) una matriz donde se eliminaron tres especies vegetales. La eliminación de especies de plantas siguió el orden de la más conectada a la menos conectada.

Para el segundo acercamiento, la simulación de la eliminación de especies se realizó partiendo de tres escenarios o secuencias de extinción: 1) una secuencia aleatoria o eliminación de especies al azar, 2) una secuencia de grado bajo o eliminación de especies de la menos a la más conectada, es decir de especies periféricas a especies núcleo, y 3) una secuencia de grado alto o eliminación de especies de la más a la menos conectada, es decir de especies núcleo a especies periféricas (Memmott et al., 2004; Santamaría y Méndez, 2013). Para cada uno de estos tres escenarios, se corrieron 100 réplicas, se graficaron las pendientes de extinción (también llamadas curvas de tolerancia al ataque) y se calcularon los valores de robustez (R) de la red posteriores a la eliminación de especies con ayuda del software R, versión 3.2.3, paquete Bipartite (Dormann et al., 2009). Las pendientes o curvas de extinción mostraron en el eje de las Y el número de especies que sobrevivieron de uno de los niveles tróficos (i.e., colibríes o plantas), lo que conlleva a conocer cuál es la proporción de extinciones secundarias, mientras que en el eje de las X se observó el número acumulado de especies removidas de la contraparte o del otro nivel trófico (i.e., colibríes o plantas) (Memmott et al., 2004). Por su parte, el índice de robustez estimó el área bajo la curva de extinción; este índice tiene valores que oscilan entre 0, cuando la red decrece o colapsa rápidamente ante la pérdida de especies del otro nivel trófico y 1, cuando la curva decrece lentamente con la eliminación de especies de la contraparte (Burgos et al., 2007).

RESULTADOS

Especies interactuantes

Durante los cuatro años de muestreo (2012 a 2015) y los dos meses (mayo y junio) en los sitios de Azoyatla y El Gigante Dormido, se obtuvieron 575 registros de colibríes tanto visuales como auditivos, de los cuales 133 no fueron determinados hasta especie y 442 registros correspondieron a ocho especies de colibríes: *Calothorax lucifer*, *Hylocharis leucotis*, *Selasphorus platycercus*, *Eugenes fulgens*, *Lampornis clemenciae*, *Cynanthus latirostris*, *Archilochus colubris* y *Selasphorus rufus* (Cuadro 1). Todas las especies se registraron en los dos sitios, a excepción de *A. colubris* que solo se registró en Azoyatla y *S. rufus*, que solo se registró en El Gigante Dormido. Todas las especies estuvieron presentes durante los dos meses, mayo y junio, excepto *C. latirostris* y *A. colubris* que solo estuvieron presentes durante junio y *S. rufus* solo presente durante mayo. La especie con más registros fue *C. lucifer* (292 registros, 50.78% del total) y la que tuvo menos fue *S. rufus* (un registro). Junio fue el mes con más registros (358 registros, 62.26% del total) para todas las especies y mayo fue el que tuvo menos (217 registros, 37.73% del total).

Cuadro 1. Especies de colibríes que fueron observados visitando flores en un matorral xerófilo en dos sitios de muestreo, Azoyatla y El Gigante Dormido, cercanos a la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México, en los meses de mayo y junio de 2012 a 2015. Se indica en que sitio fueron observadas las especies (Az=Azoyatla, GD=Gigante Dormido) y para cada mes el número de registros (suma de visuales, auditivos y de visitas a flores) llevados a cabo por especie.

ESPECIE	ACRÓNIMO	SITIO	REGISTROS POR MES		TOTAL
			MAYO	JUNIO	
Familia Troquillidae					
<i>Calothorax lucifer</i>	Cal luc	Az, GD	104	188	292
<i>Hylocharis leucotis</i>	Hyl leu	Az, GD	32	69	101
<i>Selasphorus platycercus</i>	Sel pla	Az, GD	9	14	23
<i>Eugenes fulgens</i>	Eug ful	Az, GD	4	9	13
<i>Lampornis clemenciae</i>	Lam cle	Az, GD	3	5	8
<i>Cynanthus latirostris</i>	Cyn lat	Az, GD	0	2	2
<i>Archilochus colubris</i>	Arc col	Az	0	2	2
<i>Selasphorus rufus</i>	Sel ruf	GD	1	0	1
Indeterminados			64	69	133
Total de registros			217	358	575

Se registraron un total de 4,813 flores visitadas por colibríes pertenecientes a 10 especies de plantas y siete familias durante los meses de mayo y junio en ambos sitios (Cuadro 2). La familia con más especies de plantas fue Labiatae (tres). Todas las especies se

registraron en los dos sitios, excepto *Cylindropuntia* sp. que solo se registró en El Gigante Dormido. Todas las especies estuvieron presentes durante los dos meses, mayo y junio, excepto *Salvia amarissima*, *S. chameadroides* y *S. melissodora*, solo presentes durante el mes de junio. La especie con más registros de flores fue *Bouvardia ternifolia* (3,492 flores, 72.5% del total), mientras que la especie con menos flores contabilizadas fue *Sprekelia formosissima* (3 flores, 0.06% del total). El mes en que se contabilizaron más flores fue junio (3,928 flores, 81.61% del total).

Cuadro 2. Especies de plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes en un matorral xerófilo en dos sitios de muestreo, Azoyatla y El Gigante Dormido, cercanos a la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México, en los meses de mayo y junio de 2012 a 2015. Se indica en que sitio fueron observadas las especies (Az=Azoyatla, GD=Gigante Dormido) y para cada mes el número de flores contabilizadas por especie vegetal en 108 áreas de 3 x 2 m cada una.

ESPECIE	ACRÓNIMO	SITIO	FLORES POR MES		TOTAL
			MAYO	JUNIO	
Familia Agavaceae					
<i>Agave</i> sp.	Aga sp	Az, GD	1	10	11
Familia Amaryllidaceae					
<i>Sprekelia formosissima</i>	Spr for	Az, GD	2	1	3
Familia Cactaceae					
<i>Cylindropuntia</i> sp.	Cyl sp	GD	18	14	32
<i>Opuntia</i> sp.	Opu sp	Az, GD	105	74	179
Familia Convolvulaceae					
<i>Ipomea</i> sp.	Ipo sp	Az, GD	19	89	108
Familia Labiatae					
<i>Salvia amarissima</i>	Sal ama	Az, GD	0	112	112
<i>Salvia chameadroides</i>	Sal cha	Az, GD	0	12	12
<i>Salvia melissodora</i>	Sal mel	Az, GD	0	17	17
Familia Rubiaceae					
<i>Bouvardia ternifolia</i>	Bou ter	Az, GD	595	2897	3492
Familia Scrophulariaceae					
<i>Castilleja tenuiflora</i>	Cas ten	Az, GD	145	702	847
Total de flores			885	3928	4813

Estructura de la red

La red de interacciones colibrí-planta para ambos sitios de matorral xerófilo se integró por siete especies de colibríes y 10 especies de plantas que forman 32 interacciones distintas en un total de 117 visitas observadas de colibríes a flores (Cuadro 3, Fig. 3). El número de

interacciones esperadas según el estimador Chao 2 fue de 36.58 interacciones (Fig. 4). La completitud fue de 87.47% para dicho índice.

Las especies de colibríes que se registraron visitando un mayor número de especies de plantas fueron *C. lucifer* (43 visitas a siete especies de plantas) e *Hylocharis leucotis* (33 visitas a ocho especies de plantas), mientras que la especie de planta que recibió más visitas de más especies de colibríes fue *B. ternifolia* (38 visitas de siete especies de colibríes). Dicha red registra un patrón de anidamiento significativo (NODF=52.82, $P < 0.05$) pero no de modularidad ($M = 0.26$, $P > 0.05$) (Cuadro 4). La categorización núcleo/periferia destacó a las siguientes especies de colibríes y plantas como parte del núcleo de la red, con el 100% de las asignaciones al azar: *C. lucifer*, *H. leucotis*, *S. platycercus*, *B. ternifolia*, *C. tenuiflora* y *O. imbricata* (Cuadro 5).

Cuadro 3. Matriz de interacciones colibrí-planta para un matorral xerófilo en las cercanías de la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México. Los datos provienen de los meses de mayo y junio de los años 2012 a 2015. Con 10 especies de plantas (filas), siete especies de colibríes (columnas) y 32 interacciones distintas. Los valores representan el número de veces que una interacción entre una especie de colibrí y una de planta fue observada.

PLANTAS	COLIBRÍES							TOTAL
	<i>Calothorax lucifer</i>	<i>Hylocharis leucotis</i>	<i>Selasphorus platycercus</i>	<i>Lampornis clemenciae</i>	<i>Eugenes fulgens</i>	<i>Cyananthus latirostris</i>	<i>Archilochus colubris</i>	
<i>Bouvardia ternifolia</i>	12	10	6	5	2	2	1	38
<i>Castilleja tenuiflora</i>	10	9	5			2	1	27
<i>Opuntia imbricata</i>	5	5	1	3	2			16
<i>Opuntia</i> sp. 1	8		5					13
<i>Sprekelia formosissima</i>		4		2				6
<i>Opuntia</i> sp. 2	4		1					5
<i>Agave</i> sp.	2	1			1			4
<i>Salvia amarissima</i>		2	1				1	4
<i>Salvia chamaedryoides</i>	2	1						3
<i>Salvia melissodora</i>		1						1
TOTAL	43	33	19	10	5	4	3	117

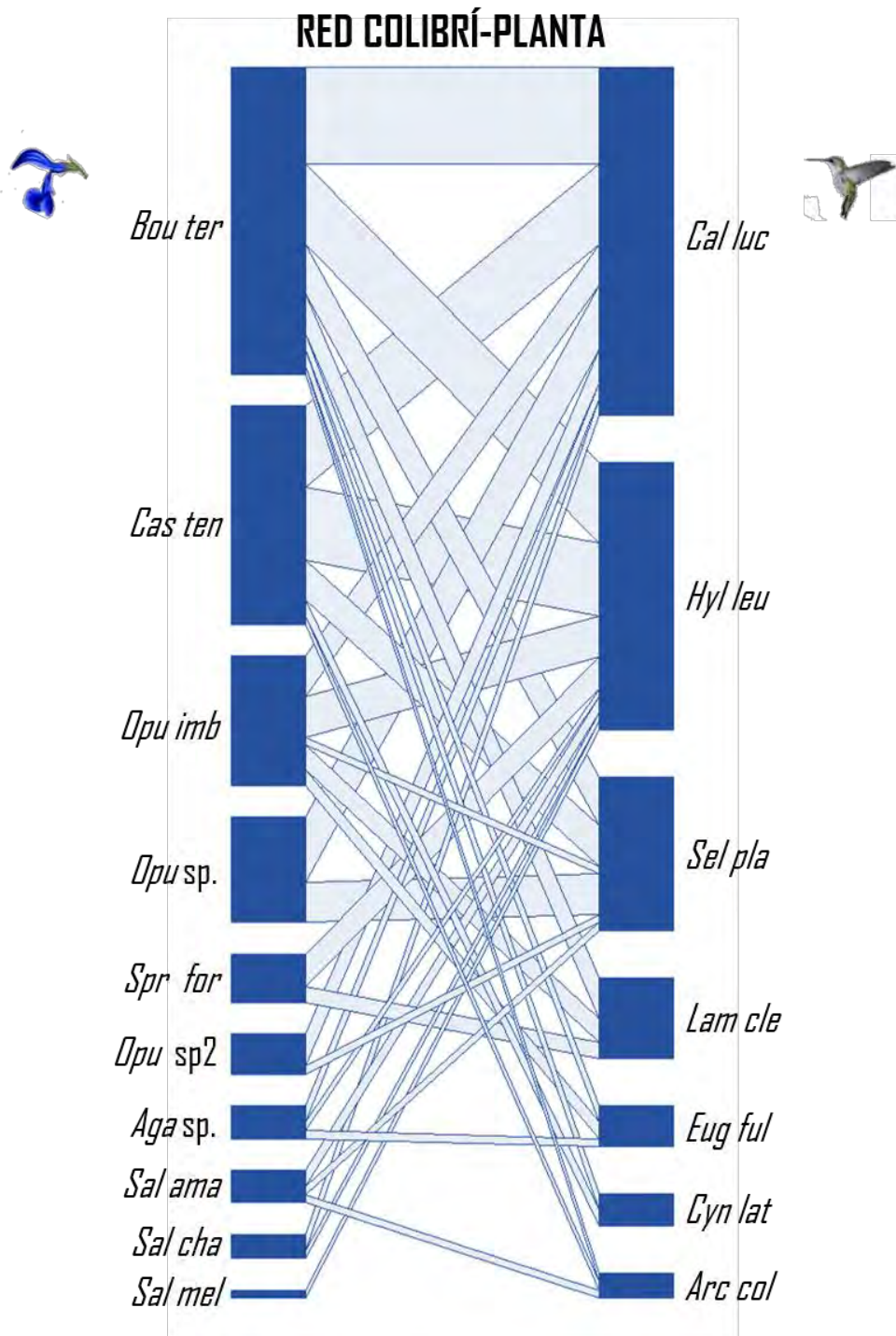


Figura 3. Red de interacciones colibrí-planta para un matorral xerófilo cercano a la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México. Los datos provienen de los meses de mayo y junio de los años 2012 a 2015 y los dos sitios de muestreo. Se muestra en el grafo las especies de colibríes (a la derecha) y de plantas (a la izquierda) representadas por recuadros azul oscuro, mientras que las interacciones entre ambos conjuntos de especies se simbolizan por líneas azul claro. Los acrónimos de cada especie se muestran en los Cuadros 1 y 2.

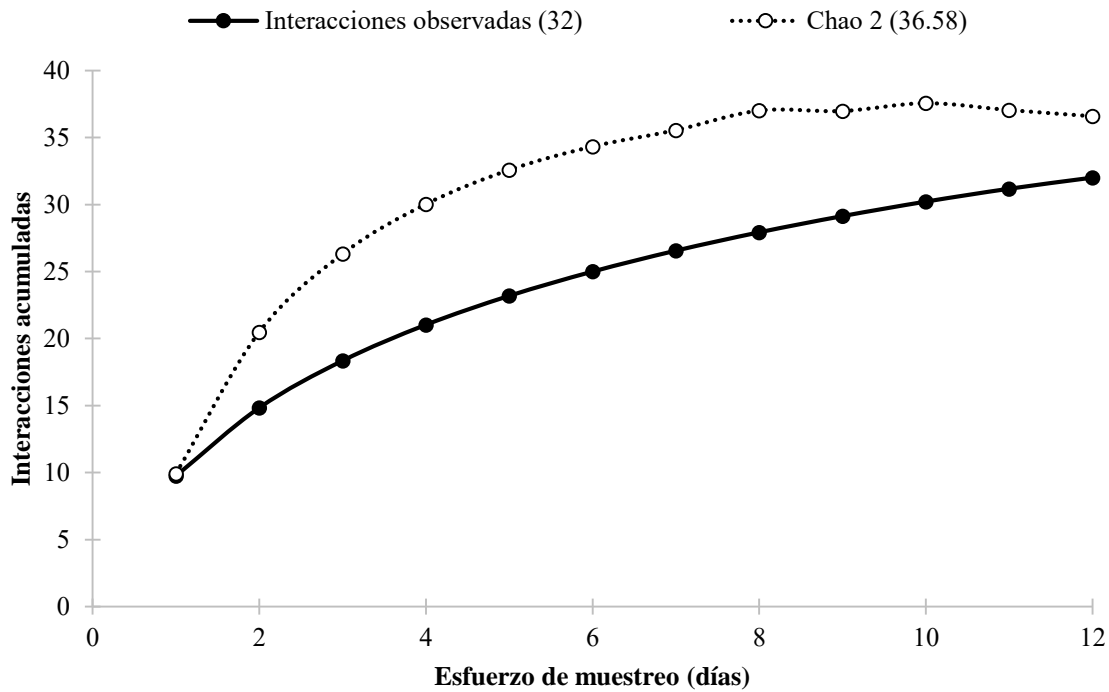


Figura 4. Curva de acumulación de interacciones de una red colibrí-planta para un matorral xerófilo cercano a la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México. Se muestra el estimador Chao 2 ajustado a las interacciones observadas. Se indica el número de interacciones observadas y esperadas entre paréntesis.

Cuadro 4. Parámetros estructurales a nivel red para la red colibrí-planta de un matorral xerófilo en las cercanías de la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México. En negritas se indican los valores significativos para anidamiento o modularidad.

MÉTRICAS A NIVEL RED	RED COLIBRÍ-PLANTA DE UN MATORRAL XERÓFILO
Colibríes interactuantes	7
Plantas interactuantes	10
Interacciones distintas	32
Anidamiento (N)	68.51
NODF	52.82
P(ce)	0.03
WNODF	48.59
P(rc)	0.49
Modularidad (M)	0.26
P(ce)	0.46

Cuadro 5. Porcentaje de ocurrencia de cada especie dentro del núcleo o periferia (20 aleatorizaciones con UCINET) para la red colibrí-planta de un matorral xerófilo en las cercanías de la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México.

		RED COLIBRÍ-PLANTA DE UN MATORRAL XERÓFILO	
ESPECIES		% en núcleo	% en periferia
COLIBRÍES	<i>Calothorax lucifer</i>	100	0
	<i>Hylocharis leucotis</i>	100	0
	<i>Selasphorus platycercus</i>	100	0
	<i>Lampornis clemenciae</i>	0	100
	<i>Eugenes fulgens</i>	0	100
	<i>Cynanthus latirostris</i>	0	100
	<i>Archilochus colubris</i>	0	100
PLANTAS	<i>Bouvardia ternifolia</i>	100	0
	<i>Castilleja tenuiflora</i>	100	0
	<i>Opuntia imbricata</i>	100	0
	<i>Opuntia</i> sp. 1	0	100
	<i>Sprekelia formosissima</i>	0	100
	<i>Opuntia</i> sp. 2	0	100
	<i>Agave</i> sp.	0	100
	<i>Salvia amarissima</i>	0	100
	<i>Salvia chamaedryoides</i>	0	100
	<i>Salvia melissodora</i>	0	100

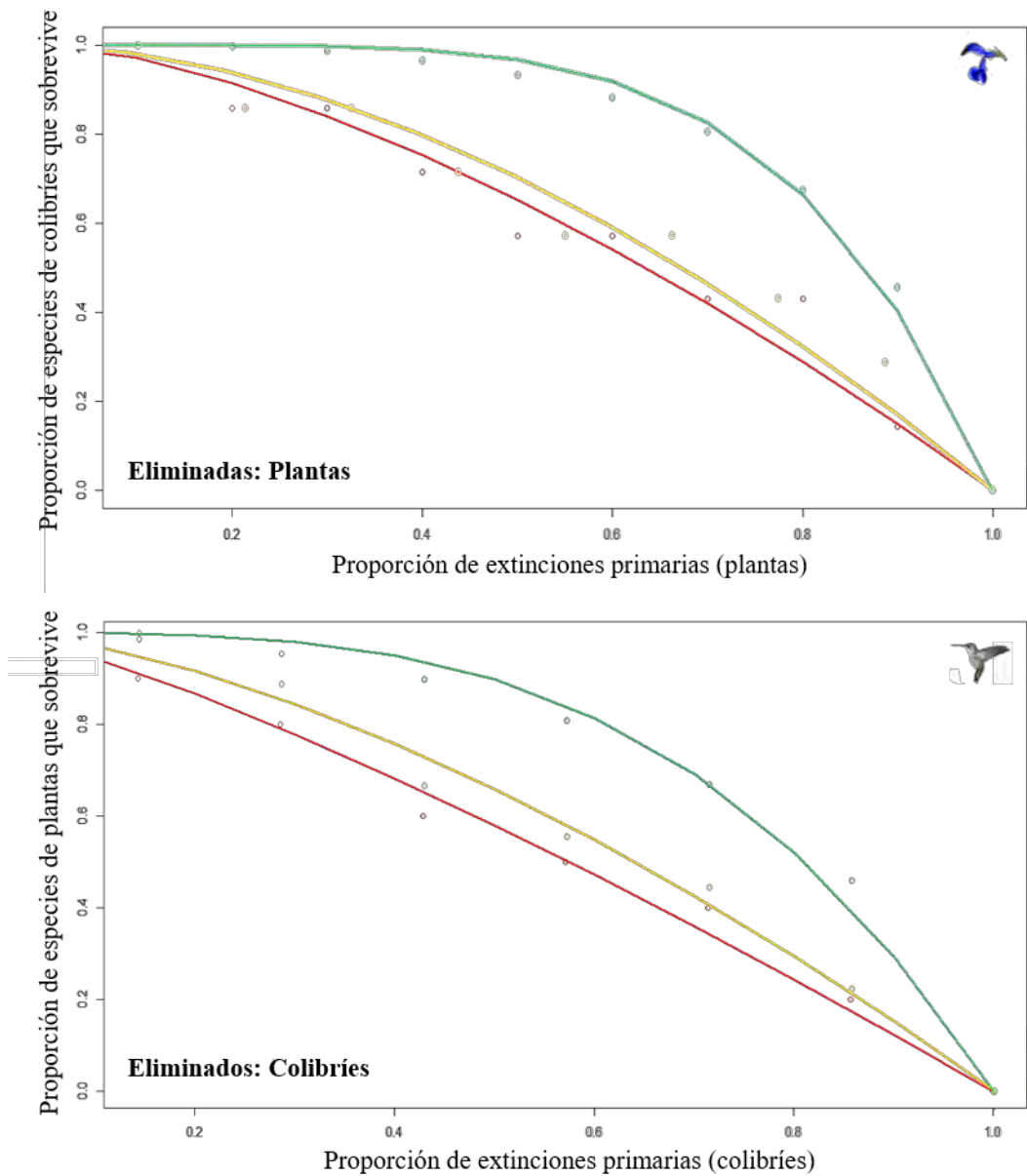
Simulación de extinción de especies

La robustez de la red depende del escenario de eliminación de especies aplicado a cada nivel trófico (Cuadro 6). En todos los escenarios (aleatoria, grado bajo y grado alto), la extinción primaria de colibríes hace más frágil a la red que la extinción primaria de plantas. A su vez, la eliminación aleatoria de especies tanto de colibríes como de plantas provoca una disminución lenta de especies de plantas y colibríes, respectivamente; una extinción rápida ocurre después de que se elimina el 50% de especies interactuantes (Figura 5a). La eliminación de especies por grado bajo (empezando por la menos conectada a la más conectada) al igual que la aleatoria mantiene la estabilidad del sistema; aun cuando se pierda el 50% de especies de colibríes o plantas, solo 20% o menos de las especies de la contraparte desaparece (Figura 5b). Mientras que la eliminación de especies por grado alto (empezando por la más conectada a la menos conectada) hace que la red se fragmente rápidamente. Por ejemplo, la eliminación de especies generalistas como *C. lucifer* y *B. ternifolia* tiende a colapsar la red (Figura 5c). Por último, la red es más frágil cuando se eliminaron tres especies de plantas que cuando se eliminó solo una o dos; por ejemplo, si se modela una pérdida del 50% de especies de plantas para mayo y 30% para junio correspondiente a la eliminación de tres especies de plantas en ambos meses, ocurrirá una pérdida de aproximadamente el 50% de especies de colibríes en mayo y entre el 20 y 30% en junio (Fig. 6). Por ejemplo, al eliminar tres especies de plantas en junio se predice la pérdida de una especie de colibrí: *C.*

latirostris (Fig. 6). La pérdida de interacciones ante la eliminación dirigida de especies también es importante. Dos terceras partes de las interacciones, esto es el 66.66%, se pierden en mayo, mientras que en junio se pierde el 53.12% de las interacciones bajo un escenario de eliminación del 50 y 30% de especies vegetales, respectivamente. Por el contrario, la modelación de la pérdida de entre el 16 y 33% de especies de plantas en mayo y 10 y 20% en junio correspondiente a la eliminación de una y dos especies de plantas implica que se pierda el 20% o menos de especies de colibríes, es decir sin dos especies de plantas (*B. ternifolia* y *C. tenuiflora*) no se perdió ninguna especie de colibrí pero si 7 interacciones distintas (46% del total) en mayo, y se perdió una especie de colibrí (*C. latirostris*) y 12 interacciones distintas (37.5% del total) en junio, mientras que sin una especie de planta (*B. ternifolia*) no se perdió ninguna especie de colibrí en ninguno de los dos meses pero si 4 interacciones distintas (26%) en mayo y 7 (21.87% del total) en junio.

Cuadro 6. Valores de robustez posteriores a la simulación de eliminación de especies de plantas y colibríes para la red evaluada según cuatro escenarios de eliminación aplicados: secuencia aleatoria, secuencia de grado bajo (o eliminación de la menos a la más conectada), secuencia de grado alto (o eliminación de la más a la menos conectada) y dirigida (eliminando una, dos o tres especies).

Escenario de eliminación:	Robustez por extinción primaria de:	
	Plantas	Colibríes
Aleatoria	0.82	0.76
Por grado bajo (menos a más conectada)	0.67	0.60
Por grado alto (más a menos conectada)	0.62	0.54
Dirigida -1 sp	0.57	0.49
Dirigida -2 spp	0.60	0.49
Dirigida -3 spp	0.57	0.46



Escenarios de eliminación de especies:

a) aleatoria — b) grado bajo (menos conectadas) — c) grado alto (más conectadas) —

Figura 5. Curvas de extinción de una red colibrí-planta para un matorral xerófilo cercano a la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México. Los datos provienen de los meses de mayo y junio de los años 2012 a 2015. Se muestra arriba la tolerancia de los colibríes a la eliminación de plantas y abajo la tolerancia de las plantas a la eliminación de colibríes bajo tres escenarios o secuencias de eliminación: a) aleatoria, b) por grado bajo y c) grado alto.

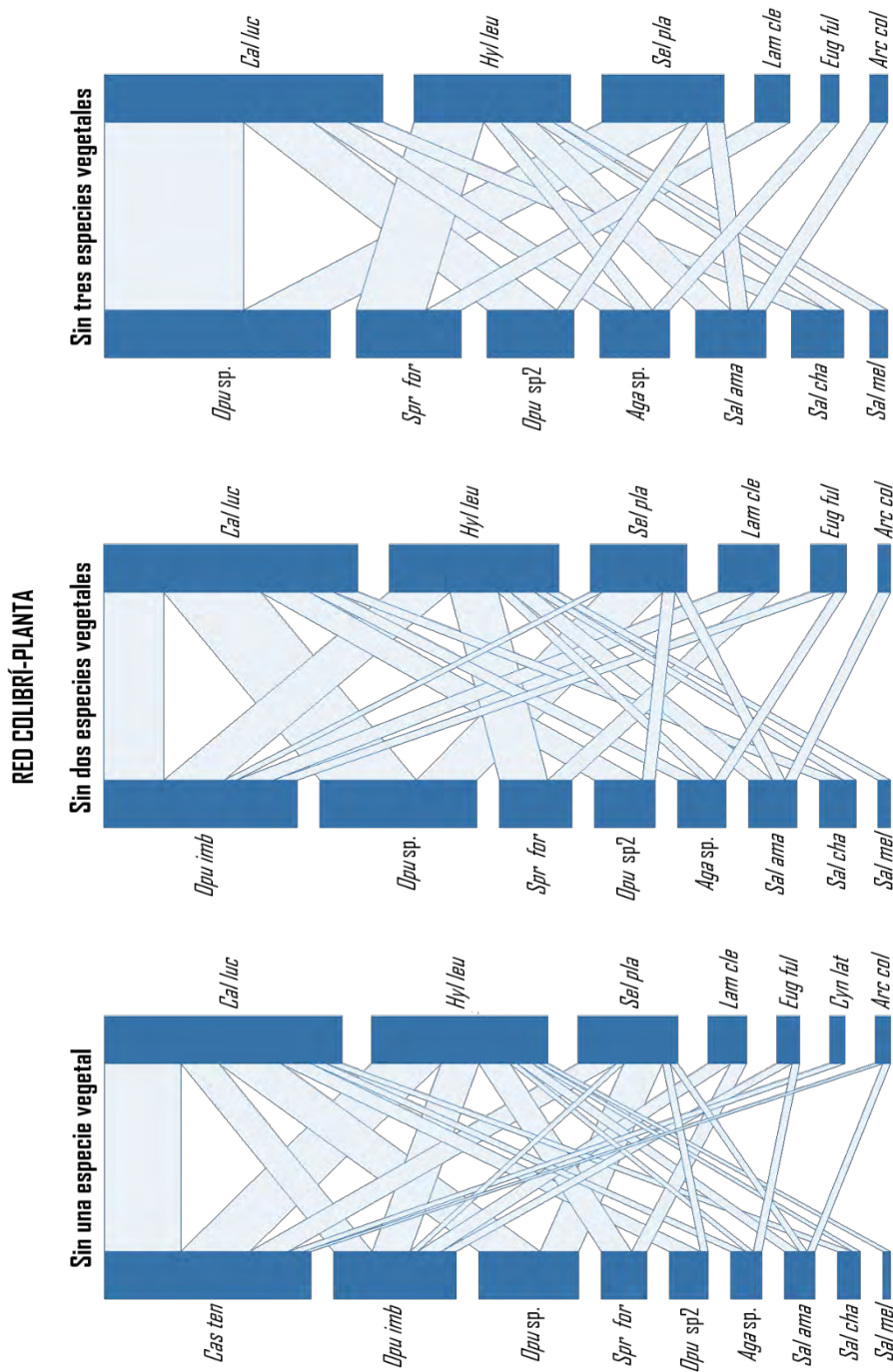


Figura 6. Redes de interacción colibrí-planta después de eliminar teóricamente especies de plantas a nivel paisaje. Los grafos toman como base las interacciones registradas en un matorral xerófilo cercano a la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México. Los datos provienen de los meses de mayo y junio de los años 2012 a 2015. Se muestra a la izquierda la red resultante de la eliminación de una especie vegetal, al centro la red después de eliminar dos y a la derecha la red después de eliminar tres. Todo lo demás igual que en la Figura 3.

DISCUSIÓN

Los resultados e implicaciones principales de este capítulo fueron: 1) la red estudiada de interacciones colibrí-planta tuvo una estructura anidada, no modular y una buena representatividad en términos de completitud de muestreo; 2) la eliminación simulada de especies de grado alto i.e., de las especies más conectadas (e.g., especies núcleo como *C. lucifer*) hará que la red se colapse rápidamente; 3) la extinción de especies de colibríes afecta más la robustez de la red que la extinción de plantas; y 4) al eliminar teóricamente las especies centrales de plantas (eliminación dirigida) los escenarios de robustez son menos favorables, tanto para colibríes como plantas.

En este estudio, la eliminación teórica de las especies más conectadas, tanto de colibríes como de plantas hizo menos robusta la red colibrí-planta. Este patrón se corrobora al observar los escenarios de extinción donde de entrada se eliminaron las tres especies de plantas con mayor grado (extinciones dirigidas) y los valores de robustez disminuyeron drásticamente tanto para colibríes como plantas. Esto tal vez se deba a que la desaparición de las especies más conectadas provoca la extinción de aquellas especies que dependen de las que fueron eliminadas, lo que conlleva a mayor inestabilidad y al posible colapso de la red. Este patrón aparentemente también se repite en otros sistemas. Por ejemplo, Ramírez (2013), en un bosque mesófilo, notó que cuando la especie de colibrí más conectada (*Eriocnemis mirabilis*) no estaba presente se perdió de la red una especie de planta (*Miconia micayana*) la cual no era visitada por otra especie de colibrí. En otro estudio, Castaño (2009) encontró en una red murciélago-planta, que al eliminar a la especie de murciélago más conectada (*Carollia brevicauda*) se pierden cuatro especies de plantas, que no fueron visitadas por ningún otro murciélago.

En cuanto a la inestabilidad y al posible colapso de la red. Esto puede ocurrir porque las especies más conectadas establecen el mayor número de interacciones en la red. Por ejemplo, Ramírez (2013) encontró que la eliminación de especies de colibríes con mayor número de interacciones, *Coeligena torquata* y *Eriocnemis mirabilis*, hizo que la red que estudió fuera menos robusta. De igual manera, Palacio (2014) y Ramos-Robles et al. (2018) encontraron en redes de interacciones ave frugívora-planta que la eliminación de especies de plantas con más interacciones hizo que las redes colapsaran más rápido.

Podría pensarse que el anidamiento por sí solo le da robustez al sistema y que la eliminación de las especies más conectadas no afectaría al mismo, sin embargo, la estabilidad proporcionada por el anidamiento se cumple bajo el supuesto de que las especies menos conectadas tendrán mayor probabilidad de desaparecer primero que las más conectadas (Burgos et al., 2007), esto porque los nodos medianamente o poco conectados son muchos mientras que los nodos centrales (i.e., los más conectados) son pocos, lo que hace que la probabilidad de que se extinga una (o pocas) especies de grado alto sea teóricamente menor a que se extingan muchas especies de grados intermedios y bajos. Es decir, para “derribar o destruir” un sistema anidado habría que eliminar a los nodos supergeneralistas (hiperconectados). Si bien es cierto que las especies clave (i.e., las que suelen estar más conectadas) pueden ser “sustituidas” por otras especies del sistema y así mantener el equilibrio del mismo, la eliminación constante de este tipo de especies modifica la estructura de la red y la fragmenta en subredes desconectadas entre sí (Montoya et al., 2001). A pesar

de que la red no incluye todas las especies que podrían estar interactuando, la eliminación de las especies más conectadas modifica la robustez del sistema sin importar el número de interactuantes.

La red de interacciones colibrí-planta para el sitio de matorral xerófilo aquí analizada, presenta una estructura anidada y una robustez relativamente alta (0.82 y 0.76, cuando son eliminadas especies de plantas y colibríes, respectivamente) siempre que las especies sean eliminadas al azar; sin embargo, la robustez del sistema decrece cuando las especies más conectadas, sean colibríes o plantas, son eliminadas dejando al sistema más vulnerable a la eliminación secundaria de especies. Esto lo podemos observar en los escenarios de extinción dirigida eliminando previamente las tres especies de plantas centrales de la red: cuando se hace esta eliminación dirigida la robustez es considerablemente menor al escenario de extinción de grado alto (de las más a las menos conectadas), lo cual sugiere efectos sinérgicos de la extinción de especies clave en la comunidad biótica. En este sentido, el efecto no es solamente probabilístico (por ser nodos con muchos enlaces), sino ecológico, pues estas especies, ya sea por su amplia distribución o abundancia en el sitio de estudio, o por sus características biológicas como un recurso trófico muy atractivo para los colibríes, al eliminarse del sistema generan potenciales extinciones colaterales en la red, lo cual Thompson (Guimaraes et al., 2011) ha definido como vórtices o cascadas de extinción.

La robustez de la red de interacciones invita a proteger a estas especies más conectadas y que a su vez podrían tener efectos sinérgicos en las cascadas de extinción, tal es el caso del colibrí *C. lucifer* y la planta *B. ternifolia*. En ese sentido, información de la historia natural de cada especie clave puede ser relevante para planear la conservación del sistema entero. Por ejemplo, *C. lucifer* es un colibrí migratorio que está presente en el sitio de estudio de abril a noviembre, siendo el colibrí más abundante en los meses de mayo a junio, mientras que *B. ternifolia* (Cav. Schltld) es una herbácea perenne con una época de floración entre marzo y noviembre, siendo en el periodo de mayo a junio, la planta ornitofílica más abundante (Ortiz-Pulido et al., datos no publicados).

Contrario a lo que podría pensarse, la alta abundancia de las especies más conectadas (i.e., *C. lucifer* y *B. ternifolia*) podría no ser un factor decisivo en el establecimiento de interacciones colibrí-planta (Maruyama et al., 2014; Vizentin-Bugoni et al., 2014) como lo es la morfología y la superposición fenológica de las especies (Vizentin-Bugoni et al., 2014). Estos dos últimos factores podrían ser determinantes para predecir las interacciones y la estructura de la red aquí analizada y por ende la robustez de la misma. A pesar de ser las especies más abundantes su prevalencia en la red implica la permanencia del resto de las especies interactuantes y del funcionamiento del sistema.

Por otra parte, en este estudio se encontró que la eliminación de especies de colibríes afecta más a la robustez de la red que la eliminación de las plantas. Esto podría ser debido a que para las plantas es más difícil encontrar un reemplazo de polinizador que para los colibríes encontrar recursos florales (Ramírez, 2013). Se ha visto que la pérdida de polinizadores (e.g. especies de murciélagos) hace que las redes de interacciones sean menos estables que cuando ocurre la pérdida de especies vegetales (Castaño, 2009). La extinción primaria de polinizadores o visitantes florales (en este caso de colibríes) podría relacionarse con la generalización trófica de los colibríes, es decir, los colibríes pueden ser más

generalistas que las plantas, lo que les permite usar otros recursos cuando las plantas de las que se alimentan frecuentemente no están disponibles, mientras que las plantas al ser más especializadas (i.e. tener corolas largas y tubulares) y no poder moverse, ven limitados sus visitantes a un grupo determinado de especies (Ramírez, 2013). Una extinción de especies de colibríes podría determinar una baja disponibilidad de los mismos, y a la larga aumentar la competencia entre las flores por las visitas de los colibríes, reduciendo el éxito de la polinización (Hadley et al., 2017).

Ahora bien, los colibríes no son un grupo coherente en cuanto a su comportamiento, pues existen diferencias entre especies, y eso seguramente determina el efecto que tiene la extinción de una u otra especie en cada red. Los colibríes son polinizadores importantes debido a su capacidad de movilidad a larga distancia en condiciones desfavorables (Bawa, 1990) por lo que su desaparición limitaría la transferencia de polen de las especies que visitan. Esta limitación estaría relacionada con la identidad de las especies ausentes en el sistema. Por ejemplo, especies de colibríes con comportamiento de alimentación tipo ruteros (i.e., especies que recorren rutas de forrajeo para alimentarse) tienen más probabilidades de desplazar el polen a largas distancias e incrementar las tasas de cruzamiento entre las plantas que especies de colibríes territoriales (Ohashi y Thomson, 2009) que forrajean comúnmente en áreas definidas y más pequeñas que los ruteros. La pérdida de colibríes territoriales tal vez aumentará la dependencia de las plantas por los insectos polinizadores (Dalsgaard et al., 2008).

Por último, la red estudiada muestra una buena representatividad de las interacciones en cuanto al esfuerzo de muestreo (porcentajes altos de completitud en la curva de acumulación de interacciones, esto es 87.4%). Para los periodos bimestrales de los cuatro años de muestreo considerados en este estudio, la riqueza de especies de colibríes, plantas e interacciones asociadas al sitio de muestreo fue promedio (7, 10 y 32 especies e interacciones, respectivamente) comparada con otros estudios en este tipo de ambientes (Mauricio-López, 2005; Díaz-Valenzuela, 2008; Martínez-García y Ortiz-Pulido, 2014). Esta riqueza de especies y de interacciones influye en la estructura anidada de la red estudiada en el matorral xerófilo de los alrededores de Pachuca, dando por resultado un anidamiento significativo que no está dado por un tamaño pequeño de la red (ya que por lo menos hay siete especies en el nivel trófico con menos especies).

En conclusión, en este capítulo se analizó la robustez de una red de interacciones colibrí-planta ante la eliminación de especies siguiendo tres escenarios de eliminación (aleatoria, grado bajo y grado alto). Se encontró evidencia que indica que la red es más frágil cuando son eliminadas especies de colibríes, especialmente las especies de colibríes más conectadas; y que esta baja robustez de la red ante la eliminación de colibríes es aún más pronunciada cuando además se eliminan sus principales plantas de alimentación. En el futuro sería conveniente evaluar experimentalmente la eliminación de especies, tanto de colibríes como de plantas, así como el efecto de esta en la estructura y robustez de la red.

CONCLUSIONES

En este capítulo analizamos la estructura y robustez de una red de interacciones colibrí-planta ante la eliminación de especies de colibríes y plantas. La red de interacciones colibrí-planta para un sitio de matorral xerófilo cercano a la ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo tuvo una estructura anidada (asimétrica) y no modular, conformada por 10 especies de plantas, siete especies de colibríes y 32 interacciones distintas. Los resultados indican que la robustez de la red dependió del patrón de extinción de especies aplicado (al azar, por grado bajo o por grado alto) y el nivel trófico eliminado (colibríes o plantas). La red de interacciones fue menos robusta cuando se eliminaron especies de colibríes que cuando se eliminaron especies de plantas. Bajo el patrón de extinción de especies de grado alto (i.e., de la más a la menos conectada) la red fue menos robusta. La eliminación dirigida de especies más conectadas resultó en un patrón similar de robustez a la eliminación de grado alto (i.e., eliminando especies de la más a la menos conectada). En trabajos futuros sería conveniente evaluar experimentalmente la eliminación de especies y su efecto en la estructura y robustez de la red.

LITERATURA CITADA

- Almeida-Neto, M., P. Guimaraes, P. R. Guimaraes, R. D. Loyola y W. Ulrich. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117: 1227-1239
- Almeida-Neto, M. y W. Ulrich. 2010. A straightforward computational approach for quantifying nestedness using abundance data. *Environmental Modelling and Software*, 26(2): 173-178
- Arregui, A. L. 2004. ¿A qué nivel de la escala espacial seleccionan los colibríes su área de forrajeo? Tesis de maestría, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca. 27 p.
- Bascompte, J., P. Jordano, C. J. Melián y J. M. Olesen. 2003. The nested assembly of planta animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100: 9383-9387
- Bascompte, J. y P. Jordano. 2008. Redes mutualistas de especies. *Investigación y ciencia*, 384: 50-59
- Bascompte, J. y P. Jordano. 2014. Mutualistic networks. *Monographs in population biology*. Princeton University Press. 224 p.
- Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain-forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 399-422
- Borgatti, S. P., M. G. Everett y L. C. Freeman. 2002. *Ucinet for Windows: Software for Social Network Analysis*. Harvard, MA: Analytic Technologies. Disponible en: <http://www.analytictech.com/>
- Burgos, E., H. Ceva, R. P. J. Perazzo, M. Devoto, D. Medan, M. Zimmermann y A. M. Delbue. 2007. Why nestedness in mutualistic networks? *Journal of Theoretical Biology*, 249: 307-313
- Castaño, S. J. H. 2009. Murciélagos frugívoros y plantas quiropterocoras: descubriendo la estructura de sus interacciones mutualistas en una selva semi-caducifolia. Trabajo especial de grado, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 52 p.
- Chacoff, N. P. y C. L. Morales. 2007. Impacto de las alteraciones antrópicas sobre la polinización y la interacción planta-polinizador. *Ecología Austral*, 17: 3-5
- Chacoff, N. P., D. P. Vázquez, S. B. Lomáscolo, E. L. Stevani, J. Dorado y B. Padrón. 2012. Evaluating sampling completeness in a desert plant-pollinator network. *Journal of Animal Ecology*, 81: 190-200
- Chalcoff, V. R., C. L. Morales, M. A. Aizen, Y. Sasal, A. E. Rovere, M. Sabatino, C. Quintero y M. Tadey. 2014. Capítulo 5 Interacciones planta-animal, la polinización. En: E. Raffaele, M. de Torres Curth, C. L. Morales y T. Kitzberger (eds.). *Ecología e historia natural de la Patagonia Andina: un cuarto de siglo de investigación en biogeografía, ecología y conservación*. Primera edición. Editorial Fundación de Historia Natural Félix de Azara. 113-132 p.
- Colwell, R. K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>.
- Dalsgaard, B., A. M. G. Martín, J. M. Olesen, A. Timmermann, L. H. Anderson y J. Ollerton. 2008. Pollination networks and functional specialization: a test using lesser Antillean plant-hummingbird assemblages. *Oikos*, 000:000-000
- Díaz-Valenzuela, R. 2008. Análisis descriptivo del sistema colibrí-planta en tres niveles de las escalas espacial, temporal y en la jerarquía ecológica en un paisaje mexicano.

- Memoria para la obtención del diploma de estudios avanzados. Centro Iberoamericano de la Biodiversidad, Alicante, España. 60 p.
- Díaz-Valenzuela, R. y R. Ortiz-Pulido. 2011. Effects of a snowstorm event on the interactions between plants and hummingbirds: fast recovery of spatio-temporal patterns. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82: 1243-1248
- Dormann, C. F., B. Gruber y R. Group. 2009. Package “Bipartite”: visualizing bipartite networks and calculating some ecological indices. R Statistical Software. Disponible en: <http://cran.r-project.org/bin/windows/base/old/2.15.2/>
- Guimaraes, P. R. y P. Guimaraes. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software*. 21: 1512-1513. Disponible en: <http://www.guimaraes.bio.br/soft.html>
- Guimaraes, P. R. Jr, P. Jordano, J. N. Thompson. 2011. Evolution and coevolution in mutualistic networks. *Ecology letters*, 14: 877-885
- Hadley, A. S., S. J. K. Frey, W. D. Robinson y M. G. Betts. 2017. Forest fragmentation and loss reduce richness, availability and specialization in tropical hummingbird communities. *Biotropica*, 0(0): 1-10
- Howell, S. N. G. 2002. Hummingbirds of North America. The Photographic Guide. Princeton University Press. Princeton, N. J., EUA. 232 p.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 1998. Cartografía del Estado de Hidalgo, México.
- Jordano, P., D. Vázquez y J. Bascompte. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En: R. Medel, M. Aizen y R. Zamora (eds.). *Ecología y evolución de interacciones planta animal*. Primera edición. Editorial Universitaria, S.A. Santiago de Chile. 17-41 p.
- Klein, A. M., B. E. Vaissiere, J. H. Cane, I. Stefan-Dewenter, S. A. Cunningham, C. Kremen y T. Tscharntke. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274: 303-313
- Lara-Rodríguez, N. Z., R. Díaz-Valenzuela, V. Martínez-García, E. Mauricio-López, S. Anaíd-Díaz, O. I. Valle, A. D. Fisher-de León, C. Lara y R. Ortiz-Pulido. 2012. Redes de interacción colibrí-planta del centro-este de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83: 569-577
- Márquez-Luna, U. 2014. Efecto de la abundancia floral y la calidad del néctar en la conducta y tamaño de territorio en dos especies de colibríes. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca. 74 p.
- Marquitti, F. M. D., P. R. Guimaraes Jr., M. M. Pires y L. F. Bittencourt. 2012. Modular: Software for the autonomous computation of modularity in large network sets. Versión Alfa 0.1 Disponible en: <http://sourceforge.net/projects/programmodular>
- Martínez-García, V. 2006. Interacciones colibrí-planta en tres tipos de vegetación de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca. 58 p.
- Martínez-García, V. y R. Ortiz-Pulido. 2014. Redes mutualistas colibrí-planta: comparación en dos escalas espaciales. *Ornitología neotropical*, 25: 273-289
- Maruyama, P. K., J. Vizentin-Bugoni, G. M. Oliveira, P. E. Oliveira y B. Dalsgaard. 2014. Morphological and spatio-temporal mismatches shape a neotropical savanna plant-hummingbird network. *Biotropica*, 46(6): 740-747

- Mauricio-López, E. 2005. Interacción colibrí-planta: Variación espacial en un matorral xerófilo de Hidalgo, México. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca. 59 p.
- Memmott, J., N. M. Waser y M. V. Price. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *The Royal Society*, 271: 2605-2611
- Montoya, J.M., R. V. Solé y M.Á. Rodríguez. 2001. La arquitectura de la naturaleza: complejidad y fragilidad en redes ecológicas. *Ecosistemas*, 10: 1-14
- Moreno, E. C. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA. Cooperación Iberoamericana, CYTED, UNESCO, ORCYT, Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España. 84 p.
- Ohashi, K y J. D. Thomson. 2009. Trapline foraging by pollinators: Its ontogeny, economics and possible consequences for plants. *Annals of Botany*, 103: 1365-1378
- Ollerton, J., R. Winfree y S. Tarrant. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120: 321-326
- Ortiz-Pulido, R., V. Martínez-García y J. Bravo-Cadena. 2005. Colibríes, Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo y Dirección de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán. Pachuca, Hidalgo, México. 16 p.
- Ortiz-Pulido, R., E. Mauricio-López, V. Martínez-García y J. Bravo-Cadena. 2008. ¿Sabes quién vive en el Parque Nacional El Chico? Colibríes. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Secretaría de Educación Pública Hidalgo y Dirección del Parque Nacional El Chico. Pachuca, Hidalgo, México. 20 p.
- Ortiz-Pulido, R. y G. Vargas-Licon. 2008. Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores con escalamiento espacio-temporal. *Ornitología neotropical*, 19: 473-483
- Ortiz-Pulido, R., S. A. Díaz, O. I. Valle-Díaz y A. D. Fisher. 2012. Hummingbirds and the plants they visit in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Mexico. *Revista Mexicana de biodiversidad*, 83: 152-163
- Ortiz-Pulido et al., datos no publicados.
- Palacio, R. D. A. 2014. Estructura de la red de interacciones mutualistas entre plantas y aves frugívoras en el bosque nublado de San Antonio –Km 18, Valle del Cauca. Trabajo de grado. Universidad Icesi, Facultad de Ciencias Naturales, Departamento de Ciencias Biológicas. Santiago de Cali. 41 p.
- Ramírez, M. B. B. 2013. Redes de interacción mutualista colibrí-flor en el Parque Nacional Natural Munchique: ¿La pérdida de un colibrí endémico y en peligro crítico de extinción, acarrea el colapso del sistema? Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 96 p.
- Ramos-Robles, M., E. Andresen y C. Díaz-Castelazo. 2018. Modularity and robustness of a plant-frugivore interaction network in a disturbed tropical forest. *Ecoscience*, 25(2): 1-14
- Santamaría, S. y M. Méndez. 2013. Cómo conservar las interacciones entre polinizadores y plantas en ecosistemas de alta montaña con ayuda de la teoría de redes complejas. En: Organismo autónomo de Parques Nacionales (eds.). *Proyectos de investigación en parques nacionales: convocatoria 2009-2012*. 111-122 p.
- Stiles, F. G. 1976. Taste preferences, color preferences and flower choice in hummingbirds. *The Condor*, 78: 10-26
- Thompson, J. N. 2006. Mutualistic webs of species. *Science*, 312: 372-373

- UAEH-COEDE (Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo y Consejo Estatal de Ecología). 2004. Ordenamiento ecológico territorial de Pachuca-Tizayuca. UAEH-COEDE, Gobierno del Estado de Hidalgo, Pachuca, Hidalgo, México.
- Vargas-Licona, G. 2010. Escalamiento espacial de la relación colibrí-planta en un paisaje del centro de México. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca. 59 p.
- Vizentin-Bugoni, J., P. K. Maruyama y M. Sazima. 2014. Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird-plant network. *Proceedings of the Royal Society, B Biological Sciences*, 281: 20132397
- Williamson, S. L. 2001. *A Field Guide to Hummingbird of North America* (Peterson Field Guide Series). New York, Houghton Mifflin Company, Boston, M.A.

CAPÍTULO III

Efecto de la simulación de extinción de especies en una red de interacciones visitante floral-planta en un bosque de oyamel

INTRODUCCIÓN

La polinización biótica constituye un claro ejemplo de mutualismo; en ella las especies vegetales producen semillas y los animales son recompensados, en la mayoría de los casos, con la obtención de néctar, polen u otro tipo de recursos (Bascompte y Jordano, 2008; Chalcoff et al., 2014). Se ha estimado que el 87.5% de las angiospermas dependen de los animales para su polinización (Ollerton et al., 2011), muchos de los cuales mantienen con las plantas relaciones evolutivas muy especializadas (Bascompte y Jordano, 2008). La proporción de especies polinizadas por animales varía entre un 78% en comunidades templadas y un 94% en comunidades tropicales (Gordón et al., 2002). Los insectos, por ejemplo (principalmente himenópteros, dípteros, lepidópteros y coleópteros), juegan un papel vital en la reproducción de las plantas (especialmente en latitudes templadas; Gordón et al., 2002), al igual que algunas aves como los colibríes (Trochilidae). Los insectos pueden polinizar más del 80% de las angiospermas de una comunidad vegetal (Chalcoff et al., 2014), mientras que los colibríes en América pueden polinizar cerca del 15% (Buzato et al., 2000). Así, las interacciones polinizador-planta son imprescindibles para el funcionamiento de los ecosistemas terrestres (Bascompte y Jordano, 2008). Por lo mismo, la pérdida de especies en estos sistemas puede afectar su funcionamiento.

La pérdida de especies y de interacciones polinizador-planta puede ocurrir como consecuencia de actividades humanas tales como la fragmentación y modificación del hábitat, el cambio climático, la sobreexplotación de recursos y la introducción de especies invasoras (Chacoff y Morales, 2007). El efecto de la pérdida de especies sobre un sistema ecológico dependerá de cuántas, cuáles y de la función ecológica de las especies eliminadas. Por ejemplo, la pérdida de una especie muy conectada (i.e., una especie clave) puede provocar una cascada de extinción de especies y la fragmentación en subredes desconectadas entre sí (Olesen et al., 2006; Bascompte y Jordano, 2008), mientras que la eliminación de especies menos conectadas causará una disminución gradual de la riqueza de interactuantes (Montoya et al., 2001; Memmott et al., 2004). A su vez, se ha encontrado que la pérdida de polinizadores hará más frágil la red que la eliminación de plantas, ya que para las plantas es más difícil encontrar un reemplazo de polinizador que para los polinizadores explotar otros recursos florales (Ramírez, 2013). En este sentido, aún no se ha estudiado el efecto de la eliminación de ciertos grupos de polinizadores (en este caso visitantes florales) sobre otros en la estructura y tolerancia a la pérdida de especies de las redes polinizador-planta.

La tolerancia de una red mutualista a la pérdida de especies (robustez; Memmott et al., 2004), implica perder polinizadores o plantas sin que las plantas dejen de ser polinizadas y los polinizadores dejen de obtener recursos florales, respectivamente (Santamaría y Méndez, 2013). Una red es robusta cuando al perder cierta proporción de especies (i.e., polinizadores o plantas) su estructura y composición no experimenta cambios importantes. La robustez puede ser medida y su entendimiento es importante para la planeación de acciones de conservación.

En los estudios publicados hasta la fecha en América se ha considerado que las plantas ornitofílicas son visitadas mayormente por colibríes, pero el efecto de los insectos no se ha probado. Se sabe muy poco sobre el papel que tienen los insectos en las redes mutualistas de

polinización basadas en plantas ornitofílicas, ni mucho menos se conoce sobre el efecto que tendrían su extinción comparado con la extinción de los colibríes.

En el Parque Nacional El Chico (PNEC), Hidalgo, México se han registrado 15 especies de plantas con síndrome ornitofílico que son visitadas por nueve especies de colibríes y cinco especies de insectos (Díaz-Valenzuela, 2008; Ortiz-Pulido et al., 2008; Medrano, 2011). Sin embargo, hasta la fecha esta información no se ha conjuntado para elaborar la red mutualista conformada por estos tres grupos de especies, ni se ha evaluado el efecto que la extinción de especies de uno u otro grupo podría tener sobre la red en general. En esta área no se ha reportado información sobre la red de interacción visitante floral-planta. A la fecha solo se ha publicado la red mutualista colibrí-planta para un sitio localizado en los alrededores (Lara-Rodríguez et al., 2012).

El objetivo de este capítulo es determinar teóricamente, usando la aproximación de redes mutualistas, la robustez de la red de interacciones visitante floral-planta del PNEC después de la eliminación por separado de especies de plantas, colibríes e insectos. Para esto se simuló tres escenarios de eliminación: al azar, eliminación de la especie menos a la más conectada y viceversa. De esta forma se obtuvieron los valores de robustez y las curvas de extinción de la red visitante floral-planta para cada simulación. Predecimos que la robustez de la red dependerá del escenario de eliminación aplicado a cada nivel trófico (i.e., plantas o colibríes e insectos).

OBJETIVO

Objetivo general

Analizar como varía la robustez de una red de interacciones visitante floral-planta al eliminar tres grupos de especies: plantas, colibríes e insectos.

Objetivos particulares

Definir la red de interacciones visitante floral-planta en un bosque oyamel del Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México.

Describir y analizar la estructura y robustez de dicha red obteniendo sus valores de anidamiento y modularidad bajo tres patrones de extinción de especies: al azar, por grado de importancia y dirigida eliminando plantas, colibríes o insectos.

MÉTODO

Sitio de estudio

El trabajo se realizó en el PNEC, ubicado al sur del estado de Hidalgo, México (20°10'05"-20°13'25" N y 98°41'47"-98°45'31" O; 2,320-3,090 msnm). Este sitio presenta un clima templado subhúmedo con lluvias de verano, con un rango de temperatura media anual de 10-14°C y una precipitación media que varía entre de 800 y 1,567 mm (CONANP, 2005). La vegetación dominante es el bosque de *Abies* (62.9% de la superficie), aunque pueden presentarse diferentes asociaciones de *Abies* y *Quercus*. Las principales especies arbóreas son *Abies religiosa*, *Pinus patula*, *P. montezumae*, *P. teocote*, *P. hartwegii*, *Alnus jorullensis*, *Juniperus monticola*, *Quercus laurina*, *Arbutus xalapensis* y *Buddleia cordata* (Márquez-Luna, 2014). Este trabajo se realizó exclusivamente en el bosque de *Abies* donde se han reportado las especies de colibríes, insectos y plantas interactuantes indicadas previamente (Ortiz-Pulido et al., 2008; Díaz-Valenzuela, 2008; Medrano, 2011). Las áreas para observar las interacciones colibrí-planta (20°11'28" N y 98°43'25" O; 3,018 msnm) e insecto-planta (20°10'58" N y 98°43'14" O; 2,400-2,900 msnm) se localizaron junto a la caseta de vigilancia, en la carretera federal 105 Real del Monte-Mineral del Chico. Ambas áreas presentaban bosque de oyamel conservado.

Trabajo de campo

El muestreo dentro del PNEC comprendió dos acercamientos, uno para determinar las interacciones establecidas entre colibríes y plantas, y otro para las interacciones entre insectos y plantas. Para determinar las interacciones colibrí-planta, se delimitó en el sitio de estudio un cuadrante de 350 x 350 m (i.e., 12.25 ha), dividido en 49 cuadros de 50 x 50 m (Fig. 1; siguiendo a Díaz-Valenzuela, 2008). Dentro de cada uno de los 49 cuadros se ubicó un punto de conteo de 25 m de radio y cuatro áreas de 9 x 9 m (i.e., 320 m²). Cada cuadro fue visitado mensualmente durante dos días a lo largo de un año (marzo 2007-febrero 2008). Cada visita mensual consistió en observaciones de 10 minutos por punto de conteo, donde se determinó la especie de colibrí observada, tipo de registro (visual o auditivo), actividad desarrollada por cada especie, número de registros por especie y especies de plantas visitadas. Las observaciones se realizaron entre 7:00 y 12:00 horas del día. Se utilizaron binoculares (8 x 42 mm) y guías de campo para determinar las especies de colibríes (Williamson, 2001; Howell, 2002; Ortiz-Pulido et al., 2005; Ortiz-Pulido et al., 2008). De igual forma, se contabilizaron mensualmente las especies de plantas que presentaron síndrome ornitofílico (i.e., plantas que establecen interacciones de mutualismo con aves, cuyas flores se caracterizan por tener corolas tubulares de colores llamativos como rojo, naranja y amarillo, comúnmente sin aroma y con abundante néctar). Diez de estas especies fueron registradas de marzo de 2007 a febrero de 2008 (Díaz-Valenzuela y Ortiz-Pulido, datos no publicados). El conteo de flores por especie vegetal se realizó dentro de las áreas de 9 x 9 m en cada cuadro. Sólo se contaron aquellas flores que se encontraron abiertas, frescas y/o maduras, es decir flores que al mover la planta y/o la inflorescencia vigorosamente se mantenían en ella (Díaz-Valenzuela, 2008; Díaz-Valenzuela y Ortiz-Pulido, 2011).

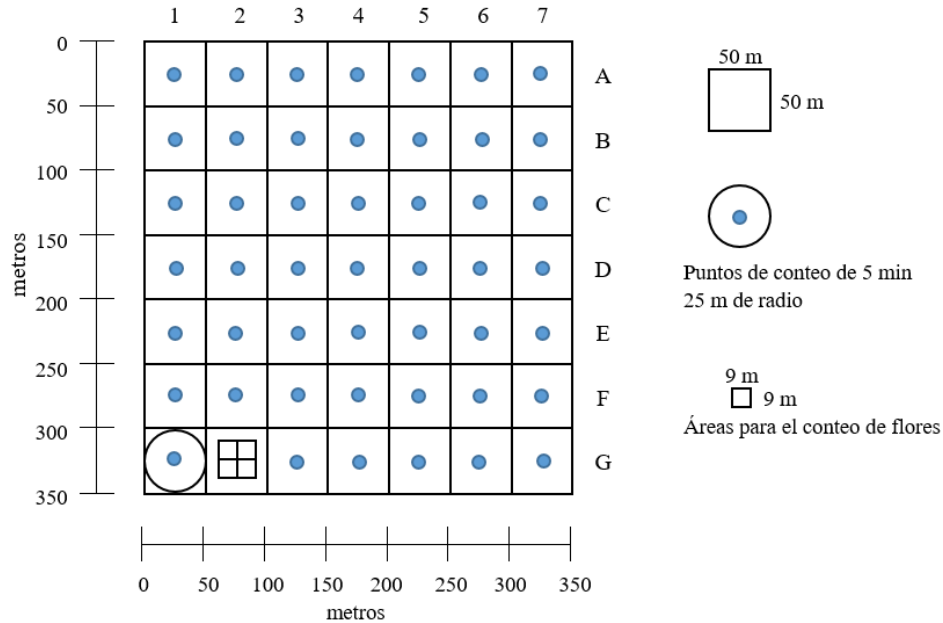


Figura 1. Diseño del muestreo de campo para registrar interacciones colibrí-planta llevado a cabo en un sitio de bosque de oyamel dentro del Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México (tomado y modificado de Díaz-Valenzuela, 2008). Se muestra un cuadrante de 350 x 350 m, dividido en 49 cuadros de 50 x 50 m cada uno. En el centro de cada cuadro se ubicó un punto de conteo de 25 m de radio que fue visitado mensualmente durante 10 minutos para determinar la riqueza y abundancia de colibríes. Para contabilizar el número de flores por especie vegetal se delimitaron cuatro áreas de 9 x 9 m en cada cuadro (ejemplificado en la parte inferior izquierda del cuadrante). Los números y letras al margen del cuadrante sirvieron para ubicar cada cuadro en un eje de coordenadas en campo.

Para determinar las interacciones insecto-planta, se ubicó en el sitio de estudio un cuadrante de 400 x 400 m (i.e., 16 ha; Fig. 2). Este cuadrante fue visitado mensualmente durante cuatro días a lo largo de un año (febrero 2009-febrero 2010). Cada mes se determinaron visualmente las especies de plantas ornitofílicas más abundantes en número de flores (i.e., aquellas especies que presentarían mayor número de flores en el área de 16 ha.; Medrano, 2011). Para cada una de estas especies se seleccionó un parche de vegetación que presentó flores maduras. Cada parche fue observado durante una hora. Durante la primera media hora fueron registradas las especies de insectos que visitaron las flores, el número de veces que lo hicieron, en que parte de la flor se posaron, sus características morfológicas para su posterior identificación (i.e., color, tamaño y características distintivas), así como la hora y fecha. Durante la segunda media hora fueron colectados los insectos visitantes con una red aérea y sacrificados en una cámara letal. Además, se colectaron muestras de polen provenientes de cada especie de planta ornitofílica visitada y del cuerpo de los insectos colectados. Estas muestras se procesaron en el Laboratorio de Ecología de Poblaciones del Área Académica de Biología de la UAEH. La determinación de las especies de insectos la realizó el Dr. Carlos Vergara de la Universidad de las Américas Puebla. Mientras que la determinación del polen se realizó con ayuda de la colección de polen del Laboratorio de Ecología de Poblaciones, CIB-UAEH (Medrano, 2011).

Las especies de plantas ornitofílicas que visitaron tanto colibríes como insectos se determinaron con ayuda de un catálogo fotográfico para la zona (Arregui, 2004). Las interacciones entre ambos niveles tróficos (animales y plantas) fueron consideradas como interacciones legítimas siempre que el colibrí introdujo su pico dentro de la corola de una flor (Arregui, 2004; Díaz-Valenzuela, 2008) o el insecto se posó sobre la flor y su aparato bucal entró en contacto con el pistilo o anteras de la flor (Medrano, 2011). En el caso de ambas interacciones legítimas (colibrí-planta e insecto-planta) podría tratarse de polinizadores potenciales (Chacoff et al., 2012) y no solo visitantes florales.

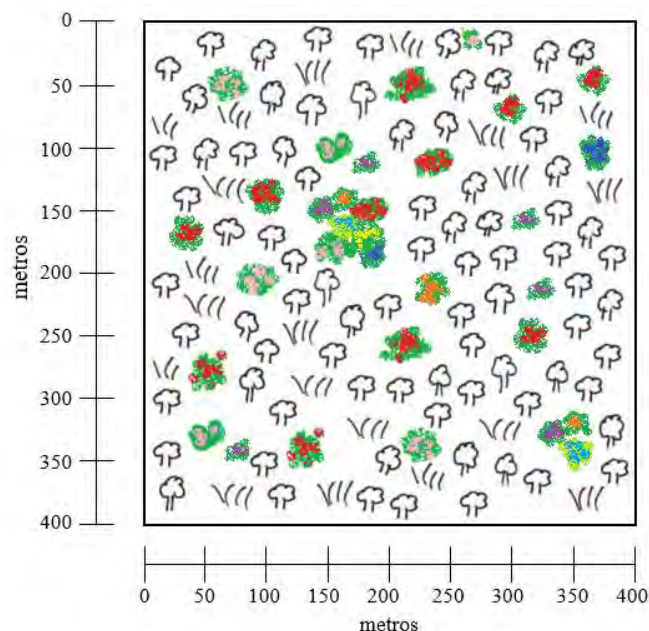


Figura 2. Diseño del muestreo de campo para registrar interacciones insecto-planta llevado a cabo en un sitio de bosque de oyamel dentro del Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México (tomado y modificado de Díaz-Valenzuela, 2008). Se muestra un cuadrante de 400 x 400 m, en el cual se identificaron parches en floración (plantas en color) de las especies de plantas ornitofílicas más abundantes. Cada parche fue visitado mensualmente durante una hora para registrar las interacciones insecto-planta.

Análisis de datos

Con los datos recabados se construyó una matriz cualitativa de interacciones P x A (plantas ornitofílicas x animales visitantes florales), con las filas representando especies de plantas y las columnas representando especies de colibríes o insectos. La intersección entre filas y columnas representó una interacción; valores de 0 ($a_{ij} = 0$) indican que no hubo interacción, mientras que valores 1 ($a_{ij} = 1$) indican una interacción entre dos especies. La matriz de interacciones visitante floral-planta obtenida para el PNEC se representó gráficamente en una red bipartita, con el programa R, versión 3.2.3, paquete Bipartite (Dormann et al., 2009).

Para describir la estructura de la red se calcularon parámetros estructurales, el anidamiento y la modularidad. El anidamiento se calculó usando el índice NODF con el programa Aninhado, versión 3.03 (Guimaraes y Guimaraes, 2006) y la modularidad se

calculó con el programa Modular, versión 0.1 (Marquitti et al., 2012). Además, se determinó, mediante análisis categórico núcleo/periferia, la importancia de cada una de las especies dentro de la red. Este análisis se realizó con el programa UCINET 6 (Borgatti et al., 2002).

Para determinar el efecto de la extinción en la robustez de la red se realizaron simulaciones de extinción de especies bajo tres escenarios o secuencias posibles: 1) eliminación de especies aleatoria o al azar, 2) eliminación de especies iniciando por las menos conectadas o grado bajo, y 3) iniciando por las especies más conectadas o grado alto. Esto se hizo para plantas y visitantes florales. Para cada escenario se graficaron las pendientes o curvas de extinción, las cuales muestran en el eje Y el número de especies que sobreviven de uno de los niveles tróficos (visitantes florales o plantas) cuando se elimina un porcentaje de especies de la contraparte en el eje X (visitantes florales o plantas). El valor de robustez corresponde al área bajo dicha curva de extinción, con valores que oscilan entre 0 cuando la red decrece rápidamente ante la pérdida de especies, y 1 cuando la red decrece lentamente con la eliminación de especies (Burgos et al., 2007). Este valor de robustez se calculó con el programa R, versión 3.2.3, paquete Bipartite (Dormann et al., 2009).

Para más detalle de los análisis, ver Métodos del Capítulo II.

RESULTADOS

Especies interactuantes

Visitando a las flores de las plantas se registraron cuatro especies de colibríes (*Hylocharis leucotis*, *Eugenes fulgens*, *Colibri thalassinus* y *Selasphorus platycercus*), y cinco especies de insectos (*Bombus ephippiatus*, *B. huntii*, *B. wesi*, *Lassioglossum* sp. y *Allograpta* sp.; Cuadro 1). Las especies con más registros fueron, para colibríes *H. leucotis* (666 registros, 67.75% del total) y para insectos *B. ephippiatus* (82 registros, 8.34% del total). Las especies con menos registros fueron, para colibríes *S. platycercus* (3 registros, 0.30% del total) y para insectos *B. wesi* (34 registros, 3.45% del total).

Cuadro 1. Especies de visitantes florales que fueron observados visitando flores en un bosque de oyamel en dos sitios de muestreo, en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México, de marzo 2007 a febrero 2008 para colibríes y de febrero 2009 a febrero 2010 para insectos. Se indica el número de registros (suma de visuales, auditivos y de visitas a flores) por año por especie llevados a cabo.

	ESPECIE	ACRÓNIMO	REGISTROS POR AÑO	TOTAL
Colibríes	Familia Troquillidae			
	<i>Hylocharis leucotis</i>	Hyl leu	666	
	<i>Eugenes fulgens</i>	Eug ful	6	
	<i>Colibri thalassinus</i>	Col tha	7	
	<i>Selasphorus platycercus</i>	Sel pla	3	682
Insectos	Familia Apidae			
	<i>Bombus ephippiatus</i>	Bom eph	82	
	<i>Bombus huntii</i>	Bom hun	43	
	<i>Bombus wesi</i>	Bom wes	34	
	Familia Halictidae			
	<i>Lassioglossum</i> sp.	Las sp.	65	
Familia Syrphidae				
<i>Allograpta</i> sp.	All sp.	77	301	
Total de registros				983

Se registraron 15 especies de plantas siendo visitadas por colibríes e insectos, pertenecientes a 11 familias (Cuadro 2). Las familias con más especies fueron Labiatae (tres), Onagraceae (dos) y Scrophulariaceae (dos).

Cuadro 2. Especies de plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes e insectos en un bosque de oyamel en dos sitios de muestreo, en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México, de marzo 2007 a febrero 2008 para colibríes y de febrero 2009 a febrero 2010 para insectos. Se indica la familia y el acrónimo de cada una de las especies observadas.

FAMILIA	ESPECIE	ACRÓNIMO
Boraginaceae	<i>Macromeria pringlei</i>	Mac pri
Bromeliaceae	<i>Tillandsia violacea</i>	Til vio
Caprifoliaceae	<i>Lonicera mexicana</i>	Lon mex
Convolvulaceae	<i>Ipomoea stans</i>	Ipo sta
Fabaceae	<i>Lupinus angustifolius</i>	Lup ang
Labiatae	<i>Salvia elegans</i>	Sal ele
	<i>Salvia amarissima</i>	Sal ama
	<i>Prunella vulgaris</i>	Pru vul
Onagraceae	<i>Fuchsia microphylla</i>	Fuc mic
	<i>Fuchsia thymifolia</i>	Fuc thy
Polemoniaceae	<i>Loeselia mexicana</i>	Loe mex
Rubiaceae	<i>Bouvardia ternifolia</i>	Bou ter
Scrophulariaceae	<i>Castilleja tenuiflora</i>	Cas ten
	<i>Penstemon campanulatus</i>	Pen cam
Solanaceae	<i>Cestrum roseum</i>	Ces ros

Estructura de la red

La red de interacciones visitante floral-planta se integró por nueve especies de visitantes florales (cuatro de colibríes y cinco insectos) y 15 especies de plantas que establecieron 61 interacciones distintas, de las 135 (9x15) interacciones posibles (Cuadro 3, Fig. 3). Las especies de visitantes florales que visitaron un mayor número de especies de plantas fueron *H. leucotis* (visitó 13 especies de plantas) y *E. fulgens* (9 especies de plantas), mientras que las especies de plantas que recibieron más especies de visitantes florales visitando sus flores fueron *S. elegans* (9 especies de visitantes florales) y *L. mexicana* (7 especies). La red mostró un patrón de anidamiento significativo (NODF=53.24, $P < 0.05$) y no de modularidad ($M=0.25$, $P > 0.05$, Cuadro 4). La categorización núcleo/periferia destacó las siguientes especies de visitantes florales y plantas como parte del núcleo de la red, con el 100% de las asignaciones al azar: *H. leucotis*, *E. fulgens*, *C. thalassinus*, *S. platycercus*, *B. ephippiatus*, *B. huntii*, *S. elegans*, *L. mexicana*, *F. microphylla* y *B. ternifolia* (Cuadro 5).

Cuadro 3. Matriz de interacciones visitante floral-planta para un bosque de oyamel en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México. Las especies de plantas se colocan en los renglones y las de animales (colibríes e insectos) en las columnas. Con 15 especies de plantas, cuatro de colibríes, cinco de insectos y 61 interacciones distintas. 1 representa que la interacción entre animales y plantas fue registrada. En visitantes florales, los recuadros en blanco corresponden a especies de colibríes y los recuadros sombreados a insectos.

PLANTAS	VISITANTES FLORALES									
	<i>Hylocharis leucotis</i>	<i>Eugenes fulgens</i>	<i>Bombus ephippiatus</i>	<i>Bombus huntii</i>	<i>Colibri thalassinus</i>	<i>Selasphorus platycercus</i>	<i>Bombus wesi</i>	<i>Allograpta</i> sp.	<i>Lassioglossum</i> sp.	TOTAL
<i>Salvia elegans</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	9
<i>Lonicera mexicana</i>	1	1	1	1	1	1		1		7
<i>Fuchsia microphylla</i>	1	1	1	1	1		1			6
<i>Bouvardia ternifolia</i>	1	1	1	1	1	1				6
<i>Lupinus angustifolius</i>			1	1			1	1	1	5
<i>Castilleja tenuiflora</i>	1	1	1	1		1				5
<i>Loeselia mexicana</i>	1	1	1	1		1				5
<i>Macromeria pringlei</i>	1	1				1				3
<i>Pestemon campanulatus</i>	1	1			1					3
<i>Tillandsia violacea</i>	1	1			1					3
<i>Cestrum roseum</i>	1				1					2
<i>Prunella vulgaris</i>	1				1					2
<i>Ipomoea stans</i>			1	1						2
<i>Salvia amarissima</i>	1					1				2
<i>Fuchsia thymifolia</i>	1									1
TOTAL	13	9	8	8	8	7	3	3	2	61

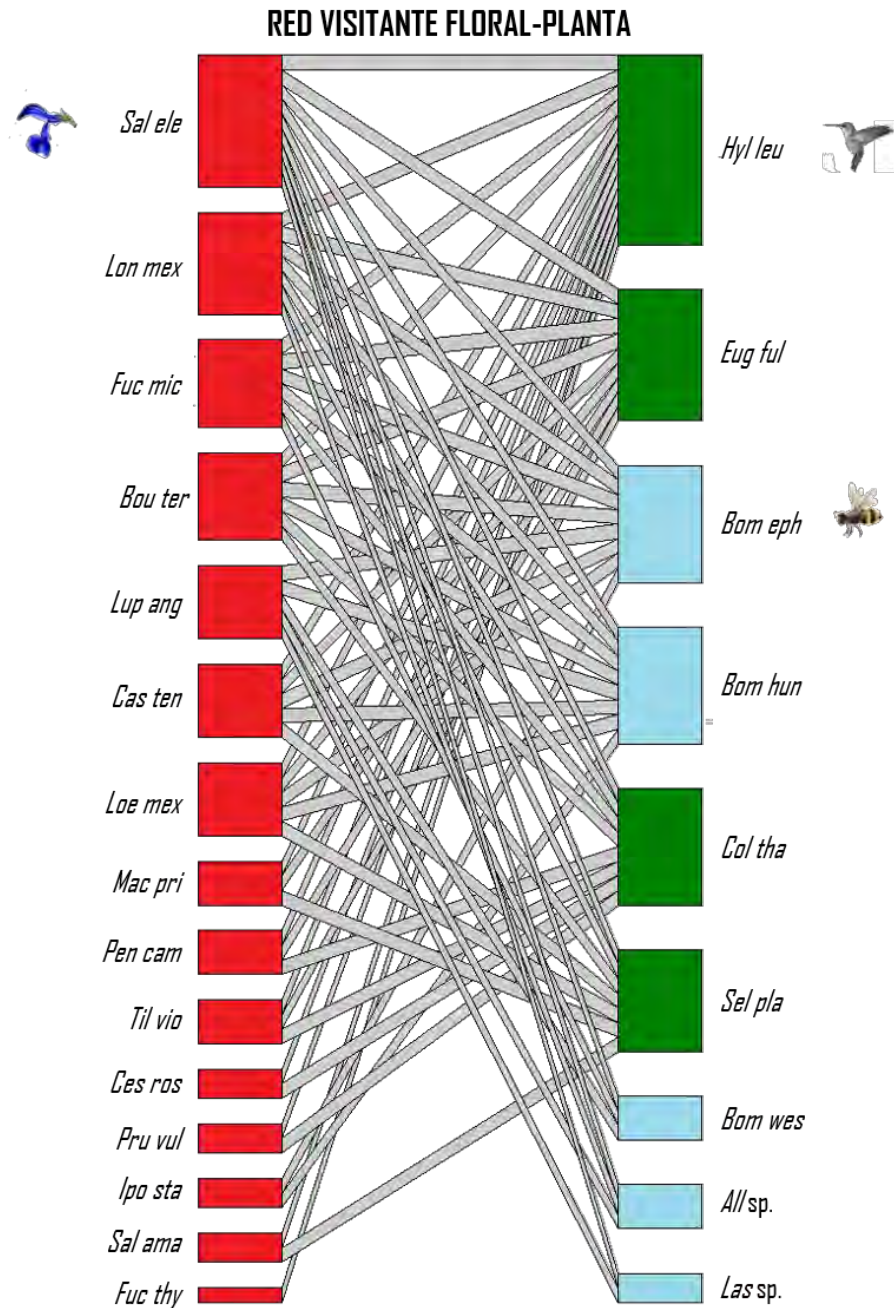


Figura 3. Red de interacciones visitante floral-planta para un bosque de oyamel en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México. Las especies interactuantes de plantas están representadas por recuadros rojos, las de colibríes por recuadros verdes y las de insectos por recuadros azules, mientras que las interacciones entre ambos niveles tróficos (plantas y animales) se simbolizan por líneas grises. Los acrónimos de cada especie se muestran en los Cuadros 1 y 2.

Cuadro 4. Parámetros estructurales a nivel red para la red visitante floral-planta de un bosque de oyamel en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México. En negritas se indican los valores significativos para anidamiento o modularidad.

MÉTRICAS A NIVEL RED		RED VISITANTE FLORAL-PLANTA DE UN BOSQUE DE OYAMEL
Visitantes interactuantes		9
Plantas interactuantes		15
Interacciones distintas		61
Anidamiento (N)		69.03
	NODF	53.24
	P(ce)	0.01
Modularidad (M)		0.25
	P(ce)	0.39

Cuadro 5. Porcentaje de ocurrencia de cada especie dentro del núcleo o periferia (20 aleatorizaciones con UCINET) para la red visitante floral-planta de un bosque de oyamel en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México.

		RED VISITANTE FLORAL-PLANTA DE UN BOSQUE DE OYAMEL		
ESPECIES		% en núcleo	% en periferia	
VISITANTES FLORALES	Colibríes	<i>Hylocharis leucotis</i>	100	0
		<i>Eugenes fulgens</i>	100	0
		<i>Colibri thalassinus</i>	100	0
		<i>Selasphorus platycercus</i>	100	0
		<i>Bombus ephippiatus</i>	100	0
	Insectos	<i>Bombus huntii</i>	100	0
		<i>Bombus wesi</i>	0	100
		<i>Allograpta</i> sp.	0	100
		<i>Lassioglossum</i> sp.	0	100
		<i>Salvia elegans</i>	100	0
PLANTAS	<i>Lonicera mexicana</i>	100	0	
	<i>Fuchsia microphylla</i>	100	0	
	<i>Bouvardia ternifolia</i>	100	0	
	<i>Lupinus angustifolius</i>	0	100	
	<i>Castilleja tenuiflora</i>	0	100	
	<i>Loeselia mexicana</i>	0	100	
	<i>Macromeria pringlei</i>	0	100	
	<i>Pestemon campanulatus</i>	0	100	
	<i>Tillandsia violacea</i>	0	100	
	<i>Cestrum roseum</i>	0	100	
	<i>Prunella vulgaris</i>	0	100	
	<i>Ipomoea stans</i>	0	100	
	<i>Salvia amarissima</i>	0	100	
	<i>Fuchsia thymifolia</i>	0	100	

Simulación de extinción de especies

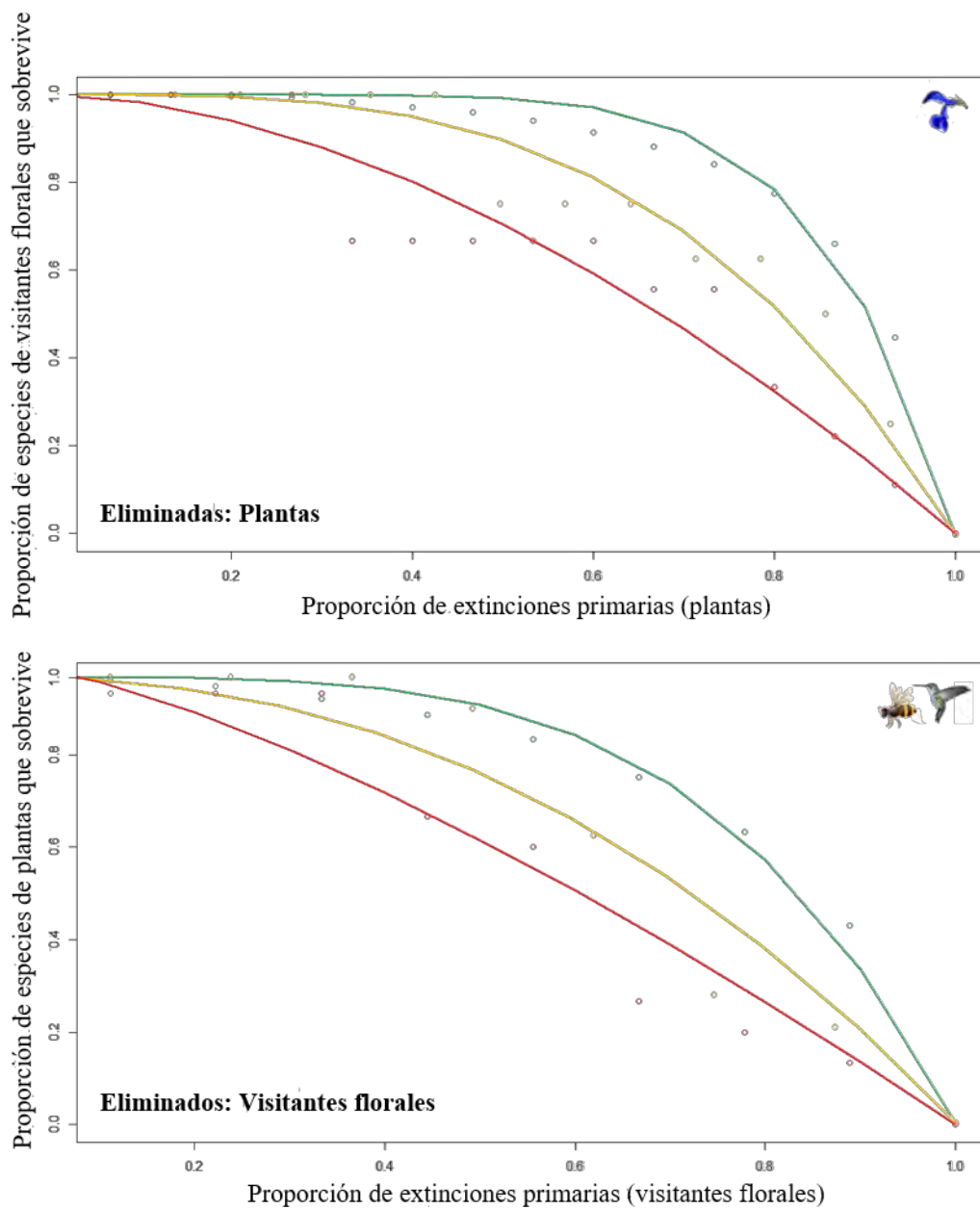
La red de interacciones visitante floral-planta ornitofílica para el PNEC es más frágil cuando la extinción afecta a: colibríes, después a insectos y finalmente a las especies más conectadas (Cuadro 6). La eliminación de animales (colibríes e insectos) bajo las tres simulaciones de extinción (aleatoria, menos a más conectada y más a menos conectada) mostró niveles de robustez más bajos que la eliminación de plantas del sistema (Cuadro 6). Esto es, la red es más frágil cuando se pierden animales (colibríes e insectos) que cuando se pierden plantas. Si esta pérdida es aleatoria, la extinción se acelerará cuando se pierda el 50% de animales (Fig. 4a); si la pérdida es de la menos a la más conectada, se acelerará al perder 30% (Fig. 4b); y si la pérdida es de la más a la menos conectada, se acelerará al perder 10% (Fig. 4c).

La red es más frágil cuando se eliminaron todos los colibríes que cuando se eliminó a todos los insectos; sin colibríes, una pérdida del 20% de plantas implica perder más del 40% de insectos. De igual forma, sin colibríes, la pérdida del 20% de insectos implica que se pierda el 50% de plantas, es decir sin colibríes se pierden siete especies de plantas y con ellas 37 interacciones distintas (Fig. 5), mientras que sin insectos solo se pierden dos especies de plantas y 24 interacciones distintas (Fig. 5).

La eliminación de especies de la más conectada a la menos conectada hace que la red se fragmente rápidamente. Por ejemplo, la red se colapsa si especies generalistas como el colibrí *H. leucotis* y la planta *S. elegans* se extinguen (Fig. 4c). Por el contrario, la eliminación de especies de la menos conectada a la más conectada acelera la extinción de especies de plantas y animales solo cuando se elimina entre el 40-50% de las especies animales y vegetales de la contraparte (Fig. 4b). De igual forma, la red es más robusta cuando ocurre la eliminación aleatoria de especies tanto de animales como de plantas, esta eliminación aleatoria provoca una disminución lenta de especies de plantas y animales, respectivamente; la extinción se acelera después de que se elimina el 60% de especies interactuantes (Fig. 4a).

Cuadro 6. Valores de robustez posteriores a la simulación de eliminación de especies según el escenario de eliminación aplicado.

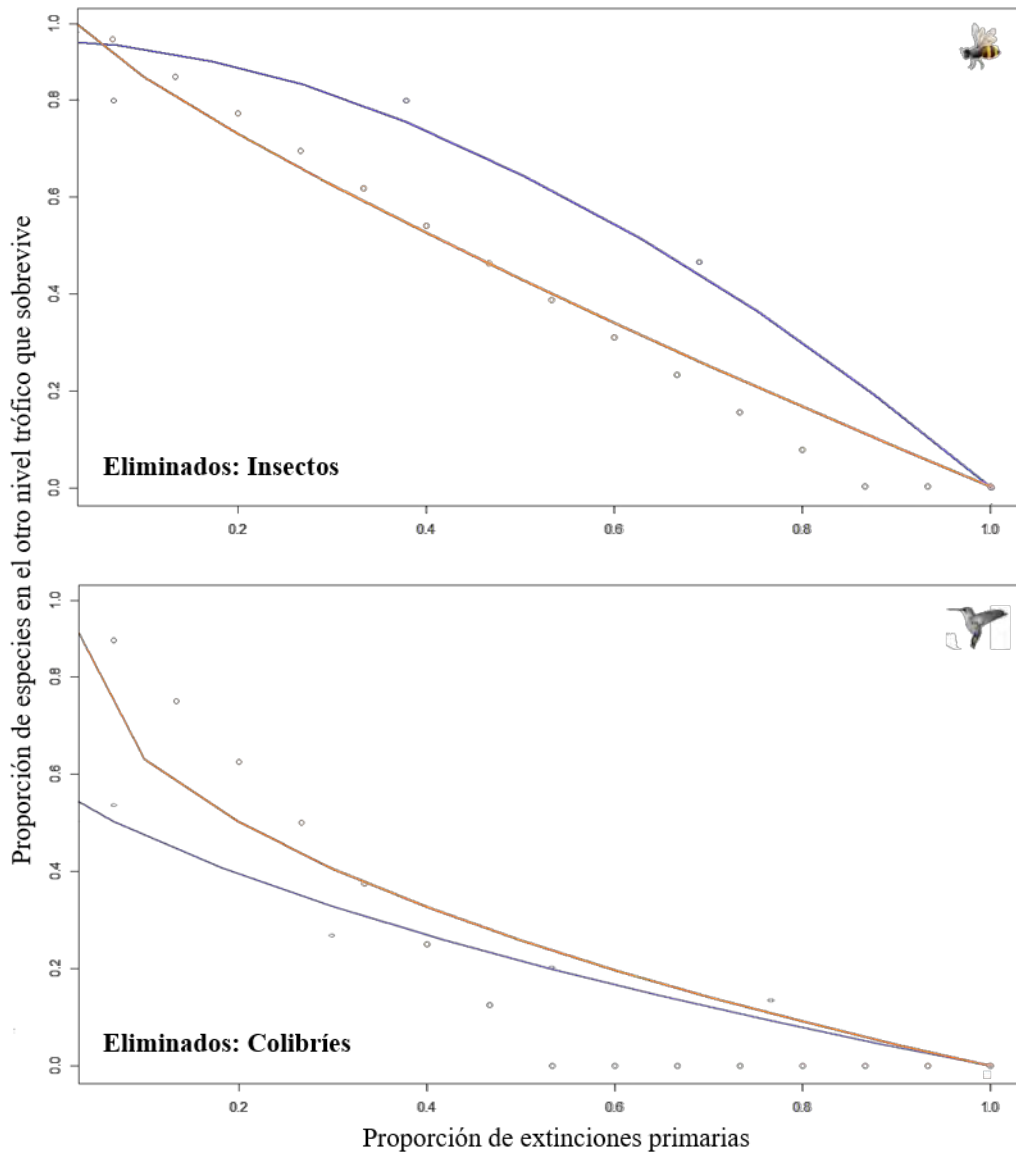
Escenario de eliminación:	Robustez por extinción primaria de:	
	Plantas	Visitantes florales
Aleatoria	0.86	0.79
Por grado bajo (menos a más conectada)	0.76	0.70
Por grado alto (más a menos conectada)	0.64	0.58
Sin insectos	0.71	0.57
Sin colibríes	0.30	0.33



Escenarios de eliminación de especies:

- a) aleatoria — b) grado bajo (menos conectadas) — c) grado alto (más conectadas) —

Figura 4. Curvas de extinción de una red visitante floral-planta ante tres escenarios de eliminación de especies para un bosque de oyamel en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México. Los datos provienen de dos años, marzo 2007-febrero 2008 y febrero 2009-febrero 2010. Se muestra arriba la tolerancia de los visitantes florales a la eliminación de plantas y abajo la tolerancia de las plantas a la eliminación de visitantes florales bajo tres escenarios o secuencias de eliminación: a) aleatoria, b) por grado bajo y c) grado alto.



Escenarios de eliminación de especies:

d) eliminando plantas — e) eliminando visitantes florales —

Figura 5. Curvas de extinción de una red visitante floral-planta ante la eliminación de especies de colibríes e insectos para un bosque de oyamel en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México. Se muestra arriba la tolerancia de la red a la eliminación de insectos y abajo la tolerancia a la eliminación de colibríes bajo dos escenarios o secuencias de eliminación: d) eliminando plantas y e) eliminando visitantes florales.

DISCUSIÓN

Los resultados indican que, en la red mutualista analizada (i.e., basada en plantas visitadas por colibríes e insectos) la eliminación teórica de los colibríes hace más frágil la red que la eliminación de especies de plantas e insectos. Esto tal vez es debido a que las especies de colibríes están más conectadas en la red, es decir tienen más enlaces, más que las plantas o los insectos, por lo que su pérdida tiene mayor potencial de afectar la estructura de la red y provocar extinciones en cascada.

La evaluación de la robustez de redes polinizador-planta ya se ha estudiado antes, aunque no en redes con tres grupos biológicos (i.e., plantas, colibríes e insectos). En esas evaluaciones también se ha encontrado que las redes son robustas ante la eliminación de especies al azar o de las especies menos conectadas, contrario a lo que pasa cuando se eliminan las especies más conectadas (Memmott et al., 2004; Ramírez, 2013; Santamaría y Méndez, 2013; Dáttilo et al., 2016).

En otros estudios también se ha observado que las redes polinizador-planta son menos robustas ante la pérdida primaria de especies animales, que ante la pérdida de especies vegetales (Ramírez, 2013; Santamaría y Méndez, 2013). Particularmente la pérdida en las redes de especies de colibríes hace la red más frágil a las extinciones secundarias de plantas, con valores de robustez menores a 0.30 (Ramírez, 2013), lo que es semejante a lo obtenido para la red del PNEC. Mientras que con la pérdida de insectos la red presenta una robustez más alta, por arriba de 0.45 (Santamaría y Méndez, 2013).

Es importante resaltar que se ha observado que hay menos especies de colibríes (5-7%) que de insectos (92-94%) en las redes de polinización (Dalsgaard et al., 2008; Hernández-Yáñez et al., 2013). Esto fue diferente a lo encontrado en nuestra red, donde las plantas fueron visitadas por cuatro especies de colibríes (44.4% de los visitantes) y cinco de insectos (55.5%). Aunque la diferencia en porcentajes entre visitantes es relativamente pequeña por el tamaño de la red (e.g., la red de Dalsgaard et al., 2008 incluía 89 especies animales), es relevante ya que podría indicar que otras especies de insectos pueden estar forrajeando en el área de muestreo solo que no fueron vistas o bien no se tomaron en cuenta otras especies de plantas (i.e., plantas entomófilas) que pudieron estar siendo visitadas solo por insectos.

En ambientes de alta montaña, donde los insectos no son tan abundantes y no tienen tanta actividad como los colibríes, como ocurre en ambientes más cálidos (Bergman et al., 1996), la pérdida de colibríes podría tener un efecto más pronunciado en la red. En alta montaña los colibríes pueden ser polinizadores o visitantes importantes pues se sabe que, ante eventos climáticos, como bajas temperaturas y nevadas, recuperan su nivel de actividad relativamente rápido continuando así sus visitas a flores (Díaz-Valenzuela y Ortiz-Pulido, 2011). Sumado a esto, estas aves pueden transportar el polen a largas distancias al igual que mariposas y polillas (Winfrey et al., 2011) lo que representa grandes ventajas para la reproducción sexual de las plantas. La robustez de la red de polinización ante la pérdida de especies de colibríes con respecto a la pérdida de otros polinizadores (i.e., insectos o mamíferos) sería interesante de evaluar en futuros trabajos.

Por otro lado, en nuestro análisis a pesar de encontrar valores bajos de robustez ante la eliminación de las especies más conectadas, particularmente de colibríes, la red visitante floral-planta podría ser tolerante a esta pérdida, es decir mantener su estructura y funcionamiento, gracias a una característica llamada anidamiento (Memmott et al., 2004). La red de polinización para el PNEC es una red anidada que no está constituida en su interior por subgrupos que interactúan más entre sí (i.e., módulos). El patrón de anidamiento implica que las especies de colibríes e insectos más generalistas interactúen solo con las plantas más especialistas (Memmott et al., 2004; Burgos et al., 2007), tal como lo obtenido para la red del PNEC.

La robustez de la red polinizador-planta dependerá no solo del anidamiento y del mantenimiento de las especies interactuantes dentro de la red sino también del establecimiento de interacciones entre estas. El establecimiento de interacciones y las frecuencias de visitas dependerán a su vez de las características específicas de cada especie de colibrí o insecto, que limiten o faciliten la interacción con determinadas especies vegetales (Jordano et al., 2009). Por ejemplo, la complementariedad de rasgos fenotípicos de las probóscides de las mariposas y los picos de los colibríes que les permiten aprovechar recursos florales de difícil acceso a los que otros polinizadores no pueden acceder (Gordón et al., 2002) o la convergencia temporal entre las especies animales y vegetales. En este sentido, se sabe que la polinización de especies de plantas del género *Cestrum* visitadas por lepidópteros y colibríes depende de si la floración es nocturna o diurna, realizando los colibríes las visitas en las primeras horas de la mañana y las mariposas horas más tarde (Ramírez-Segura, 2013).

Con respecto a las frecuencias de visitas, nuestros resultados coinciden con los encontrados en otros estudios. Por ejemplo, abejorros del género *Bombus* también han sido reportados como los que más visitas han realizado (Espino-Espino et al., 2012; Santamaría y Méndez, 2013), al igual que el colibrí *H. leucotis* (Lara-Rodríguez et al., 2012; Martínez-García y Ortiz-Pulido, 2014), y la planta *S. elegans* como la más visitada (Lara-Rodríguez et al., 2012). Particularmente, *H. leucotis* representó una especie clave dentro de la red visitante floral-planta del PNEC, cuya eliminación (i.e., secuencia de eliminación de la más a la menos conectada) puede ser relacionada a valores de robustez bajos.

Si bien las frecuencias de interacción entre polinizadores y plantas se explican en parte por la complementariedad entre la longitud de los picos de los colibríes y el largo y forma de las corolas de las flores (i.e., plantas ortnofílicas), y las ventajas y limitaciones de este acople fenotípico (Burbano-Álvarez, 2013), los colibríes suelen obtener hasta el 30% del néctar diario de plantas entomófilas (Gutiérrez-Z y Rojas-N, 2001). Así, nuestros resultados podrían estar limitados a las interacciones establecidas entre plantas ornitofílicas y polinizadores. Sin embargo, en nuestro estudio especies como *S. elegans*, que presenta síndrome ornitofílico, fue visitada tanto por colibríes como por insectos, tal como se ha observado en otros estudios con esta misma especie (Espino-Espino et al., 2014) y especies del mismo género como *S. plurispicata* y *S. gesneriflora*, visitadas por colibríes y por abejas (Espino-Espino et al., 2012, 2014). Se sabe que la estrategia generalista de las interacciones planta-animal es un fenómeno común en la naturaleza (Burbano-Álvarez, 2013), de la que los colibríes hacen uso al aprovechar recursos de fácil acceso (Espino-Espino et al., 2014). En futuros trabajos, sería interesante evaluar la estrategia generalista de la interacción insecto-planta.

En síntesis, en este capítulo analizamos la robustez de una red de polinización ante la eliminación de los grupos de plantas, colibríes e insectos. Encontramos evidencia que sugiere que la fragilidad de la red se incrementa cuando son eliminadas las especies de polinizadores, especialmente los colibríes. En el futuro sería importante evaluar experimentalmente la eficiencia en el transporte de polen, así como el efecto de la abundancia y de la eliminación, de los insectos y colibríes.

CONCLUSIONES

En este capítulo analizamos la estructura y robustez de una red de interacciones visitante floral-planta ante la eliminación de especies de colibríes, insectos y plantas. La red de interacciones visitante floral-planta para un bosque de oyamel tuvo una estructura anidada y no modular, estuvo conformada por nueve especies de polinizadores y 15 especies de plantas estableciendo 61 interacciones distintas. Los resultados indican que la red es más frágil a la extinción de colibríes que de insectos y plantas, siendo menos robusta cuando se eliminaron especies de colibríes que cuando se eliminaron especies de insectos y plantas. Bajo el patrón de extinción de especies de grado alto (i.e., de la más a la menos conectada) la red fue menos robusta. En trabajos futuros valdría la pena evaluar experimentalmente la eliminación de colibríes vs la eliminación de insectos y su efecto en la estructura y robustez de las redes de interacción.

LITERATURA CITADA

- Arregui, A. L. 2004. ¿A qué nivel de la escala espacial seleccionan los colibríes su área de forrajeo? Tesis de maestría, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca. 27 p.
- Bascompte, J. y P. Jordano. 2008. Redes mutualistas de especies. *Investigación y ciencia*, 384: 50-59
- Bergman, P., U. Molau y B. Holmgren. 1996. Micrometeorological impacts on insect activity and plant reproductive success in an alpine environment, Swedish Lappland. *Artic and Alpine Research*, 28: 196-202
- Borgatti, S. P., M. G. Everett y L. C. Freeman. 2002. *Ucinet for Windows: Software for Social Network Analysis*. Harvard, MA: Analytic Technologies. Disponible en: <http://www.analytictech.com/>
- Burbano-Álvarez, J. E. 2013. ¿Co-evolución morfológica entre los picos de los colibríes y las corolas de las plantas? *Biocyt*, FES Iztacala, UNAM, 6(20): 398-409
- Burgos, E., H. Ceva, R. P. J. Perazzo, M. Devoto, D. Medan, M. Zimmermann y A. M. Delbue. 2007. Why nestedness in mutualistic networks? *Journal of Theoretical Biology*, 249: 307-313
- Buzato, S., M. Sazima e I. Sazima. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica*, 32: 824-841
- Chacoff, N. P. y C. L. Morales. 2007. Impacto de las alteraciones antrópicas sobre la polinización y la interacción planta-polinizador. *Ecología Austral*, 17: 3-5
- Chacoff, N. P., D. P. Vázquez, S. B. Lomáscolo, E. L. Stevani, J. Dorado y B. Padrón. 2012. Evaluating sampling completeness in a desert plant-pollinator network. *Journal of Animal Ecology*, 81: 190-200
- Chalcoff, V. R., C. L. Morales, M. A. Aizen, Y. Sasal, A. E. Rovere, M. Sabatino, C. Quintero y M. Tadey. 2014. Capítulo 5. Interacciones planta-animal, la polinización. En: E. Raffaele, M. de Torres Curth, C. L. Morales y T. Kitzberger (eds.). *Ecología e historia natural de la Patagonia Andina: un cuarto de siglo de investigación en biogeografía, ecología y conservación*. Primera edición. Editorial Fundación de Historia Natural Félix de Azara. 113-132 p.
- CONANP. 2005. Programa de Conservación y Manejo Parque Nacional El Chico. Dirección General de Manejo para la Conservación. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 236 p.
- Dalsgaard, B., A. M. G. Martín, J. M. Olesen, A. Timmermann, L. H. Andersen y J. Ollerton. 2008. Pollination networks and functional specialization: a test using Lesser Antillean plant-hummingbird assemblages. *Oikos*, 000: 000-000
- Dáttilo, W., N. Lara-Rodríguez, P. Jordano, P. R. Guimaraes Jr., J. N. Thompson, R. J. Marquis, L. P. Medeiros, R. Ortiz-Pulido, M. A. Marcos-García y V. Rico-Gray. 2016. Unravelling Darwin's entangled bank: architecture and robustness of mutualistic networks with multiple interaction types. *Proceedings of the Royal Society B*, 20161564
- Díaz-Valenzuela, R. 2008. Análisis descriptivo del sistema colibrí-planta en tres niveles de las escalas espacial, temporal y en la jerarquía ecológica en un paisaje mexicano. Memoria para la obtención del diploma de estudios avanzados. Centro Iberoamericano de la Biodiversidad, Alicante, España. 60 p.

- Díaz-Valenzuela, R. y R. Ortiz-Pulido. 2011. Effects of a snowstorm event on the interactions between plants and hummingbirds: fast recovery of spatio-temporal patterns. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82: 1243-1248
- Díaz-Valenzuela y Ortiz-Pulido, datos no publicados.
- Dormann, C. F., B. Gruber y R Group. 2009. Package “Bipartite”: visualizing bipartite networks and calculating some ecological indices. R Statistical Software. Disponible en: <http://cran.r-project.org/bin/windows/base/old/2.15.2/>
- Espino-Espino, J., Y. E. B. Baños y E. G. Cuevas. 2012. Biología reproductiva y visitantes florales de dos especies de *Salvia* con síndrome de polinización por aves y abejas. *Ciencia Nicolaita*, 55: 52-60
- Espino-Espino, J., F. Rosas y E. Cuevas-García. 2014. Variación temporal de visitantes florales en dos especies simpátricas de *Salvia* con floración simultánea y síndrome de polinización contrastante. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 161-166
- Gordón, M. Á. R., J. B. Atlántico y C. Ornos. 2002. Polinizadores y biodiversidad. Asociación española de entomología, Jardín Botánico Atlántico y Centro Iberoamericano de Biodiversidad (eds.). Primera edición. Madrid, España. 159 p.
- Guimaraes, P. R. y P. Guimaraes. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software*. 21: 1512-1513. Disponible en: <http://www.guimaraes.bio.br/soft.html>
- Gutiérrez-Z. A. y S. Rojas-N. 2001. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos del volcán Galeras (sur de Colombia). Tesis profesional, Universidad Nacional, Colombia. 108 p.
- Hernández-Yáñez, H., N. Lara-Rodríguez, C. Díaz-Castelazo, W. Dáttilo y V. Rico-Gray. 2013. Understanding the complex structure of a plant-floral visitor network from different perspectives in coastal Veracruz, México. *Sociobiology*, 60(3): 329-336
- Howell, S. N. G. 2002. Hummingbirds of North America. The Photographic Guide. Princeton University Press. Princeton, N. J. EUA. 232 p.
- Jordano, P., D. Vázquez y J. Bascompte. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En: R. Medel, M. Aizen y R. Zamora (eds.). *Ecología y evolución de interacciones planta animal*. Primera edición, Editorial Universitaria, S.A. Santiago de Chile. 17-41 p.
- Lara-Rodríguez, N. Z., R. Díaz-Valenzuela, V. Martínez-García, E. Mauricio-López, S. Anaid-Díaz, O. I. Valle, A. D. Fisher-de León, C. Lara y R. Ortiz-Pulido. 2012. Redes de interacción colibrí-planta del centro-este de México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 83: 569-577
- Márquez-Luna, U. 2014. Efecto de la abundancia floral y la calidad del néctar en la conducta y tamaño de territorio en dos especies de colibríes. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca. 74 p.
- Marquitti, F. M. D., P. R. Guimaraes Jr., M. M. Pires y L. F. Bittencourt. 2012. Modular: Software for the autonomous computation of modularity in large network sets. Versión Alfa 0.1 Disponible en: <http://sourceforge.net/projects/programmodular>
- Martínez-García, V. y R. Ortiz-Pulido. 2014. Redes mutualistas colibrí-planta: comparación en dos escalas espaciales. *Ornitología neotropical*, 25: 273-289
- Medrano, H. R. 2011. Sub-red de interacciones insecto-planta ornitófila en un bosque de oyamel en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca. 29 p.

- Memmott, J., N. M. Waser y M. V. Price. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *The Royal Society*, 271: 2605-2611
- Montoya, J. M., R. V. Solé y M.Á. Rodríguez. 2001. La arquitectura de la naturaleza: complejidad y fragilidad en redes ecológicas. *Ecosistemas*, 10: 1-14
- Olesen, J., J. Bascompte, Y. L. Dupont y P. Jordano. 2006. The smallest of all worlds: pollination networks. *Journal of Theoretical Biology*, 240: 270-276
- Ollerton, J., R. Winfree y S. Tarrant. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120: 321-326
- Ortiz-Pulido, R., V. Martínez-García y J. Bravo-Cadena. 2005. Colibríes. Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo y Dirección de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán. Pachuca. 16 p.
- Ortiz-Pulido, R., E. Mauricio-López, V. Martínez-García y J. Bravo-Cadena. 2008. ¿Sabes quién vive en el Parque Nacional El Chico? Colibríes. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Secretaría de Educación Pública y Dirección del Parque Nacional El Chico. Pachuca, Hidalgo, México. 20 p.
- Ramírez, M. B. B. 2013. Redes de interacción mutualista colibrí-flor en el Parque Natural Munchique: ¿La pérdida de un colibrí endémico y en peligro crítico de extinción, acarrea el colapso del sistema? Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 96 p.
- Ramírez-Segura, O. 2013. Biología reproductiva y síndrome de polinización de tres especies simpátricas de *Cestrum* (Solanaceae). Tesis de Maestría, Universidad Autónoma de Querétaro, Facultad de Ciencias Naturales. Querétaro, México. 88 p.
- Santamaría, S. y M. Méndez. 2013. Cómo conservar las interacciones entre polinizadores y plantas en ecosistemas de alta montaña con ayuda de la teoría de redes complejas. En: Organismo autónomo de Parques Nacionales (eds.). Proyectos de investigación en parques nacionales: convocatoria 2009-2012. 111-122 p.
- Williamson, S. L. 2001. A Field Guide to Hummingbirds of North America (Peterson Field Guide Series). New York, Houghton Mifflin Company, Boston, M.A.
- Winfree, R., I. Bartomeus y D. P. Cariveau. 2011. Native pollinators in anthropogenic habitats. *Annual review of ecology, evolution and systematics*, 42: 122

CAPÍTULO IV

Efecto de la presencia de cóccidos en la estructura de una red mutualista colibrí-planta en un bosque de encino

INTRODUCCIÓN

Los cóccidos (Hemiptera: Margarodidae, tribu Xylococcini, género *Stigmaticoccus*) son especies de insectos escamadores que viven en grupos típicamente sedentarios o semisedentarios, y se alimentan de la savia o floema de especies de encinos excretando como productos de desecho un líquido rico en carbohidratos conocido como “miel rocío, ambrosía o mielada” (Gamper et al., 2011). Esta secreción forma gotitas al final de largos tubos anales cerosos (Gamper et al., 2011) que están unidos al cuerpo del insecto. Dichos tubos anales pueden llegar a medir hasta 127 mm. La miel rocío tiene un alto contenido energético y, al producirse en grandes cantidades, atrae a una gran cantidad de especies nectarívoras, entre las que se encuentran hongos, insectos (e.g., hormigas, avispas, abejas como *Apis mellifera*, ácaros y dípteros) y aves (Edwards, 1982; Greenberg et al., 1993; Gamper y Koptur, 2010; Gamper et al., 2011; Lara et al., 2011). Al ser una fuente de recursos más agregada que otros recursos como el néctar floral o el néctar extrafloral, genera competencia interespecífica (Blüthgen y Fiedler, 2004). Las aves nectarívoras y frugívoras (e.g., *Setophaga coronata*) se encuentran comúnmente defendiendo este recurso, el cual puede ser importante en épocas en que las flores y frutos no son abundantes (Greenberg et al., 1993; Gamper y Koptur, 2010). Especies residentes de colibríes como *Hylocharis leucotis* son vistas comúnmente alimentándose de mielada (Greenberg et al., 1993), además de otras como *Atthis heloisa*, *Colibri thalassinus* y *Eugenes fulgens* (Lara et al., 2011).

Las especies de cóccidos pasaron desapercibidas para la ciencia hasta hace relativamente pocos años, pero ahora han sido reportados en diferentes países del mundo, como Australia (Paton, 1980), Nueva Zelanda (Beggs y Wardle, 2006), Costa Rica (Jiron y Salas, 1975), Colombia (Koster y Stoewesand, 1973), Brasil (Reichholf y Reichholf, 1973), República dominicana (Latta et al., 2001) y México (Edwards, 1982; Greenberg et al., 1993; Gamper y Koptur, 2010; Gamper et al., 2011; Lara et al., 2011).

En todos los sitios en los que se les ha reportado se ha encontrado que los cóccidos atraen una gran cantidad de especies animales que interactúan comúnmente en redes polinizador-planta, por ejemplo, son bien conocidos por su relación con las hormigas de las que se alimentan de ellos (Bach, 1991). La miel rocío puede proporcionar un recurso importante para muchos grupos de organismos debido al alto contenido energético que contiene, por lo que se esperaría que los cóccidos acapararían una gran parte de las interacciones llevadas a cabo por los grupos de especies de plantas y animales de un sitio. Si esto es cierto, los cóccidos afectarían las interacciones llevadas a cabo en una red mutualista, por ejemplo, una red colibrí-planta, y por lo tanto podrían determinar su estructura.

A pesar de su relevancia los cóccidos han sido poco estudiados en cuanto a su efecto en los parámetros que definen a la estructura de las redes mutualistas. Entre los parámetros que definen la estructura de una red mutualista están el anidamiento y la modularidad (Jordano et al., 2009). El anidamiento se distingue porque las especies generalistas interactúan comúnmente entre ellas formando un núcleo de especies interactuantes, mientras que las especies especialistas interactúan sólo con las generalistas (Bascompte y Jordano, 2006; Jordano et al., 2009). Por su parte, la modularidad implica la existencia de grupos de especies que interactúan más frecuentemente y con mayor intensidad entre sí que con otras especies de la red (Jordano et al., 2009). Considerando que los cóccidos en una red atraerán

hacia sí muchas de las visitas de los nectarívoros, tanto cualitativa (i.e., más especies interactúan con ellos) como cuantitativamente (i.e., más contactos son realizados entre ellos y las demás especies), se espera que el anidamiento será menor en redes con cóccidos que en redes sin ellos; mientras que la modularidad será mayor en redes con cóccidos que sin ellos. Además, de que las especies núcleo y la robustez de una red será distinta entre redes con y sin cóccidos.

El objetivo de este capítulo es determinar teóricamente si la presencia de los cóccidos afecta diversos parámetros que definen la estructura de una red mutualista (i.e., anidamiento y modularidad). Para ello se analizó una red colibrí-planta-cóccido localizada en el centro este de México, definiendo primero con trabajo de campo a los interactuantes de la red mutualista y después eliminando teóricamente a los cóccidos de la red, para entonces analizar la estructura de ambos tipos de redes (con y sin cóccidos) y midiendo la robustez de ambas redes ante la extinción de especies, simulando tres escenarios de eliminación: al azar, eliminación de la especie menos a la más conectada y viceversa.

OBJETIVO

Objetivo general

Determinar la robustez de una red de interacciones colibrí-planta considerando la presencia de especies de cóccidos, en un bosque de encino del estado de Hidalgo, México.

Objetivos particulares

Definir la red de interacciones colibrí-planta-cóccido en un bosque de encino.

Describir y analizar la estructura y robustez, antes y después de la eliminación de cóccidos, de dicha red obteniendo sus valores de anidamiento y modularidad bajo tres patrones de extinción de especies: al azar, por grado de importancia y dirigida eliminando cóccidos.

MÉTODO

Sitio de estudio

El trabajo de campo se realizó en la Reserva Privada Las Coas (RPLC), ubicada en Tlahuiltepa, al norte del estado de Hidalgo, México, (20°55' N-98°59' O; 1,587-1,975 msnm; 25 ha). Este sitio se encuentra al borde de un remanente de bosque de ca. 300 ha. La cobertura vegetal original en la parte alta de esta zona es el bosque de encino, con dominancia de *Quercus mexicana* (Ramírez-Bautista et al., 2017). En el momento de este muestreo ca. 40% de la cobertura vegetal del paisaje había sido sustituida por campos de cultivo agrícola y ganadero (Ortiz-Pulido, R. com. pers.). La topografía en la zona es abrupta, con pendientes de hasta 65°, presentándose suelos profundos y ricos en nutrientes. El clima en la zona es templado húmedo, con precipitaciones en verano y otoño (Ramírez-Bautista et al., 2017).

En la región se ha registrado la presencia de encinos infestados por insectos productores de mielada (familia Margarodidae, tribu Xylococcini, género *Strigmacoccus*), visitados por al menos cuatro especies de colibríes (*Atthis heloisa*, *Hylocharis leucotis*, *Colibri thalassinus* y *Eugenes fulgens*; Lara et al., 2011), aunque observaciones recientes indican que otra especie de colibrí (*Lampornis amethystinus*) también los visita en la RPLC (Ortiz-Pulido, R. com. pers.).

Trabajo de campo

Para determinar las redes de interacción llevadas a cabo entre colibríes, plantas y cóccidos se realizó muestreo de campo en mayo, junio y julio del 2017. Este trabajo consistió en realizar observaciones en puntos de conteo (sensu Bibby et al., 1992) y muestreos focales. En el primer método se establecieron 49 puntos de conteo en un área de la RPLC, cada punto estuvo separado de otro por al menos 50 m lineales. En cada punto de conteo se revisó un área circular de 50 m de diámetro, buscando la presencia de especies de los tres grupos de organismos. En el segundo método se realizaron observaciones focales de al menos 1 hora en cada una de las especies de plantas o grupos de cóccidos detectados en los puntos de conteo. En cada observación focal se registraron las interacciones establecidas entre los tres grupos de especies. Se consideró que una interacción ocurrió cuando un colibrí insertó su pico dentro de la corola de una flor o entró en contacto con el tubo anal de un cóccido. Cuando eso ocurrió se registró la identidad de las especies observadas.

Para determinar las especies de colibríes se usaron binoculares (10 x 50 mm) y guías de aves especializadas (Williamson, 2001; Howell, 2002; Ortiz-Pulido et al., 2005; Ortiz-Pulido et al., 2008). Para determinar las especies de plantas interactuantes se colectaron ejemplares en campo y estos fueron determinados hasta especie en el Laboratorio de Ecología de Poblaciones y en el Herbario del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Para determinar la presencia de cóccidos en un punto de conteo se buscó en los árboles evidencia de su presencia, ya sea por la observación directa de sus tubos anales (que son blancos, delgados, sobresalen unos centímetros del tronco y presentan comúnmente en el extremo distal una gota de miel rocío) o la visita directa de colibríes a estos tubos. Dado que las especies de cóccidos no son diversas y a que a nivel

mundial se ha detectado que un sitio solo presenta una sola especie de cóccido productor de miel rocío, se consideró que la especie de cóccido observada en la RPLC fue la misma registrada previamente a 5.4 km de distancia nueve años antes (Lara et al., 2011).

Análisis de datos

Con los datos colectados se elaboraron dos matrices cuantitativas de interacciones P x C (plantas x colibrís), una que incluía a los cóccidos en el grupo de organismos productores de néctar y otra que los excluía. Las matrices fueron construidas tomando en cuenta el número de veces que observamos cada interacción colibrí-planta-cóccido (frecuencia de las interacciones), de tal manera que tuvimos dos tipos de valores: 0 (no hubo interacción) y $\neq 0$ (número de veces que se registró una interacción entre una especie de colibrí y una especie de planta, o entre una especie de colibrí y los cóccidos). A partir de estas matrices se representaron gráficamente las redes bipartitas y se determinó la estructura de las redes, las especies núcleo y la robustez de la red.

Para describir la estructura de la red se calcularon los siguientes parámetros estructurales: anidamiento y modularidad. El anidamiento se calculó usando los estimadores NODF y WNODF con los programas Aninhado, versión 3.03 (Guimaraes y Guimaraes, 2006) y NODF, versión 2.0 (Almeida-Neto y Ulrich, 2010), respectivamente, y la modularidad se calculó con el programa Modular, versión 0.1 (Marquitti et al., 2012).

Se determinó, además, la importancia cada una de las especies de las redes, con cóccidos y sin cóccidos, como parte del núcleo (core) o de la periferia (periphery) con un análisis categórico de núcleo/periferia con el programa UCINET 6 (Borgatti et al., 2002).

También se realizaron simulaciones de eliminación de especies bajo tres escenarios o secuencias de eliminación posibles: 1) eliminación de especies al azar, 2) eliminación de especies iniciando por las menos conectadas o grado bajo y 3) eliminación de especies iniciando por la más conectada o grado alto, obteniendo en cada caso los valores de robustez (R) correspondientes. Las simulaciones se realizaron a partir de dos acercamientos: con presencia de cóccidos y con ausencia de cóccidos. Las simulaciones de extinción se corrieron con 1,000 réplicas usando el programa R, versión 3.2.3, paquete Bipartite (Dormann et al., 2009).

Para más detalle de los análisis, ver Métodos del Capítulo II.

RESULTADOS

Especies interactuantes

En 33.16 horas de observación se obtuvieron 126 registros de colibríes tanto visuales como auditivos, de los cuales 35 no fueron determinados hasta especie y 91 correspondieron a siete especies: *Lampornis amethystinus*, *Hylocharis leucotis*, *Selasphorus platycercus*, *Atthis heloisa*, *Eugenes fulgens*, *Colibri thalassinus* y *L. clemenciae* (Cuadro 1). Dos especies estuvieron presentes durante mayo, tres durante junio y cinco durante julio. Solo *H. leucotis* estuvo presente durante los tres meses. La especie con más registros fue *H. leucotis* (71 registros, 56.34% del total) y la que tuvo menos fue *L. amethystinus* (un registro). Julio fue el mes con más registros (56 registros, 44.44% del total) para todas las especies y mayo fue el que tuvo menos (27 registros, 21.42% del total).

Cuadro 1. Especies de colibríes que fueron observados visitando flores en un bosque de encino en la Reserva Privada Las Coas, Tlahuiltepa, Hidalgo, México, en los meses de mayo a julio de 2017. Se indica para cada mes el número de registros (suma de visuales, auditivos y de visitas a flores) llevados a cabo por especie.

ESPECIE	ACRÓNIMO	REGISTROS POR MES			TOTAL
		MAYO	JUNIO	JULIO	
Familia Troquilidae					
<i>Hylocharis leucotis</i>	Hyl leu	16	23	32	71
<i>Selasphorus platycercus</i>	Sel pla	0	5	3	8
<i>Atthis heloisa</i>	Att hel	0	0	4	4
<i>Colibri thalassinus</i>	Col tha	0	3	0	3
<i>Eugenes fulgens</i>	Eug ful	0	0	2	2
<i>Lampornis clemenciae</i>	Lam cle	2	0	0	2
<i>Lampornis amethystinus</i>	Lam ame	0	0	1	1
Indeterminados		9	12	14	35
Total de registros		27	43	56	126

Se registraron un total de 856 flores visitadas por colibríes pertenecientes a 13 especies de plantas y 11 familias (Cuadro 2). Todas las familias estuvieron representadas por una especie vegetal. Tres especies estuvieron presentes durante mayo, tres durante junio y 11 durante julio. Solo *B. ternifolia* estuvo presente durante los tres meses. La especie con más registros de flores fue *L. graveolens* (361 flores, 42.17% del total) seguida de *B. ternifolia* (359 flores, 41.93% del total), mientras que las especies con menos flores contabilizadas fueron *D. coccinea* y *L. laxiflora* (una flor cada una, 0.11% del total). El mes en que se contabilizaron más flores fue julio (600 flores, 70.09% del total).

Cuadro 2. Especies de plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes en un bosque de encino en la Reserva Privada Las Coas, Tlahuiltepa, Hidalgo, México. Se indica para cada mes el número de flores contabilizadas por especie vegetal en 98 áreas de 3 x 2 m cada una.

ESPECIE	ACRÓNIMO	FLORES POR MES			TOTAL
		MAYO	JUNIO	JULIO	
Familia Alstroemeriaceae					
<i>Bomarea</i> sp.	Bom sp	0	0	10	10
Familia Amaryllidaceae					
<i>Sprekelia formosissima</i>	Spr for	4	0	0	4
Familia Asteraceae					
<i>Dahlia coccinea</i>	Dah coc	0	0	1	1
Familia Bromeliaceae					
<i>Pitcairnia</i> sp.	Pit sp	6	0	0	6
Familia Campanulaceae					
<i>Lobelia laxiflora</i>	Lob lax	0	0	1	1
Familia Fabaceae					
<i>Canavalia</i> sp.	Can sp.	0	0	37	37
Familia Labiatae					
<i>Salvia</i> sp.	Sal sp.	0	0	50	50
Familia Malvaceae					
<i>Malvaviscus arboreus</i>	Mal arb	0	1	4	5
Familia Rubiaceae					
<i>Bouvardia ternifolia</i>	Bou ter	30	85	244	359
Familia Spigeliaceae					
<i>Spigelia longiflora</i>	Spi lon	0	0	12	12
Familia Verbenaceae					
<i>Lippia graveolens</i>	Lip gra	0	130	231	361
Sin identificar					
Especie 1	Esp 1	0	0	6	6
Especie 2	Esp 2	0	0	4	4
Total de flores		40	216	600	856

Estructura de la red

La red colibrí-planta-cóccido estuvo conformada por siete especies de colibríes, ocho especies de plantas y el grupo de los cóccidos. Se observaron 42 visitas de colibríes a flores o cóccidos, correspondientes a 15 interacciones distintas, de las 63 (7x9) interacciones posibles (Cuadro 3, Fig. 1). Las especies de colibríes que se registraron visitando un mayor número de especies de plantas o cóccidos fueron *L. amethystinus* (16 visitas a 2 recursos) e *H. leucotis* (14 visitas a 5 recursos), mientras que los cóccidos fueron el recurso que recibió más visitas de más especies de colibríes (19 visitas de cuatro especies de colibríes). La red

registró un patrón de anidamiento (NODF=28.81, WNODF=21.64, $P>0.05$) y de modularidad ($M=0.51$, $P>0.05$) no significativo (Cuadro 4). La categorización núcleo/periferia, cuando la red tuvo cóccidos, destacó a las siguientes especies de colibríes, cóccidos y plantas como parte del núcleo de la red, con el 100% de las asignaciones al azar: *L. amethystinus*, *H. leucotis*, *A. heloisa*, los cóccidos, *M. arboreus* y *B. ternifolia* (Cuadro 5).

Cuando eliminamos a los cóccidos de la matriz de interacciones, los colibríes cambiaron de posición dentro de la red, se recorrieron las especies plantas y una especie de colibrí, *A. heloisa*, y cuatro interacciones distintas desaparecieron (Fig. 1). La red se redujo a 14 interactuantes (seis especies de colibríes y ocho de plantas) estableciendo 23 visitas de colibríes a flores, correspondientes a 11 interacciones distintas (Fig. 2). El patrón de anidamiento (NODF=26.28, WNODF=18.22, $P>0.05$) y modularidad ($M=0.56$, $P>0.05$) se mantuvo no significativo (Cuadro 4). Las especies importantes para el sostenimiento de la red por formar parte de su núcleo cambiaron a: *L. amethystinus*, *H. leucotis*, *S. platycercus*, *M. arboreus*, *B. ternifolia* y *Bomarea* sp. (Cuadro 5).

Cuadro 3. Matriz de interacciones colibrí-planta-cóccido para un bosque de encino en la Reserva Privada Las Coas, Tlahuiltepa, Hidalgo, México. Los datos provienen de los meses de mayo, junio y julio del año 2017. Con ocho especies de plantas, una de cóccidos (filas), siete especies de colibríes (columnas) y 15 interacciones distintas. Los valores representan el número de veces que una interacción entre una especie de colibrí y una de planta o cóccido fue observada.

PLANTAS Y CÓCCIDOS	COLIBRÍES							TOTAL
	<i>Lampornis amethystinus</i>	<i>Hylocharis leucotis</i>	<i>Selasphorus platycercus</i>	<i>Atthis heloisa</i>	<i>Eugenes fulgens</i>	<i>Colibrí thalassinus</i>	<i>Lampornis clemenciae</i>	
Cóccidos	10	4		4	1			19
<i>Malvaviscus arboreus</i>	6	2						8
<i>Bouvardia ternifolia</i>		5	2			1		8
<i>Bomarea</i> sp.		2						2
<i>Lippia graveolens</i>			1					1
<i>Pitcairnia</i> sp.		1						1
<i>Spigelia longiflora</i>					1			1
<i>Penstemon barbatus</i>							1	1
<i>Dahlia coccinea</i>			1					1
TOTAL	16	14	4	4	2	1	1	42

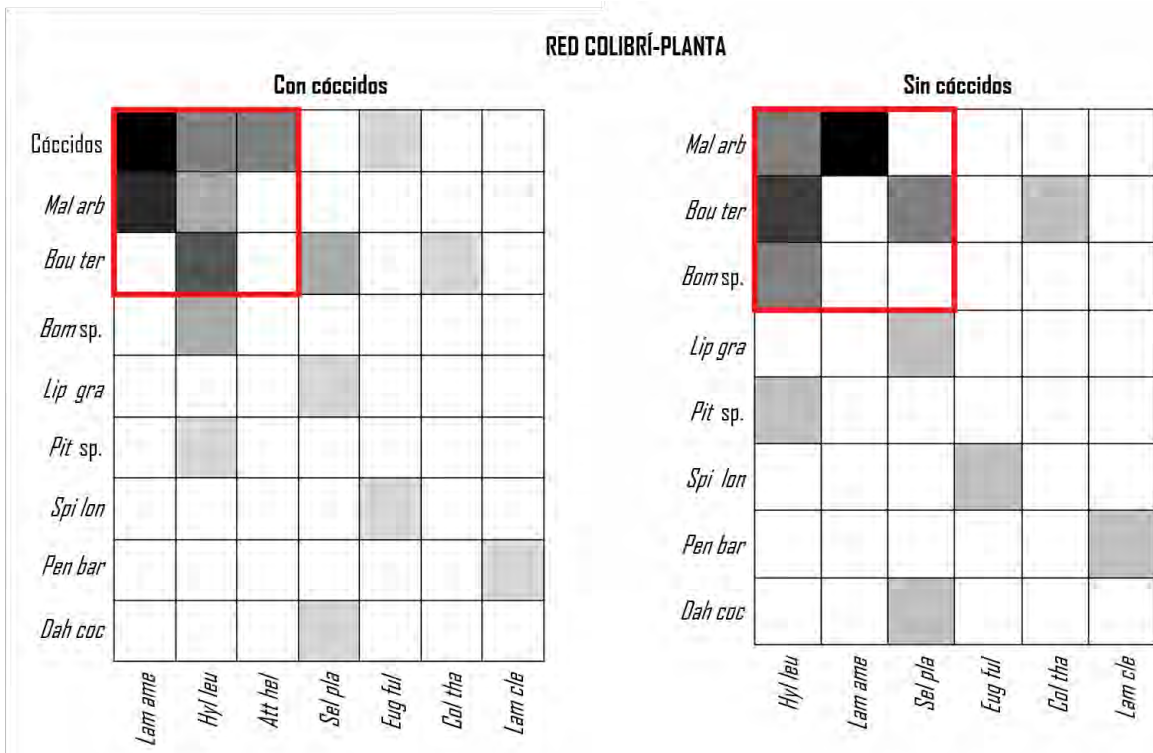


Figura 1. Matrices de interacciones colibrí-planta-cóccido (a la izquierda) y colibrí-planta (a la derecha) registradas en la Reserva Privada Las Coas, Tlahuiltepa, Hidalgo, México. Para ambas matrices, se visualizan las especies de plantas en las filas y las de colibríes en las columnas, indicando en escala de grises la intensidad de las interacciones observadas entre los dos grupos de interactuantes (más oscuro mayor número de interacciones llevas a cabo). Además, se muestran las especies clave encerradas en un recuadro rojo. Los acrónimos de cada especie se muestran en los Cuadros 1 y 2.

RED COLIBRÍ-PLANTA

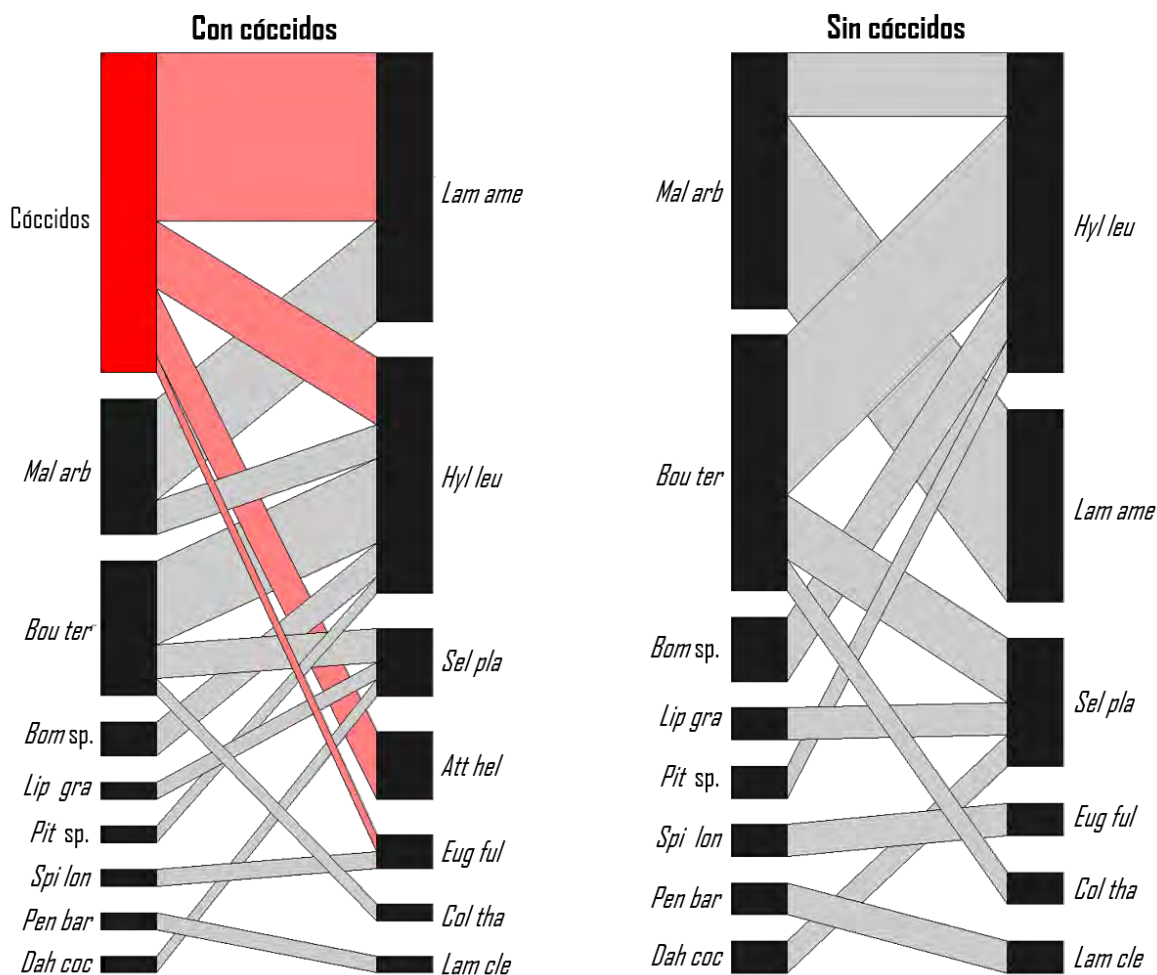


Figura 2. Red de interacciones colibrí-planta para un bosque de encino en la Reserva Privada Las Coas, Tlahuiltepa, Hidalgo, México. A la izquierda se muestra la red con presencia de cóccidos, y a la derecha la red con ausencia de estos. Las especies interactuantes tanto de colibríes como de plantas están representadas por recuadros negros, mientras que el grupo de los cóccidos es representado por un recuadro rojo; las interacciones entre ambos niveles tróficos (plantas y colibríes) se simbolizan por líneas grises. Los acrónimos de cada especie se muestran en los Cuadros 1 y 2.

Cuadro 4. Parámetros estructurales a nivel red para la red colibrí-planta-cóccido de un bosque de encino en la Reserva Privada Las Coas, Tlahuiltepa, Hidalgo, México.

MÉTRICAS A NIVEL RED	RED COLIBRÍ-PLANTA DE UN BOSQUE DE ENCINO	
	CON CÓCCIDOS	SIN CÓCCIDOS
Colibríes interactuantes	7	6
Plantas interactuantes	8	8
Interacciones distintas	15	11
Anidamiento (N)	30.99	22.87
NODF	28.81	26.28
WNODF	21.64	18.22
P(ce)	0.39	0.59
P(rc)	0.068	0.207
Modularidad (M)	0.51	0.56
P(ce)	0.26	0.21

Cuadro 5. Porcentaje de ocurrencia de cada especie dentro del núcleo o periferia (20 aleatorizaciones con UCINET) para la red colibrí-planta-cóccido de un bosque de encino en la Reserva Privada Las Coas, Tlahuiltepa, Hidalgo, México.

ESPECIES	RED COLIBRÍ-PLANTA DE UN BOSQUE DE ENCINO				
	CON CÓCCIDOS		SIN CÓCCIDOS		
	% en núcleo	% en periferia	% en núcleo	% en periferia	
COLIBRÍES	<i>Lampornis amethystinus</i>	100	0	100	0
	<i>Hylocharis leucotis</i>	100	0	100	0
	<i>Selasphorus platycercus</i>	0	100	100	0
	<i>Atthis heloisa</i>	100	0	-	-
	<i>Eugenes fulgens</i>	0	100	0	100
	<i>Colibri thalassinus</i>	0	100	0	100
	<i>Lampornis clemenciae</i>	0	100	0	100
PLANTAS	Cóccidos	100	0	-	-
	<i>Malvaviscus arboreus</i>	100	0	100	0
	<i>Bouvardia ternifolia</i>	100	0	100	0
	<i>Bomarea</i> sp.	0	100	90	10
	<i>Lippia graveolens</i>	0	100	0	100
	<i>Pitcairnia</i> sp.	0	100	0	100
	<i>Spigelia longiflora</i>	0	100	0	100
	<i>Penstemon barbatus</i>	0	100	0	100
	<i>Dahlia coccinea</i>	0	100	10	90

Simulación de extinción de especies

En general la red de interacciones colibrí-planta presenta valores de robustez más altos cuando están presentes los cóccidos que cuando no lo están (Cuadro 6). Ambas redes, con cóccidos y sin cóccidos, son más robustas cuando se eliminan especies de plantas que cuando se eliminan especies de colibríes. De igual forma, para ambas redes, la eliminación de especies aleatoria provocó una pérdida paulatina de especies interactuantes que se acelera cuando se pierde el 20% de especies (Figs. 3a y 4a), mientras que la eliminación de especies de la menos a la más conectada y de la más a la menos conectada incrementó la fragilidad de las redes, acelerándose cuando se pierde menos del 10% de las especies interactuantes (Figs. 3b, c y 4b, c).

Cuadro 6. Valores de robustez posteriores a la simulación de eliminación de especies según el escenario de eliminación aplicado a cada red de interacciones.

Red	Escenario de eliminación:	Robustez por extinción primaria de:	
		Plantas	Colibríes
Con cóccidos	Aleatoria	0.64	0.59
	Por grado (menos a más conectada)	0.49	0.43
	Por grado (más a menos conectada)	0.49	0.43
Sin cóccidos	Aleatoria	0.60	0.56
	Por grado (menos a más conectada)	0.48	0.42
	Por grado (más a menos conectada)	0.52	0.43

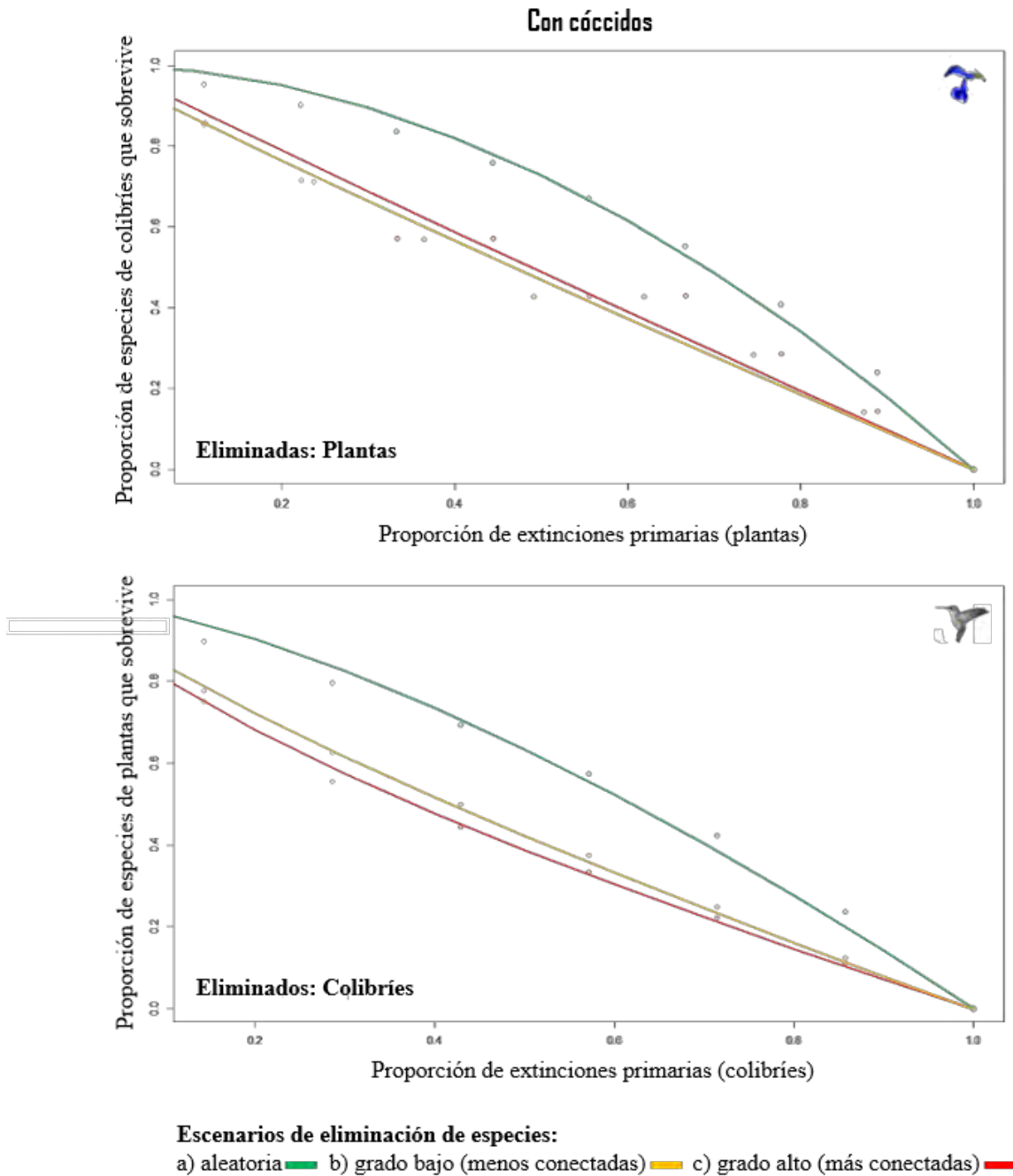


Figura 3. Curvas de extinción de una red colibrí-planta-cóccido para un bosque de encino en la Reserva Privada Las Coas, Tlahuiltepa, Hidalgo, México. Los datos provienen de los meses de mayo-julio del año 2017. Se muestra arriba la tolerancia de los colibríes a la eliminación de plantas y abajo la tolerancia de las plantas a la eliminación de colibríes bajo tres escenarios o secuencias de eliminación: a) aleatoria, b) por grado bajo y c) grado alto.

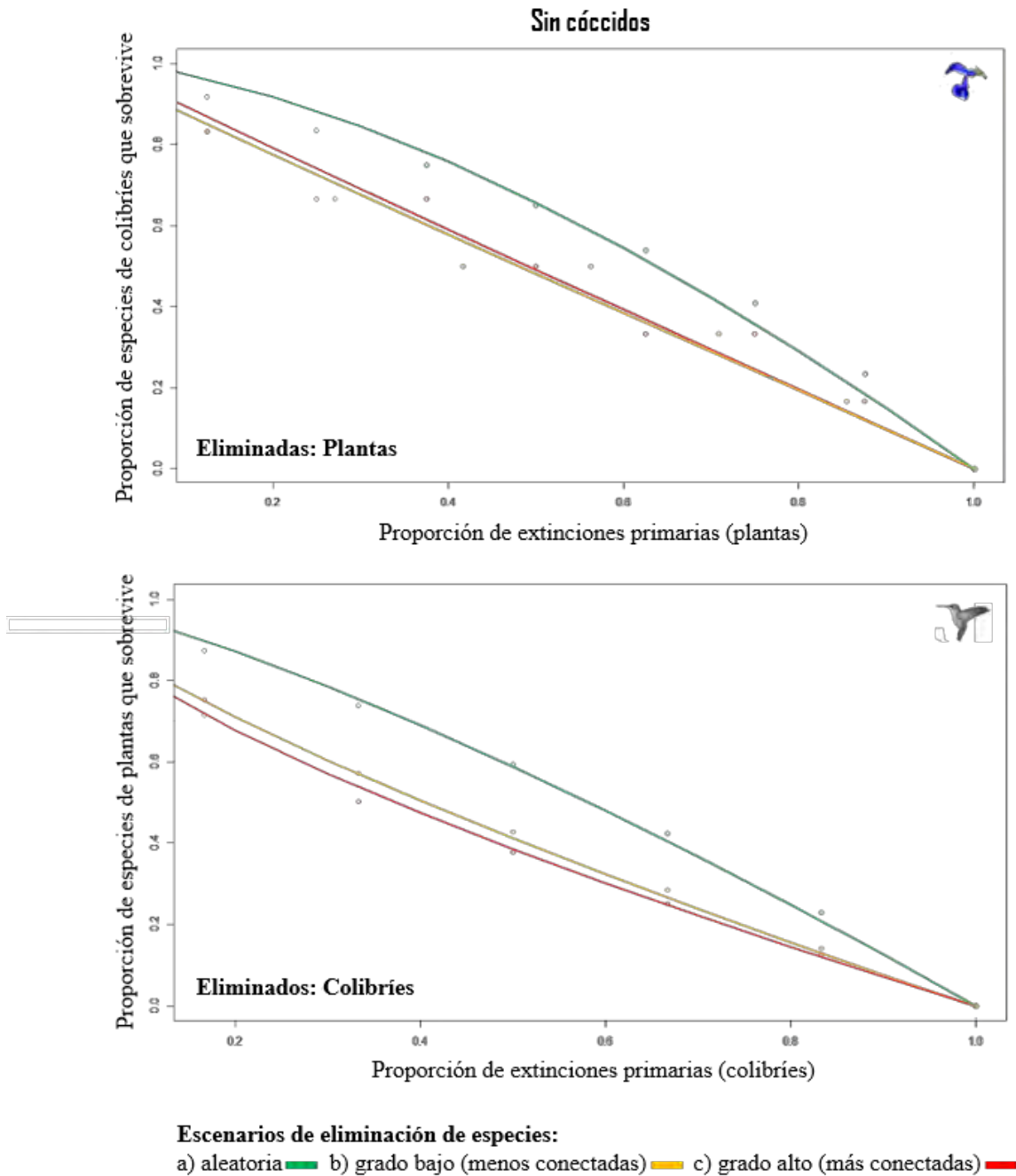


Figura 4. Curvas de extinción de una red colibrí-planta para un bosque de encino en la Reserva Privada Las Coas, Tlahuiltepa, Hidalgo, México. Los datos provienen de los meses de mayo-julio del año 2017. Se muestra arriba la tolerancia de los colibríes a la eliminación de plantas y abajo la tolerancia de las plantas a la eliminación de colibríes bajo tres escenarios o secuencias de eliminación: a) aleatoria, b) por grado bajo y c) grado alto.

DISCUSIÓN

En este capítulo se encontró que, en una red mutualista basada en plantas visitadas por colibríes, 1) la presencia de cóccidos no modifica la estructura de la red; 2) la red presenta valores de robustez más altos cuando están presentes los cóccidos que cuando no lo están; y 3) la eliminación de especies empezando por la menos y la más conectada hará que la fragilidad de la red se incremente. Esto ya que los cóccidos acapararon gran parte de las interacciones de la red convirtiéndose en un nodo clave para el mantenimiento de la misma.

La estructura de la red puede cambiar cuando están ausentes especies clave (Jordano et al., 2009). Las especies clave acaparan un gran número de las interacciones de la red (Montoya et al., 2001), como en este capítulo fue el caso de los cóccidos considerados como un nodo más en la red. Patrones importantes de la estructura como son el anidamiento y la modularidad pueden verse afectados y modificados debido a la ausencia de estas especies clave. Por ejemplo, para una red colibrí-planta de un bosque de niebla la ausencia de una especie clave de colibrí (i.e., *Eriocnemis mirabilis*), modificó el anidamiento de la red (Ramírez, 2013). Sin embargo, en nuestros resultados, a pesar de que el anidamiento fue menor y la modularidad fue mayor en la red sin cóccidos, tal como se esperaba, estos patrones no fueron significativos. En cambio, la ubicación de las especies en la red de interacciones si se vio modificada, cambiando con ella las especies clave. Por ejemplo, especies de colibríes como *S. platycercus* y de plantas como *Bomarea* sp. pasaron de ser periféricas en presencia de cóccidos a ser especies núcleo cuando los cóccidos no estuvieron presentes. Otras especies como *A. heloisa* se vieron más afectadas, puesto que al estar ausentes los cóccidos del sistema también lo estuvo esta especie, que no fue registrada visitando las flores de ninguna especie vegetal.

El recurso ofrecido por los cóccidos podría ser relevante cuando no están presentes flores en el ambiente o cuando la densidad de estas es baja, modificando así la estructura y robustez de la red de interacciones colibrí-planta. La red podría ser más robusta cuando están los cóccidos debido a que estos atraen el mayor número de visitas y especies de colibríes, convirtiéndose en un nodo con un gran número de conexiones (i.e., 19 visitas de colibríes a los cóccidos contra 8 visitas de colibríes a las plantas más visitadas). La robustez de la red dependerá de que los nodos muy conectados (i.e., cóccidos) desaparezcan después de los nodos pocos conectados (Montoya et al., 2001; Memmott, et al., 2004). Ya que si se eliminan selectivamente estos nodos (i.e., especies) más conectados, la red se manifestará enormemente frágil, fragmentándose primero en subredes desconectadas entre sí (Montoya et al., 2001) y colapsando finalmente. Por ejemplo, se ha reportado que para una red colibrí-planta de un bosque de niebla, la eliminación de aproximadamente el 20% de las especies de plantas más conectadas (8 de las 40 existentes) hace que desaparezcan el 20% de especies de colibríes, mientras que la eliminación del 20% de colibríes más conectados (3 de los 15 existentes) hace que desaparezca el 40% de plantas de la red (Ramírez, 2013). En este bosque de niebla, la eliminación de especies de colibríes con mayor número de enlaces (i.e., *Coeligena torquata* y *E. mirabilis*) hace que la red sea menos robusta y tienda a colapsar.

El recurso ofrecido por los cóccidos podría no ser relevante a lo largo del año. Aún cuando los cóccidos acapararon el mayor número de interacciones y visitas de la red estudiada (i.e., 4 interacciones distintas y 19 visitas), el recurso parece ser relativamente efímero,

aunque hasta el momento no se sabe si este recurso es constante durante todo el año o la mayor parte de él (se ha observado que los colibríes lo visitan más entre julio y septiembre; Ortiz-Pulido, R. com. pers.), o bien si está presente en cantidades y concentraciones similares al que ofrecen las flores durante el día. Se ha registrado a especies de colibríes como *H. leucotis* y *C. thalassinus* consumiendo 0.92 ± 0.06 y 1.11 ± 0.24 gotas/segundo de miel rocío, respectivamente (ambas especies visitaron 7 y 3 árboles infestados, respectivamente, en 130 minutos cada una; Loranca, 2011).

Por otra parte, el recurso que ofrecen los cóccidos puede estar limitado en su disponibilidad por cuestiones estructurales de los tubos anales. Por ejemplo, la exposición de los árboles a vientos y lluvia puede romper los filamentos, así como también pueden romperse cuando los insectos y aves forrajean en ellos (Gamper et al., 2011), dejando a los colibríes sin recursos. Aunque haya un recrecimiento de los filamentos rotos, a una tasa promedio de 4 mm por 24 horas, un tubo anal de longitud promedio (33.56 mm) tardaría hasta 7 días en reemplazarse (Gamper et al., 2011). Lo anterior podría representar una desventaja del recurso ofrecido por los cóccidos con respecto al que los colibríes pueden encontrar en las plantas con flores. En la zona, después del paso de un huracán, no se registraron tubos anales hasta después de cuatro meses en el año 2017, y fueron muy poco abundantes y no visitados por colibríes hasta cerca de seis meses después (Ortiz-Pulido, R. com. pers.).

Además, el volumen, cantidad y concentración de la mielada encontrada por un colibrí puede variar con el tiempo (Greenberg et al., 1993), dependiendo de varios factores. Por ejemplo, Lara et al. (2011) reportaron que los valores más altos de dichas medidas ocurren durante las primeras horas del día y van disminuyendo con el transcurso de las horas; por su parte Gamper et al. (2011) indicaron que la mielada presenta concentraciones más altas de azúcar cuando la humedad es baja y la temperatura alta. Esta producción puede diferir de la hecha por plantas, pues los cóccidos producen entre 0-2 μ l y 35-50 mg/ml de azúcar por individuo (Lara et al., 2011), mientras que el néctar de flores, de especies como *Penstemon roseus*, *Bouvardia ternifolia*, *Salvia elegans* y *Salvia mocinoi*, varía entre 0.5-6.5 μ l y 20-24 mg/ml de azúcar por flor (Lara, 2006). La disponibilidad puede ser semejante entre cóccidos y plantas, pues en las últimas las flores disponibles en una zona puede variar de 0 a miles en menos de cuatro días, en áreas de menos de 20 m² en ambientes xerófilos (Ortiz-Pulido, R. com. pers.), mientras que el número de cóccidos por árbol oscila entre 0 y 3,000 insectos escamadores (Lara et al., 2011).

A pesar de no ser un recurso constante en el ambiente, los cóccidos, como nodo clave, podrían proveer al sistema de estabilidad y resiliencia ante la desaparición de otros nodos. Esto es porque con cóccidos la eliminación de especies, sea aleatoria o por grado, da valores de robustez más altos que cuando están ausentes los cóccidos. Este patrón aparente debería ser investigado a futuro con trabajos experimentales. Debe ser considerado que la presencia de cóccidos provee a especies de colibríes, como *L. amethystinus* y *E. fulgens*, de recursos alimenticios importantes, ya que en ausencia de cóccidos estas especies solo fueron registradas visitando una especie vegetal.

Es importante destacar que una relación mutualista colibrí-cóccido puede favorecer un antagonismo cóccido-encino. Es decir, los colibríes, que por lo general mantienen

interacciones positivas con las plantas que visitan, al favorecer un mutualismo con un insecto pueden afectar a los encinos, disminuyendo su potencial como mutualistas. De la misma forma, al estar el cóccido presente y atraer a los colibríes, estos podrían “desatender” sus territorios de plantas ornitofílicas y disminuir su potencial servicio como polinizadores.

CONCLUSIONES

En este capítulo analizamos la estructura y robustez de una red de interacciones colibrí-planta ante la presencia y ausencia de cóccidos. La red de interacciones colibrí-planta para un bosque de encino no tuvo una estructura anidada ni modular, independientemente de la presencia o ausencia de cóccidos. La red estuvo conformada por siete especies de colibríes, ocho especies de plantas y el grupo de los cóccidos, quienes establecieron 15 interacciones distintas. La red, tanto cuando estuvieron o no los cóccidos, fue menos robusta cuando se eliminaron especies de colibríes que cuando se eliminaron especies de plantas. Bajo el patrón de extinción de especies de grado alto (i.e., de la más a la menos conectada) la red fue menos robusta. En trabajos futuros sería conveniente determinar experimentalmente si estos patrones se mantienen.

LITERATURA CITADA

- Almeida-Neto, M. y W. Ulrich. 2010. A straightforward computational approach for quantifying nestedness using abundance data. *Environmental Modelling and Software*, 26(2): 173-178
- Bach, C. E. 1991. Direct and indirect interactions between ants (*Pheidole megacephala*), scales (*Coccus viridis*) and plants (*Pluchea indica*). *Oecologia*, 87: 233-239
- Bascompte, J. y P. Jordano. 2006. The structure of plant-animal mutualistic networks. In: M. Pascual y J. A. Dunne (eds.). *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs*. Oxford University Press. Oxford, UK. 143-159 p.
- Beggs, JR. y D. A. Wardle. 2006. Keystone species: Competition for honeydew among exotic and indigenous species. In: Allen, R.B., Lee WG (eds.). *Ecological Studies*. Vol. 186. *Biological Invasions in New Zealand*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 281-294 p.
- Bibby, C. J., N. D. Burgess y D. A. Hill. 1992. *Bird census techniques*. Academic Press, London. UK. 257 p.
- Blüthgen, N. y K. Fiedler. 2004. Competition for composition: lessons from nectar-feeding ant communities. *Ecology*, 85: 1479-1485
- Borgatti, S. P., M. G. Everett y L. C. Freeman. 2002. *Ucinet for Windows: Software for Social Network Analysis*. Harvard, MA: Analytic Technologies. Disponible en: <http://www.analytictech.com/>
- Dormann, C. F., B. Gruber y R Group. 2009. Package “Bipartite”: visualizing bipartite networks and calculating some ecological indices. R Statistical Software. Disponible en: <http://cran.r-project.org/bin/windows/base/old/2.15.2/>
- Edwards, EP. 1982. Hummingbirds feeding on an excretion produced by scale insects. *Condor*, 84: 122.
- Gamper, H. A. y S. Koptur. 2010. Honeydew foraging by birds in tropical montane forests and pastures of Mexico. *Journal of tropical ecology*, 26: 335-341
- Gamper, H. A., S. Koptur, J. García-Franco y A. S. Plata. 2011. Alteration of forest structure modifies the distribution of scale insect, *Stigmacoccus garmilleri*, in Mexican tropical montane cloud forests. *Journal of insect science*, 11: 1-14
- Greenberg, R., C. M. Caballero y P. Bichier. 1993. Defense of homopteran honeydew by birds in the mexican highlands and other warm temperate forests. *Oikos*, 68: 519-524
- Guimaraes, P. R. y P. Guimaraes. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software*. 21: 1512-1513. Disponible en: <http://www.guimaraes.bio.br/soft.html>
- Howell, S. N. G. 2002. *Hummingbirds of North America. The Photographic Guide*. Princeton University Press, Princeton, N. J., EUA. 232 p.
- Jirón, L. F. y S. Salas. 1975. Simbiosis entre “cochinillas de cola” (Coccoidea: Margarodidae) y otros insectos. *Brenesia*, 5: 67-71
- Jordano, P., D. Vázquez y J. Bascompte. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En: R. Medel, M. Aizen y R. Zamora (eds.). *Ecología y evolución de interacciones planta animal*. Primera edición. Editorial Universitaria, S.A. Santiago de Chile. 17-41 p.
- Koster, F. y H. Stoewesand. 1973. Schildläuse als Honigtaulieferaten für and insekten. *Bonner zoologische beitraege*, 24: 15-23

- Lara, C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience*, 13: 23-29
- Lara, C., Martínez-García, V., Ortiz-Pulido, R., Bravo-Cadena, J., Loranca, S. y Cordobá-Aguilar, A. 2011. Temporal—spatial segregation among hummingbirds foraging on honeydew in a temperate forest in Mexico. *Current Zoology*, 57: 56-62.
- Latta, S. C., H. A. Gamper y J. R. Tietz. 2001. Revising the convergence hypothesis of avian use of honeydew: evidence from Dominican subtropical dry forest. *Oikos*, 93: 250-259
- Loranca, S. J. B. 2011. Interacción de tercer nivel (*Quercus-Stigmacoccus-ave*) en el municipio de Tlahuiltepa, Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura, Universidad de las Américas- Puebla. Puebla, México. 57 p.
- Marquitti, F. M. D., P. R. Guimaraes Jr., M. M. Pires y L. F. Bittencourt. 2012. Modular: Software for the autonomous computation of modularity in large network sets. Versión Alfa 0.1 Disponible en: <http://sourceforge.net/projects/programmodular>
- Memmott, J., N. M. Waser y M. V. Price. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *The Royal Society*, 271: 2605-2611
- Montoya, J. M., R. V. Solé y M. A. Rodríguez. 2001. La arquitectura de la naturaleza: complejidad y fragilidad en redes ecológicas. *Ecosistemas*, 10: 1-14
- Ortiz-Pulido, R., V. Martínez-García y J. Bravo-Cadena. 2005. Colibríes, Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo y Dirección de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán. Pachuca, Hidalgo, México. 16 p.
- Ortiz-Pulido, R., E. Mauricio-López, V. Martínez-García y J. Bravo-Cadena. 2008. ¿Sabes quién vive en el Parque Nacional El Chico? Colibríes. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Secretaría de Educación Pública y Dirección del Parque Nacional El Chico. Pachuca, Hidalgo, México. 20 p.
- Paton, D. C. 1980. The importance of manna, honeydew, and lerp in the diets of honeyeaters. *Emu*, 80: 213-226
- Ramírez, M. B. B. 2013. Redes de interacción mutualista colibrí-flor en el Parque Nacional Natural Munchique: ¿La pérdida de un colibrí endémico y en peligro crítico de extinción, acarrea el colapso del sistema? Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 96 p.
- Ramírez-Bautista, A., P. Octavio-Aguilar, A. Sánchez-González, R. Ortiz-Pulido, C. S. Berriozabal-Islas, N. M. Gutiérrez-Arroyo, J. L. Reyes-Ortiz, J. Favela-Mesta, J. D. Lara-Tufiño, M. Gutiérrez-Lozano y R. Hernández-Austria. 2017. Aprendiendo biodiversidad a partir de una expedición biológica a Tlahuiltepa, Hidalgo, México. *Herreriana*, 2017(2): 17-24
- Reichholf, H. y J. Reichholf. 1973. “Honigttau” der Braccatinga-Schildlaus als Winternahrung für kolibris (Trochilidae) in Süd-Brasilien. *Bonner zoologische beitraege*, 24: 7-14
- Williamson, S. L. 2001. A Field Guide to Hummingbirds of North America (Peterson Field Guide Series). New York, Houghton Mifflin Company, Boston, M.A.

CAPÍTULO V

Discusión general

DISCUSIÓN GENERAL

Detectar la pérdida de una interacción puede ser más difícil de notar que la extinción de una especie (Ramírez, 2013). Los resultados de este estudio se basan en la eliminación de especies de diferentes niveles tróficos siguiendo distintas secuencias de eliminación, y su repercusión en la estructura y robustez de las redes analizadas, esto ha llevado a ubicar la extinción de interacciones. A pesar de haber obtenido un inventario de interacciones bastante robusto (e.g., 87.47% para la primer red colibrí-planta analizada, Capítulo II) seguramente no se han observado todas las interacciones posibles entre ambos niveles tróficos, tal vez porque son interacciones prohibidas (sensu Jordano et al., 2009; Vizentin-Bugoni et al., 2014) o porque ya se extinguieron. En el futuro sería conveniente involucrar el trabajo conjunto de grupos multidisciplinarios de investigadores que colaboren en el estudio de las redes mutualistas (Thompson, 2002), lo que facilitaría entender más si los patrones detectados aquí son constantes en la naturaleza.

Los resultados del presente estudio han permitido definir cómo funcionan las redes de interacción colibrí-planta ante la pérdida de especies bajo diferentes condiciones y con distintos grupos de organismos involucrados (i.e., plantas, colibríes, insectos y cóccidos). Todo lo anterior podría ser útil para establecer estrategias de conservación de especies importantes en el mantenimiento de redes ecológicas, que en el caso actual parecen ser los colibríes.

Los resultados obtenidos en este trabajo indican que la robustez de las redes de interacción colibrí-planta dependerá de la secuencia de eliminación de especies aplicada y el nivel trófico que se elimine de la red de interacciones. Parecen existir algunos patrones, por ejemplo, la extinción de grado alto (Capítulos II al III), la eliminación de especies animales (Capítulo III) y la eliminación de especies de colibríes (Capítulos II y III) hace que las redes sean más frágiles, mientras que la presencia de mutualistas externos que forman parte del núcleo de la red (e.g., cóccidos; Capítulo IV) no modifica la estructura y robustez de la misma. Esto lleva a pensar que es posible que a través de este trabajo se hallan encontrado cuatro patrones.

Primer patrón: Extinción de grado alto

En este trabajo fue claro que la extinción de grado alto (i.e., empezando por las especies más conectadas) afecta más la robustez que otros tipos de extinción. Esto se ajusta a lo reportado por Memmott y colaboradores (2004), quienes reportaron que la eliminación de especies más conectadas hace que la red sea menos robusta a la pérdida secundaria de especies animales o vegetales. Este patrón ha sido corroborado por varios autores para diferentes tipos de redes mutualistas (i.e., de polinización y de frugivoría; Castaño, 2009; Palacio, 2014; Ramírez, 2013; Santamaría y Méndez, 2013; Dáttilo et al., 2016; Ramos-Robles et al., 2018).

Las especies más conectadas en las redes analizadas fueron *Bouvardia ternifolia* (matorral xerófilo; Capítulo II) *Hylocharis leucotis* (bosque de oyamel; Capítulo III), y los cóccidos (bosque de encino; Capítulo IV). La pérdida de estas especies determinaría no solo la pérdida secundaria de especies animales o vegetales, sino también la pérdida de un alto

porcentaje de interacciones, esto es 32.47% de las interacciones para la red del matorral xerófilo (si *B. ternifolia* es eliminada), 21.31% de las interacciones para la red del bosque de oyamel (si *H. leucotis* es eliminado), y 45.23% de las interacciones para la red del bosque de encino (si son eliminados los cóccidos). Además de lo anterior, se registró que la eliminación de las especies más conectadas afecta la estructura anidada de las redes, provocando así mayor cantidad de extinciones secundarias y determina la robustez de las redes (Memmott et al., 2004; Ramírez, 2013). Esto último puede observarse en las curvas de extinción, que son más pronunciadas, y los valores de robustez, que son menores, al compararlos con los otros dos escenarios de extinción (i.e., aleatoria y grado bajo).

Segundo patrón: Extinción de especies animales

En diversas partes de este estudio fue claro que la eliminación de las especies animales afecta en mayor medida la robustez de las redes que la eliminación de plantas. La pérdida de especies animales en las redes mutualistas, es decir, de polinizadores, podría tener efectos negativos en la reproducción de plantas en dichos sistemas (Eckert et al., 2010), pues se podría limitar la propagación y diversidad genética de las plantas. De ocurrir esto, se modificaría la estructura y robustez de las redes polinizador-planta, y entonces las redes podrían tender a tener una estructura más modular (en vez de anidada) y presentar sub-redes desconectadas entre sí, lo que haría que el sistema fuera menos robusto ante la pérdida de especies.

Por otra parte, la disponibilidad reducida de polinizadores podría también afectar la diversidad de las plantas. Esto es porque se ha encontrado que la diversidad está relacionada con el éxito reproductivo (Albrech et al., 2012). El mecanismo no es bien entendido, pero se cree que la diversidad de las comunidades de polinizadores mejora el éxito de la polinización de las plantas mediante una combinación de complementariedad de nicho (Albrech et al., 2012).

Tercer patrón: Extinción de colibríes

Los resultados de los Capítulos II y III indican que la pérdida de colibríes hará la red de interacciones menos estable que la pérdida de especies vegetales. Esto ya había sido reportado antes para una red colibrí-planta en un bosque mesófilo (Ramírez, 2013) y había sido sugerido para redes colibrí-planta en diferentes ambientes de un área natural protegida (Martínez-García y Ortiz-Pulido, 2014). En la naturaleza, la disminución de riqueza y disponibilidad de colibríes podría darse como resultado de la pérdida y fragmentación del hábitat (Hadley et al., 2017), e inclusive de cambios ambientales como incrementos o disminución de la temperatura (Díaz-Valenzuela y Ortiz-Pulido, 2011).

La pérdida de colibríes en el futuro podría verse incrementada por factores antropocéntricos. Por ejemplo, se ha reportado que la deforestación tropical y la reducción de los parches remanentes de vegetación afectan negativamente la riqueza de colibríes (Hadley et al., 2017). Desafortunadamente ambos factores se presentan en muchos de los ambientes que estos animales habitan.

Cuarto patrón: Estructura asimétrica y anidamiento

Los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que la estructura asimétrica y el anidamiento de las redes mutualistas están relacionados con la robustez de las mismas (Castaño, 2009). Aparentemente la asimetría favorece la persistencia de las especies en la comunidad al reducir la probabilidad de extinciones en cascada (Bascompte et al., 2006). Por su parte, el anidamiento permite que el sistema sea más redundante, de tal manera que, si una interacción se pierde, puede ser reemplazada por otras que disminuyan este daño, lo que hace al sistema más tolerante a la extinción de especies (Memmott et al., 2004). Ahora bien, otros investigadores (Memmott et al., 2004; Bascompte et al., 2006) han indicado que la pérdida de especies, la fragmentación del hábitat y los cambios ambientales afectan la robustez de las redes mutualistas, y que esto ocurre porque se modifican la estructura asimétrica y el anidamiento de las mismas.

El anidamiento (i.e., las especies generalistas interactúan entre ellas), por su parte, se relaciona con la robustez de las redes, ya que parece que este patrón les confiere estabilidad ante la pérdida de especies (Memmott et al., 2004; Bascompte y Jordano, 2008). En nuestros resultados las redes fueron significativamente anidadas, salvo en el caso de las redes con presencia y ausencia de cóccidos (Capítulo IV). Este anidamiento les permitió a las redes estudiadas ser más robustas ante los efectos de la eliminación de especies al azar y por grado bajo, pero no por grado alto.

LITERATURA CITADA

- Albrecht, M., B. Schmid, Y. Hautter y C. B. Mueller. 2012. Diverse pollinator communities enhance plant reproductive success. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 279: 4845-4852
- Bascompte, J., P. Jordano y J. M. Olesen. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312: 431-433
- Bascompte, J. y P. Jordano. 2008. Redes mutualistas de especies. *Investigación y ciencia*, 384: 50-59
- Castaño, S. J. H. 2009. Murciélagos frugívoros y plantas quiropterocoras: descubriendo la estructura de sus interacciones mutualistas en una selva semi-caducifolia. Trabajo especial de grado, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 52 p.
- Dáttilo, W., N. Lara-Rodríguez, P. Jordano, P. R. Guimaraes Jr., J. N. Thompson, R. J. Marquis, L. P. Medeiros, R. Ortiz-Pulido, M. A. Marcos-García y V. Rico-Gray. 2016. Unravelling Darwin's entangled bank: architecture and robustness of mutualistic networks with multiple interaction types. *Proceedings of the Royal Society B*, 20161564
- Díaz-Valenzuela, R. y R. Ortiz-Pulido. 2011. Effects of a snowstorm event on the interactions between plants and hummingbirds: fast recovery of spatio-temporal patterns. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82: 1243-1248
- Eckert, C. G., S. Kalisz, M. A. Geber, R. Sargent, E. Elle, P. O. Cheptou, C. Goodwillie, M. O. Johnston, J. K. Kelly, D. A. Moeller, E. Porcher, R. H. Ree, M. Vallejo-Marin y A. A. Winn. 2010. Plant mating systems in a changing world. *Trends in Ecology and Evolution*, 25: 35-43
- Hadley, A. S., S. J. K. Frey, W. R. Douglas y M. G. Betts. 2017. Forest fragmentation and loss reduce richness, availability, and specialization in tropical hummingbird communities. *Biotropica*, 0: 1-10
- Jordano, P., D. Vázquez y J. Bascompte. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En: R. Medel, M. Aizen y R. Zamora (eds.). *Ecología y evolución de interacciones planta animal*. Primera edición, Editorial Universitaria, S.A. Santiago de Chile. 17-41 p.
- Martínez-García, V. y R. Ortiz-Pulido. 2014. Redes mutualistas colibrí-planta: comparación en dos escalas espaciales. *Ornitología neotropical*, 25: 273-289
- Memmott, J., N. M. Waser y M. V. Price. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *The Royal Society*, 271: 2605-2611
- Palacio, R. D. A. 2014. Estructura de la red de interacciones mutualistas entre plantas y aves frugívoras en el bosque nublado de San Antonio –Km 18, Valle del Cauca. Trabajo de grado. Universidad Icesi, Facultad de Ciencias Naturales, Departamento de Ciencias Biológicas. Santiago de Cali. 41 p.
- Ramírez, M. B. B. 2013. Redes de interacción mutualista colibrí-flor en el Parque Nacional Natural Munchique: ¿La pérdida de un colibrí endémico y en peligro crítico de extinción, acarrea el colapso del sistema? Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 96 p.
- Ramos-Robles, M., E. Andresen y C. Díaz-Castelazo. 2018. Modularity and robustness of a plant-frugivore interaction network in a disturbed tropical forest. *Ecoscience*, 25(2): 1-14

- Santamaría, S. y M. Méndez. 2013. Cómo conservar las interacciones entre polinizadores y plantas en ecosistemas de alta montaña con ayuda de la teoría de redes complejas. En: Organismo autónomo de Parques Nacionales (eds.). Proyectos de investigación en parques nacionales: convocatoria 2009-2012. 111-122 p.
- Thompson, J. N. 2002. Plant-animal interactions: future directions. In: C. M. Herrera y O. Pellmyr (eds.). Plant-animal interactions. An evolutionary approach, Oxford, U. K.: Blackwell. 236-247 p.
- Vizentin-Bugoni, J., P. K. Maruyama y M. Sazima. 2014. Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird-plant network. Proceedings the Royal of Society, B Biological Sciences, 281: 20132397

ANEXO 1. Especies registradas de 2003 a 2016 en un matorral xerófilo cercano a la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México (Arregui, 2004; Mauricio-López, 2005; Díaz-Valenzuela, 2008; Ortiz-Pulido y Vargas-Licona, 2008; Vargas-Licona, 2010; Márquez-Luna, 2014; Ortiz-Pulido et al., datos no publicados). Se indica la presencia de especies para dos sitios separados por 3.5 km, Azoyatla y El Gigante Dormido.

FAMILIA	ESPECIE	SITIO	
		Azoyatla	El Gigante Dormido
Colibríes			
Troquillidae	<i>Colibri thalassinus</i>		X
	<i>Hylocharis leucotis</i>	X	X
	<i>Cynanthus latirostris</i>	X	X
	<i>Calothorax lucifer</i>	X	X
	<i>Lampornis clemenciae</i>	X	X
	<i>Eugenes fulgens</i>	X	X
	<i>Archilochus colubris</i>	X	X
	<i>Stellula calliope</i>		X
	<i>Selasphorus platycercus</i>	X	X
	<i>Selasphorus rufus</i>	X	X
	<i>Selasphorus sasin</i>		X
	Número de especies	8	11
Plantas			
Agavaceae	<i>Agave</i> sp.	X	X
Amaryllidaceae	<i>Sprekelia formosissima</i>	X	X
Boraginaceae	<i>Macromeria pringlei</i>		X
Cactaceae	<i>Cylindropuntia</i> sp.		X
	<i>Opuntia imbricata</i>	X	X
	<i>Opuntia</i> sp.	X	X
Caryophyllaceae	<i>Silene laciniata</i>		X
Convolvulaceae	<i>Ipomoea stans</i>		X
Lamiaceae	<i>Prunella vulgaris</i>		X
	<i>Salvia amarissima</i>	X	X
	<i>Salvia chamaedryoides</i>	X	X
	<i>Salvia elegans</i>		X
	<i>Salvia melissodora</i>	X	
	<i>Salvia microphylla</i>		X
	<i>Salvia patens</i>	X	X
	<i>Salvia prunelloides</i>		X
	<i>Scutellaria caerulea</i>		X
	<i>Stachys coccinea</i>		X
	<i>Stachys</i> sp.		X
Leguminosae	<i>Calliandra grandiflora</i>		X

o Fabaceae	<i>Eysenhardtia polystachya</i>		X
Lentibulariaceae	<i>Pinguicula moranensis</i>		X
Loganiaceae	<i>Spigelia longiflora</i>		X
Lythraceae	<i>Cuphea aequipetala</i>		X
	<i>Cuphea procumbens</i>		X
Onagraceae	<i>Fuchsia microphylla</i>		X
	<i>Oenothera</i> sp.		X
Polemoniaceae	<i>Loeselia mexicana</i>		X
Rubiaceae	<i>Bouvardia longiflora</i>		X
	<i>Bouvardia ternifolia</i>	X	X
Scrophulariaceae	<i>Castilleja moranensis</i>		X
	<i>Castilleja tenuiflora</i>	X	X
	<i>Lamourouxia dasyantha</i>		X
	<i>Lamourouxia multifida</i>		X
	<i>Penstemon barbatus</i>		X
	<i>Penstemon campanulatus</i>		X
Solanaceae	<i>Penstemon roseus</i>		X
	<i>Nicotiana glauca</i>		X
16	Número de especies	10	37

ANEXO 2. Fenología de las especies interactuantes en la red mutualista colibrí-planta en dos sitios (Azoyatla y El Gigante Dormido) de un matorral xerófilo cercano a la Ciudad de Pachuca de Soto, Hidalgo, México. Se muestran en recuadros negros los meses y los años en que las especies han sido observadas en ambos sitios (no todos los años se hicieron muestreos).

Colibríes	MESES												AÑOS									
	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	2003	2004	2005	2006	2007	2008-2011	2012	2013	2014	2015
<i>Colibri thalassinus</i>																						
<i>Hylocharis leucotis</i>																						
<i>Cynanthus latirostris</i>																						
<i>Calothorax lucifer</i>																						
<i>Lampornis clemenciae</i>																						
<i>Eugenes fulgens</i>																						
<i>Archilochus colubris</i>																						
<i>Stellula calliope</i>																						
<i>Selasphorus platycercus</i>																						
<i>Selasphorus rufus</i>																						
<i>Selasphorus sasin</i>																						
Plantas																						
<i>Agave</i> sp.																						
<i>Sprekelia formosissima</i>																						
<i>Macromeria pringlei</i>																						
<i>Cylindropuntia</i> sp.																						
<i>Opuntia imbricata</i>																						
<i>Opuntia</i> sp.																						
<i>Silene laciniata</i>																						
<i>Ipomoea stans</i>																						
<i>Prunella vulgaris</i>																						
<i>Salvia amarissima</i>																						
<i>Salvia chamaedryoides</i>																						
<i>Salvia elegans</i>																						
<i>Salvia melissodora</i>																						

<i>Salvia microphylla</i>					
<i>Salvia patens</i>					
<i>Salvia prunelloides</i>					
<i>Scutellaria caerulea</i>					
<i>Stachys coccinea</i>					
<i>Stachys</i> sp.					
<i>Calliandra grandiflora</i>					
<i>Eysenhardtia polystachya</i>					
<i>Pinguicula moranensis</i>					
<i>Spigelia longiflora</i>					
<i>Cuphea aequipetala</i>					
<i>Cuphea procumbens</i>					
<i>Fuchsia microphylla</i>					
<i>Oenothera</i> sp.					
<i>Loeselia mexicana</i>					
<i>Bouvardia longiflora</i>					
<i>Bouvardia ternifolia</i>					
<i>Castilleja moranensis</i>					
<i>Castilleja tenuiflora</i>					
<i>Lamourouxia dasyantha</i>					
<i>Lamourouxia multifida</i>					
<i>Penstemon barbatus</i>					
<i>Penstemon campanulatus</i>					
<i>Penstemon roseus</i>					
<i>Nicotiana glauca</i>					