



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO**

---

---

**INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA**

**ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA**

**LICENCIATURA EN BIOLOGÍA**

**SUB-RED DE INTERACCIONES COLIBRÍ-PLANTA  
EN EL PARQUE NACIONAL LOS MÁRMOLES,  
HIDALGO, MÉXICO**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
LICENCIADO EN BIOLOGÍA**

**P R E S E N T A**

**ERIKA GUZMÁN ARIAS**

**DIRECTOR DE TESIS:**

**DR. RAÚL ORTIZ PULIDO**



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO**  
**INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA**  
**LICENCIATURA EN BIOLOGÍA**

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

**PRESENTE**

Por este conducto le comunico que el Jurado asignado al pasante de Licenciatura en Biología Erika Guzmán Arias, quien presenta el trabajo recepcional de tesis intitulado **"Sub-red de interacciones colibrí-planta en el Parque Nacional los Mármoles, Hidalgo, México"**, después de revisarlo en reunión de sinodales ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Jurado:

- PRESIDENTE: Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega
- PRIMER VOCAL: M. en C. Manuel González Ledesma
- SEGUNDO VOCAL: Dr. Raúl Ortiz Pulido
- TERCER VOCAL: Dr. Ignacio Esteban Castellanos Sturemark
- SECRETARIO: Dr. Numa Pompilio Pavón Hernández
- PRIMER SUPLENTE: Dra. Iriana Leticia Zuria Jordan
- SEGUNDO SUPLENTE: Dr. Arturo Sánchez González



Sin otro particular, reitero a usted la seguridad de mi más atenta consideración.

**ATENTAMENTE**  
**"AMOR, ORDEN Y PROGRESO"**  
 Mineral de la Reforma, Hidalgo a 14 de septiembre de 2015

**Dra. Sylvia Martínez Hernández**  
 Responsable de Titulaciones de la Licenciatura en Biología



c.c.p. Archivo



Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería,  
 Carretera Pachuca - Tulancingo Km. 4.5, Ciudad del Conocimiento,  
 Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, C.P. 42184  
 Tel. +52 771 7172000 exts 2532, Fax 2109



*A mis padres, que me criaron y educaron, y me enseñaron el sentido  
de la responsabilidad y el amor... y me hicieron lo que soy.  
Mi gratitud eterna.*

*A mi hermano, por ser ejemplo vivo de perseverancia y fortaleza.  
Mi admiración y orgullo siempre.*

*A Jacob, mi compañero, mi amigo, mi amor, por haberme robado el corazón.  
Por ser para mí, como las alas son a las aves.  
Siempre he de amarte.*

*A Lolita, mi Amazona, mi compañera emplumada, mi mejor amiga  
por ser el origen y la fuente de mi gusto por las aves.  
Aquí para ti siempre.*

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Dr. Raúl Ortiz Pulido por dirigir y financiar esta investigación, por su apoyo y guía permanente en el mundo de la ciencia. Mil gracias.

A los miembros del Comité Tutorial, Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega, Dr. Numa Pompilio Pavón Hernández, M. en C. Manuel González Ledesma, Dr. Ignacio Esteban Castellanos Sturemark, Dra. Iriana Leticia Zuria Jordan y al Dr. Arturo Sánchez González, por sus valiosos comentarios que enriquecieron y mejoraron el documento.

A la dirección del Parque Nacional Los Mármoles, en especial al Lic. Marco Antonio Soto García y al Biol. Jorge Ivan Ángeles Escudero, por los permisos y facilidades otorgadas para realizar este trabajo.

A los brigadistas del Parque Nacional Los Mármoles, especialmente al Sr. Cornelio Rojo y a su familia, por el apoyo constante y el hospedaje en cada salida.

A la Dra. Vanessa Martínez García por sus valiosos comentarios, ayuda con el programa R y apoyo en campo.

Al M. en C. Manuel González Ledesma por su valiosa ayuda con la identificación de las especies de plantas.

A mis compañeros, Edgar Chávez González, Omar Larios Lozano, José Luis Marcos Balbuena, Rafael Aguirre Zárate, Iris Coiffier y Betty Roldan Valencia por su compañía y apoyo en campo.

## ÍNDICE

RESUMEN .....	iv
INTRODUCCIÓN .....	1
ANTECEDENTES .....	5
JUSTIFICACIÓN .....	9
OBJETIVOS .....	11
Objetivo general .....	11
Objetivos particulares.....	11
MÉTODO .....	12
Área de estudio.....	12
Trabajo de campo.....	15
Análisis de datos .....	16
RESULTADOS .....	23
Colibríes .....	23
Plantas .....	27
Interacciones .....	33
DISCUSIÓN.....	47
Identificación de especies participantes y similitud con otros sitios.....	47
Especies clave y comparación con otros sitios .....	49
Características estructurales de las sub-redes de interacción y comparación con sitios similares .....	52
Limitaciones del trabajo.....	55
CONCLUSIONES.....	58
LITERATURA CITADA.....	59

## ÍNDICE DE CUADROS

CUADRO 1. Registros de especies de colibríes en tres tipos de vegetación en el PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014.....	23
CUADRO 2. Registros de especies de colibríes en el bosque de pino-encino en el PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014.....	26
CUADRO 3. Registros de especies de colibríes en el bosque de encino 1 (húmedo) en el PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014.....	26
CUADRO 4. Registros de especies de colibríes en el bosque de encino 2 (seco) en el PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014.....	26
CUADRO 5. Especies de plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes en tres tipos de vegetación en el PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014.....	27
CUADRO 6. Riqueza mensual de especies de plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes en tres tipos de vegetación en el PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014 .....	32
CUADRO 7. Registros de visitas a plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes en el bosque de pino-encino en el PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014.....	32
CUADRO 8. Registros de visitas a plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes en el bosque de encino 1 (húmedo) en el PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014....	33
CUADRO 9. Registros de visitas a plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes en el bosque de encino 2 (seco) en el PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014 .....	33
CUADRO 10. Matriz de interacciones colibrí-planta para el PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014.....	35
CUADRO 11. Matriz de interacciones colibrí-planta para el bosque de pino-encino del PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014.....	36
CUADRO 12. Matriz de interacciones colibrí-planta para el bosque de encino 1 (húmedo) del PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014.....	36
CUADRO 13. Matriz de interacciones colibrí-planta para el bosque de encino 2 (seco) del PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014.....	37
CUADRO 14. Características de las sub-redes de interacciones colibrí-planta a nivel paisaje y en tres tipos de vegetación para el PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014 .	41

## ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1. Ejemplo de red bipartita colibrí-planta.....	3
FIGURA 2. Localización del Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo, México.....	12
FIGURA 3. Método para calcular la fuerza de las especies interactuando en una red mutualista.....	22
FIGURA 4. Riqueza mensual de colibríes y plantas visitadas por estos en tres tipos de vegetación del PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014 .....	24
FIGURA 5. Curva de acumulación de especies de colibríes para el PNLMar uniendo datos de tres tipos de vegetación de septiembre 2013 a agosto 2014 .....	25
FIGURA 6. Curvas de acumulación de especies de colibríes para los bosques de pino-encino, encino 1 (húmedo) y encino 2 (seco) en el PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014.....	25
FIGURA 7. Flores de 18 de las 21 especies de plantas que fueron visitadas por colibríes de septiembre 2013 a agosto 2014 en el PNLMar.....	28
FIGURA 8. Curva de acumulación de especies de plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes para el PNLMar uniendo datos de tres tipos de vegetación de septiembre 2013 a agosto 2014 .....	30
FIGURA 9. Curvas de acumulación de especies de plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes para los bosques de pino-encino, encino 1 (húmedo) y encino 2 (seco) en el PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014.....	31
FIGURA 10. Curva de acumulación de interacciones para el PNLMar uniendo datos de tres tipos de vegetación de septiembre 2013 a agosto 2014.....	37
FIGURA 11. Curva de acumulación de interacciones para el bosque de pino-encino en el PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014.....	38
FIGURA 12. Curva de acumulación de interacciones para el bosque de encino 1 (húmedo) en el PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014 .....	38
FIGURA 13. Curva de acumulación de interacciones para el bosque de encino 2 (seco) en el PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014.....	39
FIGURA 14. Sub-red de interacciones colibrí-planta a nivel paisaje considerando tres tipos de vegetación en el PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014.....	43
FIGURA 15. Sub-red de interacciones colibrí-planta para el bosque de pino-encino en el PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014.....	44
FIGURA 16. Sub-red de interacciones colibrí-planta para el bosque de encino 1 (húmedo) en el PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014.....	45
FIGURA 17. Sub-red de interacciones colibrí-planta para el bosque de encino 2 (seco) en el PNLMar de septiembre 2013 a agosto 2014.....	46

## RESUMEN

El estudio de las interacciones mutualistas se apoya en la descripción de redes compuestas por muchas especies interactuantes. A la fecha existen pocos estudios de redes de interacción colibrí-planta en México. El presente trabajo describe las sub-redes de interacción colibrí-planta, a nivel paisaje y para tres tipos de vegetación (bosques de pino-encino, encino 1 (húmedo) y encino 2 (seco)) del Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo, México, durante un año (septiembre 2013 - agosto 2014). Para ello se determinó, a través de muestreos observacionales y zoocéntricos, las especies de colibríes y plantas que conformaron las sub-redes de interacción, así como las especies clave de colibríes y plantas que mantienen el sistema de interacción y las características estructurales de las sub-redes analizadas. En el Parque Nacional Los Mármoles la sub-red a nivel de paisaje se compone de seis especies de colibríes y 21 especies de plantas, que llevan a cabo 28 interacciones distintas. El análisis por tipo de vegetación indica que el bosque de pino-encino cuenta con cuatro especies de colibríes, 12 de plantas y 14 interacciones distintas; el bosque de encino 1 (húmedo) tiene dos especies de colibríes, cuatro especies de plantas y cuatro interacciones; y el bosque de encino 2 (seco), cinco especies de colibríes, siete de plantas y 12 interacciones distintas. Las especies más conectadas o especies clave de colibríes fueron *Hylocharis leucotis* (que tuvo 18 interacciones) y *Eugenes fulgens* (con 10 interacciones) a nivel de paisaje y en los bosques de pino-encino y encino 1 (húmedo); y *Selasphorus platycercus* (con 11 interacciones) y *Archilocus colubris* (con 10 interacciones) en bosque de encino 2 (seco). Las especies clave de plantas fueron *Salvia mexicana* y *S. melissodora* (con 12 interacciones cada una) a nivel paisaje y en bosque de encino 2 (seco); y *Lonicera mexicana* (con cinco interacciones) y *Agave* sp. (con tres interacciones) en bosque de pino-encino. Las sub-redes a nivel paisaje y bosque de pino-encino presentaron un patrón anidado, mientras que la sub-red correspondiente al bosque de encino 2 (seco) presentó un patrón con tendencia a formar compartimientos. Así mismo, las sub-redes a nivel paisaje y bosque de encino 2 (seco) fueron generalistas, y la sub-red para bosque de pino-encino fue especialista. Concluimos que *H. leucotis* y las especies de *Salvia* son especies clave en la zona, pues aparentemente mantienen el flujo de energía y materia en las sub-redes a nivel paisaje y en los tres tipos de vegetación estudiados en el Parque Nacional Los Mármoles.

## INTRODUCCIÓN

Las interacciones entre especies son relaciones complejas que se dividen en antagonismos y mutualismos. Los mutualismos son asociaciones biológicas donde los individuos de dos especies se ven beneficiados. Los mutualismos pueden ser facultativos u obligados, dependiendo del grado de dependencia existente entre las especies. Ejemplos de mutualismos son la dispersión de semillas y la polinización (Boege y Del Val, 2011).

La polinización ha sido uno de los mutualismos más estudiados. Esto puede deberse a que representa uno de los servicios esenciales que los ecosistemas proporcionan indirectamente a la humanidad (Costanza *et al.*, 1997), comparable a la preservación de las cuencas hídricas o la integridad de los suelos provista por la vegetación (Aizen y Chacoff, 2009). De la polinización dependen cerca del 70-90% de las angiospermas para su reproducción (Bascompte y Jordano, 2008) y puede ser realizada por distintos grupos de animales, entre los que destacan algunos grupos de aves (i.e., los miembros de las familias Trochilidae: colibríes, Nectariniidae: nectarinas o pájaros sol, Promeropidae: aves azucareras, Meliphagidae: comedores de miel y Drepanidae: mieleros hawaianos, así como un grupo de la familia Psittacidae: loris o brushtongued parrots y dos grupos de la familia Traupidae: mieleros y algunas tarangas; Gordón *et al.*, 2002; Díaz-Valenzuela, 2008) que polinizan entre el 10 y el 15% de las angiospermas (Buzato *et al.*, 2000).

Generalmente, el proceso de polinización no se restringe a pares independientes de especies, sino que más bien se compone de decenas e incluso cientos de especies interactuantes, que participan en tupidas redes de interacciones (Bascompte, 2007; Bascompte y Jordano, 2008). En este sentido una red completa de polinización se compone de todas las especies de plantas y sus visitantes polinizadores dentro de un espacio y tiempo definido por el investigador (Jens *et al.*, 2010), y una subred, o clique, es un subconjunto de especies provenientes de una red completa (Jordano *et al.*, 2009). Por cuestiones logísticas es muy difícil realizar estudios de redes completas de polinización, pues se requiere de mucho tiempo, esfuerzo y distintos enfoques para su realización, ya que implica el trabajo de un grupo de investigadores multidisciplinario que colabore en la identificación de las especies de plantas, artrópodos, aves, mamíferos, e incluso anfibios y reptiles, interactuantes.

Las redes de interacciones mutualistas se representan comúnmente con grafos del tipo “G(N, C)”, donde G representa una red de interacciones planta-animal (i.e., polinización o dispersión de semillas), mientras que N representa los nodos de la red, es decir las especies interactuantes, y C representa las conexiones entre los nodos (Montoya *et al.*, 2001; Jordano *et al.*, 2009). Los grafos pueden ser de dos tipos, unipartitas o bipartitas. Cuando las conexiones pueden establecerse entre cualquiera de los nodos de la red serán grafos unipartitas. En cambio, cuando en los grafos existen sólo conexiones entre nodos de dos conjuntos diferentes, el grafo se llama bipartita (Jordano *et al.*, 2009). Los grafos bipartitas (Fig. 1) son característicos de las redes de interacción planta-animal y se distinguen por representar redes heterogéneas, donde existen muchos nodos con pocas conexiones y muy pocos nodos con muchas conexiones, es decir nodos hiperconectados (Montoya *et al.*, 2001; Bascompte y Jordano, 2008). Estos nodos hiperconectados representan especies clave dentro del ecosistema, puesto que contribuyen desproporcionadamente a la estructura de la red al ser supergeneralistas (Jordano *et al.*, 2009), y se cree que la desaparición de una de estas especies provocaría la extinción de todas aquellas especies que dependen para sobrevivir solamente de la que desapareció (Bond, 1994; Montoya *et al.*, 2001; Fig. 1). Las especies más conectadas o especies clave tienden a presentar dependencias bajas (i.e., realizan o reciben visitas de muchas especies) y ocasionan una asimetría alta en la red (pues concentran la mayoría de las interacciones) (ver más abajo; Martínez-García y Ortiz-Pulido, 2014).

Las redes de interacciones mutualistas se caracterizan por tener una estructura altamente asimétrica, tanto en la fuerza de dependencia planta-animal como en el grado de especialización entre las especies que interactúan (Thompson, 2006). La dependencia es la intensidad o fuerza de la interacción, (i.e., que tanto depende un colibrí de una planta, y viceversa, en una red mutualista), y puede estimarse a partir de tasas de visitas derivadas de observaciones directas, en este caso de la proporción de todas las interacciones observadas de una especie de colibrí con cada una de las especies de plantas, y viceversa (Jordano *et al.*, 2009). A partir de la dependencia que presentan dos especies interactuantes se calcula la asimetría; la asimetría es la diferencia entre dependencias de un par de especies interactuando (Bascompte *et al.*, 2006). Así, la asimetría se caracteriza porque en la interacción, una de las especies depende mucho de la otra, pero la última apenas dependerá

de la primera. Por ejemplo, si una planta depende mucho de un polinizador, este apenas dependerá de la planta (Bascompte y Jordano, 2008).

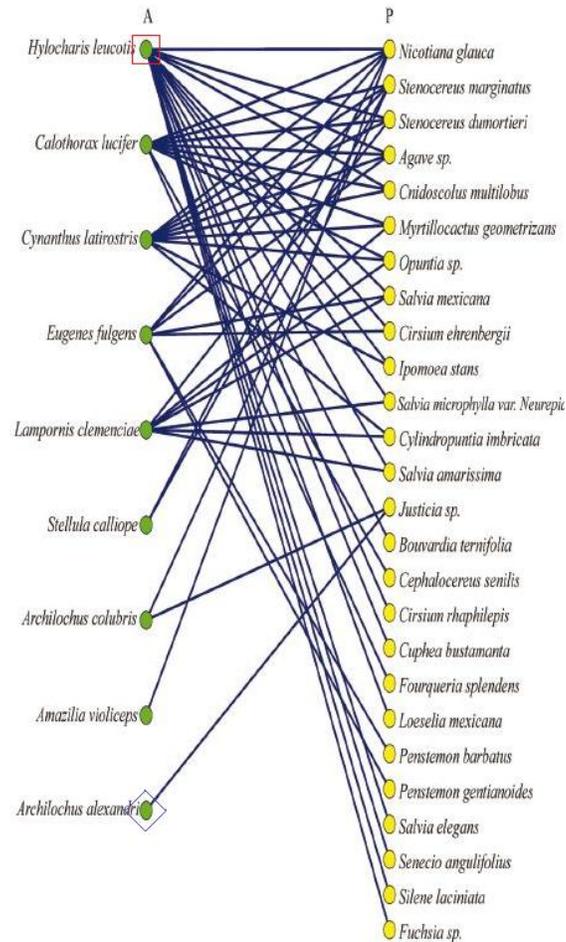


Figura 1. Ejemplo de red bipartita colibrí-planta registrada en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán (tomado de Lara-Rodríguez *et al.* 2012). Las especies de colibríes corresponden a la columna marcada con la letra A y las de plantas a la columna con la letra P. El cuadro rojo indica una especie generalista, que en este caso también es una especie clave; mientras el rombo azul indica una especie especialista.

Por otro lado, el grado de especialización (o de interacción) indica el número de especies con las que interactúa una especie determinada, es decir, el número de interacciones por especie (Bascompte *et al.*, 2006; Jordano *et al.*, 2009). Este puede tener dos valores, uno para los animales y otro para las plantas (Jordano *et al.*, 2009). Este tipo específico de especialización asimétrica es llamada anidada o encajada (*nestedness*) y se distingue porque las especies generalistas interactúan principalmente entre ellas formando un núcleo base de especies interactuantes, donde las especies especialistas interactúan

comúnmente sólo con las generalistas (Bascompte y Jordano, 2006; Jordano *et al.*, 2009). Una especie generalista es aquella que interactúa con muchas especies en una red, mientras que una especialista es aquella que interactúa sólo con pocas especies dentro de la red (Guimaraes *et al.*, 2006). Así, el grado de anidamiento es una medida de la forma en que están conectadas las especies en la red.

En resumen, una red mutualista se caracteriza principalmente por presentar una estructura heterogénea, asimétrica y anidada, además de dependencias débiles y asimétricas en sus interacciones. Una red mutualista también se puede describir calculando diferentes parámetros como son la fuerza, la conectancia y el índice de especialización. La fuerza es la intensidad con la que ocurre una interacción y puede estimarse a partir de los valores  $\neq 0$  de cada celda de la matriz de interacciones (Jordano *et al.*, 2009). Por otro lado, la conectancia es la fracción de interacciones registradas respecto al total posible (Jordano *et al.*, 2009). Y el índice de especialización (un índice similar al índice de Shannon) muestra qué tan especializada es una red, es decir en qué proporción existen interacciones especialistas o interacciones generalistas. Este último es útil para comparar redes cuyas matrices son de diferentes tamaños, que provienen de ambientes distintos o con diferentes intensidades de muestreo (Blüthgen *et al.*, 2006).

El análisis de las redes de interacciones mutualistas puede ser de dos tipos: cualitativo o cuantitativo. Un análisis cualitativo se enfoca solamente a determinar la estructura de la red de interacción (i.e., heterogeneidad, anidamiento), es decir muestra quién interactúa con quién pero no en qué proporción. Este análisis resulta de considerar que una planta y un animal o bien interactúan o bien no interactúan (Bascompte y Jordano, 2008). En cambio, un análisis cuantitativo permite determinar en qué grado ocurre la interacción entre un par de especies interactuantes, es decir toma en cuenta la intensidad o fuerza de la interacción (i.e., dependencia, asimetría, grado de especialización).

En este estudio se describe cuantitativamente la sub-red de interacciones colibrí-planta presente en el Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo, México, usando dos escalas espaciales, paisaje y tipo de vegetación (bosques de pino-encino, encino 1 (húmedo) y encino 2 (seco)), y una temporal (año).

## ANTECEDENTES

El estudio formal de las redes complejas se inició hace más de 50 años, en los campos de las matemáticas, la estadística teórica y las ciencias sociales (Jens *et al.*, 2010). Sin embargo, éste avanzó a un ritmo bastante lento hasta la publicación de los estudios de Watts y Strogatz (1998), Barabási y Albert (1999) y Albert y colaboradores (2000). En estos trabajos se definieron las características de la estructura de “pequeños mundos” en las redes, la forma de crear redes heterogéneas a partir de la adición de nodos y su interconexión con otros nodos preexistentes, y la eliminación de nodos y el daño causado por esto último en diferentes tipos de redes complejas (homogéneas: donde la mayoría de los nodos tiene el mismo número de enlaces, y heterogéneas: donde la mayoría de los nodos tienen uno o dos enlaces, pero unos pocos nodos tienen un gran número de enlaces), respectivamente. Inicialmente fueron los físicos quienes se ocuparon de redes complejas, como el internet (Albert *et al.*, 2000), pero también se estudiaron otras redes, como las redes genéticas, neuronales, celulares, metabólicas (Watts y Strogatz, 1998; Jeong *et al.* 2000), tróficas (Dunne *et al.*, 2002a, b; Williams *et al.*, 2002; Woodward *et al.*, 2005; Ings *et al.*, 2009) y mutualistas (de polinización y frugívora; e.g. Jordano, 1987).

El estudio de las redes mutualistas se remonta al análisis pionero realizado por Jordano (1987). En este trabajo se llevó a cabo un análisis comparativo de 36 estudios de polinización y 19 de dispersión de semillas. Jordano (1987) observó que aunque existen patrones similares en la estructura de las interacciones entre ambos conjuntos (i.e. polinización o frugívora), el incremento en el número de especies involucradas en el mutualismo, implicará un aumento menor de interacciones en los sistemas de polinización que en los sistemas de dispersión de semillas. También observó que a medida que se añaden especies en el sistema, ocurre una disminución exponencial en los valores de conectancia (que es la fracción de interacciones registradas respecto al total posible), siendo esta disminución mayor en los conjuntos planta-polinizador que en los sistemas planta-dispersor. Además, Jordano (1987) concluyó que los sistemas mutualistas están conformados en su mayoría por especies que establecen varios enlaces donde la fuerza de interacción es débil (i.e. interacciones entre especies generalistas y especialistas), mientras

que las interacciones mutuas fuertes son escasas (i.e., interacciones especialistas con especialistas), y hay un número variable de interacciones nulas.

Al trabajo de Jordano le siguieron los estudios realizados por Montoya *et al.* (2001), Memmott y Waser (2002), Olesen y Jordano (2002), Ollerton y Cranmer (2002), Bascompte *et al.* (2003 y 2006), Jordano *et al.* (2003, 2006, 2009), Vázquez y Aizen (2004), Olesen y colaboradores (2006), Thompson (2006), Waser y Ollerton (2006), Bascompte (2007), Bascompte y Jordano (2006 y 2008) y Vázquez y colaboradores (2009), quienes han proporcionado un nuevo marco para describir y cuantificar las interacciones en las redes de polinización (Jens *et al.*, 2010). A partir de estos trabajos se sabe que la estructura de las redes mutualistas y los patrones de interacción dependen de factores ecológicos, biogeográficos y procesos coevolutivos (Bascompte *et al.*, 2006; Thompson, 2006). Entre los factores ecológicos esta la abundancia relativa, la fenología, la distribución espacio-temporal de las especies (Vázquez *et al.*, 2009) y el tamaño de la red, es decir el número de especies interactuantes (Olesen *et al.*, 2006). Este último tiene efectos directos sobre el anidamiento, la asimetría y la conectancia. Así, las comunidades con más interacciones tenderán a ser significativamente más anidadas (Bascompte *et al.*, 2003), tendrán un mayor número de interacciones asimétricas (interacciones entre generalistas y especialistas; Vázquez y Aizen, 2004) y valores menores de conectancia (Olesen y Jordano, 2002). Mientras que entre los factores biogeográficos destacan la latitud (Ollerton y Cranmer, 2002), la elevación y la insularidad (Olesen y Jordano, 2002). Además se ha estudiado como la arquitectura de las redes mutualistas afecta su capacidad de recuperación ante perturbaciones y la eliminación de especies clave (Montoya *et al.*, 2001), al igual que las consecuencias de la introducción de plantas exóticas a los sistemas planta-polinizador (Memmott y Waser, 2002).

Todo ello ha condicionado que el estudio de las redes mutualistas constituya un enfoque bastante reciente (Jens *et al.*, 2010). En México destacan los estudios realizados por investigadores como Galindo-González *et al.* (2010) para interacciones murciélagos frugívoros-planta en ambientes conservados y perturbados en los estados de Tabasco y Veracruz; Lopezaraiza *et al.* (2011), este enfocado a redes de polinización abeja-planta en gradientes sucesionales de bosque tropical seco en la Reserva de la Biosfera Chamela-

Cuixmala, Jalisco. Otros como Díaz-Castelazo y Rico-Gray (2011) y Rico-Gray *et al.* (2011) han trabajado analizando el anidamiento en redes hormiga-planta. Rico-Gray y Díaz-Castelazo (2011) han estudiado también la interacción cactus-moscas saproxílicas en localidades de Veracruz, Yucatán y Puebla. También ha sido estudiando el efecto de fenómenos meteorológicos como son los huracanes sobre la estructura de las redes de interacción hormiga-planta en las costas de Veracruz (Sánchez-Galván *et al.*, 2012). Estos trabajos han encontrado que la estructura anidada de las redes predomina (Díaz-Castelazo y Rico-Gray, 2011) y se mantiene a pesar de la temporalidad (Rico-Gray y Díaz-Castelazo, 2011; Rico-Gray *et al.*, 2011), las perturbaciones y la pérdida de especies (Galindo-González *et al.*, 2010; Sánchez-Galván *et al.*, 2012). Además de la existencia de un alto recambio de especies en la redes, ya que éstas cambian sus contribuciones al anidamiento y su papel como componentes del núcleo (i.e., especies fuerte y estratégicamente conectadas) o la periferia (i.e., especies poco conectadas) de las redes estudiadas (Sánchez-Galván *et al.*, 2012).

Para el estado de Hidalgo, destaca el trabajo en redes mutualistas de Martínez-Falcón y colaboradores (2010) el cual se enfoca en la interacción sírfidos-cactus, (especialmente en el género *Copestylum*), para dos temporadas, de sequía y de lluvias, de un matorral crasicaule en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztlán. También es relevante la investigación de Medrano (2011), donde se analiza la relación insecto-planta en un bosque de oyamel en el Parque Nacional El Chico. La red resultante de Medrano (2011), estaba conformada por ocho especies de plantas y cinco especies de insectos. Ésta fue una red anidada, asimétrica y con diferentes grados de interacción entre las especies.

La relación colibrí-planta en México ha sido estudiada usando muchos enfoques, desde la determinación de la distribución y abundancia de estos organismos (Ortiz-Pulido y Díaz, 2001; Fisher, 2002; Valle-Díaz, 2002; Martínez-García, 2006; Partida *et al.*, 2012) hasta la variación espacio-temporal de la interacción (Díaz, 2003; Arregui, 2004; Mauricio-López, 2005; Díaz-Valenzuela, 2008; Ortiz-Pulido y Vargas-Licona, 2008; Díaz-Valenzuela y Ortiz-Pulido, 2011). Sin embargo, son pocos los estudios que se han realizado con redes mutualistas. Uno de estos trabajos es el de Díaz-Valenzuela (2008). El estudio de este autor realizado en un paisaje seco del centro-sur de México (matorral xerófilo del

estado de Hidalgo), combinó dos aproximaciones, una de escalamiento (espacial, temporal y ecológico), y otra de redes de interacción complejas. La red descrita por este trabajo estuvo conformada por 23 especies de plantas y nueve especies de colibríes, y mostró un patrón altamente anidado.

Otra investigación sobre redes mutualistas entre colibríes y plantas fue la realizada por Lara-Rodríguez y colaboradores (2012). En dicho trabajo se caracterizaron y analizaron cuatro sub-redes de interacción colibrí-planta en varios paisajes del centro-este del país. Encontrándose un patrón anidado en la estructura de tres de las cuatro redes estudiadas.

Otro ejemplo de estudio con redes mutualistas colibrí-planta fue el realizado por Ortiz-Pulido *et al.* (2012), en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Estos autores registraron 14 especies de colibríes y 35 especies de plantas en cuatro diferentes comunidades vegetales: bosques de cactus, plantas perennes arbustivas espinosas, plantas arbóreas de tierras bajas y plantas arbustivas perennes no espinosas. Las redes resultantes mostraron un valor de conectancia similar entre las cuatro comunidades de plantas.

Recientemente, un enfoque espacial en redes cuantitativas colibrí-planta fue el realizado por Martínez-García y Ortiz-Pulido (2014). En dicho trabajo, realizado en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, se determinaron valores como el grado de especialización de las redes, la dependencia y la asimetría de las especies interactuantes, para dos escalas espaciales: paisaje y tipo de vegetación (matorral submontano, bosque de encino y bosque de pino-encino). Estos autores encontraron ocho especies de colibríes y 27 especies de plantas. A pesar de que son pocos, los análisis cuantitativos como el de Martínez-García y Ortiz-Pulido (2014) permiten determinar aspectos como grado de especialización, dependencia y asimetría de la interacción. Al mismo tiempo que permiten identificar las consecuencias de la desaparición de especies dentro de una red de interacciones (Bascompte y Jordano, 2008).

## JUSTIFICACIÓN

La descripción de las redes mutualistas ayuda a comprender cómo ocurren las interacciones en un área y permite planear de mejor manera su conservación (Lara-Rodríguez *et al.*, 2012). Por ejemplo, si las relaciones entre las especies implicadas en la red son interrelaciones fuertes y simétricas, la disminución poblacional de una de las especies de cada par interactuante implicaría la reducción en la otra especie, dificultando a su vez la recuperación de la primera (Bascompte y Jordano, 2008). Por otro lado, si las interacciones son débiles y asimétricas, una extinción en cascada resulta mucho más improbable, a menos que existan pocas especies estrechamente conectadas y éstas desaparezcan. Hasta ahora se ha notado que la heterogeneidad de las redes mutualistas las hace robustas ante la extinción de especies al azar (Bascompte y Jordano, 2008).

La aplicación de esta herramienta al estudio de las interacciones entre especies, ofrece no sólo un listado de las especies interactuantes, sino que además muestra cómo se llevan entre sí los organismos, y cómo fluye la materia y la energía entre ellos, permitiendo identificar especies clave (i.e., especies más conectadas) en los sistemas estudiados. Este conocimiento podría ser usado, en el área de conservación para la toma de decisiones y para enfatizar esfuerzos de protección encaminados a resguardar dichas especies y así, detener el efecto negativo que las perturbaciones, como la fragmentación, la pérdida del hábitat, la sobreexplotación y el cambio climático, tienen sobre los ecosistemas (Montoya *et al.*, 2001; Bascompte y Jordano, 2008).

Las interacciones planta-polinizador son imprescindibles para el funcionamiento de los ecosistemas terrestres (Gordón *et al.*, 2002). De todas las aves de América, los colibríes son los polinizadores más eficaces (Chambers *et al.*, 2004), polinizan entre el 10-15% de las especies de angiospermas (i.e., las flores de más de 1,000 especies) en bosques neotropicales, donde son los principales vertebrados polinizadores (Buzato *et al.*, 2000). Estas aves transportan el polen de una flor a otra, cuando éste se adhiere a su pico y plumas de la cabeza y garganta, ayudando así a la reproducción sexual de las plantas que visitan (Ortiz-Pulido, 2002; Chambers *et al.*, 2004). Sin embargo, se ha estimado que cerca de un 15% de las especies de colibríes (de las 330 especies existentes aproximadamente) podrían extinguirse en el próximo siglo, siendo los colibríes de los bosques más afectados que los

de desiertos (Sekercioglu *et al.*, 2004). Se desconocen los efectos que está pérdida de biodiversidad de polinizadores tendrá sobre la supervivencia de muchas especies de plantas (Aizen y Chacoff, 2009). Actualmente en México, según la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2010), existen 20 especies de colibríes consideradas en algún grado de peligro, esto representa el 35% de las 57 especies registradas para el país. A pesar de esto, en México son pocos los estudios que se han llevado a cabo sobre la interacción colibrí-planta bajo el análisis de redes complejas (e.g., análisis cualitativos: Díaz-Valenzuela, 2008; Lara-Rodríguez *et al.*, 2012; Ortiz-Pulido *et al.*, 2012; y análisis cuantitativos: Martínez-García y Ortiz-Pulido, 2014).

Para el Parque Nacional Los Mármoles se desconocen detalles de las redes mutualistas colibrí-planta existentes. Un estudio que permita obtener información sobre las redes mutualistas de este tipo enriquecería el conocimiento y permitiría usarlo en la toma de decisiones relacionadas con la conservación de la biodiversidad en la zona.

Este trabajo tiene como objetivo describir las características estructurales de las sub-redes de interacción colibrí-planta, de los tres tipos de vegetación con mayor extensión territorial en el Parque Nacional Los Mármoles (García-Sánchez *et al.*, 2014): bosques de pino-encino, encino 1 (húmedo) y encino 2 (seco). Para esta área natural protegida en Hidalgo, decretada en 1936 (CONANP, inédito), no existe hasta el momento un listado de aves verificado en campo, pues las listas existentes se reducen a los listados de especies presentados por la CONANP en el 2007, y no se tiene una lista de las especies de colibríes presentes y de las plantas que estas aves visitan en la zona para alimentarse. Debido a ello, hasta la fecha no está descrita la sub-red de interacción colibrí-planta para la zona.

## **OBJETIVOS**

### **Objetivo general**

Describir las sub-redes de interacción mutualista colibrí-planta ocurriendo a nivel paisaje y en tres tipos de vegetación: bosques de pino-encino, encino 1 (húmedo) y encino 1 (seco), presentes en el Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo, México.

### **Objetivos particulares**

Identificar las especies de colibríes y plantas involucradas en las sub-redes a nivel paisaje y tipo de vegetación.

Identificar las especies clave de colibríes y plantas que sostienen la estructura de las sub-redes analizadas.

Definir las características estructurales de las cuatro sub-redes mutualistas construidas.

## MÉTODO

### Área de estudio

El estudio se llevó a cabo dentro del Parque Nacional Los Mármoles (PNLMar),  $20^{\circ}45'39''-20^{\circ}58'22''N$  y  $99^{\circ}08'57''-99^{\circ}18'39''O$ ; y 1500-2820 msnm (Fig. 2). El PNLMar está localizado en la porción noreste del estado de Hidalgo (ocupando parte de los territorios de los municipios de Jacala, Nicolás Flores, Pacula y Zimapán), en la región conocida como Sierra Gorda de Querétaro, dentro de la Sierra Madre Oriental. El parque comprende una superficie de 23,150 hectáreas (CONANP, 2007; García-Sánchez *et al.*, 2014).

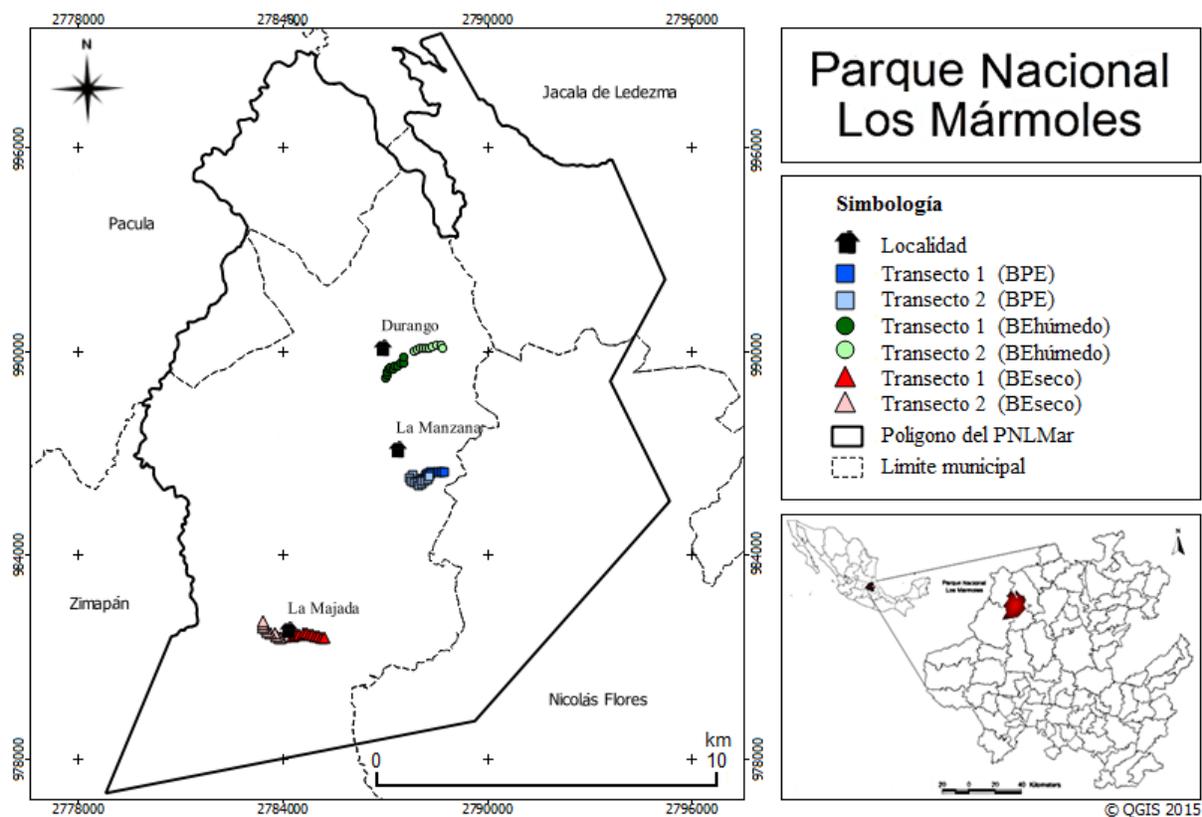


Figura 2. Localización del Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo, México. Se muestran los seis trayectos en los que se realizó muestreo, dos en cada uno de los tres tipos de vegetación: bosque de pino-encino (BPE), bosque de encino 1 (húmedo) (BEh) y bosque de encino 2 (seco) (BEs). Fuente: Elaboración propia usando QUANTUM GIS.

La zona presenta dos tipos de climas: templado subhúmedo (el dominante, abarca 20,008 ha del parque) y semicálido subhúmedo (se distribuye al norte del parque en los

municipios de Jacala y Pacula, abarca 3,142 ha), ambos con lluvias en verano. La temperatura media anual se encuentra entre los 14°C en la región seca y 19°C en la cálida, y una precipitación anual de 450 y 1,500 mm, respectivamente (CONANP, 2007). El relieve del área presenta una diferencia altitudinal importante, con 1700 msnm en el fondo de la Barranca de San Vicente y 2820 msnm en el Cerro del Cangandhó (García-Sánchez *et al.*, 2014). Otras elevaciones importantes son los cerros Juárez (2,975 m), Campo Santo (2,800 msnm) y el cerro El Tecolote (2,700 msnm) (CONANP, 2007).

La vegetación del PNLMar está representada principalmente por bosques de encino (*Quercus*), pino (*Pinus*), pino-encino (*Pinus-Quercus*), enebro (*Juniperus*) y enebro-encino (*Juniperus-Quercus*). Otros tipo de vegetación menos comunes son el matorral xerófilo, la selva baja caducifolia, la vegetación secundaria de matorral y el pastizal inducido (CONANP, 2007; Ramírez-Cruz *et al.*, 2009; Delgadillo-Moya *et al.*, 2011; García-Sánchez *et al.*, 2014).

El bosque de encino cubre una superficie dentro del parque de 4,884.65 hectáreas, que representan el 21.1% de la superficie total, siendo *Quercus affinis*, *Q. crassifolia*, *Q. laeta* y *Q. mexicana* las especies con mayor amplitud de distribución de las 18 reportadas para el parque (CONANP, 2007; Álvarez-Zúñiga *et al.*, 2010). Para el trabajo de campo, se determinaron dos tipos de bosque de encino: el bosque de encino 1 (húmedo) (BEh), el cual estuvo a mayor altura (2212-2319 msnm) y presentó mayor humedad ambiental, y el bosque de encino 2 (seco) (BEs), el cual estuvo a menor altura (1802-2029 msnm) y presentó menor humedad.

Los bosques de pino cubren el 6.9% del área total del parque con 1,597.35 hectáreas y están representados por dos asociaciones importantes: una formada por *Pinus cembroides* asociado con *Juniperus deppeana*, y otra por *Pinus greggii*, *P. patula*, *P. teocote* y *P. pseudostrobus* con *Crataegus mexicana* y *Baccharis conferta* (CONANP, 2007; Ramírez-Cruz *et al.*, 2009).

Los bosques de pino-encino (BPE) cubren un total de 9,190.55 hectáreas, 39.7% del PNLMar, donde 5,880.1 hectáreas corresponden al bosque de encino-pino, mientras 3,310.45 constituyen el bosque de pino-encino. La asociación mixta se compone de

especies como *Pinus cembroides*, *P. greggi*, *P. teocote*, *P. patula* y *P. pseudostrobus* con *Quercus castanea*, *Q. crassifolia* y *Q. mexicana* (CONANP, 2007; CONANP, inédito; Ramírez-Cruz *et al.*, 2009).

El bosque de enebro comprende una superficie de 856.55 hectáreas correspondientes al 3.7% del parque. Dominan las especies de los géneros *Juniperus* (e.g. *J. deppeana* y *J. flaccida*) y *Cupressus* (CONANP, 2007; Ramírez-Cruz *et al.*, 2009).

El bosque de enebro-encino está dominado por especies como *Juniperus deppeana*, *J. flaccida*, *Quercus affinis*, *Q. laeta*, *Q. mexicana* y *Q. rugosa* asociados con elementos semicálidos como *Annona* sp., *Juglans mexicana*, *Bocconia arborea*, *Arbutus* sp., y *Acacia* sp. (Ramírez-Cruz *et al.*, 2009).

El matorral xerófilo se distribuye en una pequeña porción del parque hacia el oeste y noroeste, así como en el este (CONANP, 2007). La vegetación está conformada por especies de leguminosas, con elementos arbustivos y pequeños árboles de *Quercus* y *Juniperus* (Álvarez-Zúñiga *et al.*, 2010). Las especies dominantes son *Acacia berlandieri*, *Caesalpinia mexicana*, *Dalea bicolor*, *Karwinskia humboldtiana*, *Mimosa aculeaticarpa* y *Senna racemosa* (Ramírez-Cruz *et al.*, 2009).

La selva baja caducifolia está representada en el estrato arbóreo por especies como *Cordia boissieri*, *Acacia* sp., *Bursera* sp., *Proposis laevigata*, *Leucaena* sp., *Sideroxylon* sp., *Casimiroa* sp. y *Brosimum* sp. (Ramírez-Cruz *et al.*, 2009).

Por último, la vegetación secundaria de matorral y pastizal cubre una superficie de 833.4 hectáreas que representan 3.6% del área total del parque. Su distribución está principalmente originada por las actividades antropogénicas (agrícolas, pecuarias e incendios) y ha sido utilizada principalmente como agostadero para el pastoreo (CONANP, 2007). Las principales especies que componen este tipo de vegetación son *Baccharis conferta*, *Bouteloua* sp., *Leucaena* sp., *Mimosa aculeaticarpa*, *Muhlenbergia microsperma* y *Opuntia* spp. (García-Sánchez *et al.*, 2014).

## Trabajo de campo

El trabajo de campo se realizó en bosque de pino-encino (BPE), bosque de encino 1 (húmedo) (BEh) y bosque de encino 2 (seco) (BEs). Se escogieron estos tres tipos de vegetación por ser los de mayor extensión territorial en el parque (García-Sánchez *et al.*, 2014). En ellos se realizaron muestreos mensuales durante un año (de septiembre 2013 a agosto 2014) para conocer la identidad de las especies de colibríes y plantas interactuantes. Los muestreos fueron observacionales y zoocéntricos, es decir enfocados a identificar a los colibríes y las visitas e interacciones que establecieron con las plantas (Jordano *et al.*, 2009). Se establecieron dos trayectos para cada tipo de vegetación, de 1 km de longitud por 40 m de ancho (20 m a la izquierda y 20 m a la derecha del trayecto). Los trayectos del bosque de pino-encino se establecieron entre las coordenadas 20°51'40.41"-20°51'38.19"N y 99°12'47.83"-99°13'20.25"O (2552-2627 msnm) en las cercanías de la localidad La Manzana, los de bosque de encino 1 (húmedo) entre 20°53'11.88"-20°53'40.64"N y 99°13'45.31"-99°12'47.27"O (2212-2319 msnm) en la localidad Durango, y los de bosque de encino 2 (seco) entre 20°49'21.29"-20°49'3.46"N y 99°15'55.19"-99°14'52.19"O (1802-2029 msnm) en la vereda que va de la localidad La Majada hacia Nicolás Flores (Fig. 2). Los tres tipos de bosque presentaron zonas de bosque abierto (0-20% de cobertura de dosel) y cerrado (90-100% de cobertura de dosel) (obs. pers.). En general, los seis trayectos presentaban signos de perturbación, tales como presencia de ganado (bovino principalmente), cultivos agrícolas, viviendas y extracción de árboles. Esos trayectos fueron los más accesibles que se localizaron en la zona.

Los trayectos se recorrieron a una velocidad de 1 km por hora, iniciando entre las 6:00-7:00 a.m., hasta aproximadamente medio día, que es el periodo donde se observa más actividad de los colibríes (R. Ortiz-Pulido, com. pers.); dando un total de aproximadamente 24 horas de observación por tipo de vegetación (i.e., dos horas por tipo de vegetación por mes). El esfuerzo de muestreo para cada trayecto fue de una hora por mes. El método seguido para recorrer los trayectos fue el utilizado por Ortiz-Pulido y Díaz (2001) que consiste en buscar colibríes, observando con mayor atención las agrupaciones de plantas cuyas flores presenten características de ser polinizadas por estas aves (i.e., plantas ornitofílicas: flores inodoras, diurnas, de corolas tubulares y alargadas, y colores llamativos

como el rojo, naranja o amarillo, con abundante néctar). Sin embargo, los colibríes también visitan flores de especies de plantas que no tienen esta morfología. En este trabajo se consideraron todas las especies de plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes (ornitofílicas y no ornitofílicas). En cada recorrido se tomaron los siguientes datos: hora de inicio y fin de las observaciones, tipo de vegetación y especies de colibríes y plantas registradas. Se procuró que los días de observación tuvieran condiciones atmosféricas semejantes: días soleados sin lluvia o viento fuerte ( $> 3$  m por segundo).

Para determinar las especies de colibríes se utilizaron binoculares (8 x 42 mm) y guías de campo (Peterson y Chalif, 1989; Howell, 2002; National Geographic Society, 2002; Ortiz-Pulido *et al.*, 2005). Para cada individuo observado se registró especie, distancia al trayecto, tipo de vegetación y hora a la que se observó, sexo, actividad y planta con la que interactuó.

Para determinar las especies de plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes se recolectaron ejemplares, mismos que fueron determinados, en su mayoría hasta especie, con la ayuda del M. en C. Manuel González Ledesma, en el Herbario del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (HGOM). Para todas las especies de plantas recolectadas, salvo una, se montó un ejemplar que se incorporó a la colección del Herbario del CIB y otro quedó en resguardo en el Laboratorio de Ecología de Poblaciones del CIB-UAEH.

La intensidad de las interacciones entre especies de colibríes y plantas interacturantes se registró considerando el número de veces que se observó cada interacción particular. Para ello se consideró como una interacción cada vez que un colibrí fue observado introduciendo su pico dentro de la corola de una flor, como ha sido hecho en otros estudios (e.g., Arregui, 2004; Mauricio-López, 2005; Martínez-García, 2006; Díaz-Valenzuela, 2008). Para fines de este estudio, se consideró que cada interacción observada entre colibríes y plantas fue de tipo mutualista.

### **Análisis de datos**

Con los datos recabados se construyó una matriz de interacción o de adyacencia  $P \times A$  (plantas x animales), donde las columnas representaron especies animales (colibríes),

mientras las filas representaron especies de plantas. Las interacciones observadas entre colibríes y plantas ( $\alpha_{ij}$ ) se registraron con valores de 0 y  $\neq 0$ , donde 0 representa que no hubo interacción, mientras que un valor  $\neq 0$  indica la intensidad de la interacción (frecuencia) (Jordano *et al.*, 2009).

Para evaluar si el esfuerzo de muestro fue el necesario para determinar un número representativo de las interacciones que ocurren en el PNLMar se realizaron curvas de acumulación de interacciones. Para ello la matriz indicada arriba fue vectorizada, de tal manera que se obtuvieron todas las posibles interacciones especie-especie posibles de registrar entre plantas y colibríes (Jordano *et al.*, 2009). Para esto, en cada fila de la nueva tabla, se colocó la combinación de cada especie animal con la vegetal cuya interacción puede ser registrada, mientras que en las columnas se indicaron las horas de observación. Esta representación vectorial de la matriz de interacciones original permitió construir curvas de acumulación de interacciones, análogas a las obtenidas en el caso de muestreos de diversidad de especies de una comunidad (Jordano *et al.*, 2009). Sin embargo, la diferencia entre una curva de acumulación de especies y una de interacciones radica en que en esta última, al integrar una nueva especie (ya sea de planta o colibrí), se podrían añadir un número “n” de interacciones, desde una hasta el total de especies de la contraparte mutualista (i.e., colibríes o plantas), por que la nueva especie puede interactuar con una o con todas las especies contrapartes, provocando que la curva de acumulación presente incrementos bruscos, aun cuando parece que se acerca a la asíntota en varios momentos del muestreo (Ortiz-Pulido *et al.*, 2000). La curva de acumulación de interacciones se obtuvo con el programa R, versión 2.15.2, paquete vegan (Dorma *et al.*, 2009), y usando 100 aleatorizaciones (permutaciones).

Se construyeron igualmente, curvas de acumulación de especies para evaluar la riqueza de las especies de colibríes y de plantas registradas totales y para cada uno de los tres tipos de vegetación, con dos estimadores distintos: Chao 2 y Jackknife 1. Estos estimadores se escogieron por ser los principales modelos no paramétricos empleados para la estimación de la riqueza específica (Colwell y Coddington, 1994; Moreno, 2001; Escalante, 2003). Dichos estimadores requieren solamente datos de presencia-ausencia (Moreno, 2001).

El estimador Chao 2 es un modelo basado en la incidencia (Escalante 2003), que además provee menos sesgo para muestras pequeñas (Colwell y Coddington, 1994; Moreno, 2001). Se representa como:

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

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

El estimador Jackknife de primer orden está basado en el número de especies que ocurren solamente en una muestra ( $L$ ). Este modelo reduce la subestimación del verdadero número de especies en una comunidad (Colwell y Coddington, 1994; Moreno, 2001). Su estimación se obtiene con la siguiente ecuación:

$$\text{Jack 1} = S_{\text{obs}} + L \frac{n - 1}{n}$$

Donde  $S_{\text{obs}}$  es el número total de especies observadas en una muestra,  $L$  es el número de especies que ocurren solamente en una muestra (especies “únicas”), y  $n$  es el número de muestras.

Los valores de los dos estimadores (i.e., Chao 2 y Jackknife 1) se obtuvieron usando el programa EstimateS, versión 8.2.0 (Colwell, 2009), usando 100 aleatorizaciones. La representación gráfica de los mismos se construyó con ayuda de la hoja de cálculo de Excel.

Se determinó la abundancia relativa de cada una de las especies de colibríes, aplicando un esfuerzo de muestreo estandarizado (EME), el cual considera 100 horas de observación para ubicar a cada especie, según los registros obtenidos de ella, en tres categorías: especie rara, registrada menos de 3.5 veces; especie común, registrada entre 3.5 y 21 veces; y especie abundante, registrada más de 22 veces (Ortiz-Pulido y Díaz, 2001; Ortiz-Pulido *et al.*, 2010). Para clasificar cada especie en una de las tres categorías, se utilizó la siguiente fórmula:

abundancia relativa

$$= \frac{100 \text{ hrs de observación} \times \text{número de registros totales de la especie}}{\text{hrs totales de observación}}$$

Las interacciones se representaron gráficamente en una sub-red bipartita, construida a partir de la matriz de interacción o de adyacencia inicial, en el programa R, versión 2.15.2, paquete bipartite (Dorma *et al.*, 2009), y modificada en un editor de imágenes para su mejor visualización. Para describir las sub-redes obtenidas, se calcularon los valores de conectancia (i.e., fracción de interacciones registradas respecto al total posible), el grado de anidamiento (i.e., que tanto las especies generalistas interactúan con generalistas) y el índice de especialización (i.e., porcentaje de interacciones especialistas), mientras que para determinar las especies clave se calcularon la fuerza o dependencia de las especies interactuantes (i.e., que tanto depende una especie de otra en la interacción) y el valor de asimetría (i.e., diferencia entre la dependencia vegetal y la dependencia animal).

Para la conectancia se utilizó la fórmula  $C = 100 * I / (A * P)$ , donde  $I$  representa el número total de interacciones observadas para todo el año,  $A$  y  $P$  el número de especies animales y vegetales registradas, respectivamente.

El grado de anidamiento o encajamiento se obtiene a partir de la temperatura ( $T$ ) o grado de desorden de la matriz, entendida la temperatura como el promedio de la distancia entre cada interacción inesperada (ausencia de interacciones o presencias) hacia una isóclina calculada para la matriz de interacciones. La temperatura se calculó con ayuda del programa Aninhado, versión 3.0.3 (Guimaraes y Guimaraes, 2006). La temperatura ( $T$ ) presenta valores que oscilan entre 0, cuando la red esta anidada y 100 cuando no lo está, es decir cuando se trata de matrices aleatorias. El anidamiento se representa por la siguiente ecuación:

$$N = \frac{100 - T}{100}$$

Donde  $N$  representa el encajamiento, el cual toma valores cercanos a 1 en matrices muy encajadas, valores intermedios en matrices aleatorias y valores cercanos a 0 en matrices compartamentalizadas; y  $T$  es la temperatura de la matriz (Jordano *et al.*, 2009).

Para saber si los valores de anidamiento obtenidos eran significativos, es decir más altos de lo esperado por patrones al azar, se utilizaron los valores de anidamiento del modelo nulo CE (modelo nulo 2) generados por Aninhado (Guimaraes y Guimaraes, 2006), usando 1000 réplicas. El modelo nulo CE estima que la probabilidad de que una planta y un colibrí interactúen es la suma de las probabilidades de interacción de ambas especies (Díaz-Valenzuela, 2008). El modelo nulo CE se representa por la siguiente ecuación:

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

Donde  $P_i$  representa el número de interacciones de la planta  $i$ ,  $P_j$  es el número de interacciones del colibrí  $j$ ,  $Col$  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 índice de especialización (o entropía de Shannon de dos dimensiones,  $H_2'$ ) se obtuvo con el programa R, versión 2.15.2, paquete bipartite (Dorma *et al.*, 2009). Valores bajos de especialización, cercanos a 0, indican redes generalistas mientras que valores altos, cercanos a 1, indican redes especialistas (Blüthgen *et al.*, 2006). Cabe mencionar que este parámetro no es afectado por la abundancia de las especies en cada red (Martínez-García y Ortiz-Pulido, 2014).

La fuerza de una especie se calculó usando la matriz de conectividad (Fig. 3a) y el grado de dependencia de las especies (Fig. 3b y 3c), es decir la frecuencia de las visitas florales. Para ello se siguió a Medrano (2011), que dice que primero se debe obtener la dependencia animal y vegetal. La dependencia planta-animal se refiere a cuán dependiente es cada especie en la interacción, es decir en qué grado una especie necesita de otra en cuanto a los servicios prestados por el mutualismo (Bascompte *et al.*, 2006; Medrano, 2011). Para cada interacción se pueden obtener dos valores de dependencia, de la planta  $j$  por el animal  $i$ ,  $d_{ij}^P$ , y del animal  $i$  por la planta  $j$ ,  $d_{ij}^A$  (Bascompte *et al.*, 2006; Jordano *et al.*, 2009).

Así, las dependencias entre especies se obtuvieron aplicando las siguientes fórmulas:

$$d_{ij}^P = N_{ij}/N_i, \text{ para plantas, y}$$

$$d_{ij}^A = N_{ij}/N_j, \text{ para animales}$$

Donde  $N_{ij}$  representa el número de interacciones observadas para las dos especies,  $N_i$  el número de interacciones registradas de la planta con todas las especies de colibríes y  $N_j$  el número de interacciones registradas del colibrí con todas las especies de plantas. Estos datos fueron consensuados en una matriz de dependencia animal y otra de dependencia vegetal (Fig. 3b y 3c), que al final se unieron en una matriz de dependencia general (Fig. 3d; Jordano *et al.*, 2009). Aquí hay que tomar en cuenta que en este estudio sólo se trabajó con una sub-red, no con la red de interacciones completa (Jordano *et al.*, 2009), y por ello sólo se obtuvieron estimaciones adecuadas para los valores de  $d_{ji}^A$  ya que las plantas pueden ser visitadas por otros grupos de polinizadores, no sólo por colibríes.

Posteriormente, se calcularon los valores de asimetría colibrí-planta, entendida ésta como la diferencia entre la dependencia que tienen entre sí un par de especies interactuando, es decir es la diferencia entre la dependencia de la especie vegetal y la dependencia de la especie animal (Bascompte *et al.*, 2006; Medrano, 2011). De esta manera, si una planta tiene una dependencia de tres con una especie animal específica y esta última tiene una dependencia de uno con dicha especie de planta, la asimetría al restar ambos valores (3-1) será igual a dos (Medrano, 2011). Para esto se aplicó la siguiente fórmula:

$$AS_{ij} = |d_{ij}^P - d_{ji}^A| / d_{max}$$

Donde  $d_{ij}^P$  es el valor de la dependencia del animal  $i$  por la planta  $j$ ,  $d_{ji}^A$  indica la dependencia de la planta  $j$  por el animal  $i$  (ambos valores calculados anteriormente) y  $d_{max}$  el valor mayor de dependencias de la matriz. Estos valores se registraron en una matriz de asimetría (Fig. 3e), y se hizo la sumatoria de las columnas para obtener la fuerza de la especie, la cual fue representada en el grafo bipartita (Fig. 3f; Medrano, 2011). La fuerza de las especies, por ejemplo la fuerza de una especie animal, es la suma de las dependencias de las plantas que dependen de ese animal (Bascompte *et al.*, 2006). Ésta puede dividirse en fuerza animal y fuerza vegetal.

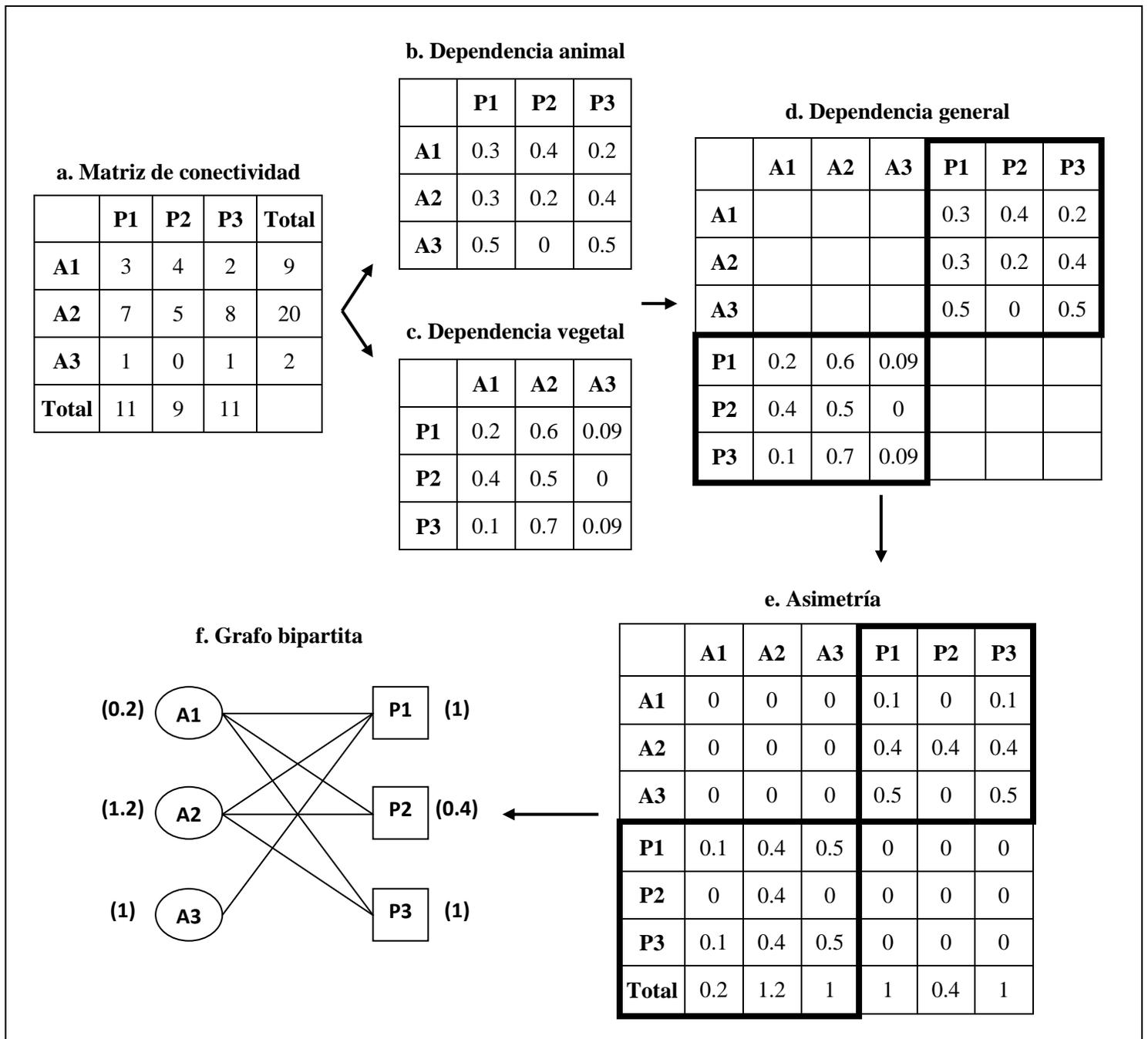


Figura 3. Método para calcular la fuerza de las especies interactuando en una red mutualista. Tomado y modificado de Medrano (2011). Los valores base se toman de la matriz de conectividad (a), donde las columnas representan especies de plantas (P1, P2...) y las filas especies de colibríes (A1, A2...). Los valores de las matrices de dependencia animal (b) y dependencia vegetal (c) se obtienen mediante las fórmulas  $d_{ij}^A = N_{ij}/N_j$  y  $d_{ij}^P = N_{ij}/N_i$ , respectivamente. Estos valores se consensan en una matriz de dependencia general (d), a partir de la cual se elabora una matriz de asimetría (e) usando la siguiente fórmula  $AS_{ij} = |d_{ij}^P - d_{ji}^A|/d_{max}$ . Para obtener la fuerza, se sumaron los valores de las columnas de la matriz de asimetría en la fila "Total". Finalmente, los valores se presentan en el grafo bipartita (f) entre paréntesis.

## RESULTADOS

### Colibríes

En 64 horas de observación (20, 23 y 21 horas, para los bosques de pino-encino, encino 1 (húmedo) y encino 2 (seco), respectivamente) correspondientes a 12 meses de muestreo, se obtuvieron 115 registros de colibríes pertenecientes a seis especies: *Hylocharis leucotis*, *Eugenes fulgens*, *Selasphorus platycercus*, *Archilochus colubris*, *Cyananthus latirostris* y *Lampornis clemenciae*. La especie con más registros fue *H. leucotis* (69 registros) y la que tuvo menos fue *L. clemenciae* (dos). Las especies que fueron observadas durante más meses fueron *H. leucotis* (11 meses) y *E. fulgens* (siete) (Cuadro 1). Una especie de colibrí fue abundante (*H. leucotis*), cuatro comunes (*S. platycercus*, *A. colubris*, *E. fulgens* y *C. latirostris*) y una rara (*L. clemenciae*).

Cuadro 1. Registros de especies de colibríes en tres tipos de vegetación: bosques de pino-encino, encino 1 (húmedo) y encino 2 (seco), en el Parque Nacional Los Mármoles de septiembre 2013 a agosto 2014. Acrónimos: *Hylocharis leucotis*: Hyl leu, *Selasphorus platycercus*: Sel pla, *Archilochus colubris*: Arc col, *Eugenes fulgens*: Eug ful, *Cyananthus latirostris*: Cyn lat, *Lampornis clemenciae*: Lam clem

Especie de colibrí	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	TOTAL
<i>Hylocharis leucotis</i>	4	9		1	4	2	10	5	4	8	10	12	69
<i>Selasphorus platycercus</i>	8	6											14
<i>Archilochus colubris</i>	4	6										4	14
<i>Eugenes fulgens</i>	2	2					1*	1		1	4	2	13
<i>Cyananthus latirostris</i>		1					2						3
<i>Lampornis clemenciae</i>							1*				1		2
													115
Total de especies por mes	4	5	0	1	1	1	4	2	1	2	3	3	

\*Observación registrada fuera de los trayectos

La riqueza mensual de colibríes fue menor en los meses de noviembre a junio (exceptuando marzo), y mayor en los meses de julio a octubre (Cuadro 1, Fig. 4).

El número de especies de colibríes esperadas para el PNLMar (uniendo los datos de los tres tipos de vegetación), según los estimadores Chao 2 y Jackknife 1, fue de 6 y 6.98

especies, respectivamente (Fig. 5). La completitud es de 100% y 85.95% para cada uno de los índices.

Las especies de colibríes observadas en cada tipo de vegetación fueron diferentes. Dos de las seis especies de colibríes estuvieron presentes en los tres tipos de vegetación (*H. leucotis* y *E. fulgens*) y una sólo en dos (*A. colubris*) (Cuadros 2, 3 y 4).

En el bosque de pino-encino se registraron cuatro especies: *H. leucotis*, *A. colubris*, *L. clemenciae* y *E. fulgens* (Cuadro 2); mientras que en el bosque de encino 1 (húmedo) se observaron dos especies: *H. leucotis* y *E. fulgens* (Cuadro 3); y en el bosque de encino 2 (seco) se observaron cinco especies: *H. leucotis*, *S. platycercus*, *A. colubris*, *E. fulgens* y *C. latirostris* (Cuadro 4). La riqueza de especies esperadas para el bosque de pino-encino fue de 4 y 4.95 especies, según los índices Chao 2 y Jacknife 1, respectivamente (Fig. 6); para el bosque de encino 1 (húmedo) fue de 2 y 2.96 (Fig. 6); y para el bosque de encino 2 (seco) ambos índices estimaron cinco especies (Fig. 6). La completitud es de 100% y 80.80% para el bosque de pino-encino, 100% y 67.56% para el bosque de encino 1 (húmedo), según Chao 2 y Jacknife 1, respectivamente, y 100% para el bosque de encino 2 (seco), según ambos índices.

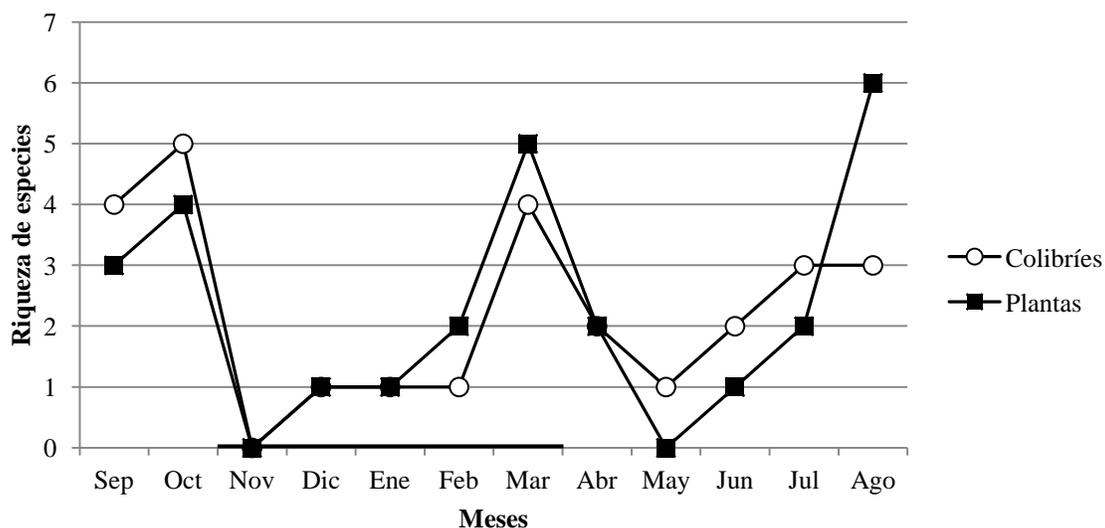


Figura 4. Riqueza mensual de colibríes y plantas visitadas por éstos en tres tipos de vegetación: bosques de pino-encino, encino 1 (húmedo) y encino 2 (seco), en el Parque Nacional Los Mármoles de septiembre 2013 a agosto 2014. La línea más gruesa sobre el eje “x” indica el periodo en que se registró poca precipitación.

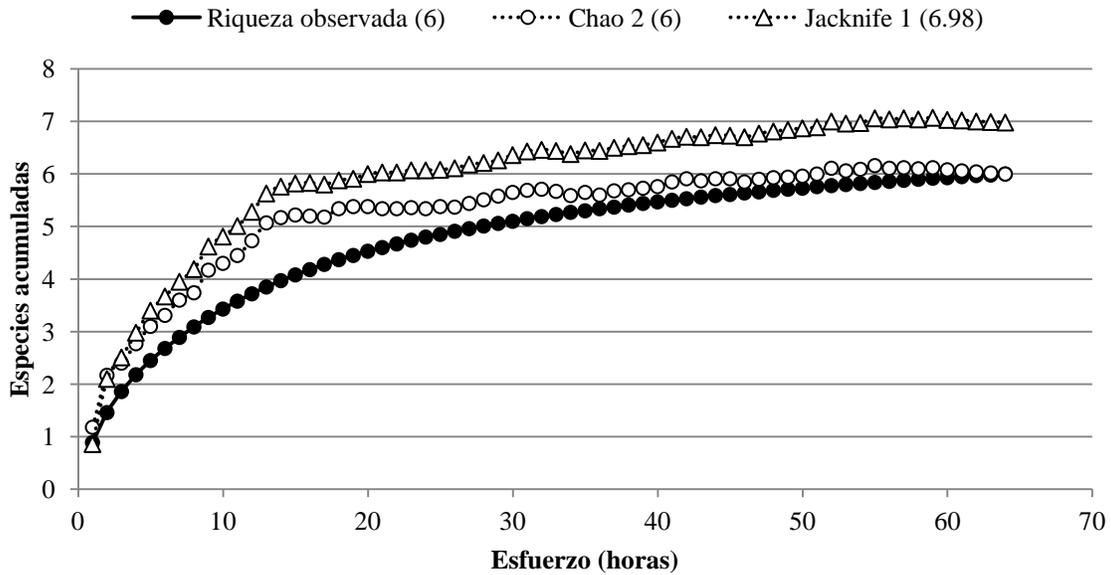


Figura 5. Curva de acumulación de especies de colibríes para el Parque Nacional Los Mármoles uniendo datos de tres tipos de vegetación: bosques de pino-encino, encino 1 (húmedo) y encino 2 (seco), de septiembre 2013 a agosto 2014. Se muestran dos estimadores, Chao 2 y Jackknife 1, ajustados a la riqueza observada. Se indica el número de especies observadas y esperadas entre paréntesis.

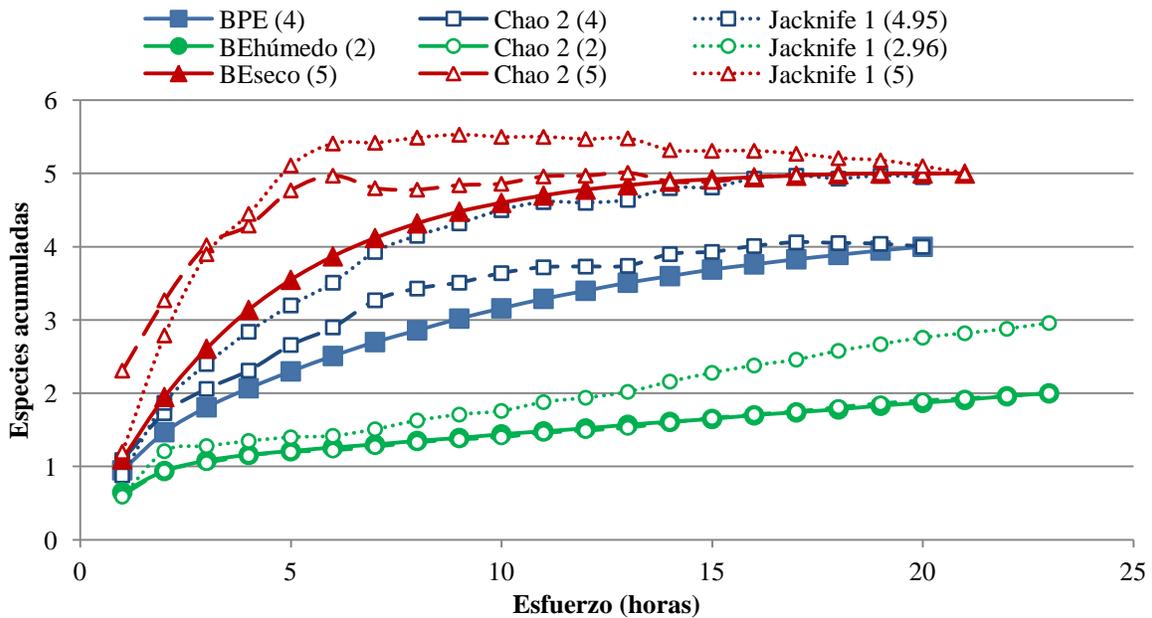


Figura 6. Curvas de acumulación de especies de colibríes para los bosques de pino-encino (cuadrados azules), encino 1 (húmedo) (círculos verdes) y encino 2 (seco) (triángulos rojos) en el Parque Nacional Los Mármoles, de septiembre 2013 a agosto 2014. Todo lo demás igual que en la Fig. 5.

Para el bosque de pino-encino, los meses en que se registraron más especies de colibríes fueron marzo (tres) y julio (tres) (Cuadro 2). Para el bosque de encino 1 (húmedo), el mes en que se registraron más especies de colibríes fue agosto (dos) (Cuadro 3); mientras que para el bosque de encino 2 (seco) los meses en que se registraron más especies de colibríes fueron septiembre (cuatro) y octubre (cinco) (Cuadro 4).

Cuadro 2. Registros de especies de colibríes en el bosque de pino-encino en el Parque Nacional Los Mármoles de septiembre 2013 a agosto 2014.

<b>Especie de colibrí</b>	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	TOTAL
<i>Hylocharis leucotis</i>	1	1		1	4	1	5	2	1	2	2	1	21
<i>Eugenes fulgens</i>							1*	1		1	2		5
<i>Archilochus colubris</i>		1										2	3
<i>Lampornis clemenciae</i>							1*				1		2
													31
Total de especies por mes	1	2	0	1	1	1	3	2	1	2	3	2	

\*Observación registrada fuera de trayectos

Cuadro 3. Registros de especies de colibríes en el bosque de encino 1 (húmedo) en el Parque Nacional Los Mármoles de septiembre 2013 a agosto 2014.

<b>Especie de colibrí</b>	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	TOTAL
<i>Hylocharis leucotis</i>	2	1				1	5	3	3	2	4	1	22
<i>Eugenes fulges</i>												2	2
													24
Total de especies por mes	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	2	

Cuadro 4. Registros de especies de colibríes en el bosque de encino 2 (seco) en el Parque Nacional Los Mármoles de septiembre 2013 a agosto 2014.

<b>Especie de colibrí</b>	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	TOTAL
<i>Hylocharis leucotis</i>	1	7								4	4	10	26
<i>Selasphorus platycercus</i>	8	6											14
<i>Archilochus colubris</i>	4	5										2	11
<i>Eugenes fulgens</i>	2	2									2		6
<i>Cyananthus latirostris</i>		1					2						3
													60
Total de especies por mes	4	5	0	0	0	0	1	0	0	1	2	2	

## Plantas

Se registraron 21 especies de plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes, pertenecientes al menos a 12 familias (Cuadro 5, Fig. 7). Las familias con más especies fueron Labiatae (seis), Asteraceae (tres) y Scrophulariaceae (dos). Diecisiete especies se localizaron dentro de los trayectos y cuatro fuera de ellos: *Agave* sp. (Agavaceae), *Opuntia* sp. (Cactaceae), *Cirsium* sp. (Asteraceae) y *Aloe vera* (Liliaceae).

Cuadro 5. Especies de plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes en tres tipos de vegetación: bosque de pino-encino (BPE), bosque de encino 1 (húmedo) (BEh) y bosque de encino 2 (seco) (BEs), en el Parque Nacional Los Mármoles de septiembre 2013 a agosto 2014. Se indica la familia a la que pertenece cada especie, el tipo de vegetación en que se registró la especie y los meses en que fueron registrados colibríes visitando sus flores.

FAMILIA	ESPECIE	ACRÓNIMO	VEGETACIÓN	MESES
Agavaceae	<i>Agave</i> sp.	<i>Aga</i> sp.	BPE*	Abr
Asteraceae	<i>Roldana aschenborniana</i>	<i>Rol asc</i>	BPE, BEh	Ene-Feb
	<i>Cirsium ehrenbergii</i>	<i>Cir ehr</i>	BPE	Oct
	<i>Cirsium</i> sp.	<i>Cir</i> sp.	BPE*	Abr
Bignoniaceae	<i>Tecoma stans</i>	<i>Tec sta</i>	BEs	Ago
Cactaceae	<i>Opuntia</i> sp.	<i>Opu</i> sp.	BPE*	Mar
Caprifoliaceae	<i>Lonicera mexicana</i>	<i>Lon mex</i>	BPE	Feb-Mar
Iridaceae	<i>Gladiolus communis</i>	<i>Gla com</i>	BEh	Ago
Labiatae	<i>Salvia melissodora</i>	<i>Sal mel</i>	BEs	Sep-Oct
	<i>Salvia mexicana</i>	<i>Sal mex</i>	BEs	Sep-Oct-Ago
	<i>Salvia elegans</i>	<i>Sal ele</i>	BPE	Dic
	<i>Salvia microphylla</i> var. <i>neurepia</i>	<i>Sal mic</i>	BEh	Mar
	<i>Agastache mexicana</i>	<i>Aga mex</i>	BP	Oct-Ago
	<i>Salvia</i> sp.	<i>Sal</i> sp.	BEs	Ago
Liliaceae	<i>Aloe vera</i>	<i>Alo ver</i>	BEs*	Mar
Lythraceae	<i>Cuphea lanceolata</i>	<i>Cup lan</i>	BEs	Sep
Rubiaceae	<i>Bouvardia</i> sp.	<i>Bou</i> sp.	BPE*, BEh	Jun
Scrophulariaceae	<i>Penstemon</i> aff. <i>hartwegii</i>	<i>Pen har</i>	BPE	Jul
	<i>Penstemon campanulatus</i>	<i>Pen cam</i>	BPE	Ago
Solanaceae	<i>Cestrum</i> aff. <i>roseum</i>	<i>Ces ros</i>	BPE	Mar
Sin identificar	Especie 1	Esp. 1	BEs	Jul

\*Registro hecho fuera de los trayectos





Figura 7. Flores de 18 de las 21 especies de plantas que fueron visitadas por colibríes de septiembre 2013 a agosto 2014 en el Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo, México. Bosque de pino-encino: A. *Cestrum* aff. *roseum*, B. *Penstemon* aff. *hartwegii*, C. *Agastache mexicana*, D. *Cirsium ehrenbergii*, E. *Lonicera mexicana*, F. *Salvia elegans*, G. *Cirsium* sp., H. *Penstemon campanulatus*, I. *Agave* sp.; Bosque de encino 1 (húmedo): J. *Salvia microphylla* var. *neurepia*, K. *Bouvardia* sp., L. *Gladiolus communis*; Bosque de encino 2 (seco): M. *Tecoma stans*, N. *Aloe vera*, Ñ. *Salvia mexicana*, O. *Salvia melissodora*, P. *Salvia* sp., Q. *Cuphea lanceolata*. Fotos A-D, G, H, J-P: E. Guzmán. Foto E: M. González-Ledesma. Foto I: V. Martínez-García. Imágenes F y Q tomadas del Banco de Imágenes de CONABIO.

El número de especies de plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes esperadas para el PNLMar (uniendo los datos de los tres tipos de vegetación), según los estimadores Chao 2 y Jackknife 1, fue de 38.66 y 28.81 especies, respectivamente (Fig. 8). La completitud es de 43.97% y 59% para cada uno de los índices. Sin embargo, considerando las cuatro especies de plantas registradas fuera de los trayectos, la completitud sería de 54.31% y 72.89%.

Las especies de plantas visitadas por colibríes observadas fueron diferentes en cada tipo de vegetación. Sólo dos especies, *Roldana aschenborniana* y *Bouvardia* sp., se encontraron en dos tipos de vegetación, bosque de pino-encino y bosque de encino 1

(húmedo) (Cuadros 5, 7 y 8). Todas las otras especies estuvieron en un solo tipo de vegetación (Cuadros 5, 7, 8 y 9).

En el bosque de pino-encino se colectaron 12 especies (cuatro fuera de trayectos, *Agave* sp., *Opuntia* sp., *Cirsium* sp. y *Bouvardia* sp.; Cuadro 7), mientras que en el bosque de encino 1 (húmedo) se colectaron cuatro especies de plantas visitadas por colibríes (Cuadro 8), y en el bosque de encino 2 (seco) siete especies (una fuera de trayectos, *Aloe vera*; Cuadro 9). La riqueza de especies esperadas para el bosque de pino-encino fue de 15.13 y 13.7 especies, según los índices Chao 2 y Jackknife 1, respectivamente (Fig. 9); para el bosque de encino 1 (húmedo) fue de 9.74 y 7.83 (Fig. 9); y para el bosque de encino 2 (seco) fue de 11.71 y 9.81 especies, respectivamente (Fig. 9). La completitud es de 52.87% y 58.39% para el bosque de pino-encino, 41.06% y 51.08% para el bosque de encino 1 (húmedo), y 51.23% y 61.16% para el bosque de encino 2 (seco), según Chao 2 y Jackknife 1, respectivamente. Sin embargo, considerando las especies de plantas visitadas por colibríes que se registraron fuera de los trayectos en los bosques de pino-encino y encino 2 (seco), la completitud del inventario sería de 79.31% y 87.59% para el bosque de pino-encino, y 59.77% y 71.35% para el bosque de encino 2 (seco).

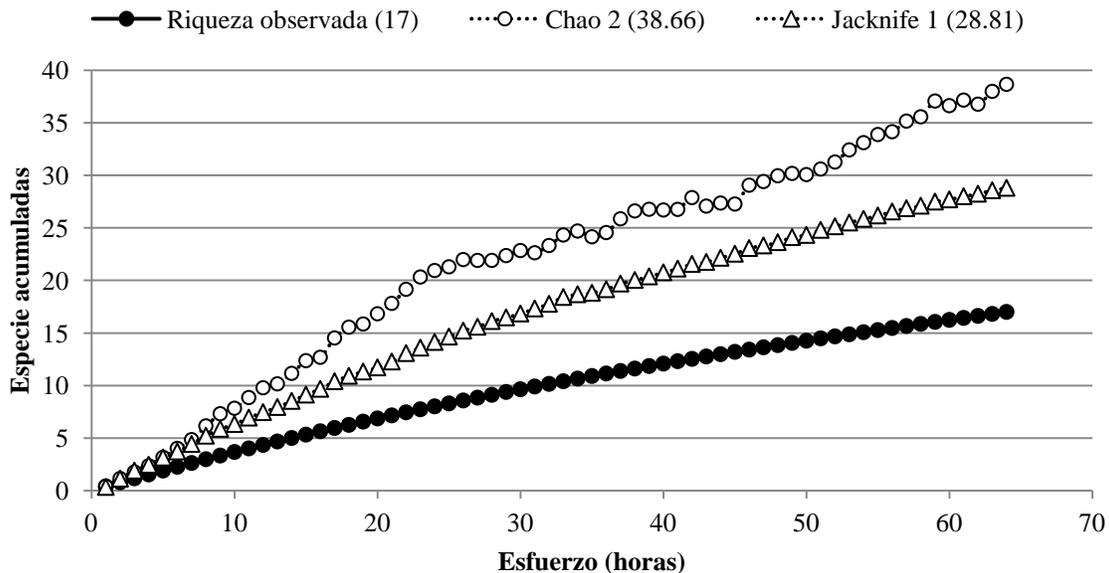


Figura 8. Curva de acumulación de especies de plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes para el Parque Nacional Los Mármoles uniendo datos de tres tipos de vegetación: bosques de pino-encino, encino 1 (húmedo) y encino 2 (seco), de septiembre 2013 a agosto 2014. Todo lo demás igual que en la Fig. 5.

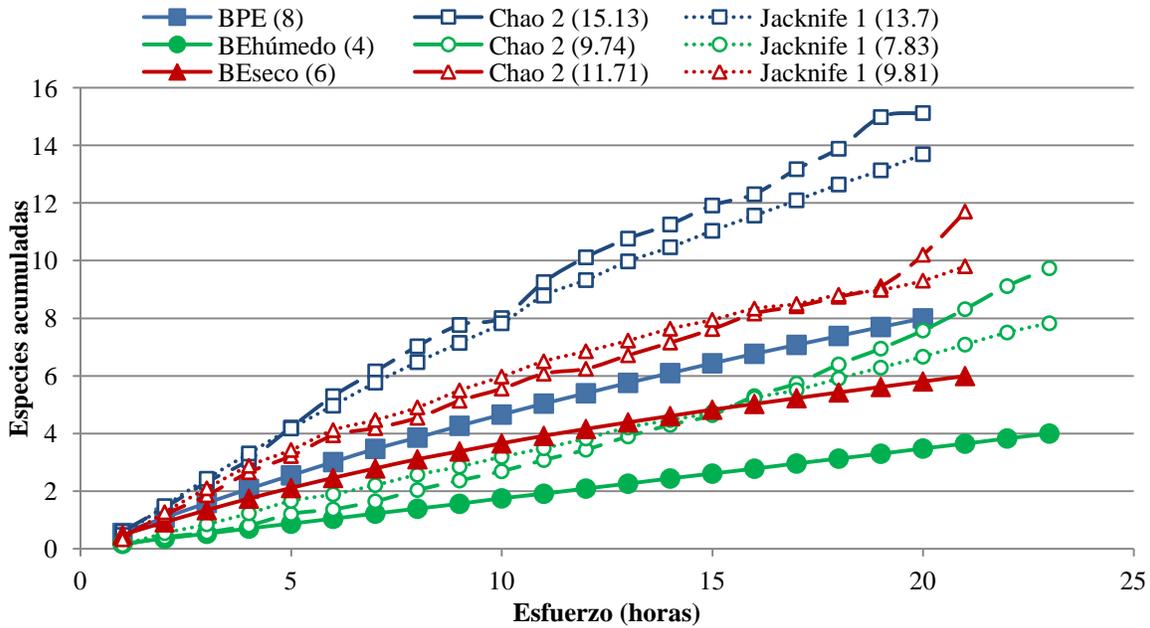


Figura 9. Curvas de acumulación de especies de plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes para los bosques de pino-encino (cuadrados azules), encino 1 (húmedo) (círculos verdes) y encino 2 (seco) (triángulos rojos) en el Parque Nacional Los Mármoles, de septiembre 2013 a agosto 2014. Todo lo demás igual que en la Fig. 5.

A nivel paisaje la riqueza mensual de las especies de plantas visitadas por colibríes fue menor de noviembre a julio (salvo marzo) (Fig. 4, Cuadro 6).

En el bosque de pino-encino se contabilizaron nueve meses con plantas con flores visitadas por colibríes (Cuadro 7), en el bosque de encino 1 (húmedo) cuatro meses (Cuadro 8) y en el bosque de encino 2 (seco) cinco meses (Cuadro 9).

A nivel tipo de vegetación, en general hubo una riqueza baja de especies por mes por tipos de vegetación (< 3 especies). Para el bosque de pino-encino los meses con más especies de plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes registradas fueron marzo, abril, agosto y octubre; mientras que para el bosque de encino 1 (húmedo) fueron febrero, marzo, junio y agosto; y para el bosque de encino 2 (seco) fueron agosto, septiembre y octubre (Cuadro 6).

Cuadro 6. Riqueza mensual de especies de plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes en tres tipos de vegetación: bosque de pino-encino, bosque de encino 1 (húmedo) y bosque de encino 2 (seco), en el Parque Nacional Los Mármoles de septiembre 2013 a agosto 2014. Los valores indican el número de especies vegetales distintas registradas.

Tipo de vegetación	Meses con flores											
	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago
Bosque de pino-encino		2		1	1	1	3	2		1*	1	2
Bosque de encino 1 (húmedo)						1	1			1*		1
Bosque de encino 2 (seco)	3	2					1				1	3
Total de especies por mes	3	4	0	1	1	2	5	2	0	1	2	6

\*Se trata de la misma especie, *Bouvardia* sp.

Cuadro 7. Registros de visitas a plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes en el bosque de pino-encino en el Parque Nacional Los Mármoles de septiembre 2013 a agosto 2014. Los valores indican el número de visitas de colibríes recibidas por especie de planta.

Especie de planta	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago
<i>Agastache mexicana</i>		1										1
<i>Cirsium ehrenbergii</i>		1										
<i>Salvia elegans</i>				1								
<i>Roldana aschenborniana</i>					1							
<i>Lonicera mexicana</i>						1	4					
<i>Cestrum</i> aff. <i>roseum</i>							1					
<i>Agave</i> sp.*								3				
<i>Opuntia</i> sp.*							1					
<i>Cirsium</i> sp.*								1				
<i>Bouvardia</i> sp.*										1		
<i>Penstemon</i> aff. <i>hartwegii</i>											2	
<i>Penstemon campanulatus</i>												1
Total de especies por mes	0	2	0	1	1	1	3	2	0	1	1	2

\*Registro hecho fuera de los trayectos

Cuadro 8. Registros de visitas a plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes en el bosque de encino 1 (húmedo) en el Parque Nacional Los Mármoles. Todo lo demás igual que en el Cuadro 7.

<b>Especie de planta</b>	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago
<i>Roldana aschenborniana</i>						1						
<i>Salvia microphylla</i> var. <i>neurepia</i>							1					
<i>Bouvardia</i> sp.										1		
<i>Gladiolus communis</i>												1
Total de especies por mes	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1

Cuadro 9. Registros de visitas a plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes en el bosque de encino 2 (seco) en el Parque Nacional Los Mármoles. Todo lo demás igual que en el Cuadro 7.

<b>Especie de planta</b>	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago
<i>Salvia melissodora</i>	9	3										
<i>Cuphea lanceolata</i>	1											
<i>Salvia mexicana</i>	3	8										1
<i>Aloe vera</i> *							1					
<i>Salvia</i> sp.												1
<i>Tecoma stans</i>												1
Especie 1											1	
Total de especies por mes	3	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	3

\*Registro hecho fuera de los trayectos

## Interacciones

Se registraron 53 visitas de colibríes a flores (incluyendo siete visitas por fuera de los trayectos), que correspondieron a 28 interacciones distintas (con seis por fuera de los trayectos) entre pares de colibríes y plantas, de las 126 posibles (Cuadro 10). El número de interacciones esperadas para el PNLMar (uniendo los datos de los tres tipos de vegetación), según los estimadores Chao 2 y Jackknife 1, fue de 43.33 y 36.66 interacciones, respectivamente (Fig. 10). La completitud es de 50.77% y 60.01% para cada uno de los

índices. Sin embargo, considerando las seis interacciones distintas registradas fuera de los trayectos, la completitud sería de 64.62% y 76.37%.

Las interacciones observadas fueron distintas en cada tipo de vegetación. Sólo dos interacciones, *H. leucotis* vs. *R. aschenborniana* y *H. leucotis* vs. *Bouvardia* sp., se observaron en dos tipos de vegetación, bosque de pino-encino y bosque de encino 1 (húmedo) (Cuadros 11 y 12). Todas las otras interacciones sólo se registraron en un solo tipo de vegetación (Cuadros 11, 12 y 13).

En el bosque de pino-encino se registraron 20 visitas de colibríes a flores, mismas que correspondieron a 14 interacciones distintas (seis fuera de los trayectos) de las 48 posibles (Cuadro 11); en el bosque de encino 1 (húmedo) se registraron cuatro visitas correspondientes a cuatro interacciones distintas de las ocho posibles (Cuadro 12); mientras que en el bosque de encino 2 (seco) se obtuvieron 29 visitas pertenecientes a 12 interacciones distintas (una fuera de los trayectos) de las 35 posibles (Cuadro 13). El número de interacciones esperadas para el bosque de pino-encino fue de 17 y 13.5 según los estimadores Chao 2 y Jackknife 1, respectivamente (Fig. 11); para el bosque de encino 1 (húmedo) fue de cuatro y 7.66 interacciones (Fig. 12); y para el bosque de encino 2 (seco) 21.66 y 18.33 interacciones (Fig. 13). La completitud es de 47.05% y 59.25% para el bosque de pino-encino, 100% y 52.21% para el bosque de encino 1 (húmedo), y 50.78% y 60.01% para el bosque de encino 2 (seco), según Chao 2 y Jackknife 1, respectivamente. Sin embargo, considerando las interacciones diferentes que se registraron fuera de los trayectos en los bosques de pino-encino y encino 2 (seco), la completitud del inventario sería de 82.35% y 103.70% para el bosque de pino-encino, y 55.40% y 65.46% para el bosque de encino 2 (seco).

Cuadro 10. Matriz de interacciones colibrí-planta para el Parque Nacional Los Mármoles de septiembre 2013 a agosto 2014. Se presentan registros realizados en tres tipos de vegetación: bosques de pino-encino, encino 1 (húmedo) y encino 2 (seco). Los valores representan el número de veces que fue observada una interacción entre una especie de colibrí y una planta durante este estudio.

PLANTAS	COLIBRÍES						TOTAL
	<i>Hylocharis leucotis</i>	<i>Selasphorus platycercus</i>	<i>Eugenes fulgens</i>	<i>Archilochus colubris</i>	<i>Cyananthus latirostris</i>	<i>Lampornis clemenciae</i>	
<i>Salvia mexicana</i>	4	3		3	2		12
<i>Salvia melissodora</i>		7	2	3			12
<i>Lonicera mexicana</i>	4					1*	5
<i>Agave</i> sp.	1*		2*				3
<i>Agastache mexicana</i>				2			2
<i>Penstemon</i> aff. <i>hartwegii</i>			2				2
<i>Roldana aschenborniana</i>	2						2
<i>Bouvardia</i> sp.	2						2
<i>Cirsium ehrenbergii</i>	1						1
<i>Cuphea lanceolata</i>		1					1
<i>Aloe vera</i>					1*		1
<i>Opuntia</i> sp.			1*				1
<i>Cirsium</i> sp.			1*				1
<i>Salvia microphylla</i> var. <i>neurepia</i>	1						1
<i>Penstemon campanulatus</i>				1			1
<i>Tecoma stans</i>				1			1
<i>Salvia</i> sp.	1						1
<i>Salvia elegans</i>	1						1
<i>Cestrum</i> aff. <i>roseum</i>	1						1
<i>Gladiolus communis</i>			1				1
Especie 1			1				1
<b>TOTAL</b>	<b>18</b>	<b>11</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>53</b>

\*Interacciones que fueron observadas fuera de los trayectos

Cuadro 11. Matriz de interacciones colibrí-planta para el bosque de pino-encino del Parque Nacional Los Mármoles de septiembre 2013 a agosto 2014. Todo lo demás igual que en el Cuadro 10.

PLANTAS	COLIBRÍES				TOTAL
	<i>H. leucotis</i>	<i>E. fulgens</i>	<i>A. colubris</i>	<i>L. clemenciae</i>	
<i>Lonicera mexicana</i>	4			1*	5
<i>Agave</i> sp.	1*	2*			3
<i>Agastache mexicana</i>			2		2
<i>Penstemon</i> aff. <i>hartwegii</i>		2			2
<i>Penstemon campanulatus</i>			1		1
<i>Cirsium ehrenbergii</i>	1				1
<i>Cirsium</i> sp.		1*			1
<i>Opuntia</i> sp.		1*			1
<i>Salvia elegans</i>	1				1
<i>Cestrum</i> aff. <i>roseum</i>	1				1
<i>Bouvardia</i> sp.	1*				1
<i>Roldana aschenborniana</i>	1				1
<b>TOTAL</b>	<b>10</b>	<b>6</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>20</b>

\*Interacciones que fueron observadas fuera de los trayectos

Cuadro 12. Matriz de interacciones colibrí-planta para el bosque de encino 1 (húmedo) del Parque Nacional Los Mármoles de septiembre 2013 a agosto 2014. Todo lo demás igual que en el Cuadro 10.

PLANTAS	COLIBRÍES		TOTAL
	<i>H. leucotis</i>	<i>E. fulgens</i>	
<i>Roldana aschenborniana</i>	1		1
<i>Salvia microphylla</i> var. <i>neurepia</i>	1		1
<i>Bouvardia</i> sp.	1		1
<i>Gladiolus communis</i>		1	1
<b>TOTAL</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>4</b>

Cuadro 13. Matriz de interacciones colibrí-planta para el bosque de encino 2 (seco) del Parque Nacional Los Mármoles de septiembre 2013 a agosto 2014. Todo lo demás igual que en el Cuadro 10.

PLANTAS	COLIBRÍES					TOTAL
	<i>S. platycercus</i>	<i>A. colubris</i>	<i>H. leucotis</i>	<i>E. fulgens</i>	<i>C. latirostris</i>	
<i>Salvia mexicana</i>	3	3	4		2	12
<i>Salvia melissodora</i>	7	3		2		12
<i>Cuphea lanceolata</i>	1					1
<i>Tecoma stans</i>		1				1
<i>Salvia</i> sp.			1			1
<i>Aloe vera</i>					1*	1
Especie 1				1		1
TOTAL	11	7	5	3	3	29

\*Interacciones que fueron observadas fuera de los trayectos

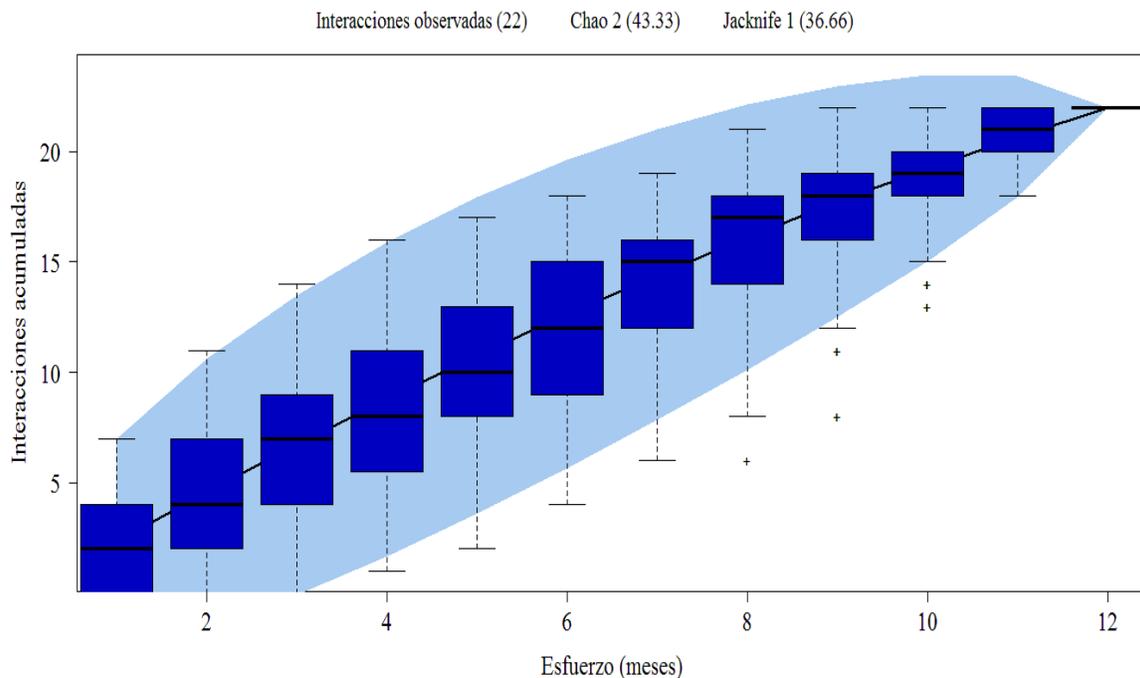


Figura 10. Curva de acumulación de interacciones para el Parque Nacional Los Mármoles uniendo datos de tres tipos de vegetación: bosques de pino-encino, encino 1 (húmedo) y encino2 (seco), de septiembre 2013 a agosto 2014. Se muestran dos estimadores, Chao 2 y Jackknife 1, ajustados a la riqueza observada. Se indica el número de interacciones observadas y esperadas entre paréntesis. El área sombreada muestra el intervalo de confianza, y los boxplots indican la media (líneas negras gruesas), la desviación estándar (recuadros azules) y el rango (líneas punteadas).

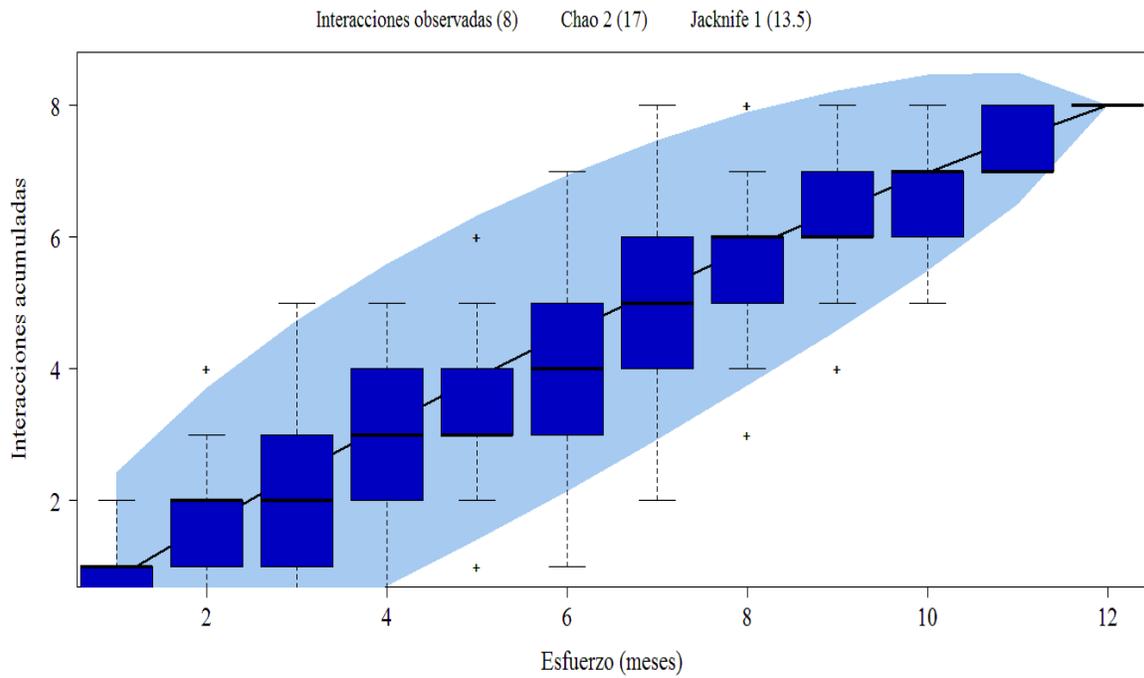


Figura 11. Curva de acumulación de interacciones para el bosque de pino-encino en el Parque Nacional Los Mármolos de septiembre 2013 a agosto 2014. Todo lo demás igual que en la Fig. 10.

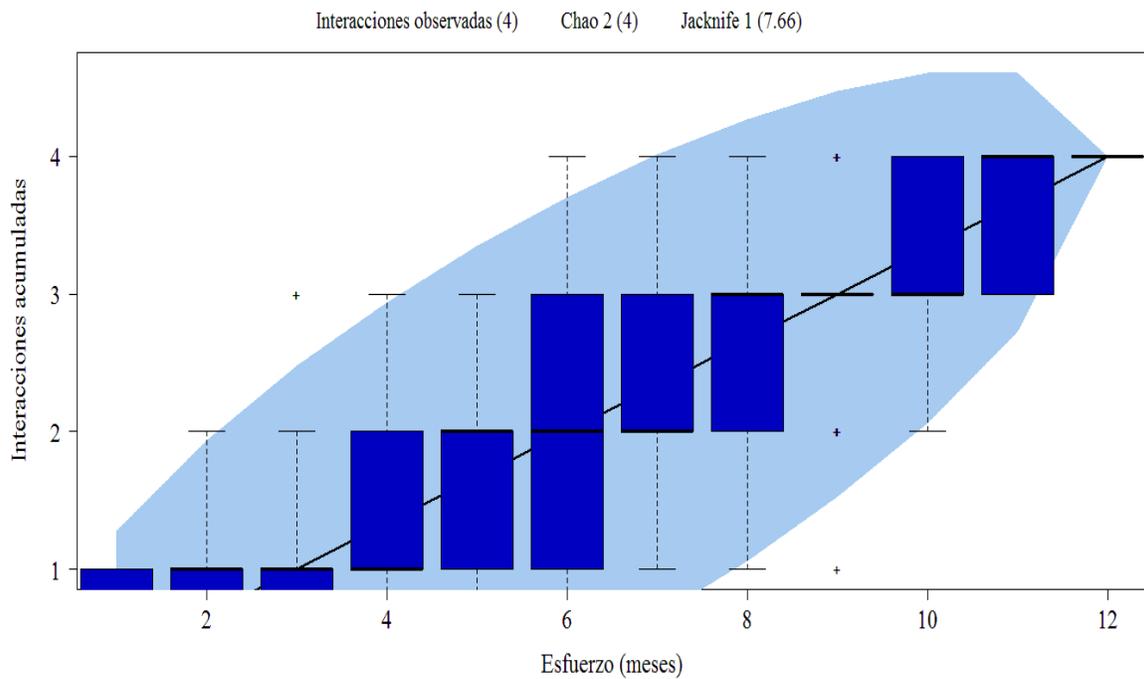


Figura 12. Curva de acumulación de interacciones para el bosque de encino 1 (húmedo) en el Parque Nacional Los Mármolos de septiembre 2013 a agosto 2014. Todo lo demás igual que en la Fig. 10.

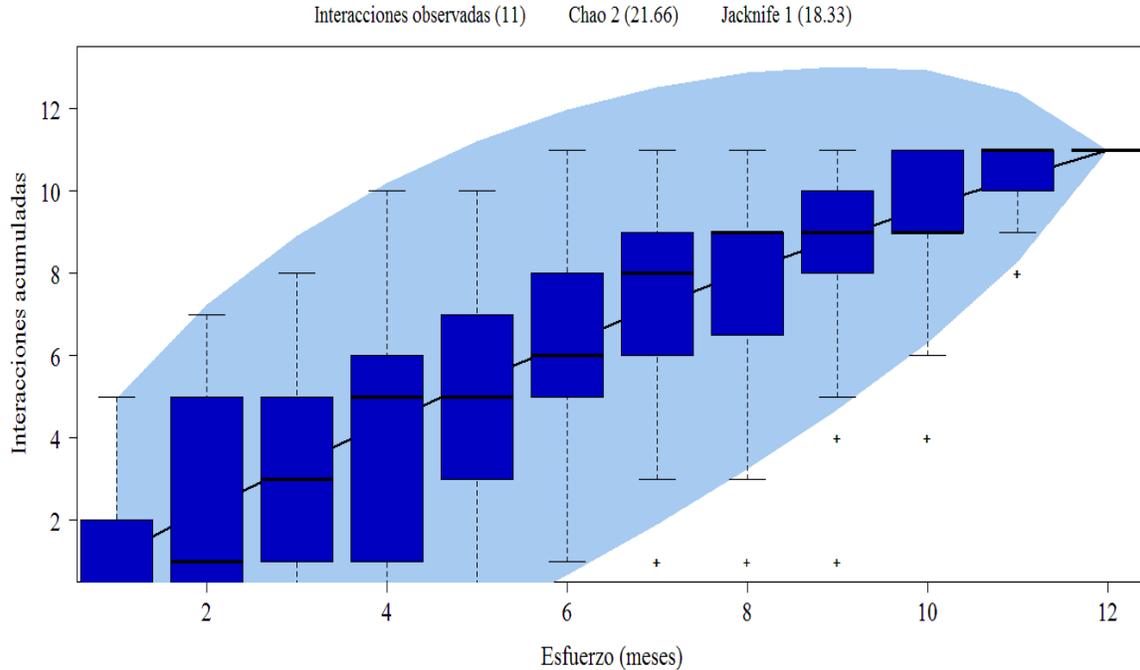


Figura 13. Curva de acumulación de interacciones para el bosque de encino 2 (seco) en el Parque Nacional Los Mármoles de septiembre 2013 a agosto 2014. Todo lo demás igual que en la Fig. 10.

Los patrones de visitas de colibríes a flores variaron entre tipos de vegetación. Por ejemplo, en el bosque de pino-encino, éstos ocurrieron casi todo el año (Cuadro 7). En el bosque de encino 1 (húmedo) las visitas fueron registradas intermitentemente entre febrero y agosto (Cuadro 8). En el bosque de encino 2 (seco) las visitas fueron registradas principalmente entre julio y octubre, aunque también en marzo (Cuadro 9).

A nivel de paisaje, las especies de colibríes que visitaron más especies de plantas fueron *Hylocharis leucotis* (18 visitas a 10 especies de plantas) y *Eugenes fulgens* (10 visitas a siete especies de plantas) (Cuadro 10). Las especies de plantas más visitadas por los colibríes fueron *Salvia mexicana* (12 visitas de cuatro especies de colibríes), *Salvia melissodora* (12 visitas de tres especies de colibríes), *Lonicera mexicana* (5 visitas de dos especies de colibríes) y *Agave* sp. (tres visitas de dos especies de colibríes) (Cuadro 10).

Para el bosque de pino-encino, las especies de colibríes que visitaron más especies de plantas fueron *H. leucotis* (10 visitas a siete especies de plantas) y *E. fulgens* (seis visitas a cuatro especies de plantas); las especies de plantas visitadas por más especies de

colibríes fueron *L. mexicana* (5 visitas de dos especies de colibríes) y *Agave* sp. (tres visitas de dos especies de colibríes; Cuadro 11). Para el bosque de encino 1 (húmedo), la especie de colibrí que visitó más especies de plantas fue *H. leucotis* (tres visitas a tres especies de plantas); y todas las especies de plantas fueron visitadas una vez por una sola especie de colibrí (*H. leucotis* o *E. fulgens*) (Cuadro 12). Para el bosque de encino 2 (seco), las especies de colibríes que visitaron más especies de plantas fueron *S. platycercus* (11 visitas a tres especies de plantas) y *A. colubris* (siete visitas a tres especies de plantas); las especies de plantas visitadas por más especies de colibríes fueron *S. mexicana* (12 visitas de cuatro especies de colibríes) y *S. melissodora* (12 visitas de tres especies de colibríes; Cuadro 13).

La especies de colibríes con mayor cantidad de registros de visitas fueron *H. leucotis*, tanto a nivel de paisaje (con 18 visitas; Cuadro 10), como en bosque de pino-encino (con 10 visitas; Cuadro 11) y bosque de encino 1 (húmedo) (con tres visitas; Cuadro 12), y *S. platycercus* en bosque de encino 2 (seco) (con 11 visitas; Cuadro 13). Las especies de plantas con mayor número de visitas recibidas fueron *S. mexicana* y *S. melissodora* a nivel de paisaje y bosque de encino 2 (seco) (con 12 interacciones en cada uno de esos niveles; Cuadros 10 y 13), y *Lonicera mexicana* en bosque de pino-encino (con cinco interacciones; Cuadro 11).

Las sub-redes de interacciones colibrí-planta pueden ser visualizadas en las Figs. 14 a 17 y sus valores consultados en el Cuadro 14. Los parámetros de conectancia, anidamiento, temperatura, valor del modelo nulo II e índice de especialización, no se calcularon para la sub-red de bosque de encino 1 (húmedo) (Fig. 16) debido a su tamaño reducido.

La sub-red con mayor conectancia y temperatura, así como mayor valor para modelo nudo, fue la del bosque de encino 2 (seco) (Cuadro 14), mientras que el bosque de pino-encino presento el mayor valor de anidamiento y especialización (Cuadro 14). El índice de especialización ( $H_2'$ ) fue diferente entre las sub-redes analizadas (Cuadro 14).

Cuadro 14. Características de las cuatro sub-redes de interacciones colibrí-planta a nivel paisaje y en tres tipos de vegetación: bosque de pino-encino (BPE), bosque de encino 1 (húmedo) (BEh) y bosque de encino 2 (seco) (BEs), para el Parque Nacional Los Mármoles de septiembre 2013 a agosto 2014.

Parámetro	Vegetación			
	Paisaje	BPE	BEhúmedo	BEseco
Riqueza:				
Colibríes	6	4	2	5
Plantas	21	12	4	7
Tamaño de la red	27	16	6	12
Interacciones	28	14	4	12
Conectancia (C)	0.22	0.29		0.34
Anidamiento (N)	0.72	0.76		0.42
Temperatura (T)	27.5	23.04		57.55
Modelo nulo II (CE) para T	0.09	0.16		0.96
Especialización ( $H_2'$ )	0.44	0.65		0.34

Las interacciones con los valores más altos de dependencia de los colibríes sobre las plantas, a nivel de paisaje fueron: *L. clemenciae* hacia *L. mexicana* ( $d=1$ ), *C. latirostris* hacia *S. mexicana* ( $d=0.666$ ) y *S. platycercus* hacia *S. melissodora* ( $d=0.636$ ). Para el bosque de pino-encino las especies de colibríes con los valores más altos de dependencia fueron: *L. clemenciae* hacia *L. mexicana* ( $d=1$ ) y *A. colubris* hacia *A. mexicana* ( $d=0.666$ ). Para el bosque de encino 1 (húmedo) la especie de colibrí con mayor dependencia fue *E. fulgens* hacia *G. communis* ( $d=1$ ). Para el bosque de encino 2 (seco) las especies de colibríes con los valores más altos de dependencia fueron: *H. leucotis* hacia *S. mexicana* ( $d=0.8$ ), *C. latirostris* hacia *S. mexicana* ( $d=0.666$ ), *E. fulgens* hacia *S. melissodora* ( $d=0.666$ ) y *S. platycercus* hacia *S. melissodora* ( $0.636$ ). Los valores de dependencia de las plantas sobre los colibríes, tanto a nivel paisaje como a nivel de tipo de vegetación, fueron altos ( $d=1$ ) en muchas especies, ya que la mayoría de las plantas fueron visitadas solo por una especie de colibrí.

Las especies de colibríes que presentaron los valores más altos de asimetría fueron, a nivel de paisaje, *H. leucotis* ( $AS=7.47$ ) y *E. fulgens* ( $AS=4.9$ ; Fig. 14). Mientras que la especie de planta con el valor más alto de asimetría fue *L. mexicana* ( $AS=1.378$ ; Fig. 14). Para el bosque de pino-encino las especies de colibríes y plantas con los valores más altos

de asimetría fueron también *H. leucotis* (AS=5.133), *E. fulgens* (AS=2.668) y *L. mexicana* (AS=1.2; Fig. 15). Para el bosque de encino 1 (húmedo) la especie de colibrí con mayor asimetría fue *H. leucotis* (AS=2.001). Mientras que todas las plantas obtuvieron un valor de asimetría semejante ( $AS \leq 0.667$ ; Fig. 16). Para el bosque de encino 2 (seco) *A. colubris* tuvo el mayor valor de asimetría (AS=2.700; Fig. 17), al igual que la planta *S. mexicana* (AS=1.167; Fig. 17). En general, las especies de plantas presentaron valores de asimetría cercanos a 1.

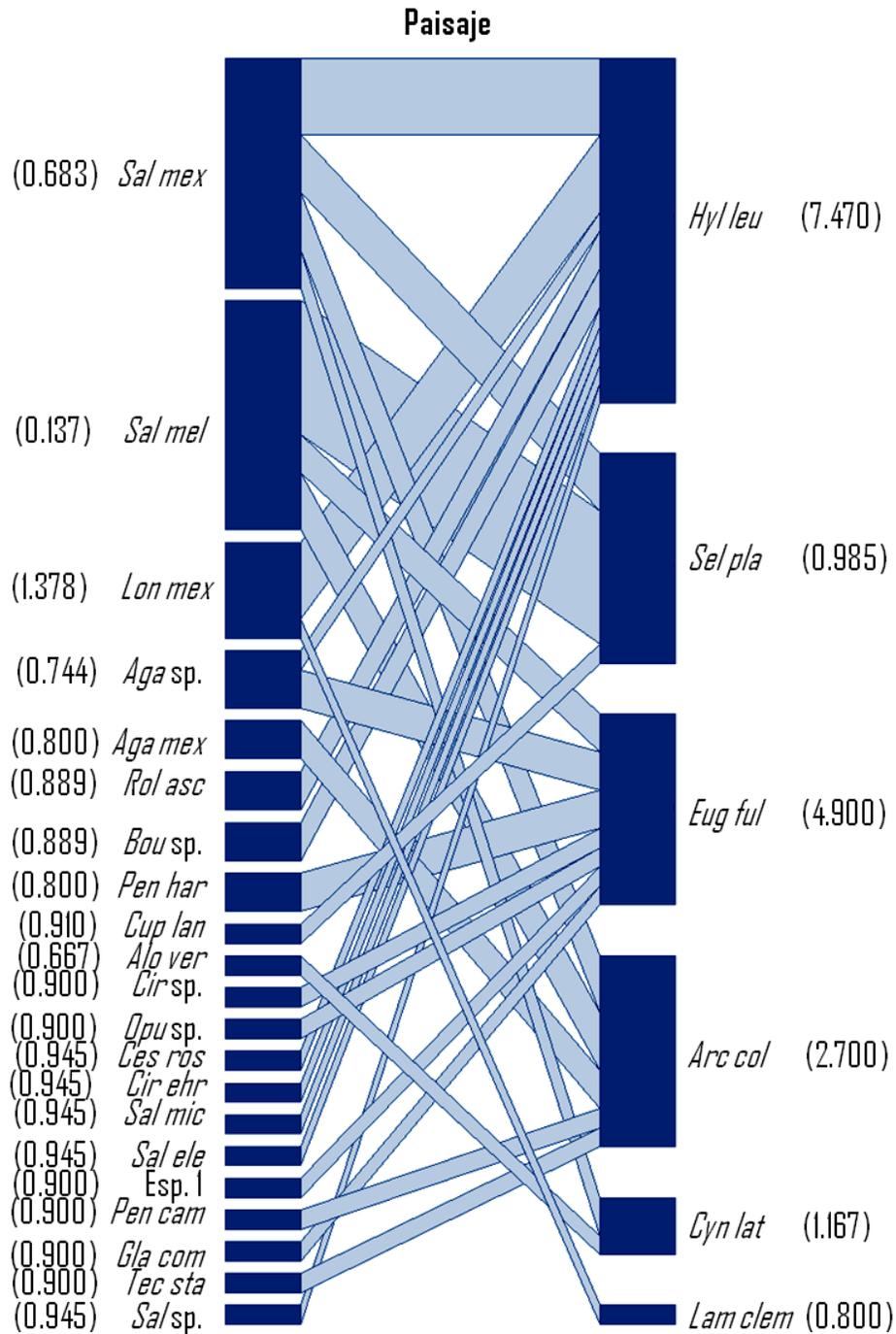


Figura 14. Sub-red de interacciones colibrí-planta a nivel paisaje considerando tres tipos de vegetación: bosques de pino-encino, encino 1 (húmedo) y encino 2 (seco), en el Parque Nacional Los Mármolos de septiembre 2013 a agosto 2014. Las especies de colibríes y de plantas están representadas por recuadros azules, mientras que las interacciones entre ambos conjuntos se simbolizan por líneas azules más claras; el ancho de los recuadros y el grosor de las líneas entre ellos, indica el número de interacciones observadas entre colibríes y plantas (es decir la frecuencia de las interacciones). Los números entre paréntesis muestran los valores de asimetría para cada especie de planta (columna izquierda) y de colibrí (columna derecha). Los acrónimos usados para cada especie se muestran en los Cuadros 1 y 5.

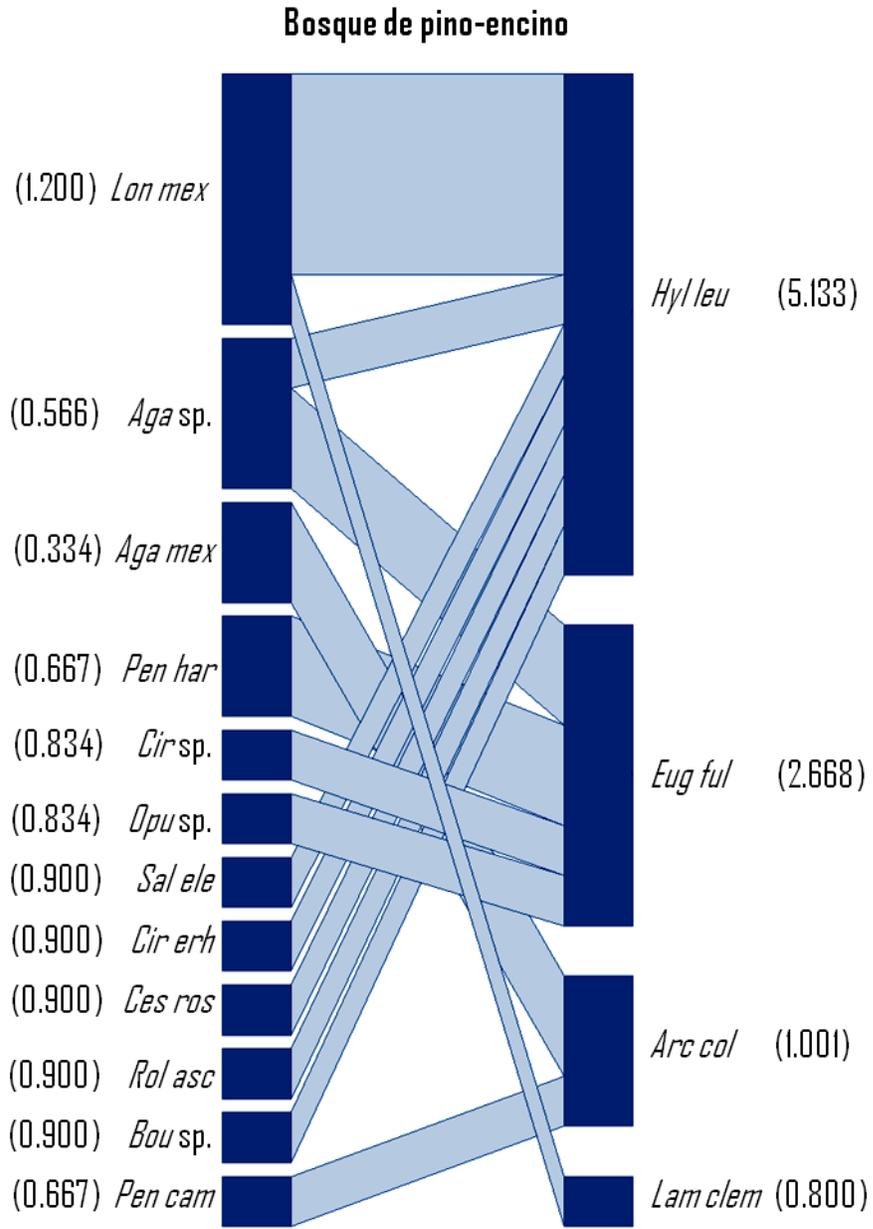


Figura 15. Sub-red de interacciones colibrí-planta para el bosque de pino-encino en el Parque Nacional Los Mármoles de septiembre 2013 a agosto 2014. Todo lo demás igual que en la Fig. 14.

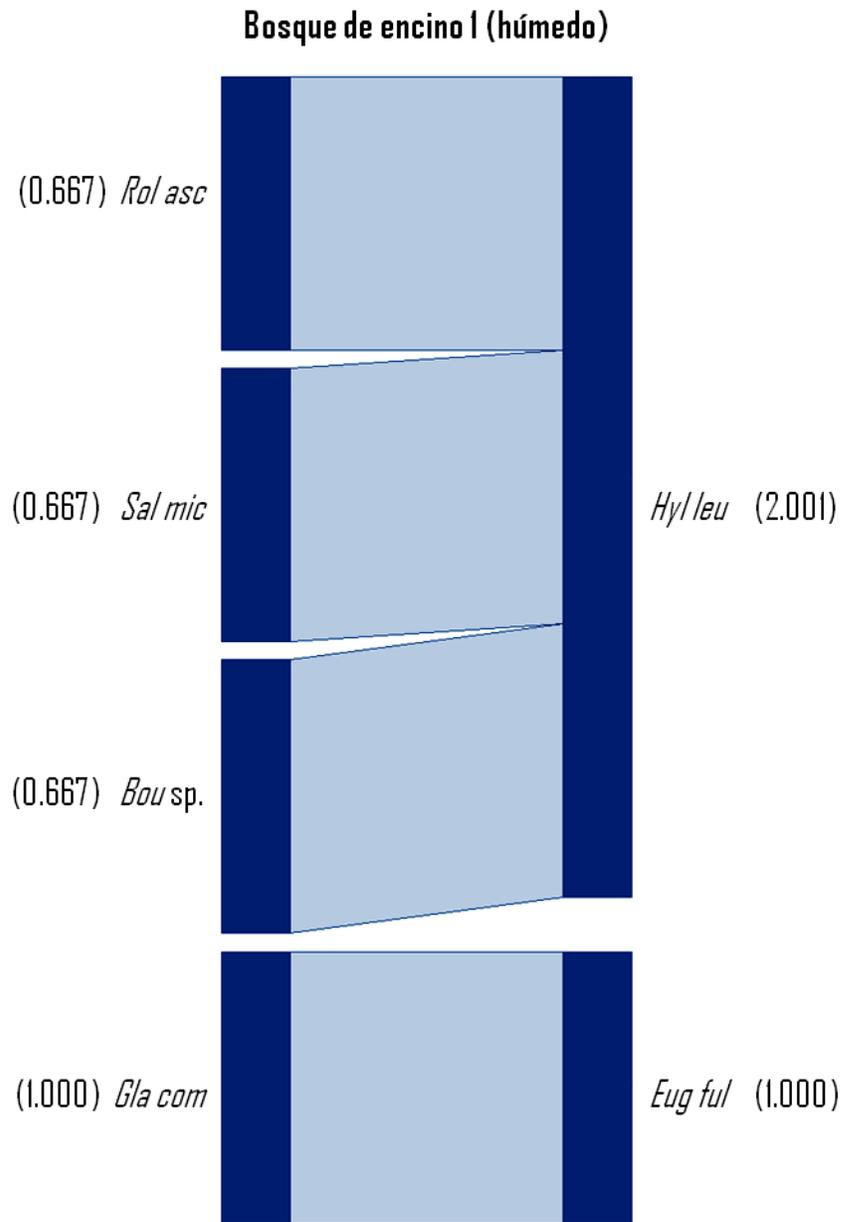


Figura 16. Sub-red de interacciones colibrí-planta para el bosque de encino 1 (húmedo) en el Parque Nacional Los Mármoles de septiembre 2013 a agosto 2014. Todo lo demás igual que en la Fig. 14.

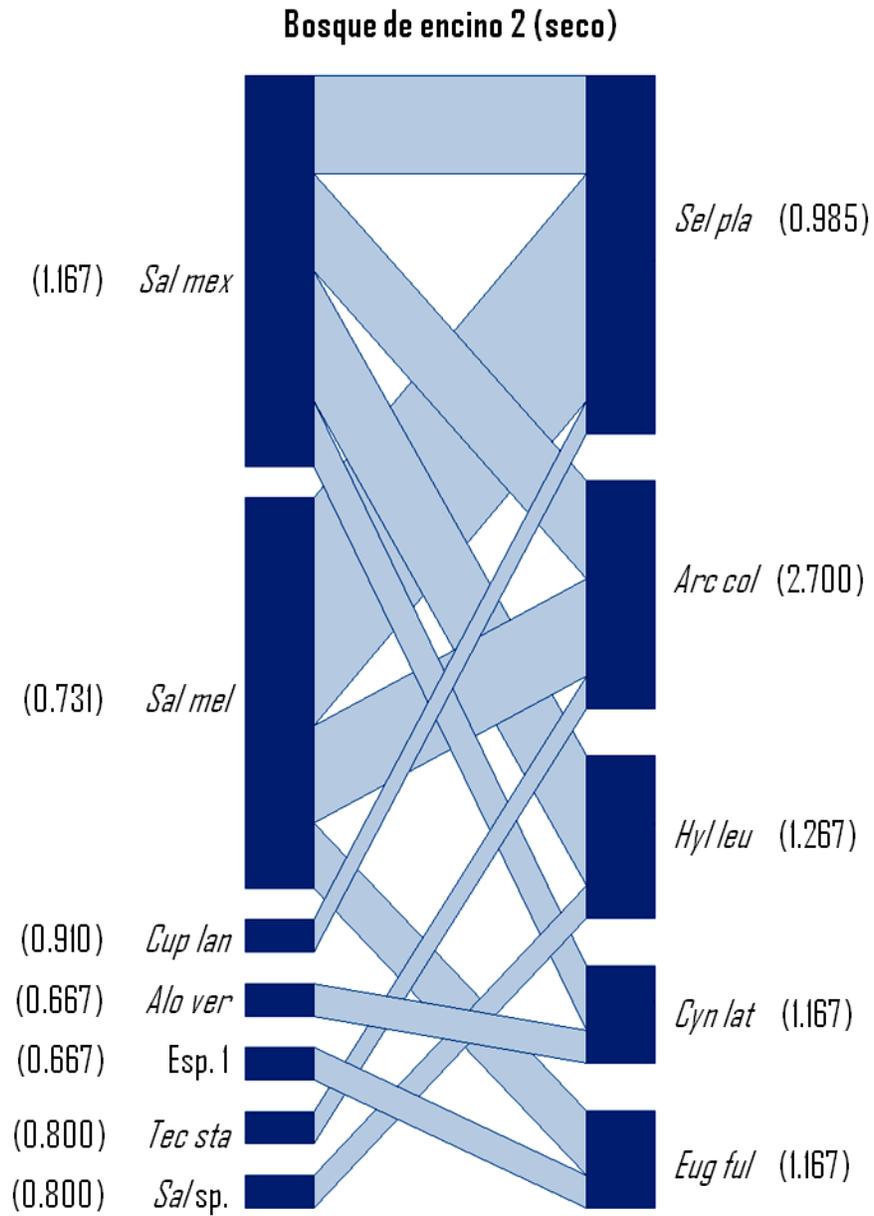


Figura 17. Sub-red de interacciones colibrí-planta para el bosque de encino 2 (seco) en el Parque Nacional Los Mármoles de septiembre 2013 a agosto 2014. Todo lo demás igual que en la Fig. 14.

## **DISCUSIÓN**

Los tres principales resultados obtenidos en este trabajo fueron (1) la identificación de las especies de colibríes y plantas que integran las sub-redes de interacción colibrí-planta a nivel paisaje y por tipo de vegetación en el PNLMar; (2) la determinación de las especies clave de colibríes y plantas que mantienen el flujo de materia y energía de las sub-redes construidas; y (3) la descripción de las características estructurales (anidamiento, conectancia y especialización) de las sub-redes analizadas. A continuación se discutirán las implicaciones de cada uno de estos resultados.

### **Identificación de especies participantes y similitud con otros sitios**

El PNLMar puede ser comparado en cuanto a riqueza de especies e interacciones con otros seis lugares del centro este de México. Estos lugares también han sido estudiados en cuanto a la composición de la comunidad de colibríes y las plantas con las que éstos interactúan. Dichos lugares son: el Parque Nacional El Chico (PNEC), el matorral xerófilo de Pachuca (MXP), la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán (RBBM), la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC), el Parque Nacional La Malinche (PNLM) y el centro de Veracruz.

Estos lugares cuentan con un clima y vegetación semejante al PNLMar. Por ejemplo, la RBBM, el MXP y la RBTC presentan un clima seco y semiseco, que puede ser comparable con el bosque de encino 2 (seco) del PNLMar, el cual recibió poca precipitación desde noviembre de 2013 hasta marzo de 2014 (obs. pers.). Mientras que el PNEC y el PNLM presentan un clima templado subhúmedo con bosques templados semejantes a los del PNLMar. El sitio restante, el centro de Veracruz se ubica dentro del eje neovolcánico al igual que el PNLMar, por lo que este también puede ser comparado con el área de estudio.

En general, las especies de colibríes observadas en el PNLMar han sido registradas en otros sitios. Ocurre algo distinto con las plantas y las interacciones, pues la similitud en cuanto a especies de plantas entre los otros seis sitios y el PNLMar es baja. Así, las seis especies de colibríes registradas en el PNLMar también han sido registradas en la RBBM, el MXP, la RBTC y el centro de Veracruz. Para los sitios de clima templado subhúmedo, el

PNLM y el PNEC, la similitud de especies de colibríes también fue alta. El PNLM tiene registradas ocho especies, de las cuales cinco se comparten con el PNLMar (Lara, 2006), mientras que cuatro de las seis especies registradas en el PNEC se comparten con el PNLMar (Arregui, 2004).

Para el caso de las plantas, pocas especies fueron compartidas entre el PNLMar y los otros lugares mencionados del centro este de México (de una a cuatro especies de plantas compartidas). *Salvia elegans* y *S. microphylla* var. *neurepia* son las especies más compartidas. Así, en la RBBM los colibríes visitaron 27 especies de plantas, de las cuales sólo cuatro fueron usadas por los colibríes en el PNLMar (*S. elegans*, *S. mexicana*, *S. microphylla* var. *neurepia* y *Cirsium ehrenbergii*; Martínez-García, 2006; Martínez-García y Ortiz-Pulido, 2014). En el MXP los colibríes visitaron 25 especies de plantas, de las cuales sólo dos estuvieron presentes en el PNLMar (*S. microphylla* y *Penstemon campanulatus*; Mauricio-López, 2005 y Díaz-Valenzuela, 2008). En la RBTC se registraron 35 especies de plantas visitadas por colibríes, de las cuales sólo una fue registrada en el PNLMar (*Tecoma stans*; Ortiz-Pulido *et al.*, 2012). En el PNEC 19 especies de plantas fueron visitadas por colibríes, de éstas, sólo dos fueron visitadas en el PNLMar (*S. elegans* y *S. microphylla*; Arregui, 2004). Mientras que en el PNLM los colibríes visitaron ocho especies de plantas, de éstas sólo una fue visitada en el PNLMar (*S. elegans*; Lara, 2006).

En general la mayoría de las especies de plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes en el PNLMar se pueden encontrar en vegetación secundaria, en sitios perturbados o a la orilla de caminos, y son de amplia distribución (A. Sánchez-González com. pers.). Se sabe que el generalismo (morfológico y ecológico) es común en la interacción colibrí-planta (Burbano-Álvarez, 2013). Así, los colibríes no sólo tienden a visitar flores cuyo síndrome es diferente al de ornitofilia (e.g., plantas entomófilas) sino que visitan tanto a plantas nativas como a plantas invasoras. Además de que pueden establecer interacciones con plantas traídas de otros continentes en poco tiempo (Burbano-Álvarez, 2013).

En cuanto a la similitud de interacciones, el PNLMar solo compartió de una a cuatro interacciones con los otros lugares. Estas interacciones fueron las establecidas entre *H. leucotis* vs. *S. mexicana*, *S. microphylla* var. *neurepia*, *S. elegans* y *C. ehrenbergii*, mismas que fueron registradas en la RBBM, el sitio más cercano (Martínez-García, 2006; Martínez-

García y Ortiz-Pulido, 2014), el MXP (con el que sólo comparte la interacción entre *H. leucotis* vs. *S. microphylla* var. *neurepia*; Díaz-Valenzuela, 2008) y el PNLMar (con el que comparte la interacción entre *H. leucotis* vs. *S. elegans* Lara, 2006).

Los factores abióticos como la vegetación, condiciones atmosféricas, altitud, tipo de suelo o la distancia entre los sitios, así como los factores bióticos, ecológicos o evolutivos, pueden estar determinando las diferencias en cuanto a composición de especies de colibríes y las plantas de las que estos se alimentan entre los seis sitios y el PNLMar (Martínez-García, 2006).

### **Especies clave y comparación con otros sitios**

En este estudio se identificaron las especies más conectadas o especies clave de colibríes y plantas que mantienen la estructura de las sub-redes analizadas en el PNLMar. Al interior del PNLMar, nivel paisaje y por tipo de vegetación las especies clave son similares para colibríes pero difieren para plantas. De igual manera, las especies clave de colibríes son semejantes a las encontradas en otros sitios del centro este de México pero no así las especies clave de plantas.

Las especies de colibríes con más interacciones en el PNLMar son similares en los diferentes tipos de vegetación muestreados. Así *H. leucotis*, *E. fulgens*, *A. colubris* y *S. platycercus* fueron los colibríes que realizaron más visitas a más especies de plantas. A nivel vegetación hay predominancia de una u otra especie (ver resultados) pero ellas constituyen las especies clave. Tal vez la preponderancia de estas especies se deba a que la mayoría están presentes en altos números en los diferentes tipos de vegetación. Martínez-García (2006) ya había señalado la relación entre el número de tipos de vegetación ocupados por una especie y el número de interacciones establecidas por dicha especie. Aparentemente, las especies que están en mayor número de tipos de vegetación tendrán mayor número de interacciones (Martínez-García, 2006). Situación que se cumple para estas especies en el PNLMar. Por otro lado, dos de las especies de colibríes con mayor número de interacciones también fueron las especies con los valores más altos de asimetría (e.g. AS=7.47 para *H. leucotis* y AS=4.9 para *E. fulgens* a nivel paisaje). Como se sabe una asimetría más alta indica que dichas especies concentran un porcentaje importante de todas

las interacciones registradas en la red (Martínez-García y Ortiz-Pulido, 2014). Además, ambas especies, *H. leucotis* y *E. fulgens*, fueron las más registradas (69 y 13 registros, respectivamente) y las que estuvieron presentes más meses (11 y 7 meses, respectivamente) en el PNLMar. Se ha observado que las especies más abundantes y las que permanecen por más tiempo en las zonas de estudio tienden a ser las que más interacciones establecen (Martínez-García, 2006; Díaz-Valenzuela, 2008). Aunque la abundancia relativa de las especies es un factor importante en la estructuración de patrones de interacción, ésta no es suficiente para predecir la ocurrencia y la frecuencia de las interacciones (Jordano *et al.*, 2009; Vázquez *et al.*, 2009), porque las características de cada especie (e.g., morfología, comportamiento) juegan también un papel importante. Por ejemplo, *H. leucotis* ha sido registrado mostrando un comportamiento agresivo y territorial al defender parches de flores de *Penstemon roseus* y *S. elegans* de cualquier visitante animal (Lara, 2006). Un comportamiento similar de este colibrí fue observado en el PNLMar, al defender parches de flores de *S. mexicana* de otros colibríes. Además *E. fulgens* al igual que *A. colubris* han sido clasificados dentro del rol de especies generalistas (especies con patrones de forrajeo cambiantes; Lara, 2006). La dominancia de las especies y su rol dentro de la comunidad (e.g. territoriales, generalistas) podría estar jugando un papel importante en el establecimiento de interacciones. Sin embargo, es necesario realizar más estudios sobre este tema.

Las especies clave de colibríes (i.e. *H. leucotis*, *E. fulgens*, *S. platycercus* y *A. colubris*) también fueron similares a las encontradas en otros sitios del centro este de México (RBBM, MXP, RBTC, PNEC y PNLM). Por ejemplo, *H. leucotis*, la especie más relevante en el PNLMar (se registraron 18 visitas a 10 especies de plantas), también ha sido reportada como importante para la RBBM (con 35 visitas a 13 especies de plantas; Martínez-García, 2006; Martínez-García y Ortiz-Pulido, 2014), el MXP (con 20 especies de plantas visitadas; Mauricio-López, 2005 y Díaz-Valenzuela, 2008) y el PNLM (con 8 especies visitadas; Lara, 2006). *Eugenes fulgens*, en la que se registraron 10 visitas a 7 especies de plantas en el PNLMar, también ha sido reportada como una de las especies que más ha establecido interacciones en la RBBM (12 visitas a 5 especies; Martínez-García, 2006; Martínez-García y Ortiz-Pulido, 2014), el MXP (9 especies de plantas visitadas; Mauricio-López, 2005 y Díaz-Valenzuela, 2008) y el PNLM (8 especies visitadas; Lara,

2006). Finalmente, *S. platycercus*, en la que se registraron 11 interacciones con 3 especies de plantas en el PNLMar, ha sido registrada como una de las especies importantes en el MXP (visitando 12 especies de plantas; Díaz-Valenzuela, 2008) y *A. colubris*, en la que se registraron 10 visitas a 5 especies de plantas, en el PNLM también fue clave (visitando 5 especies de plantas; Lara, 2006).

Otras especies de colibríes han sido reportadas como importantes, pero no han sido registradas en el PNLMar (a excepción de *C. latirostris*). Por ejemplo, *C. lucifer* ha sido registrada como una especie clave en la RBBM (con 13 visitas a 5 especies de plantas; Martínez-García, 2006; Martínez-García y Ortiz-Pulido, 2014) y el MXP (visitando 22 especies de plantas; Mauricio-López, 2005 y Díaz-Valenzuela, 2008). También han sido reportadas *C. latirostris* en la RBBM (con 33 visitas a 9 especies; Martínez-García, 2006; Martínez-García y Ortiz-Pulido, 2014) y la RBTC (visitando 18 especies de plantas; Ortiz-Pulido *et al.*, 2012), y *Amazilia violiceps* y *Cynanthus sordidus*, ambas en la RBTC (visitando 15 y 11 especies de plantas, respectivamente; Ortiz-Pulido *et al.*, 2012).

Para la comunidad de plantas, las especies con más interacciones no fueron las mismas en los diferentes tipos de vegetación. Las especies de plantas más visitadas por más especies de colibríes en el PNLMar fueron *S. mexicana*, *S. melissodora*, *L. mexicana* y *Agave* sp. Ninguna de estas especies de plantas fue registrada en más de un tipo de vegetación. *Lonicera mexicana*, a nivel paisaje, y *S. mexicana*, en bosque de encino 2 (seco), presentaron los valores más altos de asimetría ( $AS=1.378$  y  $1.167$ , respectivamente). Tal vez esto se debe a que quizá estas especies presentan una riqueza energética alta en su néctar, medida que aun no se ha hecho. Se sabe que el valor calórico del néctar es un factor que podría determinar las frecuencias de visitas de los colibríes a las flores (Burbano-Álvarez, 2013). Por ejemplo, se han reportado que el néctar en las flores de *S. elegans*, una de las plantas más visitadas en el PNLM, tiene valores altos de azúcar (Lara, 2006). Faltaría evaluar la relación entre la cantidad y calidad de néctar de las flores visitadas por colibríes en el PNLMar y como esto repercute en la frecuencia de las interacciones entre estos organismos.

Las especies clave de plantas fueron diferentes a las reportadas para otros sitios del centro este de México donde la interacción colibrí-planta ha sido investigada. Sólo *S.*

*mexicana* había sido reportada antes como una especie importante, en este caso en la RBBM (con 12 visitas de tres especies de colibríes; Martínez-García, 2006). En este mismo sitio fue reportada también *Pachycereus marginatus* como especie clave (con 25 visitas de tres especies de colibríes; Martínez-García, 2006; Martínez-García y Ortiz-Pulido, 2014). Mientras que en el MXP las plantas más visitadas fueron *Bouvardia ternifolia*, *Penstemon barbatus*, *Nicotiana glauca* y *Opuntia imbricata* (con 9, 7, 7 y 7 especies visitantes de colibríes, respectivamente; Díaz-Valenzuela, 2008). En la RBTC las plantas con mayor número de especies de colibríes visitantes fueron *Cercidium praecox*, *Ipomoea arborescens* y *N. glauca* (10, 6 y 6 especies de colibríes, respectivamente; Ortiz-Pulido *et al.*, 2012). Mientras que en el PNLM las plantas más visitadas fueron *Penstemon roseus*, *S. elegans* y *Castilleja tenuiflora* (8, 8 y 6 especies de colibríes; Lara, 2006).

A pesar de que las especies clave de plantas no se comparten entre sitios diferentes, las familias más visitadas sí fueron similares. Las familias de plantas más visitadas en el PNLMar fueron Labiatae (29 visitas), Caprifoliaceae (5 visitas), Scrophulariaceae (3 visitas) y Agavaceae (3 visitas). Éstas constituyeron el 47.61% de las especies de plantas visitadas por colibríes en la zona. Las familias Labiatae y Scrophulariaceae, junto con Rubiaceae (también registrada en el PNLMar), ya habían sido reportadas como importantes en zonas de clima templado, como el PNEC, el PNLM y zonas altas de la RBBM (Arregui, 2004; Lara, 2006; Martínez-García, 2006).

La conservación de especies clave, tanto de colibríes (*H. leucotis*, *E. fulgens*, *A. colubris* y *S. platycercus*) como de plantas (*S. mexicana*, *S. melissodora*, *L. mexicana* y *Agave* sp.), podría ser vital para el mantenimiento del sistema de interacción colibrí-planta en el PNLMar.

### **Características estructurales de las sub-redes de interacción y comparación con sitios similares**

Las sub-redes de interacción colibrí-planta a nivel de paisaje y bosque de pino-encino en el PNLMar presentaron un patrón anidado. Se observó además un patrón asimétrico que mostró a las especies generalistas interactuando entre ellas, y a las especies especialistas interactuando comúnmente sólo con las generalistas (Bascompte y Jordano,

2006; Jordano *et al.*, 2009). Pocas especies especialistas establecieron interacciones con especialistas, como fue el caso de la interacción entre *L. clemenciae* vs. *L. mexicana* (cuyo valor de dependencia fue el más alto,  $d=1$ ), un tipo de interacción que no contribuyó al patrón de anidamiento (Lara *et al.*, 2012). Tal vez por estas razones, el grado de anidamiento (N) para el PNLMar resultó ser más bajo que los valores reportados para otras redes de interacción colibrí-planta (N=0.79 para Díaz-Valenzuela, 2008;  $N > 0.83$  para Lara-Rodríguez *et al.*, 2012), insecto-planta (N=0.95 para Medrano, 2011) y hormiga-planta (N=0.81, 0.83, 0.97 y 0.99 para Sánchez-Galván *et al.*, 2012).

Los valores bajos de conectancia (C) obtenidos para el PNLMar (0.22 para nivel paisaje y 0.29 para bosque de pino-encino) son semejantes a los registrados para las redes colibrí-planta reportadas en la RBBM y la RBTC (0.24 y 0.23, respectivamente, y de 0.19 a 0.26 para distintos tipos de comunidades vegetales de la RBTC; Lara-Rodríguez *et al.*, 2012 y Ortiz-Pulido *et al.*, 2012). Mientras que los valores altos de conectancia para el bosque de encino 2 (seco) del PNLMar (C=0.34), son más parecidos a los reportados para las redes colibrí-planta del PNEC, el MXP y el PNLM (0.41, 0.42, 0.64, respectivamente; Díaz-Valenzuela, 2008 y Lara-Rodríguez *et al.*, 2012), y para redes insecto-planta (C=0.42 para Medrano, 2011). Estas diferencias podrían explicarse si se considera que tanto la RBBM como la RBTC presentan zonas relativamente conservadas, mientras que en el PNEC, el MXP y el PNLM se encuentran sitios más bien perturbados. Esta diferencia sugiere una relación entre el nivel de perturbación y el valor de conectancia, siendo que a mayor perturbación habrá mayor conectancia (Montoya *et al.*, 2001; Lara-Rodríguez *et al.*, 2012). Así, para el PNLMar tenemos que tanto el bosque de pino-encino como el nivel paisaje fueron los sitios más conservados; en cambio el sitio más perturbado fue el bosque de encino 2 (seco). Sin embargo, otros autores ya han mencionado el alto grado de perturbación en que se encuentra el PNLMar (Ramírez-Cruz *et al.*, 2009; Delgadillo-Moya *et al.*, 2011; García-Sánchez *et al.*, 2014).

Además de la posible relación con el nivel de perturbación, la conectancia está relacionada con el número de especies que integran el sistema, ya que la conectancia disminuye conforme se añaden especies (Jordano, 1987; Olesen y Jordano, 2002). Esto coincide con lo encontrado en las sub-redes de interacción colibrí-planta del PNLMar. Los

valores de conectancia más bajos representan a las sub-redes con mayor riqueza (27 y 16 especies interactuantes a nivel paisaje y bosque de pino-encino, respectivamente), mientras que los valores de conectancia más altos corresponden a la sub-red con menor riqueza (12 especies interactuantes para bosque de encino 2 (seco)). Esto también se cumple en las sub-redes colibrí-planta analizadas por Lara-Rodríguez y colaboradores (2012).

El índice de especialización ( $H_2'$ ) indica que las sub-redes a nivel de paisaje y bosque de encino 2 (seco) ( $H_2'$ =0.44 y 0.34, respectivamente) para el PNLMar fueron generalistas, mientras que la sub-red registrada en el bosque de pino-encino fue especialista ( $H_2'$ =0.65). Martínez-García y Ortiz-Pulido (2014) reportaron algo similar en su trabajo, en el las sub-redes colibrí-planta a nivel paisaje y bosque de pino-encino de la RBBM fueron especialistas, mientras las sub-redes para el matorral submontano y bosque de encino fueron generalistas. Aparentemente, no existe una relación entre la escala espacial (paisaje o tipo de vegetación) y el nivel de especialización de la red. Si esto fuera, se esperaría que las redes a nivel de tipo de vegetación (i.e., bosque de pino-encino y bosque de encino 2 (seco)) fueran especialistas, y sólo la red a nivel paisaje fuera generalista.

Además, existe la posibilidad de que la sub-red registrada en el bosque de pino-encino del PNLMar sea más sensible ante la pérdida de especies, ya que presenta valores de especialización altos. Valores similares de especialización han sido reportados para redes colibrí-planta a nivel paisaje y bosque de pino-encino de la RBBM ( $H_2'$ =0.65 y 0.63, respectivamente; Martínez-García y Ortiz-Pulido, 2014) y para redes colibrí-planta en tres tipos de bosque tropical de diferentes elevaciones ( $H_2'$ =0.55, 0.64 y 0.51, baja, mediana y alta elevación respectivamente; Maglianesi *et al.*, 2014). Martínez-García y Ortiz-Pulido (2014) sugieren que las redes con valores altos de especialización (i.e., a nivel paisaje y bosque de pino-encino para la RBBM) tienden a ser más sensibles ante la pérdida de especies, puesto que la desaparición de una especie podría ocasionar a su vez que las especies que dependan de ella también desaparezcan.

De igual manera, es posible que las sub-redes a nivel paisaje y bosque de encino 2 (seco) para el PNLMar sean menos sensibles ante la pérdida de especies, ya que presentan grados de especialización bajos. Valores similares de especialización han sido reportados para redes de polinización en ambientes tropicales ( $H_2'$ =0.43  $\pm$  0.03; Schleuning *et al.*,

2012) y para la red colibrí-planta registrada en matorral submontano de la RBBM ( $H_2'=0.32$ ; Martínez-García y Ortiz-Pulido, 2014). Por lo que podría esperarse que a valores bajos de especialización, las redes tengan menor sensibilidad ante la pérdida de especies (*sensu* Martínez-García y Ortiz-Pulido, 2014).

### **Limitaciones del trabajo**

Es posible que el esfuerzo de muestreo no haya sido el suficiente para determinar todas las especies de plantas e interacciones que existen en el PNLMar, pero sí para determinar las especies de colibríes presentes. En general, para colibríes, se puede concluir que el esfuerzo de muestreo fue adecuado, tanto a nivel paisaje como por tipo de vegetación. Por ejemplo, a nivel paisaje la riqueza observada (seis) es similar a la esperada (6.98), con un 100% y 85.95% de completitud (si se usan los índices Chao 2 y Jackknife 1, respectivamente). Sin embargo, no ocurrió así con las plantas ni con las interacciones. Por ejemplo a nivel paisaje se registraron 21 especies de plantas y se esperaban entre 28.8 y 38.6 especies, mientras que se registraron 28 interacciones y se esperaban entre 36.6 y 43.3.

En cuanto a colibríes, es posible que en el PNLMar también se encuentren *C. lucifer*, *C. thalassinus*, *A. violiceps*, *Atthis heloisa*, *S. rufus* y *S. sasin* puesto que han sido registradas por otros autores en sitios cercanos (González, 2001; Lara *et al.*, 2011; Arregui, 2004; Mauricio-López, 2005; Lara, 2006; Martínez-García, 2006; Díaz-Valenzuela, 2008; Ortiz-Pulido *et al.*, 2012). Independientemente de esto, en el listado avifaunístico del PNLMar (CONANP, inédito) se ha sugerido, pero no verificado, otras especies posiblemente presentes. Estas especies son: *Amazilia cyanocephala*, *A. beryllina* y *Archilochus alexandri*. Sin embargo, dicho listado no ha sido corroborado en campo, por lo cual no hay certeza de que tales especies se encuentren en la zona.

Para el caso de las plantas, el inventario tiene una completitud que varía entre 54.31% y 72.89%. Esta falta de especies puede deberse a que el método de muestreo se enfocó a observar a los colibríes y las visitas de éstos a las plantas y no al revés (i.e., no se usaron muestreos fitocéntricos; Jordano *et al.*, 2009). Las posibles desventajas que conlleva realizar observaciones zoocéntricas, es dejar fuera especies de plantas que pueden ser potencialmente visitadas por colibríes; así por ejemplo se observó *Fuchsia* sp. en el bosque

de pino-encino, pero no se reportó debido a que no se observaron interacciones entre los colibríes y sus flores. Al igual que a nivel de paisaje, el análisis de las curvas de acumulación de especies a nivel tipo de vegetación indicó que el esfuerzo de muestreo no fue el adecuado. Se desconoce qué especies de plantas son las que faltaría registrar.

En cuanto a las interacciones, el análisis de la curva de acumulación de interacciones indica que aún es necesario realizar mayor esfuerzo de muestreo, pues se predice que se registró entre el 64.62% y el 76.37% de las interacciones existentes en el paisaje. A nivel de vegetación el análisis del esfuerzo de muestreo indica que este fue adecuado en dos tipos de vegetación (i.e. pino-encino y encino 2 (seco)) pero en uno no (i.e. encino 1 (húmedo)). La falta de registro de más interacciones podría explicarse considerando la existencia de interacciones prohibidas o nulas. Este tipo de interacciones pueden ocurrir por desajustes fenológicos (donde las dos especies no se encuentran en el mismo tiempo en un lugar), limitaciones fenotípicas tanto de los colibríes como de las plantas (donde los tamaños de las estructuras con las que establecen contacto dos posibles interactuantes no permiten la interacción), o bien abundancias bajas de las especies interactuantes (Jordano *et al.*, 2009).

Otras razones por las cuales no se registraron más interacciones pueden ser: la hora a la que se realizaron las observaciones (de 6:00-7:00 a.m hasta medio día) y la presencia de perturbaciones en el PNLMar. En el primer caso se ha visto abundante actividad de forrajeo por parte de los colibríes en la tarde (M. González-Ledesma com. pers.); si la identidad de los pares de especies interactuantes de la tarde difieren de los pares que ocurren en la mañana es posible que las interacciones de la tarde sean las que falta registrar, porque salieron de nuestro rango de tiempo de observación. Por otra parte, las perturbaciones tienen efectos (directos o indirectos) sobre las interacciones. Por ejemplo, la presencia de ganado (se observó principalmente ganado bovino) y el daño que este puede ocasionar a las plantas (i.e., pisoteo y ramoneo) podría alterar el comportamiento de forrajeo de los polinizadores al reducir la cantidad o calidad del néctar de las flores (Chalcoff *et al.*, 2014).

La baja completitud de interacciones podría afectar la estructura anidada de las sub-redes colibrí-planta construidas para el PNLMar. Esto porque la mayoría de las propiedades

de la red (i.e., número de enlaces entre plantas y animales y el grado de las especies) dependen de la escala, es decir del tamaño de la red (número de especies interactuantes) (Olesen *et al.*, 2006). Se ha encontrado que las redes mutualistas se vuelven más anidadas conforme su complejidad (número de interacciones) aumenta, es decir comunidades con más interacciones serán significativamente más anidadas (Bascompte *et al.*, 2003). Si es así, esperaríamos que las sub-redes (a nivel paisaje y tipo de vegetación) sean más anidadas a medida que más interacciones se incorporen a ellas. Por ejemplo, una interacción que no fue registrada y que ocurrió un año después del muestreo (junio 2015) en el bosque de pino-encino fue la establecida entre *L. clemenciae* vs. *Agave* sp. (Omar Larios Lozano com. pers.). Las especies clave también podrían cambiar, ya que existe evidencia que sugiere que puede ocurrir un recambio de especies en las redes mutualistas a lo largo del tiempo y el espacio (Martínez-Falcón *et al.*, 2010; Sánchez-Galván *et al.*, 2012).

## CONCLUSIONES

En este trabajo se determinó que la sub-red de interacciones colibrí-planta a nivel paisaje para el PNLMar está conformada por seis especies de colibríes que interactuaron con 21 especies de plantas, estableciendo 28 interacciones distintas.

A nivel de tipo de vegetación, la sub-red de bosque de pino-encino estuvo conformada por cuatro especies de colibríes y 12 especies de plantas que establecieron 14 interacciones distintas. La sub-red de bosque de encino 1 (húmedo) estuvo conformada por dos especies de colibríes y cuatro especies de plantas que establecieron cuatro interacciones distintas. Finalmente la sub-red de bosque de encino 2 (seco) estuvo conformada por cinco especies de colibríes y siete especies de plantas, mismas que establecieron 12 interacciones distintas.

Las especies clave de colibríes fueron *Hylochalis leucotis*, *Eugenes fulgens* (ambos a nivel paisaje y en los bosques de pino-encino y encino 1 (húmedo)), *Selasphorus platycercus* y *Archilochus colubris* (estos últimos en bosque de encino 2 (seco)).

Las especies clave de plantas fueron *Salvia mexicana*, *Salvia melissodora* (ambas a nivel paisaje y bosque de encino 2 (seco)), *Lonicera mexicana* y *Agave* sp. (estas últimas en bosque de pino-encino).

Las sub-redes de interacción colibrí-planta se caracterizaron por presentar un patrón anidado (a nivel de paisaje y bosque de pino-encino) y con tendencia a formar compartimientos (bosque de encino 2 (seco)). Así mismo, dos de las cuatro sub-redes resultaron ser redes generalistas (a nivel de paisaje y bosque de encino 2 (seco)) y sólo una especialista (bosque de pino-encino). Esta última es la más sensible a la pérdida de especies.

El análisis de esfuerzo de muestreo indica que para el año en que se realizó el estudio (septiembre 2013 - agosto 2014) se registraron prácticamente todas las especies de colibríes esperadas a nivel paisaje y para cada tipo de vegetación, pero no así la totalidad de especies de plantas ni las interacciones esperadas a nivel paisaje y tipo de vegetación.

## LITERATURA CITADA

- Aizen, M. A. y N. P. Chacoff. 2009. Las interacciones planta-animal como servicio ecosistémico: el caso del mutualismo de polinización. 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. 317-329 p.
- Albert, R., H. Jeong y A.-L. Barabási. 2000. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature*, 406: 378-382.
- Álvarez-Zúñiga, E., A. Sánchez-González y S. Valencia-Ávalos. 2010. Los encinos del Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo, México. *Madera y Bosques*, 16: 56-66
- 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.
- Barabási, A.-L. y R. Albert. 1999. Emergence of scaling in Random Networks. *Science*, 286: 509-512
- 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. 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.
- Bascompte, J., P. Jordano y J. M. Olesen. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312: 431-433.
- Bascompte, J. 2007. Plant-animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. *Revista de la Real Academia de Ciencias Exactas, Física y Naturales, Serie A. Matemáticas*, 101: 221-223
- Bascompte, J. y P. Jordano. 2008. Redes mutualistas de especies. *Investigación y ciencia*, 384: 50-59.
- Blüthgen, N., F. Menzel y N. Blüthgen. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6: 9, doi:10.1186/1472-6785-6-9
- Boege, K. y E. Del Val. 2011. Bichos vemos relaciones no sabemos. *Diversidad e importancia de las interacciones bióticas*. *Ciencias*, 102: 5-11
- Bond, W. J. 1994. Keystone species. In: E. D. Shultze y H. A. Mooney. (eds.). *Biodiversity and ecosystem function*. First edition. Springer-Verlag, Berlin, Germany. 237-253 p.
- 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: 398-409
- Buzato, S., M. Sazima e I. Sazima. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic Forest Sites. *Biotropica*, 32: 824-841
- Chalcoff, V. R., C. L. Morales, M. A. Aizen, Y. Sasal, A. E. Rovere, M. Sabatino, C. Quintero y M. Tadey. 2014. 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.
- Chambers, N., Y. Gray y S. Buchmann. 2004. Polinizadores del Desierto Sonorense. Colaboración de Arizona-Sonora Desert Museum, Alianza Internacional del Desierto Sonorense y The Bee Works. 83 p.
- Colwell, R. K. y J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London, Series B*, 345: 101-118
- Colwell, R. K. 2009. EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Versión 8.2.0. University of Connecticut, USA. Disponible en: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). Inédito. Proyecto de Integración del Programa de Manejo del Parque Nacional Los Mármoles.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2007. Estudio previo justificativo para la modificación del decreto por el que se pretende recategorizar el Parque Nacional Los Mármoles como área de protección de flora y fauna. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Secretaria del Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D.F. 89 p.
- Costanza, R., R. Arge, R. Groot, S. Farber y M. Grasso. 1997. The value of the world's ecosystem service and natural capital. *Nature*, 368: 734-737
- Delgadillo-Moya, C., M. A. Cárdenas-Soriano, V. M. Gálvez-Aguilar y A. Sánchez-González. 2011. Musgos del Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 89: 19-26
- Díaz, S. A. 2003. Variación espacio-temporal en la relación colibrí-planta a escalas y niveles múltiples. Tesis, Departamento de Química y Biología, Universidad de las Américas-Puebla, Cholula. México. 35 p.
- Díaz-Castelazo, C. y V. Rico-Gray. 2011. Correlaciones ecológicas en redes de interacciones mutualistas hormiga-planta. *Actas del III Congreso Mexicano de Ecología, Los retos de la investigación ecológica ante la problemática ambiental, Bocal del Río, Veracruz*, 7-7 abril 2011. 96 p.
- 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
- Dorma, 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/>

- Dunne, J. A., R. J. Williams y N. D. Martínez. 2002a. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99: 12917-12922
- Dunne, J. A., R. J. Williams y N. D. Martínez. 2002b. Network structure and biodiversity loss in food webs: Robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 5: 558-567
- Escalante, E. T. 2003. ¿Cuántas especies hay? Los estimadores no paramétricos de Chao. *Elementos*, 52: 53-56
- Fisher, A. D. 2002. Determinación de la abundancia y distribución de los colibríes de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán durante el periodo Primavera-Verano. Tesis de Licenciatura. Universidad de las Américas-Puebla. Cholula, Puebla, México.
- Galindo-González, J., V. Rico-Gray, C. Díaz-Castelazo, AA. Castro-Luna y JR. Hernández-Montero. 2010. Redes mutualistas en murciélagos frugívoros: El efecto de las perturbaciones. *Memorias. 5° Simposio Interno de Investigación y Docencia. II Foro de Biotecnología Aplicada a la Ecología y Sanidad Vegetal. Xalapa de Enríquez, Veracruz, 31 agosto, 1-3 septiembre 2010.* 53 p.
- García-Sánchez, C. A., A. Sánchez-González y J. L. Villaseñor. 2014. La familia Asteraceae en el Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo, México. *Acta Botánica Mexicana*, 106: 97-116
- González, S. C. 2001. Avifauna de la Reserva de la Biosfera Sierra Gorda, Querétaro, México. Tesis de licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, UNAM. México, D.F. 75 p.
- Gordón, M. Á. R., J. B. Atlántico y C. Ormosa. 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., V. Rico-Gray, S. F. dos Reis y J. N. Thompson. 2006. Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceeding of the Royal Society of London, Series B*, 273: 2041-2047
- 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.
- Ings, T. C., J. M. Montoya, J. Bascompte, N. Blütthgen, L. Brown, C. F. Dormann, F. Edwards, D. Figueroa, U. Jacob, J. I. Jones, R. B. Lauridsen, M. E. Ledger, H. M. Lewis, J. M. Olesen, F. J. Frank Van Veen, P. H. Warren y G. Woodward. 2009. Ecological networks - beyond food webs. *Journal of Animal Ecology*, 78: 253-269
- Jens, M. O., Y. L. Dupont, E. O'Gorman, T. C. Ings, K. Layer, C. J. Melian, K. Trojelsgaard, D. E. Pichler, C. Rasmussen y G. Woodward. 2010. From broadstone to zackenberg: Space, time and hierarchies in ecological networks. In: G.

- Woodward. (ed.). *Advances in ecological research. Ecological networks*. First edition. Elsevier, UK. 1-56 p.
- Jeong, H., B. Tombor, R. Albert, Z. N. Oltvai y A.-L. Barabási. 2000. The large-scale organization of metabolic networks. *Nature*, 407: 651-654
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist*, 129: 257-677
- Jordano, P., J. Bascompte y J. M. Olesen. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, 6: 69-81
- Jordano, P., J. Bascompte y J. M. Olesen. 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. In: N. M. Waser y J. Ollerton. (eds.). *Plant-pollinator interactions: From specialization to generalization*. First edition. Chicago University Press, Chicago. 173-199 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, C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience*, 13: 23-29
- Lara, C., V. Martínez-García, R. Ortiz-Pulido, J. Bravo-Cadena, S. Loranca y A. Córdoba-Aguilar. 2011. Temporal-spatial segregation among hummingbirds foraging on honeydew in a temperate forest in Mexico. *Current Zoology*, 57: 56-62
- 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
- Lopezaraiza, M., Y. García-Rojas, A. Vázquez y M. A. Quesada. 2011. Redes de polinización en un gradiente sucesional de bosque tropical seco y en cultivos agrícolas. *Actas del III Congreso Mexicano de Ecología, Los retos de la investigación ecológica ante la problemática ambiental, Bocal del Río, Veracruz, 7-7 abril 2011*. 53 p.
- Maglianesi, M. A., N. Blüthgen, K. Böhning-Gaese y M. Schleuning. 2014. Morphological traits determine specialization and resource use in plant-hummingbird networks in the neotropics. *Ecology*, 95: 3325-3334
- 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

- Martínez-Falcón, A. P., M. A., Marcos-García, C. Díaz-Castelazo y V. Rico-Gray. 2010. Seasonal changes in a cactus-hoverfly (Diptera: Syrphidae) network. *Ecological Entomology*, 35: 754-759
- 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.
- Medrano Hernández, 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. y N. M. Waser. 2002. Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web. *Proceeding of the Royal Society of London, Series B*, 269: 2395-2399
- 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
- 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.
- National Geographic Society. 2002. Field guide to the birds of North America. Fourth edition. The National Geographic Society. Washington, D. C., EUA. 480 p.
- Olesen, J. M. y P. Jordano. 2002. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology*, 83: 2416-2424
- Olesen, J. M., 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. y L. Cranmer. 2002. Latitudinal trends in plant-pollinator interactions: Are tropical plants more specialized? *Oikos*, 98: 340-350
- Ortiz-Pulido, R., J. Laborde y S. Guevara. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: Consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotropica*, 32: 473-488
- Ortiz-Pulido, R. y R. Díaz. 2001. Distribución y densidad de colibríes en la zona baja del centro de Veracruz, México. *Ornitología Neotropical*, 12: 297-317
- Ortiz-Pulido, R. 2002. La magia de los colibríes. *Especies*, Marzo 2002: 3-7
- 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. y G. Vargas-Licona. 2008. Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores con escalamiento espacio-temporal. *Ornitología Neotropical*, 19: 473-483
- Ortiz-Pulido, R., J. Bravo-Cadena, V. Martínez-García, D. Reyes, Ma. E. Mendiola-González, G. Sánchez y M. Sánchez. 2010. Avifauna de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81: 373-391

- 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
- Partida L. R., P. L. Enríquez, J. L. Rangel-Salazar, C. Lara y M. I. Martínez. 2012. Abundancia de colibríes y uso de flores en un bosque templado del sureste de México. *Revista de Biología Tropical*, 60: 1621-1630
- Peterson, R. T. y E. L. Chalif. 1989. Aves de México: Guía de campo. Primera edición del World Wildlife Fund (WWF). Editorial Diana. México, D. F. 473 p.
- Ramírez-Cruz, S., A. Sánchez-González y D. Tejero-Díez. 2009. La pteridoflora del Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 84: 35-44
- Rico-Gray, V., P. R. Guimarães Jr. y C. Díaz-Castelazo. 2011. Analizando interacciones hormiga-planta usando redes complejas. *Actas del III Congreso Mexicano de Ecología, Los retos de la investigación ecológica ante la problemática ambiental, Bocal del Río, Veracruz, 7-7 abril 2011*. 49 p.
- Rico-Gray, V. y C. Díaz-Castelazo. 2011. Anidamiento y redes complejas mutualistas. *Actas del III Congreso Mexicano de Ecología, Los retos de la investigación ecológica ante la problemática ambiental, Bocal del Río, Veracruz, 7-7 abril 2011*. 95 p.
- Sánchez-Galván, I. R., C. Díaz-Castelazo y V. Rico-Gray. 2012. Effect of Hurricane Karl on a plant-ant network occurring in coastal Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 28: 603-609
- Schleuning, M., J. Fründ, A.-M. Klein, S. Abrahamczyk, R. Alarcón, M. Albrecht, G. K.S. Andersson, S. Bazarian, K. Böhning-Gaese, R. Bommarco, B. Dalsgaard, D. M. Dehling, A. Gotlieb, M. Hagen, T. Hickler, A. Holzschuh, C. N. Kaiser-Bunbury, H. Kreft, R. J. Morris, B. Sandel, W. J. Sutherland, J.-C. Svenning, T. Tscharntke, S. Watts, C. N. Weiner, M. Werner, N. M. Williams, C. Winqvist, C. F. Dormann y N. Blüthgen. 2012. Specialization of mutualistic interaction networks decreases toward tropical latitudes. *Current Biology*, 22: 1-7
- Sekercioglu, C. H., G. C. Daily y P. R. Ehrlich. 2004. Ecosystem consequences of bird declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101: 18042-18047
- Thompson, J. N. 2006. Mutualistic webs of species. *Science*, 312: 372-373
- Valle-Díaz, O. I. 2002. Distribución y abundancia de los colibríes (Apodiformes, Trochilidae) durante el periodo otoño-invierno, en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Tesis, Departamento de Química y Biología, Universidad de las Américas-Puebla, Cholula. 32 p.
- Vázquez D. P. y M. A. Aizen. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology*, 85: 1251-1257
- Vázquez, D. P., N. P. Chacoff y L. Cagnolo. 2009. Evaluating multiple determinants of the structure of plant- animal mutualistic networks. *Ecology*, 90: 2039-2046

- Waser, N. M. y J. Ollerton (eds.). 2006. Plant-pollinator interactions: From specialization to generalization. First edition. Chicago University Press, Chicago. 488 p.
- Watts, D. J. y S. H. Strogatz. 1998. Collective dynamics of “small-world” networks. *Nature*, 393: 440-442
- Williams, R. J., E. L. Berlow, J. A. Dunne, A.-L. Barabási y N. D. Martínez. 2002. Two degrees of separation in complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99: 12913-12916
- Woodward, G., D. C. Speirs y A. G. Hildrew. 2005. Quantification and temporal resolution of a complex size-structured food web. *Advances in Ecological Research*, 36: 85-135