

REDES MUTUALISTAS COLIBRÍ-PLANTA: COMPARACIÓN EN DOS ESCALAS ESPACIALES

Vanessa Martínez-García & Raul Ortiz-Pulido

Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, km 4.5 Carretera Pachuca-Tulancingo, Mineral de la Reforma, Hidalgo, C.P. 42186, México.
E-mail: raulortizpulido@yahoo.com

Abstract. – **Hummingbird-plant mutualistic networks: comparison at two spatial scales.** – Mutualistic interactions are the functional basis of ecological communities. One of the most important mutualistic interactions is pollination, such as between hummingbirds (Trochilidae) and many plant species. The hummingbird-plant interactions can be better understood by the use of mutualistic networks approach. Through this approach we can define, for example, key species of a community and the effect that its extinction can cause in such community. Despite of its ecological importance, several aspects of hummingbird-plant mutualistic networks are unknown, e.g., if key species are similar between different spatial scales. In this paper, we determined at two spatial scales (landscape and vegetation type) the degree of specialization of such networks, and dependence and asymmetry of interacting species of hummingbird-plant mutualistic networks at Metztitlán Ravine Biosphere Reserve, Mexico. During one year of systematic sampling, we recorded eight hummingbird species and 27 species of plants visited by them at landscape level. The degree of specialization as well as the values of dependence and asymmetry indicate that each vegetation type has different key species, and that some of these species are key species at landscape level, too. *Cynanthus latirostris* and *Hylocharis leucotis* were the key hummingbirds species at landscape level, while *C. latirostris* and *Calothorax lucifer* were key species for Submontane Scrub and *H. leucotis* for Oak Forest and Pine-Oak Forest. The key plant species at landscape level were *Pachycereus marginatus* and *Salvia Mexicana* while *P. marginatus* was important for Submontane Scrub, *Cirsium ehrembergii* for Pine-Oak Forest, and *S. mexicana* and *S. microphylla* were important for Oak forest. Our results suggest that the spatial level of analysis determines the identity of the key species in hummingbird-plant mutualistic networks, which must be taken into account when aiming at the conservation of such networks in a landscape.

Resumen. – Las interacciones mutualistas son la base del funcionamiento de las comunidades ecológicas. Una de las interacciones mutualistas más importantes es la polinización, como la realizada por colibríes (Trochilidae) en diferentes especies de plantas. Las interacciones colibrí-planta pueden ser entendidas mejor si se usa la aproximación de redes mutualistas. A través de esta aproximación se pueden definir, por ejemplo, las especies claves en una comunidad mutualista y el efecto que tendría en la comunidad su extinción. A pesar de su importancia, se desconocen muchos aspectos de las redes mutualistas colibrí-planta, por ejemplo: si las especies clave son semejantes entre diferentes escalas espaciales. En este trabajo determinamos, en dos escalas espaciales (paisaje y tipo de vegetación), el grado de especialización de las redes, la dependencia y la asimetría de las especies participantes en redes mutualistas planta-colibrí en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. Después de un año de muestreo sistemático registramos ocho especies de colibríes y 27 especies de plantas visitadas por ellos a nivel paisaje. El grado de especialización y los valores de dependencia y asimetría obtenidos indican que cada tipo de vegetación tiene especies clave diferentes y que algunas de estas especies son claves a nivel paisaje; *Cynanthus latirostris* e *Hylocharis leucotis* fueron especies

de colibríes clave a nivel paisaje, mientras que *C. latirostris* y *Calothorax lucifer* fueron claves para matorral submontano e *H. leucotis* para bosques de encino y pino-encino. Las especies de plantas claves a nivel paisaje fueron *Pachycereus marginatus* y *Salvia mexicana*, pero *P. marginatus* lo fue para matorral submontano, *S. mexicana* y *S. microphylla* para bosque de encino, y *Cirsium ehrebergii* para bosque de pino-encino. Nuestros resultados sugieren que el nivel espacial de análisis determina la identidad de las especies clave en las redes mutualistas colibrí-planta. Nuestros resultados nos permiten sugerir que esto debería ser considerado cuando se busque conservar dichas redes en un paisaje. *Aceptado el 11 de septiembre de 2014.*

Key words: *Calothorax lucifer*, *Cynanthus latirostris*, *Hylocharis leucotis*, degree of specialization, hummingbird-plant interactions, mutualistic networks, ornithocorous plants, Trochilidae.

INTRODUCCIÓN

Las interacciones mutualistas son relaciones interespecíficas en las que las especies participantes reciben un beneficio neto (Bronstein 1994). Dichas interacciones son la base del funcionamiento de las comunidades ecológicas (Jordano *et al.* 2009), ya que de ellas depende la reproducción de muchas especies de plantas y la alimentación de gran parte de los animales (Jordano *et al.* 2009, Lara-Rodríguez *et al.* 2012). Estas interacciones comúnmente no se dan solo entre pares de especies, sino que intervienen docenas o cientos de ellas, formando redes complejas (Bascompte & Jordano 2007).

Una de las interacciones mutualistas más estudiadas ha sido la de polinización (Olesen & Jordano 2002), cuyo estudio se ha enfocado recientemente a la descripción de las redes existentes (Lara-Rodríguez *et al.* 2012). Los trabajos publicados a la fecha en este tema describen la estructura de las redes de interacciones mutualistas de polinización utilizando información binaria entre plantas y polinizadores (Memmott 1999; Bascompte *et al.* 2003, 2006; Vázquez & Aizen 2004). Los resultados indican que las redes tienen una organización no dividida en bloques, donde las especies generalistas interactúan entre sí y las especies especialistas interactúan solo con las generalistas (Jordano 1987, Memmott 1999, Williams *et al.* 2002, Bascompte *et al.* 2003, 2006, Vázquez *et al.* 2005, Piacentini & Varas-

sin 2007, Dalsgaard *et al.* 2011, Lara-Rodríguez *et al.* 2012).

Recientemente se han publicado algunos trabajos que consideran datos cualitativos (i.e., ocurrencia o no de una interacción entre dos especies) en las redes mutualistas colibrí-planta. Como ejemplos tenemos el estudio realizado sobre las redes de interacciones entre bromelias y colibríes (Piacentini & Varassin 2007) y los trabajos realizados para el centro de México (Lara-Rodríguez *et al.* 2012, Ortiz-Pulido *et al.* 2012), los cuales muestran la estructura de redes bipartitas colibrí-planta. Aunque esta información es relevante para entender las redes, falta conocer lo que ocurre con cada especie dentro de una red. Mostrar esto implica tomar en cuenta aspectos cuantitativos de cada par de interactuantes, lo que brinda mayor información sobre el funcionamiento de las comunidades en comparación a cuando se usan solo datos cualitativos (Piacentini & Varassin 2007, Lara-Rodríguez *et al.* 2012, Ortiz-Pulido *et al.* 2012).

Un análisis cuantitativo de una red mutualista nos ayudaría, entre otras cosas, a identificar las consecuencias de la pérdida de uno de los participantes de dicha red (Bascompte & Jordano 2007). Esto se logra a través del análisis de las redes, el cual puede realizarse al combinar aspectos cualitativos (como la determinación de su estructura) y cuantitativos (como grados de especialización, dependencia y asimetría). Tomando en cuenta lo anterior se puede determinar teóricamente,

por ejemplo, la persistencia de las especies ante la extinción de una especie en la red. En este sentido se ha predicho que la extinción de especies es menos probable en una comunidad con dependencias débiles y asimétricas que en una comunidad con dependencias fuertes y simétricas (Bascompte *et al.* 2006, Jordano *et al.* 2009). Ahora bien, esta predicción podría no cumplirse en todos los sentidos, pues al menos en un estudio experimental de polinización (Brosi & Briggs 2013) se ha mostrado que el funcionamiento de una red de polinización puede verse reducido si se elimina una sola especie de polinizador, a pesar de que permanezcan en el sistema otras especies polinizadoras eficientes o potenciales (Brosi & Briggs 2013).

Dada la importancia de las redes mutualistas para la preservación de la biodiversidad (Bascompte *et al.* 2006), es necesario hacer un esfuerzo para definir las cuantitativamente en distintos sitios. Uno de estos sitios es la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán (RBBM). En ella se ha descrito la estructura cualitativa de la red planta-colibrí a nivel paisaje, encontrando que *Hylocharis leucotis* es la especie de colibrí conectada con mayor número de especies de plantas y *Nicotiana glauca* la especie de planta conectada con más especies de colibríes (Lara-Rodríguez *et al.* 2012). A pesar de estos avances desconocemos para la zona la estructura cuantitativa de las redes a nivel paisaje, y no sabemos nada de ellas a escalas espaciales más bajas, por ejemplo, por tipo de vegetación. Diversos estudios (e.g., Ortiz-Pulido *et al.* 2000, García & Ortiz-Pulido 2004) han demostrado que los patrones de interacciones detectados a escala de paisaje no se replican necesariamente en escalas más bajas, e.g., los diferentes manchones o tipos de vegetación de ese paisaje. Esto implica la posibilidad de que las especies relevantes a nivel de paisaje no lo sean a nivel de tipo de vegetación. Por ello es conveniente realizar estudios que permitan detectar patro-

nes de interacciones a diferentes escalas espaciales (e.g., a nivel paisaje y tipo de vegetación), para poder entender como ocurren y se escalan ecológicamente las relaciones mutualistas.

En este trabajo nos enfocamos a determinar la estructura cuantitativa de las redes mutualistas colibrí-planta a nivel paisaje y para tres tipos de vegetación de la RBBM (matorral submontano, bosque de encino y bosque de pino-encino). En este estudio sumamos los datos por tipo de vegetación para obtener los valores a nivel paisaje. Hasta donde sabemos, este sería el primer estudio haciendo una comparación de redes colibrí-planta a diferentes escalas espaciales (i.e., paisaje y tipos de vegetación en ese paisaje). Para ello cuantificamos el número de veces que observamos cada par de especies colibrí-planta interactuando durante un año de muestreo sistemático. De esta forma obtuvimos la intensidad o frecuencia de cada interacción registrada y así determinamos el grado de especialización para cada matriz (a nivel paisaje y por tipo de vegetación), y la dependencia y asimetría para las especies interactuantes en estas redes mutualistas. Dadas las diferencias esperadas entre paisaje y tipos de vegetación en cuanto a presencia, frecuencia y posibilidad de interacción entre las diferentes especies de colibríes y plantas visitadas por ellos, predecimos que el grado de especialización de las redes será diferente; siendo más generalista a nivel paisaje y más especialista a nivel tipo de vegetación, debido a mayores posibilidades de interacción entre especies a nivel paisaje y menores a nivel tipo de vegetación. Predecimos que ocurrirá lo mismo con la dependencia y asimetría de las especies interactuantes, i.e., será diferente entre las redes estudiadas, y que ello determinará que las especies consideradas como claves a diferentes escalas espaciales (i.e., paisaje y tipo de vegetación) difieran. Con esta información pretendemos contribuir al conocimiento de las redes estudiadas. Creemos que

con ello se facilitarían estudios experimentales futuros y la preservación de dichas redes en la RBBM.

MÉTODOS

El trabajo de campo se llevó a cabo de enero a diciembre del 2004 en la RBBM, Hidalgo, México (20°14'15"–20°45'26"N y 98°23'00"–98°57'08"O; 1000–3000 m s.n.m.). La reserva está incluida en dos provincias florísticas, la sierra madre Oriental y el Altiplano (CONANP 2003). Presenta una topografía accidentada con pendientes pronunciadas y escarpadas. El clima es seco y semiseco cálido en las partes bajas, y templado frío en las partes elevadas. La temperatura media anual varía entre los 18°–22°C y la precipitación media anual va de 500 a 700 mm, con mayor precipitación en áreas a mayor altitud (INEGI 1999, CONANP 2003). Los tipos de vegetación de esta reserva son bosque tropical caducifolio, matorral xerófilo (con tres tipos: matorral crasicaule de *Cephalocereus senilis* [Cactaceae], matorral crasicaule de *Pachycereus dumortieri* [Cactaceae] y matorral crasicaule de *Opuntia imbricata* [Cactaceae]), matorral submontano, bosque de coníferas (con tres tipos: bosque de *Juniperus*, bosque de encino y bosque de pino–encino), pastizal y vegetación ribereña (CONANP 2003). En este estudio consideramos el matorral submontano (MSM), por ser el tipo de vegetación con mayor cobertura en la RBBM, y los bosques de encino (BE) y de pino–encino (BPE) por ser vegetaciones contrastantes con el primero. Esto nos aseguró tener una mayor representatividad de las redes de la RBBM (ver Fig. 1 en Ortiz-Pulido *et al.* 2010). Los trayectos de MSM se establecieron entre las coordenadas 20°36'09.6"–20°36'44.8"N y 98°45'21.0"–98°44' 54.5"O (1524–1732 m s.n.m.), los de BE entre 20°40'24.7"–20°40'39.3"N y 98°45'30"–98°45'19.9"O (2162–2293 m s.n.m.) y los de BPE entre 20°41'33"–20°41'48"N y

98°45'55.7"–98°46'8.4"O (2281–2437 m s.n.m.). Una descripción detallada de estos tipos de vegetación en la RBBM puede encontrarse en Ortiz-Pulido *et al.* (2010).

En estos tres tipos de vegetación determinamos las interacciones entre especies de colibríes y plantas. Para ello establecimos dos trayectos de 1 km de largo por 40 m de ancho (20 m a la izquierda y 20 m a la derecha del trayecto) en cada tipo de vegetación. El área de muestreo fue de 8 hectáreas por mes por tipo de vegetación. Realizamos muestreos mensuales en los que recorrimos los dos trayectos de cada tipo de vegetación en un día, desde media hora después de la salida del sol (aprox. 06:00–07:00 h) hasta las 11:00–12:00 h. Cada trayecto se recorrió en un promedio de 1:00–1:30 hrs aprox., con un promedio de 27 horas de esfuerzo de muestreo para cada tipo de vegetación. Para determinar si el esfuerzo de muestreo fue suficiente para detectar la mayoría de las interacciones existentes realizamos curvas de acumulación de interacciones a nivel paisaje y por tipo de vegetación (siguiendo a Ortiz-Pulido *et al.* 2000) usando el programa Estimates versión 8.20 (Colwell 2005), aleatorizando 100 veces los datos (considerando cada trayecto como la unidad de muestreo) y muestreandolos cada vez para obtener un estimado estandarizado del número de interacciones registradas por tipo de vegetación. Los resultados fueron graficados con el programa SigmaPlot versión 11.0 (SigmaPlot 2008).

Durante los recorridos de los trayectos registramos el número de veces que vimos una misma interacción entre una especie de colibrí y una de planta en cada tipo de vegetación. Consideramos que una especie de colibrí estableció una interacción con una especie de planta cuando observamos que el colibrí introdujo su pico dentro de la corola de la flor de dicha especie de planta.

Para registrar colibríes en campo seguimos la técnica descrita por Emlen (1971) y

modificada por Ortiz-Pulido & Díaz (2001) para estas aves. Esta técnica modificada consiste en observar a los colibríes a lo largo de trayectos, observando con mayor atención las agrupaciones de plantas con flores que presentan características de ser polinizadas por estas aves (pero ver abajo). Estas flores son generalmente tubulares e inodoras, de colores vistosos cercanos al rojo, naranja y amarillo, dispuestas de forma horizontal, con la abertura hacia arriba o péndulas y con grandes cantidades de néctar (Johnsgard 1997, Murcia 2001). Los colibríes también visitan especies de plantas no-ornitofílicas, las cuales no tienen la morfología antes mencionada, pero si la energía en forma de néctar que los colibríes necesitan (Maruyama *et al.* 2013). En este estudio consideramos todas las especies de plantas visitadas por colibríes durante este estudio (ornitofílicas y no-ornitofílicas). Para identificar a las especies de colibríes usamos binoculares (8 x 40 mm) y guías de identificación de aves (Peterson & Chalif 1989, Howell & Webb 1995, Johnsgard 1997, Williamson 2001, Howell 2002, National Geographic 2002).

Para especificar la abundancia relativa de cada especie de colibrí usamos el número de registros y un esfuerzo de muestreo estandarizado (para detalles ver Ortiz-Pulido *et al.* 2010, 2012). Con este método catalogamos a cada especie como abundante, común o rara.

Colectamos ejemplares de las especies de plantas en las que observamos colibríes visitando sus flores. La mayoría de estos ejemplares los determinamos hasta especie en el Herbario de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo con ayuda del Dr. Manuel González Ledesma, material biológico de referencia y guías de identificación (Rzedowski & Rzedowski 2001, Rzedowski & Rzedowski 2003). Para realizar esta colecta se contó con la aprobación de la Dirección de la RBBM.

Para el análisis de los datos elaboramos cuatro matrices cuantitativas de interacciones planta-colibrí, una a nivel paisaje y una por cada tipo de vegetación (MSM, BE y BPE). Las matrices fueron construidas considerando el número de veces que observamos cada interacción planta-colibrí, i.e., datos de intensidad (frecuencia) de las interacciones, de tal forma que tuvimos dos tipos de valores: 0 (no hubo interacción) y $\neq 0$ (número de registros de una interacción entre una especie de colibrí y una especie de planta). A partir de estas matrices determinamos aspectos cuantitativos, como el grado de especialización de las redes, así como dependencia y asimetría para las especies de colibríes y plantas que conformaron las redes. El grado de especialización (H_2^2), como su nombre lo indica muestra que tan especializada es una red, generando un índice que puede ser utilizado para comparar matrices de la misma o distinta escala; este valor usa la frecuencia o intensidad de las interacciones y es robusta a la variación en intensidad de muestreo y tamaño de las redes, los valores van de 0 a 1 expresando generalización y especialización respectivamente (Blüthgen *et al.* 2006). El grado de dependencia se refiere a la intensidad o fuerza de la interacción (i.e., que tanto depende un colibrí de una planta, o viceversa, en la red mutualista). Esta puede ser estimada a partir del número de visitas registradas en observaciones directas, y en nuestro caso muestra la proporción de todas las interacciones observadas para una especie de colibrí en relación a cada especie de plantas o viceversa (Jordano 1987, Jordano *et al.* 2009). Para calcular el grado de dependencia usamos las siguientes ecuaciones, 1) para plantas $d_{ij}^p = N_{ij}/N_i$ y 2) para colibríes $d_{ij}^a = N_{ij}/N_p$, donde N_{ij} es el número de interacciones observadas entre dos especies y N_i es el número de interacciones para la especie de planta o colibrí, los valores van de 0 a 1, siendo los valores mas altos los que indican

TABLA 1. Especies de colibríes registradas en tres tipos de vegetación en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztlán, Hidalgo, México: matorral submontano (MSM), bosque de encino (BE) y bosque de pino-encino (BPE). Se presenta el número de registro de cada especie por tipo de vegetación. # categorías de abundancia relativa asignadas considerando un esfuerzo de muestreo estandarizado de 100 hrs de observación (*sensu* Ortiz-Pulido *et al.* 2010, 2012). *Especie registrada fuera de trayectos.

Especie	Acrónimo	Vegetación			Abundancia relativa [#]
		MSM	BE	BPE	
<i>Cyanthus latirostris</i>	<i>Cyn lat</i>	39			Abundante
<i>Hylocharis leucotis</i>	<i>Hyl leu</i>	3	31	80	Abundante
<i>Amazilia violiceps</i> *	<i>Ama vio</i>	1			Rara
<i>Lampornis clemenciae</i>	<i>Lam cle</i>		12		Común
<i>Eugenes fulgens</i>	<i>Eug ful</i>		4	23	Abundante
<i>Calothorax lucifer</i>	<i>Cal luc</i>	32			Abundante
<i>Archilochus colubris</i>	<i>Arc col</i>	9			Común
<i>Archilochus alexandri</i>	<i>Arc ale</i>	2			Rara

mayor dependencia (Jordano *et al.* 2009, Lara-Rodríguez *et al.* 2012). Finalmente, calculamos la asimetría en las matrices de interacciones considerando los valores anteriores. Se considera que la asimetría ayuda a determinar la persistencia de las especies interactuantes, y ayuda a determinar la resistencia de la red ante la extinción de un integrante; valores altos de asimetría indican que una interacción es fuerte (e.g., comúnmente interacciones entre especies generalistas y especialistas) y valores bajos de asimetría indican que dicha interacción es débil (e.g., interacciones de especialistas con especialistas). Para calcular la asimetría usamos la siguiente ecuación $AS_{ij} = d_{ij}^P - d_{ji}^A / d_{max}$, donde d_{ij}^P y d_{ji}^A son las dependencias obtenidas previamente para plantas y animales, mientras que d_{max} se refiere al valor máximo de dependencia de cualquiera de las especies en la matriz (Jordano *et al.* 2009, Lara-Rodríguez *et al.* 2012).

Para el análisis de las matrices, generación de las redes y los índices de especialización (H_2') utilizamos el programa estadístico R (R Development Core Team 2012).

RESULTADOS

A nivel paisaje obtuvimos 236 registros de colibríes pertenecientes a ocho especies (Tabla 1). Siete especies fueron registradas dentro de los trayectos (*Cyanthus latirostris*, *Hylocharis leucotis*, *Lampornis clemenciae*, *Eugenes fulgens*, *Calothorax lucifer*, *Archilochus colubris* y *A. alexandri*) y una fuera de estos (*Amazilia violiceps*). La riqueza de especies fue distinta para cada tipo de vegetación, en MSM observamos 5 especies (más una que observamos fuera de trayectos), en BE 3 y en BPE 2 especies (Tabla 1). Dos de las ocho especies de colibríes estuvieron en más de dos tipos de vegetación (*H. leucotis* y *E. fulgens*). Cuatro especies de colibríes fueron abundantes, dos comunes y dos raras (Tabla 1).

A nivel paisaje registramos 27 especies de plantas visitadas por los colibríes (Tabla 2). En MSM registramos 11 especies, en BE 7 (más una fuera de trayectos) y en BPE 9 (más dos fuera de los trayectos; Tabla 2). En general las especies de plantas fueron distintas entre los diferentes tipos de vegetación estudiados. Ninguna especie fue registrada en más

TABLA 2. Listado de las especies de plantas cuyas flores fueron visitadas por colibríes en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztlán, Hidalgo, México durante este estudio. Se reporta tipo de vegetación en que ocurrió el registro. Los acrónimos de tipo de vegetación son los usados en la Tabla 1. El orden en el que se presentan las familias es alfabético. El * indica que la especie fue observada en ese tipo de vegetación pero fuera de los trayectos.

Familia	Especie	Acrónimo	Vegetación
ACANTHACEAE	<i>Justicia</i> sp.	<i>Jus</i> sp	MSM
AGAVACEAE	<i>Agave</i> sp. 1	<i>Aga</i> sp1	BE
APOCYNACEAE	<i>Apocynaceae</i> 1	<i>Apo</i>	MSM*
ASTERACEAE	<i>Cirsium rhabilepis</i>	<i>Cir rha</i>	BPE
	<i>Cirsium ebrenbergii</i>	<i>Cir ebr</i>	BPE
	<i>Senecio angulifolius</i>	<i>Sen ang</i>	BPE
CACTACEAE	<i>Opuntia</i> sp. 1	<i>Opu</i> sp1	MSM
	<i>Opuntia</i> sp. 2	<i>Opu</i> sp2	MSM
	<i>Cylindropuntia imbricata</i>	<i>Cyl imb</i>	MSM
	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	<i>Myr geo</i>	MSM
	<i>Pachycereus dumortieri</i>	<i>Pac dum</i>	MSM
	<i>Pachycereus marginatus</i>	<i>Pac mar</i>	MSM
CARYOPHYLLACEAE	<i>Silene laciniata</i>	<i>Sil lac</i>	BE
FOUQUIERIACEAE	<i>Fouquieria splendens</i>	<i>Fou spl</i>	MSM
LABIATAE	<i>Salvia amarissima</i>	<i>Sal ama</i>	BE, BPE*
	<i>Salvia elegans</i>	<i>Sal ele</i>	BPE
	<i>Salvia mexicana</i>	<i>Sal mex</i>	BE, BPE*
	<i>Salvia microphylla</i> vax. <i>neurepia</i>	<i>Sal myc</i>	BE
LYTHRACEAE	<i>Cuphea bustamanta</i>	<i>Cup bus</i>	BPE
ONAGRACEAE	<i>Fuchsia</i> sp.	<i>Fuc</i> sp	BPE
POLEMONIACEAE	<i>Loeselia mexicana</i>	<i>Loe mex</i>	BE
RUBIACEAE	<i>Bouvardia ternifolia</i>	<i>Bou ter</i>	BE
SCROPHULARIACEAE	<i>Penstemon barbatus</i>	<i>Pen bar</i>	BE*, BPE
	<i>Penstemon gentianoides</i>	<i>Pen gen</i>	BPE
SOLANACEAE	<i>Nicotiana glauca</i>	<i>Nic gla</i>	MSM
Sin identificar	Especie 1	Esp 1	MSM
	Especie 2	Esp 2	BPE

de un tipo de vegetación dentro de los transectos, pero, si se consideran registros casuales, tres especies (*Salvia amarissima*, *S. mexicana* y *Penstemon barbatus*) estuvieron en dos tipos de vegetación.

A nivel paisaje registramos 38 interacciones distintas de 216 posibles. A nivel de vegetación detectamos 18 de 55 posibles en MSM, 10 de 21 posibles en BE y 10 de 18 posibles en BPE. Las curvas de acumulación de interacciones predicen 60 a nivel paisaje, 40 para

MSM, 11 para el BE y 10 para el BPE (Tabla 3, Fig. 1).

Las especies de colibríes que visitaron más especies de plantas fueron *H. leucotis* (35 visitas a 13 especies) y *C. latirostris* (33 visitas a 9 especies), y las especies que visitaron menos especies de plantas fueron *A. violiceps* y *A. alexandri* (cada una con una visita a una especie de planta; Tabla 3). Las especies de plantas más visitadas fueron: *Pachycereus marginatus* (25 visitas de tres especies), *Salvia mexicana* (12

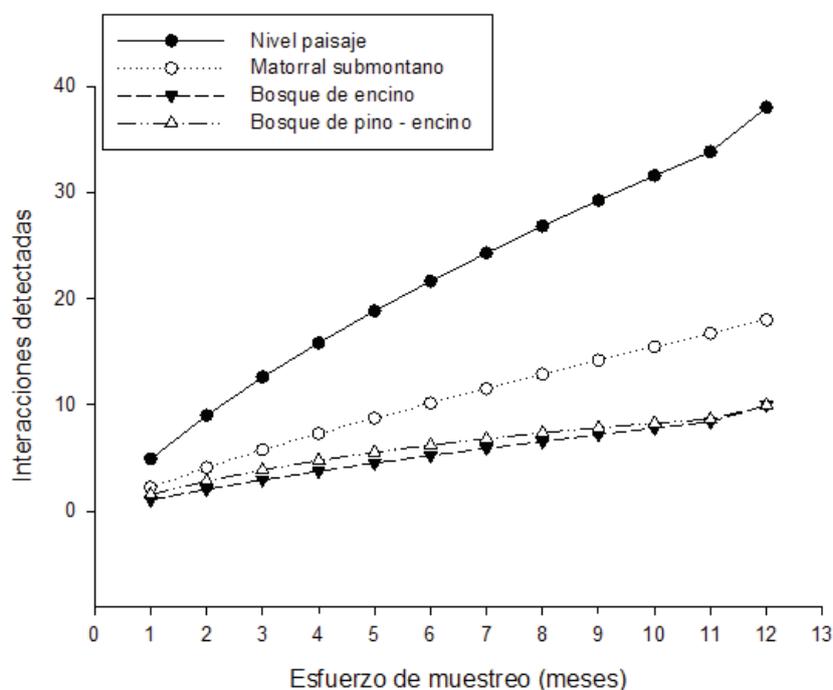


FIG. 1. Curvas de acumulación de interacciones colibrí-planta detectadas a nivel paisaje y por tipo de vegetación para la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México, usando el modelo de acumulación de clench. El modelo se ajustó a la curva promedio resultante de 100 aleatorizaciones del orden de las muestras (meses) en el tiempo.

visitas de tres especies), *Salvia microphylla* var. *neurepia* (11 visitas de dos especies), *Salvia elegans* (ocho visitas de una especie), *Cirsium ebr-emberrgii* (ocho visitas de dos especies) y *Opuntia* sp. 1 (ocho visitas de una especie; Tabla 3).

El índice de especialización (H_2') fue distinto entre las escalas espaciales muestreadas y entre tipos de vegetación. A nivel paisaje el grado de especialización fue de 0.63. A nivel tipo de vegetación fue de 0.32 en MSM, 0.28 en BE y 0.65 en BPE.

En cuanto al grado de dependencia de los colibríes en las plantas, a nivel paisaje, las interacciones con los valores más altos de dependencia fueron las siguientes: *A. alexandri* hacia *Justicia* sp. ($d = 1$), *A. violiceps* hacia *N. glauca* ($d = 1$), *L. clemenciae* hacia *S. mexicana* ($d = 0.75$),

C. lucifer hacia *P. marginatus* ($d = 0.692$). A nivel tipo de vegetación la dependencia de los colibríes hacia las plantas varío. En el MSM las especies de colibríes con los valores más altos de dependencia fueron: *A. violiceps* hacia *N. glauca* ($d = 1$) y *A. alexandri* hacia *Justicia* sp. ($d = 1$), pues ambas especies de colibríes fueron registradas visitando solo estas especies de plantas; otros valores altos de dependencia en MSM fueron los establecidos por *C. lucifer* hacia *P. marginatus* ($d = 0.692$) y *A. colubris* hacia *P. marginatus* ($d = 0.500$) y *Justicia* sp. ($d = 0.500$); para BE las especies de colibríes con mayor dependencia fueron *L. clemenciae* hacia *S. mexicana* ($d = 0.750$), *E. fulgens* hacia *S. mexicana* ($d = 0.667$) y *H. leucotis* hacia *S. microphylla* var. *neurepia* ($d = 0.529$); finalmente, para BPE las especies de colibríes con los

TABLA 3. Matriz de interacciones colibrí-planta a nivel paisaje, incluyendo los tres tipos de vegetación estudiados en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México: matorral submontano, Bosque de pino-encino y bosque de encino. Se presenta el número de veces que se registró cada interacción entre un par de especies. Los acrónimos y símbolos son iguales a los indicados en las Tablas 1 y 2.

Plantas	Colibríes									
	MSM					BE			BPE	
	<i>Cyn lat</i>	<i>Cal luc</i>	<i>Arc col</i>	<i>Arc ale</i>	<i>Ama vio*</i>	<i>Hyl leu</i>	<i>Eug ful</i>	<i>Lam de</i>	<i>Hyl leu</i>	<i>Eug ful</i>
MSM	<i>Pac mar</i>	14	9	2	0	0				
	<i>Opu sp.1</i>	8	0	0	0	0				
	<i>Cyl imb</i>	4	0	0	0	0				
	<i>Pac dum</i>	2	1	0	0	0				
	<i>Jus sp.</i>	0	0	2	1	0				
	<i>Nic gla</i>	1	0	0	0	1				
	<i>Opu sp.2</i>	1	1	0	0	0				
	<i>Esp 1</i>	1	1	0	0	0				
	<i>Fou spl</i>	0	1	0	0	0				
	<i>Myr geo</i>	0	1	0	0	0				
	<i>Apo 1*</i>	1*	0	0	0	0				
BE	<i>Sal mex</i>					4	2	6		
	<i>Sal myc</i>					9	0	2		
	<i>Aga sp.*</i>					0	1*	0		
	<i>Bou ter</i>					1	0	0		
	<i>Loe mex</i>					1	0	0		
	<i>Sal ama</i>					1	0	0		
	<i>Sil lac</i>					1	0	0		
BPE	<i>Sal ele</i>								8	0
	<i>Cir ehr</i>								3	5
	<i>Pen gen</i>								0	3
	<i>Cup bus</i>								2	0
	<i>Sen ang</i>								2	0
	<i>Pen bar</i>								0	1
	<i>Cir rba</i>								1	0
	<i>Esp 2</i>								1	0
	<i>Fuc sp.</i>								1	0

valores más altos de dependencia fueron *E. fulgens* hacia *C. ehrenbergii* ($d = 0.556$) y *H. leucotis* hacia *S. elegans* ($d = 0.444$). En cuanto al grado de dependencia de las plantas sobre los colibríes, tanto a nivel paisaje, como a nivel tipo de vegetación, los valores fueron altos ($d = 1.000$) en muchas especies, debido a que en la mayoría de especies de plantas solo regis-

tramos una especie de colibrí visitante (Figs 2 y 3).

Las matrices de asimetría fueron distintas entre niveles espaciales y por tipos de vegetación. A nivel paisaje las especies de colibríes con los valores mas altos de asimetría fueron *H. leucotis* ($AS = 11.52$), *C. latirostris* ($AS = 6.72$) y *E. fulgens* ($AS = 3.79$) (Fig. 2). Mientras

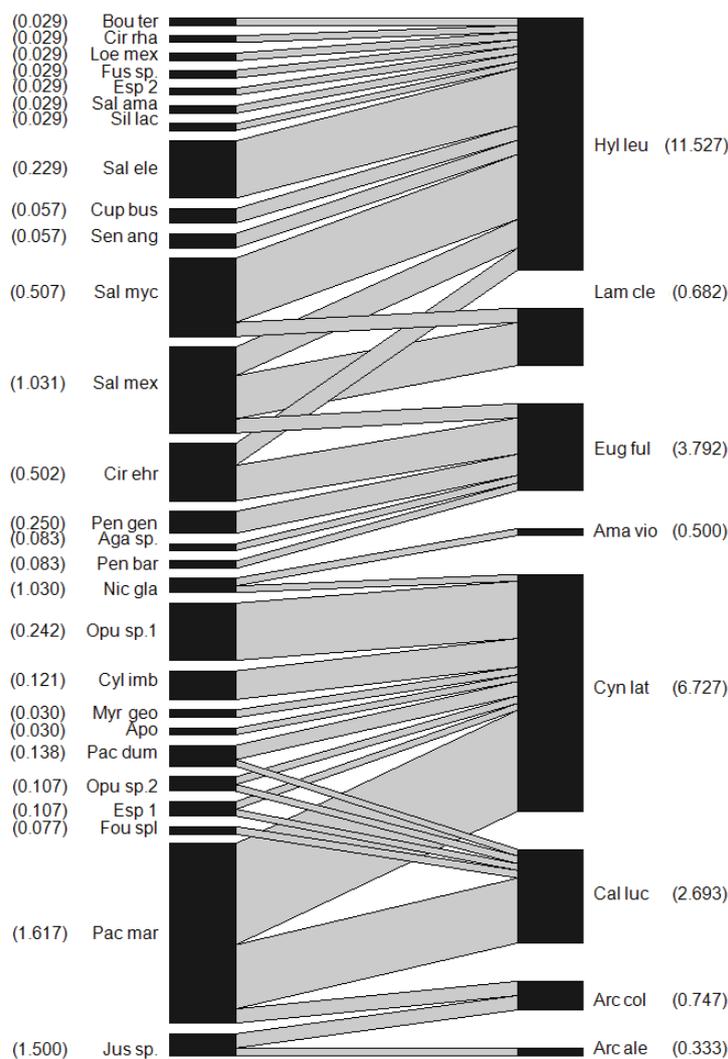


FIG. 2. Red cuantitativa de interacciones colibrí-planta detectadas a nivel paisaje para la Reserva de la Biosfera Barranca de Metzquitlán, Hidalgo, México. En cada red las especies de colibríes y plantas están representadas por los rectángulos negros; el ancho de los rectángulos y el grosor de las líneas que ligan a las especies de colibríes y plantas indican la intensidad de las interacciones (o frecuencia de las interacciones). Entre paréntesis se señalan los valores de asimetría (i.e., reparto de todas las interacciones registradas entre las especies de la red). Los acrónimos usados para cada especie se indican en Tablas 1 y 2.

que las especies de plantas fueron: *P. marginatus* (AS = 1.61), *Justicia* sp. (AS = 1.5), *S. mexicana* (AS = 1.031) y *N. glauca* (AS = 1.03) (Fig. 2). Las especies de colibrí con los valores más

altos de asimetría en MSM fueron *C. latirostris* (AS = 5.729) y *C. lucifer* (AS = 2.357), mientras que *H. leucotis* lo fue para BE (AS = 4.151) y BPE (AS = 5.374) (Fig. 3). La espe-

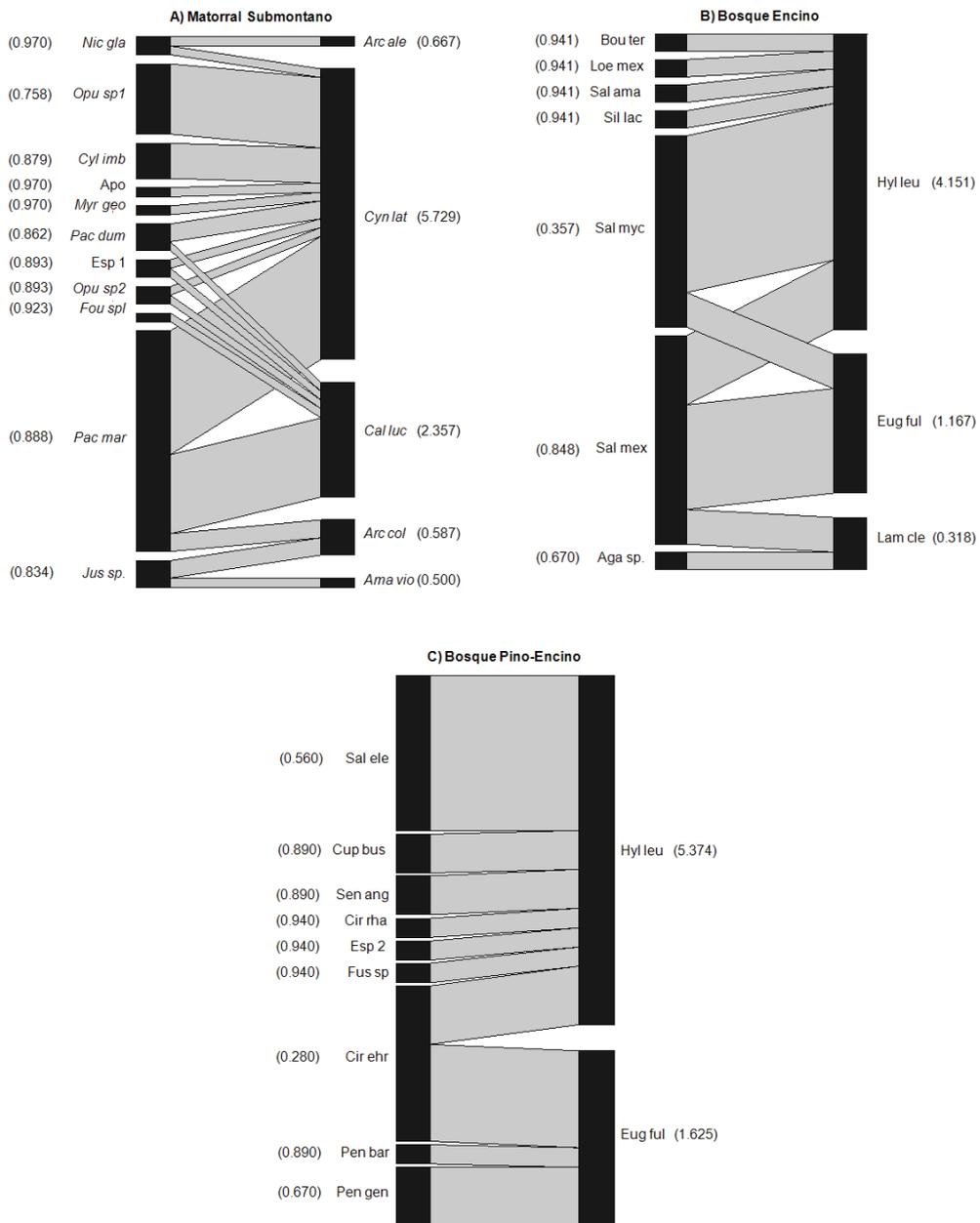


FIG. 3. Redes cuantitativas de interacciones colibrí-planta para tres tipos de vegetación en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México: A) Matorral Submontano (MSM), B) Bosque de Encino (BE) y C) Bosque de Pino-Encino (BPE). Todo lo demás igual que en la Fig. 3.

cies de plantas en todos los tipos de vegetación tuvieron valores de asimetría cercanos a 1. En general en todos los tipos de vegetación muchas especies de colibríes presentaron más asimetría (i.e., llevaron a cabo el mayor número de interacciones de la red) que cualquier especie de planta (Fig. 3).

DISCUSIÓN

En este estudio encontramos que el grado de especialización de las redes estudiadas y la dependencia y la asimetría de las especies interactuantes varía dependiendo de la escala espacial usada (i.e., paisaje o tipo de vegetación). Todo esto condiciona que existan diferencias entre el paisaje y los tipos de vegetación en cuanto a las especies de colibríes y plantas que pueden ser consideradas como claves, i.e., prioritarias para el mantenimiento de las redes de interacción de polinización en la RBBM. A continuación analizamos como el grado de especialización, la dependencia y la simetría nos ayudan a comprender las redes planta-colibrí en el paisaje estudiado.

En cuanto al grado de especialización, nuestros resultados nos indican que la escala espacial de análisis (i.e., paisaje o tipo de vegetación) no determina *per se* el grado de especialización de una red. Nosotros predecimos que las redes serían más generalistas a nivel paisaje y más especialistas a nivel tipo de vegetación, sin embargo, nuestros resultados no nos permiten concluir que encontramos un patrón de este u otro tipo. Esta falta de patrón podría ser debida a la intensidad del muestreo, que fue suficiente para BE y BPE pero no para MSM y paisaje (ver resultados de curvas de acumulación de interacciones y Fig. 1). De cualquiera manera, del análisis de nuestros resultados concluimos que las características de las especies que participan en la red parecen tener un efecto más marcado en el grado de especialización de la red que la

escala espacial de estudio. Aun cuando los colibríes se comportan de manera similar en las redes analizadas (i.e., interactuaron con dos o más especies de plantas), las plantas no (i.e., algunas son especialistas y otras generalistas), y esto parece afectar el grado de especialización del sistema. En nuestros resultados registramos que dos redes, las ubicadas en MSM y BE, fueron generalistas (i.e., con valores bajos de especialización, 0.32 y 0.28, respectivamente), con mayor porcentaje (63% y 43%, respectivamente) de especies de plantas generalistas (i.e., 2 o más especies de colibríes las visitaron; Figs 3A y B). Por su parte, otras dos redes, las registradas en el paisaje y BPE, fueron especialistas (i.e., con valores altos de especialización, 0.65 y 0.63, respectivamente). Estas redes tuvieron un menor porcentaje (35% y 12%) de especies de plantas generalistas (Figs 2 y 3B). Desafortunadamente nuestros resultados de grado de especialización no pueden ser comparados con otros estudios hechos en redes mutualistas colibrí-planta, pues, hasta donde sabemos, todos se han hecho considerando datos cualitativos y no cuantitativos (e.g., Piacentini & Varassin 2007, Lara-Rodríguez *et al.* 2012). Esta falta de estudios puede deberse a la dificultad que existe para obtener datos tan específicos en campo y a que solo hasta recientemente se ha propuesto medir el grado de especialización (Blüthgen *et al.* 2006). De cualquier manera, con los grados de especialización que obtuvimos concluimos que las redes a nivel paisaje y BPE son más sensibles a la extinción de sus especies que las redes de MSM y BE, porque en las primeras hay muchas relaciones especialistas y la pérdida de una especie puede ocasionar la extinción de otras.

En cuanto a dependencia, detectamos que algunas especies podrían estar manteniendo las redes mutualistas colibrí-planta en la zona y que estas especies difieren entre las redes estudiadas. Esto es debido a que hay especies a nivel paisaje y por tipo de vegetación que

tiene una dependencia baja, pues realizan o reciben visitas de muchas especies. Esto quiere decir que estos colibríes y plantas podrían estar manteniendo la polinización o alimentación, respectivamente, de muchas de las especies en las redes estudiadas. El análisis de nuestros resultados nos indica que estas especies son claves para el mantenimiento de las redes mutualistas planta-colibrí en cada red estudiada. Si estas especies se extinguieran o sufrieran una disminución poblacional, esto podría desestabilizar dichas redes, al eliminarse o reducirse el flujo de polén y de néctar que ocurre a través de dichas especies. A nivel paisaje con nuestro estudio concluimos que las especies de colibríes *H. leucotis* y *C. latirostris* son importantes; mientras que los colibríes *C. latirostris* y *C. lucifer* son importantes en MSM y *H. leucotis* lo es en BE y BPE (en todos los casos son especies que presentan el mayor número de interacciones y dependencias bajas). Por su parte, a nivel paisaje, aunque las plantas presentaron en general dependencias altas (generalmente >0.5), las especies más importantes fueron *P. marginatus* y *S. mexicana*; mientras que a nivel tipo de vegetación *P. marginatus* es importante en MSM, *S. mexicana* y *S. microphylla* en BE y *C. ebrenbergii* en BPE (pues, de manera semejante a los colibríes, fueron especies con más interacciones y dependencias relativamente más débiles que el común de las plantas). Curiosamente una de las especies de colibríes que encontramos como relevante ya ha sido señalada como importante en otras redes estudiadas a nivel paisaje del centro este de México. Este es el caso de *H. leucotis* que también fue señalada como relevante para zonas de pino en el Parque Nacional La Malinche y para matorral xerófilo en las cercanías de El Parque Nacional El Chico (Lara-Rodríguez *et al.* 2012). Con las especies de plantas la semejanza en importancia con otros sitios no es directa, pues no hay concordancia a nivel específico pero si a nivel genérico. Por ejemplo, *Salvia* y *Pachycereus*

son generos que han sido reportados también en otros sitios del centro de México como componentes básicos del núcleo de diferentes redes de interacción planta-colibrí (Lara-Rodríguez *et al.* 2012). Estos generos tienen varias especies representativas en diferentes paisajes del centro de México (Lara-Rodríguez *et al.* 2012) y cuando dichas especies florecen algunas producen una gran cantidad de néctar por flor (e.g., *Pachycereus*) y sus flores son abundantes a nivel local (Lara 2006, Ortiz-Pulido & Vargas-Licona 2008, Ortiz-Pulido & Lara 2012). Además, la fenología de estas especies parece complementarse en el tiempo. Comúnmente los generos de cactáceas (e.g., *Pachycereus*) florecen al final de la época de seca (marzo-junio), mientras que los generos de plantas herbáceas (e.g., *Salvia*) lo hacen durante la época húmeda (junio-octubre), en matorrales xerófilos, o fría (noviembre-febrero), en bosques templados (R. Ortiz-Pulido observ. pers.). Posiblemente por ello los colibríes usan preferentemente a estos generos como fuente del néctar que consumen, pues de esa manera no les falta recurso a lo largo del año; algo que se refleja en el número de interacciones y la dependencia que registramos por especie.

Los valores de dependencia descritos aquí parecen validarse en parte con los resultados de asimetría, al menos en cuanto a colibríes. En nuestro estudio, a nivel paisaje, las especies de colibríes con valores más altos de asimetría, i.e. que concentraron la mayoría de las interacciones registradas, fueron *H. leucotis* y *C. latirostris*; mientras que *C. latirostris* y *C. lucifer* para MSM e *H. leucotis* para BE y para BPE obtuvieron los valores más altos de asimetría. Debido a la relación inversa entre dependencia y asimetría podemos sugerir que estas especies son clave en sus respectivas redes. En particular, por sus valores más altos de asimetría, *Cyananthus latirostris* sería clave en ambientes áridos de la RBBM, como el MSM, mientras que *H. leucotis* sería clave

en ambientes más templados, como el BE y BPE de la RBBM. Además, ambas especies de colibríes fueron las más registradas en este estudio. Según las características (valores de dependencia y asimetría) sugeridas por Jordano *et al.* (2009) estas especies podrían estar manteniendo las redes mutualistas en la zona. Por su parte las especies de plantas individuales no parecen ser claves. Esto es porque, en general, las plantas presentaron dependencias altas (i.e., dependen mucho de una sola especie de colibrí) y asimetrías bajas (i.e., realizan un porcentaje bajo de todas las interacciones posibles en una red; Figs. 2 y 3). Esto podría sugerir que las plantas son importantes en la red como una comunidad, pero no como especies individuales. Si esto es cierto las redes colibrí-planta de la RBBM serían más sensibles a la extinción de especies de colibríes que de plantas. Esto sería debido a que una especie de colibrí visita más especies de plantas más veces (i.e., tienen dependencias débiles y asimetrías fuertes), mientras que una especie de planta comúnmente interactúa con una sola especie de colibrí y lo hace pocas veces (i.e., tiene dependencias fuertes y asimetrías débiles). Esta conclusión puede estar desviada por el método de muestreo que seguimos en campo, que fue centrado en los colibríes y no en las plantas. Esto se debe a que nuestro muestreo fue zoocéntrico, donde las observaciones de plantas derivan del estudio de los animales y de sus patrones de utilización (Jordano *et al.* 2009). Debido a ello nuestra conclusión sobre la importancia de cada especie de planta en las redes debe ser tomada con cuidado, pues se ha sugerido que el método de muestreo puede afectar en gran medida la estructura detectada en dichas redes (Gibson *et al.* 2011). En el futuro, para validar nuestros resultados de asimetría, sería conveniente hacer un estudio similar pero con enfoque fitocéntrico en los diferentes tipos de vegetación de la RBBM.

Concluimos que en general este estudio cuantitativo nos ha permitido obtener información más detallada sobre el funcionamiento de las redes colibrí-planta encontradas en la RBBM. Según lo presentado por Lara-Rodríguez *et al.* (2012) con datos cualitativos a nivel paisaje, los colibríes *H. leucotis* y *C. lucifer*, y las plantas *N. glauca* y *P. marginatus*, son las especies clave para el mantenimiento de la red de interacciones de la RBBM. Sin embargo, en nuestro estudio al considerar datos cuantitativos y explorar dos niveles espaciales (i.e., paisaje y tipo de vegetación), notamos que las especies clave que mantienen las subredes cambian. En la RBBM notamos que tenemos especies clave distintas por tipo de vegetación y algunas de estas especies son importantes a nivel paisaje. Esto sugiere que un análisis que implique considerar varias escalas espaciales puede brindar información útil para el manejo y la toma de decisiones de investigación o de conservación, información que no sería visible si solo se usa una escala espacial de estudio.

En síntesis, en este estudio describimos cuantitativamente (usando especialización, dependencia y asimetría) las redes mutualistas colibrí-planta establecidas a nivel paisaje y en tres diferentes tipos de vegetación de la RBBM. Encontramos evidencia que indica que las especies claves, en cuanto a mantenimiento de las redes, varían dependiendo de la escala espacial estudiada. En general los colibríes *H. leucotis* y *C. latirostris* son claves a nivel paisaje, mientras que por tipo de vegetación lo son *C. latirostris* y *C. lucifer* para MSM e *H. leucotis* para BE y BPE. En cuanto a plantas no parece haber una importancia tan marcada, aunque los géneros *Salvia* y *Pachireraus*, y quizá *Circium*, parecen ser importantes en el mantenimiento de las redes estudiadas en la RBBM. En el futuro sería conveniente verificar con estudios fitocéntricos la realidad de estas conclusiones.

AGRADECIMIENTOS

A la dirección de la RBBM, en especial a la Ing. Alejandra Rodríguez Gomez y al Ing. Salvador Montes Quintero (QEPD) por las facilidades otorgadas al realizar este trabajo; a los brigadistas Jorge, Memo y Alejandro por su disponibilidad y apoyo en cada salida. A Guillermo Gil y Carbo y Jessica Bravo por su apoyo y compañía en campo. A Hellen Martínez Roldan por su ayuda. A PROMEP por la beca de estudiante brindada a VMG a través del proyecto Estudio de la avifauna y de las interacciones ave-planta en la RBBM, Hidalgo, México, y la beca posdoctoral (PROMEP UAEH, actas administrativas 866 y 930). A CONACyT-SEMARNAT (proyecto 2002-CO1-0248), FOMIX-CONACyT (claves 43761 y 2008-95828), CONABIO (proyecto ASO10), SEP (a través de su programa PROMEP en la UAEH), Mabio A.C y CONANP (a través del Programa Nacional de Monitoreo de aves) por apoyo económico parcial a este estudio.

REFERENCIAS

- Bascompte, J., P. Jordano, C. J. Melián, & J. M. Olesen. 2003. The nested assembly of plant animal mutualistic networks. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100: 9383–9387.
- Bascompte, J., P. Jordano, & J. M. Olesen. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312: 431–433.
- Bascompte, J., & P. Jordano. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38: 567–593.
- Blüthgen, N., F. Menzel, & N. Blüthgen. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecol.* 6: 9, doi:10.1186/1472-6785-6-9.
- Bronstein, J. L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends Ecol. Evol.* 9: 214–217.
- Brosi, B. J., & H. M. Briggs. 2013. Single pollinator species losses reduce floral fidelity and plant reproductive function. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110: 13044–13048.
- Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.20. Descargado 20 de junio 2014 de <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>.
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2003. Programa de manejo Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán. 1ª ed. CONANP, México, D.F., México.
- Dalsgaard, B., E. Magard, J. Fjeldsa, A. M. Martín, C. Rahbek, J. M. Olesen, J. Ollerton, R. Alarcón, A. Cardoso, P. A. Cotton, C. Lara, C. Graco, I. Sazima, M. Sazima, A. Timmermann, S. Watts, B. Sandel, W. J. Sutherland, & J. C. Svenning. 2011. Specialization in plant-hummingbird networks is associated with species richness, contemporary precipitation and quaternary climate-change velocity. *PloS ONE.* 6: e25891.
- Emlen, J. T. 1971. Population densities of birds derived from transects counts. *Auk* 88: 323–342.
- García, D., & R. Ortiz-Pulido. 2004. Patterns of resource tracking by avian frugivores at multiple scales: two case studies on discordance among scales. *Ecography* 27: 187–196.
- Gibson, R. H., B. Knott, T. Eberlein, & J. Memmott. 2011. Sampling method influences the structure of plant-pollinator networks. *Oikos* 120 : 822–831.
- Howell, S. N. G. 2002. Hummingbirds of North America. The photographic guide. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Howell, S. N. G., & S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford Univ. Press, Oxford, UK.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 1999. Síntesis Geográfica del Estado de Hidalgo. INEGI, Aguascalientes, Aguascalientes, México.
- Johnsgard, P. A. 1997. The hummingbirds of North America. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal-con-

- nectance, dependence asymmetries, and coevolution. *Am. Nat.* 129: 657–677.
- Jordano, P., D. Vázquez, & J. Bascompte. 2009. Redes complejas de interacciones planta-animal. Pp. 17–41 *en* *Ecología y evolución de las interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones*. Medel, R., M. Aizen, & R. Zamora.(eds). Editorial Universitaria, Santiago de Chile, Chile.
- Lara, C. 2006. Temporal dynamics of flowers use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* 13: 23–29.
- Lara-Rodríguez, N. Z., R. Díaz-Valenzuela, V. Martínez-García, E. Mauricio-López, S. A. Díaz, O. I. Valle-Díaz, A. D. Fisher, C. Lara, & R. Ortiz-Pulido. 2012. Redes de interacciones colibrí-planta del centro-este de México. *Rev. Mex. Biodivers.* 83: 569–577.
- Memmott, J. 1999. The structure of a plant-pollinator food web. *Ecol. Lett.* 2: 276–280.
- Maruyama, P. K., G. O. Oliveira, C. Ferreira, B. Dalsgaard, & P. E. Oliveira. 2013. Pollination syndromes ignored: importance of non-ornithophilous flowers to Neotropical savanna hummingbirds. *Naturwissenschaften* 100: 1061–1068.
- Murcia, C. 2001. Coevolución de los colibríes y las flores. Pp. 120–167 *en* Mazariegos, L. A. (ed.). *Joyas aladas de Colombia*, Cali, Colombia.
- National Geographic. 2002. Field guide to the birds of North America. 4^{ed}. National Geographic Society, Washington, D.C., USA.
- Olesen, J. M., & P. Jordano. 2002. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology* 83: 2416–2424.
- Ortiz-Pulido, R. 2000. Abundance of frugivorous birds and richness of fruit resource: Is there a temporal relationship?. *Caldasia* 22: 93–107.
- Ortiz-Pulido, R., J. Laborde, & S. Guevara. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: consecuencias en la disponibilidad de semillas. *Biotropica* 32: 473–488.
- Ortiz-Pulido, R., & R. Díaz. 2001. Distribución de colibríes en la zona baja del centro de Veracruz, México. *Ornitol. Neotrop.* 12: 297–317.
- Ortiz-Pulido, R., J. Bravo-Cadena, V. Martínez-García, D. Reyes, M.E. Mendiola-González, G. Sánchez, & M. Sánchez. 2010. Avifauna de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztlán, Hidalgo, México. *Rev. Mex. Biodiv.* 80: 373–391.
- Ortiz-Pulido, R., & G. Vargas-Licona. 2008. Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores con escalamiento espacio-temporal. *Ornitol. Neotrop.* 19: 473–484.
- Ortiz-Pulido, R., & C. Lara. 2012. Is energy in nectar a good predictor of hummingbird activity at landscape scale?. *Ital. J. Zool.* 79: 100–104.
- Ortiz-Pulido, R., S. A. Díaz, O. I. Valle-Díaz, & A. D. Fisher. 2012. Hummingbirds and the plants they visit in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Mexico. *Rev. Mex. Biodiv.* 83: 152–163.
- R Development Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, México, D.F., México. ISBN 3-900051-07-0. Descargado el 20 de junio del 2014 de <http://www.R-project.org>.
- Peterson, R. T., & E. L. Chalif. 1989. *Aves de México*. Editorial Diana. México, D. F., México.
- Piacentini V. Q., & I. G. Varassin. 2007. Interaction network and the relationships between bromeliads and hummingbirds in an area of secondary atlantic rain forest in southern Brazil. *J. Trop. Ecol.* 23: 663–671.
- Rzedowski, G. C., & J. Rzedowski. 2001. *Flora fanerogámica del Valle de México*. 2^a ed. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México.
- Rzedowski, G. C., & J. Rzedowski. 2003. *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*. 2^a ed. Instituto de Ecología, A. C. y la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro, Michoacán, México.
- SigmaPlot. 2008. SigmaPlot 2008 V. 11.0. Systat Software Inc., San José, California, USA.
- Vázquez, D. P., & M. A. Aizen. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology* 85: 1251–1257.
- Vázquez, D. P., W. F. Morris, & P. Jordano. 2005. Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecol. Lett.* 8: 1088–1094.
- Williams, R. J., E. L. Berlow, J. A. Dunne, A. L. Barabasi, & N. D. Martinez. 2002. Two degrees

- of separation in complex food webs. Proc. Nat. Acad. Sci. 99: 12913–12916.
- Williamson, S. L. 2001. Hummingbirds of North America. Peterson Field Guides. Houghton Mifflin Company, New York, New York, USA.

