



Efecto de la morfología, fenología y abundancia en las redes mutualistas colibrí-planta del Parque Nacional El Cimatario, Querétaro, México.

Biól. Blanca Itzel Patiño González

Director

Dr. Rubén Pineda López.

Codirector.

Dr. Raúl Ortiz Pulido



Universidad Autónoma de Querétaro
Facultad de Ciencias Naturales
Maestría en Ciencias Biológicas

Efecto de la morfología, fenología y abundancia en las redes mutualistas colibrí-planta
del Parque Nacional el Cimatarío, Querétaro, México.

Opción de titulación
Tesis

Que como parte de los requisitos para obtener el Grado de
Maestría en Ciencias Biológicas

Presenta:

Bióloga Blanca Itzel Patiño González

Dirigido por:
Dr. Rubén Pineda López
&
Dr. Raúl Ortiz Pulido

Dr. Rubén Pineda López

Presidente

Firma

Dr. Raúl Ortiz Pulido

Secretario

Firma

Dr. Oscar Ricardo García Rubio

Vocal

Firma

Dr. Luis Gerardo Hernández Sandoval

Suplente

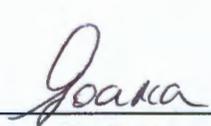
Firma

M. en C. Oliva del Carmen Ramírez Segura

Suplente

Firma


Director de la Facultad
Dra. Margarita Teresa de Jesús García Gasca


Dra. Ma. Guadalupe Flavia Loarca Piña
Director de Investigación y Posgrado

Centro Universitario
Querétaro, Qro.
Fecha: Enero 2017

RESUMEN

Las redes de interacción biológica se componen de dos o más especies que comparten un enlace dentro de una comunidad. Estos enlaces pueden ser observados y no observados. Los observados son registrados en campo e indican una interacción entre las especies. Los no observados pueden ser enlaces perdidos (*missing links* en inglés) debido a un muestreo insuficiente o prohibidos (*forbidden links*) por desajustes morfológicos y fenológicos entre las especies. Estudios previos en las redes de interacción colibrí-planta muestran que estas dependen de un ajuste espacial, fenológico (estacional) y morfológico (pico-corola) para crear un enlace, mientras los desajustes causan enlaces prohibidos. Por lo que es necesario evaluar el efecto de la morfología, fenología y abundancia en los enlaces observados y perdidos en las redes de interacción colibrí-planta. En el presente estudio se evaluó durante un año el efecto de: la morfología, fenología y abundancia de las especies interactuantes en la estructura de las redes mutualistas colibrí-planta en dos tipos de vegetación (matorral crasicaule y bosque tropical caducifolio) del Parque Nacional El Cimatario (PANEC), Querétaro, México. Los muestreos fueron quincenales por un año mediante el recorrido de transectos y observaciones focales. Como resultado se registraron 55 interacciones por 13 especies de colibríes en ambos tipos de vegetación, ocho especies de plantas en la vegetación de matorral crasicaule y seis especies de plantas en la vegetación de bosque tropical caducifolio. La conectancia tuvo un valor mayor en matorral crasicaule que en bosque tropical caducifolio, contrario al valor de anidamiento, que fue mayor en bosque tropical caducifolio debido a la diferencia en la riqueza de especies, al disminuir la conectancia, el anidamiento aumenta. Ambas matrices se muestran anidadas por especies generalistas interactuando entre ellas mismas. Los valores de especialización indican que ambas redes de interacción, tanto matorral crasicaule como bosque tropical caducifolio son generalistas. Las especies más conectadas fueron los colibríes *Cynanthus latirostris* y *Amazilia violiceps* que al ser residentes interactuaron con diez especies de plantas en floración. Las plantas más conectadas fueron *Ipomoea murucoides* y *Justicia. candicans* que interactuaron con 11 y diez especies de colibríes respectivamente. La morfología, fenología y abundancia de las especies de colibríes y plantas se analizaron mediante una prueba de likelihood con un acercamiento Akaike (AIC). Esta prueba mostró que los ajustes en la fenología y la morfología predicen las interacciones entre colibríes y plantas, y los desajustes conyeban a enlaces prohibidos. Concluimos que existe una importante riqueza de especies que forman redes mutualistas en el parque y que necesitan de un ajuste en la fenología y morfología para interactuar mientras la frecuencia de visitas depende de la abundancia.

Palabras clave: anidamiento, asimetría, conectancia, enlaces, observados, prohibidos.,

ABSTRACT

Biological interaction networks are composed of two or more species that share a link within a community. These links can be observed and not observed. The observed are recorded in the field and indicate an interaction between species. The unobserved can be missing links due to insufficient sampling or forbidden links due to morphological and phenological mismatches between species. Previous studies in the hummingbird-plant interaction networks show that these depend on a spatial, phenological (seasonal) and morphological (bill-corolla) interaction to create a link, while mismatches cause forbidden links. Therefore, it is necessary to evaluate the effect of morphology, phenology and abundance on the observed and lost links in the hummingbird-plant interaction networks. In the present study, the effect of: morphology, phenology and abundance of interacting species on the structure of the hummingbird-plant mutual networks in two types of vegetation (cressicaule scrub and deciduous tropical forest) of the Parque Nacional El Cimatario (PANEC), Querétaro, Mexico. Sampling was biweekly for one year using transects and focal observations. As a result, 55 interactions were recorded for 13 species of hummingbirds in both types of vegetation, eight plant species in the vegetation of scrub cricket and six species of plants in tropical deciduous forest vegetation. The connectivity had a higher value in scrub crassicaule than in deciduous tropical forest, contrary to nesting value, which was higher in tropical deciduous forest due to the difference in species richness, decreasing the connectivity, nesting increases. Both matrices are shown to be nested by generalist species interacting with each other. The values of specialization indicate that both interaction networks, scrub crassicaule and tropical deciduous forest are generalist. The most connected species were the hummingbirds *Cynanthus latirostris* and *Amazilia violiceps*, which when resident interacted with ten species of flowering plants. The most connected plants were *Ipomoea murucoides* and *Justicia candicans* that interacted with 11 and ten species of hummingbirds respectively. The morphology, phenology and abundance of hummingbird and plant species were analyzed by a likelihood test with an Akaike approach (AIC). This test showed that adjustments in phenology and morphology predict the interactions between hummingbirds and plants and the mismatches are associated with forbidden links. We conclude that there is an important richness of species that form mutualistic networks in the park and that need an adjustment in the phenology and morphology to interact while the frequency of visits depends on the abundance.

Keywords: asymmetry, connectivity, links, nesting, observed, forbidden.

A mi papá, Eduardo Patiño, biólogo y naturalista de corazón que me acompañó en el trabajo de campo y dedicó su tiempo al conocimiento y búsqueda de los colibríes

AGRADECIMIENTOS

Al CONACYT por haberme otorgado la beca de posgrado con la que se financió este proyecto.

A la Universidad Autónoma de Querétaro donde cursé la Maestría en Ciencias Biológicas y llevé a cabo este proyecto

Al Dr. Rubén Pineda, Director de tesis de maestría por su orientación y revisión en la tesis.

Al Dr. Raúl Ortiz Pulido, codirector, quien me orientó en los conocimientos sobre los colibríes, metodología, análisis y revisión de este proyecto.

Al Dr. Oscar García Rubio por sus orientación, sugerencias y revisión de este proyecto.

Al Dr. Luis G. Hernández Sandoval por su orientación, sugerencias y revisión de este proyecto.

A la Dra. Mahinda Martínez por brindarme una beca con la que concluí este proyecto.

A Alfredo Acosta por el apoyo en la obtención de datos morfológicos de algunas especies de colibríes.

A la arquitecta Ma. Del Carmen Siurob Directora del Parque Nacional El Cimatario por su apoyo e interés en el tema y por permitir el estudio de los colibríes y plantas en esta sitio.

Al M en C. Marco Antonio Gurrola Hidalgo curador de La Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología de la UNAM y al Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza curador del Museo De Zoología de la UNAM quienes facilitaron el uso de ejemplares de colibríes para la obtención de datos morfológicos.

A la Biol. Erika Gúzman por su orientación y ayuda en la elaboración de las redes bipartitas.

A la Dra. Erika Rodríguez Torres (UAEH), Dra. Ana Paola Martínez (UAEH), Dra. Mónica Figueroa (UAQ), Dr. Roberto Álvarez Martínez (UAQ), Dr. Israel Carrillo Ángeles (UAQ), Dra. Mónica Queijeiro (UAQ), Dra. Domitila González (Iberoamericana) y al Dr. Víctor Mendoza por su tiempo y apoyo en la elaboración de las matrices de probabilidad y de los scripts para el análisis de likelihood en el programa R (3.2.3).

A mis padres por su dedicación y apoyo siempre, conmigo y en la educación de mi hijo.

TABLA DE CONTENIDOS

INTRODUCCIÓN	10
ANTECEDENTES	13
JUSTIFICACIÓN	16
OBJETIVOS	18
OBJETIVO GENERAL	18
OBJETIVOS PARTICULARES	18
METODOLOGÍA	19
ÁREA DE ESTUDIO	19
TRABAJO DE CAMPO	19
ANÁLISIS DE DATOS	23
EFECTO DE LOS FACTORES: MORFOLOGÍA, FENOLOGÍA Y ABUNDANCIA.....	24
ELABORACIÓN DE MATRICES.....	24
RESULTADOS	27
FENOLOGÍA Y ABUNDANCIA DE LOS COLIBRÍES DEL PARQUE NACIONAL EL CIMATARIO, QUERÉTARO, MÉXICO.	27
FENOLOGÍA Y ABUNDANCIA DE LAS PLANTAS DEL PARQUE NACIONAL EL CIMATARIO, QUERÉTARO, MÉXICO.	29
MORFOLOGÍA DE LOS PICOS DE LOS COLIBRÍES Y LAS COROLAS DE LAS PLANTAS	31
INTERACCIONES COLIBRÍ-PLANTA Y SU TOPOLOGÍA	32
EFECTO DE LOS FACTORES: MORFOLOGÍA, FENOLOGÍA Y ABUNDANCIA	38
DISCUSIÓN	42
INTERACCIONES COLIBRÍ-PLANTA Y SU TOPOLOGÍA	42
EFECTO DE LA MORFOLOGÍA Y FENOLOGÍA	43
EFECTO DE LA ABUNDANCIA Y FENOLOGÍA	44
POSIBLE INFLUENCIA DE OTROS FACTORES	46
CONCLUSIONES	47
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	49
APÉNDICE 1. FENOLOGÍA Y ABUNDANCIA DE LOS COLIBRÍES DEL PARQUE NACIONAL EL CIMATARIO, QUERÉTARO, MÉXICO.	54
APÉNDICE 2. FENOLOGÍA Y ABUNDANCIA DE LAS PLANTAS DEL PARQUE NACIONAL EL CIMATARIO, QUERÉTARO, MÉXICO.	56
APÉNDICE 3. MORFOLOGÍA DE LOS PICOS DE LOS COLIBRÍES Y LAS COROLAS DE LAS PLANTAS.....	58
APÉNDICE 4. INTERACCIONES COLIBRÍ-PLANTA POR TIPO DE VEGETACIÓN	60
APÉNDICE 5. SCRIPT PARA EL ANÁLISIS DE LOS FACTORES: MORFOLOGÍA, FENOLOGÍA Y ABUNDANCIA. CON BASE EN UN APROXIMAMIENTO DE LIKELIHOOD-AKAIKE EN EL PROGRAMA R	62
APÉNDICE 6. FICHAS TÉCNICAS DE LOS COLIBRÍES REGISTRADOS EN EL PARQUE NACIONAL EL CIMATARIO, QUERÉTARO, MÉXICO.	63
APÉNDICE 7. GLOSARIO.....	68

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Topología de las redes de interacción colibrí-planta en los tipos de vegetación y a nivel paisaje. 34

Cuadro 2. Registro de las interacciones observadas de acuerdo con el posible efecto de la morfología y fenología en la vegetación de bosque, matorral crasicaule y en el paisaje. .. 38

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Localización del Parque Nacional El Cimatario en Querétaro, México	19
Figura 2. Fenología y abundancia de las especies de colibríes registradas en El Parque Nacional El Cimatario, Querétaro, México.....	28
Figura 3. Fenología y abundancia de las especies de plantas visitadas por colibríes en El Parque Nacional El Cimatario, Querétaro, México.....	30
Figura 4. Comparación entre la longitud de los picos y de las corolas de las especies de colibríes y plantas registradas en El Parque Nacional El Cimatario. , Querétaro, México.....	31
Figura 5. Redes bipartitas de interacciones colibrí-planta en la vegetación de bosque tropical caducifolio, matorral crasicaule y paisaje del Parque Nacional El Cimatario, Querétaro, México. 35	
Figura 6. Anidamiento de especies. De izquierda a derecha: bosque tropical caducifolio, matorral crasicaule y a nivel de paisaje	36
Figura 7. Valores DAIC resultado del análisis likelihood a partir de las matrices de abundancia (A), morfología (M), fenología (F) y todas sus posibles combinaciones en la vegetación de bosque, matorral y paisaje del Parque Nacional El Cimatario	40

1. INTRODUCCIÓN

Las redes de interacción describen la esencia de las comunidades. Su composición es el reflejo de los enlaces entre especies. Las especies que participan en una comunidad forman redes complejas de interacciones biológicas. Estas redes constituyen la base para entender el funcionamiento de los ecosistemas, muestran las conexiones entre especies, describen patrones estructurales a nivel de comunidad y ayudan a conocer la fragilidad ecológica ante la pérdida de especies (Bascompte, 2008; Jordano et al., 2009; Lara-Rodríguez et al., 2012). Para el estudio de las interacciones se requiere un estudio robusto, suficiente y bien diseñado. Estos datos se pueden obtener mediante muestreos por observaciones focales en determinadas plantas para registrar la visita o interacción de individuos acumulando varias horas de observación y mostrar el patrón de actividad de las plantas de manera individual en una población. A estos se les considera estudios fitocéntricos (Vázquez et al., 2005). Cuando los datos se obtienen por observación directa (como trayectos o puntos de conteo) para estudiar los hábitos de los animales y los patrones de uso de las plantas en una comunidad se les considera estudios zoocéntricos (Jordano et al., 2009). Una buena forma de obtener información más precisa sobre las redes de interacción es usar ambos métodos para establecer los hábitos y preferencias en un sitio (Bibby et al., 1998).

Recientemente se ha propuesto utilizar el enfoque de redes bipartitas en las redes de interacción. Las redes bipartitas parten de la elaboración de matrices de interacción y describen las conexiones entre especies e identifican a aquellas que pueden afectar el desarrollo de una comunidad si desaparecen (Bascompte et al., 2006; Bascompte, 2008; Vázquez et al., 2009b; Lara-Rodríguez et al., 2012). Las redes bipartitas ayudan a describir las interacciones por medio de la frecuencia de visitas (cuantitativas) o de los enlaces entre especies (cualitativas) en una comunidad. Su estructura se describe mediante el análisis de la conectancia, anidamiento y especialización de las especies (Jordano et al., 2003). La conectancia es la proporción de interacciones respecto al total posible. Este último se obtiene al calcular las interacciones registradas en dos grupos. El anidamiento muestra aquellas especies generalistas que interactúan entre ellas y a las especialistas interactuar con las generalistas (Bascompte, 2007). Un patrón de interacciones encajado es cuando especies

especialistas interactúan sólo con generalistas y éstas interactúan entre ellas. Así surge la asimetría de la especificidad de las interacciones y un núcleo de generalistas que interactúan entre sí además de hacerlo con especialistas. El grado de encajamiento se calcula midiendo la temperatura o el grado de desorden de la matriz (Jordano et al., 2009). La especialización refleja la proporción de interacciones especialistas en una red mediante valores de cero 0 a uno 1. Los valores de especialización cercanos a cero indican que esa red es generalista mientras que los valores cercanos a 1 indican que esa red es especialista (Blüthgen et al., 2006). De acuerdo con Montoya et al. (2001) aquellas especies más conectadas con las demás son nombradas especies “clave”, y son las más afectadas ante una perturbación por ejemplo antrópica, su desaparición en la red puede causar extinciones secundarias y pérdidas en la biodiversidad. Cuando la red se compone de pocas especies, el riesgo de extinción es mayor. Cuando un ambiente se fragmenta, pueden extinguirse especies e incorporarse otras especies nuevas (Sumerville 2004) incluyendo especies exóticas., generalmente ruderales que tienen la capacidad de utilizar diferentes recursos que las convierte en generalistas. Por el contrario, al reducirse el número de especies o incorporarse generalistas, la conectancia de las redes tiende a aumentar y el anidamiento a disminuir (Jordano, 1987; Murakami et al., 2008). En algunos casos esto puede afectar a las especies muy conectadas dentro de un ecosistema (Montoya et al., 2001).

Las redes de interacción pueden ser divididas en antagonistas y mutualistas. Las últimas son aquellas en las que las especies que participan se ven beneficiadas como en la nectarivoría (Jordano et al., 2009). La nectarivoría se presenta por diversos animales incluyendo aves como los colibríes. En ella los colibríes consumen néctar de las flores y polinizan cerca del 15% de las especies de plantas en una comunidad (Buzato et al., 2000; Ortiz-Pulido y Vargas-Licona, 2008; Lara-Rodríguez et al., 2012). Las plantas que participan en este tipo de interacción generalmente tienen flores diurnas, tubulares, de colores vivos y con abundante néctar llamadas ornitofílicas (Pellmyr, 2002). Los estudios colibrí-planta han sido estudiados mayormente con un enfoque coevolutivo y su relación morfológica con las corolas de las plantas visitadas (Burbano-Álvarez, 2013). En estos estudios se ha sugerido que el tamaño y forma de las corolas es determinante para que ocurra una interacción. Esto es por que los colibríes usan su pico y lengua para acceder al néctar con aquellas especies que se ajustan morfológicamente al tamaño de este (Brown y

Bowers, 1985; Vizentine-Bugoni et al., 2014; Maruyama et al., 2014). Por lo que se ha propuesto que aquellas especies de colibríes que tienen morfologías similares de pico tienden a visitar las mismas especies de plantas pero raramente coexisten en el mismo sitio mientras que las especies con morfologías distintas visitan plantas diferentes y por ello pueden convivir localmente (Brown y Bowers, 1985). Sin embargo Burbano-Alvarez (2013) asegura que las interacciones mutualistas colibrí-planta no necesariamente se guían por una asociación ecomorfológica, ya que es posible que colibríes de picos diferentes pueden estar visitando la misma planta. i.e. podría no existir un ajuste pico-corola. De acuerdo con él, los colibríes ven la vegetación como una totalidad (un paisaje) es por eso que la preferencia por un tipo de vegetación puede ser con base en la composición de especies con flores en ese momento es decir, que los colibríes son oportunistas y visitarán aquellas especies de plantas con mayores abundancias de flores ya que la tasa de interacciones de los colibríes se puede determinar por la abundancia de las especies interactuantes (Ortiz-Pulido y Vargas-Licona, 2008) o de acuerdo con la concentración de néctar (Burbano-Álvarez, 2013). Lara et al. (2011) mencionan que la visita de algunas plantas puede estar definida por situaciones de territorialidad de especies de colibríes más grandes. Es por eso que las especies que participan en las redes además de la abundancia deben coincidir en tiempo, espacial y morfológicamente para interactuar (Ortiz-Pulido y Vargas-Licona, 2008). Si no coinciden entonces los desajustes espaciales, fenológicos y morfológicos entre las especies pueden determinar la estructura y dinámica de dichas redes (Jordano et al., 2003; Olesen et al., 2011) y reflejar la especialización entre especies (Vizentin-Bugoni et al., 2014).

De acuerdo con esto, podemos dividir a las interacciones en dos tipos de enlaces a) los enlaces observados, que son aquellos que se perciben en campo cuando las especies interactúan entre sí, y b) los enlaces no observados, aquellos enlaces que no se aprecian en campo debido un esfuerzo de muestreo insuficiente llamados “*enlaces perdidos*” (*missing links* en inglés) o debido a restricciones en las interacciones por desajustes en la morfología (diferencia en las estructuras de las especies como pico-corola), y fenología (las fenofases entre las de las especies de una comunidad no coinciden) llamados “*enlaces prohibidos*” (*forbidden links* en inglés) (Vázquez et al., 2005; Olesen et al., 2011; Vizentin-Bugoni et al., 2014). Los enlaces prohibidos ocurren sin importar la abundancia de las especies o el

esfuerzo de muestreo. La probabilidad de interacción aumenta cuando las fenofases coinciden, sin embargo, el factor morfológico también puede restringir cualquier enlace (Brown y Bowers, 1985; Vázquez y Aizen, 2004; Vázquez et al., 2009b y Olesen et al., 2011). Diversos estudios han sugerido que los enlaces prohibidos tienen mayor peso que la abundancia de las especies en la estructura de las redes mutualistas (Jordano et al., 2003; Vizentin-Bugoni et al., 2014). En este sentido resulta necesario incluir en el estudio de las interacciones mutualistas aspectos fenológicos y morfológicos de las especies así como la frecuencia de visitas y la abundancia, que puedan describir las limitantes de los enlaces en una comunidad (Martínez-García, 2006; Ortiz-Pulido et al., 2012, Lara-Rodríguez et al., 2012; Partida et al., 2012; Vizentin-Bugoni et al., 2014).

2. ANTECEDENTES

El estudio de las redes de interacción tuvo su origen en las ciencias sociales y los estudios matemáticos (Jens et al., 2010), posteriormente el estudio de las redes se desarrolló en diferentes disciplinas hasta aplicarse en biología a la ecología de poblaciones. En el estudio de las redes mutualistas destacan los trabajos de Jordano y colaboradores y Vázquez y colaboradores. Los primeros trabajos que abordaron la relación morfología-ecología entre colibríes y plantas proponían una coevolución entre las especies planta-animal cuando dos o más organismos en un ecosistema ejercían presiones selectivas sin intercambio genético ocasionaban adaptaciones específicas (Burbano-Álvarez, 2013). Por esto se ha propuesto que es necesario un ajuste morfológico, para que las especies puedan interactuar, ya que el ajuste pico-corola influye en la capacidad de extracción del néctar por los colibríes y puede ser explicado como un proceso de co-evolución y especialización (Brown y Bowers, 1985; Montoya et al., 2001; Olesen et al., 2011; Burbano-Álvarez., 2013). Los trabajos con los ajustes en la fenología y en la abundancia de las especies fueron posteriores a los de morfología.

Brown y Bowers (1985) estudiaron las interacciones mutualistas colibrí-planta con énfasis en la relación morfología-ecología. De acuerdo a sus observaciones los patrones morfológicos reflejaban dos procesos ecológicos: la competencia interespecífica entre

colibríes y una aparente coevolución con las flores que visitaban debido a que especies de colibríes con morfologías similares visitaban las mismas especies de plantas con flores. En 1987 Jordano describió las relaciones mutualistas planta-polinizador y planta-dispersor en diferentes grupos de especies con énfasis en la conectancia (C) de las especies, la dependencia y la fuerza de los mutualismos en un contexto de coevolución. Jordano (1987) encontró que las especies necesitaban un ajuste en sus fenofases (coincidencia en la temporada de floración y tiempo de forrajeo de los animales) para interactuar aun que no abordó los rasgos morfológicos. Concluyó que los sistémás de nectarivoría resultan más sensibles al aumento y pérdida de especies que los de frugivoría. Ante este aumento de especies el número de interacciones incrementa y la conectancia disminuye.

En el 2003 Jordano y colaboradores mencionaron por primera vez la existencia de los “enlaces prohibidos” (forbidden links) como una herramienta para describir los enlaces no observados por limitaciones morfológicas y fenológicas. Ellos describieron la topología de una red planta-polinizador y planta-dispersor tomando en cuenta tanto los rasgos fenológicos y fenotípicos de las especies. La diferencia en estos rasgos resultó en enlaces prohibidos que a primera vista no se observan en campo pero que influían en el comportamiento de los animales como la dispersión de una semilla de invierno por un ave migratoria de verano, o la polinización efectiva por especies con lenguas más cortas que las corolas que pretenden visitar. A partir de entonces, distintos autores han descrito la presencia de los enlaces prohibidos en las redes de interacción.

Tal como Jordano et al. (2003) refieren que además de la morfología, el acople fenológico resulta necesario para limitar o posibilitar los enlaces en las interacciones. Los trabajos de Jordano et al. (2006) y Jordano et al. (2009) describen la conformación de las redes mutualistas basadas en los valores de la especialización, conectancia, anidamiento e interacciones entre grupos como una forma de entender su ecología en cuanto a los enlaces observados. Así mismo sus estudios muestran que es necesario analizar la influencia de la morfología y fenología en los enlaces animal-planta tanto como la abundancia.

La abundancia y disponibilidad de un recurso floral pueden influir en la abundancia de los colibríes (Lara-Rodríguez et al., 2012; Partida et al., 2012; Rodríguez-Flores et al.,

2012). Estudios como el de Ortiz-Pulido y Vargas-Licona (2008) o García et al. (2009) Abordan el uso de flores por distintas especies de colibríes a manera de redes mutualistas, muestran la relación entre los registros de colibríes y el escalamiento espacio-temporal tomando en cuenta los factores que determinan la preferencia por un recurso.

Para facilitar el entendimiento de las interacciones en el estudio de las redes complejas, recientemente distintos autores (Jordano et al., 2003; Vázquez y Aizen, 2004; Bascompte et al., 2006) han sugerido utilizar matrices de adyacencia que describan la interacción trófica o reproductiva entre las especies de plantas (P) y las especies de animales visitantes (A). Los valores de las celdas corresponden a la frecuencia de ocurrencia de la interacción (Vázquez et al., 2009b; Jordano et al., 2009) por ejemplo entre colibríes y plantas. Estos valores de frecuencia de visitas se pueden usar para generar las redes bipartitas de enlaces observados.

Vázquez et al. (2009a) emplearon el uso de matrices de adyacencia para estudiar los factores que determinan los enlaces en las redes mutualistas colibrí-planta con base en los ajustes en la morfología pico-corola, fenología y abundancia de las especies. Usando un análisis de prueba likelihood con un aproximamiento Akaike (AIC) compararon matrices de probabilidad construidas a partir de los rasgos fenotípicos y morfológicos entre cada especie de colibrí con cada especie de planta y todas sus combinaciones, con una matriz de interacciones construida a partir de sus observaciones en campo. Esta prueba muestra la habilidad de predicción de la abundancia, morfología y fenología para predecir las interacciones observadas en campo. Encontraron que los modelos basados en los ajustes de la morfología y de la fenología de las especies determinaban la estructura de las redes mutualistas al limitar o permitir un enlace entre un colibrí y una planta. Concluyeron que la probabilidad de interacción se puede estimar con base en la abundancia y ajuste temporal (fenología), en contraste, el análisis por likelihood muestra que además de la información de abundancia, el ajuste espacio-temporal (morfológico y fenológico) son necesarios para predecir a detalle las interacciones observadas.

Vázquez et al. (2009b) y Vizentin-Bugoni et al. (2014) proponen el uso de matrices de probabilidad como un modelo para encontrar el factor (morfología, fenología o abundancia) o la combinación de factores (morfológica-fenológica, fenológica-abundancia)

que puedan predecir la frecuencia de interacciones colibrí-planta. Sus estudios comprenden el desarrollo de modelos que muestran la combinación de factores que prohíben los enlaces entre especies por desajustes en sus morfologías y fenologías. Los resultados señalan que aquellas especies con un ajuste fenotípico, ajuste morfológico y altas abundancias tienen mayor posibilidad de interactuar. Y aquellas especies con desajustes en su morfología y fenología generaran un enlace prohibido con otras especies. Hasta la fecha se han llevado a cabo pocos estudios (Vázquez y Aizen, 2003; Vázquez et al., 2009; Olesen et al., 2011, Maruyama et al., 2014 y Vizentin-Bugoni et al., 2014) donde se ha evaluado el efecto de la morfología, fenología y abundancia en las redes mutualistas así como un enfoque de los enlaces prohibidos por estos factores.

3. JUSTIFICACIÓN

Los trabajos que abordan el entendimiento de las redes mutualistas han sido recientemente estudiados. Destacan Bascompte y Jordano (2006), Jordano et al. (2006), Montoya et al. (2006), Bascompte y Jordano (2008) y Vázquez et al. (2003 y 2009). Vizentin-Bugoni et al. (2014) evaluaron la importancia de la abundancia relativa de las especies y los enlaces prohibidos en la estructura de las redes de interacciones colibrí-planta al sur de Brasil. Ellos partieron del supuesto que los ajustes morfológicos y fenológicos de las especies afectan la posibilidad de interactuar mediante enlaces prohibidos en la comunidad, aun que parezcan secundarios ante la abundancia de las especies. Encontraron que existe una fuerte restricción en las interacciones producto de los desajustes fenológicos y desacoples morfológicos. A pesar de estos avances, estas hipótesis no se han probado independientemente por lo cual resulta necesario estudiar el efecto de los ajustes morfológicos pico-corola, ajustes fenológicos y de la abundancia de las especies en las redes de interacción colibrí-planta.

En México existen pocos estudios que utilicen el enfoque de los ajustes en la morfología, fenología y abundancia de las especies interactuantes en las redes de interacción colibrí-planta, y es la primera vez que se estudian algunas especies de colibríes y plantas con este enfoque. El Parque Nacional El Cimatario (PANEC) es un área natural

protegida del estado de Querétaro, fragmentada y afectada por diversos factores antropogénicos. En el conocimiento de su avifauna así como de sus interacciones la información es limitada. Hasta ahora no se ha publicado el listado de especies de aves del parque que además contemple las especies de colibríes presentes en esta área. Así mismo no se han publicado las especies de plantas que usan estas aves como alimento. Esta es la primera vez que se enlistan ambos grupos de especies como parte de una red mutualista de interacciones en el PANEC. Ya que es un sitio con estaciones del año bien delimitadas, es una buena opción para tratar de entender como la morfología, fenología y abundancia determinan la estructura de las redes mutualistas colibrí-planta.

Se hipotetiza que de acuerdo con los hábitos generalistas de algunos colibríes, la estructura de las redes de interacción mutualista está influenciada por la fenología de las especies interactuantes y un ajuste morfológico pico-corola mientras la abundancia determina la frecuencia de visitas. De ser así, la morfología, fenología y la abundancia permitirán predecir la estructura de las redes colibrí-planta en el Parque Nacional El Cimatario, Querétaro, México. Los enlaces observados ocurrirán por el ajuste de la morfología y fenología de las especies mientras los enlaces prohibidos ocurrirán por el desajuste de la morfología y fenología de las especies.

4. OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar el efecto de la morfología, fenología y abundancia sobre la estructura de las redes mutualistas colibrí-planta en dos tipos de vegetación (matorral crasicaule y bosque tropical caducifolio) dentro del Parque Nacional El Cimatario, Querétaro, México.

Objetivos particulares

Determinar la fenología y abundancia de las especies de colibríes en la zona de estudio.

Determinar la fenología y abundancia de la floración en especies de plantas visitadas por colibríes en la zona de estudio.

Determinar y comparar la morfología de los picos y corolas de las especies interactuantes en la zona de estudio.

Determinar las redes de interacción colibrí-planta en dos tipos de vegetación (bosque tropical caducifolio y matorral crasicaule) y caracterizar su topología (anidamiento, conectividad y asimetría).

Determinar el efecto de la morfología, fenología y abundancia en los enlaces observados y prohibidos de las redes mutualistas colibrí-planta del Parque Nacional El Cimatario.

5. METODOLOGÍA

Área de estudio

Este estudio se llevó a cabo en El Parque Nacional El Cimatario (PANEC). Esta área natural protegida cubre una extensión de 2,500 ha y se localiza al sur de la ciudad de Santiago de Querétaro, Querétaro, México ($20^{\circ} 28' 30''$ N - $20^{\circ} 33' 23''$ N y $100^{\circ} 19' 37''$ O - $100^{\circ} 23' 12''$ O; 2390 msnm). Se encuentra entre los municipios de Querétaro, Huimilpan, El Marques y Corregidora (Figura 1). El clima predominante en la zona es semiseco con lluvias de mayo a octubre y de secas de noviembre a abril (SMNM, 2000). Presenta cinco tipos de vegetación de acuerdo con Baltasar et al. (2004): bosque tropical caducifolio, bosque de encino, matorral crasicaule, pastizal y área reforestada. La vegetación predominante es matorral crasicaule.

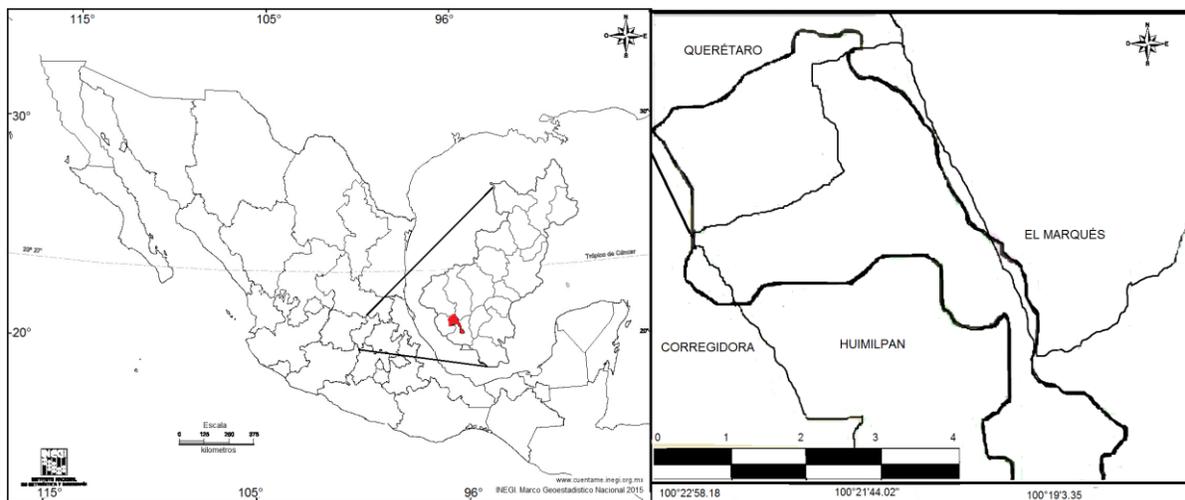


Figura 1. Localización del Parque Nacional El Cimatario con respecto al estado de Querétaro y a los municipios entre los que se encuentra.

Trabajo de campo

El trabajo de campo se llevó a cabo en dos tipos de vegetación: bosque tropical caducifolio y matorral crasicaule. Estos se eligieron por la riqueza de especies ornitófilas dentro de los límites de cada tipo de vegetación de acuerdo con el mapa de tipos de vegetación de Baltasar et al. (2004). En total se establecieron ocho trayectos. Cada trayecto tuvo una longitud de 500 m por 40 m de ancho (20 m a cada lado). Se ubicaron cuatro trayectos dentro de la vegetación de bosque tropical caducifolio y cuatro dentro de matorral

crasicaule. Para conservar la independencia espacial entre trayectos, estos estuvieron separados entre sí por al menos 150 m. Cada trayecto fue muestreado cada quince días durante un año, de julio 2015 a junio 2016 mediante recorrido de los trayectos y observaciones focales. Los muestreos fueron realizados de 7:30-8:00 h hasta las 11:30-12:00 h cuando las aves están más activas (Bibby et al., 1998).

Para el recorrido de los trayectos se caminó cada uno por aproximadamente 50 minutos. Se cambió el orden y la hora en que se recorrieron los senderos para evitar un sesgo debido a las horas de muestreo. Se evitó muestrear en días con lluvia o viento intenso. Las observaciones focales se hicieron sobre plantas que se observaron previamente fueron visitadas por colibríes durante los trayectos. Las observaciones focales consistieron en permanecer 60 minutos a diez metros de distancia de una especie de planta en floración de manera aleatoria para esperar la visita de los colibríes. Se tuvo cuidado en repartir el mismo tiempo de observación para cada especie de planta y por cada tipo de vegetación por mes. Tanto en los trayectos como en las observaciones focales en cada visita se registraron los siguientes datos: hora de inicio, el tipo de vegetación, la especie de planta visitada, el número de flores, especies de colibríes visitantes, el número de individuos visitantes y la frecuencia de visitas. Esta última se calculó con el número de registros que hizo cada especie de colibrí sobre una especie de planta. Las especies de colibríes se determinaron con binoculares (7 x 42 mm) y con guías de campo (Howell, 2002; Howell y Webb, 1995; Sibley, 2003). Adicionalmente se usaron fotografías y video grabaciones mediante cámaras (Nikon Coolpix P600 y Nikon D3300). La abundancia de colibríes se obtuvo considerando el número de registros observados por cada especie en cada visita quincenal, ya sea visitando una planta o vistos sobre los trayectos (volando o parados). Se tuvo cuidado para evitar en lo posible, contar dos veces al mismo individuo, muchas veces observando hacia donde se posaba el colibrí después de visitar la planta o evitando contar a los individuos que venían de atrás sobre lo ya recorrido. Los nombres científicos se corroboraron en la nomenclatura de especies de American Ornithologist Union (AOU, 2015). La presencia mensual de cada especie de colibrí se comparó con los mapas de distribución de Howell y Webb (1995).

Las plantas visitadas por las especies de colibríes se identificaron en campo con ayuda de la guía de plantas del Parque Nacional El Cimatario (Baltasar et al., 2004; y Malda et al., 2009) Una sola vez se contó el total de individuos de cada especie de planta. Los ejemplares seleccionados para el conteo de flores fueron, en árboles, aquellos que tuvieran más de dos metros de altura para asegurar que fueran individuos reproductivos. En el caso de arbustos, se consideraron todos aquellos que se encontraron dentro de los 20 metros de cada lado, con más de un metro de cobertura. Ningun ejemplar de planta fue colectado. Para determinar la abundancia de flores por cada especie ornitófila y por trayecto sus flores se contaron quincenalmente en todos los individuos dentro de los trayectos. En las plantas con inflorescencias se contó el número total de flores en cinco hasta diez inflorescencias y después se multiplicó este número por el total de inflorescencias presentes en cada individuo. Para asegurar una mejor estimación de la abundancia total por cada especie de planta se hicieron cuadrantes anidados de 20 x 20 m en cada transecto con los que se obtuvo el Índice de Valor de Importancia (IVI) de cada especie en el lugar. El IVI es un valor que mide la importancia de las especies con base a la suma de tres parámetros: abundancia relativa, frecuencia relativa y densidad relativa de cada especie. Este valor revela la importancia ecológica relativa de cada especie en una comunidad vegetal (Mostacedo y Fredericksen 2000). La fenología anual de las plantas se estableció con base en la suma de los registros quincenales realizados en los trayectos.

Las interacciones planta-colibrí se registraron durante los recorridos de los trayectos y durante las observaciones focales. Se consideró como una interacción legítima cuando se observó a un colibrí introducir el pico en la corola de una flor. Para la frecuencia de visitas se contó como una visita desde el momento que un colibrí interactuó (visitó) con una planta y terminó cuando abandonó la planta (*sensu* Maruyama et al., 2014). Para considerar una posible interacción por ajuste morfológico pico-corola, se analizó la longitud del pico más la lengua de los colibríes registrados que deba ser mayor que la longitud de las corolas de lo contrario no se puede llevar a cabo el enlace colibrí-planta (Vázquez et al., 2005; Olesen et al., 2011; Vizentin-Bugoni et al., 2014). Por lo que se midió la longitud de los picos de las especies de colibríes registradas y la longitud de las corolas (apertura floral) de las flores de las plantas registradas como ornitofílicas. Con ello se obtuvieron datos para evaluar el ajuste morfológico pico-corola. La longitud de los picos se obtuvo a partir de dos métodos

a) de individuos capturados y b) a partir de individuos en colecciones. La captura de colibríes se hizo fuera del área de estudio para evitar un efecto en la abundancia de los colibríes registrados quincenalmente. La captura se llevó a cabo con un bebedero dentro de una trampa de caída. Para ello se usaron cuatro bebederos, cada bebedero fue colocado durante dos semanas (sin la trampa) con solución preparada (4 tazas de agua por 1 de azúcar) en un domicilio dentro de la ciudad de Santiago de Querétaro. Después de dos semanas se observó la visita de los colibríes al bebedero, y entonces se colocó la trampa de caída por una semana más, posteriormente se procedió a capturarlos y medirlos. Al manipularlos, se les tomó una fotografía de la cabeza y el pico sobre una hoja milimétrica y se les midió el pico con un vernier. Al liberarlos se les hizo un pequeño corte en la pluma rectriz externa de la cola para evitar medirlos nuevamente en caso de recaptura. Por su parte la longitud del pico de colibríes depositados en colecciones fue obtenida a partir de 30 ejemplares de cada especie de la Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología y del Museo de Zoología de Alfonso L. Herrera, de la Facultad de Ciencias, ambas colecciones de la UNAM. Cada ejemplar se colocó sobre una hoja milimétrica y se le tomó una fotografía de la cabeza y del pico para comparaciones interespecíficas posteriores. El pico se midió con vernier. Se tomaron los datos de colecta de cada espécimen. Tanto en los ejemplares capturados como en los de colecciones las medidas de pico se usaron para estimar la longitud de la lengua, considerada como la longitud del pico más un tercio de esta medida (Vizentin-Bugoni et al., 2014).

Para obtener la medida de las corolas se colectaron 20 flores de cada especie de planta fuera del área de estudio con lo que se evitó un sesgo en la estimación de abundancia floral quincenal, y de diferentes individuos que estuvieron separados al menos por diez m, con lo que se evitó medir flores de clones (Vizentin-Bugoni et al., 2014). Las medidas por flor se tomaron de dos maneras: a) con vernier b) registrándola mediante una fotografía de la flor sobre una hoja milimétrica para constatar la medida de cada especie. Además se midió (en mm) la abertura mínima de la corola hasta antes de la cámara floral donde los colibríes colectan el néctar, esta es la medida que se usa de aquí en adelante como corola.

Análisis de datos

Para analizar la influencia de la morfología, fenología y abundancia de las especies interactuantes en las redes analizadas se siguieron los pasos que a continuación se describen,

Fenología y abundancia: con base en la presencia de cada especie de colibrí y la presencia de flores de cada especie de planta por mes se determinó la posibilidad de interacción entre pares de especies por un ajuste fenológico. Para ello se establecieron las siguientes reglas de decisión: si una especie de colibrí y una especie de planta estuvieron presentes en el mismo mes se consideró que podrían establecer la interacción y en la matriz de interacción en la confluencia de ambas especies se colocó un uno (1). Si una especie de colibrí y una especie de planta no coincidieron en un mes, se consideró que no fue posible la interacción. Y en la matriz se colocó un cero (0). Las especies que se registraron en el mismo periodo pero que no fueron observadas interactuando se les clasificó como un enlace no observado. Después de esto se analizó si en estos enlaces además de la fenología existía un ajuste o desajuste morfológico. Si el enlace tuvo un desajuste pico-corola se clasificó como un enlace prohibido al igual que aquellas especies cuyas fenologías no coincidieron y por ende no interactuaron.

Morfología: Para analizar la influencia del factor morfológico en las interacciones entre las especies registradas. Considerando las medias de longitud de pico y corola. Se determinó si existía un ajuste entre especies de colibríes y plantas. Para ello se establecieron las siguientes reglas de decisión. (1) Cuando la longitud de la lengua de cada especie de colibrí fue mayor a la longitud de la corola de cada especie de planta se colocó en la celda de la matriz de interacción el valor de 1, por que esto representa la posibilidad de la interacción por ajuste morfológico y (2) cuando la lengua fue menor longitud que la corola, se colocó un cero en la celda de la matriz, porque esto representa un enlace prohibido por desajuste morfológico.

Interacciones y su topología: Con los datos registrados en campo se generó una base de datos que se usó para construir matrices de interacción. En ellas las columnas correspondieron a las especies de colibríes y los renglones a las especies de plantas para cada caso. Se construyeron tres matrices para generar esquemas de redes bipartitas: una

para la vegetación de matorral crasicaule, otra para la vegetación de bosque tropical caducifolio y una tercera a nivel paisaje, la cual considera la frecuencia de visitas en ambos tipos de vegetación. En las celdas, los valores correspondieron a la frecuencia de visitas registradas durante el año de muestreo entre las especies, como indican Jordano et al. (2009). Estas matrices se analizaron y corrieron con un script (Apendice) en el programa R edición 3.2.1 (Vizentin-Bugoni, 2014) con los paquetes *vegan*, *mass*, *bipartite* y *sna*. Con esto también se logró obtener la topología de cada red (conectancia, asimetría y especialización H2). El anidamiento de cada red se calculó en el programa NODF

Efecto de los factores. Para evaluar de manera general la contribución de la morfología, fenología y abundancia en las redes de interacción colibrí-planta y el efecto de los enlaces prohibidos con base en los desajustes se siguió el método sugerido por Vázquez et al. (2009) y modificado por Vizentin-Bugoni et al. (2014). Se usó un análisis con un aproximamiento *likelihood* para evaluar la habilidad de la abundancia, ajuste morfológico y ajuste fenológico para predecir la estructura de las matrices de interacciones. Se comparó una matriz de interacciones observada elaborada a partir de los registros de frecuencia de visitas entre las especies de colibríes y plantas de cada tipo de vegetación con una matriz de probabilidad. Las matrices de probabilidad fueron ocho y se construyeron a partir de los datos de morfología, fenología y abundancia con todas sus posibles combinaciones como se explica a continuación para cada tipo de vegetación y a nivel paisaje.

Elaboración de matrices: Para realizar los análisis se construyeron nueve matrices por cada tipo de vegetación y a nivel de paisaje: la observada (O) y ocho matrices probables: la de abundancia (A), la de morfología (M), la de fenología (F), la abundancia-fenología (AF), la de abundancia-morfología (AM), la de morfología-fenología (MF), la de abundancia-morfología-fenología (AMF) y una Nula (N). Para elaborar las matrices los nombres de las especies de plantas se colocaron en los renglones (*i*) y las especies de colibríes en las columnas (*j*) los valores de cada celda dependieron de el tipo de matriz.

La matriz observada(O): se construyó con base en los registros de interacciones observadas entre las especies de colibríes y plantas. En esta matriz el valor de cada celda corresponde a la frecuencia de visita registrada entre una especie de colibrí con una especies de planta (*ij*).

En la matriz de probabilidad con respecto a la abundancia (A): el valor de cada celda correspondió a la multiplicación de la abundancia total de cada especie de colibrí por la abundancia total de cada especie de planta; así, cada celda representa el producto de una multiplicación entre dos especies. Para convertirla en una matriz de probabilidad se estandarizó a uno, es decir: se sumó el valor de todas las celdas y se dividió cada valor entre el valor total. Esta matriz considera la probabilidad de interacción de una manera aleatoria independientemente de la morfología o fenología de las especies.

En la matriz de probabilidad respecto a la fenología (F): en cada celda se puso el número de meses en los que cada especie de colibrí coincidió con cada especie de planta en el PANEC, independientemente si interactuaron o no., de igual forma los valores de esta matriz se estandarizaron a uno.

En la matriz de probabilidad respecto a la morfología (M): se colocó en cada celda el valor de cero o uno dependiendo de lo siguiente: Uno (1) cuando existió una posible interacción por ajuste morfológico pico-corola y cero para aquellas celdas donde no hay posibilidad de interacción por un desajuste pico-corola. Esta matriz también se estandarizó

Con las matrices A, M, F (sin estandarizar) se construyeron otras matrices probables con todas las combinaciones (AF, AM, MF, AMF) al multiplicar los valores de las celdas de las matrices iniciales. Finalmente también se estandarizaron a uno (se sumó el valor de todas las celdas y se dividió el valor de cada celda entre el valor total). Adicionalmente se construyó una matriz de probabilidad NULA en Matlab donde todas las especies tuvieron la misma probabilidad de interactuar. Esta se comparó igual que las otras con la matriz observada.

Para evaluar la habilidad de predicción de estas matrices con respecto a las interacciones observadas, se compararon una por una con la matriz de frecuencia observada (O) mediante un análisis de likelihood. Este análisis evalúa el modelo (i. e. A, F, M, AF, AM, MF, AMF, NULA) que mejor se ajusta a los datos de interacciones observadas (de frecuencia) mediante un ajuste akaike (AIC). El AIC evalúa la habilidad de predicción de cada modelo y para compararlos entre sí se usa el valor de Delta akaike (DAIC). El DAIC último se obtiene al restar el valor más bajo de los AIC (corresponde al mejor modelo que

se asimila a la matriz observada) a cada uno de los demás AIC de los otros modelos (matrices probables) como sugiere Vázquez et al. (2009). En Vázquez et al. (2009) se mencionan los paquetes y el script para realizarlo en el programa R. Si una de las matrices probables (A, F, M, AF, AM, MF, AMF, NULA) es capaz de predecir las interacciones observadas (MO), las celdas de esta matriz tendrán altos valores de probabilidad correspondientes a altas frecuencias en la matriz observada.

De acuerdo con Vizentin-Bugoni et al. (2014) la probabilidad de interacción entre una planta y un polinizador obedece una distribución multinomial. Vázquez et al. (2009) sugiere emplear durante el análisis el número de matrices como parámetro en el script de la prueba, sin embargo, Vizentin-Bugoni et al. (2014) sugiere usar como parámetros la suma del número de especies de colibríes y plantas de cada matriz. Es decir, si tenemos 13 especies de colibríes y diez especies de plantas, cada matriz tiene 23 parámetros. Así al analizar las matrices A, M o F usamos 23 parámetros, y para las matrices AF, AM o FM usamos 46 (la suma de 23 parámetros de cada matriz probable). Lo mismo ocurre cuando comparamos una matriz probable producto de la multiplicación de tres matrices (AMF), el número de parámetros es 69 dado que cada matriz tiene 23 especies en total.

Para evaluar de manera individual el efecto de los ajustes morfológicos, ajustes fenológicos y abundancia en cada interacción de las especies registradas, se generaron otras tres matrices de adyacencia donde se colocó a las especies de colibríes en los renglones y a las plantas en las columnas, se analizó cada especie de colibríe con cada especie de planta de manera individual con la posibilidad de encontrar el factor (ajuste morfológico y/o ajuste fenológico) o combinación de factores que posibilitaron o limitaron el enlace con base en los registros de morfología y fenología. Se colocó la letra A cuando la interacción registrada entre las especies correspondió a un ajuste morfológico y ajuste fenológico entre las especies, la letra B cuando la interacción entre esas especies correspondió a un “enlace perdido” ya que no fue observada a pesar de existir un ajuste morfológico y un ajuste fenológico y la letra C cuando ocurrió un “enlace prohibido” debido a un ajuste morfológico con un desajuste fenológico entre las especies (Cuadro 2).

6. RESULTADOS

Fenología y abundancia de colibríes

En total, se registraron 13 especies de colibríes interactuando en ambos tipos de vegetación (matorral crasicaule y bosque tropical caducifolio) de julio de 2015 a junio de 2016. Cinco de estas especies son residentes (*Cynanthus latirostris*, *Amazilia violiceps*, *Hylocharis leucotis*, *Eugenes fulgens* y *Lampornis clemenciae*.), siete migratorias de larga distancia: (*Calothorax lucifer*, *Archilochus colubris*, *Archilochus alexandri*, *Selasphorus rufus*, *Selasphorus calliope*, *Selasphorus sasin* y *Selasphorus platycercus*) (Howell y Web, 1995) y una migratoria de corta distancia (*Atthis heloisa*). *Amazilia beyllina* se registró sin visitar ninguna planta. Dos de estas especies son nuevos registros para el estado de Querétaro: *Archilochus alexandri* y *Selasphorus sasin*.

Durante el muestreo anual, los meses de septiembre a diciembre registraron más especies de colibríes que en los muestreos subsecuentes de enero a junio. En septiembre se registraron diez especies de colibríes. Ocho de ellas tuvieron su pico de abundancia este mes, cinco especies en la vegetación de bosque tropical caducifolio (*C. latirostris*, *C. lucifer*, *A. alexandri*, *S. calliope* y *A. heloisa*) y tres especies en la vegetación de matorral crasicaule (*A. colubris*, *S. platycercus* y *S. rufus*). *C. latirostris* fue la especie con mayor número de registros (49 registros) en ambos tipos de vegetación ese mes (Apéndice 1 A-C).

A nivel de paisaje el pico de abundancia de cada especie fue en septiembre para *C. latirostris*, *C. lucifer*, *A. colubris*, *A. alexandri*, *S. platycercus*, *S. rufus*, *S. calliope* y *A. heloisa*, en diciembre *S. sasin*, en abril *E. fulgens* y en mayo *A. violiceps* (Figura 2C). Las especies registradas mayor número de meses fueron *Cynanthus latirostris* (12 meses) y *Amazilia violiceps* (12 meses) mientras que las especies registradas menor número de meses fueron *Selasphorus platycercus* (2 meses) y *Atthis heloisa* (2 meses) (Figura 2B). *C. latirostris* fue la especie con mayor número de registros, 401 registros a nivel paisaje (286 registros en bosque tropical caducifolio, 115 registros en matorral crasicaule) durante el muestreo anual.

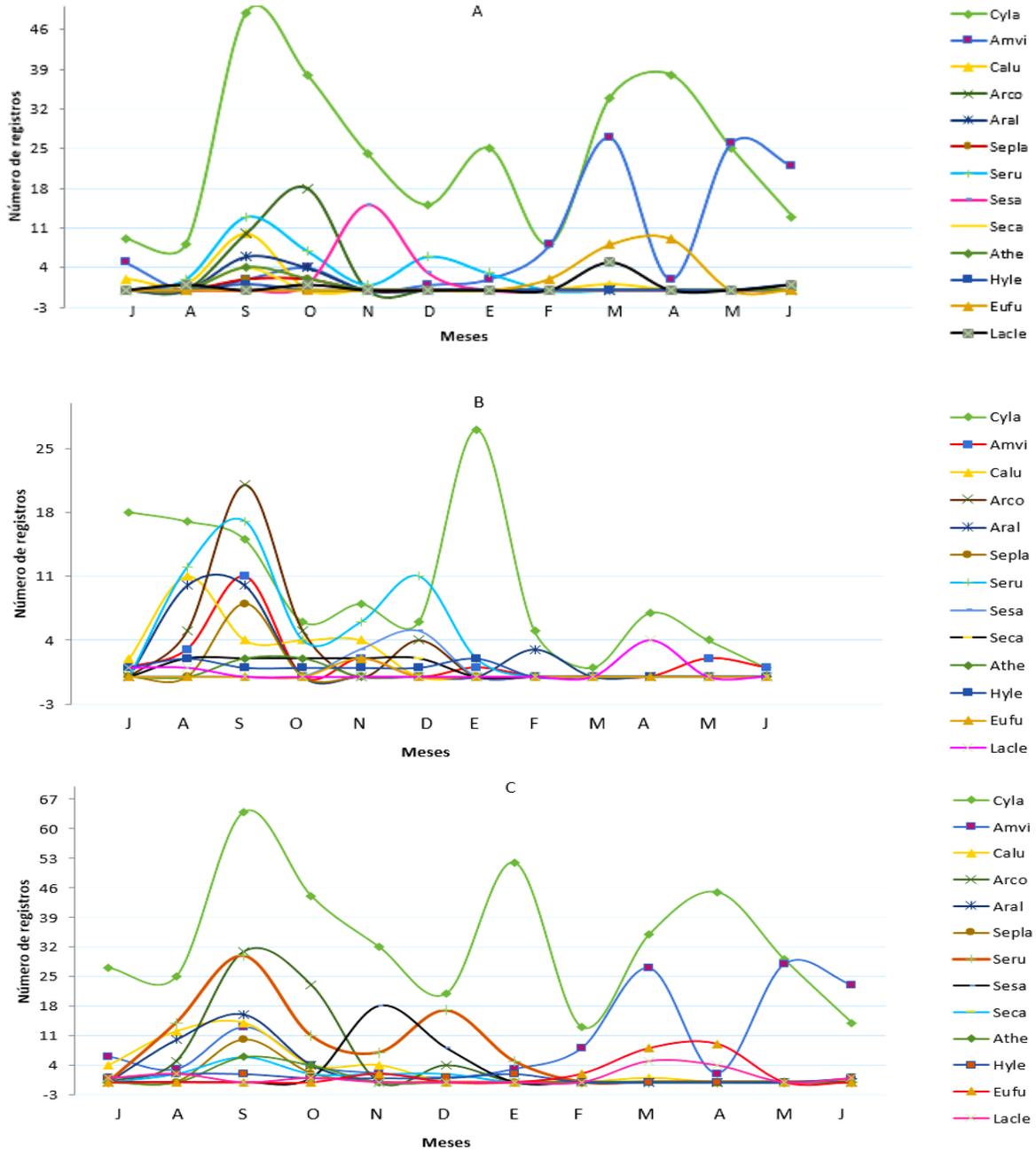


Figura 2. Registro de la fenología y abundancia mensual de las especies de colibríes registradas en El Parque Nacional El Cimatario, Querétaro, México, durante el muestreo anual de julio 2015 a junio 2016. Los datos corresponden a (A) la vegetación de bosque tropical caducifolio, (B) la vegetación de matorral crasicaule y (C) a nivel paisaje. La leyenda de las abreviaciones corresponde a los nombres de las especies de colibríes Cyla: *Cyanthus latirostris*, Amvi: *Amazilia violiceps*, Calu: *Calothorax lucifer*, Arco: *Archilochus colubris*, Aral: *Archilochus alexandri*, Sepla: *Selasphorus platycercus*, Seru: *Selasphorus rufus*, Sesa: *Selasphorus sasin*, Seca: *Selasphorus calliope*, Athe: *Atthis heloisa*, Hyle: *Hylocharis leucotis*, Eufu: *Eugenes fulgen* y, Lacle: *Lampornis clemenciae*.

Fenología y abundancia de plantas

En total se registraron diez especies de plantas visitadas por colibríes, siete nativas (*Ipomoea murucoides* (Convolvulaceae), *Justicias candicans* (Acanthaceae), *Salvia melissodora* (Lamiáceae), *Opuntia tomentosa* (Cactaceae), *Castilleja tenuiflora* (Orobanchaceae), *Agave salmiana* (Asparagadeae), *Psittacanthus calyculatus* (Loranthaceae) y *Erythrina coralloides* (Fabaceae) y dos exóticas (*Leonotis nepetifolia* (Lamiaceae) y *Nicotiana glauca* (Solanaceae). Seis de estas especies se encontraron en bosque tropical caducifolio (Figura 3A) y ocho en matorral crasicaule (Figura 3B). No todas las especies de plantas se registraron en ambos tipos de vegetación, compartieron sólo cuatro especies: *I. murucoides*, *J. candicans*, *S. melissodora* y *O. tomentosa* y difirieron en seis especies: *A. salmiana* y *E. coralloides* sólo se registraron en la vegetación de bosque y las especies *N. glauca*, *L. nepetifolia* y *P. calyculatus* sólo se registraron en matorral crasicaule.

Durante el muestreo anual los meses de septiembre a octubre registraron la mayor riqueza de especies en floración. En matorral crasicaule y a nivel de paisaje se registraron siete especies de plantas en floración (*I. murucoides*, *J. candicans*, *S. melissodora*, *C. tenuiflora*, *L. nepetifolia*, *N. glauca* y *P. calyculatus* (Figura 3B y C) (Apéndice 2A y C). En bosque tropical caducifolio el mes con mayor riqueza de especies fue mayo con cuatro especies en floración (*J. candicans*, *A. salmiana*, *E. coralloides* y *O. tomentosa* (Figura 3A). La especie con mayor abundancia de flores fue *J. candicans* en matorral crasicaule (16,950 flores) y en paisaje (17,670) durante el mes de agosto. Mientras que en bosque tropical caducifolio fue *E. coralloides* (14,803 flores) durante el mes de marzo (Apéndice 2B).

En la vegetación de bosque tropical caducifolio el pico de abundancia registrado para cada especie fue *I. murucoides* en octubre, *J. candicans* y *S. melissodora* en noviembre, *E. coralloides* en marzo, *O. tomentosa* en mayo y *A. salmiana* en junio. En la vegetación de matorral crasicaule el pico de abundancia registrado por especie fue *P. calyculatus*, *J. candicans*, *N. glauca* y *C. tenuiflora* en agosto, *I. murucoides* en septiembre, *S. melissodora* en octubre, y *O. tomentosa* en mayo. A nivel de paisaje el pico de abundancia registrado para cada especie *P. calyculatus*, *J. candicans*, *N. glauca* y *C. tenuiflora* en agosto, *I. murucoides*, *L. nepetifolia* y *N. glauca* en septiembre, *S.*

melissodora en octubre, *E. coralloides* en marzo, *O. tomentosa* en mayo y *A. salmiana* en julio. Las especies registradas el mayor número de meses fueron *Justicia candicans* en bosque tropical caducifolio y a nivel paisaje. En matorral crasicaule *N. glauca*. Las especies registradas menor número de meses, fueron *Opuntia tomentosa* en bosque tropical caducifolio, *P. calyculatus* en matorral crasicaule e *Ipomoea murucoides* a nivel paisaje.

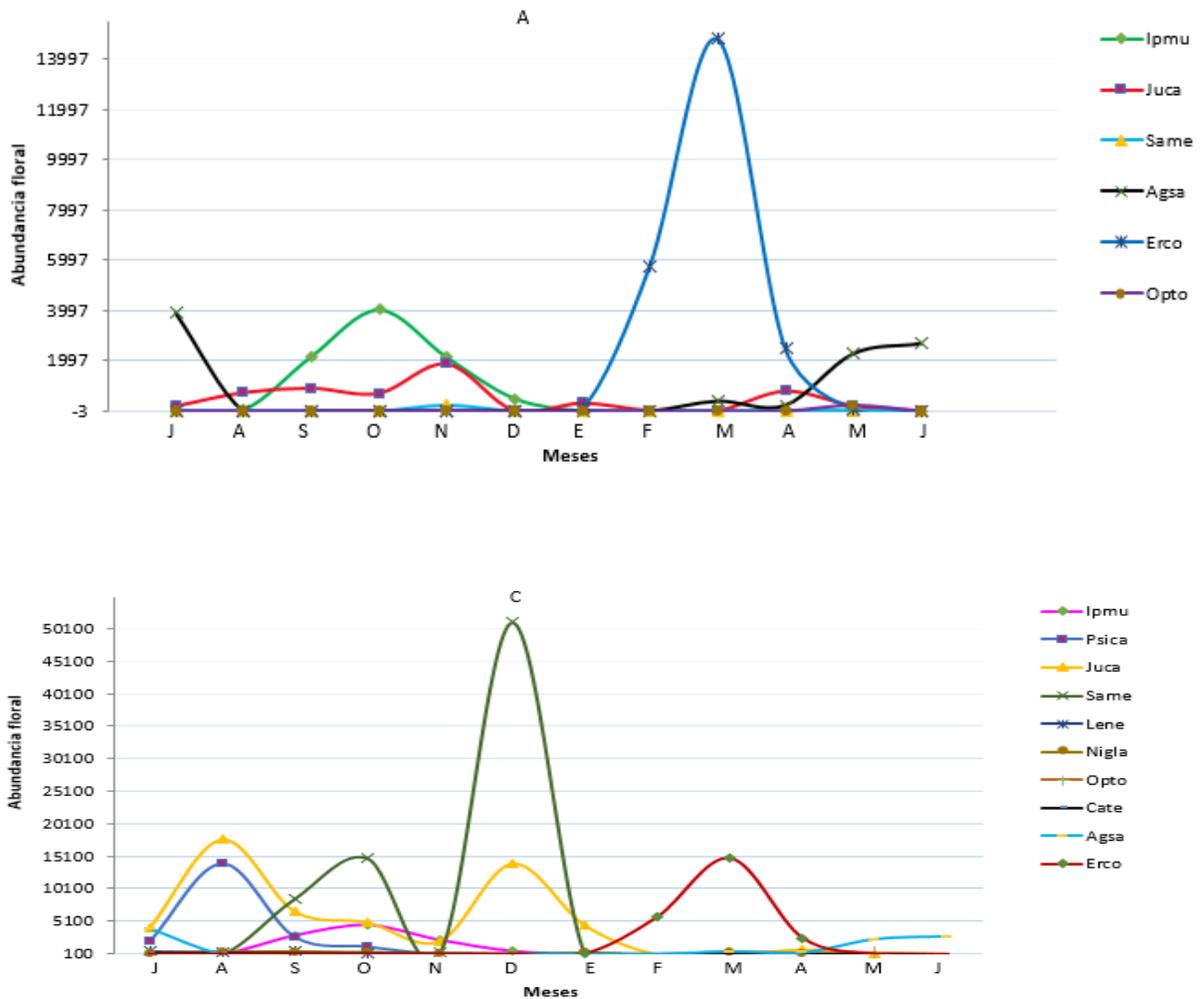


Figura 3. Registro de la fenología y abundancia mensual de las especies visitadas por colibríes en El Parque Nacional El Cimatario, Querétaro, México, durante el muestreo anual de julio 2015 a junio 2016. Los datos corresponden a (A) la vegetación de bosque tropical caducifolio, (B) la vegetación de matorral crasicaule y (C) a nivel paisaje. Las abreviaciones corresponden a las especies *Ipmu*: *Ipomoea murucoides*, *Juca*: *Justicia candicans*, *Same*: *Salvia melissodora*, *Agsa*: *Agave salmiana*, *Erco*: *Erythrina coralloides* y *Opto*: *Opuntia tomentosa*. *Psica*: *Psittacanthus calyculatus*, *Lene*: *Leonotis nepetifolia*, *Cate*: *Castilleja tenuiflora* y *Nigla*: *Nicotiana glauca*,

Morfología del pico de los colibríes y la corola de las flores

La longitud de los picos varió entre especies. La especie con mayor longitud correspondió a *A. violiceps* (62.9 mm) y la más corta a *A. heloisa* (37 mm) (Apéndice 3A). Esta medida ya considera la longitud del pico más la longitud estimada de la lengua. De aquí en adelante a esta conjunción se le llama pico. En la figura 4 se describe esta medida y su desviación estándar. La longitud de las corolas de las flores registradas varió entre las especies (Apéndice 3B). La especie con la apertura de mayor longitud fue *N. glauca* (38 mm) y la apertura de menor longitud fue *O. tomentosa* (5 mm). Esta medida considera la medida de apertura floral a la cámara de néctar de cada especie. De aquí en adelante a esta medida se le llama sólo corola. Al comparar la longitud de los picos y de las corolas se encontró que todas las especies de colibríes tienen probabilidad de interactuar con todas las especies de plantas en floración ya que la longitud promedio de los picos de cada especie es mayor a cualquier longitud promedio de corola de cada especie de planta (Figura 2).

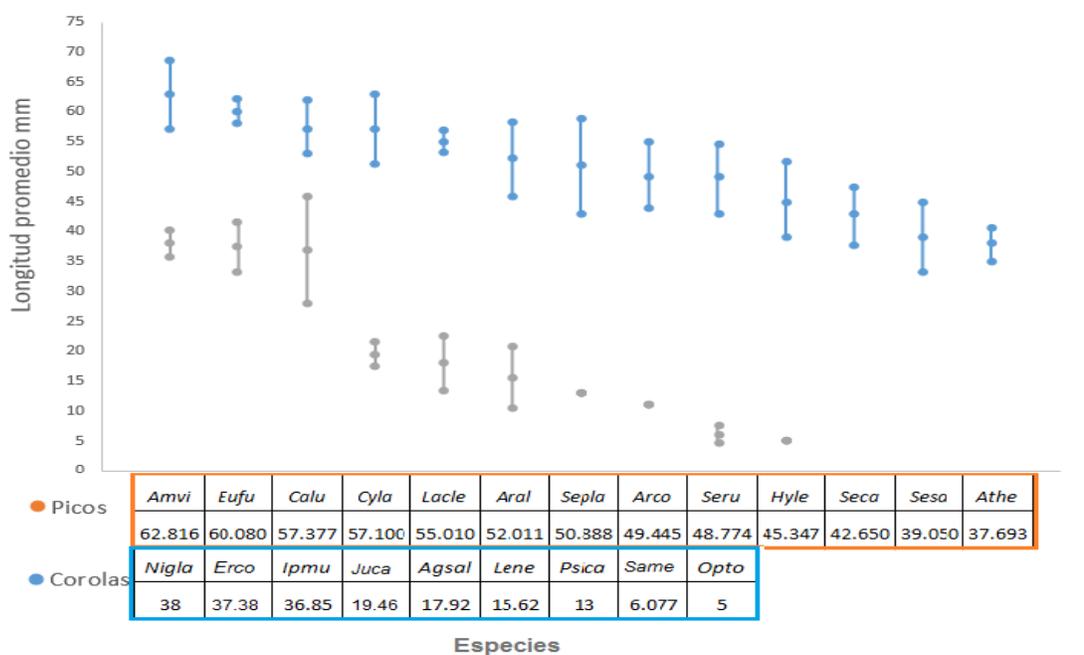


Figura 4. Comparación de longitud promedio (media y diferencia por dos desviaciones estándar) de los picos y corolas de las especies de colibríes y plantas registradas respectivamente.

Interacciones colibrí-planta y su topología.

Se registraron 30 interacciones entre 13 especies de colibríes y seis especies de plantas en bosque tropical caducifolio, 38 interacciones en matorral crasicaule entre 13 especies de colibríes y ocho especies de plantas y 55 interacciones distintas a nivel de paisaje entre 13 especies de colibríes y diez especies de plantas. La frecuencia de visitas fue de 429 en bosque tropical caducifolio, 363 en matorral crasicaule y 792 a nivel de paisaje (Cuadro 1). De todo el registro anual, septiembre fue el mes con mayor registro de visitas por los colibríes con 103 en bosque tropical caducifolio, 155 en matorral crasicaule y 158 a nivel paisaje (Apéndice 4 A-C).

Las especies de plantas que estuvieron en ambos tipos de vegetación recibieron mayor frecuencia de visitas en el tipo de vegetación donde registraron mayor abundancia de flores. *J. candicans* y *S. melissodora* fueron más visitadas en matorral crasicaule e *I. muruoides* en bosque tropical caducifolio. Su periodo de floración ocurrió de julio a diciembre, al mismo tiempo que se registró el mayor número de especies de colibríes presentes (migratorias y residentes), por lo tanto el número de especies visitantes fue mayor que las que florecieron de enero a junio. Las especies *L. nepetifolia*, *C. tenuiflora* y *N. glauca*, sólo se registraron en matorral crasicaule, dada su baja abundancia de flores registraron baja frecuencia de visitas por pocas especies de colibríes a pesar que su periodo de floración coincidió con el registro de diez especies de colibríes presentes (julio-diciembre). Las especies que florecieron de enero a junio como *A. salmiana* y *E. coralloides* tuvieron una alta frecuencia de visitas en bosque tropical caducifolio ya que eran el recurso floral más abundante durante esos meses. Estas plantas fueron visitadas por menos especies de colibríes (sólo residentes) que las que florecieron de agosto a diciembre. Las especies de colibríes que interactuaron en bosque tropical caducifolio con el mayor número de plantas fueron: *C. latirostris* (con seis especies de plantas, 165 visitas), *A. violiceps* (con cuatro especies de plantas, 123 visitas) y *C. lucifer* (con cuatro especies de plantas, 20 visitas). Estas tres especies visitaron principalmente tres especies de plantas, que por orden de mayor a menor cantidad de visitas fueron: *I. muruoides*, *E. coralloides* y *A. salmiana*. Las especies *A. colubris* y *S. rufus* tuvieron una alta frecuencia de visita (30) solo en la especie *I. muruoides*. En matorral crasicaule las especies de colibríes que

visitaron más especies de plantas fueron *C. latirostris* (ocho especies visitadas, 106 visitas), *A. colubris* (cuatro especies, 55 visitas) y *Selasphorus rufus* (cinco especies, 69 visitas). Las tres especies interactuaron principalmente con cuatro especies, que por orden de visitas recibidas fueron *I. muruoides*, *J. candicans*, *P. calyculatus* y *S. melissodora*. A nivel de paisaje las especies de colibríes que interactuaron con más especies de plantas fueron *C. latirostris* (diez especies, 233 visitas), *A. violiceps* (cinco especies, 9 visitas), *S. rufus* (cinco especies, 99 visitas), *C. lucifer* (cinco especies, 44 visitas) y *A. colubris* (cuatro especies, 86 visitas).

Las redes bipartitas generadas a partir de la frecuencia de visitas muestran que la especie más conectada de colibrí es *C. latirostris* con seis interacciones diferentes en bosque tropical caducifolio y ocho interacciones diferentes en matorral crasicaule. Es decir, *C. latirostris* visitó todas las especies de plantas ya que su fenología fue anual. De igual forma a nivel de paisaje la especie con mayor grado de conexión fue *C. latirostris* con diez interacciones diferentes y 233 visitas. La especie de planta con mayor conexión fue *I. muruoides* que registró diez interacciones en bosque tropical caducifolio (frecuencia de 184) (figura 3A) y ocho interacciones (frecuencia de 93) en matorral crasicaule (Figura 3B). A nivel paisaje *I. muruoides* registró 11 interacciones y 277 visitas (Figura 3C).

En cuanto a la topología (anidamiento, conectividad y especialización) de las redes de interacción colibrí-planta en los dos tipos de vegetación y a nivel de paisaje. La vegetación de matorral crasicaule tuvo los valores de conectancia más altos (0.40) a diferencia de la vegetación de bosque tropical caducifolio (0.38), además registró mayor número de interacciones (30) y mayor frecuencia de visitas (429). Mientras que la vegetación de bosque tropical caducifolio registró un mayor valor de anidamiento que matorral crasicaule (figura 6). Los valores de paisaje fueron intermedios a los tipos de vegetación. Los valores de especialización cercanos a cero indican que ambas redes de interacción, tanto matorral crasicaule como bosque tropical caducifolio son generalistas (Cuadro 1).

Cuadro 1. Topología de las redes de interacción colibrí-planta en los tipos de vegetación y a nivel paisaje.

Topología	Paisaje	Matorral crasicaule	Bosque tropical caducifolio
Especies HL	10	8	6
Especies LL	13	13	13
Conexiones por especies	2.39	1.95	1.57
Anidamiento	0.6174	0.4495	0.6697
Conectancia	0.4615	0.4062	0.3846
H2 especialización	0.307	0.3516	0.3587

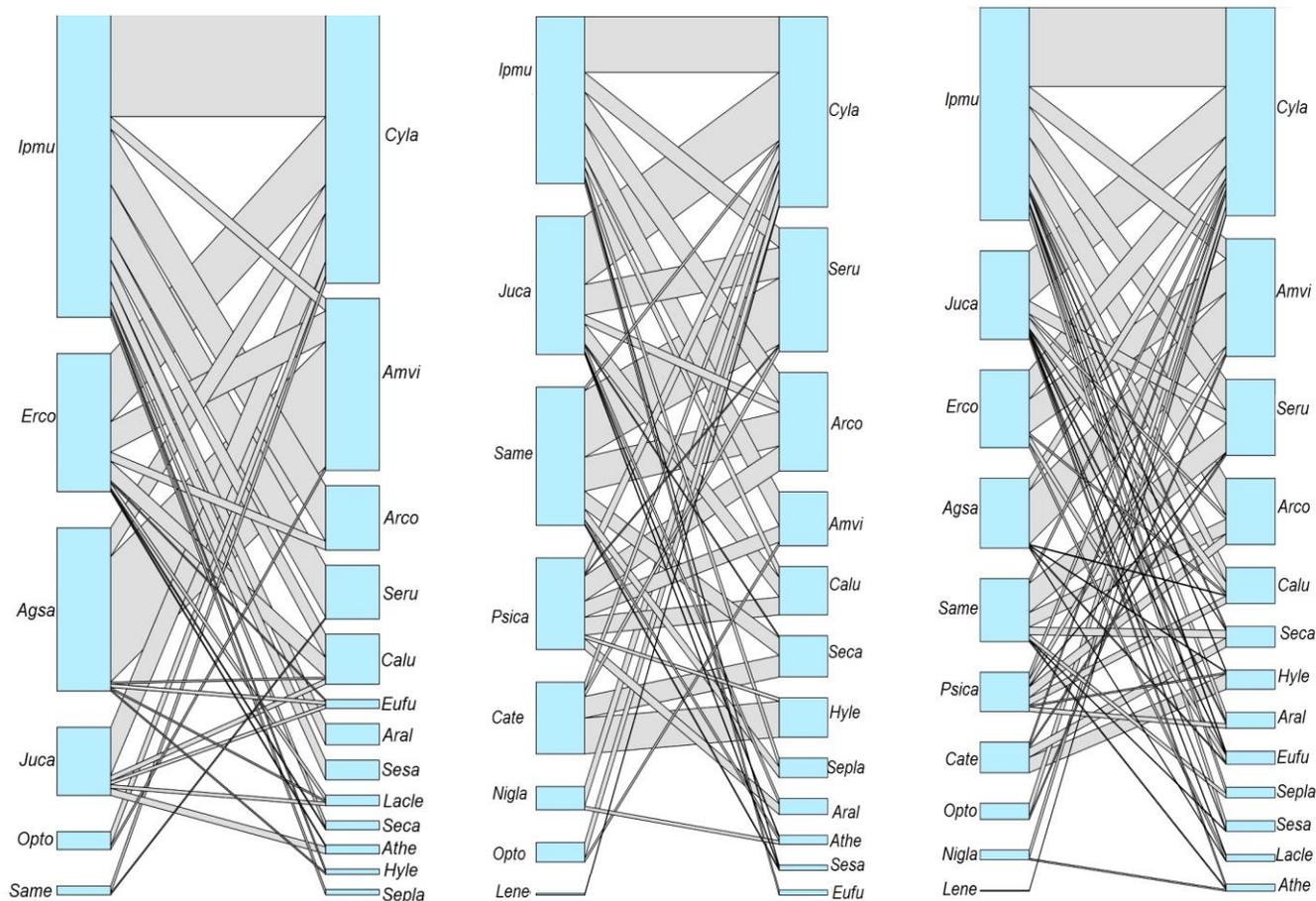


Figura 5. Redes de interacción colibrí-planta de izquierda a derecha en la vegetación de (A) bosque tropical caducifolio, (B) matorral crasicaule y (C) en paisaje del Parque Nacional El Cimatario, Querétaro, México, durante el muestreo julio 2015-junio 2016. Las especies de colibríes están del lado izquierdo y las especies de plantas del lado derecho. El grosor de las barras corresponde a la frecuencia de interacciones que tuvo cada especie, de igual forma las líneas representan una parte de estas frecuencias, a mayor grosor mayor frecuencia de visita. Las abreviaturas son Cyla: *Cyananthus latirostris*, Amvi: *Amazilia violiceps*, Calu: *Calothorax lucifer*, Arco: *Archilochus colubris*, Aral: *Archilochus alexandri*, Sepla: *Selasphorus platycercus*, Seru: *Selasphorus rufus*, Sesa: *Selasphorus sasin*, Seca: *Selasphorus calliope*, Athe: *Atthis heloisa*, Hyle: *Hylocharis leucotis*, Eufu: *Eugenes fulgens*, Lacle: *Lampornis clemenciae*, Ipmu: *Ipomoea murucoides*, Psica: *Psittacanthus calyculatus*, Juca: *Justicia candicans*, Same: *Salvia melissodora*, Lene: *Leonotis nepetifolia*, Nigla: *Nicotiana glauca*, Agsa: *Agave salmiana*, Erco: *Erythrina coralloides*, Opto: *Opuntia tomentosa*, Cate: *Castilleja tenuiflora*.

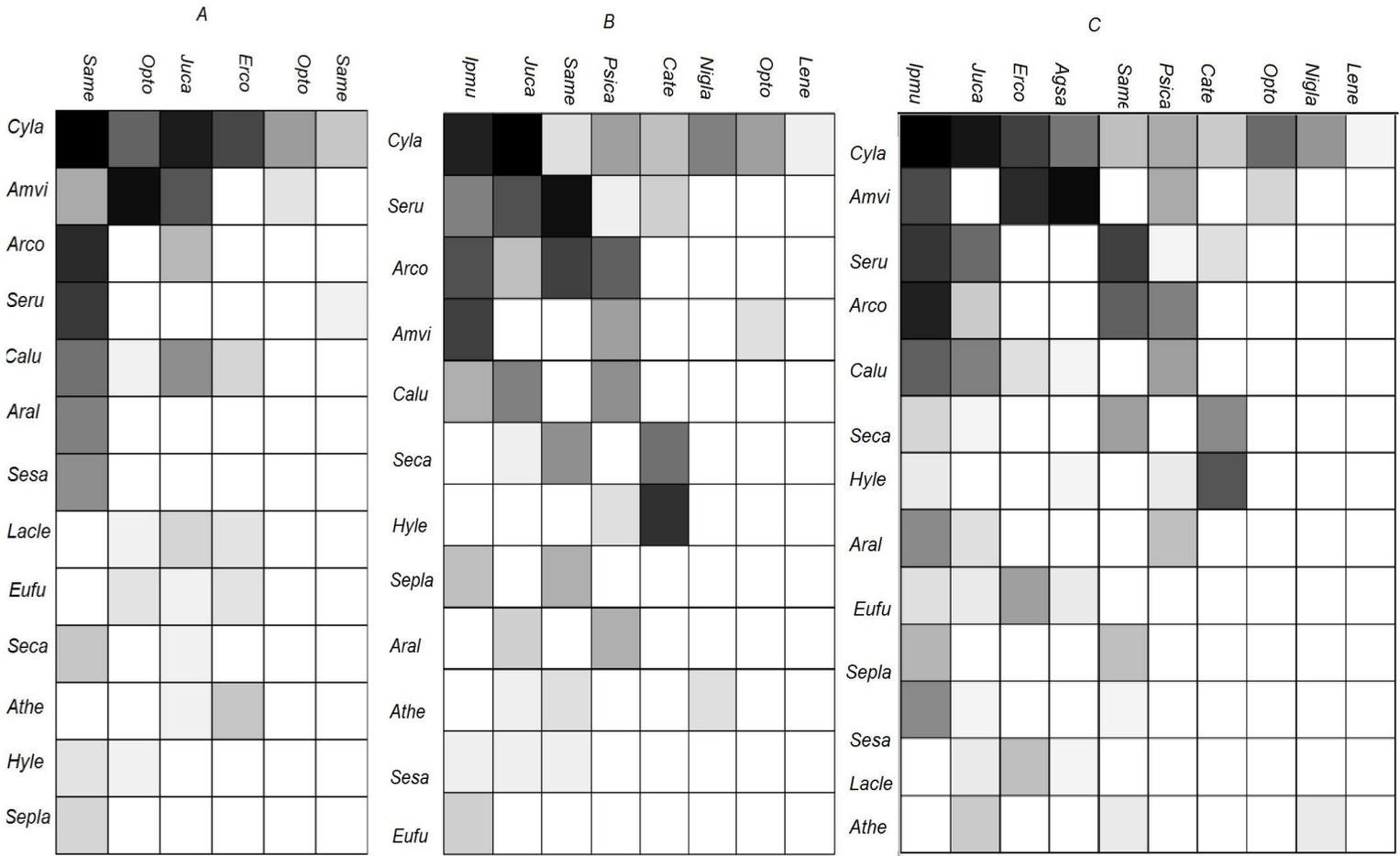


Figura 6. Matrices de anidamiento de las especies de colibríes y plantas interactuando en el Parque Nacional El Cimatario, Querétaro, México de julio 2015 a junio 2016. De izquierda a derecha: bosque tropical caducifolio, matorral crasicaule y a nivel paisaje. Los nombres de los renglones corresponden a las especies de colibríes y las de las columnas a las especies de las plantas visitadas. Las abreviaturas como en la figura 5. Los colores de las celdas representan que tan fuerte fue la frecuencia de visitas, negro indica muchas visitas y blanco indica que no se registraron visitas.

Efecto de los factores: morfología, fenología y abundancia.

Nuestros resultados del análisis de likelihood con aproximamiento Akaike (AIC) para evaluar la habilidad de predicción de los enlaces observados con base en los ajustes de la morfología, la fenología y la abundancia de las especies (programa R 3.2.1, Apéndice 5) muestran que el modelo que mejor predice las interacciones (según los valores de DAIC) en la vegetación de bosque tropical caducifolio es la fenología (F) seguido de la combinación de fenología y morfología (FM). En la vegetación de matorral crasicaule es la fenología (F) seguido de la morfología (M) Y a nivel de paisaje los mejores modelos son la fenología (F) y la fenología con morfología (FM) (Figura 7). Por lo tanto, asumimos que los desajustes en los modelos señalados para cada tipo de vegetación así como a nivel paisaje ocasionan los enlaces prohibidos.

Por su parte, los resultados del análisis individual entre cada especie de colibrí con cada especie de planta por cada tipo de vegetación muestran que tenemos tres tipos de enlaces en las redes colibrí-planta registradas durante el muestreo anual. Enlaces observados por ajustes en la fenología y morfología de las especies, enlaces perdidos por ajustes en la morfología y fenología sin interacción entre las especies y enlaces prohibidos por desajustes en la morfología y fenología de las especies (Cuadro 2). En bosque tropical caducifolio de 78 posibles enlaces: 30 fueron enlaces observados (38.46%), 12 enlaces perdidos (15.38%) y 36 enlaces prohibidos (45.15%). En matorral crasicaule se registraron 104 posibles enlaces: 39 enlaces observados (37.5%), 49 enlaces perdidos (47.11%) y 16 enlaces prohibidos (15.38%). A nivel de paisaje se registraron 130 posibles enlaces: 55 enlaces observados (42.30%), 50 enlaces perdidos (38.46%) y 25 enlaces prohibidos (19.23%). El número de enlaces prohibidos (36 enlaces) registrados en bosque tropical caducifolio no se reflejan en el número de enlaces prohibidos a nivel paisaje (25 enlaces) ya que los enlaces prohibidos de *S. melissodora* en bosque tropical caducifolio fueron registrados como enlaces observados o perdidos en la vegetación matorral crasicaule debido a que el periodo de floración de esta especie de planta fue mayor (septiembre a diciembre) en matorral crasicaule y ajustó con la fenología de más especies de colibríes a diferencia de bosque tropical caducifolio donde sólo floreció un mes (noviembre).

Cuadro 2. Registro de interacciones observadas de acuerdo con un ajuste en la morfología y fenología en la vegetación de (A) bosque tropical caducifolio, (B) matorral crasicaule y (C) a nivel paisaje. Las letras A, B, C en las celdas expresan el tipo ajuste o desajuste involucrado en cada interacción. **A** corresponde a una interacción observada por ajuste morfológico y fenológico entre las especies, **B** corresponde a una interacción no observada aun con ajuste morfológico y fenológico entre las especies y **C** corresponde a un enlace prohibido cuando las especies tuvieron un ajuste morfológico con un desajuste fenológico.

A

		<i>Ipmu</i>	<i>Juca</i>	<i>Same</i>	<i>Agsa</i>	<i>Opto</i>	<i>Erco</i>
Bosque	Fenología	(agosto-dic)	(jul-nov, abril-mayo)	(nov)	(marzo-julio)	(mayo)	(enero-mayo)
<i>Cyla</i>	(jul-jun)	A	A	A	A	A	A
<i>Amvi</i>	(jul-jun)	A	B	B	A	A	A
<i>Calu</i>	(jul-sep)	A	A	C	A	C	A
<i>Arco</i>	(sep-oct)	A	B	C	C	C	C
<i>Aral</i>	(sep-oct)	A	B	C	C	C	C
<i>Sepla</i>	(sep-oct)	A	B	C	C	C	C
<i>Seru</i>	(agosto-enero)	A	B	A	C	C	C
<i>Sesa</i>	(oct-dic)	A	B	B	C	C	C
<i>Seca</i>	(sep)	A	B	C	C	C	C
<i>Athe</i>	(sep-oct)	B	A	C	C	C	C
<i>Hyle</i>	(sep, jun)	A	B	C	A	C	C
<i>Eufu</i>	(feb-abril)	C	A	C	A	C	A
<i>Lacle</i>	(agosto, oct, marzo, junio)	B	A	C	A	C	A

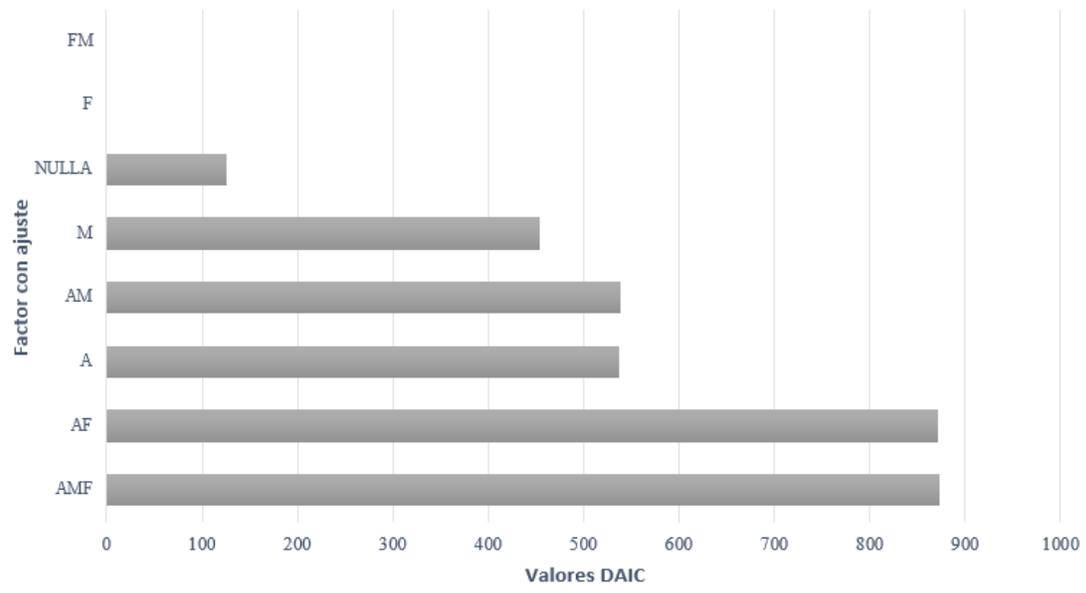
B

		<i>Ipmu</i>	<i>Psica</i>	<i>Juca</i>	<i>Same</i>	<i>Nigla</i>	<i>Lene</i>	<i>Cate</i>	<i>Opto</i>
Matorral	Fenología	(agosto-nov)	(julio-octubre)	(julio-enero)	(sep-oct, diciembre)	(Julio-nov, enero, marzo-abril)	(julio-nov)	(julio-enero)	(abril-mayo)
<i>Cyla</i>	(jul-jun)	A	A	A	A	A	A	A	A
<i>Amvi</i>	(jul- junio)	A	A	B	B	B	B	B	A
<i>Calu</i>	(jul-nov)	A	A	A	B	B	B	B	C
<i>Arco</i>	(agosto-oct, diciembre)	A	A	A	A	B	B	B	C
<i>Aral</i>	(agosto-sep)	B	A	A	B	B	B	B	C
<i>Sepla</i>	(sep)	A	B	B	A	B	B	B	C
<i>Seru</i>	(agosto-enero)	A	A	A	A	B	B	A	C
<i>Sesa</i>	(nov-dic)	A	C	A	A	B	B	B	C
<i>Seca</i>	(agosto-diciembre)	B	B	A	A	B	B	A	C
<i>Athe</i>	(sep-oct)	B	B	A	A	A	B	B	C
<i>Hyle</i>	(jul-enero)	B	A	B	B	B	B	A	C
<i>Eufu</i>	(nov)	A	C	C	C	B	B	B	C
<i>Lacle</i>	(julio-agosto, abril)	C	B	B	C	B	B	B	B

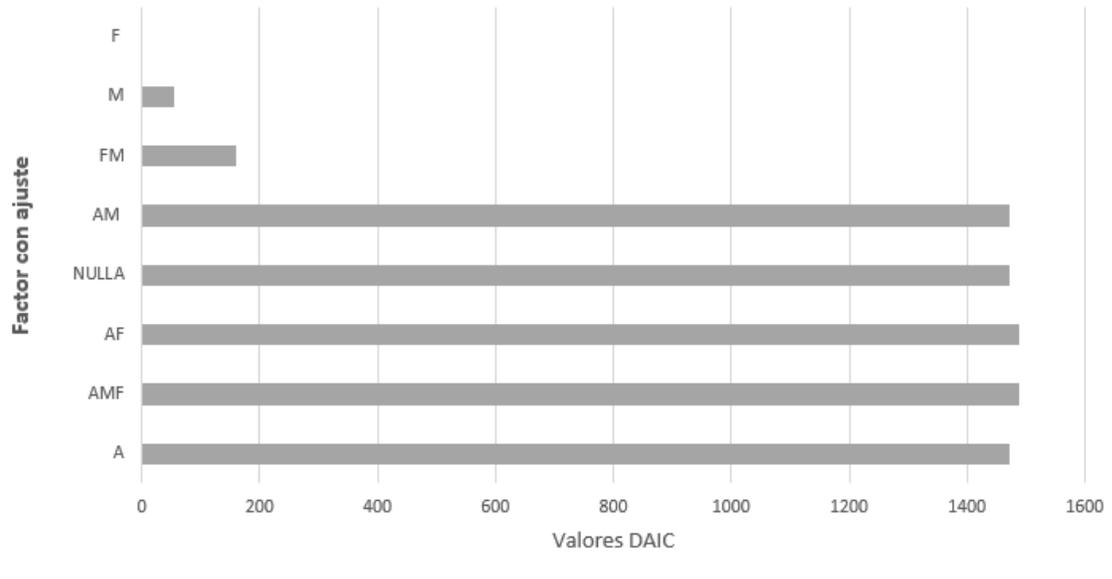
C

		<i>Ipmu</i>	<i>Psica</i>	<i>Juca</i>	<i>Same</i>	<i>Nigla</i>	<i>Lene</i>	<i>Cate</i>	<i>Agsa</i>	<i>Opto</i>	<i>Erco</i>
Paisaje	Fenología	(agosto-dic)	(julio-oct)	(julio-enero, abril-mayo)	(sep-dic)	(julio-diciembre, marzo-abril)	(julio-nov)	(julio-enero)	(marzo-julio)	(abril-mayo)	(enero-mayo)
<i>Cyla</i>	(julio-junio)	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
<i>Amvi</i>	(julio-junio)	A	A	B	B	B	B	B	A	A	A
<i>Calu</i>	(julio-noviembre)	A	A	A	B	B	B	B	A	C	A
<i>Arco</i>	(agosto-octubre, diciembre)	A	A	A	A	B	B	B	C	C	C
<i>Aral</i>	(agosto-octubre)	A	A	A	B	B	B	B	C	C	C
<i>Sepla</i>	(sep-oct)	A	B	B	A	B	B	B	C	C	C
<i>Seru</i>	(agosto-enero)	A	A	A	A	B	B	A	C	C	C
<i>Sesa</i>	(octubre-diciembre)	A	B	A	A	B	B	B	C	C	C
<i>Seca</i>	(agosto-diciembre)	A	B	A	A	B	B	A	C	C	C
<i>Athe</i>	(sep-oct)	B	B	A	A	A	B	B	C	C	C
<i>Hyle</i>	(junio-enero)	A	A	B	B	B	B	A	A	C	B
<i>Eufu</i>	(noviembre, febrero-abril)	A	C	A	B	B	B	B	A	B	A
<i>Lacle</i>	(julio-agosto, oct, marzo-abril, junio)	B	B	A	C	B	B	B	A	B	A

A



B



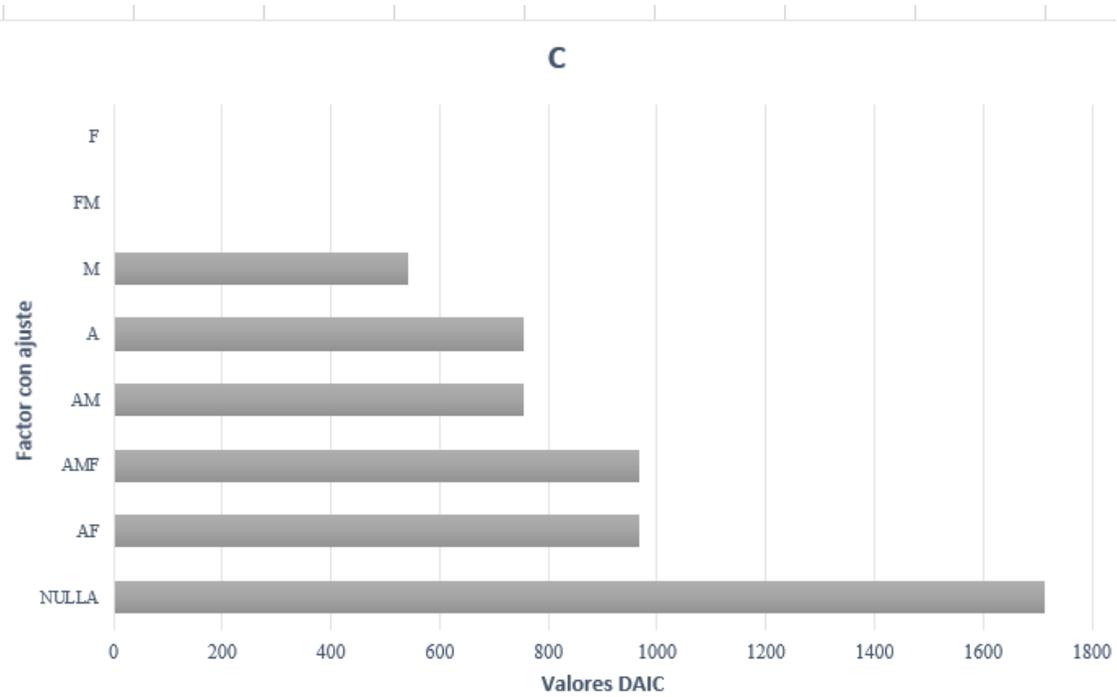


Figura 7. Comparacion de los valores Delta Akaike (DAIC) de las matrices de interacción generadas a partir de la abundancia (A), morfología (M), fenología (F) y todas sus posibles combinaciones en la vegetación de (A) bosque tropical caducifolio, (B) matorral crasicaule y (C) paisaje. Los valores más bajos de DAIC muestran el factor determinante en cada red. En bosque las interacciones son determinadas por un ajuste en fenología y morfología (FM), en matorral crasicaule por ajustes en la fenología (F) y a nivel paisaje por ajustes en la fenología y la morfología (FM).

7. DISCUSIÓN

Interacciones colibrí-planta y la topología de las redes

Matorral crasicaule fue el tipo de vegetación con mayor registro de interacciones debido a que tuvo mayor número de especies en floración durante la época con mayor registro de especies de colibríes (agosto-diciembre) ya que a medida que incrementa la riqueza de especies de una comunidad, incrementa también el número de interacciones registradas (Jordano et al., 2000). En la vegetación de bosque tropical caducifolio se registró menor número de interacciones debido a que contaba con menos especies de plantas, con una menor abundancia de flores durante la presencia del mayor registro de especies de colibríes. Contrario a lo que se registró, de enero a junio bosque tropical caducifolio fue el tipo de vegetación con mayor frecuencia de visitas y más especies visitantes debido a que hubo especies (*E. coralloides* y *A. salmiana*) que registraron la mayor abundancia de flores durante esos meses (Jordano et al., 2009). Los valores de la topología mostraron que la conectancia tuvo un valor mucho mayor en matorral crasicaule que en bosque tropical caducifolio debido a la diferencia en la riqueza de especies, cuando esto ocurre los valores de conectancia disminuyen y tiende a ser un sistema especializado con mayor número de especies involucradas (Jordano, 1987; Vázquez y Aizen, 2003). El valor de anidamiento en la vegetación de bosque tropical caducifolio fue mayor (0.66) que el valor de anidamiento de matorral crasicaule (0.45) ya que al incorporarse más especies y disminuir la conectancia, el anidamiento aumenta (Jordano 1987, Montoya et al., 2001; Murakami et al., 2008). Los valores cercanos a uno indican una matriz muy encajada, es decir, que hay una alta cohesión de las interacciones en la matriz y un número muy bajo de compartimentos (Jordano et al., 2009). Además que ambas matrices se muestran anidadas, las matrices anidadas tienen especies generalistas están interactuando entre ellas mismas (Bascompte y Jordano, 2006) como ocurrió con las especies clave: *C. latirostris* y *A. violiceps* y las plantas *I. murucoides* y *J. candicans*, las especies más abundantes resultaron ser las más generalistas. Los valores de especialización cercanos a cero indican que ambas redes de interacción, tanto matorral crasicaule como bosque tropical caducifolio son generalistas. Vázquez y Aizen (2003) sugieren que los sistemas de polinización son mayormente generalistas que especialistas.

Si en las redes se eliminaran por algún tipo de perturbación estas especies clave, las redes de interacción mostrarían un patrón totalmente distinto en cada vegetación y a nivel paisaje pues a mayor perturbación la conectancia aumenta (Montoya et al., 2001; Lara-Rodríguez et al., 2012).

Efecto de la morfología y fenología.

Al evaluar el efecto de los ajuste en la morfología, fenología y de la abundancia en la estructura de las redes mutualistas colibrí-planta en matorral crasicaule y bosque tropical caducifolio dentro del Parque Nacional El Cimatario, Querétaro, México. Los resultados de la prueba de likelihood basado en los valores DAIC muestran que los modelos de ajustes de la morfología (M) y la fenología (F y FM) determinan las interacciones entre los colibríes y las plantas que visitan además de la abundancia, tal como lo describen Vázquez et al. (2009) y Vizentin-Bugoni et al. (2014). Ya que más importante que la abundancia es la morfología y la fenología de las especies. Su ajuste determina si un enlace colibrí-planta es observado o prohibido (Vizentin.Bugoni et al., 2014). El análisis de los picos y corolas indicó que dada la longitud de los picos de los colibríes, sí estos son de igual o mayor tamaño de las corolas estos podrían interactuar con todas las especies de plantas (Brown y Bowers, 1985; Burbano-Álvarez (2013). Los ajustes morfológicos entre especies son tan importantes como los ajustes entre la fenología de las especies para llevar a cabo una interacción (Vizentin-Bugoni et al., 2014) sin embargo, sin un ajuste en sus fenologías las especies no podrán interactuar.

Al comparar las especies de picos más cortos con las especies de corolas más largas encontramos que existe una ligera variación de tamaño por la desviación estándar por lo que existe la posibilidad de que algunos individuos de picos más cortos que la media promedio no puedan visitar algunas corolas con mayor longitud que la media calculada para cada especie con flores. De acuerdo con esto el pico de *A. heloisa* es el más corto registrado, de acuerdo al análisis estadístico de comparación pico-corola podría no interactuar con la corola más larga *N. glauca*, sin embargo, esta especie de colibrí sí visitó esta especie de planta. Así mismo la interacción registrada entre el colibrí *S. rufus* y las

flores de palo bobo *I. murucoides*. Se observó que *S. rufus* por su diminuto tamaño podía entrar casi por completo a sus flores. Tal vez las interacciones no se guían por una asociación ecomorfológica sino que colibríes de picos diferentes pueden visitar la misma planta sin un ajuste pico-corola como menciona Burbano-Álvarez (2013).

Los resultados del análisis individual entre cada especie de colibrí con cada especie de planta por cada tipo de vegetación muestran que aquellas especies que coincidieron no sólo en sus morfologías sino principalmente en sus fenologías tenían probabilidad de interactuar, estos resultados coinciden con lo reportado por Maruyama et al. (2014) y Olesen et al. (2010). Y comprueban que las interacciones entre especies dependerán primeramente de un ajuste en sus fenologías, en su mayoría de un ajuste morfológico pico-corola y finalmente de la abundancia de las especies a pesar que esta última influye en la frecuencia de visitas. Mientras los enlaces prohibidos registrados en campo en este estudio indican un mayor porcentaje de enlaces prohibidos que observados en ambos tipos de vegetación, es así que los enlaces prohibidos determinan los enlaces en las redes de interacción a diferencia de los enlaces observados (Vázquez et al., 2009; Vizentin-Bugoni et al., 2014). Estos se detectaron por tener un desajuste fenológico entre las especies. Maruyama et al. (2014), Vázquez et al. (2009a). y Vizentin-Bugoni et al. (2014) confirman que los desajustes en la morfología pico-corola o en la fenología sin importar la abundancia conducirán a enlaces prohibidos entre las especies interactuantes. Cabe resaltar que algunas especies que según los registros mostraban un ajuste morfológico y fenológico no fueron visitadas, esto correspondió a especies con bajas abundancias.

Efecto de la abundancia y fenología

Al analizar los periodos de fenología y la abundancia de cada especie de colibrí y planta registrada encontramos que las especies de plantas (recibieron mayor frecuencia de visitas en el tipo de vegetación donde registraron mayor abundancia de flores, ya que la abundancia de las flores determina la frecuencia de visitas de los colibríes en un área (Ortiz-Pulido y Vargas-Licona, 2008). Se observó que aquellas especies de plantas con mayores abundancias de julio a diciembre (*J. candicans*, *S. melissodora* e *I. murudoices*) fueron visitadas por la mayoría de los colibríes registrados durante su periodo de floración.

Si bien, es necesario que las especies coincidan en sus fenofases en una comunidad para relacionarse, también la mayor abundancia del recurso permitirá una mayor frecuencia de visitas respecto a las demás especies. (Vizentine-Bugoni et al., 2014). Además, si sus periodos de floración coincidieron con el registro de mayor número de especies de colibríes, el número de especies visitantes será mayor, ya que la abundancia va de la mano con el ajuste fenológico en las interacciones (Vizentin-Bugoni et al., 2014). Las especies que solo se registraron en un solo tipo de vegetación como *P. calyculatus* (matorral crasicaule), *E. coralloides* (bosque tropical caducifolio) y *A. salmiana* (bosque tropical caducifolio) al igual que las especies anteriores registraron una alta frecuencia de visitas por la mayoría de las especies de colibríes registradas durante su periodo de floración debido a su alta abundancia en flores. Sin embargo, las especies (*L. nepetifolia*, *C. tenuiflora* y *N. glauca* en matorral crasicaule) que también florecieron durante la misma época pero con abundancias menores, fueron visitadas por menos de dos especies de colibríes. dada su baja abundancia de flores y fueron consideradas especies raras. Las especies raras van a interactuar con menos especies por su corto periodo de actividad a diferencia de las plantas que tienen una abundancia con una fenología mayor (*J. candicans*, *S. melissodora* e *I. murucoides*: Vázquez y Aizen, 2003). Esta información deja en claro, que no es la abundancia por si misma o la fenología de las especies, si no que ambas (fenología y abundancia) van de la mano y son necesarias para registrar mayor número de interacciones.

La especie de colibrí *H. leucotys* con la planta *C. tenuiflora* presentó un patrón muy asociado, ya que la frecuencia de visitas de esta especie fue mayor que con cualquier otra planta. De acuerdo con sus observaciones Ortiz-Pulido y Vargas-Licono (2008) las especies que parecen tener una especialización con alguna especie de planta por su alta frecuencia de visitas pueden tener un patrón asociado a la disponibilidad del recurso. Ellos registraron a esta especie de colibrí con la misma especie de planta y asociaron esta alta frecuencia de visitas con la disponibilidad del recurso. También puede tratarse de un caso de territorialidad y la presencia del *H. leucotys* sobre esta planta reduce la frecuencia de ocurrencia con otras especies de colibríes (Lara et al., 2011).

Posible influencia de otros factores

Durante los muestreos se registraron otras especies de plantas en floración que no tuvieron la visita de los colibríes durante este estudio anual, sin embargo, se sabe que estas especies son consideradas plantas ornitófilas tales como *Anisacanthus quadrifidus* y *Loeselia mexicana* (Lara-Rodríguez et al., 2012) probablemente se trate de enlaces perdidos (enlaces ocurrieron que no fueron registrados). es posible que existan otros factores distintos al ajuste morfológico y fenológico que comparten las especies y que pudieran afectar los enlaces observados como la territorialidad o la presencia de otros organismos.

La territorialidad fue registrada cuando en ocasiones se observó a la misma especie de colibrí posiblemente al mismo individuo permanecer durante todo el periodo de floración en la misma planta, visitándola frecuentemente y ahuyentando a las demás especies de colibríes cuando trataban de visitarla. Se registró el caso de *A. violiceps* en una planta de *I. murucoides* quien activamente ahuyentó a especies como *S. rufus*, *C. latirostris* y *A. colubris*. *A. violiceps* es considerada una de las especies de colibríes más territoriales y agresivas de México (Arizmendi y Berlanga, 2014). La especie *C. latirostris* también ahuyentaba a individuos de *E. fulgens*, *L. clemenciae* y *A. violiceps* de los árboles de *E. coralloides*. Normalmente estos colibríes de tamaños mayores defienden su territorio de especies más pequeñas de colibríes (Lara et al., 2011) aun que estos últimos son más grandes que el *C. latirostris*. Creemos que esta conducta puede influir en la frecuencia de visitas de las especies de colibríes. Ante la presencia de otros organismos los colibríes cesaron sus visitas a una planta en floración. En múltiples ocasiones cuando aparecieron aves de mayor tamaño como las calandrias *Icterus bullocki* o *I. parisorum* los colibríes se alejaron de la planta y regresaron cuando estas aves se fueron. Esto se registró en las inflorescencias de *A. salmiana* y *E. coralloides*. Por otro lado las flores de *I. murucoides* al ser visitadas por avispa, los colibríes dejaban de visitar la planta hasta que estas se iban, caso contrario a cuando las flores eran visitadas por abejas (*Apis mellifera*) los colibríes continuaban la visita de las flores. Existe evidencia de que los colibríes visitan plantas con síndromes de entomofilia y llegan a compartir segregación espacial y temporal durante sus visitas con insectos productores de miel (Lara et al., 2011).

8. CONCLUSIONES

Se determinó la fenología y abundancia de las especies de colibríes y plantas que interactuaron a lo largo de un año en el Parque Nacional El Cimatario en dos tipos de vegetación (bosque tropical caducifolio y matorral crasicaule) y a nivel de paisaje. Se registraron 13 especies de colibríes y diez especies de plantas. La mayor abundancia de las especies de colibríes se detectó entre los meses de agosto a noviembre debido al registro de especies migratorias además de las residentes. De igual forma durante estos meses se registró la mayor riqueza de especies en floración en ambos tipos de vegetación.

Se determinó la morfología de los picos y corolas de las especies de colibríes y plantas registradas en el parque. La longitud de todas las corolas resultó ser de menor tamaño a cualquier longitud de lengua de colibrí lo que permitió el acceso a visitar todas las especies siempre y cuando la fenología de las especies coincidiera con los periodos de floración.

Se caracterizó la topología (anidamiento, conectividad y especialización) de las redes de interacción colibrí-planta en dos tipos de vegetación y a nivel de paisaje. En matorral crasicaule se registró el mayor número de interacciones, la mayor frecuencia de visitas (429) y el valor más alto de conectancia (0.40) en comparación con bosque tropical caducifolio debido a una mayor riqueza de especies de plantas. Mientras que en la vegetación de bosque tropical caducifolio al tener menor número de especies de plantas registró un mayor valor de anidamiento y menor valor de conectancia que matorral crasicaule. Las especies (clave) más conectadas fueron en bosque tropical caducifolio los colibríes *C. latirostris* y *A. violiceps* y las plantas: *I. murucoides*, *E. coralloides* y *A. salmiana*. Para matorral crasicaule los colibríes *C. latirostris*, *S. rufus* y *A. violiceps* y las especies de plantas *I. murucoides*, *J. candicans* y *S. melissodora*. A nivel de paisaje los colibríes *C. latirostris*, *A. violiceps*, *S. rufus* y *A. colubris* y las plantas *I. murucoides*, *J. candicans* y *E. coralloides*.

Se determinó el efecto de la morfología, fenología y abundancia en los enlaces observados y prohibidos de las redes mutualistas colibrí-planta del Parque Nacional El Cimatario. En los enlaces observados encontramos que un ajuste fenológico seguido de un

ajuste morfológico es determinante en las interacciones registradas en campo. La frecuencia de visitas depende de la abundancia de las flores y de los individuos presentes. Las especies de plantas con alta frecuencia de visitas fueron aquellas cuyas fenologías coincidieron con la fenología de los colibríes y en algunos casos las que tenían mayores abundancias de flores. Las especies que co-ocurrieron de julio a diciembre interactuaron con más especies que aquellas que se encontraron entre enero y junio donde la riqueza de especies y abundancia de colibríes fue menor. Para los enlaces prohibidos, encontramos que los análisis con la prueba de Likelihood-Akaike mostraron que el mejor modelo en predecir las interacciones fue la la fenología (F) y morfología (FM) por lo que un desajuste en la fenología y morfología conlleva a un enlace prohibido entre las especies.

Con este estudio se logró evaluar el efecto de la morfología, fenología y abundancia en la estructura de las redes mutualistas colibrí-planta en dos tipos de vegetación (matorral crasicaule y bosque tropical caducifolio tropical caducifolio) dentro del Parque Nacional El Cimatario, Querétaro, México tanto para enlaces observados en campo como para los enlaces prohibidos. La morfología y la fenología de las especies interactuantes predicen los enlaces observados en una comunidad mientras los desajustes en estas conyevan a enlaces prohibidos. Por su parte, la abundancia predice la frecuencia de interacciones.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arizmendi, M. C. y H. Berlanga. 2014. Colibríes de México y Norte América. Comisión Nacional para el Conocimiento de la Biodiversidad (CONABIO). México, D.F.160 p.
- Baltasar, J. O. R., M. Martínez y L. Hernández-Sandoval. 2004. Guía de Plantas Comunes del Parque Nacional “El Cimatario y sus alrededores”. *Licenciatura en Biología. Universidad Autónoma de Querétaro.*
- Bascompte, J., P. Jordano y J. M. Olesen. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312:431-433.
- Bascompte, J., y P. Jordano. 2006. The structure of plant animal mutualistic networks. En: M. Pascual & J.A. Dunne (eds.), *Food Webs as Complex Adaptive Networks: linking structure to dynamics.* Oxford University Press, Oxford. Pp. 143-159.
- 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(2): 221-223.
- Bibby, C. J., S. Marsden, y M. Jones. 1998. Bird surveys. Expedition Advisory Centre.
- Blüthgen, N., F. Menzel., y N. Blüthgen. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6(1), 1.
- Brown, J. H., y M. A. Bowers. 1985. Community Organization in Hummingbirds: Relationships Between Morphology and Ecology. *The Auk*. 251-269.
- Burbano-Álvarez. J., 2013. Morphological Co-evolution Between Hummingbird’s Peaks and Plant’s Corollas. *BIOCYT. Universidad Nacional Autónoma de México*. 6(20): 398-409.

- Buzato, S., M. Sazima, e I. Sazima. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32: 824–841.
- García, D., P. N. Chacoff., J. M. Herrera y G. C. Amico. 2009. La escala espacial de las interacciones planta-animal. *Ecología y evolución de las interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones*. 133-156.
- Howell, S. N. G. 2002. *Hummingbirds of North America. The Photographic Guide*. Princeton University Press. N. J. EUA. 232.
- Howell, S. N. G. y S. Webb. 1995. *A guide to the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford University Press. New York, EUA.
- 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: Guy Woodward (Ed.). *Advances in ecological research. Ecological networks*. Elsevier, UK. 1-56 p.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American naturalist*, 657-677.
- Jordano, P., J. Bascompte y J. M. Olesen. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology letters*, 6(1), 69-81.
- Jordano, P., J. Bascompte y J. Olesen. 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. En: N. Waser y J. Ollerton, (editors) *Specialization and generalization in Plant-Pollinator Interactions*. University of Chicago Press, Chicago, USA. 173–199.

- Jordano, P., D. Vázquez y J. Bascompte. 2009. Redes complejas de interacciones planta-animal. En: Medel, R., Aizen, M., Zamora, R. (eds). Ecología y evolución de las interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. Págs.: 17-41.
- Lara-Rodríguez, N. Z., R. Díaz-Valenzuela., V. Martínez., E. Mauricio-López., A. Díaz-Palacios., O. Valle-Islas., D. Fisher., C. Lara., R. Ortiz-Pulido. 2012. Redes de interacción colibrí-planta del centro este de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83(2): 569-577.
- 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(1), 56-62.
- Malda, B. G., P. R. Jiménez y M. Martínez. 2009. Plantas del Parque Nacional del Cimatario Aptas para la Reforestación y Diseño de Áreas Verdes. CONACYT-CONAFOR. 125.
- Martínez-García, V. 2006. Interacciones colibrí-planta en tres tipos de vegetación de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlan, Hidalgo, México. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca. 58.
- Maruyama, P. K., J. Vizentin-Bugoni., G.M, Oliveira., P.E, Oliveira & B, Dalsgaard. 2014. Morphological and spatiotemporal mismatches shape a Neotropical savanna plant-hummingbird network. *Biotrópica*, 46, 740-747.
- Montoya, J. M., R. V.Santamaría Solé y M. A. Rodríguez. 2001. La Arquitectura de la Naturaleza: Complejidad y Fragilidad en Redes Ecológicas. *Revista de Ecosistemas*. 10(2).
- Mostacedo, B. y T. S. Fredericksen. 2000. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en Ecología Vegetal. BOLFOP. Santa Cruz, Bolivia. 87.

- Olesen, J. M., J. Bascompte., Y. L. Dupont., H. Elberling., C. Rasmussen Y P. Jordano. 2011. Missing and Forbidden Links In Mutualistic Networks. *Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 725–732
- 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* 19:473-484.
- 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 (1): 152-163.
- Partida, L. R., P. L. Enríquez., J. L. Rangel., C. Lara y M. M. Ico. 2012. Abundancia de Colibríes y uso de flores en un bosque templado del sureste de México. *Revista de biología tropical. Universidad de Costa Rica*. 60.
- Pellmyr, O. 2002. *Plant Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Blackwell Science Publishing. 0:157-184.
- Rodríguez-Flores, C., F. G. Stiles y M. Coro Arizmendi. 2012. Pollination Network Of Hermit Hummingbird Community (Trochilidae, Phaethornithinae) And Their Nectar Resources In The Columbian Amazon. *Ornitología Neotropical*. 85-100.
- Servicio Meteorológico Nacional de México (SMNM). 2000. Datos registrados en el periodo 1971–2000. www.serviciometeorologiconacional.com/querétaro
- Sibley, D.A. 2003. *The Sibley field guide to birds of North America*. Alfred A. Knopf, Nueva York. 421 p.
- Smith-Ramírez y J. Armesto. 1998. Nectarivoría y polinización por aves en *Embothrium coccineum* (Proteaceae) en el bosque templado del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71(1), 51-63.

- Vázquez, D. P y M. A. Aizen, 2003. Null model analyses of specialization in plant–pollinator interactions. *Ecology*, 84(9), 2493-2501.
- Vázquez, D. P y M. A. Aizen, 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant–pollinator interactions. *Ecology*, 85(5), 1251-1257.
- Vázquez, D. P., W. F. Morris y P. Jordano. 2005. Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecology Letters*, 8(10), 1088-1094.
- Vazquez, D. P., N. P. Chacoff., y L. Cagnolo. 2009. Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology*, 90(8), 2039-2046.
- Vázquez, D. P., N. Blüthgen., L. Cagnolo., y N. P. Chacoff. 2009. Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. *Annals of botany*, 103(9), 1445-1457.
- Vizentin-Bugoni, J., P. K. Maruyama, and M. Sazima. 2014. Processes entangling interactions in communities: Forbidden links are more important than abundance in a hummingbird–plant network. *Proc. Biol. Sci.* 281: 20132397

APENDICE 1

Registro de abundancia de los colibríes por especie y por tipo de vegetación en el Parque Nacional El Cimatario, Querétaro, México.

Cuadro 1. Número de registro por mes por especie de colibrí en (A) bosque tropical caducifolio, (B) matorral crasicale y (C) paisaje del Parque Nacional El Cimatario, Querétaro, México. EL trabajo se realizó entre julio de 2015 y junio de 2016. Abreviaciones son *Cyla*: *Cynanthus latirostris*, *Amvi*: *Amazilia violiceps*, *Calu*: *Calothorax lucifer*, *Arco*: *Archilochus colubris*, *Aral*: *Archilochus alexandri*, *Sepla*: *Selasphorus platycercus*, *Seru*: *Selasphorus rufus*, *Sesa*: *Selasphorus sasin*, *Seca*: *Selasphorus calliope*, *Athe*: *Atthis heloisa*, *Hyle*: *Hylocharis leucotis*, *Eufu*: *Eugenes fulgens*, *Lacle*: *Lampornis clemenciae*.

A

Especies	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	TOTAL	Meses presente
<i>Cyla</i>	9	8	49	38	24	15	25	8	34	38	25	13	286	12
<i>Amvi</i>	5		2	4		1	2	8	27	2	26	22	99	10
<i>Calu</i>	2	1	10						1				14	4
<i>Arco</i>			10	18									28	2
<i>Aral</i>			6	4									10	2
<i>Sepla</i>			2	2									4	2
<i>Seru</i>		2	13	7	1	6	3						32	6
<i>Sesa</i>				1	15	3							19	3
<i>Seca</i>			4										4	1
<i>Athe</i>			4	2									6	2
<i>Hyle</i>			1									1	2	2
<i>Eufu</i>							2	8	9				19	3
<i>Lacle</i>		1		1					5			1	8	4
Total de especies	3	4	10	9	3	4	3	3	5	3	2	4		

B

Especies	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	Ju	TOTAL	Meses presente
<i>Cyla</i>	18	17	15	6	8	6	27	5	1	7	4	1	115	12
<i>Amvi</i>	1	3	11		2		1				2	1	21	7
<i>Calu</i>	2	11	4	4	4								25	5
<i>Arco</i>		5	21	5		4							35	4
<i>Aral</i>		10	10					3					23	3
<i>Sepla</i>			8										8	1
<i>Seru</i>		12	17	4	6	11	2						52	6
<i>Sesa</i>					3	5							8	2
<i>Seca</i>		2	2	2	2	2							10	5
<i>Athe</i>			2	2									4	2
<i>Hyle</i>	1	2	1	1	1	1	2						9	7
<i>Eufu</i>					2								2	1
<i>Lacle</i>	1	1								4			6	3
Total de especies	5	9	10	7	8	6	4	2	1	2	2	2		

C

Especies	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	TOTAL	Meses presente
<i>Cyla</i>	27	25	64	44	32	21	52	13	35	45	29	14	401	12
<i>Amvi</i>	6	3	13	4	2	1	3	8	27	2	28	23	120	12
<i>Calu</i>	4	12	14	4	4				1				39	6
<i>Arco</i>		5	31	23		4							63	5
<i>Aral</i>		10	16	4									30	3
<i>Sepla</i>			10	2									12	2
<i>Seru</i>		14	30	11	7	17	5						84	6
<i>Sesa</i>				1	18	8							27	3
<i>Seca</i>		2	6	2	2	2							14	5
<i>Athe</i>			6	4									10	2
<i>Hyle</i>	1	2	2	1	1	1	2					1	11	8
<i>Eufu</i>					2			2	8	9			21	4
<i>Lacle</i>	1	2		1					5	4		1	14	6
Total de especies	5	9	10	12	8	7	4	3	5	4	2	4		

AÉNDICE 2

Registro de abundancia floral por especie y por tipo de vegetación en el Parque Nacional El Cimatario, Querétaro, México.

Cuadro 2. Registro de especies visitadas por colibríes y su abundancia mensual en (A) la vegetación de bosque tropical caducifolio, (B), la vegetación de matorral crasicaule y (C) a nivel paisaje. Las abreviaciones corresponden a las especies *Ipmu*: *Ipomoea murucoides*, *Juca*: *Justicia candicans*, *Same*: *Salvia melissodora*, *Agsa*: *Agave salmiana*, *Erco*: *Erythrina coralloides*, *Opto*: *Opuntia tomentosa*. *Psica*: *Psittacanthus calyculatus*, *Lene*: *Leonotis nepetifolia*, *Cate*: *Castilleja tenuiflora* y *Nigla*: *Nicotiana glauca*,

A

Bosque	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	TOTAL	Meses presente
<i>Ipmu</i>		44	2167	4046	2151	500							8908	5
<i>Juca</i>	178	720	892	692	1860		300			777	200		5619	8
<i>Same</i>					240								240	1
<i>Agsa</i>	3912								400	230	2292	2700	9534	5
<i>Erco</i>							104	5785	14803	2493	92		23277	5
<i>Opto</i>											216		216	1
Total de especies	2	2	2	2	3	1	2	1	2	3	4	1		

B

Matorral	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	TOTAL	Meses presente
<i>Ipmu</i>		16	682	390	23								1111	4
<i>Psica</i>	1944	13952	2672	1170									19738	4
<i>Juca</i>	3880	16950	5752	4270	230	13970	4200						49252	7
<i>Same</i>			8553	14800		51072							74425	3
<i>Lene</i>	504	343	444	147	50								1488	5
<i>Nigla</i>	157	390	390	314	168		238		364	182			2203	8
<i>Opto</i>										6	47		53	2
<i>Cate</i>	100	120	80	77	51	30	20						478	7
Totales	5	6	7	7	5	3	3	0	1	2	1	0		

C

Paisaje	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	TOTAL	Meses presente
<i>Ipmu</i>		60	2849	4436	2174	500							10019	5
<i>Psica</i>	1944	13952	2672	1170									19738	4
<i>Juca</i>	4058	17670	6644	4962	2090	13970	4500			777	200		54871	9
<i>Same</i>			8553	14800	240	51072							74665	4
<i>Lene</i>	504	343	444	147	50								1488	5
<i>Nigla</i>	157	390	390	314	168		238		364	182			2203	8
<i>Agsa</i>	3912								400	230	2292	2700	9534	5
<i>Erco</i>							104	5785	14803	2493	92		23277	5
<i>Opto</i>										6	263		269	2
<i>Cate</i>	100	120	80	77	51	30	20						478	7
Totales	6	6	7	7	6	4	4	1	3	5	4	1		

APÉNDICE 3

Registro de la longitud de pico de cada especie de colibrí y la longitud de corola de cada especie de planta.

Las abreviaciones son *Cyla*: *Cyananthus latirostris*, *Amvi*: *Amazilia violiceps*, *Calu*: *Calothorax lucifer*, *Arco*: *Archilochus colubris*, *Aral*: *Archilochus alexandri*, *Sepla*: *Selasphorus platycercus*, *Seru*: *Selasphorus rufus*, *Sesa*: *Selasphorus sasin*, *Seca*: *Selasphorus calliope*, *Athe*: *Atthis heloisa*, *Hyle*: *Hylocharis leucotis*, *Eufu*: *Eugenes fulgens*, *Lacle*: *Lampornis clemenciae*, *Ipmu*: *Ipomoea murucoides*, *Psica* *Psittacanthus calyculatus*, *Juca*: *Justicia candicans*, *Same*: *Salvia melissodora*, *Nigla*: *Nicotiana glauca*, *Lene*: *Leonotis nepetifolia*, *Cate*: *Castilleja tenuiflora*, *Agsa*: *Agave salmiana*, *Opto*: *Opuntia tomentosa* y *Erco*: *Erythrina coralloides*.

Cuadro 1. Longitud media de (A) los picos de las especies de colibríes y (B) la longitud media de las corolas de las plantas registradas en el Parque Nacional El Cimatario, Querétaro, México de julio del 2015 a junio del 2016.

A

Especie	Longitud del pico mm	Desviación Estándar mm
<i>Amvi</i>	62.82	2.88
<i>Eufu</i>	60.08	1.03
<i>Calu</i>	57.38	2.19
<i>Cyla</i>	57.10	2.89
<i>Lacle</i>	55.01	0.88
<i>Aral</i>	52.01	3.14
<i>Sepla</i>	50.89	3.99
<i>Arco</i>	49.45	2.77
<i>Seru</i>	48.77	2.95
<i>Hyle</i>	45.35	3.10
<i>Seca</i>	42.65	2.43
<i>Sesa</i>	39.05	2.91
<i>Athe</i>	37.69	1.35

B

Especie	□ Longitud de la corola (mm)	Desviación estándar mm
<i>Nigla</i>	38	1.1512
<i>Erco</i>	37.38	2.0953
<i>Ipmu</i>	36.85	4.3825
<i>Juca</i>	19.46	1.0824
<i>Agsal</i>	17.92	2.302
<i>Lene</i>	15.62	2.588
<i>Psica</i>	13	0
<i>Cate</i>	11	0
<i>Salme</i>	6.08	0.7297
<i>Opto</i>	5	0

APÉNDICE 4

Registro de las interacciones entre las especies de colibríes y plantas del Parque Nacional El Cimatario, Querétaro, México.

Cuadro 3. Registro de la frecuencia de interacciones entre las especies de colibríes y plantas en la vegetación de A) bosque tropical caducifolio, B) matorral crasicaule y C) paisaje. Abreviaciones son *Cyla*: *Cyananthus latirostris*, *Amvi*: *Amazilia violiceps*, *Calu*: *Calothorax lucifer*, *Arco*: *Archilochus colubris*, *Aral*: *Archilochus alexandri*, *Sepla*: *Selasphorus platycercus*, *Seru*: *Selasphorus rufus*, *Sesa*: *Selasphorus sasin*, *Seca*: *Selasphorus calliope*, *Athe*: *Atthis heloisa*, *Hyle*: *Hylocharis leucotis*, *Eufu*: *Eugenes fulgens*, *Lacle*: *Lampornis clemenciae*, *Ipmu*: *Ipomoea murucoides*, *Juca*: *Justicia candicans*, *Same*: *Salvia melissodora*, *Agsa*: *Agave salmiana*, *Opto*: *Opuntia tomentosa* y *Erco*: *Erythrina coralloides*.

A

Bosque	<i>Ipmu</i>	<i>Juca</i>	<i>Same</i>	<i>Agsa</i>	<i>Opto</i>	<i>Erco</i>	<i>Total frecuencia</i>	<i>Total especies Visitadas</i>
<i>Cyla</i>	72	27	4	16	8	38	165	6
<i>Amvi</i>	7			70	2	44	123	4
<i>Calu</i>	13	3		1		3	20	4
<i>Arco</i>	31						31	1
<i>Aral</i>	12						12	1
<i>Sepla</i>	3						3	1
<i>Seru</i>	29		1				30	2
<i>Sesa</i>	11						11	1
<i>Seca</i>	4						4	1
<i>Athe</i>		4					4	1
<i>Hyle</i>	2			1			3	2
<i>Eufu</i>		2		2		10	14	3
<i>Lacle</i>		2		1		6	9	3
<i>Total especies visitantes</i>	10	5	2	6	2	5		
<i>Frecuencia de visitas</i>	184	38	5	91	10	101		

B

Matorral	<i>Ipmu</i>	<i>Psica</i>	<i>Juca</i>	<i>Same</i>	<i>Nigla</i>	<i>Lene</i>	<i>Cate</i>	<i>Opto</i>	<i>Total frecuencia</i>	<i>Total especies visitadas</i>
<i>Cyla</i>	31	9	38	2	11	1	5	9	106	8
<i>Amvi</i>	19	9						2	30	3
<i>Calu</i>	6	10	11						27	3
<i>Arco</i>	17	14	5	19					55	4
<i>Aral</i>		6	3						9	2
<i>Sepla</i>	5			6					11	2
<i>Seru</i>	11	1	17	37			3		69	5
<i>Sesa</i>	1		1	1					3	3
<i>Seca</i>			1	10			12		23	3
<i>Athe</i>			1	2	2				5	3
<i>Hyle</i>		2					20		22	2
<i>Eufu</i>	3								3	1
<i>Lacle</i>										
<i>Total especies visitantes</i>	8	7	8	7	2	1	4	2		
<i>Frecuencia de visitas</i>	93	51	77	77	13	1	40	11		

P paisaje	<i>Ipmu</i>	<i>Psica</i>	<i>Juca</i>	<i>Same</i>	<i>Nigla</i>	<i>Lene</i>	<i>Cate</i>	<i>Agsa</i>	<i>Opto</i>	<i>Erco</i>	<i>Total frecuencia</i>	<i>Total especies visitadas</i>
<i>Cyla</i>	103	9	65	6	11	1	5	16	17	38	233	10
<i>Amvi</i>	26	9						70	4	44	109	5
<i>Calu</i>	19	10	14					1		3	44	5
<i>Arco</i>	48	14	5	19							86	4
<i>Aral</i>	12	6	3								21	3
<i>Sepla</i>	8			6							14	2
<i>Seru</i>	40	1	17	38			3				99	5
<i>Sesa</i>	12		1	1							14	3
<i>Seca</i>	4		1	10			12				27	4
<i>Athe</i>			5	2	2						9	3
<i>Hyle</i>	2	2					20	1			25	3
<i>Eufu</i>	3		2					2		10	7	4
<i>Lacle</i>			2					1		6	3	3
<i>Total especies visitantes</i>	11	7	10	7	2	1	4	6	2	5		

APÉNDICE 5

Script para obtener la topología o atributos de cada red mediante el programa R

```
library(vegan)
library(MASS)
library(bipartite)
library(sna)
library(permute)
library(lattice)
redcolG <- read.delim("Om.txt", row.names=1) #archivo txt
redcolG
plotweb(redcolG, method = "normal", labsize = 1, arrow = 'down.center') #Diagrama de red
visweb(redcolG)
networklevel(redcolG, index="number of species")
networklevel(redcolG, index="links per species")
networklevel(redcolG, index="connectance")
networklevel(redcolG, index="interaction evenness")
networklevel(redcolG, index="niche overlap")
networklevel(redcolG, index="C score")
H2fun(redcolG, H2_integer=TRUE)
networklevel(redcolG) #Atributos de la red
```

Script para el análisis likelihood con ajuste Akaike AIC de cada matriz de probabilidad mediante el programa R.

```
##O=Matriz de interacciones
O=file.choose()
Obs=read.table(O,F)
Obser=as.matrix(Obs)
class(Obser)

##mp=Matriz de probabilidad (modelo)
mp=file.choose()
MP=read.table(mp,F)
m.p=as.matrix(MP)
class(m.p)
dim(Obser)
dim(m.p) #ambas deben ser de las mismas dimensiones

##analisis likelihood con el criterio de información akaike.
mlik<-function(O,mp,par){
lik<-dmultinom(O,prob=mp,log=T) #Negative log likelihood
aic=-2*lik+2*par
res=data.frame(lik,aic)
return(res)}
mlik(Obser,m.p,48) #48 debe remplazarse por el número de especies total del modelo
```

APÉNDICE 6

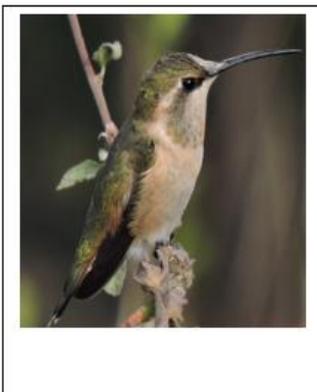
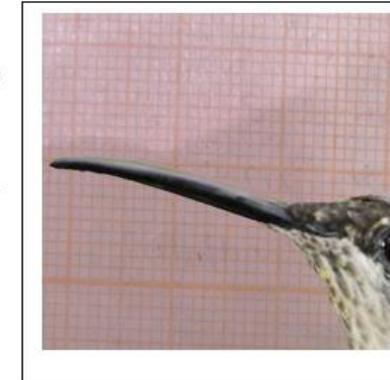
Colibríes del Parque Nacional El Cimatario, Querétaro, México. Las abreviaciones corresponden a las especies *Ipmu*: *Ipomoea murucoides*, *Juca*: *Justicia candicans*, *Same*: *Salvia melissodora*, *Agsa*: *Agave salmiana*, *Erco*: *Erythrina coralloides*, *Opto*: *Opuntia tomentosa*. *Psica*: *Psittacanthus calyculatus*, *Lene*: *Leonotis nepetifolia*, *Cate*: *Castilleja tenuiflora* y *Nigla*: *Nicotiana glauca*.



Especie: *Amazona violiceps*
Categoría: Residente
Vegetación registrada: matorral crasicaule y bosque tropical caducifolio.
Fenología: anual
Mes con mayor abundancia registrada: mayo
Planta con mayor frecuencia de visitas: *Erythrina coralloides*
Morfología de pico: 62.82
Categoría de pico: pico largo
Especie con ajuste fenológico: todas las plantas
Especies con ajuste morfológico: todas las plantas



Especie: *Eugenes fulgens*
Categoría: Residente
Vegetación registrada: matorral crasicaule y bosque tropical caducifolio.
Fenología: febrero - abril
Mes con mayor abundancia registrada: abril
Planta con mayor frecuencia de visitas: *Erythrina coralloides*
Morfología de pico: 60.08
Categoría de pico: pico largo
Especie con ajuste fenológico: *Erco*, *Juca*, *Nigla*, *Agsa* y *Opto*.
Especies con ajuste morfológico: todas las plantas

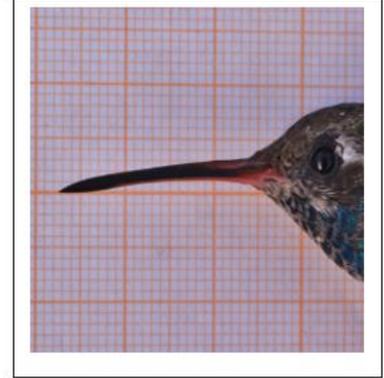


Especie: *Calothorax lucifer*
Categoría: migratorio
Vegetación registrada: matorral crasicaule y bosque tropical caducifolio.
Fenología: julio-noviembre
Mes con mayor abundancia registrada: septiembre
Planta con mayor frecuencia de visitas: *Ipomoea murucoides*.
Morfología de pico: 57.38
Categoría de pico: pico largo
Especie con ajuste fenológico: *Ipmu*, *Psica*, *Juca*, *Same*, *Lene*, *Nigla*, *Agsa* y *Cate*.
Especies con ajuste morfológico: todas las plantas

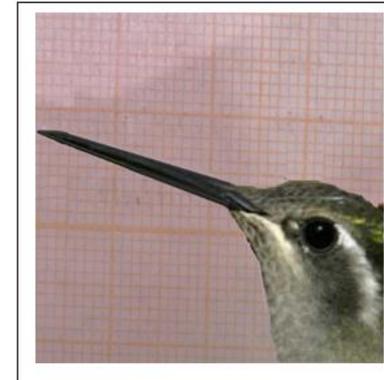




Especie: *Cyananthus latirostris*
Categoría: Residente
Vegetación registrada: matorral crasicaule y bosque tropical caducifolio.
Fenología: anual
Mes con mayor abundancia registrada: septiembre
Planta con mayor frecuencia de visitas: *Ipomoea murucoides*
Morfología de pico: 57.10 mm
Categoría de pico: pico largo
Especie con ajuste fenológico: todas las plantas
Especies con ajuste morfológico: todas las planta



Especie: *Lampornis clemenciae*
Categoría: Residente
Vegetación registrada: matorral crasicaule y bosque tropical caducifolio.
Morfología de pico: 55.01
Categoría de pico: pico largo
Fenología: febrero-abril
Mes con mayor abundancia registrada: mayo
Planta con mayor frecuencia de visitas: *Erythrina coralloides*
Especie con ajuste fenológico: *Erco, Nigla, Agsa y Opto.*
Especies con ajuste morfológico: todas las plantas

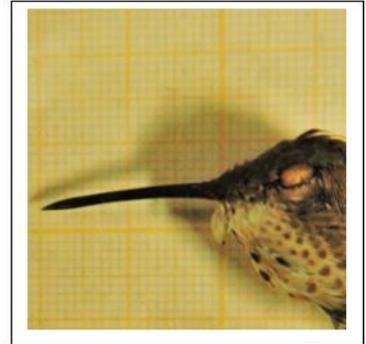


Especie: *Archilochus alexandri*
Categoría: migratorio
Vegetación registrada: matorral crasicaule y bosque tropical caducifolio.
Fenología: agosto-octubre
Mes con mayor abundancia registrada: septiembre
Planta con mayor frecuencia de visitas: *Ipomoea murucoides*
Morfología de pico: 52.01
Categoría de pico: pico largo
Especie con ajuste fenológico: *Ipmu, Psica, Juca, Same, Lene, Nigla, y Cate.*
Especies con ajuste morfológico: todas las plantas





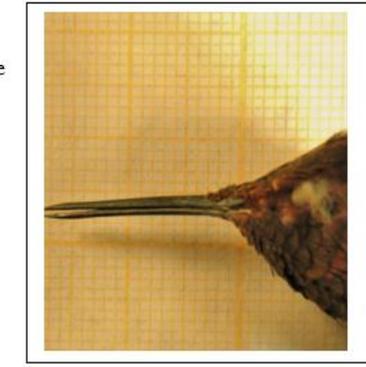
Especie: *Selasphorus platycercus*
Categoría: migratorio
Vegetación registrada: matorral crasicaule y bosque tropical caducifolio.
Fenología: septiembre-octubre
Mes con mayor abundancia registrada: septiembre
Planta con mayor frecuencia de visitas: *Ipomoea murucoides*
Morfología de pico: 50.89
Categoría de pico: pico corto
Especie con ajuste fenológico: *Ipmu, Psica, Juca, Same, Lene, Nigla, Agsa* y *Cate*.
Especies con ajuste morfológico: todas las plantas



Especie: *Archilochus colubris*
Categoría: migratorio
Vegetación registrada: matorral crasicaule y bosque tropical caducifolio.
Fenología: agosto-diciembre
Mes con mayor abundancia registrada: septiembre
Planta con mayor frecuencia de visitas: *Ipomoea murucoides*
Morfología de pico: 49.45
Categoría de pico: pico corto
Especie con ajuste fenológico: *Ipmu, Psica, Juca, Same, Lene, Nigla* y *Cate*.

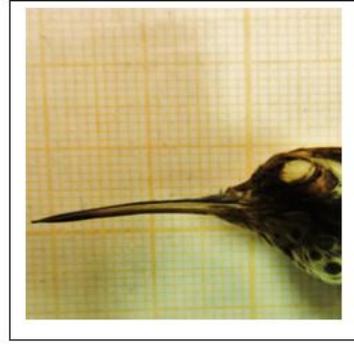


Especie: *Selasphorus rufus*
Categoría: migratorio
Vegetación registrada: matorral crasicaule y bosque tropical caducifolio.
Fenología: agosto-enero
Mes con mayor abundancia registrada: septiembre
Planta con mayor frecuencia de visitas: *Ipomoea murucoides*
Morfología de pico: 48.77
Categoría de pico: pico corto
Especie con ajuste fenológico: *Ipmu, Psica, Juca, Same, Lene, Nigla, Erco* y *Cate*.
Especies con ajuste morfológico: todas las plantas

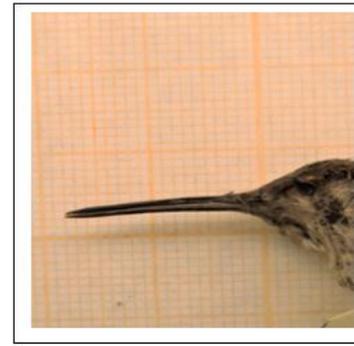




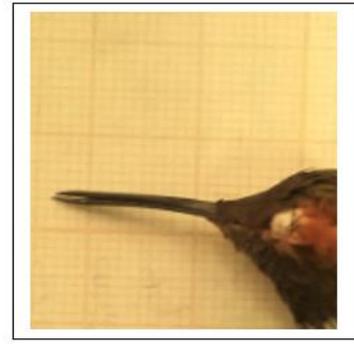
Especie: *Hylocharis leucotis*
Categoría: Residente
Vegetación registrada: matorral crasicaule y bosque tropical caducifolio.
Fenología: julio-enero
Mes con mayor abundancia registrada: agosto-septiembre
Planta con mayor frecuencia de visitas:
Castilleja tenuiflora
Morfología de pico: 45.35
Categoría de pico: pico corto
Especie con ajuste fenológico: *Ipmu, Psica, Juca, Same, Lene, Nigla, Erco y Cate.*
Especies con ajuste morfológico: todas las



Especie: *Selasphorus calliope*
Categoría: migratorio
Vegetación registrada: matorral crasicaule y bosque tropical caducifolio.
Fenología: agosto-diciembre
Mes con mayor abundancia registrada: agosto
Planta con mayor frecuencia de visitas:
Castilleja tenuiflora
Morfología de pico: 42.65
Categoría de pico: pico corto
Especie con ajuste fenológico: *Ipmu, Psica, Juca, Same, Lene, Nigla y Cate.*
Especies con ajuste morfológico: todas las plantas



Especie: *Selasphorus sasin*
Categoría: migratorio
Vegetación registrada: matorral crasicaule y bosque tropical caducifolio.
Fenología: octubre-diciembre
Mes con mayor abundancia registrada: noviembre
Planta con mayor frecuencia de visitas: *Ipomoea murucoides*
Morfología de pico: 39.05
Categoría de pico: pico corto
Especie con ajuste fenológico: *Ipmu, Psica, Juca, Same, Lene, Nigla y Cate.*
Especies con ajuste morfológico: todas las plantas





Especie: *Atthis heloisa*

Categoría: migratorio de corta distancia

Vegetación registrada: matorral crasicaule y bosque tropical caducifolio.

Fenología: septiembre-octubre

Mes con mayor abundancia registrada: septiembre

Planta con mayor frecuencia de visitas: *Justicia candidans*

Morfología de pico: 37.69

Categoría de pico: pico corto

Especie con ajuste fenológico: *Ipmu, Psica, Juca, Same, Lene, Nigla* y *Cate*.

Especies con ajuste morfológico: todas las plantas



APÉNDICE 7

GLOSARIO

Anidamiento: Es el grado de encajamiento de la matriz con base en la temperatura o desorden del sistema. En una red anidada las especies generalistas interactúan entre ellas y las especialistas con generalistas. Los valores oscilan entre 0 y 100. Cero indica un sistema ordenado, es decir que las especies se organizan con el máximo anidamiento.

Aproximamiento Likelihood: prueba de máxima verosimilitud que compara la posibilidad de obtener un resultado con base en un resultado estimado o probable.

Asimetría: Es la diferencia entre la dependencia de las especies interactuantes. Una de las dos especies es especialista y depende más de la otra especie que es generalista.

Ajuste fenológico: coincidencia en las fenofases de las especies de una comunidad, por ejemplo los periodos de floración de las plantas con flores que coinciden con la presencia de especies polinizadoras.

Ajuste morfológico: coincidencia en la longitud y forma de las estructuras fenotípicas que permite a dos especies interactuar.

Conectividad (red): (C), Es la fracción de interacciones registradas respecto al total posible.

Criterio de información Akaike: criterio que compara la información en términos de reducción de la varianza. Es una medida de la calidad de un modelo estadístico.

Dependencia: Es la fuerza de la interacción entre dos especies producto de la frecuencia de visitas.

Enlace: Es la conexión entre dos o más especies de una comunidad.

Enlace observado: Conexión entre dos especies registrada en campo.

Enlace perdido (missing link): Conexión entre dos especies que es imperceptible en campo debido a un esfuerzo de muestreo insuficiente o a un método de campo incorrecto.

Enlaces posibles: conexiones probables, suponiendo que todas las especies de animales van a interactuar con todas las especies de plantas registradas.

Enlace prohibido (forbidden link): Conexión imposible entre dos especies debido a desajustes en sus fenofases o en desajustes en sus rasgos morfológicos.

Especialista: Especie que interactúa con pocas especies dentro de una red

Frecuencia de interacción: Número de visitas registradas entre dos especies interactuantes en una comunidad.

Generalista: Especie que interactúa con muchas especies en una red

Interacción: relación entre dos o más organismos en un ecosistema.

Índice de especialización: Describe la identidad de la red entre las especies generalistas y especialistas. Los valores cercanos a cero indican redes generalistas y los valores cercanos a uno indican redes especialistas. Va de la mano con el anidamiento.

Matriz: patrón complejo de interacciones entre especies

Red mutualista: Asociación de dos o más organismos que interactúan por un beneficio mutuo

Topología: Propiedades que determinan la estructura de la red