



Nota científica

Redes de interacción colibrí-planta del centro-este de México

Hummingbird-plant mutualistic networks in central-eastern Mexico

Nubia Zoe Lara-Rodríguez¹, Román Díaz-Valenzuela², Vanessa Martínez-García³, Edith Mauricio-López², Silvia Anaíd-Díaz^{4,5}, Oscar Israel Valle^{4,6}, Ana Denisse Fisher-de León^{4,7}, Carlos Lara³ y Raúl Ortiz-Pulido^{2✉}

¹Centro Iberoamericano de la Biodiversidad, Universidad de Alicante. Carretera San Vicente del Raspeig s/n 03690, San Vicente del Raspeig, Alicante, España.

²Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Apartado postal 69, 42001 Pachuca, Hidalgo, México.

³Centro de Investigación en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala. Km. 10.5 Autopista Tlaxcala-San Martín Texmelucan, 90120 San Felipe Ixtacuixtla, Tlaxcala, México.

⁴Departamento de Química y Biología, Universidad de las Américas-Puebla. Cholula, Puebla, México.

⁵Domicilio actual: Department of Veterinary Medicine, Disease Dynamics Unit, University of Cambridge, Madingley Road, Cambridge, CB3 0ES, UK.

⁶Domicilio actual: Jardín Botánico Punhuato, Camino a Tres Marías S/N Morelia, Michoacán, México.

⁷Domicilio actual: Udall Center for Studies in Public Policy, University of Arizona. 803 East First St. Tucson, AZ 85719, USA.

✉raulortizpulido@yahoo.com

Resumen. Las interacciones mutualistas han moldeado la biodiversidad en la tierra. A pesar de ello, hasta recientemente era difícil encontrar patrones en la estructura de este tipo de interacciones en las comunidades. En años recientes se ha promovido el análisis de las interacciones mutualistas como redes que muestran las conexiones entre las especies. Esta aproximación permite la descripción de patrones estructurales que operan en las interacciones ecológicas en el nivel de comunidad y constituye un nuevo campo en la ecología. En este estudio definimos, caracterizamos y analizamos 4 subredes de polinización, formadas por las interacciones entre colibríes y plantas en varios paisajes del centro-este de México. Las interacciones en las comunidades analizadas muestran un patrón anidado en su estructura, similar al reportado para otras redes de mutualismos. Se ha sugerido que esta característica, en conjunto con otras que se han descrito para este tipo de redes, promueve la coexistencia de las especies en una comunidad, teniendo por lo tanto implicaciones ecológicas y conservacionistas para las comunidades de colibríes y plantas del centro-este de México.

Palabras clave: redes mutualistas, interacciones, colibríes, polinización, conservación.

Abstract. Several studies report that mutualistic interactions have molded global biodiversity. However, in the past, it was difficult to find structural patterns in them when they were assessed from a community perspective. Mutualistic networks approach has been proposed as a new method to represent and study interactions. It allows to describe structural patterns in the interactions at community level. Here, we describe and assess 4 pollination sub networks of hummingbird-plant communities located in several landscapes of Central-eastern Mexico. The interactions recorded in the communities show a nested structural pattern, similar to the reported in other networks. It has been suggested that such characteristics, together with others described for this kind of networks, can promote the species coexistence in a community, and in turn have ecological and conservational implications to the hummingbird and plants communities of Central-eastern Mexico.

Key words: mutualistic networks, interactions, hummingbirds, pollination, conservation.

En una comunidad, las especies de plantas y animales se relacionan de diferentes modos, dando lugar a redes complejas de interacciones (Jordano, 1987; Rico-Gray, 2006). Aún cuando existe un continuum de distintos tipos de interacciones, comúnmente se consideran 2 tipos de

interacciones opuestas, los mutualismos y los antagonismos. En los mutualismos, el proceso de polinización es el que ha sido más estudiado (Olesen y Jordano, 2002), tal vez por ser uno de los servicios esenciales que los ecosistemas proporcionan indirectamente a la humanidad (Constanza et al., 1997; Kearns et al., 1998). Se calcula que la polinización del 70-90% de las angiospermas la llevan a cabo animales (Fontaine et al., 2006; Kearns

et al., 1998; Ollerton et al., 2011). En este proceso, las aves participan de manera importante (e.g., Snow, 1981; Futuyama y Slatkin, 1983; Jordano, 1987; Pellmyr, 2002), estimándose que *ca.* del 10-15% de todas las angiospermas en una comunidad son polinizadas por este grupo de organismos (Feinsinger, 1983; Buzato et al., 2000).

Recientemente, la interacción ave-planta ha sido analizada a nivel de comunidad con un nuevo enfoque de redes, mediante el cual se han descubierto patrones invariantes en la estructura de las interacciones de una comunidad, independientemente del tamaño, latitud, altitud, insularidad y tipo de los mutualismos estudiados (Jordano et al., 2003; Bascompte et al., 2003; Bascompte et al., 2006). Dicha estructura se caracteriza por ser altamente asimétrica, tanto en la fuerza de dependencia planta-animal como en el grado de especialización de las especies (*i.e.*, número de especies con las que cada una de las especies en la red interactúa), características que en conjunto pueden promover la coexistencia de una comunidad (Jordano et al., 2003; Bascompte et al., 2006; Thompson, 2006).

Este trabajo se enfoca en determinar el anidamiento en 4 redes de interacción colibrí-planta, una de las propiedades más ampliamente estudiadas en las redes mutualistas (e.g., Bascompte et al. 2006). El anidamiento describe el modo en que las especies mantienen interacciones mutualistas en una comunidad y es una característica cualitativa y cuantitativa importante en la estructura de estas redes. Se da como consecuencia de 2 factores; en el primero, las especies generalistas (las que interactúan con muchas especies) interactúan con un subconjunto propio de generalistas; en el segundo, las especies especialistas (las que interactúan con pocas) interactúan sólo con grupos de generalistas (Bascompte et al., 2003; Bascompte y Jordano, 2006). Un patrón altamente anidado es característico de las redes mutualistas, y tiene 2 implicaciones fundamentales en la estructura de las redes: 1), la existencia de un núcleo de especies que sostiene la mayor parte de las interacciones y 2), el mantenimiento de interacciones asimétricas, debido a que los especialistas tienden a interactuar con la mayoría de los generalistas (Bascompte y Jordano, 2006). El anidamiento fue el atributo base del estudio para caracterizar las redes analizadas, porque permite detectar si existe una organización en las interacciones entre colibríes y plantas estudiadas y discutir sobre sus implicaciones en las dinámicas de las comunidades y su conservación.

En este trabajo se caracteriza la estructura de 4 redes de interacciones planta-colibrí localizadas en el centro-este de México con el fin de analizar y comparar su estructura, así como identificar especies importantes en estas comunidades. A pesar de que los colibríes man-

tienen relaciones mutualistas con muchas especies de plantas, estas interacciones se encuentran poco representadas en los análisis de redes mutualistas (Jordano et al., 2006; de Queiroz y Galarda, 2007).

Los datos se obtuvieron de 8 trabajos realizados en 4 paisajes del centro-este de México (Fisher, 2002; Valle-Díaz, 2002; Díaz, 2003; Mauricio-López, 2005; Lara, 2006; Martínez-García, 2006; Díaz-Valenzuela, 2008; Ortiz-Pulido et al., 2006) (Cuadro 1). En esos trabajos, se presenta información sobre interacciones entre especies de colibríes y plantas. Las comunidades estudiadas estuvieron localizadas dentro o cerca de 4 áreas naturales protegidas: la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC), localizada en la frontera entre los estados de Puebla y Oaxaca; el Parque Nacional La Malinche (PNLM), en Tlaxcala; la Reserva de la Biosfera Barranca Metztlán (RBBM), en Hidalgo y matorral xerófito cercano al Parque Nacional El Chico (PNEC), en Hidalgo. Los resultados generales de estos 8 estudios, así como las principales características de cada área natural protegida se indican en el Cuadro 1.

Los estudios considerados son temporalmente acumulativos, pues los sitios fueron muestreados por un periodo más o menos extenso (al menos un año; véase Cuadro 1). En este trabajo se excluyó información indicadora de la fuerza de las interacciones (e.g., número de visitantes/flor), ya que no todos los estudios contienen dicha información. Los estudios no fueron realizados *ex profeso* para realizar una red de polinización, por lo que, en realidad, las redes son subconjunto de una red de polinización completa aún desconocida (e.g., faltan taxa interactuantes, como insectos y mamíferos).

Con los datos se elaboraron matrices de adyacencia $P \times A$ (plantas \times colibríes) con valores "1" y "0", donde "1" indica una interacción entre 2 especies y "0" que no fue observada una interacción. La red de interacciones obtenida por área natural protegida fue graficada con el programa Pajek (Batagelj y Mrvar, 2004). Para determinar el anidamiento en las redes se utilizó el programa ANINHADO (Guimarães y Guimarães, 2006), con el cual se obtuvo el grado de anidamiento N , una medida de la forma en que están conectadas las especies en la red, basada en la temperatura T de cada matriz (Atmar y Paterson, 1993; Bascompte et al., 2003), donde valores de N cercanos a 1 indican fuertes patrones de anidamiento, valores intermedios sugieren que las interacciones están realizándose al azar y valores cercanos a 0 indican que la matriz puede estar organizada en compartimentos (Bascompte y Jordano, 2006). Para saber si los valores de anidamiento observados son más altos de lo esperado por patrones al azar, en las interacciones se utilizaron las comparaciones que genera ANINHADO entre el grado

Cuadro 1. Datos de los estudios consultados en este trabajo para armar las redes de interacción colibrí-planta localizadas en áreas naturales protegidas o en sus cercanías, en el centro-este de México

Estudio	Área Natural Protegida estudiada*							
	RBTC		PNLM		RBBM		PNEC	
	Fisher, 2002	Valle, 2002	Díaz, 2003	Lara, 2006	Martínez-García, 2006	Ortiz-Pulido et al., 2006	Mauricio 2005	Díaz-Valenzuela 2008
Interactuantes**								
Plantas	10	7	17 ⁺	8	20	26	6	23
Colibríes	10	9	12 ⁺	8	8	9	5	9
Interacciones	22	15	50 ⁺	41	28	53	15	88
Esfuerzo								
Área	400 ha	400 ha	400 ha ⁺	Sin definir	192 ha	>1 000 ha	72 ha	144 ha
Tiempo	6 meses (50 h)	7 meses (64 hrs)	1 año ⁺ (114 hrs) ⁺	4 años (48 hrs)	1 año (83 hrs)	4 años Sin definir	1 año (216 hrs)	1 año (114 hrs)
Tipos de vegetación ¹	CEC, CPWN, MEPJ, MEEL, MEELB, IP, JEC, MP, M, SBC	CEC, CPWN, MEPJ, MEEL, MEELB, IP, JEC, MP, M, SBC	CEC, CPWN, MEPJ, MEEL, MEELB, IP, JEC, MP, M, SBC	BA, BP, BPE, P, VSQB, VSAA	BP, BPE, MS, MX	MX, MS, BTS, BJ, BE, BPE, BP, P.	MX	MX
Clima ²		S		H, F	S, SC, T, F		SST	
Altitud (m snm)		630 a 2 190		2 900-3 100	1 100 a 2 700		2 200 a 2 500	

*RBTC, Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán; PNLM, Parque Nacional La Malinche; RBBM, Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán; PNEC, matorral xerófito cercano al Parque Nacional El Chico. **Especies e interacciones registradas en cada trabajo. Dado que se repiten entre diversos trabajos, la sumatoria de las especies o interacciones no refleja el número total para la zona (véase Cuadro 2). ⁺ Esfuerzo sumado de los estudios de Fisher (2002) y Valle (2002).

¹Tipos de vegetación: CEC, cardonal de *Eschontria chiotilla*; CPWN, cardonal de *Pachycereus weberi* con laderas de *Neobuxbaumia* spp.; MEPJ, matorral espinoso con espinas laterales con *Prosopis juliflora*; MEEL, matorral espinoso con espinas laterales; MEELB, matorral espinoso con espinas laterales perturbado con *Beaucarnea* spp.; IP, izotal perturbado; JEC, jiotillal de *E. chiotilla*; MP, mexical perturbado; M, mexical; SBC, selva baja caducifolia; BA, bosque de abetos, BP, bosque de pino; BPE, bosque de pino-encino; BE, bosque de encinos; BJ, bosque de juníferos; BTS, bosque tropical subcaducifolio; P, pastizal; MS, matorral submontano; MX, matorral xerófito; VSQB, vegetación secundaria originada por la quema de boques originales; VR, vegetación ribereña; VSAA, vegetación secundaria derivada de áreas agrícolas abandonadas.

²Climas: H, húmedo; S, seco; SC, semiseco cálido; SST, semiseco templado; T, templado; F, frío.

de anidamiento observado de cada red contra 1000 réplicas generadas por un modelo nulo. Elegimos el modelo nulo CE (modelo nulo 2, Bascompte et al., 2003), el cual acepta que la probabilidad de que una planta interactúe con un colibrí depende del número observado de las interacciones para ambas especies. Este modelo se representa de esta manera:

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

donde, en el caso presente, P_i corresponde al número de interacciones de la planta i , P_j es el número de interacciones del colibrí j , Col es el número de especies de colibríes y R es el número de especies de plantas. Este modelo también controla el sesgo posible de muestreo,

en el cual los patrones asimétricos de las interacciones se generan sólo por las diferencias en las abundancias de las especies, tomando en cuenta que el número de interacciones está correlacionado con la abundancia de las especies (Jordano et al., 2003).

Calculamos también la densidad de la red o conectancia de cada red (C), que es el porcentaje de interacciones observadas con respecto a todas las posibles, siendo $C = 100 I/M$, donde I corresponde al número de interacciones observadas y M corresponde al tamaño de la matriz, dado por el número total de especies de animales (A) y plantas (P) de esta forma $M = PA$ (Jordano, 1987; Olesen y Jordano, 2002). La conectancia constituye una medida de generalización de la red y la usamos para efectuar comparaciones con los valores reportados para otras redes.

También realizamos un análisis categórico de centro-periferia con el programa UCINET (Borgatti y Everett,

1999; Borgatti et al., 1999) con el fin de observar al interior de las redes qué especies se encuentran en el núcleo y en la periferia de cada red estudiada. La centralidad de una especie dada no sólo está relacionada con su nivel de especialización dentro de la red, también está relacionada con cuan centrales son las especies con las que interactúa (Jordano et al., 2006). Las especies centrales son relevantes porque se ha conjeturado que posiblemente en orden evolutivo sean las más importantes porque al estar fuerte y estratégicamente conectadas, determinan los patrones coevolutivos en estas redes, generando lo que se ha llamado vórtices coevolutivos (Thompson, 2006).

De acuerdo con los valores de N (Cuadro 2), las 4 redes mutualistas presentan en el arreglo de sus interacciones un patrón anidado (Fig. 1), siendo altamente significativo sólo para 3 de los 4 sitios (*i.e.*, RBTC, RBBM y PNEC; en estos casos $p < 0.001$). Se observa un patrón asimétrico en la especialización de las redes, el cual muestra las especies generalistas interactuando entre sí y a las especialistas comúnmente interactuando sólo con generalistas. Existen pocas especies especialistas interactuando sólo con especialistas (Fig. 1), como es el caso de la interacción que se observan entre el colibrí *Archilochus alexandri* y la planta *Justicia* sp. en la red de la RBBM (Fig. 1c). Estas especies no contribuyen al patrón de anidamiento. Los valores obtenidos de N son similares a los registrados para la interacción colibrí-bromelia en Parana, Brasil ($N = 0.92$; de Queiroz y Galarda, 2007).

En el PNLM se registró un patrón de anidación no significativo ($p = 0.32$; Cuadro 2), que puede explicarse porque es una red con poca riqueza (16 especies); porque el número de especies de plantas con flores visitadas por colibríes es pequeño (8 especies); porque la zona está perturbada, o bien, porque el muestreo hecho en la zona no fue el adecuado para detectar todas las interacciones. En otros estudios se ha observado que el anidamiento (*i.e.*, asimetría en especialización) aumenta conforme aumenta la riqueza (Guimarães et al., 2006) y que hay una relación logarítmica entre la riqueza y el tamaño de la red, lo que sugiere que la probabilidad de que los sistemas pobres en especies sean anidados es menor (Guimarães et al., 2006). En el PNLM se han detectado pocas especies de plantas participando en la interacción (Ortiz-Pulido y Lara, 2011), lo que podría determinar que las especies de colibríes no tengan el sustrato (*i.e.*, especies de plantas) para establecer las interacciones y por ello la anidación es poca. En un estudio comparativo de 4 redes mutualistas entre plantas y hormigas (Guimarães et al., 2006) se encontró que el sitio que tenía menor riqueza de plantas presentó un menor anidamiento. La poca riqueza de plantas visitadas por colibríes en el PNLM podría explicarse

porque los alrededores de esta zona natural protegida han sido severamente deforestados. En la actualidad, el PNLM es una isla de vegetación de cerca de 175 km², inmersa en una matriz de pastizal, campos de cultivo y vegetación secundaria, al menos de 9 945 km² (ROP, datos no publicados). El efecto de la deforestación en los alrededores del PNLM podría estar determinando la presencia de un número reducido de especies de plantas y colibríes que, a su vez, podría estar afectando el anidamiento de la red. Este tipo de perturbación (*i.e.*, la deforestación) pudiera también estar afectando negativamente la conectancia. Una reevaluación de los datos de Wolf et al. (1976) para 2 zonas con bosques de encino en Costa Rica sugiere que las redes colibrí-planta localizadas en sitios perturbados tienen un valor más alto de conectancia que sitios no perturbados (Ortiz-Pulido, datos no publicados). Datos para una zona relativamente conservada de bosque lluvioso atlántico en Brasil (de Queiroz y Galarda, 2007) confirman parcialmente esto, pues allí se registran conectancias bajas (de 0.19 a 0.25) para la interacción colibríes-planta. En este caso, la RBBM y la RBTC están inmersas en paisajes relativamente conservados y tienen valores bajos de conectancia, mientras que el PNLM y el PNEC están en áreas perturbadas y tienen valores de conectancia altos. Aún cuando hay predicciones teóricas que plantean la posibilidad de que a mayor perturbación mayor conectancia (*e.g.*, Montoya et al., 2001), faltan estudios de campo para determinar cual es el efecto de la conservación en la anidación y conectancia de las redes mutualistas colibrí-planta.

La caracterización del núcleo y la periferia de cada red permite destacar las siguientes especies como importantes para el sostenimiento de cada red, ya que son parte de su núcleo; en la RBTC, *Cercidium praecox*, *Opuntia hyptiacantha*, *O. pilifera*, *Ipomoea arborescens*, *Eschiontria chiotilla*, *Nicotiana glauca*, *Stenocereus pruinosus*, *S. stellatus*, *Polaskia chichipe*, *Agave marmorata*, *Amazilia violiceps*, *Cynanthus latirostris* y *C. sordidus*; en el PNLM, *Penstemon roseus*, *Salvia elegans*, *Castilleja tenuiflora*, *Penstemon gentianoides*, *Bouvardia ternifolia*, *Hylocharis leucotis*, *Eugenes fulgens* y *Archilochus colubris*; en la red de la RBBM las especies núcleo son *N. glauca*, *Stenocereus marginatus*, *Stenocereus dumortieri*, *Agave* sp., *H. leucotis*, *Calothorax lucifer*, *C. latirostris*, *Eugenes fulgens* y *Lampornis clemenciae*, y en áreas adyacentes al PNEC son importantes *B. ternifolia*, *Penstemon barbatus*, *N. glauca*, *Opuntia imbricata*, *Loeselia mexicana*, *Agave* sp., *Lamouroxia dasyantha*, *C. tenuiflora*, *Salvia microphylla*, *Salvia* sp. (1), *Salvia amarissima*, *C. lucifer*, *H. leucotis* y *Selasphorus platycercus*.

Del análisis realizado en este trabajo, se concluye que las redes en el centro-este de México están alta-

mente anidadas y presentan una organización, no al azar, en sus interacciones, a excepción de la red estudiada en el PNLM. Esta asimetría en la especialización ha sido detectada en diversas partes del mundo en redes mutualistas de polinización, dispersión de semillas e interacciones hormiga-planta (Bascompte et al., 2003; Bascompte y Jordano, 2006; Díaz-Castelazo et al., 2010) y se ha identificado como una característica que mantiene la biodiversidad y la coexistencia de las especies en las comunidades; por lo que en este caso, las interacciones planta-colibrí estudiadas podrían desempeñar un papel importante en el sostenimiento de la biodiversidad de cada una de las áreas naturales estudiadas, al presentar estos patrones de anidamiento.

La aproximación de redes mutualistas puede utilizarse para investigar la fragilidad de las interacciones ecológicas ante la pérdida de especies (Bascompte et al., 2003; Bascompte y Jordano, 2006; Rico-Gray, 2006; Bascompte et al., 2006). Por ejemplo, se ha supuesto que dichas redes serán estables si ocurre una extinción de especies al azar, pero serán altamente inestables si las especies más conectadas se extinguen; también se ha indicado que una especie invasora o que constituye una enfermedad primero establecerá interacción con las especies más conectadas de una red (Montoya et al., 2001). En el caso de las redes mutualistas analizadas en nuestro estudio, las especies más conectadas son aquellas colocadas en la parte superior de los grafos (Fig. 1). Dichas especies serían las más importantes en el mantenimiento de la estabilidad de la interacción en el nivel comunidad. Un ejemplo de estas especies sería el colibrí *Hylocharis*

leucotis en el PNLM, RBBM y PNEC (Figs. 1b, c, d) y las plantas *Penstemon roseus*, en PNLM, y *Bouvardia ternifolia*, en PNEC. Si estas especies se extinguieran en dichas áreas, el proceso de polinización podría verse afectado en el nivel comunidad. De igual manera, si una especie invasora o un patógeno logran establecer interacción con las especies más conectadas, la invasión o enfermedad podría dispersarse por todo el sistema. En este sentido, el análisis de las redes mutualistas permite determinar estrategias de conservación en el nivel de comunidad, facilitando ubicar especies relevantes para conservar o proteger. Creemos que más estudios de este tipo deben ser realizados en México.

Los autores agradecen a las direcciones de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, el Parque Nacional La Malinche, la Reserva de la Biosfera Barranca Metztitlán y el Parque Nacional El Chico por las facilidades prestadas para realizar trabajo en campo. A Cecilia Díaz-Castelazo, por su orientación en el uso de los programas estadísticos; a Mariano Devoto, quien hizo interesantes sugerencias a una versión inicial de este escrito; a COCyTECH (proyectos Fomix-CONACYT 2006-43761 y 2008-95828), UAEH (proyectos PII-34A y DIP-ICBI-AAB 033), Academia Mexicana de Ciencias (por el apoyo a estancias de estudiantes), CONACYT (proyectos de consolidación 89263 y 91069 y beca de posgrado a R. Díaz-Valenzuela número 207970), CONACYT-SEMARNAT (proyecto 2002-CO1-0248), CONABIO (proyecto ASO10), CUMEX (por la beca a R. Ortiz-Pulido para estancia en UQroo) y a PROMEP-SEP, UDLA-P, UAT y UQroo, por los diferentes apoyos recibidos para realizar este trabajo.

Cuadro 2. Características de las redes analizadas en el presente trabajo. Los acrónimos por sitio pueden ser consultados en el Cuadro 1.

Área natural	Riqueza		Tamaño de la red	Número de conexiones	&	#
	Colibríes	Plantas				
RBTC	12	27	39	73	0.23	0.89
PNLM	8	8	16	41	0.64	0.84
RBBM	9	26	35	55	0.24	0.87
PNEC	9	25	34	93	0.41	0.83

&Conectancia; #Anidamiento.

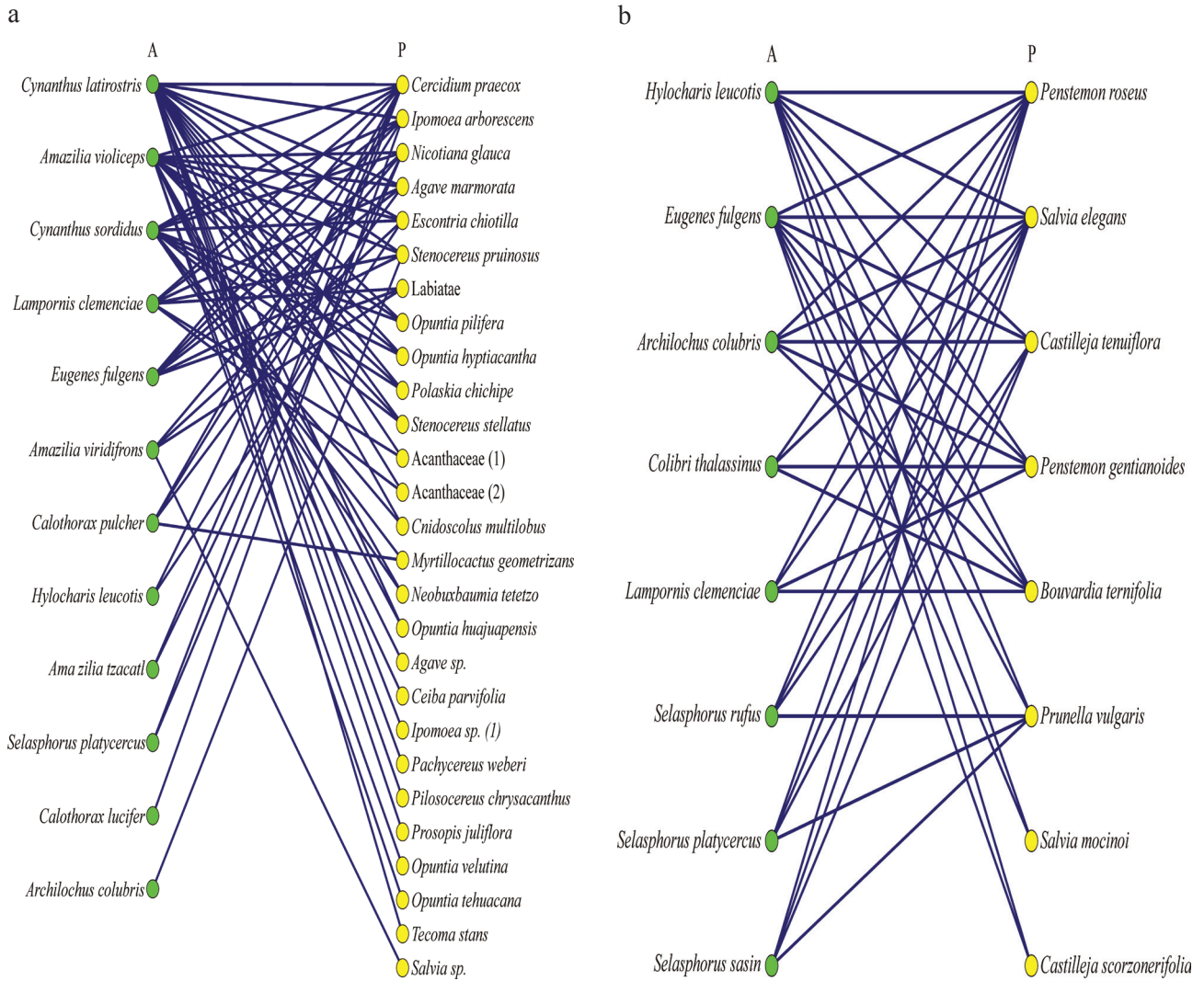


Figura 1. Redes mutualistas planta-colibrí registradas en 4 áreas naturales protegidas del centro-este de México. Especies de animales (A); plantas (P). Los sitios considerados son: a, Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán; b, Parque Nacional La Malinche; c, Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán y d, zonas adyacentes al Parque Nacional El Chico.

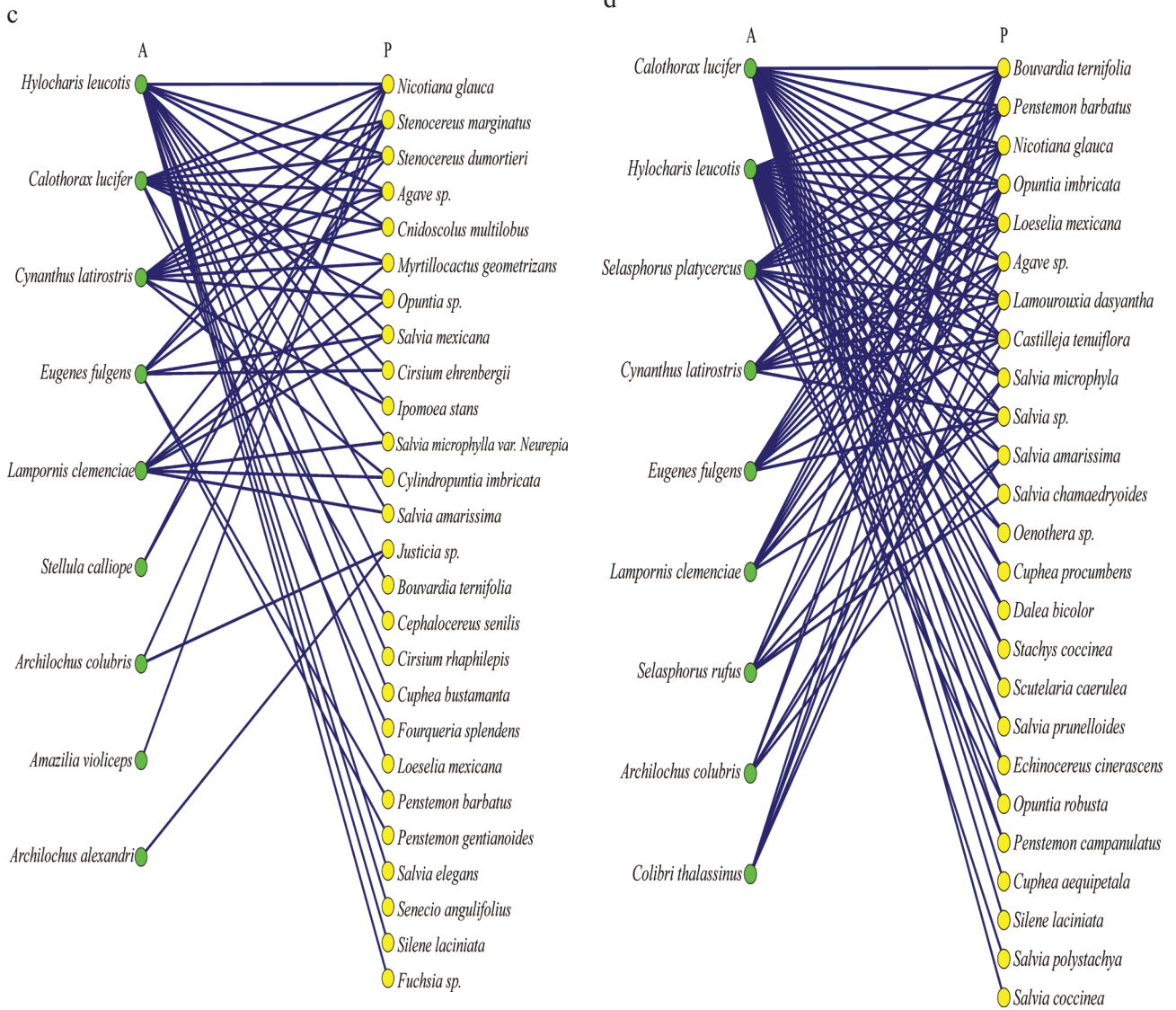


Figura 1. Continúa.

Literatura citada

- Atmar, W. y B. D. Paterson. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitats. *Oecologia* 96:373-382.
- Bascompte, J., P. Jordano, C. J. Melián y J. M. Olesen. 2003. The nested assembly of plant animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100:9383-9387.
- Bascompte, J. y P. Jordano. 2006. The structure of plant animal mutualistic networks. *In* Food webs as complex adaptative networks: living structure to dynamics, M. Pascual y J. A. Dunne (eds.). Oxford University Press, New York. p. 143-159.
- Bascompte, J., P. Jordano y J. M. Olesen. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312:431-433.
- Batagelj, V. y A. Mrvar. 2004. Pajek: program for analysis and visualization of large networks, reference manual, ver.1.0. <http://vlado.fmf.uni-lj.si/pub/networks/pajek/default.htm>; 07.X.11.
- Borgatti, S. P. y M. G. Everett. 1999. Models of core/periphery structures. *Social Networks* 21:375-395.
- Borgatti, S. P., M. G. Everett y L. C. Freeman. 1999. UCINET 5.0, ver. 1.00. Analytic Technologies, Natick, Massachusetts.
- Buzato, S., M. Sazima e I. Sazima. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32:824-841.
- Costanza, R., R. Arge, R. Groot, S. Farber y M. Grasso. 1997. The value of the world's ecosystem service and natural capital. *Nature* 368:734-737.
- de Queiroz, V. e I. Galarada. 2007. Interaction network and the relationships between bromeliads and hummingbirds in an area of secondary Atlantic rain forest in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 23:663-671.
- Díaz, S. A. 2003. Variación espacio-temporal en la relación colibrí-planta a escalas y niveles múltiples. Tesis, Departamento de Química y Biología, Universidad de las Américas-Puebla, Cholula. México. 35 p.
- Díaz-Castelazo, C., P. R. Guimarães Jr., P. Jordano, J. N. Thompson, R. J. Marquis y V. Rico-Gray. 2010. Changes of a mutualistic network over time: reanalysis over a 10-year period. *Ecology* 91:793-801.
- Díaz-Valenzuela, R. 2008. Análisis descriptivo del sistema colibrí-planta en tres niveles de las escalas espacial, temporal y en la jerarquía ecológica en un paisaje mexicano. Memoria para la obtención del diploma de estudios avanzados. Centro Iberoamericano de la Biodiversidad, Alicante. 60 p.
- Feinsinger, P. 1983. Coevolution and pollination. *In* Coevolution, D. Futuyma y M. Slatkin (eds.). Sinauer, Sunderland, Massachusetts. p. 282-310.
- Fisher, A. D. 2002. Determinación de la abundancia y distribución de los colibríes en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán durante el periodo primavera-verano. Tesis, Departamento de Química y Biología, Universidad de las Américas-Puebla. Cholula. 42 p.
- Fontaine, C., I. Dajoz, J. Meriguet y M. Loreau. 2006. Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *Plos Biol* 4: Doi 10.1371/journal.pbio.0040001.
- Futuyma, D. J. y M. Slatkin. 1983. Coevolution. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. 566 p.
- Guimarães, P. R. y P. Guimarães. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software* 21:1512-1513.
- Guimarães, P., V. Rico-Gray, S. F. Dos Reis y J. N. Thompson. 2006. Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B* 273:2041-2047.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129:257-677.
- Jordano, P., J. Bascompte y J. M. Olesen. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology letters* 6:69-81.
- Jordano, P., J. Bascompte y J. M. Olesen. 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. *In* Specialization and generalization in plant-pollinator interactions, N. M. Waser y J. Ollerton (eds.). University of Chicago Press, Illinois. p. 173-199.
- Kearns, C. A., D. W. Inouye y N. M. Waser. 1998. Endangered mutualism: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29:83-112.
- Lara, C. 2006. Temporal dynamics of flowers use by Hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* 13:23-29.
- Martínez-García, V. 2006. Interacciones colibrí-planta en tres tipos de vegetación de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztlán, Hidalgo, México. Tesis, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca. 58 p.
- Mauricio-López, E. 2005. Interacción colibrí-planta: variación espacial en un matorral xerófilo de Hidalgo, México. Tesis, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca. 59 p.
- Montoya, J. M., R. V. Solé y M. A. Rodríguez. 2001. La arquitectura de la naturaleza: complejidad y fragilidad en redes ecológicas. *Ecosistemas* 2:1-14.
- Olesen, J. M. y P. Jordano. 2002. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology* 83:2416-2424.
- Ollerton, J., R. Winfree y S. Tarrant. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals. *Oikos* 120:321-326.
- Ortiz-Pulido, R., V. Martínez-García y J. Bravo-Cadena. 2006. Colibríes, Reserva de la Barranca de Metztlán. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/ Dirección de la Reserva de la Barranca de Metztlán. Pachuca. 16 p.
- Ortiz-Pulido, R. y C. Lara. 2011. Is energy in nectar a good

- predictor of hummingbird activity at landscape level? *Italian Journal of Zoology* iFirst 1-5. Doi <http://dx.doi.org/10.1080/11250003.2011.602367>
- Pellmyr, O. 2002. Pollination by animals. *In* Plant-animal interactions, an evolutionary approach, C. M. Herrera y O. Pellmyr (eds.). Blackwell, Oxford. p. 157-184.
- Rico-Gray, V. 2006. El análisis de redes complejas y la conservación de la biodiversidad. *Cuadernos de Biodiversidad*. CIBIO, Universidad de Alicante 22:3-6.
- Snow, D. W. 1981. Coevolution of birds and plants. *In* The evolving biosphere. Part II. Coexistence and Coevolution, P. L. Forey (ed.). Cambridge University Press. p. 169-178.
- Thompson, J. N. 2006. Mutualistic webs of species. *Science* 312:372-373.
- Valle-Díaz, O. I. 2002. Distribución y abundancia de los colibríes (Apodiformes, Trochilidae) durante el periodo otoño-invierno, en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Tesis, Departamento de Química y Biología, Universidad de las Américas-Puebla. Cholula. 32 p.
- Wolf, L. K., G. F. Stiles y F. R. Hainsworth. 1976. Ecological organization of a tropical, highland Hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* 45:349-379.