



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
ECOLOGÍA

**Efecto de especies vegetales exóticas sobre la red de interacciones planta - colibrí en la
Zona Núcleo Poniente de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (Ciudad de
México, México)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ALEXIS JAVIER GALLEGOS CUEVAS

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
Facultad de Estudios Superiores Iztacala (UNAM)

COMITÉ TUTOR:

DRA. EK DEL VAL DE GORTARI
Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (UNAM)

DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ
Universidad Autónoma de Tlaxcala (UATX)

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, ESTADO DE MÉXICO, 2022



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

ECOLOGÍA

Efecto de especies vegetales exóticas sobre la red de interacciones planta - colibrí en la Zona Núcleo Poniente de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (Ciudad de México, México)

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ALEXIS JAVIER GALLEGOS CUEVAS

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
Facultad de Estudios Superiores Iztacala (UNAM)

COMITÉ TUTOR:

DRA. EK DEL VAL DE GORTARI
Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (UNAM)

DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ
Universidad Autónoma de Tlaxcala (UATX)

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, ESTADO DE MÉXICO, 2022

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

OFICIO CPCB/689/2022

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence

Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **16 de mayo de 2022** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **(Ecología)** del estudiante **GALLEGOS CUEVAS ALEXIS JAVIER** con número de cuenta **305107000** con la tesis titulada **“Efecto de especies vegetales exóticas sobre la red de interacciones planta-colibrí en la Zona Núcleo Poniente de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (Ciudad de México, México).”**, realizada bajo la dirección de la **DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
Vocal: DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR
Vocal: DR. DAVID ALEXANDER PRIETO TORRES
Vocal: DRA. LAURA EDITH NUÑEZ ROSAS
Secretario: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 05 de agosto de 2022

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiod.posgrado.unam.mx/>

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Este trabajo se realizó gracias al programa de Maestría en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Agradezco a las instituciones que contribuyeron con el financiamiento de esta tesis de maestría, en especial al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) No de CVU: 958966 y al programa UNAM-DGAPA-PAPIIT IN221920 por el apoyo brindado.

A la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, tutora principal del proyecto.

Agradezco a los miembros de mi comité tutor: Dra. Ek del Val de Gortari y Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mi padre José Alfonso Gallegos Martínez por su amor y crianza en un ambiente ideal. Por inculcarme la curiosidad, el deseo y libertad de luchar por una pasión. Gracias por tu comprensión y ser siempre un apoyo en este camino de la ciencia, algo extraño de encontrar. Gracias por ser tú.

A mi madre Rebeca Guadalupe Cuevas Echaide por toda su sabiduría, audacia y fuerza. Por todo su esfuerzo y amor en todo momento. Gracias por ser mi cómplice, mi consejera y una gran amiga. Gracias por estar siempre.

A Karen. Quien me ha brindado el mayor apoyo. Gracias por creer siempre en mí y ser mi sostén, por reconfortarme y alentarme. Gracias por estar presente en cada duro momento de la maestría. Gracias por todo chaparra.

A mi hermano Ponch por su amor, protección y cuidados desde pequeño. Gracias por ser un ejemplo de esfuerzo y esmero.

A mi hermano Misha por su compañía, amistad y complicidad. Gracias por brindarme siempre tu apoyo y enseñarme la importancia de la congruencia e integridad.

A mis sobrinos Diego y Ander, mis personas favoritas. Por ser como son, por ser mi mayor inspiración. Gracias por sus risas y pláticas. “Sepan que siempre podrán contar conmigo”.

A Lichis por estar presente desde que tengo recuerdo, por soportar mis celos y ser indudablemente mi familia.

A kore, por ser mi gran amigo. Por siempre alentarme y ser alguien tan particular. Por ser un ejemplo de necesidad e integridad. Agradezco tanto haber podido coincidir contigo.

A Galeno por todo su apoyo incondicional, tanto en lo académico como en lo personal. Sin duda alguna eres muy importante en mi vida “carnal”.

A Jona, con quien crecí desde pequeño y ha sido vital a cada día. A quien con orgullo le llamo “mi hermano”. Gracias por cada momento juntos.

A los miembros del laboratorio de ecología, UBIPRO, FES Iztacala: Carlos Soberanes, Ana Contreras, Francisco Alberto Rivera, y en especial, a Claudia Rodríguez, Víctor Manuel Velázquez y Ángel Aguilar, quienes sin su ayuda, esfuerzo, consejos y correcciones, este trabajo no hubiera sido posible. Les agradezco enormemente.

A cada uno de mis amigos, y en especial, a cada miembro de mi familia Gallegos-Cuevas quienes en todo momento me han brindado amor, aliento y comprensión. Gracias a cada uno de ustedes.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN	5
Interacción planta colibrí	6
Redes de interacción	7
El papel de las plantas exóticas en las redes de interacción	7
Estudios previos en la REPSA	8
HIPÓTESIS	9
PREDICCIONES	9
OBJETIVOS	9
Objetivo General	9
Objetivos Particulares	10
MÉTODOS	10
Zona de estudio	10
Sitio de muestreo	12
Trabajo de Campo	12
Curva de acumulación de especies	16
Análisis de redes	18
Análisis estadísticos	23
RESULTADOS	28
Riqueza y abundancia de colibríes	28
Fenología de las plantas	28
Cuantificación de néctar y oferta calórica	29
Curvas de acumulación de especies	32
Topología de la red de interacciones	32
Métricas de red a nivel de especie	36
Influencia del factor morfológico en las interacciones planta – colibrí	37
Análisis de regresión lineal múltiple	38
Evaluación de la relación de la temporalidad de floración de las especies de plantas con respecto a la frecuencia de visitas de los colibríes	38
Simulación de la extinción de especies de plantas	39
DISCUSIÓN	40

Comunidad de colibríes	40
Topología de la red	42
Métricas a nivel de especie	44
Comunidad de plantas	47
<i>Nicotiana glauca</i> y <i>Leonotis nepetifolia</i>, especies exóticas claves en la red de interacción ----	51
Métricas relacionadas con la robustez de la red, efectos de la simulación de la extinción de especies de plantas y conservación de las interacciones planta – colibrí	53
CONCLUSIONES	63
RECOMENDACIONES	65
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	66
ANEXOS	78

ÍNDICE DE TABLAS

- Tabla 1. Lista potencial de las plantas visitadas por los colibríes presentes en la REPSA. 13**
- Tabla 2. Número de flores totales por especie de plantas registradas mensualmente de octubre de 2019 a febrero de 2020. 31**
- Tabla 3. Volumen, calorías y porcentaje de azúcar disponible de las especies de plantas. 31**
- Tabla 4. Matriz cuantitativa de observaciones directas y cargas de polen de las especies de plantas y colibríes. 33**
- Tabla 5. Frecuencia de visitas de los colibríes a las flores de las especies nativas y exóticas. 36**

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Plano de la REPSA dentro de Ciudad Universitaria. 11
- Figura 2. Porcentaje de flores totales registrado por especie de planta. 29
- Figura 3. Gráfica de dispersión para los datos de la longitud promedio de la corola efectiva y el volumen promedio de néctar de las flores de cada una de las especies. 30
- Figura 4. Gráfica de dispersión para los datos de la longitud promedio de la corola efectiva y la concentración promedio de néctar de las flores de cada una de las especies. 30
- Figura 5. Curva de acumulación de especies de colibríes (A) y plantas (B). 32
- Figura 6. Red combinada (observaciones directas y cargas de polen) de las especies de plantas y colibríes de la Zona Núcleo Poniente. 34
- Figura 7. Distribución de la frecuencia ($P(K)$) de la red combinada de las especies de plantas y colibríes. 35
- Figura 8. Índice de asimetría de la red combinada de las especies de plantas y colibríes. 36
- Figura 9. Relación entre la longitud de los picos y la longitud de las corolas de las flores visitadas por los colibríes. 38
- Figura 10. Gráfica de dispersión para los datos de frecuencia de visitas de los colibríes y temporalidad de las flores de cada una de las especies. 39
- Figura 11. Patrón de extinción de las especies de plantas de manera aleatoria (A) y de manera sistemática (B). 39
- Figura 12. *Echeveria gibbiflora*. 57
- Figura 13. *Nicotiana glauca*. 58
- Figura 14. *Leonotis nepetifolia*. 59
- Figura 15. Vista polar del grano de polen de *Echeveria gibbiflora* a 100x. 82
- Figura 16. Vista polar del grano de *Leonotis nepetifolia* a 100x. 83
- Figura 17. Vista polar del grano de polen de *Bouvardia ternifolia* a 100x y 40x. 84
- Figura 18. Vista del grano de polen de *Nicotiana glauca* a 100x. 85

RESUMEN

La polinización es un proceso clave para el funcionamiento de los ecosistemas. Lamentablemente, la actual crisis ambiental y en particular, el impacto de la introducción de especies exóticas está afectando a las especies de plantas y polinizadores en todo el mundo. Por ello, profundizar en el estudio de la estructura y dinámica de las poblaciones de estos interactuantes, resulta crítico para contribuir a la conservación de estas especies y consecuentemente, de este importante servicio ecosistémico. Los colibríes (Aves: Trochilidae) y sus recursos vegetales interactúan construyendo redes de polinización, donde una especie de colibrí puede estar conectada con una o más especies de plantas (o viceversa). El estudio de las interacciones bióticas bajo el enfoque de redes permite la descripción de aspectos clave de la estructura y de propiedades que determinan la estabilidad de estos sistemas ecológicos.

En este trabajo se caracterizó y evaluó la red de interacciones planta-colibrí en la Zona Núcleo Poniente, perteneciente a la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Para ello, se utilizaron de manera conjunta observaciones de las visitas de colibríes a los recursos florales y sus cargas de polen. De esta manera, se determinó el papel de las especies de plantas nativas y exóticas con las que interactúan en la estructura y dinámica de la red. Aunado a estos análisis, se evaluó si las interacciones observadas se guían por asociaciones morfológicas entre las especies, así como el efecto de la fenología, la abundancia de flores producidas, y la cantidad y calidad del néctar en la frecuencia de visitas de las plantas utilizadas por los colibríes.

A partir de la información recopilada durante cinco meses de muestreos en campo, se registraron un total de 435 visitas entre de tres especies de colibríes y nueve especies de plantas, de las cuales tres son especies exóticas (*Nicotiana glauca*, *Leonotis nepetifolia* y *Aloe arborescens*). El análisis de la red de interacciones mostró que, de las 27 interacciones posibles, 19 fueron observadas, lo que corresponde a una alta conectancia. *Saucerottia beryllina* y *Cynanthus latirostris* son las especies de colibríes que interactuaron con un mayor número de especies vegetales y en mayor frecuencia, mientras que *N. glauca* fue la planta más visitada por los colibríes. Si bien, la red presentó heterogeneidad, no se observó una estructura anidada ni modular. Por ello, debido a la baja riqueza y poca selectividad de plantas y colibríes, esta red es considerada altamente generalizada. Asimismo, los análisis indicaron que las interacciones entre colibríes y plantas son asimétricas y débiles en general, siendo las plantas *Echeveria gibbiflora* (nativa), *N. glauca* (exótica) y el colibrí *S. beryllina* las especies centrales en la red. El estado exótico de las especies de plantas no tuvo efecto en las métricas específicas, por ello se asume que tanto las especies nativas como las exóticas son importantes para la estructura de la red en este sistema. Se determinó que las especies exóticas *N. glauca* y *L. nepetifolia* se han integrado fuertemente en la red existente representando un papel clave para la persistencia de la red y el mantenimiento de su estructura, cuya eliminación reduciría un importante recurso para los colibríes.

De hecho, se determinó que las especies exóticas son visitadas en mayor frecuencia que las plantas nativas. Por otra parte, los resultados mostraron que el uso de los recursos se basa en el uso generalista y no en relaciones especializadas guiadas por asociaciones morfológicas. Asimismo, se obtuvo que las plantas con alta frecuencia de visitas son aquellas cuyas fenologías son prolongadas y presentan mayores abundancias de flores. En este sentido, *N. glauca* y *L. nepetifolia* son dos de las tres especies con el mayor número de visitas registradas en este trabajo, lo cual nos indica que

la abundancia floral y en especial la fenología tienen un papel central en la estructura de las interacciones planta – colibrí en la Zona Núcleo Poniente.

Este estudio muestra que la red de plantas y colibríes en el área de estudio está abierta a la invasión, donde las especies exóticas *N. glauca* y *L. nepetifolia* desempeñan un papel clave y con gran influencia en la dinámica de la red. Estos resultados resaltan la importancia de conservar los remanentes de matorral xerófilo para garantizar la persistencia de colibríes y los servicios de polinización que brindan a las plantas nativas. Por último, proponemos la implementación de estrategias que contribuyan a la conservación de los colibríes incluyendo el enriquecimiento de sitios con plantas nativas atractivas para los colibríes.

ABSTRACT

Pollination is a key process in ecosystems. Unfortunately, the current environmental crisis and the impact of introducing exotic species affects plants and pollinators worldwide. Therefore, it is critical to focus on the study of the structure and dynamics of the populations of these interactors to contribute to the conservation of these species and consequently, of this important ecosystem service. The hummingbirds (Birds: Trochilidae) and their plant resources interact by building pollination networks, where a hummingbird species can be associated to one or more plant species (or viceversa). The study of biotic interactions using a network approach allows the description of key aspects of the structure and properties that determine the stability of these ecological systems.

In this work, the plant and hummingbird interactions network in the Zona Nuclear Poniente, belonging to the Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel was characterized and evaluated. Observations of hummingbird visits to floral resources and their pollen loads were used jointly to determine the role of native and exotic plants species with which they interact within the structure and dynamics of the network. Furthermore, it was evaluated whether the interactions observed are guided by morphological associations between the species, as well as the effect of phenology, the abundance of flowers produced, and the quantity and quality of the nectar on the frequency of visits to the plants used by the hummingbirds.

From the information collected during five months of sampling in the field, a total of 435 visits were recorded between three species of hummingbirds and nine species of plants, where three are exotic species (*Nicotiana glauca*, *Leonotis nepetifolia* and *Aloe arborescens*). The analysis of the interactions network showed that, of the 27 possible interactions, 19 were observed, which corresponds to a high connection. *Saucerottia beryllina* and *Cynanthus latirostris* are the species of hummingbirds that interacted with a greater number of plant species and in more frequency, while *N. glauca* was the plant most visited by the hummingbirds. Although the network presented heterogeneity, a nested or modular structure was not observed. Therefore, due to the low wealth and little selectivity of plants and hummingbirds, this network is considered highly generalized. Likewise, the analyzes indicated that the interactions between hummingbirds and plants are asymmetric and weak in general, being the plants *Echeveria gibbiflora* (native), *N. glauca* (exotic) and the hummingbird *S. beryllina* the central species in the network. The exotic state of plant species had no effect on specific metrics, so it is assumed that both native and exotic species are important for the structure of the network in this system. It was determined that exotic species *N. glauca* and *L. nepetifolia* have been strongly integrated into the existing network, representing a key role for the persistence of the network and the maintenance of their structure. Thus, their elimination would reduce an important resource for hummingbirds.

In fact, it was determined that exotic species are visited more frequently than native plants. Furthermore, the results showed that the use of resources is based on generalist use and not on specialized relationships guided by morphological associations. Likewise, it was obtained that the plants with a high frequency visits are the ones in which phenologies are prolonged and they have greater abundance of flowers. In this sense, *N. glauca* and *L. nepetifolia* are two of the three species with the largest number of visits registered in this work, which indicates that floral abundance and especially phenology have a central role in the structure of the plant - hummingbird interaction in the Zona Nuclear Poniente.

This study shows that the plants and hummingbirds network within the study area is open for invasion, where exotic species *N. glauca* and *L. nepetifolia* play a key role and with great influence on the dynamics of the network. These results highlight the importance of conserving the remnants of xerophilous shrubland to guarantee the persistence of hummingbirds and the pollination services that provide to native plants. Finally, we propose the implementation of strategies that contribute to the conservation of hummingbirds including the enrichment of sites with attractive native plants for hummingbirds.

INTRODUCCIÓN

La urbanización es un proceso que reemplaza los hábitats naturales preexistentes con la infraestructura necesaria para satisfacer las necesidades humanas (Mckinney 2006, MacGregor-Fors 2011). Este proceso ha sido relacionado con diversos componentes del cambio global, entre los que destacan la introducción de especies exóticas invasoras o potencialmente invasoras, el cambio de uso de suelo, cambios en los ciclos biogeoquímicos y el cambio climático (Grimm *et al.* 2008, Marzluff *et al.* 2008). Como consecuencia de lo anterior, la urbanización y sus procesos han sido identificados como uno de los factores antropogénicos más importantes que afectan actualmente a la biodiversidad (Czech *et al.* 2000, Mckinney 2002).

Hasta la primera mitad del siglo XX, la zona sur de la Ciudad de México había sido sometida a bajos niveles de uso urbano. Sin embargo, a partir de los años cincuenta la extensión urbana de la ciudad empezó a invadir terrenos agrícolas y naturales de esta área, debido a un aumento de la población de 3.5 millones a 13.8 millones de habitantes entre 1953 y 1980. Este acelerado crecimiento poblacional produjo consecuentemente una reducción de la superficie de las áreas verdes de 41.6 a 14.7 %, lo cual representó una tasa de pérdida de 3.5 % anual (Cano-Santana *et al.* 2006). En la Ciudad de México la mayoría de las áreas naturales protegidas se encuentran en el sur de la ciudad (Vargas 1997). Una de estas zonas de conservación bien delimitadas es el Pedregal de San Ángel que tiene una extensión aproximada de 80 Km², con un sustrato basáltico producto de la erupción del Xitle, ocurrida hace unos 1670 ± 35 años (Lot y Cano-Santana 2009). No obstante, como la mayoría de las zonas de vegetación natural de la Ciudad de México, el Pedregal ha sufrido una pérdida considerable desde la década de los cincuenta del siglo pasado, que de acuerdo con fotos aéreas recientes representa el 70 % (Cano-Santana *et al.* 2006). Este cambio de uso de suelo ha afectado la protección del palo loco (*Phitocaulum praecox*), de las 4000 ha originalmente cubiertas sólo 6 % está protegido actualmente (Cano-Santana *et al.* 2006).

La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) al encontrarse dentro de Ciudad Universitaria, tuvo ciertas ventajas y desventajas. Entre las ventajas podemos destacar el interés que despertó para la comunidad científica el conservar este fragmento de pedregal; declarándose en 1983 como zona inafectable con una extensión de 124.5 ha, las cuales en la actualidad han aumentado a 237.3 ha (Castillo-Argüero *et al.* 2007). Sin embargo, esto no evitó la influencia de las construcciones de avenidas, edificios y casas aledañas, lo cual con el tiempo formó pequeñas islas de vegetación en medio de la infraestructura de una universidad que sigue en crecimiento y de una

ciudad que concentra una población en aumento que demanda cada vez más servicios en todos los aspectos, uno de ellos, los ecosistémicos. De hecho, los cambios en el uso y cobertura del terreno, así como las invasiones biológicas, componentes del Cambio Ambiental Global (CAG) son fenómenos observados en la REPSA como parte de las mayores amenazas para la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas (del Val y Boege 2012).

La mayoría de los estudios que analizan las consecuencias biológicas de los CAG antropogénicos se han concentrado en impactos a nivel autoecológicos (cambios fisiológicos), en procesos biogeoquímicos o en la diversidad biológica de las comunidades (cambios en la riqueza o abundancia de especies) (del Val y Boege 2012). En contraste, muy poco se ha trabajado en evaluar las consecuencias del impacto antropogénico sobre las interacciones bióticas, en particular las interacciones planta-animal (mutualismo o antagonismo). No obstante, este interés se ha incrementado en los últimos años (del Val y Boege 2012) debido a que, entre las relaciones mutualistas, el proceso de polinización animal es el más estudiado (Olesen y Jordano 2002), por ser uno de los servicios esenciales que los ecosistemas proporcionan indirectamente a la humanidad (Costanza *et al.* 1997, Kearns *et al.* 1998). Se calcula que la polinización del 70-90 % de las angiospermas (plantas con flores) la llevan a cabo animales (Kearns *et al.* 1998, Fontaine *et al.* 2006, Ollerton *et al.* 2011). En este proceso, las aves participan de manera importante, estimándose que cerca del 10-15 % de todas las angiospermas en una comunidad son polinizadas por este grupo (Feinsinger 1983, Buzato *et al.* 2000).

Desgraciadamente, se predice que la reducción y fragmentación del hábitat natural con el subsiguiente aislamiento y contracción del tamaño de las poblaciones tendrá consecuencias negativas en los polinizadores, en la reproducción de plantas y en la estructura y diversidad genética de las especies de plantas (Cascante *et al.* 2002, Fuchs *et al.* 2003).

Interacción planta colibrí

La interacción planta - colibrí es una relación que implica adaptaciones desde el punto de vista de la planta al tener un vector de polen óptimo, y desde el punto de vista del colibrí al tener una fuente de néctar óptima (Stiles 2000). Por lo anterior, se ha sugerido que las comunidades de colibríes y flores particulares exhiben patrones de morfología y fenología que reflejan adaptaciones evolutivas, relacionadas con interacciones competitivas entre las especies de cada grupo, e interacciones mutualistas estrechas entre las aves y flores polinizadas por ellas (Gutiérrez 2005, Mitchell *et al.* 2009). De tal manera, los colibríes (Aves: Trochilidae) son un interesante modelo para estudiar una

red de interacción incluyendo especies de plantas, tanto nativas como exóticas, y el efecto de estas últimas sobre la estructura de la red.

Redes de interacción

El uso de redes de interacción es un enfoque relativamente reciente para estudiar las relaciones entre plantas y polinizadores a escala de comunidades (Bascompte 2009). Esta aproximación asume que las relaciones no se restringen a pares independientes, sino que, en general, intervienen decenas o incluso cientos de especies, formando una compleja red que moldea la arquitectura de la biodiversidad. Esto parte de la idea de que la dinámica de una comunidad depende en gran medida de la manera en que las especies interactúan (Jordano *et al.* 2006, Bascompte 2009).

Las redes mutualistas de interacción permiten la caracterización gráfica de los enlaces que representan las interacciones y proveen una visualización de los patrones de la red (Bascompte y Jordano 2007, Bascompte 2009, Medel *et al.* 2009).

Independientemente del mutualismo estudiado (polinización o dispersión de semillas), de la localidad geográfica y el número de especies que componen la comunidad, todas las redes mutualistas presentan un patrón común: a) son heterogéneas; b) anidadas y c) basadas en dependencias débiles y asimétricas entre las especies interactuantes (Bascompte y Jordano 2007, Bascompte 2009, Medel *et al.* 2009). Estos patrones de red desempeñan un papel muy importante para la persistencia de las especies y, por tanto, constituyen la arquitectura de la biodiversidad, permitiendo que un mayor número de especies generalistas y especialistas puedan coexistir en determinado lugar y tiempo (Bascompte y Jordano 2007).

El papel de las plantas exóticas en las redes de interacción

El estudio de redes tiene el potencial de mostrar la importancia de procesos ecológicos, evolutivos y estocásticos en la estructuración de las comunidades de plantas y polinizadores (Bascompte y Jordano 2007). De igual manera, permite responder cuestiones sobre el CAG, especies en riesgo o incluso simular la eliminación aleatoria y selectiva de las especies más conectadas para conocer su efecto sobre las demás especies que componen la red (Bascompte y Jordano 2007, Bascompte 2009, Medel *et al.* 2009).

Varios estudios han utilizado este enfoque para investigar el papel de las plantas exóticas en las comunidades (Memmott y Waser 2002, Olesen y Jordano 2002, Aizen *et al.* 2008, Albrecht *et al.* 2014, Stouffer *et al.* 2014, Traveset y Richardson 2014), describiendo la capacidad de las plantas

exóticas para establecerse, y su efecto sobre la polinización de las plantas nativas en relación con los rasgos florales y del contexto de la comunidad. Las plantas exóticas pueden competir por los polinizadores y disminuir el estado físico de las plantas nativas, por ejemplo, al ofrecer mayores cantidades de recompensas florales y, por lo tanto, disminuir el atractivo de las flores nativas (Chittka y Schurkens 2001, Morales y Traveset 2009). Por el contrario, las plantas exóticas también podrían beneficiar a las plantas nativas al aumentar la disponibilidad general de los recursos florales, lo que aumenta la abundancia y la actividad del polinizador en las plantas nativas (Lopezaraiza-Mikel *et al.* 2007, Bartomeus *et al.* 2008).

Sin embargo, la mayoría de estos estudios consisten predominantemente en especies de insectos (Aizen *et al.* 2008, Bartomeus *et al.* 2008), o se centran en comunidades isleñas donde el impacto de las especies invasoras podría ser más severo (Olesen y Jordano 2002, Traveset *et al.* 2013, Traveset y Richardson 2014). En este sentido, dada esta creciente preocupación sobre los efectos de las especies exóticas en los ecosistemas, el estudiar a nivel comunitario el papel de las plantas exóticas y su interacción con colibríes, el grupo funcionalmente más especializado de aves, proporcionaría nuevos conocimientos sobre sus posibles amenazas a la biodiversidad.

Estudios previos en la REPSA

El primer antecedente sobre las especies de colibríes y sus plantas en la REPSA fue el estudio realizado por Morales (1990). Este trabajo reportó las interacciones entre plantas y colibríes a lo largo de un año, registrando cinco especies de plantas y seis de colibríes. La autora concluyó que planta exótica *Nicotiana glauca* fue la especie de planta más visitada, en tanto que el colibrí *Cynanthus latirostris* fue la especie más abundante y territorial. Posteriormente, Arizmendi *et al.* (1994) analizaron la interacción planta – colibrí en esta misma zona. Para la comunidad de plantas registraron 13 especies y para la comunidad de colibríes 10 (cinco residentes, dos visitantes en verano y tres visitantes en invierno). Los autores concluyen que las especies de colibríes se comportaron de manera generalista, en donde la especie de planta con el mayor número de visitas fue *N. glauca*.

Recientemente, Andrade (2016) realizó el primer análisis de interacción planta-colibrí en la Cantera Oriente. Registró tres especies de colibríes (dos residentes y una migratoria) y 15 especies de plantas. Las redes analizadas obtenidas en este trabajo fueron heterogéneas de acuerdo con lo esperado. Sin embargo, el ajuste de la distribución de las frecuencias a la ley de potencia indicó que las redes están incompletas. Además, el anidamiento no fue significativo. Estos resultados se

explican debido a la baja riqueza y abundancia de especies. Cabe mencionar que en la Reserva se presentan dos especies exóticas de plantas muy exitosas (*N. glauca* y *Leonotis nepetifolia*) que colonizaron el sistema hace mucho tiempo. Estas dos especies pueden estar cambiando drásticamente las conexiones naturales entre los polinizadores (Rodríguez-Flores *com. pers*).

Bajo este contexto, se espera que la red de interacción en el presente estudio se ajuste al patrón descrito para las redes mutualistas. Asimismo, con base a los antecedentes del papel de las plantas exóticas en las comunidades, al estudio por medio del enfoque de redes de interacción ponderadas y a las características de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, se plantea la siguiente hipótesis y predicciones.

HIPÓTESIS

Las especies de colibríes en la Zona Núcleo Poniente de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel tienen preferencia por las especies vegetales exóticas, y por consecuencia, presentan mayor influencia que las especies nativas en la red de interacciones.

PREDICCIONES

Si las especies de plantas exóticas ofrecen un mejor acople morfológico a los colibríes o una mayor cantidad de recompensas florales en relación con las especies de plantas nativas (debido a su mayor abundancia, mayor disponibilidad temporal de flores y/o mayor tasa de secreción de néctar), se espera que los colibríes mantengan un mayor número de interacciones con estas especies. Esto se verá reflejado en una mayor dependencia de los colibríes hacia dichas especies, en una mayor intensidad o fuerza de sus interacciones y en un comportamiento más generalista y central; cuya eliminación constituirá un grave peligro para la estructura de la red de interacciones. Respectivamente, se espera una reducción del número de interacciones entre los colibríes y las especies de plantas nativas.

OBJETIVOS

Objetivo General: Describir las principales características de la red de interacciones planta colibrí en la Zona Núcleo Poniente, evaluando el papel de las especies de plantas exóticas y nativas en su estructura.

Objetivos Particulares

- Determinar las especies de plantas y colibríes que componen la red de interacciones.
- Estimar la abundancia de las especies de colibríes.
- Describir la fenología de las plantas visitadas por los colibríes, y estimar la disponibilidad y abundancia de los recursos florales presentes en la zona de estudio.
- Evaluar las métricas para las especies de plantas y colibríes en la red de interacciones.
- Determinar si las especies de colibríes presentan preferencia por las especies de plantas nativas o exóticas.
- Determinar la relación entre la morfología de los picos y las corolas de las especies interactuantes.
- Evaluar la relación entre las características del néctar y la longitud de la corola efectiva de las especies de plantas.
- Evaluar la relación entre la fenología, la abundancia floral, y la cantidad y calidad de néctar con la frecuencia de visitas de los colibríes.
- Simular y evaluar el efecto de la extinción de las especies de plantas nativas y exóticas en la estructura de la red de interacción planta – colibrí.

MÉTODOS

Zona de estudio

La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) (Figura 1) se ubica al suroeste de la Cuenca del Valle de México con una extensión total de 237.3 ha. Su posición geográfica relativa está dada por las coordenadas: 19°18'31'' - 19°19'17'' norte, 99°10'22'' - 99°11'52'' oeste, con una elevación que va desde los 2,270 a 2,349 msnm. Esta reserva se encuentra dentro de la Ciudad Universitaria de la Universidad Nacional Autónoma de México, en la alcaldía de Coyoacán de la Ciudad de México (Lot *et al.* 2012). Su clima es templado subhúmedo con un régimen de lluvias en verano de mayo a octubre (Cb(w1)w) y con una época de secas de noviembre a abril. La temperatura media anual es de 15.6°C y la precipitación media anual es de 833 mm (SEREPSA 2013). La vegetación predominante es matorral xerófilo de alta elevación de *Pittocaulon* (ex *Senecio*) *praecox* (Cav.) H. Rob y Brett (Asteraceae) (Rzedowski 1954) constituido predominantemente por un estrato herbáceo, uno arbustivo bien desarrollado y pocos elementos arbóreos (Valiente-Banuet y De Luna 1994).

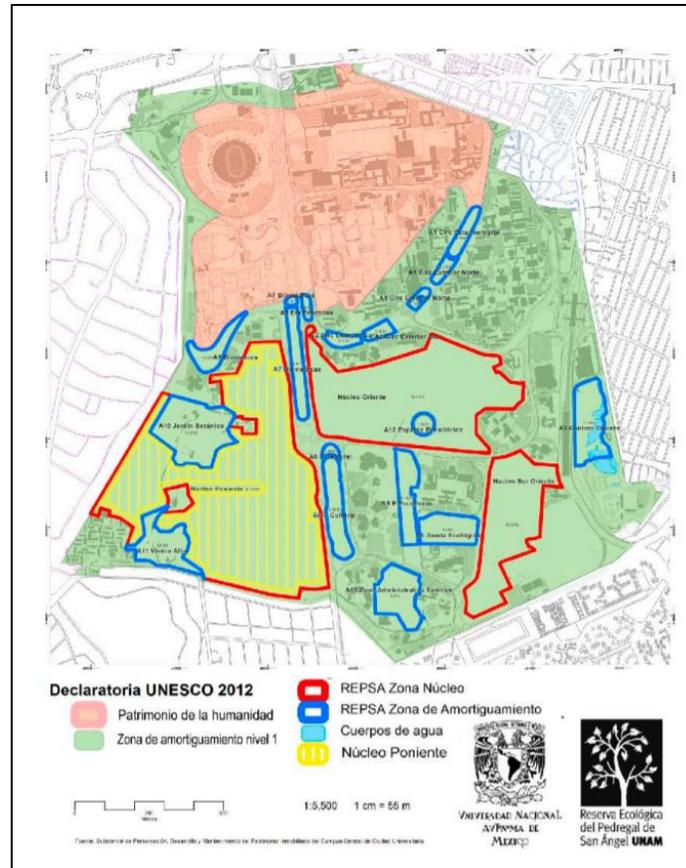


Figura 1. Plano de la REPSA dentro de Ciudad Universitaria. En verde se encuentra la zona de amortiguamiento nivel 1 del patrimonio mundial de la UNESCO, dentro de la cual se delimitan las zonas de amortiguamiento de la REPSA en azul y las zonas núcleo en rojo. La zona de estudio se remarca en color amarillo (Modificado de la SEREPSA 2013).

La REPSA es un importante refugio para poblaciones silvestres de animales y plantas debido a que salvaguarda algunos de los últimos fragmentos de un ecosistema natural único producido después de la erupción del volcán Xitle hace aproximadamente 2000 años y ahora conocido como el Pedregal de San Ángel (Rzedowski 1954, Álvarez-Romero *et al.* 2008, Castillo-Argüero *et al.* 2009). Aunque la Reserva cuenta con una extensión de apenas 237 ha, posee gran significado en términos de biodiversidad, que favorece la concentración de numerosas especies de flora y fauna, algunas de distribución única y que conforman una comunidad muy especial de matorral xerófilo (por ejemplo, *Pittocaulon praecox*) (Castillo-Argüero *et al.* 2009).

Desgraciadamente, debido al crecimiento continuo de asentamientos humanos, el pedregal quedó convertido en una reserva de carácter urbano. La REPSA cubre aproximadamente el 33 % de Ciudad Universitaria de la UNAM, y es un laboratorio vivo que merece ser estudiado y preservado por su valor biológico y los servicios ambientales que brinda (Castillo-Argüero *et al.* 2009).

Este porcentaje de la superficie total de la UNAM está dividido en 171 ha para las tres zonas núcleo y 66 ha para las 13 zonas de amortiguamiento (Lot y Cano-Santana 2009). Las zonas núcleo son áreas con un alto grado de conservación ya que no se permite el paso a transeúntes, se realizan jornadas de limpieza y están alejadas de las fuentes de perturbación para preservar su biodiversidad en la mayor medida posible. Por su parte, las zonas de amortiguamiento separan las zonas núcleo de las zonas exteriores de la Reserva, lo que permite mitigar el impacto antropogénico sobre estas (SEREPSA 2008).

Sitio de muestreo

La Zona Núcleo Poniente (ZNP) (Figura 1) tiene una superficie total de 0.94 km² que la ubica como la zona núcleo de mayor tamaño pues abarca casi el 40 % del total del área de las zonas núcleo. En esta zona, la vegetación predominantemente está representada por el matorral xerófilo (Lot y Cano-Santana 2009); sin embargo, las especies introducidas han ejercido una fuerte presión sobre este sitio, en parte, por circundar con las Zonas de Amortiguamiento del Jardín Botánico y del Vivero Alto, sitios donde prosperan especies exóticas en forma de agrupamientos densos. De tal manera, el estudio en la ZNP permitirá describir las principales características de la red de interacciones planta - colibrí incluyendo especies nativas y exóticas.

Trabajo de Campo

Se realizó durante cinco meses debido a la extensión del periodo de contingencia sanitaria COVID-19. El primer muestreo se realizó en el mes de octubre del 2019 y finalizaron en febrero del 2020.

Se llevó a cabo una recopilación de información sobre las especies de plantas que han sido registradas en la interacción planta – colibrí en la REPSA y en sitios cercanos al área de estudio (López 2007, Lara-Rodríguez *et al.* 2012) (Tabla 1) con la intención de presentar una lista potencial de especies que fue de ayuda para planificar los muestreos.

Tabla 1. Lista potencial de las plantas visitadas por los colibríes presentes en la REPSA.

FAMILIA	ESPECIE	FENOLOGÍA	DISTRIBUCIÓN	REFERENCIA
Agavaceae	<i>Agave stricta</i>	Florece de junio a noviembre	Nativa	Arizmendi <i>et al.</i> 1994
Agavaceae	<i>Agave sp.</i>			López 2007
Asparagaceae	<i>Manfreda brachystachya</i>	Florece de julio a septiembre	Nativa	Morales 1990, Arizmendi <i>et al.</i> 1994, Búrquez <i>et al.</i> 1994
Asparagaceae	<i>Agave macroacantha</i>	Florece de mayo a noviembre	Nativa	Arizmendi <i>et al.</i> 1994
Asteraceae	<i>Dahlia coccinea</i>	Florece de junio a octubre	Nativa	Castillo-Argüero 2009, Lot y Cano-Santana 2009, Vilchis 2018
Asteraceae	<i>Senecio sp.</i>		Nativa	López 2007
Bignoniaceae	<i>Jacaranda mimosifolia</i>	Florece de marzo a junio	Exótica	Andrade 2016
Bignoniaceae	<i>Tecoma stans</i>	Florece a mediados de junio hasta septiembre	Nativa	Lara-Rodríguez <i>et al.</i> 2012
Bromeliaceae	<i>Tillandsia sp.</i>	Florece en mayo y junio	Nativa	Arizmendi <i>et al.</i> 1994
Cactaceae	<i>Cephalocereus columna-trajani</i>	Florece de marzo a junio	Exótica	Arizmendi <i>et al.</i> 1994
Cactaceae	<i>Opuntia robusta</i>	x	Exótica	Castillo-Argüero 2009, Lot y Cano-Santana 2009, Vilchis 2018
Cactaceae	<i>Opuntia tomentosa</i>	Florece en mayo y junio	Nativa	Castillo-Argüero 2009, Lot y Cano-Santana 2009, Vilchis 2018
Cactaceae	<i>Opuntia sarca</i>	x	Nativa	Castillo-Argüero 2009, Lot y Cano-Santana 2009, Vilchis 2018
Cactaceae	<i>Opuntia rzedowskii</i>	x	Nativa	Castillo-Argüero 2009, Lot y Cano-Santana 2009, Vilchis 2018
Cactaceae	<i>Opuntia streptacantha</i>	Florece en junio y julio	Nativa	Castillo-Argüero 2009, Lot y Cano-Santana 2009, Vilchis 2018
Cleomaceae	<i>Polanisia uniglandulosa</i>	Florece de junio a septiembre	Nativa	Arizmendi <i>et al.</i> 1994
Convolvulaceae	<i>Ipomoea purpurea</i>	Florece de julio a octubre	Nativa	Andrade 2016
Crassulaceae	<i>Echeveria gibbiflora</i>	Florece de noviembre a febrero	Nativa	Morales 1990, Arizmendi <i>et al.</i> 1994, Lot y Cano-Santana 2009, Andrade 2016
Crassulaceae	<i>Echeveria mucronata</i>	Florece de noviembre a febrero	Nativa	Rojo y Rodríguez 2002
Crassulaceae	<i>Sedum oxypetalum</i>	Florece de junio a octubre	Nativa	Rojo y Rodríguez 2002
Crassulaceae	<i>Echeveria coccinea</i>	x	Nativa	Castillo-Argüero 2009, Lot y Cano-Santana 2009, Vilchis 2018
Fabaceae	<i>Calliandra grandiflora</i>	Florece de julio a diciembre	Nativa	Arizmendi <i>et al.</i> 1994
Fabaceae	<i>Erythrina coralloides</i>	Florece de enero a mayo y en octubre y noviembre	Exótica	Arizmendi <i>et al.</i> 1994, Andrade 2016
Hydrophyllaceae	<i>Wigandia urens</i>	Florece de diciembre a mayo	Nativa	Andrade 2016, Vilchis 2018
Iridaceae	<i>Tigridia pavonia</i>	Florece de septiembre a noviembre	Nativa	Lot y Cano-Santana 2009
Lamiaceae	<i>Leonotis nepetifolia</i>	Florece de febrero a junio	Exótica	Morales 1990, Arizmendi <i>et al.</i> 1994, Andrade 2016, Vilchis 2018
Lamiaceae	<i>Salvia mexicana</i>	Florece de agosto a noviembre	Nativa	Castillo-Argüero 2009, Lot y Cano-Santana 2009, Vilchis 2018
Lamiaceae	<i>Salvia elegans</i>	Florece de julio a septiembre	Nativa	López 2007
Lamiaceae	<i>Salvia fulgens</i>	Florece en marzo y mayo	Nativa	López 2007
Myrtaceae	<i>Callistemon citrinus</i>	Florece de enero a mayo y de septiembre a noviembre	Exótica	Arizmendi <i>et al.</i> 1994, Andrade 2016
Myrtaceae	<i>Eucalyptus globulus</i>	Florece en marzo y noviembre	Exótica	Andrade 2016
Nyctaginaceae	<i>Bougainvillea glabra</i>	Florece de junio a noviembre	Exótica	Andrade 2016
Nyctaginaceae	<i>Mirabilis jalapa</i>	Florece de julio a septiembre	Nativa	Búrquez <i>et al.</i> 1994
Orchidaceae	<i>Dichromanthus aurantiacus</i>	Florece en julio	Nativa	Lot y Cano-Santana 2009
Orchidaceae	<i>Dichromanthus cinnabarinus</i>	Florece en julio	Nativa	Lot y Cano-Santana 2009
Orobanchaceae	<i>Castilleja tenuiflora</i>	Durante todo el año	Nativa	López 2007
Plantaginaceae	<i>Penstemon roseus</i>	x	Nativa	Castillo-Argüero 2009, Lot y Cano-Santana 2009, Vilchis 2018
Polemoniaceae	<i>Loeselia mexicana</i>	Florece de septiembre a febrero	Nativa	López 2007
Proteaceae	<i>Grevillea robusta</i>	Florece de junio a noviembre	Exótica	Andrade 2016
Rubiaceae	<i>Bouvardia ternifolia</i>	Florece de julio a septiembre	Nativa	Morales 1990, Arizmendi <i>et al.</i> 1994, Andrade 2016
Salicaceae	<i>Salix babylonica</i>	Florece en junio y octubre	Exótica	Andrade 2016
Scrophulariaceae	<i>Buddleja cordata</i>	Florece a partir de agosto hasta marzo	Nativa	Castillo-Argüero 2009, Lot y Cano-Santana 2009, Vilchis 2018
Solanaceae	<i>Nicotiana glauca</i>	Florece de julio a octubre	Exótica	Morales 1990, Arizmendi <i>et al.</i> 1994, Andrade 2016
Solanaceae	<i>Cestrum anagyris</i>	x	Nativa	López 2007
Tropaeolaceae	<i>Tropaeolum majus</i>	Florece en enero y septiembre	Exótica	Andrade 2016

El reconocimiento de las especies como pertenecientes a las categorías de especie nativa y exótica se basó en la información proporcionada por Espinosa-García y Sarukhán (1997), Villaseñor y Espinosa-García (1998), Rzedowski y Rzedowski (2001), Rojo y Rodríguez 2002, Villaseñor *et al.* (2002) y Castillo-Argüero *et al.* (2007).

Debido al mosaico topográfico presente en el área de estudio, es posible encontrar distintas condiciones microclimáticas que permiten el establecimiento de una gran cantidad de especies con diferentes requerimientos ambientales (Rzedowski 1954, Álvarez *et al.* 1982). Por ello, se tomaron en cuenta todas las condiciones ambientales en el muestreo incluyendo hondonadas, hoyos, grietas, planos, etc.

Censos de colibríes

Se establecieron cuatro transectos de 100 m de largo por 5 m a cada lado del camino, dejando una separación entre transectos de al menos 100 m. De esta manera se evitó el traslape entre transectos de conteo y manteniendo al mismo tiempo una distancia estadísticamente independiente (Reynolds *et al.* 1980, Hutto 1986). Para el establecimiento de los transectos se utilizaron los cuatro senderos existentes en el sitio de estudio y la evaluación previa de la fenología del área. Se utilizó este método debido a que es un enfoque eficiente para cubrir mayor área (incluyendo sitios abiertos) que se puede utilizar en cualquier época del año (Emlen 1971, Reynolds *et al.* 1980, Bojorques y López-Mata 2005).

Los censos se realizaron mensualmente de las 7:00 AM a las 12:00 PM, dadas las recomendaciones de Emlen (1971) y Ralph *et al.* (1994), sumando un total de 25 horas a lo largo del estudio.

Durante cada muestreo se registró el nombre y número de individuos de las especies observadas y/o escuchadas dentro de cada transecto. Para calcular la abundancia relativa total de las especies de colibríes se dividió el número de individuos observados por especie entre el número de individuos registrados en los cinco meses de muestreo. De manera complementaria para estimar la abundancia de los colibríes se realizó mensualmente la captura de colibríes mediante tres redes de niebla de 12 x 3 metros (luz de malla de 25 mm) distribuidas en lugares cercanos a los parches florales, siguiendo las recomendaciones de Ralph *et al.* (1994), durante seis horas iniciando a las 7:00 AM. La abundancia relativa total se calculó con la suma de las capturas de los individuos por especie entre el número de individuos registrados en los cinco meses de muestreo, sumando un total de 90 horas a lo largo del estudio.

Fenología y abundancia de los recursos florales

Se realizaron visitas mensuales dentro de los cuatro transectos antes mencionados para contabilizar el total de las flores abiertas por especie que fueron visitadas por los colibríes. Esto incluyó a aquellas

especies que presentaron o no síndrome ornitófilo (corona tubular, colores llamativos y presencia de néctar como recompensa) (Tabla 1).

Cuantificación de néctar y oferta calórica

Para cuantificar el néctar acumulado, durante 24 horas se excluyeron las flores de dichas especies de plantas por medio de bolsas de tul, tomando al azar de 10 a 15 flores por especie ubicadas dentro de los parches florales contiguos a los transectos. Las bolsas se colocaron un día antes de la medición con el propósito de protegerlas de cualquier visita.

El néctar se extrajo de las flores por medio de tubos capilares calibrados (Kearns 1993). Una vez extraído el néctar, se midió el volumen en milímetros y se utilizó una regla de tres simple para transformarlo a microlitros (μl). Para cuantificar la concentración de azúcar se empleó un refractómetro manual de campo. La aportación calórica contenida en el néctar se estimó siguiendo la equivalencia usada por Wolf *et al.* (1976), en la que el valor calórico de la sacarosa a 1_M es igual a $1.35 \text{ cal}/\mu\text{l}$.

Posteriormente con la lectura obtenida del refractómetro y utilizando tablas de conversión para transformar el porcentaje de azúcar (g de azúcar/ g solución) a g de azúcar/L néctar (Kearns 1993) se obtuvo la molaridad del néctar obtenido de las flores y por consiguiente las calorías contenidas en él.

Por último, de cada especie vegetal, se registraron los datos de la longitud total y efectiva de la corola (Gutiérrez 2005) de por lo menos diez flores, así como el color de la flor. Las medidas por flor se tomaron por medio de un vernier.

Registro de las interacciones entre plantas y colibríes

Se utilizó la técnica descrita por Emlen (1971), modificada por Ortíz-Pulido y Díaz (2001), la cual consiste en buscar a estas aves a lo largo de trayectos, observando con mayor atención las agrupaciones de plantas con flores características de ser visitadas por colibríes en el sitio de estudio (Tabla 1). Estas observaciones se llevaron a cabo de las 7:00 AM a las 12:00 PM, dadas las recomendaciones de Emlen (1971) y Ralph *et al.* (1994) por ser el horario de mayor actividad de la comunidad de aves, sumando un total de 25 horas a lo largo del estudio. El orden y la hora en que se recorrieron los cuatro senderos existentes en el área de estudio se alternaron para evitar un sesgo.

Los datos registrados en cada recorrido fueron: las especies de colibríes, el número de individuos observados, la especie de planta visitada y el número de flores con las que interactuaron. Se consideró que una especie de colibrí establece una interacción con una planta cuando el colibrí introdujo el pico dentro de la corola de la flor. Para identificar a las especies de plantas se usó la guía ilustrada de la vegetación de la REPSA (Castillo-Argüero *et al.* 2007) y para la identificación de las especies de colibríes la guía ilustrada de Arizmendi y Berlanga (2014).

Cargas de polen

Como complemento a los registros por observación de plantas visitadas por los colibríes, dado que sus hábitos de forrajeo reales de las aves pueden no estar a la vista del observador en campo (Rodríguez-Flores y Stiles 2005), mensualmente se tomaron cargas de polen de los colibríes capturados por medio de las redes de niebla, mediante la técnica de gelatina glicerizada coloreada de fucsina (Beattie 1971). Por medio del frotamiento de trozos de gelatina glicerizada (Erdtman 1986) se colectó una sola muestra por cada colibrí, tomando en cuenta el pico, corona, barbilla y garganta, ya que estas son las zonas del cuerpo que tienen contacto con las anteras de las flores que visitan. De los colibríes capturados se tomaron los siguientes datos: hora de captura, especie, sexo, y medidas corporales convencionales (tamaño de pico y peso). Una vez tomados los datos, los individuos fueron liberados.

Cada muestra fue montada en placas de vidrio para su observación al microscopio, teniendo como medio de montaje gelatina glicerizada coloreada de fucsina. Por otro lado, en el área de estudio y sus alrededores, se colectaron granos de polen de las especies de plantas con posibilidad de ser utilizadas por los colibríes. Los granos de polen fueron fotografiados al microscopio de tal manera que se obtuvo un registro de las especies de plantas presentes en la zona y así mismo este sirvió como referencia para la identificación del polen encontrado en los colibríes, el cual también fue fotografiado para su identificación y comparación con atlas polínicos. Estos registros fotográficos constituyen una base de referencia para futuros estudios. La toma de fotografías e identificación del polen fue realizada en el laboratorio de microscopía de la FES Iztacala.

Curva de acumulación de especies

Para evaluar la calidad del muestreo respecto a la riqueza de especies de colibríes y plantas se utilizó la ecuación de Clench. Esta función de acumulación de especies ha demostrado un buen ajuste en la mayoría de las situaciones reales y para la mayoría de los taxones (Moreno y Halfpeter 2000) al dar

fiabilidad a un inventario y extrapolar el número de especies observado para estimar el posible total de especies presentes en una zona de estudio (Jiménez-Valverde y Hortal 2000).

Para elaborar las curvas de las especies de plantas y colibríes se crearon dos matrices de datos con las abundancias de las especies, donde las filas representaron las especies y las columnas las unidades de esfuerzo de muestreo (días). La base de datos se cargó en el programa Estimates 9.1.0 (Colwell 2013) que utiliza un algoritmo de aleatorización de 100 remuestreos con remplazamiento para obtener un promedio estadístico de adición de especies observadas (Sobs) con el aumento en el esfuerzo de muestreo. De esta manera, se elimina el posible efecto que tendría el orden en el que se añaden las muestras a las curvas (Colwell y Coddington 1994). Una vez obtenido el promedio, se utilizaron las columnas de los días de muestreo y del estimador Sobs Mao Tau, que es el promedio de especies acumuladas para cada intensidad de muestreo con base a los datos empíricos (Colwell *et al.* 2004).

Estos resultados se exportaron al programa Statistica 6.0 (StatSoft 1997) para realizar el ajuste de las funciones mediante la estimación no lineal con el algoritmo de simplex y Quasi-Newton que se basa en procedimientos geométricos que minimizan el error en el ajuste del modelo de los datos observados. Adicionalmente, se introdujo la ecuación de Clench ($S_n = a \cdot n / (1 + b \cdot n)$) para obtener los datos de los valores predichos y observados, con estos dos valores se generó la curva de acumulación de especies. Además, se obtuvo la siguiente información:

a: Tasa de incremento de nuevas especies al comienzo del inventario.

b: Parámetro relacionado con la forma de la curva.

R²: Medida descriptiva de la proporción de varianza explicada por la función; sus valores van de 0 a 1. Un R² cercano a 1 indica un buen ajuste del modelo a los datos.

Asíntota de la curva: Número total de especies predicho que se calcula como a/b .

Por último, para obtener el porcentaje de especies registradas se dividió el valor observado entre el predicho por la asíntota, así se determinó si los muestreos fueron lo suficientemente exhaustivos. La calidad de los inventarios se obtuvo calculando la pendiente al final de la curva, cuando la pendiente es menor de 0.1 nos indica que hemos logrado un inventario completo y fiable (Jiménez-Valverde y Hortal 2000).

Análisis de redes

Conformación de las matrices de interacción

Con la información obtenida de las visitas de los colibríes a las plantas se elaboraron dos tipos de matrices:

- a) proveniente de la observación directa de la interacción entre planta - colibrí (visitas de un colibrí a las flores de una especie de planta), y
- b) proveniente del análisis de polen acarreado por los colibríes (número de individuos de colibríes que acarrearán cada especie de polen).

Con la información de visitas de los colibríes a las plantas (determinadas por observación directa y por muestras de polen) se elaboró una matriz combinada en la que se denotó las interacciones de cada planta con cada colibrí con el dato de frecuencia de visita (red ponderada) en las casillas. En las filas se representaron las especies de plantas y en las columnas las de colibríes con las que cada una interactúa. Si hay interacción entre el colibrí y la planta, en la casilla correspondiente irá el valor de frecuencia de visitas y cuando no hay interacción, cero ($a_{ij} = 0$) (Medel *et al.* 2007). Así mismo, esta red cuantitativa fue convertida a binaria (presencia – ausencia de la interacción 1 – 0) para los análisis que así lo requerían.

Para la matriz cuantitativa se registró el número total de visitas por flor para cada especie. Para hacer esto, las observaciones y las cargas de polen se tomaron juntas, suponiendo que: 1) para cada muestra de carga de polen, independientemente del número de granos de polen de cada especie, se asumió sólo una visita del colibrí a cada una de estas especies, y 2) cada vez que un colibrí visitó una especie de planta, se registró la cantidad de flores que el colibrí visitó en el mismo turno.

Análisis de la red mutualista de interacción

Empleando el paquete bipartite del software R (R Development Core Team 2011, Dormann *et al.* 2008, 2009, Dormann 2011) se realizaron análisis de las métricas para describir la estructura de la red mutualista de interacción (nivel de red). Asimismo, se obtuvieron métricas para establecer el papel que ocupan las especies dentro de la red (nivel de especies). Las métricas usadas a nivel de la red fueron: grado, conectancia, especialización de la red (H_2'), heterogeneidad, modularidad y anidamiento, esta última fue analizada con el software Aninhado (Guimarães y Guimarães 2006).

Para la descripción de la red a nivel de las especies se calcularon las siguientes métricas: fuerza de las especies, asimetría, índice de especialización (d') y análisis de centro – periferia.

En particular para cada una de las métricas, el grado (k) describe el número de especies a las que una especie está relacionada (Jordano 1987). Una matriz de interacciones R tiene I interacciones y k_i o k_j interacciones por cada especie animal o planta, respectivamente. Estos valores de k_i o k_j interacciones/especie se denominan el grado de cada nodo y en las matrices de interacción planta – animal indican la generalización o especialización de cada especie (Jordano *et al.* 2007). La conectancia es la proporción de interacciones entre plantas y polinizadores de la red, y corresponde a las interacciones registradas respecto al total de interacciones potenciales. Para obtener la conectancia se calculó $C = I / (P * A)$, donde I es el número de interacciones observadas, P el número de especies de plantas y A el número de especies animales (polinizadores) (Jordano 1987), donde los valores cercanos a uno se traducen en conectancia perfecta (Dunne *et al.* 2002).

El anidamiento y la modularidad son consideradas las propiedades estructurales más importantes de las redes (Bascompte y Jordano 2007). El anidamiento (*nestedness*) es definido como la existencia de un núcleo pequeño de plantas y animales generalistas que interactúan entre si acaparando una fracción elevada de interacciones totales. Ocurre cuando las especies generalistas interactúan principalmente entre ellas, mientras que las especialistas interactúan solo con las generalistas (Bascompte y Jordano 2008, Jordano *et al.* 2009). Este parámetro estructural de las redes tiene como componentes a la heterogeneidad y la asimetría. Por otra parte, la modularidad o compartimentalización se refiere a cuando en las redes existen grupos de nodos que interactúan más intensamente entre ellos que con otras especies de la red (Jordano *et al.* 2009).

Se estimó la anidación de la matriz utilizando una métrica de anidamiento no ponderada basada en la superposición y el relleno decreciente (NODF) (Nakagawa y Schielzeth 2013). Las redes perfectamente anidadas tienen valores altos de NODF, en donde 0 indica una matriz compartimentada y 100 una matriz perfectamente anidada (Nakagawa y Schielzeth 2013).

Para determinar si los valores de anidamiento de las matrices originales son más altos que por matrices generadas al azar, se compararon contra 1000 réplicas de los modelos nulos: ER = las presencias están asignadas aleatoriamente a cualquier celda de la matriz y CE = la probabilidad de que una celda $_{ij}$ muestre una presencia es $\left(\frac{P_i}{C} + \frac{P_j}{F}\right) / 2$, en la cual P_i es el número de interacciones

de la planta, P_j es el número de interacciones del colibrí, C es el número de especies de colibríes y F es el número de especies de plantas. Para el análisis se utilizó el programa ANINHADO (Guimarães y Guimarães 2006).

La modularidad se estimó través del índice de modularidad que nos permitió medir el grado en que la red se organizó o no en módulos definidos (Olesen *et al.* 2007), mediante la función “computeModules” del programa R (R Development Core Team 2011).

Para identificar cuáles fueron las especies generalistas y especialistas se calculó el número de interacciones por especies o grado (k) y para determinar cómo se distribuyeron los enlaces en las especies se midió la distribución de la frecuencia $P(k)$, para lo cual se utilizaron los datos de la matriz binaria. Los datos originales se ajustaron a tres tipos de distribuciones teóricas: ley de potencia ($P(k) \propto k^{-\gamma}$), ley de potencia truncada ($P(k) \propto k^{-\gamma} e^{-k/k_c}$) y exponencial ($P(k) \propto k^{-k}$), donde α es el parámetro de escalamiento a ajustar y k_c es el valor crítico donde $P(k)$ decae de manera exponencial (Jordano *et al.* 2006). La distribución exponencial se caracteriza por ser una distribución de escala única; es decir, que un único valor describe la distribución, la media de los enlaces sobre los nodos. Mientras que la distribución ley de potencia y ley de potencia trunca no presentan un único valor de escala, y por eso se denominan de escala libre y escala amplia respectivamente (Jordano *et al.* 2006). Para cada distribución se calculó el Criterio de Información Aikake (AIC) teniendo en cuenta que el valor más bajo es el que mejor representa la distribución original de los datos de la matriz. Las pruebas estadísticas para las distribuciones y los valores de AIC se realizaron utilizando los paquetes brainwaver y waveslim del programa R (R Development Core Team 2011).

Adicionalmente, se obtuvo la especialización a nivel de red (H_2'). H_2' es un índice diseñado para medir la especialización de toda la red para matrices de interacción cuantitativas. Este describe cómo las especies restringen sus interacciones con respecto a las esperadas aleatoriamente en función de la disponibilidad de socios (Blüthgen *et al.* 2006) cuyo valor va de 0 (indica no especialización, donde todas las especies interactúan con los mismos compañeros) a 1 (indicativo de especialización completa, en donde cada especie interactúa con un subgrupo particular de compañeros, lo que indica que se trata de una red muy especializada); es decir, la red está compuesta mayoritariamente por especies especialistas. Entre más selectiva es una especie, mayor es el H_2' para la red (Blüthgen *et al.* 2006). La especialización se obtuvo a través de la función networklevel del programa R (R Development Core Team 2011).

Métricas usadas para describir el efecto de las especies de plantas exóticas y nativas en la red de interacción

La asimetría alude a la dependencia no equivalente entre un par de especies interactuantes, donde a menudo una de las especies depende mucho de otra, pero la otra especie no depende en gran medida de la primera (Bascompte y Jordano 2008), extrapolando esto a través del número de interacciones entre las especies con las que entra en contacto. Para determinar la asimetría de las interacciones entre las especies de colibríes y plantas se calculó el índice de asimetría que se define como $A_i = \frac{\sum_j dij}{k_i}$, donde dij es la medida de la fuerza de la interacción entre i y j , en tanto que k_i es el número de especies que interactúan con la especie i . Cuando una especie obtiene valores cercanos a 1 significa que afecta fuertemente a las demás especies con las que interactúa y recibe pocos efectos de las demás especies, en cambio, cuando una especie obtiene valores cercanos a -1 significa que está fuertemente influenciada por las demás especies y que tiene pocos efectos sobre las demás especies. Los parámetros fueron calculados con el paquete bipartite del programa R (R Development Core Team 2011).

Los valores obtenidos para la asimetría de las especies se registraron en una matriz de asimetría, y se realizó la sumatoria de las filas para el caso de las plantas y la sumatoria de las columnas en el caso de los polinizadores para así obtener la fuerza de la especie (Medrano 2011). Esta dependencia puede dividirse en fuerza del polinizador y fuerza de la planta. Así, por ejemplo, la fuerza de una especie de planta es la suma de las dependencias de los polinizadores que dependen de esta planta (Bascompte *et al.* 2006).

Se consideró también el índice de especialización (d'), el cual mide el grado de especialización de una especie dentro del sistema. El índice va de 0 a 1, donde las especies con valores cercanos a 0 indican un comportamiento generalista y las especies que tienen valores cercanos a 1 un comportamiento especialista (Blüthgen *et al.* 2006, Fründ *et al.* 2013). Este índice toma en cuenta la abundancia de la pareja con la que una especie interactúa, por lo que una especie que posee menor número de interacciones no tiene por qué ser más especialista si esas pocas especies que visita son muy abundantes (Fründ *et al.* 2013).

Así mismo, se realizó el análisis de centro – periferia. 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 en orden evolutivo son 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). Para evaluar la identidad de las especies importantes para la estructura de la red, clasificamos las especies de plantas y colibríes como especies centrales o periféricas utilizando la siguiente fórmula: $G_c = (k_i - k_{mean}) / \sigma_k$, donde k_i = significa el número de enlaces para una especie de planta / colibrí dada, k_{mean} = número medio de enlaces para todas las especies de plantas / colibrí en la red, y σ_k = la desviación estándar del número medio de enlaces para todas las especies de plantas / colibrí. Las especies con un valor de $G_c > 1$ tienen un mayor número de interacciones en relación con otras especies del mismo nivel trófico y, por tanto, se consideran parte del núcleo generalista. Mientras tanto, las especies con un valor de $G_c < 1$ tienen un menor número de interacciones en relación con otras especies del mismo nivel trófico y, por lo tanto, se consideran especies periféricas (Dáttilo *et al.* 2013). Este análisis se llevó a cabo por medio de la función "nucleohigher" del paquete bipartite en el programa R (R Development Core Team 2011).

Simulación de la extinción de las especies

Una vez caracterizada la red se procedió a analizar el efecto de simulación de una extinción secuencial de especies de plantas. La simulación de extinción se realizó con las plantas debido a que estas representan el nivel trófico inferior del cual dependen los polinizadores. Se midió la robustez para describir la tolerancia de la red a la extinción de sus especies componentes como resultado de, por ejemplo, el efecto de las especies exóticas. La robustez representa la fracción de especies que sobrevive después de que una especie es eliminada y se obtiene calculando el área bajo la curva de extinción (Memmott *et al.* 2004). Un valor de robustez (R)=1 es consistente con un sistema muy robusto, aquí la mayoría de las especies de colibríes sobreviven incluso si se elimina una gran fracción de las especies de plantas. Por el contrario, R=0 es coherente con un sistema frágil en el que la mayoría de los colibríes pierden sus interacciones y se extinguen incluso si solo se elimina una pequeña fracción de las especies de plantas (Burgos *et al.* 2007).

Específicamente se evaluaron las extinciones secundarias; es decir, el efecto que tiene la extinción de las especies de plantas sobre la comunidad de colibríes. Se realizaron dos modelos de extinción siguiendo el procedimiento descrito en Memmott *et al.* (2004): 1) un modelo estocástico donde las especies de plantas fueron removidas al azar; y 2) modelo dramático, comenzando por la extinción de las especies generalistas a las más especializadas. La eliminación aleatoria representa un "modelo

nulo" con el cual contrastar el tipo de eliminación sistemática. El ejercicio de remoción de especies se realizó con la función "second.extinction" del paquete bipartite en el programa R (R Development Core Team 2011).

Análisis estadísticos

Prueba de bondad de ajuste G-test

Con el fin de conocer si las visitas de los colibríes a las especies de plantas exóticas son mayores que las esperadas por simple azar, se realizó una prueba de bondad de ajuste (G-test) a partir de la frecuencia de visitas por flores. Este estadístico nos permite medir cuánto una muestra de una distribución observada, en escala nominal, difiere de una distribución hipotética (esperada).

Para ello, se estableció una prueba de hipótesis, entre la frecuencia observada (F_o) y la frecuencia esperada (F_e). Aceptando la hipótesis nula ($F_o = F_e$) cuando ambas distribuciones se ajustan significativamente bien ($p > 0.05$) (bondad de ajuste).

Análisis de significancia para la especialización de la red

Se realizó un modelo nulo para determinar si el resultado observado para la especialización de la red (H_2') fue resultado de procesos al azar. El modelo nulo fue generado utilizando un algoritmo que hace una lista de matrices reacomodando de forma azarosa una matriz cuantitativa de interacciones, manteniendo constante los marginales totales. Esta lista de matrices con las interacciones reacomodadas se realizó 1000 veces (algoritmo r2dtable de Patefield). Un modelo nulo de este tipo no es propenso a errores de tipo I (Dormann *et al.* 2008). El índice de la red (H_2') se expresó como puntuaciones z (media observada (nula) / sd (nula)) y la significación estadística se evaluó mediante pruebas Z, utilizando un valor p de 0.05 (-1.96 – +1.96 desviaciones estándar). El modelo nulo r2dtable se realizó con la función "nullmodel" del paquete bipartite en el programa R (R Development Core Team 2011).

Análisis de diferencias en la fuerza de especie entre las plantas exóticas y nativas

Se caracterizó cada especie presente en la red por el número de especies con las que interactúa (grado) y la suma de las dependencias de las especies con las que interactúa (fuerza). Por lo tanto, la fuerza de una especie es una extensión cuantitativa de su grado, y representa la importancia ecológica de una determinada especie vegetal desde la perspectiva del conjunto animal con el que interactúa (Bascompte *et al.* 2006).

Para probar si las plantas exóticas tenían una fuerza mayor que las especies nativas comparamos la fuerza de las especies por medio de una prueba de hipótesis para dos muestras por medio del estadístico t de Student. La prueba "t" es un tipo de estadística deductiva que se utiliza para determinar si hay una diferencia significativa entre las medias de dos grupos, la cual debe asumir: a) una distribución normal de los datos de cada muestra y b) varianzas iguales de las muestras. Estos análisis se realizaron mediante la función "t.test" del programa R (R Development Core Team 2011).

Análisis de diferencias del índice de especialización entre las plantas exóticas y nativas

Para probar si las plantas exóticas tenían un comportamiento generalista mayor que las especies nativas comparamos el índice de especialización (d') por medio de una prueba de hipótesis para dos muestras por medio de la prueba de t de Welch - Satterhwaite. La prueba de Welch es una de las pruebas más utilizadas en estadística para comparar dos muestras normales con varianzas diferentes. Se llevó a cabo esta prueba por medio de la función "t.test" de varianzas diferentes del programa R (R Development Core Team 2011).

Influencia del factor morfológico en las interacciones planta – colibrí

Considerando las medidas de longitud de pico y corola se determinó si existe un ajuste entre las especies de colibríes y plantas. Para ello se utilizó la fórmula propuesta por Rodríguez-Flores y Stiles (2005): Razón largo de la corola efectiva / largo del pico (Ce/P), este análisis evalúa la relación entre los colibríes y el recurso visitado. Se muestra un ajuste morfológico alto, si los valores son iguales a uno; si el valor es mayor, indica que las flores son más grandes que el pico y si son menores a uno, que el pico de los colibríes es más largo.

Los resultados fueron evaluados mediante el coeficiente de correlación no paramétrico de Spearman. Esta prueba estadística no paramétrica fue utilizada debido a la falta de normalidad de al menos una de las variables analizadas por medio de la prueba de Shapiro. El coeficiente de correlación de Spearman permite medir la correlación o asociación de dos variables y se rige por las reglas de la correlación simple de Pearson. Las mediciones de este índice fluctúan de +1 a -1 donde el cero significa no correlación entre las variables estudiadas, mientras que los valores +1 y -1 denotan la correlación máxima.

Relación entre el volumen, la concentración del néctar y la longitud de la corola

Estas relaciones fueron evaluadas para cada especie de las flores visitadas por los colibríes mediante dos regresiones lineales simples. El objetivo de un modelo de regresión es explicar la relación que

existe entre la variable de respuesta y una única variable explicativa. Para comprobar si los datos cumplían los supuestos de normalidad y homocedasticidad requeridos para llevar a cabo una prueba de regresión lineal simple (Kerlinger y Lee 2002) se realizó la prueba de “shapiro.test”, se obtuvo un qqplot y se generó un gráfico de dispersión para los datos de la variable explicativa y la variable de respuesta. Un valor de p-value mayor a 0.05 es indicativo de una distribución normal de los datos que se verá reflejado en el qqplot. Por su parte, la variabilidad de los valores en el gráfico de dispersión al ser homogénea será indicativo de homocedasticidad. En caso del no cumplimiento de los supuestos descritos se aplicó una transformación a los datos que consistió en obtener su logaritmo natural. A estos nuevos datos se aplicó nuevamente las pruebas de normalidad y homocedasticidad.

Considerando que con la transformación de los datos se cumplía con los supuestos antes mencionados, se generaron los modelos de regresión. La notación matemática del modelo de regresión lineal simple es la siguiente:

$$Y_i = (a + bX_i) + \epsilon_i$$

donde:

- a = punto de corte en el eje de ordenadas
- b = pendiente o gradiente de la recta, que son los coeficientes de regresión
- ϵ_i : corresponde al término de residuos, que representa la diferencia entre el valor observado y el estimado para el individuo i.

Los análisis de la regresión lineal simple se realizaron por medio de la función “lm” del programa R (R Development Core Team 2011).

Análisis de regresión lineal múltiple

Se evaluó si la frecuencia de visitas de los colibríes puede ser explicada por algunas de las siguientes variables explicativas: la abundancia floral, el volumen promedio del néctar, la concentración promedio de néctar, las calorías promedio del néctar y/o la temporalidad de floración las especies de plantas. Para ello, se utilizó una regresión lineal múltiple.

En el caso de la variable de respuesta se asignaron los valores obtenidos con la información de las visitas de los colibríes a cada especie de planta determinados por observación directa y muestras de

polen. Para el caso de las variables explicativas (volumen, concentración y calorías promedio del néctar) se utilizaron los valores obtenidos del néctar acumulado contenido en las flores y su oferta calórica. En el caso de la abundancia floral se utilizaron los valores de los cuatro transectos donde se contabilizaron el número total de flores abiertas de las diferentes especies de plantas que fueron visitadas por los colibríes. Por último, para la temporalidad de floración de las especies de plantas se utilizaron los valores del número de meses en que estas especies presentaron floración.

De acuerdo con Kerlinger y Lee (2002) de igual manera que para la regresión lineal simple, es necesario que se cumplan una serie de supuestos básicos para que sea viable la aplicación de una regresión lineal múltiple, en consecuencia, se evaluaron los supuestos de normalidad, homocedasticidad y no colinealidad para confirmar la pertinencia de llevar a cabo el modelo estadístico propuesto. Para corroborar si los datos cumplían los supuestos de normalidad y homocedasticidad requeridos se realizaron las siguientes pruebas: boxplot, histograma y análisis de correlación. En caso del no cumplimiento de los supuestos descritos se aplicó una transformación a los datos que consistió en obtener su logaritmo natural. A estos nuevos datos se aplicó nuevamente las pruebas de normalidad y homocedasticidad.

Considerando que con la transformación de los datos se cumplía con los supuestos (distribución normal de los datos y variabilidad de los datos homogénea), por medio del método de entrada forzada se generaron varios modelos descartando las variables insignificantes, manteniendo las variables con mayor incidencia dentro del modelo de regresión.

Por último, se corroboró la colinealidad entre las variables explicativas por medio del gráfico y la matriz de correlación. La notación matemática del modelo de regresión lineal múltiple es la siguiente (Pardo 2001, Rodríguez 2011):

$$VP = \alpha + \beta_1 X_{1i} + \beta_2 X_{2i} + \beta_3 X_{3i} + \beta_K X_{Ki} + \epsilon_i$$

Ó

$$VP = \alpha + B_1 X_{1i} + B_2 X_{2i} + B_3 X_{3i} + B_K X_{Ki} + \tilde{N}$$

VP: variable a predecir

α : Constante

B: Coeficiente de regresión

β : Coeficiente de regresión estandarizado

X: Variable independiente

ϵ : Residuos

Los análisis de regresión lineal múltiple se realizaron por medio de la función “lm” del programa R (R Development Core Team 2011).

Análisis de regresión lineal simple

Las variables de temporalidad de floración y abundancia floral mostraron el mejor ajuste y una correlación significativa para el modelo de regresión lineal múltiple; sin embargo, presentaron colinealidad y por tal, no pueden ser utilizadas de manera simultánea en un modelo (Llorca 1999). En consecuencia, se evaluó por medio de un análisis de regresión lineal simple si la frecuencia de visitas de los colibríes puede ser explicada por medio de la variable de temporalidad de floración, la cual presentó la más alta correlación en el modelo de regresión lineal múltiple. Este análisis se realizó por medio de la función “lm” del programa R (R Development Core Team 2011).

RESULTADOS

Riqueza y abundancia de colibríes

Se observaron un total de 122 individuos pertenecientes a cuatro especies de colibríes en un esfuerzo de muestreo total de 25 h. de observación. De las cuatro especies observadas, *Saucerottia beryllina* presentó la mayor abundancia relativa (80 % de las observaciones), seguida de *Cyananthus latirostris* (13%) y *Basilinna leucotis* con cerca del 6%. Por último, *Eugenes fulgens*, especie que no formó parte de la red de interacción presentó una abundancia relativa menor al 1 % de los registros (Anexo 1). Además, un total de 35 individuos fueron capturados por medio de redes de niebla (90 h. en total), los cuales incluyeron tres especies. *S. beryllina* (abundancia relativa del 57%), *C. latirostris* (40 %) y *B. leucotis* (3%) (Anexo 2).

Fenología de las plantas

Se registró la presencia de diez especies de plantas, identificadas previamente como de uso para las especies de colibríes en el área de estudio (Figura 2). De estas especies, únicamente *Loeselia mexicana* no formó parte de la red de interacción. El listado de especies incluyó plantas exóticas como: *Nicotiana glauca*, *Leonotis nepetifolia* y *Aloe arborescens*. Además, es importante resaltar que, durante el periodo de muestreo, las especies que mostraron mayor producción de flores fueron *Echeveria gibbiflora* con 22,386 flores que representan el 55.35% del total de flores registradas, *Wigandia urens* con 7,244 (17.91%), *Leonotis nepetifolia* con 4,039 (9.98%) y *Nicotiana glauca* con 3,150 (7.78%) (Figura 2, Tabla 2). Además, esta cantidad de flores disponibles fue variable a lo largo de los cinco meses de estudio (Tabla 2), tres especies de plantas (*N. glauca*, *L. nepetifolia* y *E. gibbiflora*) presentaron floraciones mensuales; mientras, que otras especies (*Aloe arborescens*, *Malvaviscus arboreus* e *Ipomoea pauciflora*) tuvieron periodos de floración muy cortos. El mes en que se registró un mayor número de flores fue diciembre, seguido de enero; mientras, octubre fue el mes con menor número de registros de flores.

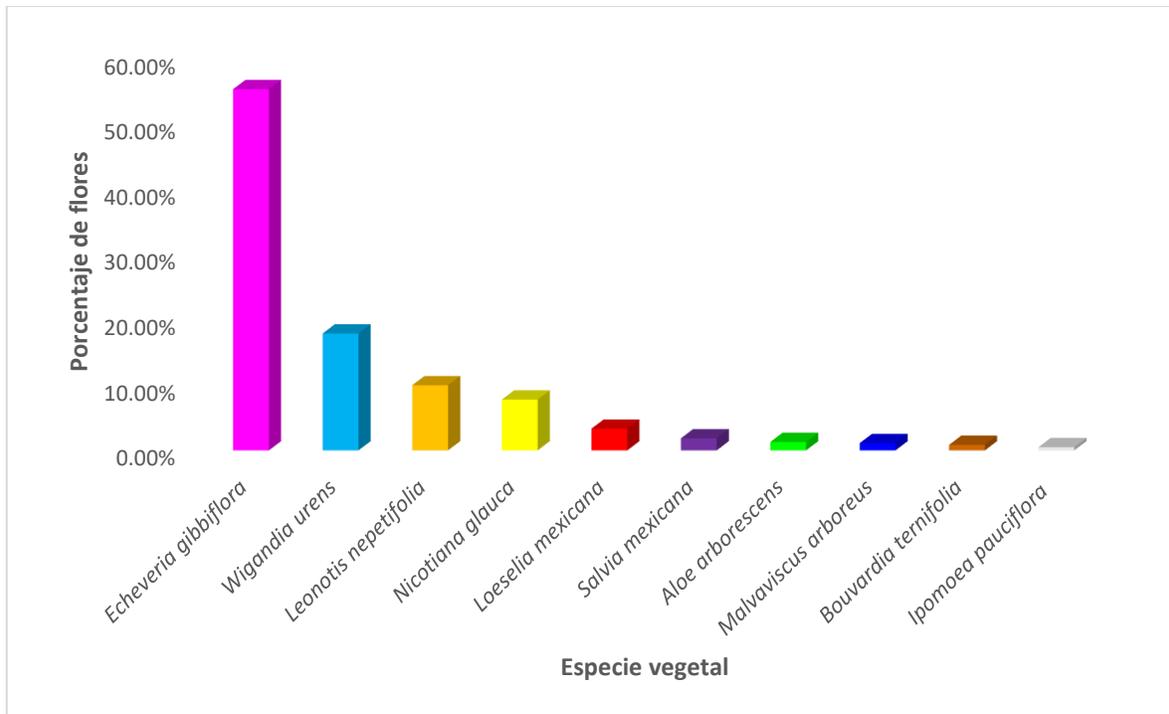


Figura 2. Porcentaje de flores totales registrado por especie de planta.

Cuantificación de néctar y oferta calórica

Se obtuvo el volumen de néctar y oferta calórica para siete especies (Tabla 3). Las especies que en promedio registraron el mayor volumen y oferta calórica fueron *A. arborescens* y *M. arboreus*. Mientras que las especies que en promedio registraron la mayor concentración de azúcar fueron *Salvia mexicana*, *N. glauca* y *E. gibbiflora*. Por su parte, para la comunidad de flores estudiadas no existió relación significativa entre la longitud de la corola efectiva y el volumen del néctar producido ($F = 5.36$, G.L. = 7, p-value = 0.059) (Figura 3), ni entre la concentración de néctar y la longitud de la corola efectiva ($F = 0.03$, G.L. = 7, p-value = 0.85) (Figura 4). Los valores se muestran en el Anexo 3 y 4.

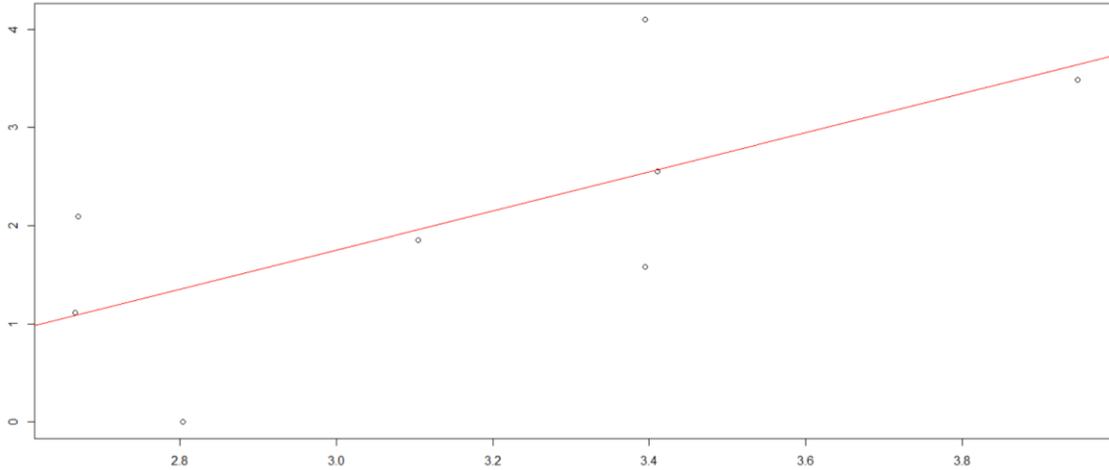


Figura 3. Gráfica de dispersión para los datos de la longitud promedio de la corola efectiva y el volumen promedio de néctar de las flores de cada una de las especies. La línea roja corresponde a la línea de regresión lineal obtenida. $Y = -4.22 + 1.99X$, con un coeficiente de determinación (R^2) de 0.47.

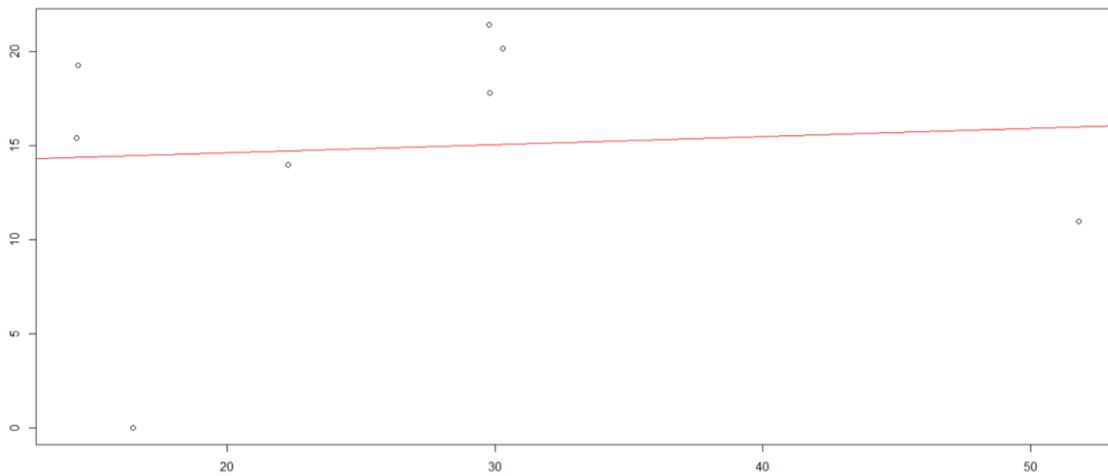


Figura 4. Gráfica de dispersión para los datos de la longitud promedio de la corola efectiva y la concentración promedio de néctar de las flores de cada una de las especies. La línea roja corresponde a la línea de regresión lineal obtenida. $Y = 13.76 + 0.04X$, con un coeficiente de determinación (R^2) de 0.005.

Tabla 2. Número de flores totales por especie de plantas registradas mensualmente de octubre de 2019 a febrero de 2020.

	<i>Echeveria gibbiflora</i>	<i>Wigandia urens</i>	<i>Leonotis nepetifolia</i>	<i>Nicotiana glauca</i>	<i>Loeselia mexicana</i>	<i>Salvia mexicana</i>	<i>Aloe arborescens</i>	<i>Malvaviscus arboreus</i>	<i>Bouvardia ternifolia</i>	<i>Ipomoea pauciflora</i>	TOTAL
OCTUBRE	2500	0	200	100	0	400	0	0	0	200	3400
NOVIEMBRE	5332	0	700	10	645	150	0	0	0	0	6837
DICIEMBRE	5950	5000	766	300	700	200	0	0	0	0	12916
ENERO	7955	1529	1423	740	0	0	525	450	50	0	12672
FEBRERO	649	715	950	2000	0	0	0	0	300	0	4614
TOTAL	22386	7244	4039	3150	1345	750	525	450	350	200	

Tabla 3. Volumen, calorías y porcentaje de azúcar disponible de las especies de plantas.

Especie	Volumen promedio en μ l	Error estándar del volumen promedio	Calorías promedio (Cal/ μ l)	Error estándar de las calorías promedio	Concentración promedio de azúcar en ° Brix	Error estándar de la concentración promedio
<i>Aloe arborescens</i>	60.072	10.335	44.78	7.213	17.8	0.663
<i>Malvaviscus arboreus</i>	32.581	32.585	30.833	30.837	11	11.001
<i>Nicotiana glauca</i>	12.795	1.87	14.945	2.325	20.172	2.202
<i>Echeveria gibbiflora</i>	8.14	0.304	7.675	1.627	19.27	4.615
<i>Bouvardia ternifolia</i>	6.398	2.53	3.958	1.787	14	2.522
<i>Salvia mexicana</i>	4.842	0.168	4.532	1.194	21.4	5.473
<i>Leonotis nepetifolia</i>	3.054	0.822	2.718	1.258	15.4	6.492

Curvas de acumulación de especies

De acuerdo con el modelo, para los colibríes se registró el 92.14 % de las especies posibles de registrar ($S_{obs} = 4$, $a = 5.51$, $b = 1.27$), ya que la asíntota (a/b) predijo un total de 4.34 especies; mientras que para las plantas se registró el 81.43 % ($S_{obs} = 10$, $a = 9.94$, $b = 0.81$) (asíntota = 12.28 especies) (Figura 5). La predicción en función del modelo de Clench del número acumulativo de muestras fue similar para ambos casos con valores cercanos a uno (colibríes = 0.97 y plantas = 0.99), lo que indica un buen ajuste a la función de datos.

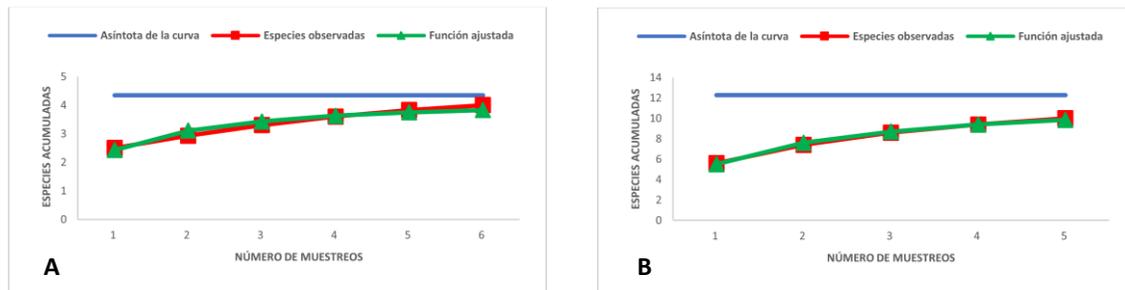


Figura 5. Curva de acumulación de especies de colibríes (A) y plantas (B).

Topología de la red de interacciones

Red combinada

La red de la ZNP está compuesta por nueve especies de plantas que fueron visitadas por tres especies de colibríes (Tabla 4); lo que representa un total de 27 ($9 * 3$) interacciones posibles, de las cuales 19 fueron observadas. Esto corresponde a una conectancia alta de 0.70.

Las especies de plantas y colibríes formaron una red bipartita (Figura 6), donde la comunidad de colibríes obtuvo el mayor grado (k), *S. beryllina* con nueve enlaces, seguido de *C. latirostris* con seis y *B. leucotis* con cuatro. Mientras que para la comunidad de plantas *N. glauca* y *E. gibbiflora* obtuvieron tres enlaces respectivamente.

Tabla 4. Matriz cuantitativa de observaciones directas y cargas de polen de las especies de plantas y colibríes.

Familia	Especie	<i>Saucerottia beryllina</i>	<i>Cyanthus latirostris</i>	<i>Basilinna leucotis</i>	TOTAL 1
Solanaceae	<i>Nicotiana glauca</i>	142	3	1	146
Lamiaceae	<i>Leonotis nepetifolia</i>	92	0	5	97
Hydrophyllaceae	<i>Wigandia urens</i>	85	12	0	97
Crassulaceae	<i>Echeveria gibbiflora</i>	27	26	3	56
Lamiaceae	<i>Salvia mexicana</i>	17	5	0	22
Rubiaceae	<i>Bouvardia ternifolia</i>	4	5	0	9
Asphodelaceae	<i>Aloe arborescens</i>	2	2	0	4
Malvaceae	<i>Malvaviscus arboreus</i>	2	0	0	2
Convolvulaceae	<i>Ipomoea pauciflora</i>	1	0	1	2
TOTAL 2		372	53	10	870

TOTAL 1 Número total de interacciones por flores de cada especie de planta.

TOTAL 2 Número total de interacciones por cada especie de colibrí.

Las interacciones entre cada especie de colibrí y planta de la red tuvieron una frecuencia variable, por lo tanto, no todas las plantas fueron visitadas en la misma proporción, lo que se puede observar en el grosor de las líneas en la Figura 6, donde *S. beryllina* presentó 372 visitas, seguido por *C. latirostris* con 53 y *B. leucotis* con diez. Mientras que para la comunidad de plantas *N. glauca* obtuvo 146 visitas, y *L. nepetifolia* y *W. urens* 97 visitas respectivamente. Las especies de plantas y colibríes en esta red se caracterizaron porque la mayoría poseen pocos enlaces y unas pocas tienen muchos; es decir, es una red heterogénea. En general, el grado (k) que presentan las especies de plantas y colibríes tienen una distribución heterogénea, donde la distribución de las frecuencias (P(K)) se ajustó a la ley de potencia truncada, ya que fue el modelo que obtuvo el valor más bajo de AIC = 47.60 (Figura 7).

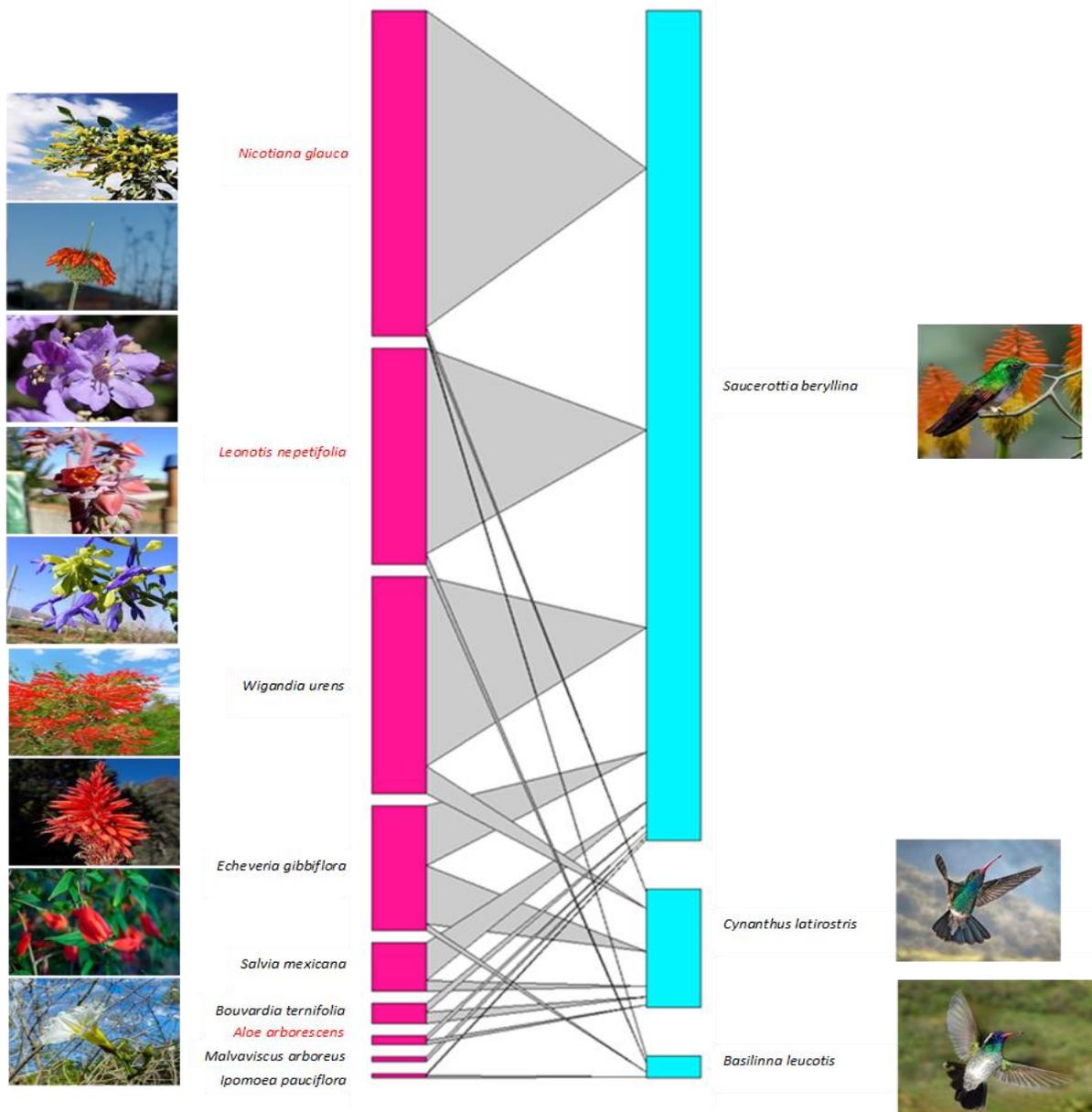


Figura 6. Red combinada (observaciones directas y cargas de polen) de las especies de plantas y colibríes de la Zona Núcleo Poniente. En letras rojas se muestran las especies exóticas.

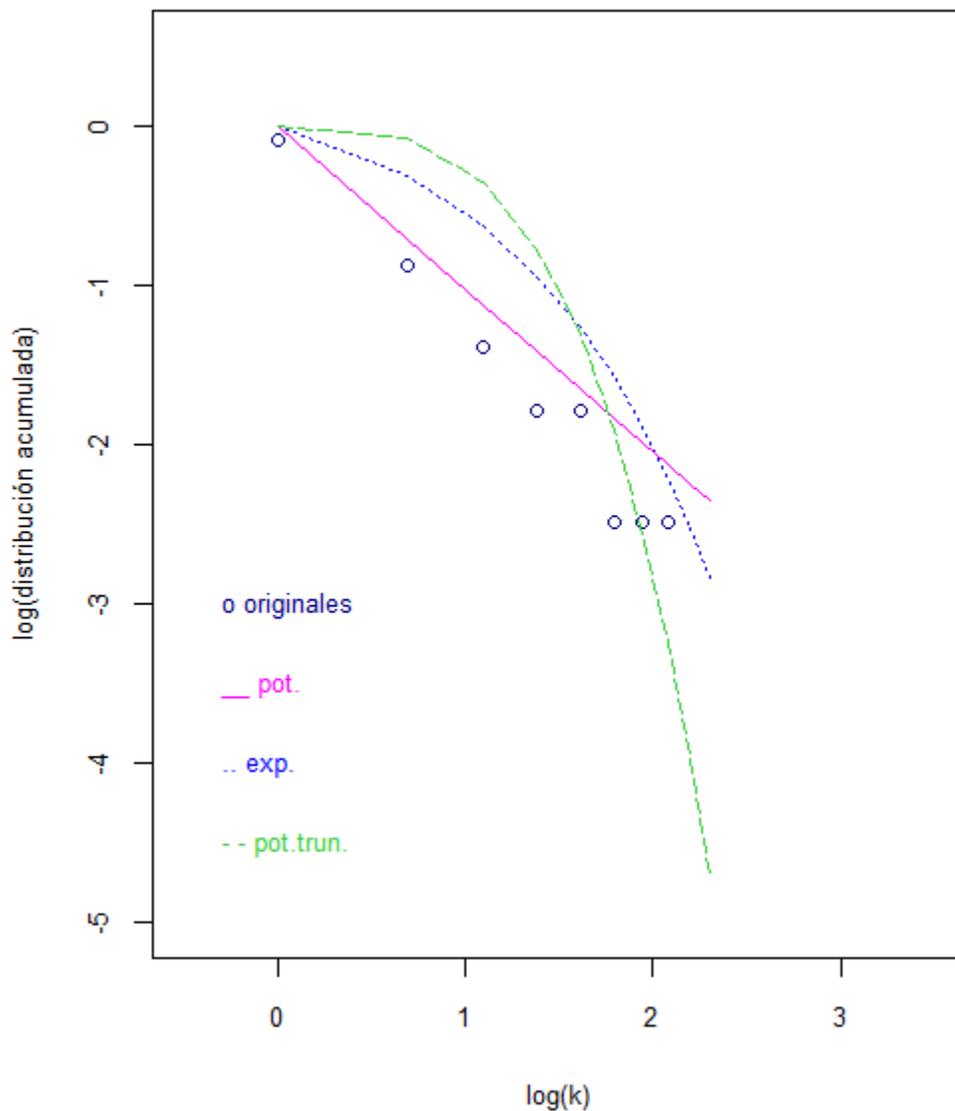


Figura 7. Distribución de la frecuencia ($P(k)$) de la red combinada de las especies de plantas y colibríes. Los datos originales (círculos) se ajustaron a tres distribuciones: ley de potencia truncada AIC = 47.60, ley de potencia AIC = 48.91 y exponencial AIC = 53.66.

El valor del anidamiento para la red (55.56) fue no significativo con respecto a los modelos nulos NODF (ER = 58.09, $p = 0.58$; CE = 60.86, $p = 0.69$), indicativo de un patrón no anidado en su estructura, que además no tuvo una separación en compartimentos de interacciones, sino que se trató de una sola red consolidada.

En cuanto a los hábitos de las especies que la componen acorde al índice de especialización la red es generalista, por lo que la mayoría de las especies interactúan entre ellas y no hay subgrupos de interacción especialista, siendo el valor de H_2' bajo, estadísticamente significativo y menor a lo

esperado y (0.29, z-score = 21.60 p < 0.05). Además, de acuerdo con la prueba de bondad de ajuste, las especies de plantas exóticas en comparación con las especies nativas presentaron una mayor frecuencia de visitas por parte de los colibríes estadísticamente significativa (Tabla 5).

Tabla 5. Frecuencia de visitas de los colibríes a las flores de las especies nativas y exóticas. ($\chi^2 = 8$, P = 0.004).

	Visitas a flores nativas	Visitas a flores exóticas	Total de visitas
Frecuencia observada	188	247	435
Frecuencia esperada	217.5	217.5	

Métricas de red a nivel de especie

Las interacciones entre colibríes y plantas fueron asimétricas, ya que dos especies de colibríes obtuvieron valores positivos, *S. beryllina* (0.61) y *C. latirostris* (0.148). Mientras que las nueve especies de plantas no afectaron a las dos especies de colibríes ya que obtuvieron valores cercanos a -1 (Figura 8).

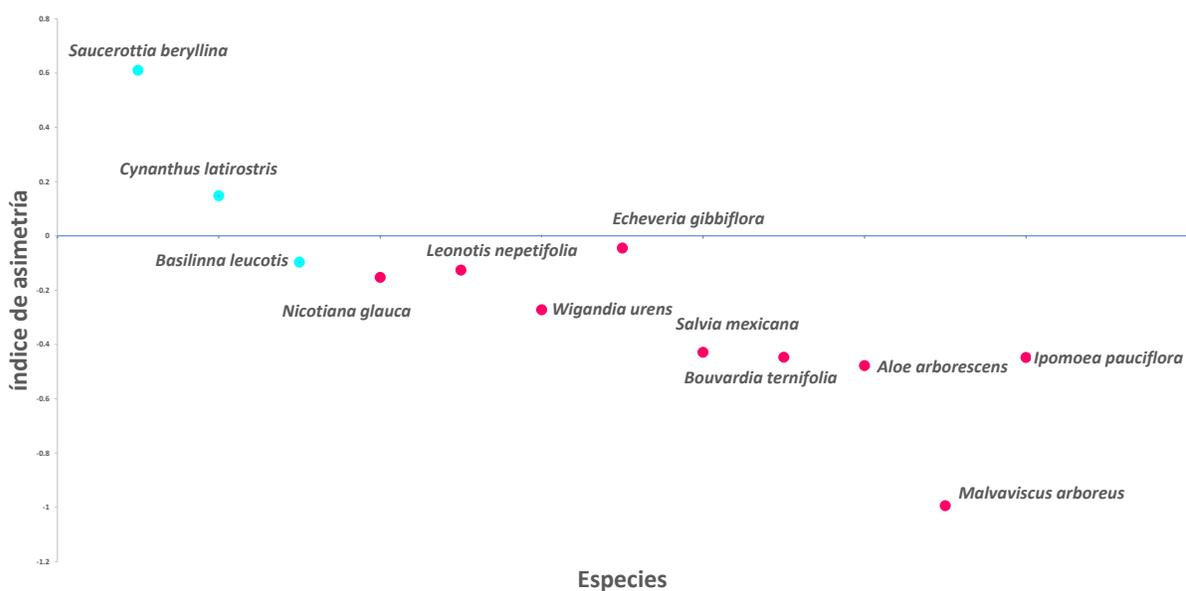


Figura 8. Índice de asimetría de la red combinada de las especies de plantas y colibríes. En color azul se muestran las especies de colibríes y en color rosa las especies de plantas.

De acuerdo con el índice de especialización (d') las plantas de la red de interacción son en su totalidad generalistas, ya que el 100 % de las especies presentan un $d' < 0.7$ (Anexo 5) sin encontrar diferencias significativas entre las plantas exóticas y nativas (prueba t Welch – Satterthwaite, $t = -0.35$, $gl = 7$, $p\text{-value} = 0.73$). Por otra parte, para la comunidad de colibríes sólo una especie fue

central en la red: *S. beryllina* (Gc = 1.05). En el caso de las plantas, dos de las nueve especies fueron centrales: *N. glauca* y *E. gibbiflora*, ambas con el mismo valor (Gc = 1.47).

Por último, la fuerza de las especies promedio fue de 0.33 (Anexo 6) sin diferencias significativas entre la fuerza de las especies entre las plantas exóticas y nativas ($t = 0.69$, $gl = 7$, $p\text{-value} = 0.51$; Anexo 7). Las especies que presentaron mayor dependencia fueron *E. gibbiflora* (0.863), *L. nepetifolia* (0.747) y *N. glauca* (0.538).

Influencia del factor morfológico en las interacciones planta – colibrí

Las tres especies de colibríes visitaron flores con corolas más largas y pequeñas que el largo promedio de su pico. Los valores se pueden consultar en los Anexos 7 y 8. En la Figura 9 se puede observar que la especie vegetal que mostró un mayor valor de longitud de corola fue *M. arboreus*, mientras que el valor más bajo lo presentaron *L. nepetifolia* y *E. gibbiflora*. Con respecto, a los colibríes con un mayor número de registros, *S. beryllina* y *C. latirostris* mostraron un largo promedio del pico de 19.75 ± 1.13 mm y 21.97 ± 1.05 mm respectivamente, mostrando el mejor ajuste con *Bouvardia ternifolia* (Cef/P = 1.12 y 1.01). Mientras, el menor ajuste morfológico se dio entre *S. beryllina* y *M. arboreus* cuya relación es mayor del doble del tamaño de su pico (Cef/P = 2.62).

Por su parte, *N. glauca*, el recurso más importante para *S. beryllina* mostró un ajuste de 1.53; es decir, para esta interacción específica *S. beryllina* visita flores con corolas más largas que el tamaño de su pico; mientras, *E. gibbiflora*, la especie con mayor frecuencia de visitas por parte de *C. latirostris* presenta el efecto contrario con un ajuste de 0.65 (el pico de los colibríes es más largo que las corolas de las flores que visita). Estos resultados en conjunto con el valor del coeficiente de correlación de Spearman ($\rho = -0.01$, $p = 0.95$) nos indican que en el sistema de estudio no existe relación entre el largo del pico de los colibríes y el largo de las corolas de las flores que visitan.

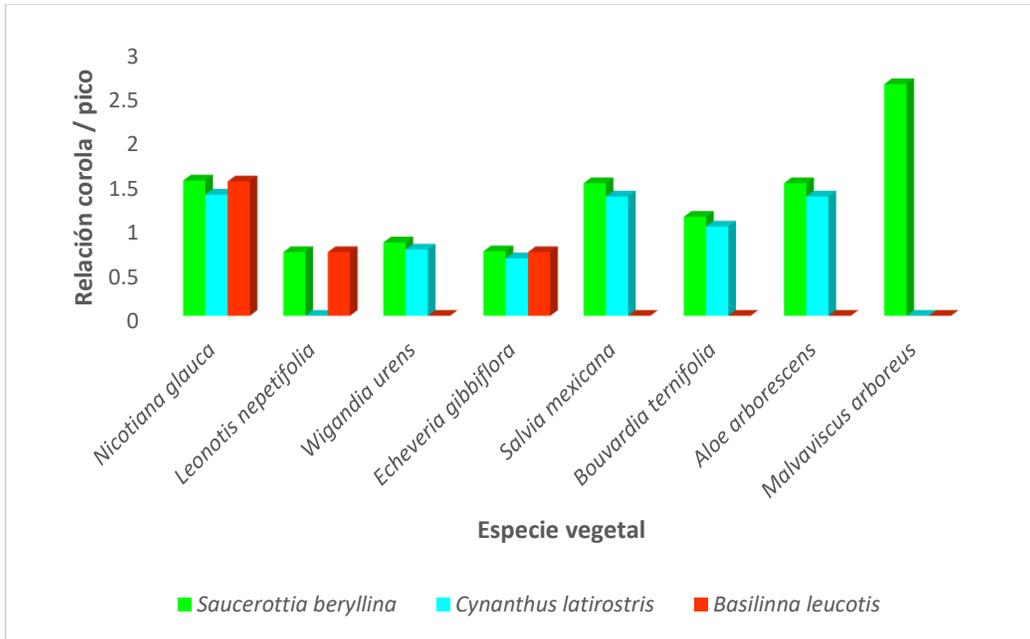


Figura 9. Relación entre la longitud de los picos y la longitud de las corolas de las flores visitadas por los colibríes.

Análisis de regresión lineal múltiple

Dentro de los modelos generados, las variables abundancia floral y temporalidad de floración mostraron el mejor ajuste y una correlación significativa; sin embargo, ambas variables presentaron colinealidad; es decir, se encuentran altamente correlacionadas entre sí (Anexo 9), por lo que no pueden ser utilizadas de manera simultánea en un modelo. De tal manera, dado que la variable de temporalidad de floración presentó la más alta correlación con respecto a la variable de respuesta, se optó por realizar una regresión lineal simple de esta variable.

Evaluación de la relación de la temporalidad de floración de las especies de plantas con respecto a la frecuencia de visitas de los colibríes

Los resultados mostraron una relación positiva significativa entre la temporalidad de floración de las especies de plantas y la frecuencia de visitas de los colibríes ($R^2 = 63.35\%$) (Figura 10).

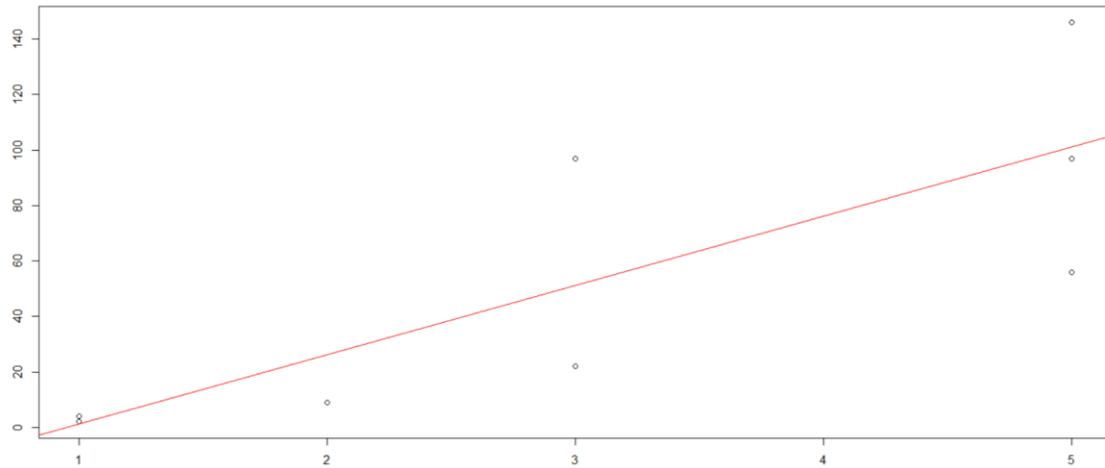


Figura 10. Gráfica de dispersión para los datos de frecuencia de visitas de los colibríes y temporalidad de las flores de cada una de las especies. La línea roja corresponde a la línea de regresión lineal obtenida. $Y = 24.964 + -23.786X$, con un coeficiente de determinación (R^2) de 0.6335, una F de 14.83 y un p-value de 0.0062.

Simulación de la extinción de especies de plantas

Por último, la simulación de la eliminación de las especies de plantas en ambos modelos (aleatorio y sistemático) mostraron una no linealidad sin una caída precipitada desde el inicio (Figura 11). La eliminación aleatoria de plantas (Anexo 11) provocó que las extinciones de colibríes se produjeran sólo después de que el 77% de todas las especies de plantas habían sido eliminadas de la red, mostrando un alto valor de robustez de 0.9017. Por su parte, la eliminación sistemática (Anexo 12) comenzando con las especies más generalistas, *N. glauca* y *L. nepetifolia*, ambas exóticas, provocó que las extinciones de colibríes se produjeran a partir de que el 66% de las plantas habían sido eliminadas, mostrando un valor de robustez menor al modelo pasado (0.7595).

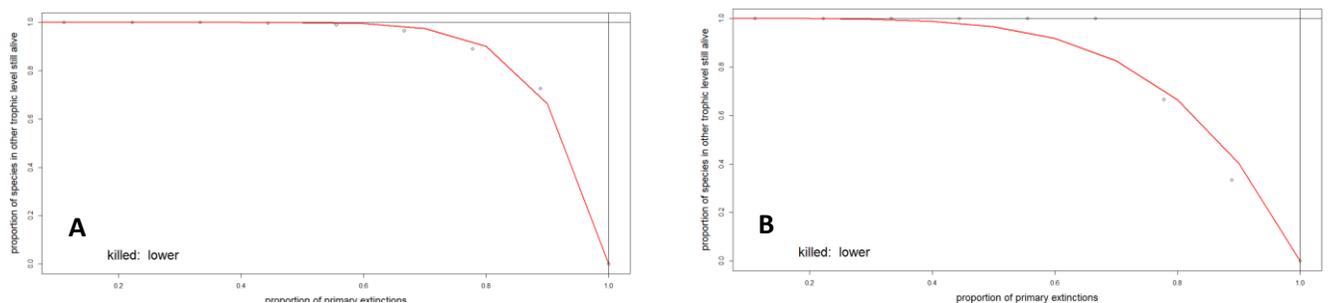


Figura 11. Patrón de extinción de las especies de plantas de manera aleatoria (A) y de manera sistemática (B).

DISCUSIÓN

Comunidad de colibríes

Las especies de colibríes residentes como *Saucerottia beryllina* y *Cyananthus latirostris* que presentaron el mayor número de registros son muy comunes en los asentamientos humanos (Del Olmo y Roldán 2007). Estas especies pueden ser consideradas explotadoras urbanas o especies adaptadas a la utilización de hábitats urbanos y, en consecuencia, pueden alcanzar altas densidades en estos sitios (Blair 1996). Sin embargo, *Basilinna leucotis* puede ser considerada una especie evitadora urbana particularmente sensible a los cambios en el paisaje inducidos por el hombre y, en consecuencia, es evitadora de estos entornos. De hecho, es muy probable que sea más vulnerable a la pérdida de hábitat alcanzando densidades mayores en los sitios más naturales (Blair 1996).

Desde esta perspectiva, la urbanización parece promover el dominio de los colibríes más agresivos que pueden beneficiarse de los recursos más abundantes en áreas urbanas y/o bebederos artificiales de néctar colocados a menudo por personas (Justino *et al.* 2012, Sonne *et al.* 2016). Tal es el caso de *S. beryllina*, la especie más abundante; mientras, que *C. latirostris* actúa como una especie subordinada. La territorialidad y dominancia de *S. beryllina* se ha reportado en trabajos anteriores (Andrade 2016) y en proyectos de monitoreo y anillamiento realizados en la Cantera Oriente (Rodríguez-Flores *com. pers.*).

Con respecto a los trabajos anteriores en el área de estudio, Morales (1990) registró seis especies de colibríes: *C. latirostris*, *B. leucotis*, *Lampornis clemenciae*, *E. fulgens*, *Calothorax lucifer* y *S. beryllina*. De estas especies, *C. latirostris* fue la especie más abundante y la que monopolizó los recursos, seguida por *B. leucotis*; mientras que *S. beryllina* presentó la menor abundancia. Por su parte Arizmendi *et al.* (1994) registraron 10 especies, cinco especies residentes: *S. beryllina*, *C. latirostris*, *E. fulgens*, *B. leucotis*, *L. clemenciae*; dos visitantes en verano: *Tilmatura dupontii* y *Amazilia violiceps*, y tres visitantes en invierno: *C. lucifer*, *Heliomaster constantii* y *Selasphorus rufus*.

Con base en estos datos, aparentemente se ha presentado un cambio en las poblaciones de colibríes a lo largo del tiempo en el área de estudio. Para los colibríes la destrucción de los hábitats y los cambios en el uso del suelo, generalmente influyen de forma negativa en su distribución, aspecto que también se ha demostrado para otros grupos de animales (Plasencia y Escalona-Segura 2014). Esto posiblemente ha suscitado que las poblaciones de algunas especies de aves especialistas se hayan reducido de forma significativa, al grado incluso de generar extinciones locales (Almazán-

Núñez y Nova-Muñoz 2006). Sin embargo, es importante considerar que este estudio se enfocó en el subconjunto de colibríes que interactúan con las flores presentes en la localidad de estudio, por lo que el muestreo no fue dirigido a observar o capturar la mayor riqueza de colibríes en toda la reserva, sino a registrar de forma sistemática las interacciones de éstos y las plantas en floración.

Topología de la red

La red mutualista en este trabajo fue incompleta debido principalmente a que se muestrearon solamente cinco meses, lo que se vio reflejado en las curvas de acumulación de especies. Sin embargo; un estudio completo durante todo el año probablemente no agregue ninguna especie de colibrí a la red ni encuentre grandes cambios en sus abundancias de acuerdo con el modelo en el que se registró el 92.14 % de las especies posibles de registrar y a los inventarios de otros trabajos en el área de estudio (ej. Gallegos-Cuevas 2016, Andrade 2016). Por el contrario, para las especies de plantas de acuerdo con el modelo de acumulación de especies en el que se registró el 81.43 % de las especies posibles de registrar y los registros de plantas en la interacción planta – colibrí en la REPSA (López 2007, Lara-Rodríguez *et al.* 2012) (Tabla 1), es muy probable que al incluir más tiempo se agregaran nuevas especies de plantas a la red, actuando estas como nodos especializados que harán que la red sea más anidada (Bascompte y Jordano 2007).

De acuerdo con lo esperado, la red presentó heterogeneidad, ya que de manera general sólo una especie de colibrí (*S. beryllina*) obtuvo un total de nueve enlaces en comparación con seis especies de plantas que sólo obtuvieron dos enlaces cada una. La distribución de las frecuencias ($P(k)$) se ajustó a la ley de potencia truncada que implica que esta red sigue un mecanismo de apego preferencial (Bascompte y Jordano 2007); es decir, que en el tiempo evolutivo las especies generalistas se vuelven más generalistas porque (por probabilidad) los nuevos nodos tienden a interactuar preferentemente con los nodos más conectados (Vázquez y Aizen 2003, Bascompte y Jordano 2007). En este caso, a lo largo del muestreo las nuevas especies de plantas se enlazaron directamente con *S. beryllina*.

Con respecto al anidamiento, se registró un patrón no significativo que puede explicarse por el pequeño tamaño de nuestra red (nueve especies de plantas y tres especies de colibríes), las redes pequeñas tienden a no estar significativamente anidadas (Bascompte *et al.* 2003). Guimarães *et al.* (2006) reportaron una relación logarítmica entre el tamaño de la red y el anidamiento sugiriendo que los sistemas ricos en especies probablemente están más anidados; esto debido a que el anidamiento es indetectable por debajo de un cierto umbral de riqueza de especies donde los conjuntos no tienen suficientes especies para que se desarrollen interacciones especializadas entre especies especializadas y generalistas. Es decir, el anidamiento se ve favorecido por la entrada de más especies a lo largo del muestreo, ya que estas se enlazarán con un número considerable de especies generalistas formando una red más cohesiva (Rodríguez *et al.* 2012). Esta poca riqueza de

plantas y colibríes registradas, podría explicarse por la incompletitud temporal del muestreo, aunque también se podría explicar porque a pesar de que la zona de estudio resguarda gran parte de sus elementos nativos, los alrededores de la zona han sido severamente transformados, por lo que en la actualidad la REPSA es una zona inmersa en una matriz urbana que podría estar determinando la presencia de un número reducido de especies.

Estudios adicionales han planteado la posibilidad de que una mayor perturbación aumente el anidamiento de las redes de colibríes y plantas (Maruyama *et al.* 2019). En este sentido, encontramos que redes descritas para zonas naturales presentan un bajo anidamiento (ej. NODF = 26 [Verdú y Valiente-Banuet 2011], NODF = 47.64 [Rodríguez-Flores *et al.* 2012]); mientras, que sitios con un gran porcentaje de especies de plantas exóticas presentan un muy alto anidamiento (ej. NODF= 65.65 [Andrade 2016]). Estos resultados podrían mostrar un mecanismo que es explotado por plantas exóticas, ya que se ha demostrado analíticamente que el anidamiento maximiza la facilitación indirecta entre plantas con flores (o polinizadores) en relación con la competencia (Bastolla *et al.* 2009). De esta manera, hay una tendencia a maximizar las abundancias de especies individuales (Suweis *et al.* 2013), aunque es necesario realizar más estudios para determinar el efecto de la conservación en los valores de anidamiento en las redes mutualistas de colibríes.

En cuanto a la modularidad, la red estudiada no presenta esta estructura con la presencia de grupos bien definidos de especies con muchas relaciones intragrupalas y pocas intergrupales (Dicks *et al.* 2002, Olsen *et al.* 2007). Según Olesen *et al.* (2007), una de las posibles razones de la falta de modularidad es el tamaño de la red, cuando las redes de interacción poseen menos de 50 especies la modularidad no suele manifestarse debido a la falta de poder de detección de módulos del algoritmo en tamaños de red pequeños, y al aumento de la conectividad que conduce a un aumento de los vínculos entre especies generalistas. Los resultados de nuestro estudio muestran que las interacciones son altamente generalistas ($H2' = 0.298$), por lo que la mayoría de las especies interactúan y no hay subgrupos de interacción especialista, lo que en conjunto puede reducir el nivel de modularidad.

Métricas a nivel de especie

Las interacciones entre colibríes y plantas fueron asimétricas y débiles de acuerdo con lo esperado, en donde las especies de colibríes que obtuvieron valores positivos fueron *S. beryllina* (0.61) y *C. latirostris* (0.148) dada la frecuencia de visitas a las especies de plantas. Por su parte, todas las especies de plantas obtuvieron valores negativos. Estos resultados nos indican que en la zona de estudio hay un número muy reducido de especies (*S. beryllina* y *C. latirostris*), que afectan fuertemente a las demás especies con las que interactúan y reciben pocos efectos de las demás especies. Por el contrario, hay un gran número de especies (todas las especies de plantas y *B. leucotis*) que están fuertemente influenciadas y que tienen pocos efectos sobre las demás especies, lo que nos muestra que las dos especies de colibríes dominantes en el área de estudio se comportan como generalistas visitando una alta diversidad de recursos. Asimismo, debido a la relación inversa entre dependencia y asimetría, estas dos especies de colibríes con valores más altos de asimetría y que concentraron la mayoría de las interacciones registradas son clave. De acuerdo con las características (valores de dependencia y asimetría) sugeridas por Jordano *et al.* (2009) estas especies podrían estar manteniendo la red mutualista en la zona.

Por su parte, las especies de plantas individuales no parecen ser claves. Las plantas presentaron dependencias altas (dependen mucho de una sola especie de colibrí en general) y asimetrías bajas (realizan un porcentaje bajo de todas las interacciones posibles en la red), lo que podría sugerir que las plantas son importantes en la red como una comunidad, pero no como especies individuales. Si esto es cierto, la red planta-colibrí de la ZNP sería más sensible a la extinción de especies de colibríes que de plantas, dado que *S. beryllina* concentra la mayoría de las interacciones registradas (tiene dependencias débiles y asimetrías fuertes), mientras que una especie de planta comúnmente interactúa con una sola especie de colibrí (*S. beryllina*) y lo hace pocas veces (tiene dependencias fuertes y asimetrías débiles). Sin embargo, es importante remarcar que *E. gibbiflora*, a pesar de no ser la planta con el mayor número de registros de interacción, es la especie de planta con mayor asimetría. Esto, es debido a que es visitada de manera proporcional por *C. latirostris* y *S. beryllina*; es decir, no sólo depende de una especie de colibrí a diferencia de *N. glauca* y *L. nepetifolia* que son visitadas prácticamente de manera exclusiva por *S. beryllina*.

Las especies de plantas exóticas no atrajeron a más especies de colibríes (no tuvieron un grado más alto). *N. glauca* obtuvo la mayor proporción de frecuencias de visitas, seguida por *L. nepetifolia*, *W. urens* y *E. gibbiflora*. Sin embargo, a pesar de que no se encontraron diferencias significativas entre

la fuerza de las especies entre las plantas exóticas y nativas, *E. gibbiflora* (0.863) mostró la fuerza más alta dado que al igual que con la asimetría, a pesar de presentar una menor proporción de frecuencias de visitas fue visitada de manera proporcional por *C. latirostris* y *S. beryllina*; mientras que *L. nepetifolia* (0.747) y *N. glauca* (0.538) obtuvieron una fuerza menor al ser visitadas prácticamente de manera exclusiva por *S. beryllina*. Así mismo, estos resultados también nos indican, que *N. glauca* y *L. nepetifolia* son integradas a la red por medio de *S. beryllina*.

Un enfoque complementario en este estudio consistió en preguntarse si las especies invasoras son más generalistas que las nativas; sin embargo, las pruebas no revelaron diferencias significativas en el grado de especialización entre ambos tipos de plantas.

Así mismo, se demostró que ciertas especies desempeñan funciones desproporcionadamente importantes en la red, como la planta nativa *E. gibbiflora*, la planta exótica *N. glauca* y la especie de colibrí *S. beryllina*. El grado de una especie se correlaciona con su distribución geográfica, por lo que es probable que las especies más generalizadas, aquellas que forman el núcleo de la matriz, en este caso (*E. gibbiflora*, *N. glauca* y la especie de colibrí *S. beryllina*) estén presentes en todos los sitios de la REPSA alrededor del área de estudio, mientras que los más especialistas pueden ser más variables (Bascompte y Jordano 2006).

De manera general, los resultados del análisis de la red de interacción muestran que una mayor generalización indica la menor dependencia de uno o varios socios exclusivos. El aumento de dicha generalización en los sitios urbanos se debe probablemente a la menor riqueza de especies de plantas y a la menor selectividad de los colibríes en estos sitios, lo que reduce la complementariedad de especialización de la red. En este contexto, los hábitats antrópicos se caracterizan por especies menos selectivas en sus vínculos ecológicos, lo que se traduce en una mayor conectividad dentro de las redes (Santo de Araujo 2018).

Recordemos que la red de interacción mostró tener un menor número de interacciones efectivas en la relación al número de interacciones posibles; patrón que caracteriza a las redes mutualistas (Chacoff *et al.* 2012, González y Loiselle 2016, Díaz *et al.* 2020). Sin embargo, mostró un alto valor de conectancia (0.70). Estos datos sugieren que la transformación de la zona núcleo poniente de la REPSA ha llevado a una comunidad funcionalmente menos diversa y, en consecuencia, una red de interacción más generalizada. En hábitats modificados además de una pérdida de riqueza, homogeneización biológica y el dominio de algunas especies de colibríes, podemos observar

también un cambio hacía un conjunto de plantas generalistas. Así mismo, los resultados nos indican que en general el estado exótico de las especies de plantas no afectó las métricas específicas a nivel de especie, lo que sugiere que tanto las especies nativas como las exóticas son importantes para la estructura de red en este sistema.

Comunidad de plantas

Para la comunidad de plantas en los censos se registraron diez especies en floración que han sido previamente reportadas como visitadas por colibríes en el área de estudio (Morales 1990, Arizmendi 1994, Andrade 2016), de las cuales únicamente *L. mexicana* no formó parte de la red de interacción. Durante los muestreos se registró a *L. mexicana* en floración durante dos meses; sin embargo, no se obtuvo el registro de la interacción entre esta especie y un colibrí durante este estudio. Este resultado probablemente se trate de enlaces perdidos (enlaces que ocurrieron, pero no fueron registrados), debido a que en otros estudios se muestra el registro de su interacción con diferentes especies de colibríes en sitios cercanos al área de estudio, como es el Parque Ecológico de la Ciudad de México ubicado en el Ajusco Medio (López 2007).

En la red, el 30% de las especies de plantas fueron exóticas (*N. glauca*, *L. nepetifolia* y *A. arborescens*), un porcentaje menor en comparación con otros estudios de colibríes en paisajes modificados por humanos. Por ejemplo, Mendonca y Dos Anjos (2005) informaron que, en la Universidad de Paraná, Brasil el 60% de las especies fueron exóticas. Marcon (2016) también informó que el 61% de las especies de plantas son exóticas en otro hábitat perturbado en el sur de Brasil. Así mismo, Andrade (2016) en su estudio en la Cantera Oriente de la REPSA obtuvo del total de sus registros un 53% de especies exóticas, incluidas algunas especies en común con el presente estudio: *N. glauca* y *L. nepetifolia*. Sin embargo, la mayoría de los estudios sobre las interacciones entre plantas y colibríes en paisajes perturbados no especifican si las especies de plantas visitadas por los colibríes son nativas o exóticas. En una revisión, Maruyama *et al.* (2016), encontraron que solo alrededor del 8% de las plantas en las redes de colibríes eran exóticas, pero esta revisión incluyó principalmente estudios en áreas conservadas donde las plantas exóticas no son comunes. Esto resalta la necesidad de continuar estudiando las redes planta - colibrí en áreas perturbadas.

Características de las flores visitadas y correspondencia morfológica

La interacción planta-colibrí es un mutualismo que implica adaptaciones o co-adaptaciones orientadas sobre un vector de polen y una fuente de néctar en condiciones óptimas. La correspondencia morfológica entre colibríes y plantas, las características de las flores y del néctar, y sus patrones de disponibilidad, son importantes para entender el comportamiento de forrajeo de las aves sobre las flores (Mendoza y Dos Anjos 2006).

De las nueve especies de plantas utilizadas por los colibríes, la familia más representativa fue Lamiaceae, caracterizada por presentar una gran cantidad de especies con síndrome ornitófilo (Faegri y Van Der Pijil 1979). Aunque, las especies visitadas en su mayoría presentaron flores tubulares con colores brillantes y contrastantes como el rojo, el morado y el violeta (síndrome de ornitofilia, Amaya-Márquez *et al.* 2001), también se registraron visitas a flores de *I. pauciflora* y *W. urens* que se ajustan al síndrome de antófilia: flores con simetría radial comúnmente de color amarillo, blanco y violeta (Stiles 1981). De tal manera que, en la zona de estudio los colibríes visitan flores con y sin síndrome ornitófilo, siendo lo importante en la selección de las plantas a usar por los colibríes la eficiencia de extracción del néctar, lo que a menudo es explicado por una baja disponibilidad de flores que presenta un sitio (Arizmendi y Ornelas 1990).

Con respecto a la elección de recursos por acople pico-corola, se ha ilustrado con asociaciones ecomorfológicas colibrí-planta donde las longitudes de picos y corolas parecen explicar las asociaciones de las especies. En los trabajos de Heinrich y Raven (1972), Linhart y Feinsinger (1980), Bucher y Mogens (2001), Amaya-Márquez *et al.* (2001), Rodríguez-Flores y Stiles (2005) y Gutiérrez-Z (2008), queda claro que no se ha demostrado que los colibríes y las plantas que interactúan entre sí de forma diferencial pertenezcan a una asociación ecomorfológica determinada. Por ello, plantas de corolas diferentes podrían ser usadas con similares frecuencias por colibríes de picos diferentes como se ha manifestado en este trabajo. Por esta razón, como en muchos otros trabajos, el concepto de síndrome de polinización constituyó simplemente una guía, y no una regla estricta.

Por otra parte, a diferencia de otros estudios (Castro *et al.* 2009, Navarro y Medel 2009) no se registró una relación significativa entre la longitud total de la corola y la cantidad de néctar producido por las flores como se observó en el análisis de regresión lineal simple ($F = 5.36$, G.L. = 7, $p\text{-value} = 0.059$). Es importante señalar al respecto, que ciertas especies de plantas examinadas presentan flores que contienen cantidades muy variables de néctar, encontrando flores con gran cantidad de néctar y otras casi desprovistas de él, lo que en parte podría explicar la falta de relación entre la longitud total de la corola y la cantidad de néctar producido por las flores. Estos resultados coinciden con la teoría de las bonanzas de néctar propuesta por Feinsinger (1978), que establece que la estrategia de muchas plantas visitadas por colibríes es producir flores con mucho, poco o nada de néctar, asegurando una alta frecuencia de visitas, ya que el colibrí debe visitar un alto número de flores hasta encontrar una que contenga recompensa, disminuyendo a la vez el gasto energético requerido para la producción de néctar.

Analizando el ajuste morfológico para las especies de colibríes y de plantas, es claro la facilidad que tienen las especies de colibríes para acceder al néctar de flores con corolas cortas, esto se cumplió para *L. nepetifolia*, *E. gibbiflora* y *W. urens*. Por otro lado, *S. beryllina* y *C. latirostris* visitaron flores con corolas en promedio un poco más largas que su pico (*B. ternifolia*, *S. mexicana*, *A. arborescens* y *N. glauca*). Así mismo, *S. beryllina* visitó flores con corolas de más del doble de la longitud de su pico (*M. arboreus*) por la posibilidad que tiene un colibrí de extender su lengua dentro de la flor más allá de la punta del pico, hasta alcanzar la cámara de néctar (cf. Temeles y Kress 2003). Todos estos resultados ejemplifican que en el área de estudio las interacciones no se guían por asociación ecomorfológica sino que colibríes de picos diferentes pueden visitar la misma planta sin un ajuste pico- corola. Con respecto a la concentración del néctar de la mayoría de las plantas estudiadas presentan una concentración baja-media, característica común de las plantas polinizadas por colibríes (Wolf *et al.* 1976, Snow y Snow 1980, Stiles 1981).

De manera general, los resultados aquí mostrados nos indican que la explotación del recurso en el área de estudio se basa en el uso generalista y no en relaciones especializadas derivadas de patrones morfológicos coevolutivos. Un sistema de polinización generalizada como el visto en el presente trabajo, puede ser favorecido en ambientes altamente variables y perturbados (Waser *et al.* 1996) en los que se podría asegurar la polinización en periodos de escasos por parte de colibríes o insectos (Fumero-Cabán y Meléndez-Ackerman 2007), promoviendo así la persistencia de interacciones en las áreas urbanas.

Variables de las plantas que explican la frecuencia de visitas de los colibríes

Es importante resaltar que la variable de abundancia floral mostró un buen ajuste y una correlación significativa. Sin embargo, presentó colinealidad con la disponibilidad temporal de flores por lo que no pudieron ser utilizadas de manera simultánea en el modelo. Si bien, es necesario que las especies coincidan en sus fenofases en una comunidad para relacionarse y en nuestro estudio en cuanto mayor sea la temporalidad de floración mayor será la frecuencia de visitas, también las cuatro especies con mayor frecuencia de visitas son las cuatro especies con mayor abundancia de flores, ya que la abundancia va de la mano con el ajuste fenológico en las interacciones (Vizentin-Bugoni *et al.* 2014). En contraste, las especies: *B. ternifolia*, *A. arborescens*, *M. arboreus* e *I. pauciflora* obtuvieron bajas abundancias, cortos periodos de floración y fueron visitadas en menor medida. De acuerdo con Vázquez y Aizen (2003), las especies raras van a interactuar con menos especies y en

menor frecuencia por su baja abundancia y corto periodo de actividad, a diferencia de las plantas que tienen una abundancia mayor con fenología prolongada. Esta información deja en claro, que no es sólo la fenología por sí misma, sino que ambas (fenología y abundancia) se encuentran relacionadas y son necesarias para registrar mayor número de interacciones.

***Nicotiana glauca* y *Leonotis nepetifolia*, especies exóticas claves en la red de interacción**

La invasión de especies exóticas es un factor principal en las interrupciones de los mutualismos (Traveset y Richardson 2014). Al menos cuatro artículos han explorado cómo la estructura de la red afecta la probabilidad de invasiones (Memmott y Waser 2002, Olesen *et al.* 2002, Morales y Aizen 2006 y Maruyama *et al.* 2016), concluyendo que las especies invasoras se integran bien en la red de interacción existente. Nuestros resultados corroboran estas ideas y sugieren que las especies exóticas, una vez establecidas, no forman un conjunto aislado de especies de interacción, sino que están íntimamente integradas en la red acogida. *N. glauca* y *L. nepetifolia* juegan un papel clave y se encuentran fuertemente integradas a la red planta – colibrí, por lo tanto, su eventual remoción de la comunidad podría tener profundos efectos.

A pesar de que el estado exótico y nativo no afectó las métricas a nivel de especie, de acuerdo con la hipótesis planteada, nuestro estudio mostró que las plantas exóticas presentan un mayor número de interacciones con los colibríes en comparación con las especies nativas en términos de frecuencia relativa. Dicho uso diferencial entre las especies de colibríes podría deberse a un comportamiento territorial por parte de *S. beryllina* y un comportamiento subordinado por parte de *C. latirostris* que los hace más eficientes en el uso de determinados recursos, lo que puede provocar una segregación del uso de las flores cuando coexisten diferentes especies. Aunado a ello, las interacciones entre *S. beryllina* con *N. glauca* y *L. nepetifolia* presentaron un patrón muy asociado, que en conjunto representan cerca del 54% de las interacciones totales, lo que en parte explica el que las especies exóticas son más importantes en términos de frecuencia de interacción relativa en este estudio.

Richardson *et al.* (2000b) propusieron que los polinizadores generalistas visitan fácilmente las plantas exóticas, y aunque en ese momento se disponía de pruebas limitadas, estudios adicionales han demostrado que las plantas exóticas son visitadas por polinizadores nativos generalistas (Titze 2000, Chittka y Schurkens 2001, Brown *et al.* 2002, Parker y Haubensak 2002, Stout *et al.* 2006, Lopezaraiza-Mikel *et al.* 2007, Memmott y Waser 2002). Estos estudios, junto con el que se informa aquí, indican que las especies polinizadoras nativas generalistas proporcionan una vía para la integración de especies de plantas exóticas en las redes y, potencialmente, también en las redes de polinización. En particular, en nuestro caso, *S. beryllina* provee una vía de integración para *N. glauca* y *L. nepetifolia* en la red de interacción planta – colibrí en la REPSA.

Con respecto a los trabajos realizados en la REPSA, Andrade (2016) registró a *L. nepetifolia* como la especie más visitada. Por su parte, Morales (1990) y Arizmendi *et al.* (1994) reportaron a *N. glauca* como la especie con el mayor número de visitas. Es muy factible que el largo periodo de floración de ciertas especies ilustra una oportunista estrategia fenológica que trae como resultado el asegurar a los polinizadores durante periodos prolongados, especialmente en el tiempo en que no existen otras especies ornitófilas disponibles, como lo es en la estación de secas. Esto se traduce en una fuerte dependencia hacia *N. glauca* y *L. nepetifolia* durante este periodo de tiempo.

En particular, con respecto a *N. glauca* podemos concluir al comparar nuestros resultados con los trabajos realizados por Morales (1990) y Arizmendi *et al.* (1994) que fue la especie con la mayor frecuencia de visitas debido a su prolongado periodo de floración. A pesar de que sólo se pudo determinar su disponibilidad durante los cinco meses de muestreo, Arizmendi y colaboradores (1994) reportan la floración de esta especie para los 12 meses del año, por lo que se predice que a través de todo el año esta especie tendrá un papel central en la red.

En conjunto, estos resultados nos indican que *N. glauca* es una especie central, y que la introducción de una nueva especie cuyo periodo de floración sea particularmente largo, afecta la estructura de la red planta-colibrí (Traveset *et al.* 2013), incluso pudiendo modificar su dinámica de evolución ecológica (Guimarães *et al.* 2011). Sin embargo, se sugiere una interpretación con cautela de los resultados obtenidos en esta tesis, debido a que la red de interacciones obtenida se basa en visitas florales y no garantiza que la polinización sea efectiva.

Así mismo, sería necesario conocer la red antes de la invasión para una mejor conclusión. En esta tesis no pudimos abordar por completo los efectos de las invasiones biológicas en las comunidades nativas de polinización, por lo que para investigar adecuadamente este efecto es necesario conocer la red de interacción antes de la llegada de las especies invasoras, después de su establecimiento e idealmente después de que las especies invasoras hayan sido eliminadas experimentalmente en el campo.

Por último, debido a que la eliminación de un conjunto establecido de plantas exóticas puede afectar la red de interacciones en términos de cambios en la topología, se simuló la extinción secuencial de especies de plantas.

Métricas relacionadas con la robustez de la red, efectos de la simulación de la extinción de especies de plantas y conservación de las interacciones planta – colibrí

Al modelar una red de polinización con sus respectivas especies e interacciones, se puede comprender cómo los ensamblajes de interacción responderán frente a la pérdida de especies (Memmot *et al.* 2004). Este análisis de redes, además, puede contribuir a las estrategias de conservación a nivel comunitario y puede resaltar las especies importantes para la red que deben ser conservadas y protegidas (Lara-Rodríguez *et al.* 2012).

La red de interacciones fue relativamente tolerante a la extinción de las especies componentes. La pérdida de plantas al azar con respecto a su vinculación, y la pérdida de plantas comenzando con las especies más vinculadas causó solo disminuciones graduales en la diversidad de colibríes, incluso la pérdida preferencial de las especies de plantas más vinculadas (más generalizadas) mostró una no linealidad sin una caída precipitada en la pérdida de especies. Este último resultado difiere de la dinámica de extinción reportada para las redes tróficas estándar antagónicas (depredador-presa, huésped-parásito), en las que la eliminación de las especies más vinculadas rápidamente provocó un colapso a baja diversidad (Solé y Montoya 2001, Dunne *et al.* 2002).

En particular, la topología o estructura de la red aquí analizada muestra patrones que están dados por la manera heterogénea en que las especies se conectan, pues la mayoría de las plantas y colibríes tienen pocos enlaces y otras pocas son generalistas. En términos teóricos, las redes con distribuciones truncadas de ley de potencia del grado de especie (a gran escala, en oposición a la distribución libre de escala) son menos frágiles a la pérdida de los nodos más conectados (Albert *et al.* 2000). Esta cantidad heterogénea de interacciones por especie determina la manera en que la red está cohesionada y su sensibilidad a la pérdida de nodos o especies; ya que se considera que la robustez de una red está directamente relacionada a una alta conectividad en la misma (Dunne *et al.* 2002).

Respecto a los parámetros a nivel de especie, las plantas de la red de interacción estudiada son en su totalidad generalistas ($d' < 0.7$). Desde el punto de vista del funcionamiento de la red, este rasgo otorga robustez, ya que las especies generalistas contribuyen a mantener la estructura de la red en el tiempo, dado que son especies más propensas a conservar su funcionalidad en el tiempo a diferencia de las especialistas. En el caso de una inminente extinción, las especies especialistas serían más vulnerables que las generalistas debido al número de nodos con los que interactúan, por

lo que es más probable en una red de interacción que los especialistas desaparezcan primero (Rojas González 2018). Sin embargo, las perturbaciones también pueden poner en riesgo el equilibrio de la red estudiada, pues como se ha comentado, pueden afectar gravemente a las poblaciones de especies generalistas disminuyendo la abundancia de individuos tendiendo a especializar la red.

No todas las especies de una red contribuyen a la estabilidad y dinámica de la misma manera y por lo tanto no son igualmente importantes para su persistencia (Martín-González *et al.* 2010, Saavedra *et al.* 2011). Es decir, algunas especies aportan de mayor manera a la cohesividad de la red, por lo cual su pérdida puede llevar a grandes cambios que pueden acarrear extinciones en cascada; por ejemplo, las especies con más enlaces tienen mayor potencial de afectar la estructura completa de la comunidad (Solé y Montoya 2001, Dunne *et al.* 2002). Lo anterior se vio reflejado en los análisis de extinción secundaria de especies, en el que se muestra que al eliminar a las especies que tienen mayor grado(k), las extinciones secundarias se hacen mayores y por lo tanto la curva de extinción es más pronunciada y la robustez menor, lo que coincide con lo encontrado por Solé y Montoya (2001) y Dunne *et al.* (2002). Esta característica ha sido revelada para otras redes, como redes tróficas u otras mutualistas en que la remoción aleatoria de especies afecta en menor proporción la robustez de una red, que la que se da al remover especies con más enlaces tróficos con otras especies (Dunne *et al.* 2002, Ives y Cardinale 2004, Memmott *et al.* 2004).

Nicotiana glauca, *L. nepetifolia*, *W. urens* y *E. gibbiflora* son las especies de plantas que tienen el potencial de que al ser eliminadas produzcan extinciones en cascada debido a la mayor cantidad de enlaces que presentan en la red (distribución del grado). Así mismo, son las especies que por sus medidas de centralidad se ubican como las de mayor influencia sobre la red, siendo *N. glauca* y *E. gibbiflora* las especies que tienen mayor relevancia en este aspecto; además, son las especies que poseen la mayor fuerza o dependencia siendo así las especies más importantes para la comunidad de plantas en términos de estas métricas. De esta manera, con las características mencionadas, la pérdida de estas especies clave podría llevar a la fragmentación de la comunidad, o al colapso del sistema, dado que al ser las mayores generalistas son vitales en la cohesividad y estructura de la red (Martín-González *et al.* 2010). Es decir, la solidez general a las extinciones de especies puede explicarse en parte por el papel de unas pocas especies altamente conectadas en el núcleo de una red con la que interactúan los especialistas (Bascompte 2009) y, por tanto, la robustez de toda la red depende de estas especies.

Los resultados confirmaron una conclusión intuitiva; la pérdida de las plantas más generalistas constituye un peligro grave para la red de interacciones, además, mostraron que las plantas exóticas establecidas (*N. glauca* y *L. nepetifolia*) son importantes para la persistencia de la red y para el mantenimiento de su estructura y cuya eliminación reduciría la probabilidad de persistencia de especies. Por ello, en nuestro sistema de estudio, las plantas exóticas pueden aumentar la robustez de la red de interacciones al aumentar su conectividad y sugieren que, una vez integradas en la red, las especies exóticas podrían ser más resistentes a las perturbaciones dadas sus características topológicas en la red, aumentando así las probabilidades de su supervivencia lo que posiblemente fomenta y fomenta en un futuro un mayor proceso de invasión de *N. glauca* y *L. nepetifolia* con un posible efecto negativo en las comunidades nativas en el área de estudio y sitios aledaños.

Es claro que las eliminaciones de especies modeladas no representan necesariamente eventos de extinción reales en la naturaleza, porque no todas las especies de plantas requieren polinización animal para la persistencia de la población, y porque los mutualistas de plantas y polinizadores pueden cambiar de interactuante hasta cierto punto después de la pérdida de una o unas pocas especies (búsqueda de alimentación adaptativa; Ramos-Jiliberto *et al.* 2012). Sin embargo, las comparaciones de tales simulaciones de remoción de especies, especialmente cuando se tiene en cuenta el papel topológico en el orden de remoción, pueden proporcionar estimaciones relativas de la tolerancia de las comunidades mutualistas con respecto al funcionamiento de la red (Mello *et al.* 2011). De igual forma, es importante recalcar que, aunque los resultados sugieren una aparente tolerancia a la extinción, esto no significa necesariamente inmunidad, éste y otros estudios similares deben ser tomados como una guía para dar prioridad de conservación de ciertas especies cuya desaparición tendrá un impacto más profundo e irreversible en este ecosistema. Igualmente, los esfuerzos de restauración de ecosistemas podrían apoyarse en estos estudios de plantas para priorizar las especies que ofrezcan mayores recursos a las aves.

Conservación y restauración ecológica desde un enfoque funcional de las interacciones

Para conservar e incluso restaurar las interacciones de polinización en paisajes modificados por humanos, es necesario tomar en cuenta dos puntos importantes: 1) establecer qué especies polinizadoras son las más importantes en el mantenimiento de la comunidad planta-polinizador y 2) establecer qué especies de plantas son las preferidas por los polinizadores en un lugar determinado para mejorar la disponibilidad de recursos (Mukherjee *et al.* 2018). En el presente estudio *S. beryllina* y *C. latirostris* fueron las especies de colibríes más relevantes, las cuales

participaron en la mayoría de las interacciones registradas y funcionaron como importantes conectores de la red debido a su comportamiento generalista, estatus de residente y alta abundancia por lo que son buenos objetivos para los esfuerzos de conservación de plantas y colibríes. Especies altamente conectadas como estas, son esenciales para la cohesión de la red porque su eliminación puede desencadenar una cascada de extinciones secundarias, impactando fuertemente la comunidad vegetal y en la integridad de toda la red (Memmott *et al.* 2004, Kaiser-Bunbury *et al.* 2010).

Por otra parte, como señalan Mukherjee *et al.* (2018) se considera más importante la selección de especies vegetales para la conservación de poblaciones de polinizadores que la selección de polinizadores para la conservación de plantas. En ausencia de ciertos polinizadores la polinización aún puede ser realizada por otras especies polinizadoras, pero la disponibilidad de plantas con flores es esencial para la supervivencia de muchos polinizadores. A diferencia de *N. glauca* identificada también como especie central en este estudio, *E. gibbiflora* (Figura 12) es una especie nativa en el área de estudio. Esta especie es un arbusto suculento con un tallo simple y grueso de aproximadamente 30 cm de altura que se distribuye en los estados de Morelos, Estado de México, Michoacán, Oaxaca, Querétaro, Coahuila y Ciudad de México (GBIF 2016). Con respecto a la REPSA, florece de octubre a abril (Arizmendi *et al.* 1994) y de acuerdo con los registros anteriores de Morales (1990) y Arizmendi *et al.* (1994) y del presente estudio, muestra una gran asociación con *C. latirostris*. De acuerdo con Parra *et al.* (1993) esto podría deberse a que *C. latirostris* está competitivamente excluida de los recursos florales más ricos, como sucede comúnmente en Chamela, en la costa oeste de México (Arizmendi y Ornelas 1990) y en este estudio, en el que sus interacciones con las especies más abundantes de plantas (*N. glauca*, *L. nepetifolia* y *W. urens*) son mínimas al ser posiblemente excluida por *S. beryllina*.

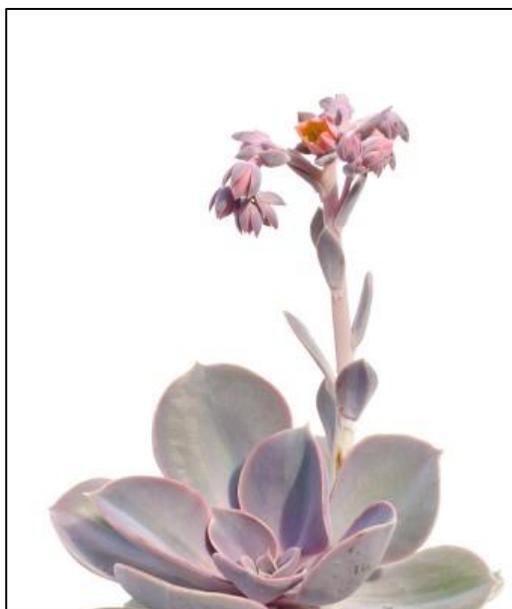


Figura 12. *Echeveria gibbiflora*.

En contraste, en el presente estudio también son de particular interés las plantas exóticas *N. glauca* (Figura 13) y *L. nepetifolia* (Figura 14) que juegan un papel importante en la red, pero son altamente invasivas y por lo tanto objetivos importantes para el manejo de especies introducidas. En el caso de *N. glauca* existe el consenso de que esta especie fue introducida independientemente en varios países durante la primera mitad del siglo XIX (Padilla 1961, Macbride 1962, St. John 1971), probablemente por sus usos medicinales (Díaz 1976) y por su uso como planta de ornato (Tutin *et al.* 1972). Aunque no existen datos precisos sobre la introducción de esta especie a México, la primera evidencia que se tiene de ella es la de un ejemplar del Herbario Nacional (MEXU) colectado justamente en el Valle de México en 1980 (Hernández 1981). La floración de *N. glauca* a diferencia de las especies que florecen durante periodos de tiempo limitados se extiende durante todos los meses del año en la REPSA sin responder a ningún patrón estacional (Hernández 1981, Arizmendi *et al.* 1994). En este marco de referencia, esta especie tiene enormes ventajas ya que su largo periodo de floración trae como resultado el asegurar a los polinizadores durante periodos prolongados, especialmente en el tiempo en que no existen otras especies ornitófilas disponibles. En efecto, la floración extendida de *N. glauca* provee de alimento a los visitantes durante todo el año. Sin embargo, esto tiene especial significado en la estación seca que es cuando los recursos alternativos de energía son escasos lo que se traduce en una fuerte dependencia por parte de los visitantes hacia *N. glauca* durante este periodo de tiempo. De esta manera, podemos concluir que la población de

N. glauca es particularmente benéfica para la población de *S. beryllina* básicamente por su prolongada floración.

Asimismo, *N. glauca* como muchas otras malezas (Salisbury 1961, Hill 1977) se caracteriza por su gran capacidad reproductiva que se manifiesta en un elevado número de frutos producidos por individuo, por su gran cantidad de semillas en cada fruto y su capacidad de autopolinización, características que en conjunto le brindan gran posibilidad de colonización. Con todos los anteriores elementos podemos concluir que la importancia ecológica de las estrategias de *N. glauca* repercuten en la frecuencia de visitas de los colibríes, específicamente en *S. beryllina*.



Figura 13. *Nicotiana glauca*.

Por último, *L. nepetifolia* (L.) R. Brown es una hierba erecta anual originaria de Sudáfrica y el sur de India que ha sido introducida en regiones como Australia, Hawái y México como una especie ornamental. En 1990 fue reconocida dentro del campus universitario de la Universidad Nacional Autónoma de México (Segura-Burciaga 2009) y de acuerdo con López (2017), en la REPSA su población se encuentra establecida principalmente en las zonas de amortiguamiento y en los bordes de las zonas núcleo; sin embargo, no se tiene un registro completo del interior de las zonas núcleo. En este estudio se observó que *L. nepetifolia* se encuentra establecida únicamente en los bordes de la ZNP.

Algunas de las características identificadas que presenta *L. nepetifolia* que favorecen su invasión y dificultan su extracción de la REPSA son sus flores hermafroditas, autocompatibilidad, generación de un gran número de semillas, floración extendida, presencia de individuos bienales, tasa de germinación alta y un fotoblastismo negativo por lo que no requiere que sus semillas se encuentren expuestas a la luz para poder germinar (López 2017). Por el contrario, dos características que son descritas como poco beneficiosas para su invasión y que podrían explicar por qué se encuentra establecida más en zonas de amortiguamiento y bordes de las zonas núcleo, que al interior de estas últimas, son que sólo presenta propagación por semillas y una falta de mecanismos de dispersión a grandes distancias.

Leonotis nepetifolia solamente se reproduce por semillas, por lo que la dispersión de éstas es importante en el movimiento de los individuos de la población (Begon *et al.* 2006). Sus semillas no presentan adaptaciones especiales que ayuden en su dispersión y por tal no se han descrito mecanismos de dispersión a grandes distancias para esta especie (Clarkson *et al.* 2012). De tal forma, una mala dispersión de las semillas a grandes distancias puede generar un patrón en el que la distribución se encuentre restringida a ciertas zonas. Begon *et al.* (2006) describen que cuando las semillas son dispersadas por el viento o son expulsadas del tejido de la madre, la mayor parte de la lluvia de semillas cae cerca de la planta parental, lo cual generaría un patrón de distribución en manchones (círculos monoespecíficos) en las zonas que ha invadido.



Figura 14. *Leonotis nepetifolia*.

Respecto al impacto de la introducción de especies exóticas, en el mundo se han establecido diversos acuerdos y lineamientos internacionales con diversas organizaciones. Ejemplos de estos son el Convenio Internacional para la Protección de las Plantas (IPPC), la Organización Mundial de Sanidad Animal (OIE), la Organización Mundial de la Salud (WHO), el Programa Global de Especies Invasoras (GISP), los Lineamientos para la Prevención de la Pérdida de Biodiversidad causada por Especies Invasoras Exóticas de la Unión Mundial para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) y el Convenio sobre Diversidad Biológica (CBD). Los países que han ratificado el CBD deben dar cumplimiento al artículo 8 subíndice h que establece que, en la medida de lo posible, cada parte impedirá que se introduzcan y controlará o erradicará las especies exóticas que amenacen a ecosistemas, hábitats o especies (CONABIO 2020). México a través del Plan Estratégico Norteamericano de Cooperación en la Conservación de la Biodiversidad de la Comisión para la Cooperación Ambiental (CCA), establece el desarrollo de esfuerzos conjuntos para combatir especies invasoras exóticas en América del Norte. Otro esfuerzo a nivel continental es la red Interamericana de Información sobre Biodiversidad (IABIN), con el apartado 13N dedicado a especies invasoras (CONABIO 2020).

De manera concreta en la REPSA, a partir del año 2007 se iniciaron labores de restauración ecológica con jornadas de retiro de especies como *N. glauca* y *L. nepetifolia* en al menos un sitio (Circuito Exterior Sur A2). Actualmente se continúa con las jornadas de restauración, no obstante, los hallazgos obtenidos en este estudio crean un enigma potencial para la conservación. El control de especies invasoras suele ser deseable con fines de conservación; sin embargo, la remoción de plantas invasoras podría eliminar un recurso importante para los animales polinizadores (Carvalho *et al.* 2008) y reducir la polinización de algunas especies nativas dado efecto facilitador de las especies exóticas en las visitas a las especies nativas (Lopezaraiza-Mikel *et al.* 2007, Ferrero *et al.* 2013). Sin embargo, en otros sistemas invadidos, las especies de plantas invasoras afectan negativamente a las plantas nativas a través de la competencia por polinizadores compartidos y tal competencia podría ser más probable si la planta invasora está estrechamente relacionada con plantas nativas y tiene rasgos florales similares (Morales y Traveset 2009, Gibson *et al.* 2012).

Las plantas invasoras generalistas, como *N. glauca* o *L. nepetifolia* presentan un especial desafío, y la decisión de tolerar su presencia o erradicarlas fuera de su rango nativo debería considerar sus efectos reales o potenciales (importancia para la persistencia y estructura de la red), así como su compatibilidad con la gestión del resto del ecosistema. La restauración de sistemas de polinización

prístinos es hoy prácticamente imposible dada la irreversibilidad de la mayoría de las invasiones (debido tanto a su dinámica natural como a la persistencia de los factores socioeconómicos que los motivan) en un mundo que tiende cada vez más hacia la globalización y la homogenización biótica. Sean cuales fueran las decisiones que se tomen al respecto, dado que las invasiones biológicas no reconocen límites políticos o administrativos, no se debe perder de vista que las acciones a seguir deben considerar no sólo los efectos locales, sino también aquellos que tienen lugar a escala regional y global. Aun así, la clave en cuestión está en si estos nuevos sistemas podrán absorber nuevas especies e interacciones a la vez que permitan mantener las interacciones nativas (Roubik 2000), por lo que resulta de gran importancia, continuar con el monitoreo del comportamiento de *N. glauca* y *L. nepetifolia*. Ambas especies aún se encuentran únicamente en los transectos de los bordes del área de estudio, sin embargo, al ser especies altamente invasivas pueden invadir toda el área y desplazar a especies nativas de gran importancia como *E. gibbiflora* y *W. urens*.

En este estudio se evidencia que existen valiosos recursos para polinizadores que vuelan en el Pedregal de San Ángel; sin embargo, aun cuando los recursos estén disponibles la presencia de organismos como colibríes, murciélagos o esfíngidos se ven en peligro pues la mancha urbana cada más encierra a la Reserva y borra pasadizos usados por estas especies muy móviles. Creemos, que para lograr la conservación de polinizadores y plantas nativas es adecuado el enriquecimiento de los recursos florales para colibríes y otros polinizadores que podría llevarse a cabo en ambientes urbanos mediante el establecimiento de jardines o incluso corredores verdes para polinizadores.

Además del valor científico de comprender las interacciones de las especies en paisajes modificados por el hombre, la identificación de las especies que interactúan y su función en las redes de interacción puede proporcionar información valiosa para su conservación y protección. Por ejemplo, adicionalmente de su valor ecológico en el mantenimiento de redes de interacción, las plantas nativas pueden tener un uso ornamental en jardines privados o públicos. Las plantas nativas, además, son más fáciles de mantener, generalmente requieren menos agua que las especies exóticas, y a menudo poseen hermosas flores y follaje (Krukkeberg 2001). Asimismo, las plantas nativas pueden mantener una gran abundancia y diversidad, incluidas especies de colibríes. Los jardines para colibríes pueden ser por tal una forma de conservar tanto aves como plantas nativas en hábitats modificados por humanos que tienen probablemente el potencial de mitigar el impacto negativo de la pérdida y fragmentación del hábitat (Dicks *et al.* 2016).

Este trabajo permitió reconocer algunos ejemplos de especies de plantas nativas que atraen colibríes en el área de la Reserva, las cuales son: *E. gibbiflora*, *W. urens*, *S. mexicana* y *B. ternifolia*. Estas especies, por ejemplo, podrían ser de gran uso en el proceso de introducción de especies nativas en el proyecto de restauración de pedregales promovidos por la Secretaría Ejecutiva de la Reserva Ecológica El Pedregal de San Ángel, cuyo objetivo es que las diferentes dependencias dentro del campus universitario “adopten” el pedregal que colinda con sus terrenos y se comprometan a su cuidado y mantenimiento con el fin de resguardar la biodiversidad que contienen y proveer con ello diversos servicios ambientales. Creemos que la presencia de colibríes en paisajes modificados por humanos no solo contribuye a la conservación de las plantas nativas y a la biodiversidad asociada con ellas, sino que también puede promover en la universidad su alto valor estético que brinda a la comunidad una sensación de placer e identificación únicos con la fisonomía del campus universitario.

En resumen, nuestros datos sugieren que, aunque los conjuntos de colibríes y plantas pueden persistir en entornos urbanos, la conversión de hábitats naturales puede provocar cambios en los patrones de interacción, como un mayor nivel de generalización, lo que tiene implicaciones para la conservación de las interacciones de polinización mutualista. Nuestros datos resaltan la importancia de conservar los remanentes de matorral xerófilo para garantizar la persistencia de los colibríes y los servicios de polinización que brindan a las plantas nativas. Asimismo, el mensaje principal que surge de nuestros análisis de la simulación de la extinción es que la eliminación de ciertas especies de plantas exóticas de una comunidad podría erosionar la estructura de la red de polinización y provocar un aumento de la extinción de especies. Por lo tanto, los planes de manejo para la erradicación de especies exóticas deben considerar la investigación de las consecuencias comunitarias a largo plazo, prestando especial atención a la compleja estructura de red y dinámica de la comunidad y sus especies exóticas y nativas constituyentes.

CONCLUSIONES

- La urbanización pudo haber generado una disminución en el número de especies de colibríes y plantas en el área de estudio, esto se sustenta en los cambios en las listas de especies registradas entre los diferentes estudios a través del tiempo.
- Los resultados e implicaciones principales del análisis de la red de interacciones entre colibríes y plantas mostraron que: 1) las dos metodologías principales que se utilizaron en esta investigación para estudiar las interacciones (observación directa y capturas por redes de niebla), ofrecen una visión complementaria de este fenómeno; 2) se determinó cualitativa y cuantitativamente la identidad de las especies que conformaron la red de interacción, en general, el estudio cuantitativo nos ha permitido obtener información más detallada sobre el funcionamiento de la red; 3) la red presenta una mala representatividad en términos de incompletitud de muestreos. Sin duda alguna cuando se incluya más tiempo se agregarán nuevas especies de plantas, posiblemente actuando como nodos especializados que harán que la red sea anidada y cohesionada; 4) interactuaron un total de tres especies de colibríes y nueve especies de plantas durante el periodo muestreado, lo que representa un total de 27 interacciones posibles, de las cuales 19 fueron observadas que corresponden a una alta conectancia. *S. beryllina* y *C. latirostris* son las especies de colibríes que interactuaron con un mayor número de especies vegetales, mientras que, *N. glauca* es la especie vegetal más visitada por los colibríes; 5) la red presentó heterogeneidad ajustándose la distribución de las frecuencias a la ley de potencia truncada; 6) las interacciones entre colibríes y plantas fueron asimétricas y débiles en general, las especies con mayores efectos fueron *S. beryllina* y *C. latirostris* dada su alta frecuencia de visitas a las especies de plantas disponibles, mientras, para la comunidad de plantas *E. gibbiflora* presentó la mayor asimetría debido a que es altamente visitada y de manera proporcional por las dos especies de colibríes ya mencionadas; 7) la red mostró una estructura no anidada y no modular debido a la incompletitud temporal del muestreo, la baja riqueza y abundancia de colibríes y plantas, y el dominio de interacciones generalistas; 8) la red es altamente generalizada debido a la menor riqueza de plantas y la menor selectividad de colibríes, característica común en hábitats antrópicos que se traduce en una alta conectividad; 9) la planta nativa *E. gibbiflora*, la planta exótica *N. glauca* y la especie de colibrí *S. beryllina* son las especies centrales en la red.

Así mismo, el análisis de la red de interacciones permitió la evaluación del sistema bajo la presencia de especies exóticas, de esta manera se logró obtener que: 10) el estado exótico de las especies de plantas no afectó las métricas específicas a nivel de especie, por lo que las especies nativas como exóticas son importantes para la estructura de la red en este sistema; 11) *N. glauca* y *L. nepetifolia* se han integrado fuertemente en la red existente representando un papel clave dado que tienen una gran influencia en la dinámica de la red, proveyendo una vía de integración a la red *S. beryllina* a estas dos especies. Nuestros resultados muestran por tal, que la red de plantas y colibríes en el área está abierta a la invasión. Y, por último 12) el análisis nos indicó que la red es relativamente tolerante a la extinción de las especies componentes, sin embargo, los resultados indican que la robustez

dependió del patrón de extinción aplicado. La eliminación dirigida de las especies más conectadas resultó en un patrón más frágil a la extinción, escenario en el que *N. glauca* y *L. nepetifolia* son importantes especies para la persistencia de la red y el mantenimiento de su estructura, cuya eliminación reduce un importante recurso para los colibríes.

- El uso de los recursos se basa en el uso generalista y no en relaciones especializadas guiadas por asociaciones morfológicas.
- Las especies de plantas con alta frecuencia de visitas son aquellas cuyos periodos de floración son prolongados y presentan mayores abundancias de flores, dicho esto, *N. glauca* fue la especie con el mayor número de visitas por estas dos razones, lo que nos indica que la abundancia floral y en especial la fenología tienen un papel central en la estructura de las interacciones planta – colibrí en el área de estudio.
- En general nuestros datos sugieren que, aunque los conjuntos de colibríes y plantas pueden persistir en entornos urbanos, la conversión de hábitats naturales puede provocar cambios en los patrones de interacción que tendrán implicaciones para la conservación de las interacciones de polinización.

RECOMENDACIONES

- Nuestros resultados resaltan la importancia de conservar los remanentes de matorral xerófilo para garantizar la persistencia de colibríes y los servicios de polinización que brindan a las plantas nativas. Proponemos la implementación de estrategias que contribuyan a la conservación de los colibríes incluyendo el enriquecimiento de sitios con plantas atractivas para los colibríes. *E. gibbiflora*, *W. urens*, *S. mexicana* y *B. ternifolia* son las especies de plantas nativas más importantes que atraen colibríes en el área de estudio, por lo que son especies propuestas para futuros planes de restauración y conectividad ecológica.
- Sin duda, la lista que se presenta de las especies de plantas visitadas por los colibríes fue incompleta, por lo que resulta necesario establecer proyectos con mayor amplitud temporal (al menos 12 meses) en los cuales se registren los aspectos fenológicos de la floración de las especies de uso para la comunidad de colibríes en el área de estudio. Estudiar este aspecto ayudará a establecer la disponibilidad de recursos de manera anual permitiendo dilucidar un panorama más amplio de la red de interacciones y sus atributos.
- Para un mejor entendimiento de la red de interacciones en el área, se recomienda incluir en futuros estudios el muestreo de todos los posibles polinizadores que integran la red, por ejemplo, al grupo de los insectos. Es seguro que su presencia tendrá fuertes repercusiones en las métricas y por tanto en la respuesta de la estructura de la red de interacciones.
- Además de evaluar las visitas de los polinizadores y sus frecuencias en la red de interacciones, es recomendable estudiar los efectos del proceso de polinización analizando el éxito reproductivo de las especies de plantas componentes.
- La mayoría de los estudios acerca del papel de las invasiones biológicas provienen de observaciones y trabajos descriptivos. A pesar de los grandes avances que han aportado en nuestra comprensión, es necesario generar experimentos de manipulación que permitan elucidar la complejidad de las interacciones ecológicas para poder discernir sobre los mecanismos subyacentes en ellas. No es fácil predecir en qué casos las especies exóticas dominarán las interacciones dentro de las redes, hasta qué punto alterarán la capacidad de las especies nativas para interactuar con sus polinizadores, ni las consecuencias demográficas de dicha alteración. Futuras investigaciones que comparen la efectividad entre las especies exóticas y las especies nativas son muy necesarias a nivel de comunidad.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aizen, M. A., Morales, C. L. y Morales, J. M. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS Biology*, 6, e31.
- Albert, R., H. Jeong, y A. L. Barabasi. 2000. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature*. 406: 378–82.
- Albrecht, M., B. Padron, I. Bartomeus, y A. Traveset. 2014. Consequences of plant invasions on compartmentalization and species' roles in plant-pollinator networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281, 2014077320140773.
- Almazán-Núñez R. C, y O. Nova-Muñoz. 2006. La guacamaya verde (*Ara militaris*) en la Sierra Madre del Sur, Guerrero, México. *Huitzil*. 7(1): 20-22.
- Almeida-Neto, M., P. Guimarães, P.R. Guimarães, R.D. Loyola y W. Ulrich. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117. (8): 1227-1239.
- Álvarez, S. F., I. J. Carabias, J. Meave del Castillo, F. D. Nava, Z. F. Rodríguez, G. C. Tovar y A. Valiente. 1982. Proyecto para la creación de una reserva en el Pedregal de San Ángel. Documento inédito. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F
- Álvarez-Romero, J. G., R. A. Medellín, A. Oliveras de Ita, H. Gómez de Silva y O. Sánchez. 2008. Animales exóticos en México: una amenaza para la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México. 518 p.
- Amaya-Márquez, M., F. G. Stiles y O. Rangel. 2001. Interacción planta-colibrí en Amacayacu (Amazonas, Colombia): una perspectiva palinológica. *Caldasia*. 23: 301-322.
- Andrade, R. R. 2016. Red de interacción planta-colibrí en la Cantera Oriente, zona de amortiguamiento de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), Ciudad de México. Tesis de Biología. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Autónoma de México. Estado de México. México. 57 p.
- Arizmendi, M. C., A. Espinosa, F. Ornelas, A. Morales, I. Acosta, J. Moreno y L. Pérez. 1994. Las Plantas Polinizadas por Colibríes en el Pedregal de San Ángel, p. 293-299. En Rojo, A. (comp.). La reserva ecológica "El Pedregal de San Ángel: ecología, historia natural y manejo. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Arizmendi, M. C., y Berlanga, H. (2014). Colibríes de México y Norteamérica. México, D.F. CONABIO. 158 p.
- Arizmendi, M. D C., y Ornelas, J. F. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica*. 22: 172-180.
- Bartomeus, I., M. Villa, y L. Santamaría. 2008. Contrasting effects of invasive plants in plant-pollinator networks. *Oecologia*, 155, 761–770.
- Bascompte, J. 2009. Mutualistic networks. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 7: 429-436.
- Bascompte, J. y P. Jordano. 2006. The structure of plant-animal mutualistic networks. En: Pascual, M. y J. A. Dunne (Eds.), *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs*. Oxford University Press, Oxford.

- Bascompte, J. y P. Jordano. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of diversity. *Ecol. Evol. Syst.* 38: 567-563.
- Bascompte, J. y P. Jordano. 2008. Redes mutualistas de especies. *Investigación y Ciencia* 384: 50-59.
- Bascompte, J., P. Jordano, C. J. Melián, y J. M. Olesen. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 100: 9383–9387.
- Bascompte, J., P. Jordano y J. M. Olesen. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312: 431-433.
- Bastolla, U., M. A. Fortuna, A. Pascual-García, A. Ferrera, B. Luque, y J. Bascompte. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature.* 458: 1018-1020.
- Beattie, A. J. 1971. A technique for the study of insect-borne pollen. *Pan-Pacifc. Entomologist.* 47:48.
- Begon, M. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems.* En *Freshwater Biology.*
- Blair, R. B. 1996. Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological Applications,* 6(2): 506-519.
- Blüthgen, N., Menzel, F. y Blüthgen, N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC. Ecology.* 6, 9.
- Bojorques, J. C. y López-Mata. 2005. Riqueza y diversidad de especies de aves en una selva mediana subperennifolia en el centro de Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana.* 21: 1-20.
- Brown, B. J., R. J. Mitchell, y S. A. Graham. 2002. Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and a native congener. *Ecology.* 83: 2328-2336.
- Bucher, A. y J. Mogens, 2001. The fragility of extreme specialization: *Passiflora mixta* and its pollinating hummingbird *Ensifera ensifera*. *Journal of Tropical Ecology.* 17: 323-329.
- Burgos, E., H. Ceva, R. P. J. Perazzo, M. Devoto, D. Medan, M. Zimmermann y A. M. Delbue. 2007. Why nestedness in mutualistic networks?. *Journal of Theoretical Biology.* 249: 307-313.
- Búrquez, A., L. E. Eguiarte, y C. Martínez del Río. 1994. Polinización en el Pedregal de San Ángel, México: *Manfreda brachystachya* y *Mirabilis jalapa*. Pp. 283-291, en: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica el Pedregal de San Ángel: ecología, historia natural y manejo.* Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Buzato, S., M. Sazima e I. Sazima. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica.* 32: 824-841.
- Cano-Santana, Z., I. Pisanty, S. Segura, P. Mendoza-Hernández, R. León-Rico, J. Soberón, E. Tovar, E. Martínez-Romero, L. Ruiz y A. Martínez-Ballesté. 2006. Ecología, conservación, restauración y manejo de las áreas naturales y protegidas del pedregal del Xitle, p. 203-226. En: Oyama, K. y A. Castillo (eds.). *Manejo, Conservación y Restauración de Recursos Naturales en México.* Siglo XXI y Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Carvalho, L.G., E. R. M. Barbosa, y J. Memmott. 2008. Pollinator networks, alien species and the conservation of rare plants: *Trinia glauca* as a case study. *Journal of Applied Ecology.* 45: 1419–1427.

- Cascante, A., M. Quesada, J. A. Lobo, y E. J. Fuchs. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conserv Biol* 16: 137-147.
- Castillo-Argüero, S., Y. Martínez Orea, M. A. Romero Romero, P. Guadarrama Chávez, O. Nuñez Castillo, I. Sánchez Gallén y J. A. Meave. 2007. La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Aspectos Florísticos y Ecológicos. Universidad Nacional Autónoma de México/ Secretaría Ejecutiva de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, México. 294 p.
- Castillo-Argüero, S., Y. Martínez-Orea, J. A. Meave, M. Hernández-Apolinar, O. Núñez-Castillo, G. Santibaéz-Andrade y P. Guadarrama-Chávez. 2009. Flora: susceptibilidad de la comunidad a la invasión de malezas nativas y exóticas. En: Lot, A. y P. Camarena. 2009. El Pedregal de San Ángel de la Ciudad de México.
- Castro, S., P. Silveira, y L. Navarro. 2009. Floral traits variation, pollinator attraction and nectar robbers in *Polygala vayredae* (Polygalaceae). *Ecological Research* 24: 47-55.
- Chacoff, N. P., Vázquez, D. P., Lomáscolo, S. B., Stevani, E. L., Dorado, J., y Padrón, B. 2012. Evaluating sampling completeness in a desert plant-pollinator network. *Journal of Animal Ecology*. 81(1), 190–200.
- Chittka, L. y S. Schurkens. 2001. Successful invasion of a floral market. *Nature*. 411: 653.
- Clarkson, J. R., A. Grice, C. (Tony) y C. Dollery. 2012. Chasing the lion's tail. The value of program review: a case study from the management of *Leonotis nepetifolia* (L.) R.Br. in Rinyirru (Lakefield) National Park. Eighteenth Australasian Weeds Conference. 53–56.
- Colwell, R. K. y J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions. Royal Society London B*. 345: 101-118.
- Colwell, R. K., C. X. Mao y J. Chang. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence based species accumulation curves. *Ecology*. 85: 2717-2727.
- CONABIO, Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad (CONABIO). 2020. Sistema de información sobre especies invasoras en México.
- Costanza, R., R. Arge, R. Groot, S. Farber y M. Grasso. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*. 368: 734-737.
- Czech, B., P. R. Krausman y P. K. Devers. 2000. Economic associations among causes of species endangerment in the United States. *Bioscience*. 50: 593-601.
- Dáttilo W., P. R. Jr. Guimarães y T. J. Izzo. 2013. Spatial structure of ant-plant mutualistic networks. *Oikos*. 122: 1643–1648.
- Del Olmo, G. y E. Roldán. 2007. Aves comunes de la Ciudad de México. Ciudad de México: WWF y Bruja de Monte.
- del Val, E. y K. Boege. (coord.). 2012. Ecología y evolución de las interacciones bióticas. Fondo de Cultura Económica, CIEGO, UNAM. México, D.F. 275 p.
- Díaz, J. L. 1976. Usos de las plantas medicinales de México. Monografías científicas 11. IMEPLAM. México.

- Díaz, I. S., C. Lara, y M. D. C. Arizmendi. Land-Use Change in a Mexican Dry Forest Promotes Species Turnover and Increases Nestedness in Plant-Hummingbird Networks: Are Exotic Plants Taking Over? 2020. *Tropical Conservation Science*. 13: 1-15.
- Dicks, L. V., S. A. Corbet y R. F. Pywell. 2002. "Compartmentalization in Plant-Insect Flower Visitor Webs". *Journal of Animal Ecology*. 71(1): 32-43.
- Dormann, C. F., B Gruber y J. Fründ. 2008. Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R news Vol 8/2*. 8-11.
- Dormann, C. F., J. Fründ, N. Blüthgen y B Gruber. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*. 2: 7-24.
- Dunne, J. A., R. J. Williams, y N. D. Martinez. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecol. Lett.* 5: 558–567.
- Emlen, J. 1971. Population densities of birds derived from transect counts. *Auk*. 88: 323-342.
- Erdtman, G. 1986. *Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms (An Introduction to Palynology)*. Hafner Publishing Company, New York and London. 553 pp.
- Espinosa-García F. J. y J. Sarukhán. 1997. *Manual de Malezas del Valle de México: Claves, Descripciones e Ilustraciones*. Fondo de Cultura Económica. México, D.F., 407 p.
- Faegri K. y Van der Pijl L. 1979. *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon, Oxford, Reino Unido.
- Feinsinger, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecol. Monogr.* 48: 269-287.
- Feinsinger, P. 1983. Coevolution and pollination. In *Coevolution*, D. Futuyma y M. Slatkin (eds.). Sinauer, Sunderland, Massachusetts. p. 282-310.
- Ferrero, V., S. Castro, J. Costa, P. Acuña, L. Navarro, y J. Loureiro. 2013. Effect of invader removal: Pollinators stay but some native plants miss their new friend. *Biological Invasions*. 15: 2347–2358.
- 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.
- Fortuna, M. A. y J. Bascompte. 2006. Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecological Letters*. 9: 281-286.
- Fründ, J., C. F. Dormann., A. Holzschuh., T. Tschardt. 2013. Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology*. 94 (9): 2042-2054.
- Fuchs, E. J., J. Lobo, y M. Quesada. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conserv Biol*. 17: 149-157.
- Fumero-Cabán, J. J., y E. J. Meléndez-Ackerman. 2012. Effects of nectar robbing on pollinator behavior and plant reproductive success of *Pitcairnia angustifolia* (Bromeliaceae). *Plant Species Biology*, 28(3): 224-234.

- Gallegos-Cuevas, A. J. 2016. Diversidad y abundancia de la comunidad de aves en la Cantera Oriente, el Jardín Botánico y la Zona Arqueológica de Cuicuilco del Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Estado de México, México. 165 p.
- GBIF (Global Information Facility). 2016. <http://www.gbif.org/species/7334611> on 2016-07-31.
- Gentry, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*. 6: 64-68.
- Gibson, M. R., D. M. Richardson, y A. Pauw. 2012. Can floral traits predict an invasive plant's impact on native plant-pollinator communities? *Journal of Ecology*. 100: 1216–1223.
- Guimarães Jr., P. R., V. Rico-Gray, S. F. dos Reis y J. N. Thompson. 2006. Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proc. R. Soc. B* 273:2041-2047.
- González, O, y B. A. Loiselle. 2016. Species interactions in an Andean bird–flowering plant network: phenology is more important than abundance or morphology. *PeerJ*, 4, e2789.
- Grimm, N. B., S. H. Faeth, N. E. Golubiewski, C. L. Redman, J. Wu, X. Bai y J. M. Briggs. 2008. Global change and the ecology of cities. *Science*. 319: 756-760.
- 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.R. Jr, P. Jordano. y J. N. Thompson. 2011. Evolution and coevolution in mutualistic networks. *Ecology Letters*. 14: 877–885.
- Gutiérrez, A. 2005. Ecología de la interacción entre colibríes (Aves: Trochilidae) y plantas que polinizan en el bosque altoandino de Torca. Tesis de postgrado (Biología), Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. Bogotá D.C.
- Gutiérrez-Z, A. 2008. Las interacciones ecológicas y estructura de una comunidad altoandina de colibríes y flores en la Cordillera Oriental de Colombia. *Ornitología Colombiana* 7: 17-42.
- Heinrich, B. y P. H. Raven, 1972. Energetics and pollination ecology. *Science*. 176: 597-602.
- Hernández, H. M. 1981. Sobre la ecología reproductiva de *Nicotiana glauca* Grah: una maleza de distribución cosmopolita. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 41: 47-73.
- Hill, T. A. 1977. *The biology of weeds*. Edward Arnold Ltd. Londres.
- Hutto, R. L., S. Pletschet y P. Hendricks. 1986. A Fixed-radius point count method for nonbreeding and breeding Season Use. *Auk*. 103: 593-602.
- Ives, A. R. y B. J. Cardinale. 2004. Food-web interactions govern the resistance of communities after non-random extinctions. *Nature*. 429: 174-177.
- Jiménez-Valverde, A. y J. Hortal. 2000. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Acarología*. 8: 151-161.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129: 657-677.

- 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. 173-199 pp.
- Jordano, P., C. García, J. A. Godoy y J. L. García-Castaño. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 104: 3278-3282.
- Jordano P., D. Vázquez y J. Bascompte. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En: R. Medel, M. Aizen y R. Zamora. (eds.). *Ecología y evolución de interacciones planta animal*. Primera edición. Editorial Universitaria, S.A. Santiago de Chile. 17-41 p.
- Justino D. G., P. K. Maruyama, y P. E. Oliveira. 2012. Floral resource availability and hummingbird territorial behaviour on a Neotropical savanna shrub. *J Ornithol.* 153:189–197.
- Kaiser-Bunbury, C.N., S. Muff, J. Memmott, C. B. Müller, y A. Caflisch. 2010. The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behavior. *Ecology Letters.* 13: 442–452.
- Kearns, C. A. 1993. *Techniques for pollination Biologist*. University Press of Colorado. USA. 586 p.
- 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.
- Kerlinger. F. y H. Lee. 2002. *Investigación del comportamiento. Método de investigación en Ciencias Sociales*. México: Mc Graw Hill.
- Lara-Rodríguez, N. Z., R. Díaz-Valenzuela, V. Martínez-García, E. Mauricio-López E, S. Anaid-Díaz, O. I. Valle, A. D. Fisher-de León, C. Lara, y R. Ortiz-Pulido. 2012. Redes de interacción colibrí-planta del centro-este de México. *Revista mexicana de biodiversidad.* 83:569-577.
- Levin, D. A. 1973. Competition for pollinator service: a stimulus for the evolution of autogamy. *Evolution.* 26: 668-669.
- Levin, D. A. y W.W. Anderson. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *Am. Nat.* 104: 455-467.
- Linhart, Y. B. y P. Feinsinger. 1980. Plant-hummingbird interactions: Effects of island size and degree of specialization on pollination. *Journal of Ecology.* 68: 745-760.
- Llorca, J. 1999. Omisión de variables en modelos de regresión con alta multicolinealidad. *Gaceta Sanitaria.* 13: 243-244.
- López., S. E. G. 2007. Efecto de la presencia de bebederos artificiales sobre los colibríes en el Parque Ecológico de la Ciudad de México, Ajusco Medio. Tesis de Biología. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Autónoma de México. Estado de México. México. 44 p.
- López, G. S. 2017. Estudio demográfico de la población de *Leonotis nepetifolia* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), D.F., México. Universidad Autónoma de México.
- Lopezaraiza-Mikel., M. E., Hayes, R. B., Whalley, M. R. y Memmott, J. 2007. The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: an experimental approach. *Ecology Letters.* 10: 539–550.

- Lot, A., M. Pérez, G. Gil, S. Rodríguez y P. Camarena. 2012. La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel: Atlas de riesgos. 1ª edición. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 52 pp.
- Lot, A. y Z. Cano-Santana. 2009. Biodiversidad del Ecosistema del Pedregal de San Ángel. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Macbride, T. F. 1962. Flora of Perú. Field Mus. Nat. Hist. XIII (1). Publ. 951.
- MacGregor-Fors, I. 2011. Misconceptions or misunderstandings? On the standardization of basic terms and definitions in urban ecology. *Landscape and Urban Planning*. 100: 347-349.
- Marcon, A. P. 2016. Interacoes dos beija-flores e seus recursos florais em um ambiente antropizado no sul do Brasil. *Atualidades Ornitológicas*. 193: 18–24.
- Martín-González, A. M., B. Dalsgaard, y J. M. Olesen. 2010. Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological complexity*. 7: 36- 43
- Maruyama, P. K., J. Vizentin-Bugoni, J. Sonne, A. M. Martín González, M. Schleuning, A. C. Araujo, A. C. Baquero, J. Cardona, P. Cardona, P. A. Cotton, G. Kohler, C. Lara, T. Malucelli, O. H. Marín-Gómez, J. Ollerton, A. M. Rui, A. Timmermann, I. G. Varassin, T. B. Zanata y B. Dalsgaard. 2016. The integration of alien plants in mutualistic plant–hummingbird networks across the Americas: The importance of species traits and insularity. *Diversity and Distributions*, 22(6): 672–681
- Maruyama P, C. Bonizária, P. Marcon, G. D'Angelod, M. da Silvae, E. da Silva, P. Oliveiraa, I. Sazimaf, M. Sazimab, J. VizentinBugonig, L. Anjosh, A. Ruic, y O. Marçal. 2019. Plant-hummingbird interaction networks in urban areas: generalization and the importance of trees with specialized fowers as a nectar resource for pollinator conservation. *Biol Conserv*. 230:187–194.
- Marzluff, J. M., E. Shulenberger, W. Endlicher, M. Alberti, G. Bradley, C. Ryan, C. ZumBrunnen y U. Simon. 2008. *Urban ecology: An International Perspective on the Interaction Between Humans and Nature*. Springer-Verlag. New York. EUA. 783 p.
- Mckinney, M. L. 2002. Urbanization, biodiversity and conservation. *BioScience*. 52: 883-890.
- Mckinney, M. L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*. 127: 247-260.
- Medel, R., R. Zamora, A. M. Aizen y R. Dirzo. (eds). 2007. *Interacciones planta–animal y la conservación de la biodiversidad*. CYTED, Madrid. 400 p.
- Medel, R., A. M. Aizen y R. Zamora. 2009. *Ecología y evolución de interacciones planta-animal. Conceptos y aplicaciones*. Primera edición, Universitaria. S.A. Santiago de Chile.
- Medrano H. R. 2011. Sub-red de interacciones insecto-planta ornitofílica en un bosque de oyamel en el Parque Nacional El Chico Hidalgo, México. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca.
- Mello, M. A. R., F. M. D. Marquitti, P. R. Guimarães Jr, E. K. V. Kalko, P. Jordanoy M. A. Martinez de Aguiar. 2011. The missing part of seed dispersal networks: structure and robustness of bat–fruit interactions. *PLoS ONE*. 6, e17395.
- Memmott, J. y N. M. Waser. 2002. Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 269: 2395–2399.

- Memmott J., N. M. Waser, y M. V. Price. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society. B* 271: 2605-2611.
- Mendoca, L. B. y L. Dos Anjos. 2005. Beijaflores (Aves, Trochilidae) e seus recursos florais em uma área urbana do Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Zoología*, 22 (1): 51–59.
- Mendoça, L. y L. Dos Anjos. 2006. Feeding behavior of hummingbirds and perching birds on *Erythrina speciosa* Andrews (Fabaceae) flowers in an urban area, Londrina, Parana, Brazil. *Revista Brasileira de Zoología* 23 (1): 42-49.
- Menz, M. H., R. D. Phillips, R. Winfree, C. Kremen, M. A. Aizen, S. D. Johnson y K. W. Dixon. 2011. Reconnecting plants and pollinators: challenges in the restoration of pollination mutualisms. *Trends Plant Sci.* 16: 4–12.
- Mitchell, R., J. Irwin, R. E. Flanagan, R. J. y J. D. Karron. 2009. Ecology and evolution of plant-pollinator interactions. *Annals of botany.* 103: 1355-63.
- Morales, H. A. E. 1990. Estudio de las interacciones colibrí-planta en el Pedregal de San Ángel, D.F. Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Autónoma de México. Estado de México. México. 75 p.
- Morales, C. L. y M. A. Aizen. 2006. Invasive mutualisms and the structure of plant-pollinator interactions in the temperate forest of north-west Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology* 94: 171-180.
- Morales, C. L. y A. Traveset. 2009. A meta-analysis of impacts of alien versus native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. *Ecology Letters* 12: 716–728.
- Moreno, C. E. y G. Halffter. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal Applied Ecology.* 37: 149-158.
- Mosquín, T. 1971. Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. *Oikos.* 22: 398-402.
- Mukherjee, S., S. Benejee, P. Basu, G. Saha, y G. Aditya. 2018. Butterfly-plant network in urban landscape: implication for conservation and urban greening. *Acta Oecol.* 92: 16–25.
- Nakagawa, S. y H. Schielzeth. 2013. A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixedeffects models. *Methods in Ecology and Evolution.* 4: 133–142.
- Navarro, L. y R. Medel. 2009. Relationship between floral tube length and nectar robbing in *Duranta erecta* L. (Verbenaceae). *Biological Journal of the Linnean Society.* 96: 392-398.
- Olesen, J. M., L. I. Eskildsen, y S. Venkatasamy. 2002. Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invader complexes and endemic super generalists. *Diversity and Distributions.* 8: 181–192.
- Olesen, J. M. y P. Jordano. 2002. Geographic patterns in plantpollinator mutualistic networks. *Ecology.* 83: 2416-2424.
- Olesen, J. M., J. Bascompte, Y. L. Dupont y P. Jordano. 2007. “The Modularity of Pollination Networks”. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.* 104: 19891-19896.

- Ollerton, J., R. Winfree y S. Tarrant. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals. *Oikos*. 120: 321-326.
- Ortiz-Pulido, R. y Díaz, R. 2001. Distribución de colibríes en la zona baja del centro de Veracruz, México. *Ornitología Neotropical*. 12: 297-317.
- Padilla, V. 1961. Southern California gardens: an illustrate history. Univ. of Calif. Press. Berkeley.
- Pardo, A. R. M. 2001. SPSS 10.0. Guía para el análisis de datos. Consultado en: http://pendientedemigracion.ucm.es/info/socivmyt/paginas/D_departamento/materiales/datos_multivariante.htm.
- Parker, I. M. y K. A. Haubensak. 2002. Comparative pollinator limitation of two non-native shrubs: do mutualisms influence invasions? *Oecologia*. 130: 250-258.
- Parsons, W. T. y E. G. Cuthbertson. 2001. Noxious Weeds of Australia (2° Edición). Australia: Csiro Publishing.
- Parra, V., C. F. Vargas y L. E. Eguiarte. 1993. Reproductive biology, pollen and seed dispersal, and neighborhood size in the hummingbird-pollinated *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae). *American Journal of Botany*. 80: 153-159.
- Plasencia-Vázquez, A. H., G. Escalona-Segura y L. G. Esparza-Olguín. 2014. Modelación de la distribución geográfica potencial de dos especies de psitácidos neotropicales utilizando variables climáticas y topográficas. Campeche, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*. 30(3): 471-49.
- Ralph, C. J., R. Geupel, P. Pyle, T. E. Martin, D. F. De Sante y B. Milá. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. USDA Forest Service. 46 p.
- Ramos-Jiliberto, R., F. S. Valdovinos, P. Moisset de Espanés y J. D. Flores. 2012. Topological plasticity increases robustness of mutualistic networks. *J. Anim. Ecol.* 81: 896– 904.
- R Development Core Team. 2011. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Reynolds, S. T., J. M. Scout y R. A. Nussbaum. 1980. A variable circular-plot method for estimating bird numbers. *Condor*. 82: 309-313.
- Rodríguez, R. 2011. Análisis de regresión lineal múltiple. Consultado en: <http://www.rubenjoserodriguez.com.ar/wp-content/uploads/2011/10/Analisis de Regresion Lineal Multiple Ruben Jos>.
- Rodríguez-Flores, C. I., y F. G. Stiles. 2004. Organización de la comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae phaethorninae) y sus flores en bosques de tierra firme del Parque Nacional Natural Amacayacu (Amazonas, Colombia). *Acta Biológica Colombiana*, 9(2), 81-82.
- Rodríguez-Flores, C. I. y F. G. Stiles. 2005. Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la Amazonia Colombiana. *Ornitología Colombiana*. 3: 7-27.
- Rodríguez-Flores, C., F. G Stiles y M. del C. Arizmendi. 2012. Pollination network of a hermit hummingbird community (Trochilidae, Phaethornithinae) and their nectar resources in the Colombian Amazon. *Ornitología Neotropical*. 23: 85-100.

- Rojas González, B. G. 2018. Efecto de la pérdida de especies en redes de interacción 'planta-colibrí' en el bosque alto andino Yanacocha, faldas del volcán Pichincha, Ecuador. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador. 46 p.
- Rojo, A. y J. Rodríguez. 2002. La flora del Pedregal de San Ángel. Instituto Nacional de Ecología, Mexico.
- Roubik, D.W. 2000. Pollination system stability in Tropical America. *Conservation Biology*. 14: 1235-1236.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (Distrito Federal, México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional, México*. 8: 59-129.
- Rzedowski, G. C. y J. Rzedowski. 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. 2a edición. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Patzcuaro, Michoacán.
- Saavedra, S., D. Stouffer, B. Uzzi y J. Bascompte. 2011. Strong contributors to network persistence are the most vulnerable to extinction. *Nature*. 478: 233-235.
- Sakai, A. K., F. W. Allendorf, J. S. Holt, D. M. Lodge, J. Molofsky, K. A. With, S. Baughman, R. J. Cabin, J. E. Cohen, N. C. Ellstrand, D. E. McCauley, P. O'Neil, I. M. Parker, J. N. Thompson y S. G. Weller. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 32(2001): 305–332.
- Salisbury, E. 1961. *Weeds and alliens*. Collins, Londres.
- Santo de Araujo. 2018. Robustness of plant-plant networks with different levels of habitat modification and interaction intimacy. *Network Biol.* 8(2):55–64.
- Segura-Burciaga, S. 2009. Introducción de especies: la invasión y el control de *Eucalyptus resinífera*. En: *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. Eds. Lot A., Cano-Santana Zenón. UNAM, Coordinación de la Investigación Científica, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.
- SEREPSA (Secretaría de Reserva Ecológica Pedregal de San Ángel). 2008. Manual de Procedimientos. Programa de Adopción de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Secretaria Ejecutiva REPSA, Coordinación de la Investigación Científica. UNAM, México. 108 p.
- SEREPSA (Secretaría de Reserva Ecológica Pedregal de San Ángel). 2013. Portal oficial de la Reserva Ecológica Pedregal de San Ángel. Coordinación de Investigación Científica. Universidad Nacional Autónoma de México, México. En: www.repsa.unam.mx, última consulta: 18 de agosto de 2021.
- Snow, D. W. y B. K. Snow. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist)* 38: 105-139.
- Solé, R. V. y J. M. Montoya. 2001. Complexity and fragility in ecological networks. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 2039–2045.
- Sonne, J., A. M. Martín González, P. K. Maruyama, B. Sandel, S. Abrahamczyk, R. Alarcón, A. C. Araujo, F. P. Araujo, S. Mendes de Azevedo Jr, A. C. Baquero, D. Nogués-Bravo, P. A. Cotton, T. T. Ingversen, G. Kohler, C. Lara, F. M. Guedes LasCasas, A. O. Machado, C. G. Machado, M. A. Maglianesi, A. Cerqueira Moura, G. M. Oliveira, P. E. Oliveira, J. F. Ornelas, L. da Cruz Rodrigues, L. Rosero-Lasprilla, A. M. Rui, M. Sazima, M. Schleuning, A. Timmermann, I. Galarda Varassin, J.

VizentinBugoni, Z. Wang, S. Watts, J. Fjeldså, J-C. Svenning, C. Rahbek, and B. Dalsgaard. 2016. High proportion of smaller-ranged hummingbird species coincides with ecological specialization across the Americas. *Proceedings of the Royal Society B*. 283: 20152512.

StatSoft. 1997. STATISTICA for Windows. Disponible en: www.statsoft.com. (Fecha de acceso: marzo 2022).

Stiles, F. G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 68: 323–351.

Stiles, F. G. 2000. Evaluando la disponibilidad y el uso de los recursos florales para los colibríes. Mesa de Trabajo. En: J. Aguirre (ed.). *Memorias del 1er. Congreso Colombiano de Botánica*. Abril 26-30/1999 (2000). Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Santafé de Bogotá, Colombia.

St. John, H. 1973. List and summary of the flowering plants of the hawaiian Islands. Hawaii.

Stouffer, D. B., Cirtwill, A. R. y J. Bascompte. 2014. How exotic plants integrate into pollination networks. *Journal of Ecology*. 102: 1442–1450.

Stout, J. C., J. A. N. Parnell, J. Arroyo, y T. P. Crowe. 2006. Pollination ecology and seed production of *Rhododendron ponticum* in native and exotic habitats. *Biodivers. Conserv.* 15: 755-777.

Suweis S., F. Simini, Jr. Banavar y A. Maritan. 2013. Emergence of structural and dynamical properties of ecological mutualistic networks. *Nature* 500 (7463): 449-52 Snow, D.W. (1981) Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica* 13: 1–14.

Temeles E. J. y W. J. Kress. 2003. Adaptation in a plant-hummingbird association. *Science*. 300: 630-633.

Thompson, J. N. 2006. Mutualistic webs of species. *Science*. 312: 372-373.

Titze, A. 2000. The efficiency of insect pollination of the neophyte *Impatiens glandulifera* (Balsaminaceae). *Nord. J. Bot.* 20: 33-42.

Traveset, A., R. Heleno, S. Chamorro, P. Vargas, C. K. McMullen, R. Castro-Urgal, M. Nogales, H. W. Herrera, y J. M. Olesen. 2013. Invaders of pollination networks in the Galapagos Islands: emergence of novel communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 280: 2012-3040.

Traveset, A. y D. M. Richardson. 2014. Mutualistic interactions and biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 45: 89–113.

Tutin, T. G., V. H. Heywood, N. A. Burges, D. M. Moore, D. H. Valentine, S. M. Walters y D. A. Weeb. 1972. *Flora Europea* 3. Univ. Press. Cambridge.

Valiente-Banuet, A. y E. De Luna. 1994. Lista florística actualizada de la reserva del Pedregal de San Ángel, México, D.F. En: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica “El Pedregal” de San Ángel: Ecología, historia natural y manejo*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 67-82.

Vargas, M. F. 1997. *Parques Nacionales de México*. Vol. I: Zona Centro, Occidente y Oriente, México. SEMARNAP. 343 p.

Vázquez, D. P. y M. A. Aizen. 2003. Null model analyses of specialization in plant-pollinator interactions. *Ecology* 84: 2493-2501.

Verdú, M. y Valiente-Banuet, A. 2008. The Nested Assembly of Plant Facilitation Networks Prevents Species Extinctions. *The American Naturalist* 172 (6): 751-760.

Verdú, M. y Valiente-Banuet, A. 2011. The relative contribution of abundance and phylogeny to the structure of plant facilitation networks. *Oikos* 120(9): 1351-1356.

Vilchis, D. P. M. 2018. Porcentaje de área ocupada por dos especies de colibríes (*Amazilia beryllina* y *Cynanthus latirostris*) en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Estado de México, México. 71 p.

Villaseñor, J. y F. Espinosa-García. 1998. Catálogo de malezas de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Consejo Nacional Consultivo Fitosanitario y Fondo de Cultura Económica, México.

Villaseñor, J. L., J Rzedowski, y F. J. Espinosa-García. 2002. Lista depurada de las plantas con flores (Magnoliophyta) registradas como introducidas en la flora de México. Informe para la Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad No. U024. Inédito.

Vizentin-Bugoni, J., P. K. Maruyama y M. Sazima. 2014. Processes entangling interactions in communities: Forbidden links are more important than abundance in a hummingbird-plant network. *Proc. Biol. Sci.* 281: 2013-2397.

Waser, N.M., L. Chittka, M.V. Price, N.M. Willians y J. Ollerton, 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*. 77: 1043-1060.

Wolf, L. L., F. G. Stiles, y F. R. Hainsworth. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology*. 32: 349-379.

ANEXOS

Anexo 1. Riqueza y abundancia de los colibríes registrados por observación directa en los cinco meses de muestreo.

Especie	Número de individuos	Abundancia relativa
<i>Saucerottia beryllina</i>	98	80.30%
<i>Cynanthus latirostris</i>	16	13.11%
<i>Basilinna leucotis</i>	7	5.70%
<i>Eugenes fulgens</i>	1	0.81%

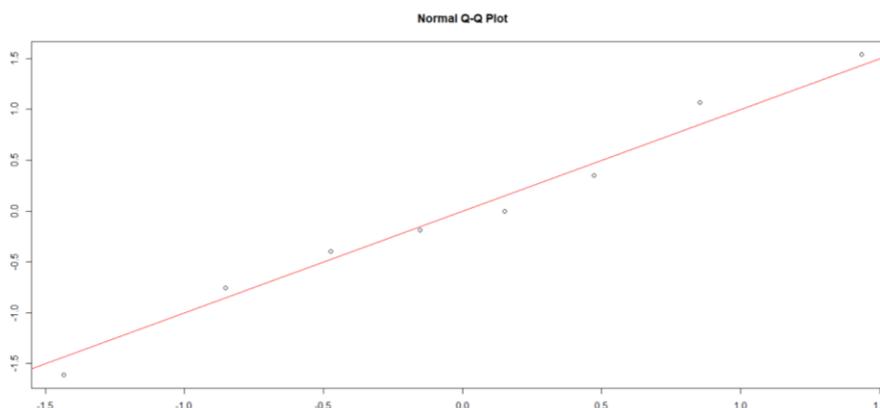
Anexo 2. Riqueza y abundancia de los colibríes registrados por medio de capturas en los cinco meses de muestreo.

Especie	Número de individuos	Abundancia relativa
<i>Saucerottia beryllina</i>	20	57%
<i>Cynanthus latirostris</i>	14	40%
<i>Basilinna leucotis</i>	1	2.80%

Anexo 3. Longitud de la corola, concentración y volumen del néctar de las especies de plantas.

Especie	Longitud promedio de la corola efectiva (mm)	Concentración promedio de azúcar en ° Brix	Volumen promedio en µl
<i>Nicotiana glauca</i>	30.29	20.172	12.795
<i>Leonotis nepetalifolia</i>	14.38	15.4	3.054
<i>Wigandia urens</i>	16.5	x	x
<i>Echeveria gibbiflora</i>	14.44	19.27	8.14
<i>Salvia mexicana</i>	29.8	21.4	4.842
<i>Bauvardia ternifolia</i>	22.3	14	6.398
<i>Aloe arborescens</i>	29.82	17.8	60.072
<i>Malvaviscus arboreus</i>	51.79	11	32.581

Anexo 4. Gráfica de cuantiles teóricos y cuantiles calculados para la regresión lineal de los datos de frecuencia de la longitud promedio de la corola. La línea roja representa la recta de normalidad.



Anexo 5. Valores del índice de especialización de las especies de plantas.

<i>Nicotiana glauca</i>	0.073
<i>Leonotis nepetifolia</i>	0.093
<i>Wigandia urens</i>	0.015
<i>Echeveria gibbiflora</i>	0.19
<i>Salvia mexicana</i>	0.017
<i>Bouvardia ternifolia</i>	0.136
<i>Aloe arborescens</i>	0.077
<i>Malvaviscus arboreus</i>	0
<i>Ipomoea pauciflora</i>	0.213

* Las especies remarcadas son las especies exóticas.

Anexo 6. Datos de la fuerza de las especies exóticas y nativas.

Especies Exóticas	Especies Nativas
0.538	0.454
0.747	0.863
0.043	0.14
	0.105
	0.005
	0.102

Anexo 7. Longitud de la corola efectiva de las especies de plantas.

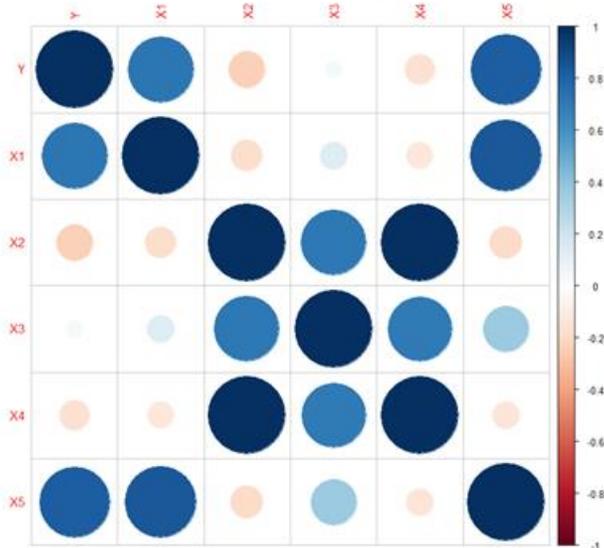
Familia	Especie	Longitud promedio de la corola efectiva (mm)	Síndrome Ornitófilo
Solanaceae	<i>Nicotiana glauca</i>	30.29	✓
Lamiaceae	<i>Leonotis nepetifolia</i>	14.38	✓
Hydrophyllaceae	<i>Wigandia urens</i>	16.5	
Crassulaceae	<i>Echeveria gibbiflora</i>	14.44	
Lamiaceae	<i>Salvia mexicana</i>	29.8	✓
Rubiaceae	<i>Bouvardia ternifolia</i>	22.3	✓
Asphodelaceae	<i>Aloe arborescens</i>	29.82	✓
Malvaceae	<i>Malvaviscus arboreus</i>	51.79	✓

n = 10.

Anexo 8. Longitud del pico y peso promedio de las especies de colibríes.

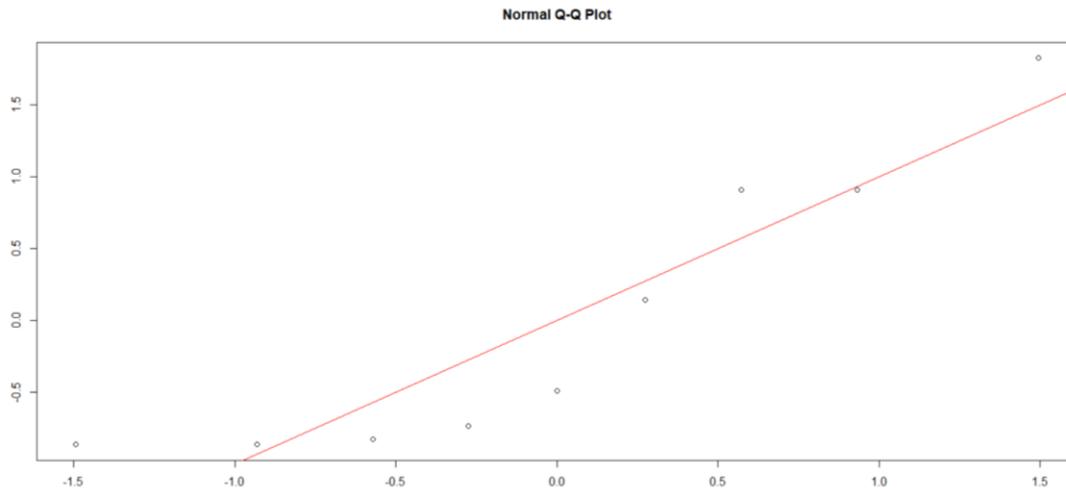
Especie	Tamaño del pico promedio (mm)	Peso promedio (g)	N
<i>Saucerottia beryllina</i>	19.75	4.32	18
<i>Cynanthus latirostris</i>	21.97	3.8	14
<i>Basilinna leucotis</i>	19.82	3.6	1

Anexo 9. Matriz de correlación de las variables de la regresión lineal múltiple.



Definición de las variables: Y = frecuencia de visitas de los colibríes a cada especie de planta, X1 = abundancia floral, X2 = volumen promedio de néctar, X3 = concentración promedio de azúcar del néctar, X4 = calorías promedio del néctar y X5 = temporalidad de floración las especies de plantas.

Anexo 10. Gráfica de cuantiles teóricos y cuantiles calculados para la regresión lineal de los datos de frecuencia de visitas de los colibríes. La línea roja representa la recta de normalidad.



Anexo 11. Modelo aleatorio de la simulación de la extinción de las especies de plantas.

Eliminación de plantas	Extinción de plantas	Extinción de colibrís
1	1	0
2	1	0
3	1	0
4	1	0
5	1	0
6	1	0
7	1	1
8	1	0
9	1	2

Anexo 12. Modelo sistemático de la simulación de la extinción de las especies de plantas.

Eliminación de plantas	Extinción de plantas	Extinción de colibrís
1	1	0
2	1	0
3	1	0
4	1	0
5	1	0
6	1	1
7	1	0
8	1	1
9	1	1

Anexo 13. Catálogo de Polen (cargas de polen de los meses de octubre y noviembre).

Crassulaceae

Echeveria gibbiflora A.P. de Candolle.

Forma: Oblato. EP/EE = 0.70 μm . EP = $21.2 \pm 1.89 \mu\text{m}$. EE = $30.15 \pm 1.95 \mu\text{m}$.

Apertura: Tricolporado. Colpo (Alto = $19.23 \pm 1.59 \mu\text{m}$. Ancho = $10.10 \pm 1.04 \mu\text{m}$).

Poro: EE = $6.27 \pm 1.12 \mu\text{m}$. EP = $6.93 \pm 1.06 \mu\text{m}$.

Apocolpo: $3.97 \pm 0.56 \mu\text{m}$.

EEVP: $29.68 \pm 3.11 \mu\text{m}$.

Exina: $1.04 \pm 0.16 \mu\text{m}$. Perforada.

Estatus migratorio en México: Nativa.

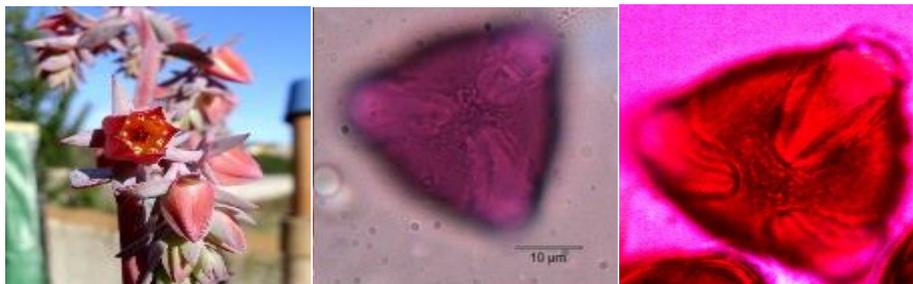


Figura 15. Vista polar del grano de polen de *Echeveria gibbiflora* a 100x. Se observan los tres colpos con margo.

Lamiaceae

Leonotis nepetifolia R. Br.

Forma: Oblato-esferoidal. EP/EE = 0.99 μm . EP = $32.41 \pm 2.70 \mu\text{m}$. EE = $32.66 \pm 3.73 \mu\text{m}$.

Apertura: Tricolpado. Alto = $27 \pm 1.48 \mu\text{m}$. Ancho = $12.08 \pm 1.11 \mu\text{m}$.

Apocolpo: $5.06 \pm 0.78 \mu\text{m}$.

EEVP: $28.72 \pm 1.68 \mu\text{m}$.

Exina: $1 \pm 0.22 \mu\text{m}$. Perforada.

Estatus migratorio en México: Exótica.

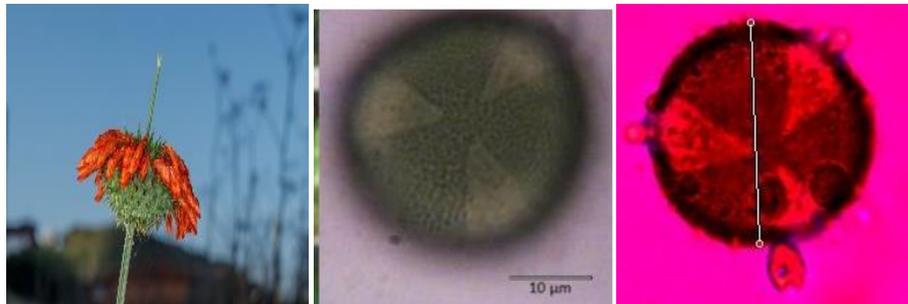


Figura 16. Vista polar del grano de *Leonotis nepetifolia* a 100x. Se observan los tres colpos y la exina perforada.

Rubiaceae

Bouvardia ternifolia Cav. Schltdl.

Forma: Prolato-esferoidal. EP/EE = 1.03 μm . EP = $28.30 \pm 1.13 \mu\text{m}$. EE = $27.46 \pm 0.86 \mu\text{m}$.

Apertura: Estefanocolporado. Poro (EE = $4.28 \pm 0.60 \mu\text{m}$. EP = $5.27 \pm 0.71 \mu\text{m}$). Colpo (Alto = $22.63 \pm 1.03 \mu\text{m}$. Ancho = $2.92 \pm 0.63 \mu\text{m}$).

Exina: $1.74 \pm 0.20 \mu\text{m}$.

Ornamentación: Semitectada-reticulada.

Estatus migratorio en México: Nativa.

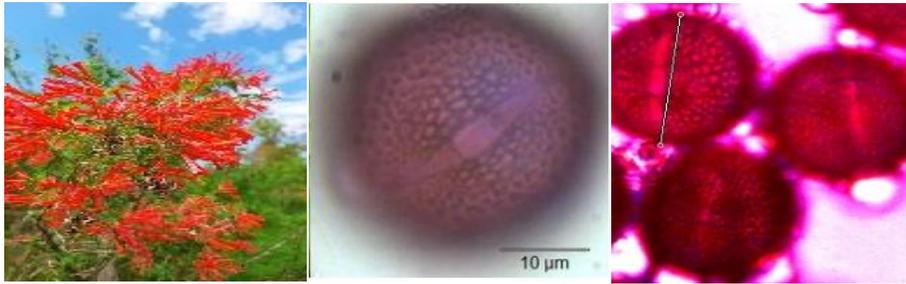


Figura 17. Vista polar del grano de polen de *Bouvardia ternifolia* a 100x y 40x. Se observa un colpo y en el fondo un poro. La ornamentación es semitectada-reticulada.

Solanaceae

Nicotiana glauca Graham.

Forma: Suboblato. EP/EE = 0.80 μm . EP = $18.65 \pm 0.91 \mu\text{m}$. EE = $23.17 \pm 1.23 \mu\text{m}$.

Apertura: Tricolpado. Alto = $14.54 \pm 1.97 \mu\text{m}$. Ancho = $8.66 \pm 2.27 \mu\text{m}$.

EEVP: $23.39 \pm 0.77 \mu\text{m}$.

Apocolpo: $4.70 \pm 0.71 \mu\text{m}$.

Exina: $1.01 \pm 0.19 \mu\text{m}$. Perforada.

Estatus migratorio en México: Exótica.



Figura 18. Vista del grano de polen de *Nicotiana glauca* a 100x. Se observa uno de los colpos.