



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE
HIDALGO**

FACULTAD DE BIOLOGÍA

División de Estudios de Posgrado

Programa Institucional de Maestría En Ciencias Biológicas

Área temática: Ecología y Conservación

**“VARIACIÓN TEMPORAL DE LAS
REDES DE INTERACCIÓN PLANTA-
TROCHILIDAE EN UN SISTEMA
TEMPLADO”**

TESIS

Como requisito para obtener el título profesional de

Maestro en Ciencias Biológicas

Que presenta:

BIÓL. MARIO ABRAHAM VÁZQUEZ BUITRÓN

Director de Tesis: Dr. Alejandro Salinas Melgoza

Morelia, Michoacán, mayo del 2022

U.M.S.N.H



**FACULTAD
DE
BIOLOGÍA**

**“Con algunas interacciones se pierde el tiempo,
con otras se pierde la noción del tiempo
y con otras recuperamos el tiempo perdido”
-desconocido-**

AGRADECIMIENTOS

A la UMSNH, la facultad de Biología por brindarme un segundo hogar.

A CONACYT por el apoyo otorgado al proyecto

Al Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas por darme un espacio.

- Al Dr. Alejandro Salinas Melgoza quien durante seis años me ha guiado y brindado su amistad y asesoría.
- A mis sinodales la Dra. Yvonne Herrerías Diego, Elizabeth Hobson, Eduardo Cuevas y Eduardo Mendoza por guiarme en este proyecto.
- A mi madre Cecilia Buitrón Buitrón que siempre me ha dado su apoyo incondicional
- A Erick Roberto Azpiri Vázquez por su apoyo en campo.
- Al equipo de trabajo de La Sierra de Los Agustinos: Yessica Jatziri Moreno García, Christopher Donovan Mendoza Rangel, José Jair Arredondo López, Adriana Servín, Juan José Díaz y Emmanuel Sánchez Garibay por el apoyo constante.
- A mi familia, en especial a mis tíos: Leonardo, Audelia, Celia y Juve y a mis primos Antonia, Inda, Noelia y Eugenio que me han apoyado y por lo cual estaré eternamente agradecido.
- A Guadalupe Romero, Martín Romero y esposa por su hospitalidad y amabilidad.
- A mis compañeros del laboratorio de vida silvestre Alicia, Frecia, Mauricio, Luz y Esmeralda por los aprendizajes y por aguantarme.
- A mis amigos Viridiana, Naye, Ramon, Damián, Rigo, Diana y Javiana por sus consejos.
- Al instituto de Ecología de Acámbaro, en particular a Alan Camacho.

¡¡¡A todos, muchas gracias!!!

ÍNDICE

RESUMEN	1
PALABRAS CLAVE	2
ABSTRACT	3
KEY WORDS:	4
INTRODUCCIÓN	5
Factores que afectan la estructura de las redes de interacción	5
Implicaciones del uso de diferentes escalas de tiempo	6
Susceptibilidad de las redes de interacción planta-colibrí a evaluaciones temporales	7
OBJETIVOS	11
HIPÓTESIS	11
PREDICCIONES	11
MÉTODOS	12
Diseño experimental	12
Evaluación de los factores que influyen en las interacciones	13
Reducción de variables ecológicas	13
Análisis estadístico	14
Evaluación de la influencia de la escala temporal	15
Análisis de redes de interacción	15
Análisis de la diversidad de interacciones	16
RESULTADOS	17
Evaluación de similitud de redes de interacción anuales	19
Evaluación de similitud de redes de interacción estacionales	20
Evaluación de similitud de redes de interacción trimestrales	21
Patrones generales	21
DISCUSIÓN	21
¿Qué factores influyen el patrón y la estructura de las interacciones?	22
Factores guiando las interacciones	23
Interactantes importantes manteniendo la integridad de la red	26
Implicaciones del estudio	27
LITERATURA CITADA	29

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Fluctuaciones mensuales en la abundancia de colibríes en el Área Protegida Sierra de Los Agustinos durante 2018 y 2020.....	42
Figura 2. Fluctuaciones mensuales en la abundancia de flores en el Área Protegida Sierra de Los Agustinos durante 2018 y 2020.....	42
Figura 3. Red de interacción en el Área Protegida Sierra de Los Agustinos durante 2018 y 2020 y abundancia de especies interactuantes.....	43
Figura 4. Redes de interacción durante 2018 en el Área Protegida Sierra de Los Agustinos y la abundancia de especies que interactúan.....	44
Figura 5. Redes de interacción durante 2020 en el Área Protegida Sierra de Los Agustinos. Con la abundancia de especies que interactúan.....	45
Figura 6. Valores promedio de similitud de Sorensen por trimestre, temporada y año de interacciones, colibríes y plantas.....	46
Figura 7. Valores del criterio de información de Akaike para los diferentes factores considerados solos y sus combinaciones.....	46
Figura 8. Gráfico de rango-abundancia de interacciones a nivel global en el Área Protegida Sierra de Los Agustinos durante 2018 y 2020.....	47
Figura 9. Gráfico rango-abundancia de interacciones para 2018 en el Área Protegida Sierra de Los Agustinos.....	47
Figura 10. Gráfico rango-abundancia de interacciones para 2020 en el Área Protegida Sierra de Los Agustinos.....	48
Figura 11. Principales especies interactuantes en las redes de interacción, se excluyeron los morfos en el caso de las plantas.....	48

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Métricas de las redes de interacción colibrí-planta a diferentes escalas temporales en el Área Protegida Sierra de Los Agustinos.....	37
Tabla 2. Resultados del modelo lineal generalizado mixto de díadas numéricas en el Área Protegida Sierra de Los Agustinos.....	38
Tabla 3. Resultados del modelo lineal generalizado mixto sobre el número de registros de las diadas de interacciones en el Área Protegida Sierra de Los Agustinos.....	38
Tabla 4. Valores de la varianza explicada y acumulada por los ocho componentes principales e influencia de las variables ecológicas por componente.....	39
Tabla 5. Resultados del análisis de diversidad β de interacciones.....	40
Tabla. 6. Ocurrencia de interacciones centrales de acuerdo a la escala.....	41

RESUMEN

Las fluctuaciones temporales en la disponibilidad de recursos, la frecuencia de los interactuantes y la variación en las condiciones ambientales pueden ocasionar cambios en las interacciones mutualistas, por ejemplo, en la interacción planta-colibrí. Aunque estos factores pueden modificar la estructura de las redes de interacción, algunas interacciones pueden mantenerse en el tiempo sin mayor fluctuación. Sin embargo, las interacciones en donde participan plantas generalmente son por periodos de tiempo cortos que se vuelven a repetir en un ciclo posterior. El objetivo de este trabajo fue analizar los cambios temporales de las interacciones planta-colibrí y los factores que influyen sobre las interacciones en el ANP La Sierra de Los Agustinos, estado de Guanajuato. Se registró las interacciones y la abundancia de los interactuantes en seis transectos de un kilómetro de forma mensual en 2018 y 2020. Además, se hicieron muestreos con redes de niebla en los transectos para obtener información sobre las cargas de polen. Se obtuvieron las redes interacción y sus métricas de forma global, por año, por estación de secas y lluvias y por trimestre. Adicionalmente, se obtuvo la similitud de Sorensen con las interacciones y plantas y colibríes en las escalas de trimestre, estacional y por año. Se realizó un análisis para identificar si factores como la fenología, abundancia de interactuantes y morfología estaban influyendo en las interacciones, además se hicieron modelos lineales generalizados mixtos, finalmente realizamos un análisis del recambio en las redes de interacciones en las diferentes escalas. Encontramos que la red global está formada por ocho especies de colibríes interactuando con 24 especies de plantas, con 2.34 interacciones por especie. El trimestre julio-septiembre en ambos años tuvo un mayor número de interactuantes (2018: 24 y 2020:17), interacciones por especie (2018:1.67 y 2020: 1.12) y de las métricas en general. Por otro lado, la temporada de lluvias fue la que presento un mayor número de interactuantes (2018: 25 y 2020: 18) e interacciones (2018: 1.95 y 2020: 1.22). El índice de similitud de Sorensen y el análisis de recambio mostraron que todos los trimestres tuvieron variación, siendo mayor la variación en las interacciones que entre los interactuantes. La fenología fue el factor que explica mejor la frecuencia de interacciones. Por otro lado, los GLMM nos permitieron identificar que tanto la abundancia de las especies interactuantes, características la vegetación y variables ambientales como la temperatura y humedad estaban influyendo en las redes de interacciones. Además, pudimos observar que a pesar del recambio entre las diferentes escalas temporales evaluadas la

interacción entre *Basilina leucotis* y *Salvia elegans* fue la dominante, y se mantuvo a lo largo del año. Este estudio contribuye al conocimiento de la variación temporal que tienen las interacciones en un sistema templado, así como los factores que influyen sobre esta variación, ya que nuestros datos indican que parte de las redes de interacción está cambiando en los trimestres, temporadas y los años, estos cambios pueden ser explicados por diferencias en la disponibilidad de recursos, que influyen en los colibríes y por lo tanto en las interacciones. Sin embargo, la interacción principal y parte de la estructura de las redes se mantiene, posiblemente debido a la existencia de interacciones recurrentes entre trimestres y años y cuyos interactuantes tienen la capacidad de adecuarse y resistir cambios ambientales.

PALABRAS CLAVE:

Interacciones, colibríes, cambios temporales, mutualismo, plantas

ABSTRACT

Temporal fluctuations in resource availability, frequency of interactants, and variation in environmental conditions can cause changes in mutualistic interactions, for example, plant-hummingbird interactions. Although factors can modify the structure of these interaction networks, some interactions can be maintained over time without major fluctuation. However, the interactions in which plants participate are generally for short periods of time that are repeated in a subsequent cycle. The objective of this work was to analyze the temporal changes of the plant-hummingbird interactions and the factors that influence the interactions in La Sierra de Los Agustinos, state of Guanajuato. Interactions and abundance of interactants were produced on six transects of one-kilometer on a monthly in 2018 and 2020. In addition, mist nets were taken on the transects to obtain information on pollen loads. The interaction networks and their metrics were changed globally, by year, by dry and rainy season, and by quarter. In addition, the Sorensen similarity with the interactions and plants and hummingbirds was obtained at the quarter, seasonal and year scales. An analysis was carried out to identify if factors such as phenology, abundance of interactions and morphology were influencing the interactions, in addition, mixed generalized linear models were made, finally we carried out an analysis of the turnover in the networks of interactions at different scales. We find that the global network is made up of eight hummingbird species interacting with 24 plant species, with 2.34 interactions per species. The July-September quarter in both years had a higher number of interactants (2018: 24 and 2020: 17), interactions by species (2018: 1.67 and 2020: 1.12) and metrics in general. On the other hand, the rainy season was the one with the highest number of interactants (2018: 25 and 2020: 18) and interactions (2018: 1.95 and 2020: 1.22). Sorensen's similarity index and turnover analysis showed that all trimesters had variation, with greater variation in the interactions than between the interactants. Phenology was the factor that best explains the frequency of interactions. On the other hand, the GLMM allowed us to identify that both the abundance of interacting species, vegetation characteristics and environmental variables such as temperature and humidity were influencing the networks of interactions. In addition, we were able to observe that despite the exchange between the different time

scales evaluated, the interaction between *Basilina leucotis* and *Salvia elegans* was the dominant one, and was maintained throughout the year. This study contributes to the knowledge of the temporal variation that interactions have in a temperate system, as well as the factors that influence this variation, since our data indicate that part of the interaction networks is changing in the quarters, seasons and years, these changes can be explained by differences in the availability of resources, which influence hummingbirds and therefore interactions. However, the main interaction and part of the network structure is maintained, possibly due to the existence of recurring interactions between quarters and years and whose interactants have the ability to adapt and resist environmental changes.

KEY WORDS:

Interactions, hummingbirds, temporal changes, mutualism, plants.

INTRODUCCIÓN

Las interacciones biológicas pueden mantener procesos importantes en la naturaleza y los organismos que participan en ellos. Para que una interacción sea consistente temporalmente se considera que ésta debe de mantenerse por periodos de tiempo largos, permitiendo la formación de una relación en beneficio de los interactuantes (Rosenzweig y MacArthur, 1963). Las interacciones duraderas pueden llevar a desarrollar estrategias conductuales y fisiológicas que puedan responder a la fluctuación temporal de los factores ambientales (Rosenzweig y MacArthur, 1963). Un ejemplo de las interacciones consistentes temporalmente es el de algunos polinizadores que pueden sincronizar su ocurrencia con el periodo de floración de las plantas (Augsburger, 1981). La falta de consistencia en la coocurrencia de los actores en interacciones mutualistas como polinizadores-plantas puede ser producto de cambios fenológicos temporales como resultado del calentamiento global (Gérard et al. 2020). Los cambios en la consistencia de los actores en las interacciones y la plasticidad en la interacción pueden llevar a la reestructuración de estas interacciones, donde pueden perderse o llevar a formar nuevas. El mantener la consistencia en la ocurrencia temporal en las interacciones puede ayudar no solo a la persistencia de sus participantes (Ramos-Robles *et al.* 2020; Martín-Vertedor *et al.* 2010; Schweiger et al. 2008) también a definir la estabilidad de procesos esenciales que involucran a los participantes de las interacciones, como por ejemplo en la polinización o la dispersión de semillas. La falta de consistencia en las interacciones a lo largo del tiempo puede resultar en cambios en la estructura de las interacciones a diferentes escalas temporales dependiendo de los factores que la originen.

Factores que afectan la estructura de las redes de interacción

Las interacciones polinizador-plantas pueden ser influidas temporalmente por fluctuaciones en algunos factores ecológicos que fomentan la presencia de los interactuantes. Las condiciones ambientales pueden determinar la presencia de las interacciones al influir en la fenología de los participantes y por lo tanto en la estructura de las redes de interacciones. Por ejemplo, se ha visto que el número de flores puede ser influido por la temperatura y la disponibilidad de agua (Alarcón et al. 2008; Duan et al. 2007). Temperaturas altas y

humedad baja pueden disminuir la cantidad y concentración de néctar, afectando la cantidad de visitas de los polinizadores (Lawson y Rands, 2019; Antoñ et al. 2017). Estos cambios pueden reflejarse de forma estacional en los patrones de floración, con una cantidad mayor de flores en la temporada seca en bosques templado (Lara, 2006; Vázquez-Buitrón et al. En Revisión), el bosque nuboso (Jiménez et al. 2012). Aunque la mayor disponibilidad de recursos puede suceder en la temporada de lluvias en el bosque lluvioso (Cotton, 2007). Esto puede modificar asimétricamente el número de potenciales interacciones y la estructura de las interacciones.

Además, el número de interacciones puede ser influido por fluctuaciones en el número de individuos (Vázquez et al. 2009), mediado por la disponibilidad y calidad de alimento. La tendencia general es que una disponibilidad baja de alimento se asocia con un número menor de individuos (Abrahamczyk y Kessler, 2010), y por ende una reducción en las interacciones. El principio detrás de esto es que una menor densidad de individuos disminuirá la probabilidad de que las especies estén interactuando (Simmons et al. 2019). Entonces, el número de interacciones y como estas están estructuradas puede ser influido por el número de interactuantes, el cual puede ser mediado por las condiciones ambientales que influyen en la disponibilidad y calidad del alimento y por lo tanto en el número de interactuantes. Fluctuaciones temporales en estos factores pueden influir en la consistencia temporal de las interacciones. Sin embargo, las interacciones también pueden resultar por asociaciones de propiedades morfológicas de los interactuantes más que a la abundancia de interactuantes o factores ecológicos (Canard et al. 2012; Vázquez et al. 2009). Determinar qué factores están guiando la estructura de las interacciones puede ayudar a entender la temporalidad de los eventos ambientales que condicionan la ocurrencia de las especies interactuantes, y así poder definir escalas temporales que reflejen mejor la estructura de esas interacciones.

Implicaciones del uso de diferentes escalas de tiempo

Además de los diferentes factores que pueden afectar la estructura de las interacciones, y la variabilidad en los escenarios de ocurrencia de éstas, el periodo de tiempo en el que se evalúan las interacciones puede ser también relevante. La escala temporal condicionando la

estructura de las interacciones puede resultar al influir en el número de interactuantes. Las fluctuaciones en las escalas temporales pueden cambiar la cantidad de interactuantes temporalmente en respuesta a cambios concomitantes en factores ecológicos que pueden ser por ejemplo de tipo ecológicos, como la estacionalidad y abundancia de alimento (Bustamante-Castillo et al. 2020; Chávez-González et al. 2020). Sin embargo, las interacciones son regularmente estudiadas en escalas temporales anuales, las cuales muestran una imagen de las interacciones combinadas a lo largo de un periodo de tiempo (Arizmendi et al. 2021; López-Segoviano et al. 2021; Martínez-García et al. 2020). Esto pueden ser poco realistas con la temporalidad de procesos biológicos críticos para las especies, ya que puede llevar a perder información sobre interacciones importantes que suceden en ventanas de tiempo pequeñas, limitado la detección del rango de interacciones y también de la intensidad con la que suceden (Alarcón et al. 2008). Para entender los factores que guían la dinámica de las interacciones es necesario entender la estructura de las redes a diferentes escalas temporales (Chávez-González et al. 2020). El cómo los factores que guían las interacciones fluctúan temporalmente, y como esta fluctuación influye en la estructura de las comunidades ha sido poco estudiado, particularmente en interacciones mutualistas con vertebrados y en sistemas templados. El estudio de fluctuaciones temporales en interacciones y los factores que las guían entonces puede ayudarnos a entender su susceptibilidad a fluctuaciones ambientales a escalas de tiempo biológicamente adecuadas.

Susceptibilidad de las redes de interacción planta-colibrí a evaluaciones temporales

El recambio temporal de especies es común en comunidades de interacción plantas-colibríes. Los colibríes poseen una alta demanda energética, lo cual los hace susceptibles a cambios en la fenología de las flores de plantas, así como la disponibilidad y calidad del alimento (Stiles y Hainsworth et al. 1977; Wolf y Hainsworth, 1971). Este grupo animal entonces puede verse obligado a realizar movimientos locales entre hábitats, migraciones locales, altitudinales o latitudinales en la búsqueda de alimento o mejores condiciones ambientales, y por lo tanto puede haber un recambio constante de especies de colibríes y fluctuaciones en sus abundancias. Estos movimientos regularmente se ven reflejados en fluctuaciones concomitantes en riqueza y abundancia de especies con los recursos que utilizan (Arizmendi y Berlanga, 2014; Courter et al. 2013; Phillips, 1975). Este constante

recambio de especies puede llevar a una falta de coocurrencia de los interactuantes de las interacciones planta-colibrí, y por lo tanto a cambios en la estructura de las interacciones.

La fenología de coocurrencia entre colibríes y plantas puede ser el principal factor guiando la estructura de sus interacciones (Chávez-González et al. 2020; Vizentin-Bugoni et al. 2014; Alarcón et al. 2008). Aunque simulaciones en comunidades de interacciones en polinizadores han ejemplificado que se puede potencialmente llevar a la extinción repentina de una comunidad de interacciones al remover al interactuante más importante, lo cual lleva al extremo de falta de coocurrencia fenológica entre interactuantes (Kaiser-Bunbury et al. 2010; Memmott et al. 2004), remociones experimentales de recursos abundantes y comunes en interacciones planta-colibrí simulando eventos de disturbio muestran las interacciones pueden ser resilientes a pesar de no realizar recableado de sus interacciones (Leimberger et al. 2022). Estrategias como la redundancia de polinizadores, plasticidad en su conducta de forrajeo y la asimetría de interacciones en las redes puede hacer que redes de interacción de polinizadores sean consistentes a pesar de la ausencia temporal de algunos polinizadores (Kaiser-Bunbury et al. 2010; Patanidou et al. 2008; Memmott et al. 2004). Además, la falta de coocurrencia fenológica entre interactuantes puede potencialmente originar que exista un recableado en las interacciones, donde los colibríes pueden incorporar en sus interacciones nuevos recursos disponibles en el ambiente y dejando fuera de las interacciones a aquellos que no están disponibles (Leimberger et al. 2022), y por lo tanto reestructurar las interacciones. Datos empíricos de evaluaciones temporales indican que la fenología puede estar guiando la estructura de una comunidad de interacciones colibrí-planta, la cual puede tener hasta un 37% de recambio de interacciones entre años, donde el 20% de estas puede ser debido a recableado (Chávez-González et al. 2020). Evaluaciones de la estructura de interacciones planta-colibrí sin considerar este recambio en especies interactuantes en escalas de tiempo no adecuadas podrían llevar a conclusiones espurias.

Se ha visto que propiedades de las interacciones de polinizadores como la riqueza de especies interactuantes y la diversidad de interacciones pueden ir incrementando conforme la escala temporal va haciéndose más grande (Chávez-González et al. 2020; Ponisio et al. 2017; Dupont y Olesen, 2012), como resultado de combinación de ocurrencia de especies

que no se presentan en ciertos periodos. Además, evaluaciones multianuales en las interacciones de colibríes-plantas indican que, si bien puede haber algunos cambios en los interactuantes, la estructura de las interacciones puede mantenerse más o menos constante, principalmente debido al recambio de especies entre años (Chávez-González et al. 2020; Díaz-Infante *et al.* 2020). Cuando se han hecho evaluaciones a escalas de tiempo finas inferiores a un año, se ha observado como el número de interactuantes e interacciones oscila, siendo raras las interacciones que se mantienen y disminuyendo la cantidad de interactuantes, fluctuando de la misma forma las intensidades con que estas se dan (Chávez-González et al. 2020; Vázquez, 2019). Los recursos usados por los colibríes también pueden fluctuar estacionalmente (Cotton, 2007), con cambios marcados en el número y composición de interactuantes y en la estructura de las interacciones que puede resultar en un cambio total en la estructura de las redes. Los cambios estacionales entre la temporada de secas y lluvias en la disponibilidad de recursos son de las que más marcadamente puede hacer que los patrones de interacción entre plantas y colibríes cambien (Pellissier et al. 2018). Además, la temperatura y la precipitación en conjunto pueden interactuar al momento de influir en los patrones de floración y por lo tanto en los patrones de coocurrencia de interactuantes. A pesar de esta potencial influencia de la variación temporal de los recursos, no hay estudios que hayan evaluado estos cambios en un contexto de análisis a diferentes escalas que pueda ayudar a definir de mejor manera ventanas de tiempo que fraccionen como se dan las interacciones de una forma más natural.

El bosque templado de la Sierra de los Agustinos en Guanajuato puede presentar especies de plantas y de colibríes con diferente patrón de floración y estatus de residencia (Vázquez-Buitrón et al. En Revisión): Existen especies de plantas que pueden producir flores a lo largo de prácticamente todo el año, especies que florecen estacionalmente, en la temporada seca, o en la temporada de lluvias, y especies que proveen recursos de forma esporádica y efímera, a veces por un mes, a lo largo del año. Además, de que en la comunidad de colibríes se encuentran especies residentes anuales, especies visitantes de invierno, visitantes de verano y migrantes altitudinales, y las abundancias de la comunidad de colibríes o para cada especie por separado pueden fluctuar estacionalmente y estar asociadas (Vázquez-Buitrón et al. En Revisión). Esto supone que no todas las especies de colibríes estarán interactuando con todas las especies de plantas y que hacer una

combinación de las interacciones a lo largo del año puede ser engañoso al determina la estructura de las interacciones. Entonces, las propiedades de las interacciones colibrí-planta puede estar influenciadas por la escala de análisis (Bustamante-Castillo et al. 2020; Chávez-González et al. 2020).

OBJETIVOS

- Determinar cuáles son los factores ecológicos que influyen en la estructuración de las redes de interacción planta-colibrí.
- Evaluar la influencia de la escala temporal en los cambios en la estructura de las redes de interacción planta-colibrí en un bosque templado.

HIPÓTESIS

Los factores ecológicos como las características ambientales y fluctuaciones en variables como la temperatura y la precipitación influirán en la estructuración de las interacciones planta-colibrí. También hipotetizamos que la escala de tiempo influirá en las propiedades y la estructura de la comunidad de interacciones de plantas-colibrí en un sistema templado.

PREDICCIONES

Predecimos que la abundancia de interactuantes y la congruencia temporal en la fenología ayudarán a explicar mejor la estructura de las interacciones. Se esperaría una influencia de la escala temporal, con un incremento en la riqueza de especies interactuantes y la similitud de interactuantes, e interacciones conforme la escala se hace más grande. Finalmente, la consistencia de la ocurrencia temporal de los interactuantes se verá reflejada al comparar las propiedades de las interacciones interanual e intra anual, con una similitud menor entre temporadas y trimestres diferentes dentro del mismo año y mayor entre las mismas temporadas entre años diferentes.

MÉTODOS

Este estudio se llevó a cabo en el Área Natural Protegida Sierra de Los Agustinos, la cual cuenta con 19, 246.00 hectáreas. La Reserva se ubica en el Altiplano central de México (20° 13´Norte y 100° 40´Oeste) del estado de Guanajuato, en la cima de la Sierra de Los Agustinos (3,110 msnm) (CONABIO 2012). La zona presenta temperaturas mínimas de hasta -0.77°C, que ocurren en enero, mientras que las temperaturas más elevadas ocurren en el mes de mayo y pueden ser hasta de 33.4°C. La precipitación total anual es de 2967 mm, el 80% de la lluvia cae durante los meses de junio a septiembre.

Diseño experimental

Establecimos seis transectos de un km de largo en el sitio de estudio. Los transectos tuvieron una distancia mínima de 500 m entre ellos. Se realizaron muestreos mensuales de marzo de 2018 a febrero de 2019 y de febrero de 2020 a enero de 2021. No se pudo realizar observaciones entre los meses de marzo y octubre de ambos periodos. Para estimar los recursos de floración disponibles para los colibríes se obtuvo evaluaciones mensuales de número de flores. Estas evaluaciones se realizaron contando todas las flores abiertas dentro de franjas de 10 metros de ancho a lo largo de los transectos de 1 km de largo. Se colectaron plantas en floración en el área de estudio, y se identificaron a nivel de especie utilizando Flora Fanerogámica del Valle de México (Rzedowski y Rzedowski, 2010). Además, se tomó una muestra de polen de las flores recolectadas para crear una colección de referencia. Para evitar la contaminación cruzada por la actividad de las visitas a las flores por los visitantes florales, se obtuvieron muestras de polen de los botones florales antes de abrir. También se obtuvo la abundancia de colibríes en 11 puntos de conteo con un radio fijo de 25 metros a lo largo de cada uno de los transectos. Los puntos de conteo se ubicaron cada 100 metros y la observación en cada punto duró 10 minutos. Se obtuvo tanto el número de flores abiertas como de colibríes por especie.

Se evaluó el número de interacciones o díadas formadas entre colibrí-planta y el número de registros de estas diadas utilizando dos enfoques. Primero, por medio de la captura de colibríes de 7:00 am a 2:00 pm utilizando cinco redes de niebla instaladas en transectos para obtener cargas de polen. Se capturaron los colibríes con redes de niebla en los transectos. Los colibríes se identificaron a nivel de especie utilizando la Guía de colibríes

de México y Norteamérica (Arizmendi y Berlanga, 2014). Fueron tomadas muestras de polen para evaluar la carga de polen en individuos capturados. Las muestras de polen obtenidas tanto para las plantas como para los colibríes se obtuvieron utilizando una gelatina teñida con fucsina, la cual se frotó sobre el plumaje del pico, la corona, la barbilla y la garganta del colibrí capturado. Estas áreas del cuerpo en los colibríes son las más expuestas al polen durante las visitas a las flores cuando se alimentan. Luego fue posible asociar un colibrí con una especie de planta visitada a través de comparaciones con el catálogo de referencia. Las muestras de carga de polen de colibríes y las muestras de referencia de las plantas se montaron en portaobjetos con una resina de montaje. Las muestras de polen se revisaron utilizando un microscopio óptico de 40x. Esto ayudó en la identificación de muestras de polen tomadas de colibríes. En segundo lugar, se tomaron las interacciones colibrí-planta en períodos de 10 minutos en cada punto de conteo. En donde se registraron las especies de colibríes y las especies de plantas de las que se alimentaban.

Evaluación de los factores que influyen en las interacciones

Reducción de variables ecológicas

Para determinar que variables estaban influyendo en las redes de interacciones se realizó una caracterización de las condiciones ambientales físicas de todos los puntos de conteo en los seis transectos que podría ser utilizados como variables físicas-ecológicas. Se registraron nueve variables en cada punto de conteo: i) altura de las hierbas ii) diámetro de la base de la hierba, iii) altura promedio de los árboles, iv) radio del dosel, v) diámetro a la altura del pecho (DAP) de todos los árboles, vi) DAP, vii) distancia de los cinco árboles más cercanos al centro del punto de conteo, viii) apertura del dosel, medido con un densiómetro y ix) número total de árboles en el radio del punto de observación. Además, se analizó a nivel del sitio de forma mensual: i) la humedad mínima y ii) máxima y iii) la temperatura máxima y iv) mínima para. Esta información la obtuvimos de las estaciones meteorológicas de la Fundación Guanajuato Produce (<http://www.estaciones.fundacionguanajuato.mx/>). La Reserva comprende tres municipios y cada municipio tiene una estación meteorológica, por lo que se calculó el promedio de las tres estaciones.

Análisis estadístico

Se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) en las variables ecológicas utilizando los factores físicos obtenidos en la caracterización ambiental del sitio de estudio, así como el número total de colibríes y abundancias de plantas y cada una de estas por separado como factores biológicos. Este análisis permitió obtener nuevas variables artificiales que son combinaciones lineales de las variables originales, reduciendo así el número de variables redundantes; estas nuevas variables fueron utilizadas en análisis posteriores. Este análisis se realizó en R utilizando la función *princomp*.

Se evaluaron que factores estaban influyendo en la estructura de las interacciones solo a escala trimestral. En donde se construyeron matrices con los factores explicativos de interés y se compararon con la matriz de interacciones observadas propuesto Vázquez et al. (2009). Las matrices poseen las mismas dimensiones y fueron realizadas para cada factor. Las matrices se normalizaron antes de comparar con la matriz de interacciones observadas. Los factores explicativos que evaluamos fueron: la abundancia, fenología y morfología, a partir de datos obtenidos en los transectos. Para el factor de abundancia se utilizaron los valores totales de individuos tanto de flores y colibríes obtenidos a partir de los muestreos en los transectos; las celdas son una multiplicación de la abundancia de flores y colibríes. El factor de fenología se conformó usando la presencia/ausencia de los interactuantes en los trimestres; las celdas son el número de trimestres que una especie de colibrí coexistió con una especie de planta en particular, es decir que coocurren temporalmente. En el factor morfología, los valores de la celda representan el emparejamiento morfológico al incluir el resultado de la división de la longitud de la corola de las flores entre el largo del pico de los colibríes. Los datos de la corola fueron obtenidos de las muestras colectadas de plantas para la identificación de polen. El largo del pico fue obtenido a partir de las capturas realizadas para obtener las cargas de polen con las redes de niebla. También se realizaron las posibles combinaciones de los factores para determinar si había factores que estaban actuando en conjunto. Para las mediciones que no se tenían como el caso de los morfos de polen se asignó un valor de 1, ya que todas las celdas deben tener un valor mayor a cero, y dicho valor no infla los datos. Ambos datos fueron tomados con un vernier digital con una resolución de 0.01 mm. Se obtuvo la diferencia en los modelos con el criterio de Akaike (ΔAIC), teniendo que el modelo más parsimonioso es aquel con un valor de AIC más bajo.

También se evaluó que factores bióticos y abióticos ayudaban a explicar la varianza en las diadas de interacción. Utilizando Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM), con un enlace tipo log, para hacer frente a la falta de independencia en los datos. Se crearon dos modelos independientes utilizando el paquete *glmmTMB* (Brooks et al. 2017) para R 4.0.4 (R Development Core Team, 2017). En estos modelos se consideraron como las variables de respuesta de forma independiente para cada modelo el número de diadas de interacción y el número de registros de las diadas de interacciones por transecto por trimestre para cada año. Como efectos fijos en cada modelo, se incluyeron los ocho Componentes Principales con valores propios >1 que se obtuvieron de reducción de las variables ecológicas locales y las abundancias de colibríes y plantas. La distribución de errores se determinó para cada variable de respuesta (Faraway, 2016), donde se utilizó una distribución de error binomial negativa tipo 2 para las variables de respuesta para ambos modelos. Se realizó una prueba de máxima verosimilitud comparando el modelo completo, incluido el efecto fijo, contra el modelo reducido sin el efecto, utilizando un método progresivo.

Evaluación de la influencia de la escala temporal

Análisis de redes de interacción

Se obtuvieron redes bipartitas para mostrar las diadas de interacción entre una especie de colibrí y la especie de planta visitada. Para ello, se integraron los datos de interacciones obtenidos de ambos registros en transectos y cargas de polen de colibríes capturados. Las redes de interacción se construyeron de dos maneras para evaluar la influencia de la escala temporal en las relaciones entre plantas y colibríes. Primero, agrupamos los datos de ambos años para los seis transectos en un solo conjunto de datos para construir una red de interacción global. En segundo lugar, para evaluar los cambios temporales en la estructura de las redes de interacción se obtuvieron redes de interacción para la temporada de secas y temporada de lluvias, y redes de interacciones por trimestre del año. Los trimestres de cada año se definieron con base en el patrón de lluvia y temperatura. El trimestre cálido-lluvioso correspondió a los meses de julio-septiembre, el trimestre frío-lluvioso abarcó los meses de noviembre-diciembre, el trimestre frío-seco abarcó los meses de enero-febrero y el trimestre cálido-seco abarcó los meses de abril-junio. Se calcularon las métricas de red de

número de especies y número de interacciones por especie. Solo se consideró la presencia de granos de polen en las muestras para construir las redes. Las redes de interacción y las métricas se obtuvieron con el paquete Bipartite para R (Dormann, 2009).

Análisis de la diversidad de interacciones

La diversidad de diadas en un sistema puede ser una indicación de su estructura y resistencia (Luna et al. 2020). Comparaciones de las diadas de interacciones en diferentes escalas de tiempo puede dar un indicio de si esas estructuras y su resistencia son mantenidas a pesar de la escala temporal. Por lo tanto, se realizó una evaluación de la diversidad de interacciones en las tres escalas temporales. Se obtuvieron las diferentes diadas de interacción de especies de colibríes y plantas, así como su abundancia, combinando los avistamientos de transectos como las cargas de polen. El análisis se realizó con el paquete *fossil* para R (Vavrek, 2011). Se obtuvo el índice de dominancia por trimestre y gráficas de rango-abundancia de diadas de interacción por temporada y trimestre. Además, se calculó la similitud de las diadas de interacciones y de los interactuantes por separado para las diferentes escalas evaluadas. Para esto se utilizó el índice de similitud de Sorensen ($S=2^a / (2^a + b + c)$), donde “a” es el número de interactuantes o interacciones compartidas entre sitios, y “b” y “c” representan interactuantes o interacciones únicas. Además, se realizó una evaluación de la diversidad β entre trimestres, entre temporadas y entre años. Se obtuvo la medida de recambio de interacciones entre las redes (β_{WN}), la contribución relativa debido al recambio de las especies participantes (β_{ST}) y debido al recableado de las interacciones (β_{OS}). Se obtuvo la proporción del recambio de interacciones asociada al recambio de especies y al recableado para los periodos comparados. Se realizaron comparaciones pareadas entre trimestres y estaciones diferentes intra-anales en cada año para determinar el grado de similitud en interacciones. También se realizaron comparaciones interanuales entre los mismos trimestres y estaciones para determinar si la estructura de las redes era conservadora entre años para un mismo periodo entre años. Esta evaluación también se realizó entre años. Este análisis se realizó con el programa R, en el paquete *betalink* (Chávez-González et al. 2020; Poisot et al. 2012). Valores altos del índice de Sorensen y bajos de β_{WN} indicarían que el grupo de interacciones comparadas presentan una alta similitud. Mientras que valores altos de β_{ST} indicarían que hay un alto número de interactuantes que fueron diferentes entre los

grupos de interacciones comparados, los valores altos de β_{os} indicaría que esto resultó de un alto recambio de diadas de interacción con reconexiones porque algunas de esas diadas desaparecieron y otras nuevas se formaron.

Finalmente, como algunas interacciones diádicas colibrí-planta pueden tener un mayor impacto en la estructuración de la red de interacciones, identificamos con un análisis centro-periferia aquellas diadas de interacciones clave para la estructuración de redes de interacción en los trimestres. Se consideraron diadas centrales aquellas con valores ≥ 1 , mientras que aquellas con valores < 1 fueron consideradas periféricas. Las diadas centrales no solo significan que tienen un número abundante de observaciones, sino que también están presentes en más de un trimestre evaluado y por lo tanto tienen un mayor impacto. El análisis se realizó con las diadas por trimestre por año por separado y de forma global, para evaluar la consistencia de las interacciones centrales en las redes de interacción.

RESULTADOS

Se registraron ocho especies de colibríes interactuando con 24 especies de plantas (Figura 3, Figura 11). De las especies de plantas registradas con las cuales se registraron interacciones cuatro especies no fue posible asignar la especie y fueron denominados morfos 1, 2, 3 y 4. Registramos cambios interanuales no solo en el número de especies que interactúan sino también en la composición y abundancia de especies de plantas y colibríes. En 2018 se registraron 21 especies de plantas y ocho especies de colibríes (Figura 4). De las especies de plantas que se registraron en 2020, el morfo cuatro, *L. camara* y *A. xalapensis* no se registraron en 2018. Las especies de colibrí *A. beryllina* y *C. thalassinus* y las especies de plantas *C. tenuiflora*, *L. laxiflora*, *B. longiflora*, *E. secunda*, *L. mexicana*, *A. americana*, *O. hartwegii* y morfo uno se registraron en 2018 pero estuvieron ausentes en el año 2020 (Figura 5).

Aunque tanto el número de colibríes como el número total de flores visitadas por los colibríes fluctuaron mensualmente, mostraron un patrón anual cíclico recurrente tanto para 2018 como para 2020. Febrero registró la mayor cantidad de colibríes y recursos florales y abril registró la menor cantidad en ambos años (Fig. 1 y Fig. 2). Además, los cambios en el número de especies de plantas fueron acompañados con fluctuaciones concomitantes con los colibríes. Esto pone en manifiesto que los colibríes y los recursos que utilizan se

presentan consistentemente de forma temporal. Además, el número mensual tanto de colibríes como de flores fue consistentemente más bajo en el año 2020 en comparación con 2018.

El patrón de abundancia de los interactuantes por especie se mantuvo entre años. Por ejemplo, las especies de colibrí *E. fulgens*, *B. leucotis* y la especie de planta *S. elegans* fueron las más abundante tanto a nivel global, como para 2018 y 2020 por separado. Estas especies son también las que ocuparon los primeros lugares en las redes de interacción con un alto número de registros. Además, aunque la abundancia registrada de la especie de planta *M. longiflora* en los transectos fue baja, la especie estuvo bien representada en el número de interacciones registradas.

La red de interacciones de forma global registró 479 interacciones colibrí-planta ocurriendo en 75 díadas de interacción. La comunidad de díadas de interacción mostró una alta dominancia ($D = 0.07$), principalmente debido al alto número de registros de interacciones entre la especie de colibrí *B. leucotis* y la especie de planta *S. elegans* (Fig. 3, Fig. 8). Las interacciones para esta díada representaron el 24.2 % de los registros de las díadas de interacciones colibrí-planta, lo que indica que el patrón integrado de interacción está guiado por esta díada de interacción. El trimestre lluvias- cálidas presentó el mayor número de especies en ambos años, contrastando con el trimestre lluvias-frías al presentar el menor número de interacciones por especie durante el 2020 (Tabla 1). La evaluación de los factores que influyen en la estructura de las redes de interacción indicó que la fenología por si sola presento el mejor ajuste, y por lo tanto fue el factor para explicar mejor la frecuencia de las interacciones entre plantas y colibríes. El PCA resultó en 27 Componentes Principales; se usaron los ocho que registraron valores propios >1 . Estos ocho componentes explicaron el 82% de la varianza acumulada (Tabla 4). Los componentes principales fueron influenciados por diferentes variables. Por ejemplo, el Componente Principal (CP) uno estuvo principalmente conformado por la abundancia de las especies presentes a lo largo del todo el año y que guiaron el patrón de abundancia local: *Basilinna leucotis*, *Salvia elegans*, así como la abundancia del número total de flores y el número total de colibríes. El CP dos estuvo influenciado por la abundancia de 4 especies de colibríes y la especie de planta *Leonotis nepetifolia*. El CP tres y cinco se caracterizaron por incluir variables

descriptivas de la estructura de la vegetación. El CP cuatro incluyó la abundancia de flores de tres especies de plantas. El CP siete incluyó las variables descriptivas del ambiente físico. El GLMM para identificar qué factores ecológicos y biológicos influyen a una escala local en número de díadas de interacción nos indicó que, los Componentes Principales PC1, CP2, CP4, CP5 y CP7 explicaron significativamente la varianza en el número de registros de interacciones (Tabla 2); sin embargo, el componente de descriptores del ambiente físico, PC7, fue el componente con mayor efecto. El GLM en el número de registros de las díadas de interacción indicó que la varianza se explicó de manera similar (Tabla 3).

Evaluación de similitud de redes de interacción anuales

Los valores de Sorensen mostraron que 2018 y 2020 fueron un 48% similares en las díadas de interacciones; de acuerdo al análisis de diversidad esto fue de 41.1%, con poco más del 60% de recambio en las interacciones asociado al recableado (Tabla 5). Esto se vio reflejado en diferencias entre años en las redes (Fig. 5). Los cambios interanuales en la composición, riqueza y abundancia de especies interactuantes resultaron en una reducción en las métricas de la red. El año 2018 registró un mayor número de registros de interacciones (342 registros) distribuidos en un número mayor de díadas de interacción (67 díadas) (Fig. 4) en comparación con el año 2020 (137 registros y 31 díadas de interacción) (Fig. 5). Los valores fueron más bajos registrados en 2020 en la mayoría de las métricas de red en comparación con 2018 indican que la complejidad de la red disminuyó de un año a otro (Tabla 1). Ambos años de muestreo mostraron una alta dominancia en las interacciones (Índice de dominancia: 2018: $D = 0.05$; 2020: $D = 0.15$). Esto estuvo mayormente asociado a la interacción diádica *B. leucotis*-*S. elegans*, la cual fue la más abundante en ambos años (Fig. 8, Fig. 9, Fig. 10). La especie de planta *M. longiflora* estuvo invariablemente involucrada en la segunda diada de interacción más abundante en ambos años.

El análisis centro-periferia mostró que si bien existen cambios en las díadas que componen las interacciones centrales en los dos años, las interacciones centrales están formadas por solo tres especies de colibríes de las ocho registradas en el sitio, interactuando con siete especies de las plantas. Mientras que las especies de colibrí *B. leucotis*, *E. fulgens* y *C. latirostris* presentaron díadas centrales impactando la estructuración de la red de interacciones al considerar cada año por separado (Tabla. 6), solo las especies de colibrí *B.*

leucotis y *E. fulgens* presentaron interacciones centrales de forma global. El análisis centro-periferia también indicó que cuatro de las once díadas centrales obtenidas se mantienen durante los dos años por separado, una de ellas fue la especie de colibrí *B. leucotis* interactuando con la especie de planta *S. elegans*. Se tuvo siete interacciones centrales que no fueron consistentes temporalmente ya que fueron exclusivas de año 2018 (eje *E. fulgens*-morfo 2) o del año 2020 (eje *E. fulgens*-*M. longiflora*); *E. fulgens* estuvo en seis de esas siete interacciones centrales exclusivas (Tabla 6). Esto sugiere que la alta dominancia de *B. leucotis* y *E. fulgens* podría estar guiando la estructuración de las interacciones en este sistema templado. Además, esto también sugiere que algunas de las interacciones centrales pueden ser consistentes entre años, pero que otras de estas pueden presentarse solo en un año y podrían representar recableado de interacciones.

Evaluación de similitud de redes de interacción estacionales

Las temporadas fueron en promedio 0.37 ± 0.05 similares en interacciones de acuerdo a Sorensen. El análisis de diversidad indicó que el recambio promedio entre estaciones fue alto (β_{WN} intra-anual = 0.60 ± 0.27 , rango 0.41-0.79; β_{WN} interanual = 0.47 ± 0.10 , rango = 0.40-0.54). Este recambio se asoció a que independientemente de si se comparaba una misma temporada consigo misma en el siguiente año o si se comparaba con una temporada diferente en el mismo año, la proporción promedio del recambio de interacciones asociada al recableado (interanual= 0.683 ± 0.09 , rango = 0.62-0.75; intra-anual= 0.616 ± 0.14 , rango = 0.52 – 0.72) fue más grande que la proporción promedio asociada al recambio de especies (interanual= 0.316 ± 0.09 , rango =0.25 – 0.38; intra-anual= 0.384 ± 0.14 , rango = 0.28 – 0.48). El recambio más grande de interacciones debido al recableado se dio entre la temporada de lluvias 2018 con Secas 2018 y lluvias del 2018 con lluvias 2020 (Tabla 5). Esto indica que el recambio de interacción por recableado es dinámico entre temporadas, inclusive entre estaciones en años diferentes. Las redes de interacción de forma estacional en 2020 fueron menos complejas que en 2018, ya que las métricas de número de interacciones e interacciones por especie registraron valores más bajos en 2020; sin embargo, esta reducción fue menor entre épocas de lluvias en diferentes años (Tabla 1).

Evaluación de similitud de redes de interacción trimestrales

Los trimestres fueron en promedio 0.28 ± 0.09 similares en interacciones de acuerdo a Sorensen. El análisis de diversidad indicó que el recambio promedio entre trimestres fue alto (β_{WN} intra-anual 2018= 0.63 ± 0.26 , rango 0.29 - 0.84; β_{WN} intra-anual 2020= 0.62 ± 0.34 , rango 0.22 - 1.00; β_{WN} interanual = 0.51 ± 0.08 , rango = 0.40 - 0.60). Las comparaciones de diferentes trimestres en el mismo año tuvieron los valores más altos de recambio, pero también los valores más bajos al comparar el trimestre de secas-frías con secas-cálidas (Tabla 5). Esto indica que el mayor recambio ocurre entre los trimestres con lluvia. El recambio entre trimestres de diferentes años en promedio estuvo principalmente asociado al recambio de interactuantes, lo cual indica que hay un menor efecto de las reconexiones en las interacciones. En 2020 el recambio entre el trimestre de lluvias-cálidas y lluvias-frías es debido a recableado de interacciones ya que no se registran cambios en los interactuantes, sin embargo, al hacer una comparación entre el trimestre de lluvias frías y secas frías en 2020 el recambio en las redes esta principalmente dado por reconexiones. Entre trimestres continuos, la mayor similitud se dio entre secas-frías y secas-cálidas en ambos años (Tabla 5).

Patrones generales

Los valores de similitud de Sorensen indicaron que, se mantuvo una similitud alta de colibríes y plantas entre las diferentes escalas analizadas, la similitud de interacciones fue menor independiente de la escala. Sin embargo, a excepción de colibríes, la escala anual tuvo la mayor similitud de interactuantes plantas y de interacciones de todas las escalas (Fig. 6). Al igual que los valores promedio del índice de Sorensen, los valores de las métricas de las redes mostraron una reducción con escalas temporales más finas (métrica de red global > métricas por temporada (tanto para la temporada seca como para la lluviosa) > métricas por trimestre) (Tabla 1). Esta reducción en la complejidad de la red también se produjo junto con un aumento en la resolución temporal dentro de un año.

DISCUSIÓN

En este estudio se exploró la consistencia temporal en las interacciones entre los colibríes y las especies de plantas de las que se alimentan y cuáles eran los factores que guían la

estructura de las interacciones. La evaluación de la consistencia se llevó a cabo considerando las escalas temporales de a) trimestres para evaluar la influencia en conjunto de la temperatura y la precipitación a lo largo del año y entre años para el mismo trimestre; b) temporada, para considerar la influencia de las precipitaciones a través de un ciclo anual; y c) anual, para determinar cambios entre periodos anuales. Los resultados mostraron que los principales factores guiando las interacciones son la coincidencia fenológica de la floración de especies de plantas con especies de colibríes que las visitan y los descriptores del ambiente físico en el sitio de muestreo. Esto destaca como la ocurrencia temporal de eventos ambientales influyen en la estructura de las redes de interacción, al poder actuar fuertemente sobre la presencia de las especies de plantas y colibríes en periodos determinados de año, por lo cual el ambiente podría estar influyendo las redes de interacción mediado por la ocurrencia de los interactuantes. En este sentido, los resultados apoyan la idea de que los factores ambientales influyen en la fenología de los interactuantes, que se verá reflejado en la estructura de las interacciones. Los resultados además indicaron que, a pesar del recambio de interactuantes, el alto recableado de interacciones, y los cambios en las propiedades de la red a través de las escalas temporales, las interacciones fueron consistentes en su estructura general. Esta consistencia fue particularmente cierta para la diada dominante entre *B. leucotis* con *S. elegans*, la cual por su dominancia guía las interacciones en nuestro sitio de estudio. Los cambios en las interacciones pueden atribuirse principalmente a las diadas menos abundantes, ya que fueron menos consistentes en ocurrencia, perdiéndose en muchos de los casos de un año a otro. Aunque se registraron algunas reconexiones en las interacciones, el hecho de que exista una dominancia de una interacción hace que las reconexiones sean de poco valor de forma funcional a todo el grupo de interacciones.

¿Qué factores influyen el patrón y la estructura de las interacciones?

Los resultados indican que la coincidencia en la fenología de la floración de especies de planta con especies de colibrí que la visita influyen en la estructura de las interacciones. Esto destaca como la temporalidad de ocurrencia de condiciones ambientales promoviendo la floración y ocurrencia de los interactuantes influyen en la estructura de las redes de interacción. Además, de las variables que ayudaron a explicar el número de diadas y los registros de interacciones, la temperatura, humedad y la abundancia de *Opuntia* spp. fueron

las que tuvieron un efecto mayor. El ambiente puede influir fuertemente en la presencia de las especies de plantas y colibríes. La temperatura y la humedad son reconocidas en influir la calidad y cantidad de néctar producido (Lawson y Rands, 2019; Antoñ et al. 2017), y los colibríes pueden usar plantas con mayor cantidad de néctar (Feinsinger, 1976), aunque esto no siempre puede ser cierto (Arizmendi, 2001). En el caso de las plantas, en particular el grupo de las herbáceas proveen recursos florales durante periodos cortos de tiempo (Augspurger y Zaya, 2020; Seghieri et al. 1995). Este comportamiento coincide con la mayoría de especies encontradas en el sitio de estudio, ya que se ha visto que la permanencia de estructuras florales se da durante periodos cortos de tiempo (Vázquez-Buitrón et al. En Revisión). Por esta razón las interacciones que mantienen las plantas durante estos periodos en que coinciden con colibríes también pueden condicionarse a un breve período dentro de un ciclo anual (Chávez-González et al. 2020; Costa et al. 2020; Díaz, 2020).

Dada la estrecha necesidad de requerimientos energéticos que poseen los colibríes, estas aves tienen la necesidad de interactuar constantemente con las plantas por los recursos de floración (Arizmendi y Berlanga, 2014), haciendo la coincidencia fenológica un factor importante en las redes de interacción colibrí-planta. Las especies de plantas en el bosque templado de la Sierra de los Agustinos presentan una variedad de estrategias de floración (Vázquez-Buitrón et al. En Revisión), lo cual podría causar cambios temporales en la disponibilidad de néctar para mantener interacciones con los colibríes. En este sentido, los resultados apoyan la idea de que la fenología de los interactuantes influirá en la estructura de las interacciones mediado por los factores ambientales. Esto coincide con los resultados obtenidos por Chávez-González et al. (2020).

Factores guiando las interacciones

Los datos indican que hubo cambios en las redes de interacciones en los trimestres, en las temporadas de secas y lluvias, y de un año a otro. Anualmente, estos cambios correspondieron a una disminución en el número de interactuantes, con un menor número de individuos de plantas, colibríes, y de interacciones de 2018 a 2020. Estos cambios ocurrieron en especies de plantas y colibríes con un bajo número de registros como *A. beryllina*, *C. thalassinus*, y las especies de plantas *C. tenuiflora*, *L. laxiflora*, *B. longiflora*,

E. secunda, *L. mexicana*, *A. americana*, *O. hartwegii* y el morfo uno. Los cambios en el número de interactuantes pueden influir en las métricas, algo que se ha visto en la riqueza de especies interactuantes, lo cual se ha relacionado con la riqueza de interacciones y esto a su vez con métricas como la conectancia (Chávez-González et al. 2020). Las fluctuaciones en las redes de interacción se hicieron evidentes en los valores de Sorensen a diferentes escalas, además de que se observó con estos valores que las plantas y colibríes fluctuaron a velocidades diferentes que las interacciones, ya que se obtuvo una menor similitud en las interacciones que para plantas y colibríes independientemente de la escala. Esto difiere con lo reportado por Chávez-González et al. (2020), donde observaron que el recambio en las interacciones era similar a la de los interactuantes. Estos valores indican que existe un mayor recambio de interacciones que de interactuantes en las redes, y sugiere que estas diferencias podrían estar relacionadas con el hábitat, ya que el sitio de estudio es un ambiente templado estacional, pero menos seco que el del estudio de Chávez-González et al. (2020).

Además, se encontró que los valores de las métricas fueron disminuyendo conforme la escala temporal se hizo más fina: escala global > escala año > escala temporada > escala trimestre. Los datos indican que la escala anual fue la más consistente, ya que las interacciones más importantes se mantuvieron entre año y año, con un recambio considerable asociado al recableado. Esto puede deberse a que esta escala tiene una mayor probabilidad de tener los mismos interactuantes de un año a otro, lo cual no sucede con escalas temporales más finas. Además, la díada dominante formada entre *B. leucotis* y *S. elegans* estuvo consistentemente presente a lo largo de todo el año, y por lo tanto estuvo presente en todas las demás escalas de análisis. Entonces, los cambios que suceden en las interacciones se deben al recambio de interacciones que se dan entre interactuantes poco abundantes y poco consistentes. Hasta donde se conoce, se desconocen ejemplos en los que las especies de plantas y los polinizadores son consistentes a lo largo de todo un ciclo anual. Dado al nivel de dominancia de estos interactuantes, la estructura general de las interacciones en este sistema templado se mantiene a pesar de la escala.

Aunque en promedio los valores de las comparaciones trimestrales mantuvieron valores menores a los de temporada, las comparaciones intra-anales por temporadas indicaron que

obtuvimos valores más altos de las métricas de las redes en la temporada lluviosa en comparación con la temporada de secas y el trimestre de lluvias-cálidas de ambos años también mantuvo los valores más altos. Esto indica que las propiedades de las redes están fluctuando consistentemente independientemente de la escala de análisis compartimentada de forma intra-anual considerando variables ambientales como la lluvia y la temperatura; este patrón no se ve tan claro al comparar entre años. Esto sugiere que escalas más finas a un año podrían ser ecológicamente más adecuadas en capturar los cambios que podrían darse que promueven la ocurrencia y fluctuación de recursos alimenticios. Estos cambios coinciden con los reportados en las comparaciones entre meses y años realizadas por Chávez-González (2020) y Díaz (2020) en sistemas más secos, donde observaron que había una rotación constante de interactuantes e interacciones.

Los resultados particularmente indican que la escala de trimestre pudo capturar una fragmentación temporal más natural que se hace de los interactuantes al usar escalas de tiempo más finas, y así reflejar procesos a escalas ecológicas adecuadas. Esto sugiere que en esta escala de trimestre se incrementó la ocurrencia de interactuantes efectivos con los cuales se excluyen aquellos interactuantes con los que no suceden interacciones. Al hacerse evaluaciones a escalas de tiempo gruesas también se hace una acumulación de interactuantes y de interacciones que suceden debido al recambio temporal, perdiéndose de vista algunos patrones que pueden ser relevantes en las dinámicas de los interactuantes (Chávez-González et al. 2020; Díaz, 2020). Por lo cual la división de las interacciones por trimestre podría en realidad considerar aquellas especies de interactuantes que, si están coocurriendo, y excluir interacciones espurias no ocurriendo simplemente por la falta de coincidencia temporal de los interactuantes.

Se ha visto a través de regresiones y matrices de probabilidad que la abundancia de las especies participantes puede determinar el número de interacciones que realizan, donde aquellas especies más abundante tienden a tener más interacciones (Vizentin-Bugoni et al. 2017; Maruyama et al. 2014). La lluvia y la temperatura son factores que regularmente se asocia con la abundancia en animales, al ser ambos factores promotores de la abundancia de alimento que los animales aprovechan (Andrew, 1993, Ogotu et al. 2008, White 2008, Trans et al. 2013, Tayleur et al. 2015). Sin embargo, este estudio encontró evidencia que la

fenología es un predictor de las interacciones. Esto coinciden con lo reportado por Chávez-González (2020), donde la fenología era el principal factor explicando las interacciones. En consecuencia, la lluvia y la temperatura en conjunto podrían explicar la influencia de la fenología de ocurrencia de los interactuantes trimestralmente que a escalas más gruesas. Además, esto indica que la fenología puede ser un importante factor estructurando las interacciones, potencialmente independiente del tipo de vegetación.

Interactuantes importantes manteniendo la integridad de la red

Tomando los datos en conjunto, aunque hay un alto recambio temporal de interacciones, podemos observar que la estructura principal de las interacciones se mantiene. En este estudio se obtuvo una dominancia en las interacciones por las especies de colibríes *B. leucotis* y *E. fulgens* en ambos periodos evaluados, teniendo más presencia de interacción *B. leucotis* en las redes de interacción. Estas especies, además mantuvieron su presencia en el sistema de forma consistente entre años, por lo que estas dos especies que dominan en las interacciones podrían ser clave en mantener temporalmente la estructura de las interacciones colibrí-planta en este bosque templado, a pesar del alto recambio y recableado. La importancia de estas especies para la red de interacciones global la pudimos corroborar con los resultados del análisis de centro-periferia, ya que las ocho interacciones centrales de la red global estuvieron formadas por estas dos especies. Sin embargo, la dominancia en las interacciones de estas dos especies puede estar asociada a la abundancia o bien a características morfológicas de las especies como el tamaño (Márquez-Luna et al. 2019; Bribiesca et al. 2009), favoreciéndose de esta forma a *E. Fulgens* en nuestro sistema, al ser una de las especies de mayor tamaño, pudiendo ahuyentar a otras especies de menor tamaño.

La diada *S. elegans* – *B. leucotis* fue también la más abundante en las interacciones, y además fue una de las más importantes y que podría estar guiando la consistencia temporal de las interacciones en este sistema templado. Ambas especies estuvieron presentes en nuestra área de estudio durante todo el año, y por lo tanto su interacción tuvo la misma temporalidad. Esta asociación puede deberse a la alta especificidad de la dieta de *B. leucotis*, ya que el 80% de su dieta está formada por *S. elegans* (Vázquez-Buitrón et al. En Revisión). Además, la permanencia de la diada *S. elegans* - *B. leucotis* puede deberse

directamente la abundancia de los interactuantes. Estas especies fueron las especies de plantas y colibríes más abundantes respectivamente (Vázquez-Buitrón et al. En Revisión). La abundancia de los interactuantes constituye uno de los factores más importantes para mantener las interacciones planta-colibrí; sin embargo, también puede influir la morfología, la producción de néctar (Díaz, 2020) o la fenología (Chávez-González 2020, este estudio). Sin embargo, las características de los interactuantes que puede asegurar un incremento en su adecuación pudieron además influir en conjunto con la fenología en la permanencia de la díada. Se ha reportado que las estructuras florales de la especie de planta *S. elegans* se mantienen principalmente en verano y otoño (Lara, 2006), en nuestro sistema el pico máximo de flores se registró en el mes de febrero en ambos años, fluctuando la cantidad de flores el resto del año. Esto indica la plasticidad en la fenología de floración para la misma especie dependiente de la ubicación geográfica. La estrategia de mantener flores por un período prolongado de tiempo permite a las plantas asegurar la polinización de sus flores, siendo más efectivo cuando las flores de otras especies son escasas, lo que resulta en la producción de semillas viables (Palaudemas et al. 2008). En ese sentido, la asociación entre *S. elegans* - *B. leucotis* podría existir para que *B. leucotis* asegure una fuente de alimento confiable a lo largo del año (Lara, 2006), aun en tiempos de escasez (Vázquez-Buitrón et al. En Revisión).

Implicaciones del estudio

Este trabajo destaca la importancia de la fenología de los interactuantes en las interacciones y destaca la importancia de hacer evaluaciones de la temporalidad de los interactuantes, estas evaluaciones son importantes ante la presencia de fenómenos que pueden ocasionar variaciones en la ocurrencia de las especies, un ejemplo de estos fenómenos que pueden ocasionar cambios en los interactuantes es el cambio climático, el cual puede potencialmente ocasionar variaciones en la ocurrencia temporal y por ende en las interacciones. Además, de abordar escalas temporales adecuadas es necesario que las escalas abordadas permitan relacionarlos con los factores ecológicos que potencialmente los desencadenan.

Las escalas temporales adecuadas pueden darnos una percepción más cercanas a la realidad de los cambios que hay en las interacciones, por ejemplo, los valores de diversidad en las

interacciones mostraron que pueden existir cambios temporales tanto en interactuantes como en interacciones que al agruparse en escalas de tiempo grandes son poco relevantes, sin embargo, en escalas temporales pequeñas puede verse como pueden ser importantes al mantener la mayoría de los registros o bien ser pocas especies las que mantienen las interacciones. Por lo tanto, las redes de interacción entre plantas y colibríes cambian a diferentes escalas, por lo que contribuye al conocimiento que se tenía sobre las redes planta-colibrí en sistemas templados y al comportamiento que tienen las interacciones temporalmente. Además, el presente trabajo proporciona información sobre los factores que influyen en cambios temporales de las interacciones entre plantas y colibríes al demostrar que la fenología de los interactuantes es uno de los principales factores que guían a las interacciones en el sistema, y al analizar factores ambientales se observó que pueden influir elementos como las características de la vegetación y variables climáticas en las interacciones.

Aunado a esto el grupo de colibríes son un grupo sensible, por lo que este trabajo puede proporcionar información que puede ser utilizada para la conservación y programas de recuperación de algunas especies de plantas y colibríes.

LITERATURA CITADA

- Abrahamczyk, S. y M. J. Kessler. 2010. Hummingbird diversity, food niche characters, and assemblage composition along a latitudinal precipitation gradient in the Bolivian lowlands. *Journal of Ornithology*. 3: 615–625.
- Alarcón R, N. M. Waser y J. Ollerton. 2008. Year-to-year variation in the topology of a plant–pollinator interaction network. *Oikos*. 117:1796-1807.
- Andrew D. K. 1993. Water as a Limiting Factor in the Antarctic Terrestrial Environment: A Biogeographical Synthesis. *Arctic and Alpine Research*. 4: 308-315.
- Antoñ, S., E. Komoñ-Janczara y B. Denisow. 2017. Floral nectary, nectar production dynamics and chemical composition in five nocturnal *Oenothera* species (Onagraceae) in relation to floral visitors. *Planta*. 6: 1051–1067.
- Arizmendi, M., L. Nuñez-Rosas, H. Berlanga, M. Quiroga Rodríguez, J. Soberanes González, C. Macias Caballero, R. Vidal Rodriguez y G. López-Segoviano. 2021. Endemic and endangered Short-crested Coquette (*Lophornis brachylophus*): floral resources and interactions. *Avian Conservation and Ecology*. 1:13 pp.
- Arizmendi, M. C. y H. Berlanga. 2014. Colibríes de México y Norteamérica. CONABIO. México. 160 pp.
- Augspurger, C. K. 1981. Reproductive Synchrony of a Tropical Shrub: Experimental Studies on Effects of Pollinators and Seed Predators in *Hybanthus Prunifolius* (Violaceae). *Ecology*. 2: 775-788
- Bascompte, J. y P. Jordano. 2008. Redes mutualistas de especies. *Investigación y Ciencia*. 38: 51-59.
- Bojanowski, M. y R. Edwards. 2016. aluvial: Paquete R para la creación de aluviales. Diagramas. Versión del paquete R: 0.1-2. URL: <https://github.com/mbojan/alluvial>.
- Brooks, M. E., K. Kristensen, K. J. van Benthem, A. Magnusson, C. W. Berg, A. Nielsen, H. J. Skaug, M. Mächler y B.M. Bolker. 2017. glmmTMB Balances Speed and Flexibility

Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, 9: 378–400.

- Bustamante-Castillo, M., B. E. Hernández-Baños y M.C. Arizmendi. 2020. Hummingbird-plant visitation networks in agricultural and forested areas in a tropical dry forest region of Guatemala. *Journal Ornithology*. 161: 189–201.
- Carrera-Hernández, J. J. y S. J. Gaskin. 2007. Análisis espacio-temporal de precipitaciones diarias y temperatura en la Cuenca de México. *Revista de Hidrología*. 336: 231-249.
- Chávez-González, E., Vizentin-Bugoni, J., Vázquez, D.P., I. MacGregor-Fors, W. Dáttilo y R. Ortiz-Pulido. 2020. Drivers of the structure of plant–hummingbird interaction networks at multiple temporal scales. *Oecologia*. 193: 913–924.
- Cleland, E., I. Chuine, A. Menzel, H. A. Mooney y M. D. Schwartz. 2007. Cambio de la fenología vegetal en respuesta al cambio global. *Tendencias en Ecología y Evolución*. 22: 357-365.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2012. La biodiversidad en Guanajuato. Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO)/Instituto de Ecología del Estado de Guanajuato (IEE). México. 1178 pp.
- Costa, J.M., J. A. Ramos, S. Timóteo, L. P. da Silva, R. S. Ceia y R. H. Heleno. 2020. Species temporal persistence promotes the stability of fruit–frugivore interactions across a 5-year multilayer network. *Journal of Ecology*. 108: 1888-1898.
- Courter, J. R., R. J. Johnson, W. C. Bridges y K. G. Hubbard. 2013. Assessing Migration of Ruby-Throated Hummingbirds (*Archilochus colubris*) at Broad Spatial and Temporal Scales. *The Auk*. 130: 107–117.
- Cotton, P. 2007. Seasonal resource tracking by Amazonian hummingbirds. *Ibis*. 149: 135-142
- Díaz, I. S. 2020. Dinámicas temporales y espaciales en la red de interacciones planta-colibrí en el bosque tropical seco de la Estación de Biología Chamela. Tesis doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 118 pp.

-
- Díaz, I. S., C. Lara y M.C. Arizmendi. 2020. Temporal dynamics of the hummingbird-plant interaction network of a dry forest in Chamela, Mexico: a 30-year follow-up after two hurricanes. *PeerJ*. 8: e8338 <https://doi.org/10.7717/peerj.8338>
- Dormann, C. F., J. Fruend, N. Bluethgen y B. Gruber. 2009. Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *The Open Ecology Journal*. 2: 7-24.
- Duan, Y. W., T. F. Zhang y J. Q. Liu. 2007. Fluctuaciones interanuales en la longevidad floral, la visita de polinizadores y la limitación de la polinización de una planta alpina (*Gentiana straminea* Maxim., Gentianaceae) a dos altitudes en la meseta Qinghai-Tibetana. *Sistemática y Evolución de las Plantas*. 267: 255 a 265.
- Dunne, J. A., J. Williams, R. y D. Martinez, N. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: Robustness increases with connectance. *Ecology and Evolutionary Biology*. 5: 558-567.
- Espino-Espino, J., F. Rosas y E. Cuevas-García. 2014. Variación temporal de visitantes florales en dos especies simpátricas de *Salvia* con floración simultánea y síndrome de polinización contrastante. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85: 161-166.
- Ferrero M. A. y R. Villalba. 2019. Interannual and Long-Term Precipitation Variability Along the Subtropical Mountains and Adjacent Chaco (22–29° S) in Argentina. *Frontiers in Earth Science*. 7: <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/feart.2019.00148>.
- Fuentes-Franco, R., E. Coppola, F. Giorgi, E. G. Pavia, G. Tefera y F. Graef. 2015. Inter-annual variability of precipitation over Southern Mexico and Central America and its relationship to sea surface temperature from a set of future projections from CMIP5 GCMs and RegCM4 CORDEX simulations. *Clim Dyn*. 45: 425-440.
- Gómez-Sanchez, A. 2016. Fluctuaciones estacionales en la riqueza, abundancia y patrones de muda de colibríes (Aves: Trochilidae) y su relación con la disponibilidad de flores en un área natural protegida urbana sujeta a restauración ecológica. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México. 66 pp.
- Gonzales, I., S. Déjean, P. Marin y A. Baccini. 2007. CCA: An R Package to Extend Canonical Correlation Analysis. *Journal of Statistical Software*. 23: 1-14.

-
- Gutiérrez, Z. A., V. S. Rojas-Nossa y F. Gary S. 2004. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos. *Ornitología Neotropical*. 15: 205-213.
- Hainsworth, F. R, B. G. Collins y L. Wolf. 1977. La función del letargo en los colibríes. *Zoología fisiológica*. 50: 215-222.
- Heinemann, D. 1992. Resource use, energetic profitability, and behavioral decisions in migrant rufous hummingbirds. *Oecologia*. 90: 137–149.
- Huang, P., X. Shang-Ping, H. Kaiming, H. Gang y H. Ronghui. 2013. Patterns of the seasonal response of tropical rainfall to global warming. *Nature Geoscience*. 6: 357-361.
- Jiménez, L., S. Negrete-Yankelevich y R., Macías-Ordóñez. 2012. Spatial association between floral resources and hummingbird activity in a Mexican tropical montane cloud forest. *Journal of Tropical Ecology*. 28: 497-506.
- 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 behaviour. *Ecology Letters*. 13: 442-452
- Lara, C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Écoscience*. 13:1, 23-29.
- Lawson, D. A. y S. A. Rands. 2019. The effects of rainfall on plant–pollinator interactions. *Arthropod-Plant Interactions*. 13: 561–569.
- Leimberger, K. G, A. S. Hadley, S. J. K. Frey y M. G. Betts. 2022. Are tropical hummingbird pollination networks resistant to experimental extirpation of a common flowering plant?. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2022.02.24.481682>.
- López-Segoviano, G., M. Arenas-Navarro, E. Villa-Galaviz, S. Díaz-Infante y M. C, Arizmendi. 2021. Hummingbird-plant interactions along an altitudinal gradient in northwestern Mexico. *Acta Oecologica*. 112: 103762.
- Loureiro, J. A. y S. Castro. 2015. Flower biology and breeding system of *Salvia sclareoides* Brot. (Lamiaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 301: 1485–1497.

-
- Luna, P., E. J. Corro, R. Antoniazzi y W. Dáttilo. 2020. Measuring and Linking the Missing Part of Biodiversity and Ecosystem Function: The Diversity of Biotic Interactions. *Diversity*. 12: 86.
- Martínez-García, V., O. González y R. Ortiz-Pulido. 2020. Hummingbird-Plant Network in a Lowland Dry Forest in Yucatan, Mexico. *Tropical Conservation Science*. 13: 1-12.
- Maruyama, P. K., J. Vizentin-Bugoni, G.M. Oliveira, P. E. Oliveira y B. Dalsgaard. 2014. Morphological and Spatio-Temporal Mismatches Shape a Neotropical Savanna Plant-Hummingbird Network. *Biotropica*. 46: 740-747.
- Memmott, J., N. M. Waser, y M. V. Price. 2004. Tolerance of pollination networks to species Extinctions. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 2605-2611
- Messeguer, J., G. Peñas, J. Ballester, M. Bas, M., J. Serra, J. Salvia, M. Palauelmàs y E. Melé. 2006. Pollen-mediated gene flow in maize in real situations of coexistence. *Plant Biotechnology Journal*, 4: 633-645.
- Montoya, D. 2019. Restoration of ecological networks: spatial and temporal scales, stability and global change. *Ecosistemas*. 2:11-19.
- Ogutu, J. O., H. P. Piepho, H. T. Dublin, N. Bhola y R. S. Reid. 2008. Rainfall influences on ungulate population abundance in the Mara-Serengeti ecosystem. *Animal Ecology* 77: 814-829.
- White, T. C. R. 2008. The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals. *Biological Reviews*. 83: 227–248.
- Oksanen, J. F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre y R.B. O'Hara. 2011. *vegan: Community Ecology Package*. Versión del paquete R. 1.17–10.
- Parada-Quintero, M., D. Alarcón-Jiménez y L. Rosero-Lasprilla. 2012. Flowering phenology of ornithophilous species from the lower stratum in two High-Andean habitats in the Parque Natural Municipal Rancheria (Paipa-Boyacá-Colombia). *Caldasia*, 34. 139–154.

-
- Partida, L. R., P. Enríquez L., J. L. Rangel-Salazar, C. Lara y M. I. Martínez. 2012. Abundancia de colibríes y uso de flores en un bosque templado del sureste de México. *Revista Biológica Tropical*. 60: 1621-1631.
- Palau-del-màs, M., E. Melé, G. Peñas, M. Pla, A. Nadal, J. Serra, J. Salvia y J. Messeguer. 2008. Sowing and Flowering Delays Can Be an Efficient Strategy to Improve Coexistence of Genetically Modified and Conventional Maize. *Crop Science*., 48: 2404-2413.
- Pellissier, L., C. Albouy, J. Bascompte, N. Farwig, C. Graham, M. Loreau, M. A. Maglianesi, C. J. Melián, C. Pitteloud, T. Roslin, R. Rohr, S. Saavedra, W. Thuiller, G. Woodward, N. E. Zimmermann y D. Gravel. 2018. Comparing species interaction networks along environmental gradients. *Biol Rev*. 93: 785-800.
- Petanidou, T., A. S. Kallimanis, J. Tzanopoulos, S. P. Sgardelis y J. D. Pantis. 2008. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecology Letters*. 11: 564-575.
- Phillips, A. R. 1975. The Migrations of Allen's and Other Hummingbirds. *The Condor*. 2:196-205.
- Pitelka L. F. 1997. Plant Migration and Climate Change. *American Scientist*. 85: 464-473.
- Ramos-Robles M., O. R. Vargas-Cardoso, A.M. Corona-López, A. Flores-Palacios, V. H. Toledo-Hernández. 2020. Spatio-temporal variation of Cerambycidae-host tree interaction networks. *Plos one*.
- Reino, L., P. Beja, P. E. Osborne, R. Morgado, A. Fabião y J. T. Rotenberry. 2009. Distance to edges, edge contrast and landscape fragmentation: Interactions affecting farmland birds around forest plantations. *Biological Conservation*. 142: 824-838.
- Rosenzweig M. L. y R. H. MacArthur. 1963. Graphical Representation and Stability Conditions of Predator-Prey Interactions. *The American Naturalist*. 97: 209-223.
- Rushing, C., J. A. Royle, D. J. Ziolkowski y K. L. Pardieck. 2020. Migratory behavior and winter geography drive differential range shifts of eastern birds in response to recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 23: 12897-12903.

-
- Rybski, D., Holsten, A., y P. Kropp. 2011. Towards a unified characterization of phenological phases: fluctuations and correlations with temperature. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*. 390: 680-688.
- Sekercioglu, C. H., G.C. Daily y P. R. Ehrlich. 2004. Ecosystem consequences of bird declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 101: 18042-18047.
- Simmonds, M. y S. Isaac. 2007. The impacts of climate change on marine mammals: Early signs of significant problems. *Oryx*. 1: 19-26.
- Smith-Ramírez, C. 1993. Los picaflores y su recurso floral en el bosque templado de la isla de Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*. 66: 65-73.
- Souza, C. S., P. K. Maruyama, C. Aoki, M. R. Sigrist, J. Raizer, C. L. Gross y A.C. de Araujo. 2018. Temporal variation in plant–pollinator networks from seasonal tropical environments: Higher specialization when resources are scarce. *Journal of Ecology*. 106: 2409-2420
- Stiles, G. 1978. The annual cycle in a coadapted community of hummingbirds and flowers in the tropical wet forest of Costa Rica. *Revista Biológica Tropical*. 27: 75-101.
- Stiles, G. 1981. Geographical Aspects of Bird-Flower Coevolution, with Particular Reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 2: 323–351.
- Susan-Tepetlan, T. M., N. Velázquez-Rosas y T. Krömer. 2015. Changes in functional traits of vascular epiphytes of cloud forest and secondary vegetation in central Veracruz, México. *Botanical Sciences*. 93: 153-163.
- Tayleur, C., P. Caplat, D. Massimino, A. Johnston, N. Jonzén, H. G. Smithy A. Lindström. 2015. Swedish birds are tracking temperature but not rainfall: evidence from a decade of abundance changes. *Global ecology and Biogeography*. 24: 859-872.
- Tran, A., G. L’Ambert, G. Lacour, R. Benoît, M. Demarchi, M. Cros, P. Cailly, M. Aubry-Kientz, T. Balenghien y P. Ezanno. 2013. A Rainfall- and Temperature-Driven Abundance Model for *Aedes albopictus* Populations. *Int. J. Environ. Res. Public Health*. 10: 1698-1719

-
- Vavrek, M. J. 2011. fossil: paleoecological and paleogeographic analysis tools. *Electronic Palaeontology*, 14(1), package 1T. R version 0.4.0.
- Vázquez, M. 2019. Redes de interacción Trochilidae-planta en dos hábitats contrastantes en un sistema templado del altiplano mexicano. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México. 81pp.
- Vázquez, D. P., N. P. Chacoff, L. Cagnolo. 2009. Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology*. 90: 2039–2046.
- Velásquez-Arenas, R. y J. Imery-Buiza. 2008. Reproductive phenology and flower anatomy of the plants *Aloe vera* and *Aloe saponaria* (Aloaceae) in Cumana, Venezuela. *Revista de Biología Tropical*. 56:1109-1125.
- Vizentin-Bugoni, J., J. Sonne, P. Hodum, E. Hagen y J. Cordeiro. 2017. Spatial segregation of the endemic versus non-endemic hummingbird on Robinson Crusoe Island, Chile: the effect of competitor abundance but not resources or habitat. *Journal of Ornithology*. 158: 793–798.
- Wolf, L. L. y F. R. Hainsworth. 1971. Time and Energy Budgets of Territorial Hummingbirds. *Ecology*. 52: 980-988.
- Zapata-Mesa, N. 2017. Efectos temporales de estrategias de forrajeo sobre redes mutualistas de dispersión de semillas murciélago-planta. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*. 54 pp.

Tabla 1. Métricas de las redes de interacción colibrí-planta a diferentes escalas temporales en el Área Protegida Sierra de Los Agustinos.

		Número de Interactuantes	Interacciones por Especie	Conectividad	Número de Registros
<u>Global</u>		32	2.34	0.39	479
<u>Anual</u>	2018	29	2.31	0.4	342
	2020	22	1.41	0.32	137
	Secas 2018	22	1.95	0.45	174
<u>Estacional</u>	Lluvias 2018	25	1.68	0.31	168
	Secas 2020	14	1	0.31	81
	Lluvias 2020	18	1.22	0.31	56
	Secas Frías 2018	13	1.23	0.53	93
	Secas Cálidas 2018	19	1.58	0.43	69
	Lluvias cálidas 2018	24	1.67	0.31	158
<u>Trimestre</u>	Lluvias frías 2018	11	1.27	0.47	22
	Secas frías 2020	7	0.71	0.42	42
	Secas cálidas 2020	11	0.91	0.36	27
	Lluvias cálidas 2020	17	1.12	0.29	50
	Lluvias frías 2020	6	0.67	0.5	18

Tabla 2. Resultados del Modelo Linear Generalizado Mixto para díadas numéricas en el Área Protegida Sierra de Los Agustinos.

<i>Predictor</i>	<i>Razón de tasa de incidencia</i>	<i>IC</i>	<i>p</i>
(Intercepto)	5.45	42.01 – 52.47	<0.001
PC1	2.02	1.55 – 1.82	<0.001
PC2	1.98	1.36 – 1.63	<0.001
PC4	1.58	0.66 – 0.81	0.005
PC5	0.62	0.46 – 0.85	0.002
PC7	1.39	1.03 – 1.86	0.030

Las estimaciones se indican con el intervalo de confianza. El modelo tuvo un valor de R de 0.68.

Tabla 3. Resultados del Modelo Linear Generalizado Mixto para el número de registros de las diadas de interacciones en el Área Protegida Sierra de Los Agustinos.

<i>Predictor</i>	<i>Razón de tasa de incidencia</i>	<i>IC</i>	<i>p</i>
(Intercepto)	3.33	2.49-4.46	<0.001
PC1	1.47	1.12-1.93	0.005
PC2	1.67	1.24-2.24	0.001
PC4	1.43	1.09-1.89	0.011
PC5	0.69	0.51-0.91	0.010
PC7	1.43	1.09-1.88	0.009

Las estimaciones se indican con el intervalo de confianza. El modelo tuvo un valor de R de 0.56.

Tabla 4. Valores de la varianza explicada y acumulada por los ocho componentes principales e influencia de las variables ecológicas por componente.

	Componente							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Total	3.99	3.57	3.07	3.02	2.72	2.25	1.94	1.60
% de Varianza	14.77	13.24	11.36	11.19	10.09	8.34	7.19	5.92
% de varianza acumulada	14.77	28.01	39.37	50.56	60.66	69.00	76.19	82.11
Abundancia <i>B. leucotis</i>	.957	-.183	.076	.011	-.041	.008	-.030	-.067
Abundancia <i>S. elegans</i>	.927	-.158	.068	-.170	-.128	.015	-.061	-.050
Flores totales	.871	.279	-.014	.005	-.194	.103	-.079	-.041
Colibríes totales	.850	.479	-.082	-.009	-.012	.012	.029	.045
Abundancia <i>L. violiceps</i>	.042	.908	-.113	-.070	-.100	-.017	.032	-.027
Abundancia <i>L. nepetifolia</i>	.018	.832	-.124	-.081	-.129	-.024	-.188	-.089
Abundancia <i>E. fulgens</i>	.109	.749	-.188	.122	.222	.002	.118	.020
Abundancia <i>C. latirostris</i>	-.058	.553	-.186	-.101	-.073	-.024	.206	.451
Radio de dosel	.098	-.273	.903	.118	-.117	.046	-.006	-.170
Altura de árboles	-.162	-.079	.821	-.103	.514	-.029	-.031	-.008
DAP	.134	-.321	.800	.122	-.375	.069	-.020	-.248
DAP de los 5 árboles más cercanos	-.167	-.311	.634	-.102	.558	-.053	-.084	-.314
Radio de cobertura de herbáceas	.226	.172	.502	-.028	-.273	.466	.159	.295
Abundancia <i>S. patens</i>	-.032	-.037	.035	.944	-.080	-.080	-.049	-.011
Abundancia <i>M. longiflora</i>	-.047	-.031	-.014	.845	-.058	-.119	-.060	-.045
Abundancia <i>P. roseus</i>	.011	-.059	.030	.827	-.059	.107	-.068	-.017
Diámetro de la base de las herbáceas	.032	-.064	-.090	.049	.839	.069	.065	-.038
Distancia a los cinco arboles más cercanos	-.370	-.018	.059	-.281	.780	-.165	-.108	-.099
Apertura de dosel	-.401	.379	-.062	-.334	.608	-.160	-.052	.343
Abundancia <i>S. mexicana</i>	.115	-.025	.089	-.056	.001	.913	-.130	-.021
Abundancia <i>S. curviflora</i>	-.065	-.028	-.011	-.032	-.063	.890	-.113	-.031
Altura de herbáceas	.380	-.346	-.307	.160	.267	.456	.136	-.358
Temperatura máxima	-.091	-.089	-.003	-.217	-.066	-.165	.887	-.119
Temperatura mínima	-.249	.354	.054	.437	.029	-.063	.604	-.277
Humedad máxima	-.205	.255	.015	.392	.035	.234	-.549	-.176
Abundancia <i>Opuntia spp.</i>	-.036	.164	-.048	.019	.059	.053	.523	.386
Abundancia <i>L. mexicana</i>	-.075	-.124	-.206	-.053	-.052	-.043	-.033	.754

Tabla 5. Resultados del análisis de diversidad β de interacciones.

Tipo de comparación	Escala temporal comparada	β_{WN}	β_{ST} <i>relativo</i>	B_{OS} <i>relativo</i>	Promedio recambio de especies	Promedio recableado
<u>Trimestre intra-anual 2018</u>	Secas-frías18*Secas-cálidas18	0.294	0.6409	0.3591	0.3350 ± 0.24	0.664 ± 0.24
	Secas-cálidas18*Lluvias-cálidas18	0.574	0.1015	0.8985		
	Lluvias-cálidas18*Lluvias-frías18	0.848	0.1864	0.8135		
	Lluvias-frías18*Secas-frías18	0.812	0.4113	0.5887		
<u>Trimestre intra-anual 2020</u>	Secas-frías20*Secas-cálidas20	0.229	0.8298	0.1702	0.504 ± 0.48	0.495 ± 0.48
	Secas-cálidas20*Lluvias-cálidas20	0.777	0.1880	0.8120		
	Lluvias-cálidas20*Lluvias-frías20	1.000	0.0000	1.0000		
	Lluvias-frías20*Secas-frías20	0.470	1.0000	0.0000		
<u>Trimestre interanual</u>	Secas-frías18*Secas-frías20	0.400	0.7785	0.2215	0.562 ± 0.33	0.437 ± 0.33
	Secas-cálidas18*Secas-cálidas20	0.510	0.3472	0.6528		
	Lluvias-cálidas18*Lluvias-cálidas20	0.602	0.2064	0.7937		
	Lluvias-frías18*Lluvias-frías20	0.531	0.9182	0.0818		
<u>Estacional intra-anual</u>	Lluvias18*Secas18	0.415	0.2829	0.7173	0.384 ± 0.14	0.616 ± 0.14
	Lluvias20*Secas20	0.793	0.4846	0.5154		
<u>Estacional interanual</u>	Lluvias18*Lluvias20	0.542	0.2501	0.7499	0.316 ± 0.09	0.683 ± 0.09
	Secas18*Secas20	0.405	0.3827	0.6173		
<u>Anual</u>	2018*2020	0.411	0.3543	0.6457		

El número 20 después de un periodo indica que es la red obtenida para 2020, mientras que el número 19 indica son datos para el año 2018. β_{WN} = recambio de interacciones, β_{ST} = contribución del recambio de interactuantes en el recambio de interacciones y β_{OS} = la contribución del recableado de interacciones. el valor de $\beta_{WN}=0$ cuando las redes de interacciones se superponen completamente. Promedio recambio de especies=Proporción promedio del recambio de interacciones asociada al recambio de especies. Promedio recableado=Proporción promedio del recambio de interacciones asociada al recableado.

Tabla. 6. Ocurrencia de interacciones centrales de acuerdo a la escala

Escala temporal	<i>B. leucotis</i>			<i>E. fulgens</i>						<i>C. latirostris</i>	
	<i>S. elegans</i>	Morfo 2	<i>P. roseus</i>	Morfo 2	<i>M. longiflora</i>	<i>L. nepetifolia</i>	<i>Opuntia spp</i>	<i>P. roseus</i>	<i>L. mexicana</i>	<i>S. elegans</i>	<i>L. nepetifolia</i>
Global	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
2018	■	■	■	■	□	■	□	■	■	■	■
2020	■	■	■	□	■	■	■	■	■	■	■

Figura 1. Fluctuaciones mensuales en la abundancia de colibríes en el Área Protegida Sierra de Los Agustinos durante 2018 y 2020.

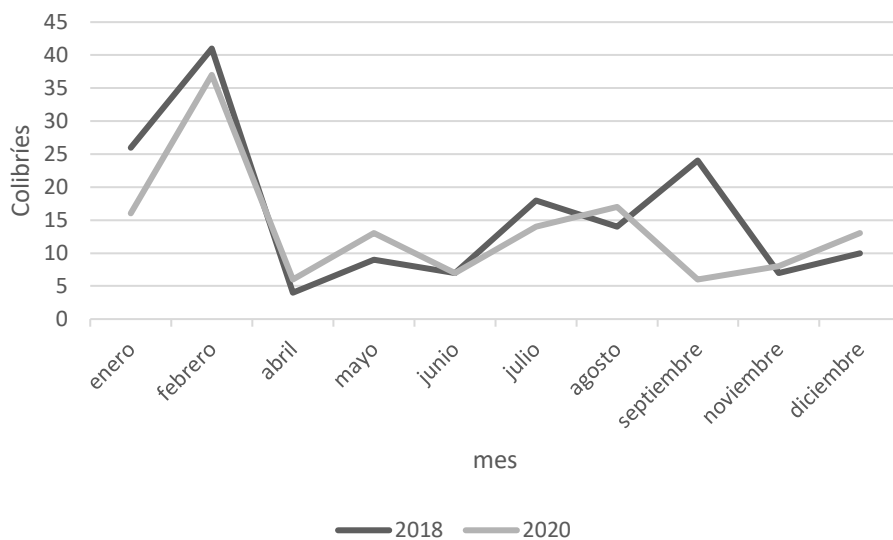


Figura 2. Fluctuaciones mensuales en la abundancia de flores en el Área Protegida Sierra de Los Agustinos durante 2018 y 2020.

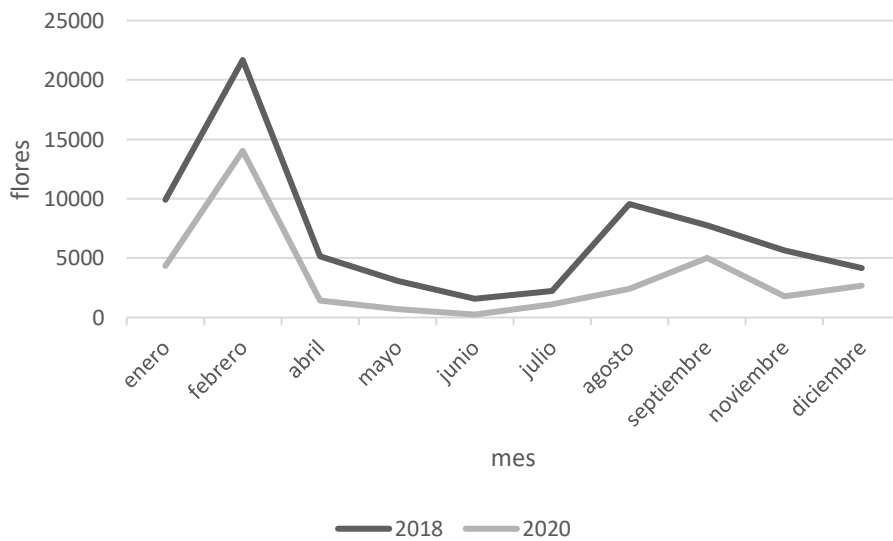


Figura 3. Red de interacción en el Área Protegida Sierra de Los Agustinos durante 2018 y 2020 y abundancia de especies interactuantes.

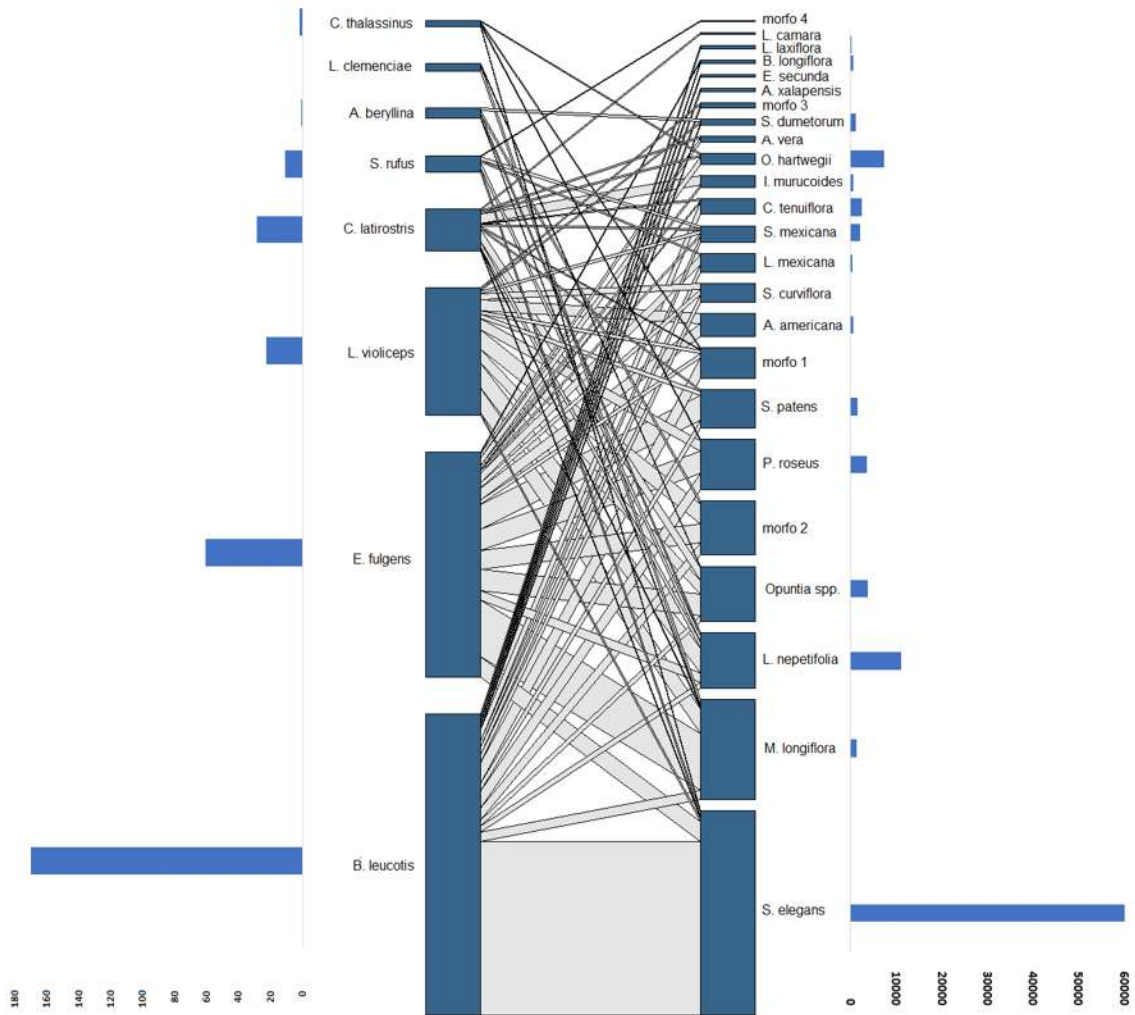


Figura 4. Redes de interacción durante 2018 en el Área Protegida Sierra de Los Agustinos y abundancia de especies que interactúan.

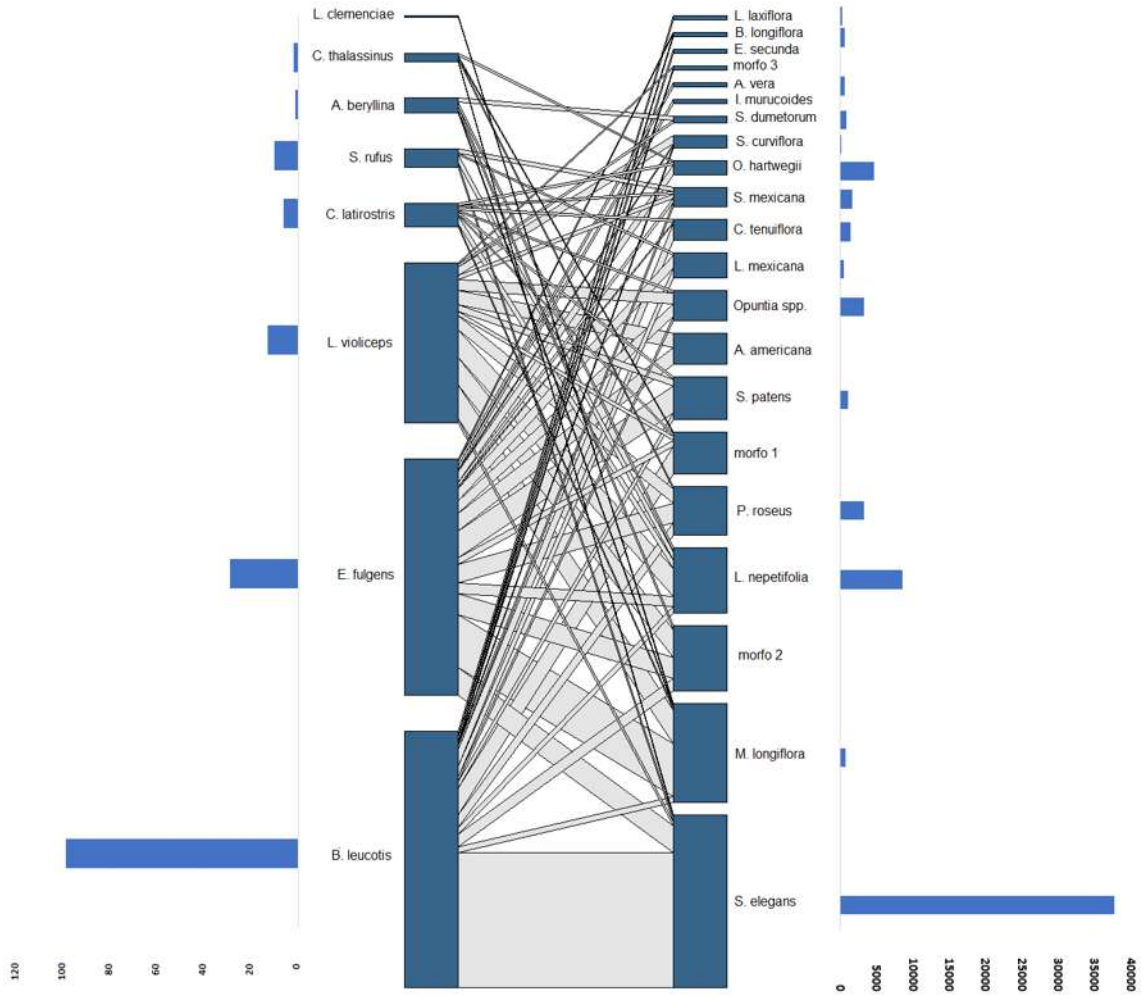


Figura 5. Redes de interacción durante 2020 en el Área Protegida Sierra de Los Agustinos y abundancia de especies que interactúan.

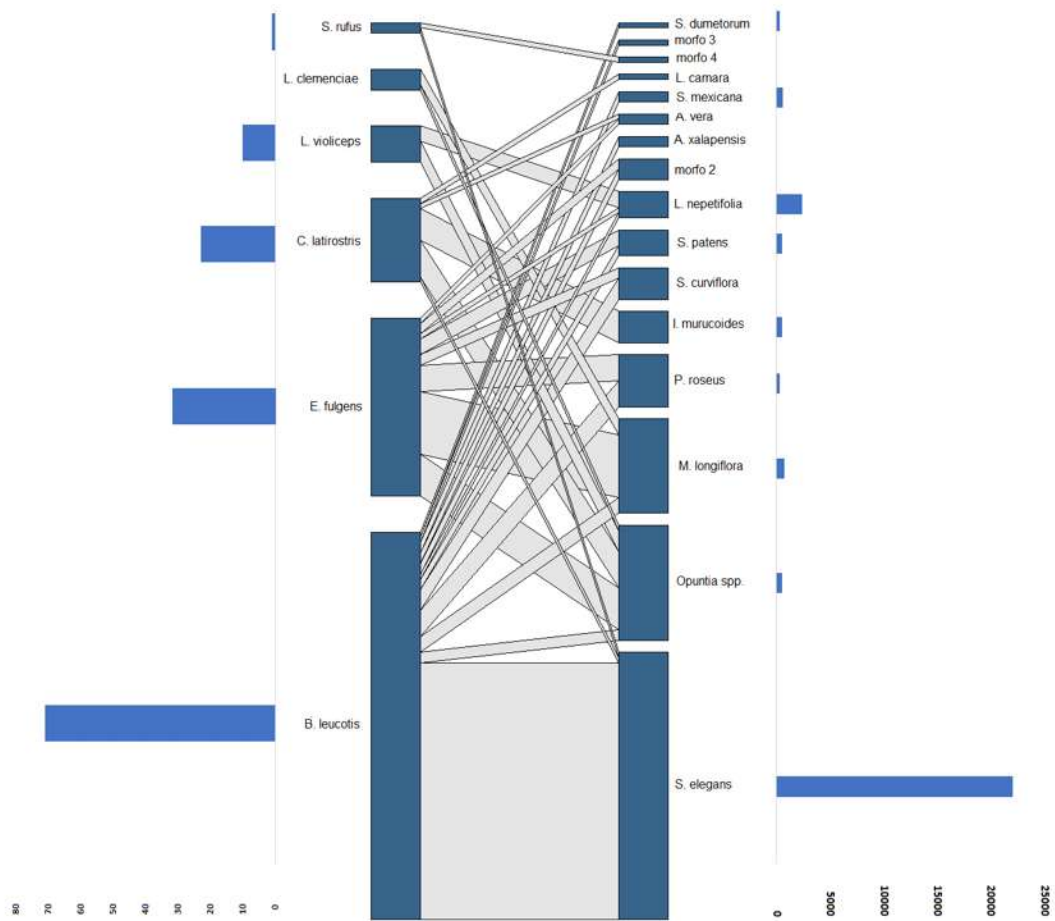
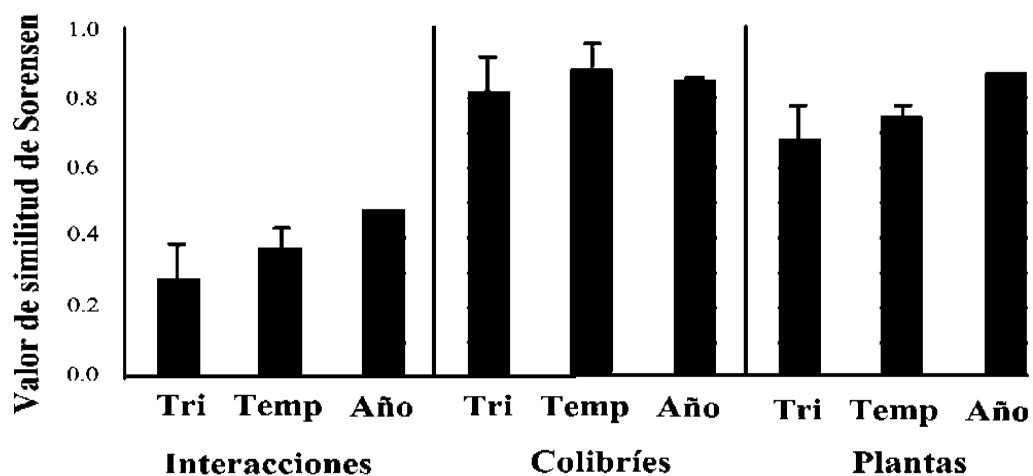
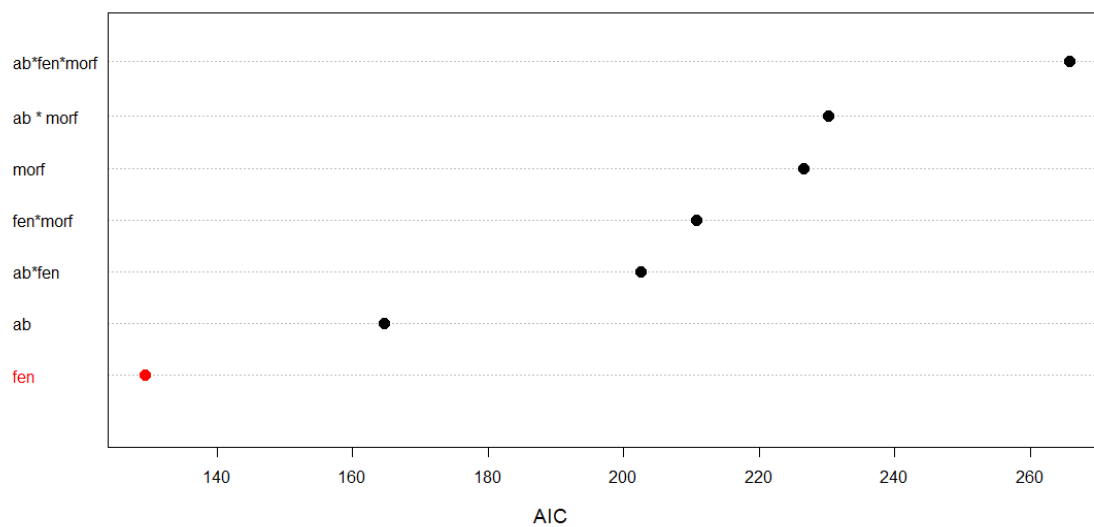


Figura 6. Valores promedio de similitud de Sorensen para trimestre, temporada y Año de interacciones, colibríes y plantas



Acrónimos en el eje de la X indica el eje temporal: Tri= trimestre, Temp= Temporada

Figura 7. Valores del criterio de información de Akaike para los diferentes factores considerados solos y sus combinaciones



Eje de las Y indica los factores evaluados. Ab=Abundancia, fen=fenología, morf=Morfología

Figura 8. Gráfico de rango-abundancia de interacciones a nivel global en el Área Protegida Sierra de Los Agustinos durante 2018 y 2020.

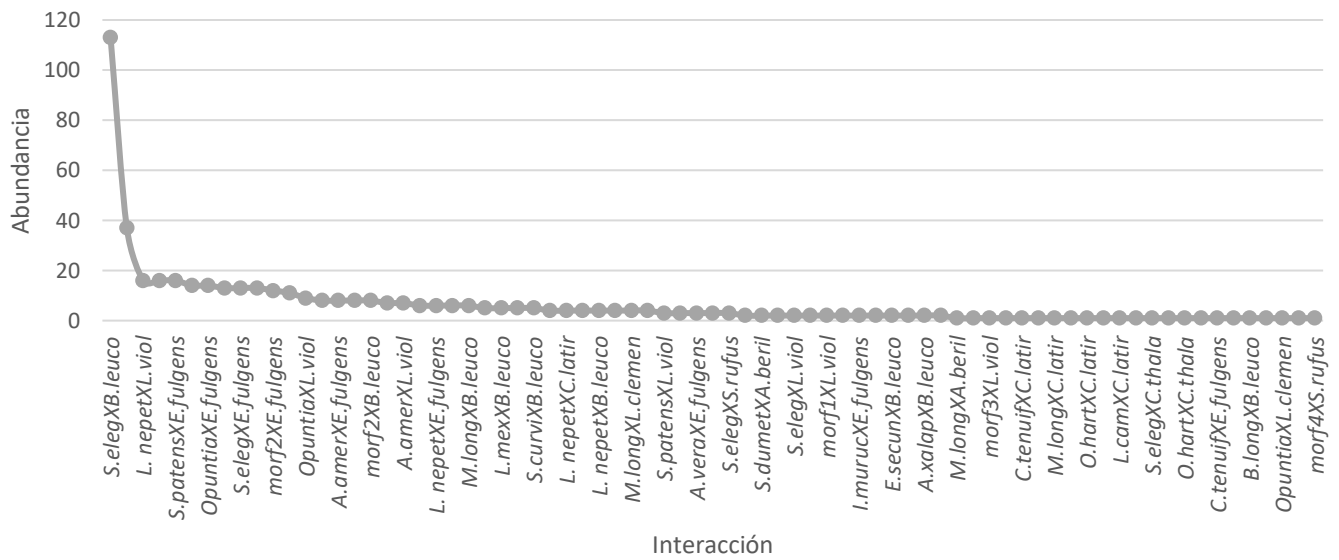


Figura 9. Gráfico rango-abundancia de interacciones para 2018 en el Área Protegida Sierra de Los Agustinos.

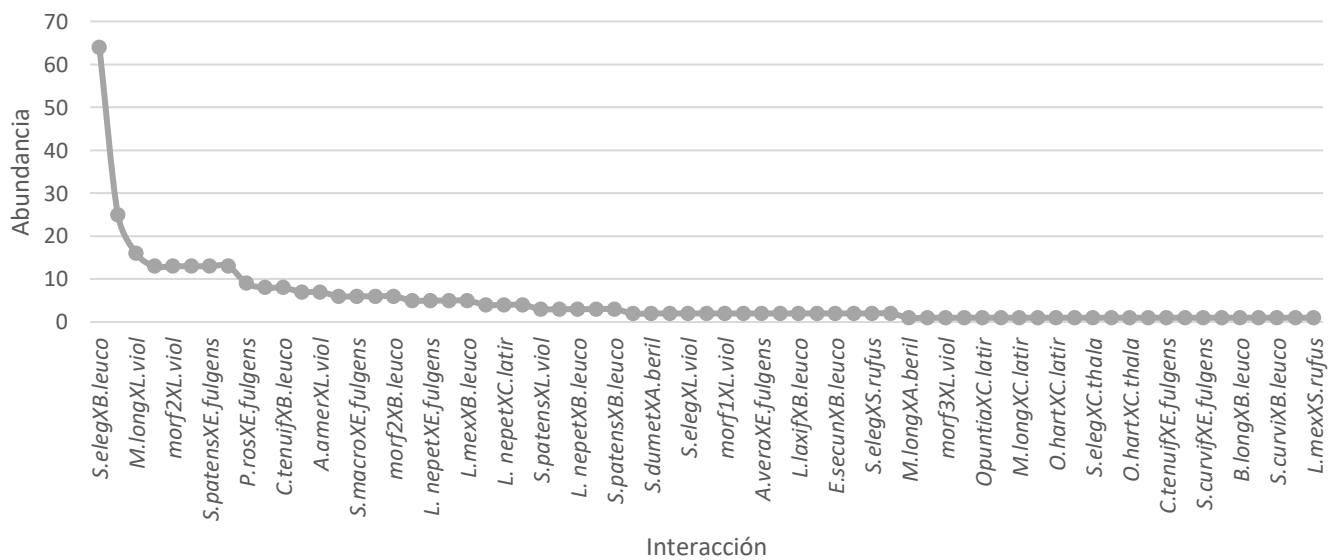


Figura 10. Gráfico rango-abundancia de interacciones para 2020 en el Área Protegida Sierra de Los Agustinos.

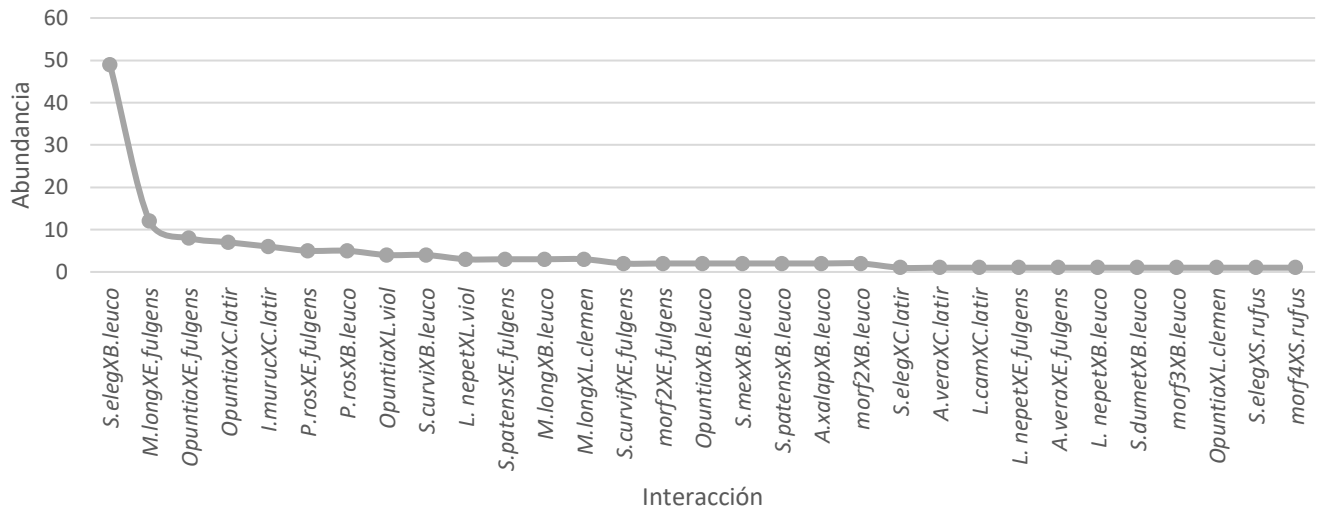


Figura 11. Principales especies interactuantes en las redes de interacción, se excluyeron los morfos en el caso de las plantas

