



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
ECOLOGÍA

INTERACCIÓN DE *Heliconia aurantiaca* CON SUS VISITANTES FLORALES
EN UN PAISAJE TROPICAL FRAGMENTADO

TESIS

(POR ARTÍCULO CIENTÍFICO)

**Interactions between the tropical herb *Heliconia aurantiaca* and its floral
visitors in a fragmented rainforest landscape**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARILYN CASTILLO MUÑOZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD, UNAM

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN, DICIEMBRE 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM

Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día **25 de septiembre de 2017**, aprobó siguiente el jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **ECOLOGÍA** de la alumna **CASTILLO MUÑOZ MARILYN** con número de cuenta **516012052** por la modalidad de graduación de **tesis por artículo científico**, con la tesis titulada "**Interactions between the tropical herb *Heliconia aurantiaca* and its floral visitors in a fragmented rainforest landscape**" producto del proyecto realizado en la maestría que lleva por título "**Interacción de *Heliconia aurantiaca* con sus visitantes florales en un paisaje tropical fragmentado**", realizados bajo la dirección de la **DRA. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO** quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: **Dra. Karina Boege Paré**
Vocal: **Dra. Ek del Val de Gortari**
Secretario: **Dr. Luis Daniel Ávila Cabadilla**
Suplente: **Dra. Silvana Martén Rodríguez**
Suplente: **Dr. Wesley Francisco Dáttilo da Cruz**

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 08 de noviembre de 2017


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por la oportunidad brindada para mi formación académica y crecimiento profesional.

Al Consejo Nacional de Ciencias y Tecnología (CONACyT) por la beca (697140) otorgada para la realización de mis estudios de maestría.

Al proyecto PAPIIT-UNAM IN-202117 por el apoyo económico otorgado para el financiamiento del proyecto.

A mi tutora principal, Dra. Julieta Benítez Malvido y a los miembros del Comité Tutor, Dra. Ek del Val de Gortari y Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, por toda las enseñanzas, críticas, consejos, paciencia y tiempo dedicado a mi formación durante estos dos años de maestría.

AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL

A todo el personal de secretaría, académicos, y trabajadores del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad y del Posgrado en Ciencias Biológicas, por su invaluable apoyo en los trámites de posgrado a lo largo de mi maestría.

A mi tutora principal, Dra. Julieta Benítez Malvido, por haberme permitido trabajar en su laboratorio y por toda la dedicación, paciencia y apoyo que me brindó durante estos dos años de trabajo. ¡Muchas gracias July!

A los miembros del jurado de Examen de Grado: Dra. Ek del Val de Gortari, Dr. Luis Daniel Ávila Cabadilla, Dr. Wesley Francisco Dáttilo da Cruz, Dra. Silvana Martín Rodríguez, y Dra. Karina Boege Paré.

A los investigadores y compañeros que me apoyaron con la identificación de los artrópodos: Dr. Ricardo Ayala, Dr. Jorge Valenzuela, M.C. Sara López, M.C. Edwin D. Domínguez León, y M.C. Abril Tapia. También quiero agradecer a la Dra. Ek del Val por haberme permitido utilizar sus estereoscopios y material de su laboratorio para la identificación de mis bichos. Gracias a Wendy Mendoza y Nallely Luviano del Laboratorio de Interacciones Bióticas en Hábitats Alterados por haberme ayudado con el material y la identificación de mis muestras.

Quiero agradecer la participación directa en mi formación académica de los doctores Alejandro Casas, Miguel Martínez, Ek del Val, Horario Paz, Erik de la Barrera, Jorge Schondube, Katheryn Renton, Ian MacGregor, Wesley Dáttilo, Víctor Arroyo, Ernesto

Vega, Francisco Mora, quienes en algún momento me dieron clases sobre ecología, evolución, ornitología, redes ecológicas, y estadística.

A Rafael Lombera y Ana González Di Pierro por recibirme en el Arca, y porque el trabajo de campo no hubiera sido posible sin su ayuda. Muchas gracias don Rafa por haberme compartido muchas anécdotas divertidas y conocimiento valioso sobre la flora y fauna de la Selva Lacandona.

Al Dr. Juan Luis Peña Mondragón, por haberme apoyado y dado consejos desde antes de entrar a la maestría en el IIES.

A Juan Manuel Lobato por el apoyo del trabajo técnico en campo y en el laboratorio.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología del Hábitat Alterado, del IIES y de otras instituciones con quienes lleve cursos: Sac Bel Monsiváis, Isela Zermeño, Erika de la Peña, Sergio Nicasio, Bren Tuti, Martín Cervantes, Mayra Fragoso, Diana Ahuatzin, Fanny Echánove, Citlali Aguirre, Clarisa Castaños, Luz Sil Berra, Moisés Méndez, Onésimo Galaz, Nacho Machado, Luz López, por los momentos de risas y diversión, sus consejos, su apoyo con los análisis de datos y sobre todo sus por los ánimos que me brindaron.

Finalmente, quiero agradecer inmensamente a todas aquellas personas en los ejidos Boca de Chajul, Playón de la Gloria y Flor de Marqués, que me permitieron trabajar en sus fragmentos, hicieron mi estancia más amena y me ayudaron en distintas maneras para la realización de este trabajo: don Chilo y su esposa, don Tino, don Caralampio, don Domingo y su esposa, y por supuesto a la familia de don Rafa que me apoyó y estuvo al pendiente durante mi estancia en la selva.

DEDICATORIA

*A mis queridos padres, José Benjamín Castillo Galván e Irene Muñoz
Gracia, porque siempre han estado conmigo en cada etapa de mi vida,
dándome su apoyo y amor incondicional.*

*A mi amor, Leonardo, porque siempre me acompañaste durante este
camino, dándome ánimos y motivos para seguir adelante. ¡Eres increíble!*

*A los colibríes y las heliconias de la Selva Lacandona, porque el haber
estudiado sus interacciones me ha resultado fascinante.*



ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	5
Interactions between the tropical herb <i>Heliconia aurantiaca</i> and its floral visitors in a fragmented rainforest landscape.....	13
Abstract	14
Introduction	15
Methods	17
Results	22
Discussion.....	28
Conclusion	34
Acknowledgements.....	35
References.....	35
Figure legends	43
Supporting information.....	52
DISCUSIÓN GENERAL.....	54
CONCLUSIONES	60
LITERATURA CITADA.....	62
ANEXOS.....	69

RESUMEN

La fragmentación del hábitat afecta la abundancia y la riqueza de especies de plantas y animales así como también las interacciones bióticas. En el Neotrópico, herbáceas del género *Heliconia* (Heliconiaceae) son un componente importante del sotobosque ya que las especies del género interactúan con un gran número de especies animales de variadas maneras. El objetivo de este estudio fue describir si la fragmentación del hábitat afectaba la abundancia y riqueza de visitantes florales en individuos de *H. aurantiaca* y sus interacciones ecológicas. En una selva tropical húmeda de Chajul, Chiapas, México, se seleccionaron cuatro fragmentos de selva y cuatro sitios de selva continua. En cada fragmento y sitio de selva continua se realizaron observaciones focales en diferentes individuos de *H. aurantiaca* para registrar sus visitantes florales incluyendo colibríes y diferentes taxones de invertebrados. Además, se utilizó el enfoque de redes ecológicas para describir los patrones de interacción entre *H. aurantiaca* y sus visitantes florales, así como para evaluar la estabilidad de esta interacción en ambos tipos de hábitats. Se registraron un total de 31 visitantes florales, entre ellos siete especies de colibríes y 24 especies de invertebrados. El número de visitas de colibríes fue significativamente mayor en selva continua que en fragmentos de selva. Sólo una especie de colibrí actuó como un potencial polinizador, mientras que las otras seis especies fueron robadores y ladrones de néctar. La riqueza y abundancia de especies de invertebrados no difirió significativamente entre hábitats, siendo el orden Hymenoptera el que presentó mayor frecuencia de visitas florales. Se encontró un patrón significativamente anidado en la red *Heliconia*-visitante floral tanto en los fragmentos como en selva continua. El comportamiento de forrajeo de los colibríes podrían ser las explicaciones principales que generan patrones anidados en estas redes de

interacción. El anidamiento de la red *Heliconia*-visitantes florales tanto en selva continua y como en fragmentos de selva sugiere una robustez en las interacciones de la red, siendo menos propensos a los efectos de la fragmentación y otras formas de perturbación del hábitat.

ABSTRACT

Habitat fragmentation impacts plant and animal species abundance, richness and also biotic interactions among them. In the Neotropics, herbs of the genus *Heliconia* (Heliconiaceae) are an important component of the understory as species in the genus interact with a large number of animal species in several ways. The aim of this study was to describe if fragmentation affected the abundance and richness of floral visitors of individuals of *H. aurantiaca* and their ecological interactions. In a tropical rain forest of southern Mexico, Chajul, Chiapas we selected four small forest fragments and four sites in continuous forests. In each fragment and continuous forest we performed focal observations in different flowering individuals of *H. aurantiaca* to record floral visitors including hummingbirds and different invertebrate taxa. Furthermore, we used an ecological network approach to describe the patterns of interactions involving *H. aurantiaca* and its floral visitors, as well as to assessing the stability of this interaction in both habitat types. We recorded a total of 31 floral visitors including seven hummingbird species and 24 invertebrate species. The number of hummingbird visits was higher in continuous forest. Only one hummingbird species appeared as a potential pollinator, and the other six species were nectar robbers. Invertebrate species richness and abundance of visitors did not differ significantly between habitats with species of Hymenoptera being the most frequent floral visitors. We found a significant nested pattern in the *Heliconia*-floral visitor networks for continuous forest and forest fragments. The foraging behavior of the hummingbirds could be the main explanation for the nested pattern in these interaction networks. The nestedness of our *Heliconia*-floral visitor network in continuous forest and fragments suggests a robust

interactions network that is less prone to the effects of fragmentation and other forms of habitat disturbance.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La fragmentación del hábitat es considerada como una de las causas principales de la pérdida de biodiversidad en sistemas tropicales y aunque puede ocurrir de manera natural (e.g. fuego y caídas de árboles ocasionado por el viento), la causa más importante a mayor escala es la expansión del uso del suelo por causas antropogénicas (Wright 1974; Foster 1980; Burgess & Sharp 1981). Este proceso de fragmentación ha dado como resultado la eliminación de grandes extensiones de bosques y selvas, alterando la estructura, distribución y funcionamiento de los ecosistemas (Saunders *et al.* 1991; Jules *et al.* 1999; Hobbs & Yates 2003). Una de las principales consecuencias de la fragmentación es la pérdida del hábitat y está generalmente asociada a una reducción de los tamaños poblacionales y un aumento en el grado de aislamiento de las poblaciones en los fragmentos remanentes (Murcia 1996; Fahrig 2003).

Los hábitats fragmentados no sólo afectan la riqueza y abundancia de especies, sino que también conduce a alteraciones en las interacciones bióticas, principalmente aquellas que son mutualistas, como la polinización y la dispersión de semillas, que generalmente se ven afectadas negativamente por la fragmentación (e.g. Gilbert & Hubbell 1996; Gilbert 2002; Burdon *et al.* 2006). Estas interacciones de mutualismo constituyen la base para el funcionamiento de muchos ecosistemas, dado que de ellas dependen gran parte de la reproducción y reclutamiento exitoso de muchas especies de plantas en sistemas tropicales (Levey *et al.* 2002; Waser 2006). Las interacciones entre las plantas y sus polinizadores son muy importantes para la estructura y organización biológica de las comunidades, influyendo sobre la distribución espacial, la abundancia, la riqueza y la estructura trófica

(Heithaus 1974; Bawa *et al.* 1985), así como la diversidad genética ocasionada por el flujo génico (Nason *et al.* 1997).

Las interacciones antagonistas (e.g. herbivoría, depredación) también pueden ser alteradas por la fragmentación del hábitat. En las últimas décadas algunos trabajos han evaluado cómo la pérdida y la fragmentación del hábitat afectan la interacciones entre las plantas y sus enemigos naturales (e.g. Benítez-Malvido *et al.* 1999; Arnold & Asquith 2002; Herrerias-Diego *et al.* 2008; Ruiz-Guerra *et al.* 2010; entre otros). Se ha encontrado que la fragmentación del hábitat puede favorecer las interacciones antagonistas (e.g. Chalfoun *et al.* 2001; González-Gómez *et al.* 2006; Martinson & Fagan 2014).

Los efectos de la fragmentación sobre la biodiversidad y las interacciones bióticas depende de los atributos específicos de las especies de plantas y animales (Fahrig 2003; Henle *et al.* 2004; Ewers & Didham 2006). En el caso de las plantas, los atributos importantes para su persistencia en paisajes fragmentados incluyen dispersión de semillas, polinización y sistema de reproducción, forma de crecimiento y banco de semillas (Hagen *et al.* 2012). Por ejemplo, en el sotobosque de las regiones neotropicales existen muchas especies de plantas polinizadas por colibríes que son predominantemente auto-compatibles (Wolowski *et al.* 2013), mientras que otras especies exhiben cierto grado de auto-incompatibilidad (Kress 1983) y requieren la polinización cruzada llevada a cabo por colibríes u otros visitantes florales. En este sentido, las plantas exhiben diferente grado de dependencia con sus polinizadores (Bond 1994; Aizen & Feinsinger 2003) y esto puede determinar su vulnerabilidad a la fragmentación (Hagen *et al.* 2012).

La familia Heliconiaceae es uno de los grupos de plantas más conspicuas y ecológicamente importantes en el sotobosque de las regiones tropicales. Se estima que existen entre 200 y 250 especies de *Heliconia*, además de muchas formas o cultivares. La

mayoría de las especies de *Heliconia* se encuentran distribuidas en los Neotrópicos, mientras que sólo seis especies son nativas para los trópicos del Viejo Mundo (Berry & Kress 1991). Las plantas del género *Heliconia* representan un importante valor económico debido a su comercialización para uso ornamental en países europeos y asiáticos (Criley 1991; Díaz *et al.* 2002). El atractivo color de las inflorescencias de las especies de *Heliconia* ha conducido a la utilización de estas plantas para distintos proyectos de decoración, como plantas en macetas o directamente en el suelo (Pancoast 1991).

Las especies del género *Heliconia* mantienen un gran número de interacciones bióticas con diferentes grupos de organismos en las comunidades tropicales (Seifert 1975; Seifert 1982; Benítez-Malvido *et al.* 2014). Varios de los organismos que interactúan con las plantas de este género se han especializado a través de distintos tipos de interacción, incluyendo la herbivoría efectuada por orugas de los géneros *Caligo* y *Opsiphanes* (Santos & Benítez-Malvido 2012; DeVries 1997), el comensalismo por parte de la comunidad de insectos que hábitat dentro de las brácteas (Seifert 1980) o la polinización llevada a cabo por colibríes (Skutch 1964; Berry & Kress 1991).

Existe una alta relación coevolutiva entre los colibríes y las plantas del género *Heliconia* que ha sido muy bien documentada (e.g. Feinsinger 1983; Kress 1985; Kress & Beach 1994; Linhart 1973; Stiles 1975; Temeles & Kress, 2003; Temeles 2000). La longitud y curvatura de los tubos florales, posición de las anteras, patrones fenológicos, y composición y volumen de néctar están cercanamente asociados con la forma y tamaño del pico del colibrí, así como de los requerimientos energéticos (Fleming & Kress 2013). Este conjunto de rasgos florales, incluyendo la recompensa energética, asociados a la atracción y utilización del recurso alimenticio por parte de los polinizadores es conocido como síndrome de polinización (Fenster *et al.* 2004). Cuando las plantas presentan rasgos

florales que atraen a los colibríes y otras aves nectarívoras se le conoce como síndrome ornitófilico u ornitofilia. Las especies neotropicales del género *Heliconia* presentan flores ornitófilicas debido a sus corolas tubulares de color amarillo y brácteas con rojos brillantes, lo que resulta muy atractivo para los colibríes y que sugiere que no tienen otro tipo de polinizadores (Stiles 1975). Por consiguiente, muchas especies de *Heliconia* tienen flores largas y tubulares que son polinizadas por colibríes ermitaños (subfamilia Phaethorninae), mientras que otras tienen flores algo más cortas y atraen colibríes de pico corto (Skutch 1964; Stiles 1975; Gill 1987; Betts *et al.* 2015). Las especies de colibríes ermitaños con picos largos y curvados son en su mayoría ruteros (e.g. que se alimentan de las plantas que encuentran a lo largo de sus rutas de forrajeo) y se consideran altamente especializados. En contraste, las especies de colibríes no ermitaños presentan un rango más amplio de morfologías del pico y diferentes estrategias de forrajeo con grados variables de especialización (ver Feinsinger & Colwell 1978). La morfología del pico de las distintas especies de colibríes varía sustancialmente en curvatura y longitud e influye a menudo sobre las especies de plantas que visitan (Temeles *et al.* 2009).

Sin embargo, los colibríes no siempre contribuyen a la polinización de la planta durante sus visitas, y pueden ser considerados como robadores o ladrones de néctar (Inouye 1980). El robo de néctar es un fenómeno común en las flores polinizadas por aves (e.g. McDade & Kinsman 1980; Willmer & Corbet 1981; Graves 1982; Roubik *et al.* 1985; Carpenter *et al.* 1993; Powers & Conley 1994; Arizmendi *et al.* 1996). Los colibríes con pico más corto tienden a robar néctar en comparación con los colibríes con pico largo, y generalmente las plantas con largas corolas sufren de robo de néctar (Navarro 1999). Una consecuencia del robo de néctar es la disminución del atractivo floral para los polinizadores

legítimos (Navarro 1999) y una menor ingesta de néctar lo que podría manifestarse en cambios en el comportamiento de los polinizadores (Irwin *et al.* 2010).

Las interacciones mutualistas entre plantas y animales son sumamente importantes simplemente porque son la base para el funcionamiento de los ecosistemas (Bronstein 2008). Un enfoque particularmente útil para estudiar las interacciones planta-animal en comunidades tropicales altamente diversificadas es la interpretación de estas interacciones en el contexto de redes ecológicas (Ings *et al.* 2009). Una red ecológica es una representación de las interacciones planta-animal en una comunidad, en la cual las especies (nodos) están conectadas por interacciones pareadas (enlaces). En redes mutualistas que involucran plantas y sus visitantes florales (polinizadores o robadores de néctar) pueden ser visualizadas como una matriz donde cada columna representa una especie animal (visitante floral) y cada fila una especie de planta. Las celdas dentro de la matriz son usadas para indicar la ausencia o presencia de interacción entre las especies de planta y animal que intersectan en la celda de la matriz (Bascompte *et al.* 2003).

Una de las contribuciones más importantes del análisis de redes ecológicas es el reconocimiento de que varias redes, a pesar de las diferencias en la naturaleza de sus nodos, tienen propiedades estructurales similares denominadas "propiedades invariantes" (Jordano *et al.* 2003). Las redes mutualistas pueden ser descritas mediante dos propiedades. Primero, son muy heterogéneas; i.e. la mayoría de las especies tienen pocas interacciones, pero pocas especies están mucho más conectadas que lo esperado por casualidad (Jordano *et al.* 2003). Segundo, presentan una estructura altamente anidada, i.e. hay un grupo núcleo denso de especies de plantas y animales generalistas que interactúan entre ellas y con los especialistas que sólo interactúan con las especies más generalistas (Bascompte *et al.* 2003). Una estructura anidada sugiere una disminución de la competencia y un aumento en

el número de especies coexistentes, aumentando así la diversidad en redes mutualistas (Bastolla *et al.* 2009). Además, se ha demostrado que el anidamiento contribuye a la persistencia y estabilidad de la comunidad, por lo que una red anidada es menos propensa a los efectos de la pérdida del hábitat (Fortuna & Bascompte 2006) y extinción de especies (Memmott *et al.* 2004).

Para este trabajo, se utilizó como modelo de estudio la herbácea perenne tolerante a la sombra *Heliconia aurantiaca* Ghiesbreghtii ex Lemaire, la cual es un componente muy común en el sotobosque de las selvas tropicales húmedas de la región. Este trabajo es el primero en registrar los visitantes florales de *H. aurantiaca* y sus interacciones usando un enfoque de redes ecológicas para la región de Chajul, específicamente, en un paisaje fragmentado de la Selva Lacandona, en el sureste de México.

Los visitantes florales de *H. aurantiaca* considerados en este trabajo fueron aquellos animales, tanto aves como invertebrados, que interactuaron con las flores a través de la polinización (e.g. colibríes), robo de néctar (e.g. colibríes, mariposas), robo de polen (e.g. abejas) o interacciones de comensalismo (e.g. hormigas, chicharritas, escarabajos, entre otros, encontrados sobre las flores durante las observaciones en campo aunque no hayan contribuido a la polinización de las plantas).

Bajo este contexto, se establecieron las siguientes preguntas de investigación: ¿quiénes son los visitantes florales asociados a *H. aurantiaca* en la Selva Lacandona?; ¿cómo afecta la fragmentación del hábitat el comportamiento de forrajeo de los colibríes visitantes?; ¿cómo cambia la abundancia y riqueza de invertebrados asociados a las flores de *H. aurantiaca* entre selva continua y fragmentos?; y ¿cómo cambia la estructura de la red de interacciones entre selva continua y fragmentos de selva?

Con base en lo expuesto anteriormente, el objetivo general de esta investigación fue identificar los visitantes florales que interactúan con *H. aurantiaca*, determinar el comportamiento de forrajeo de los colibríes visitantes, y analizar las redes ecológicas para la interacción entre *H. aurantiaca* con sus visitantes florales en un paisaje tropical fragmentado. Por lo tanto, los objetivos particulares fueron:

1. Registrar e identificar a los visitantes florales (aves e invertebrados) asociados con *H. aurantiaca* en selva continua y fragmentos de selva.
2. Identificar el comportamiento de forrajeo de los colibríes visitantes y comparar su tasa de visita entre selva continua y fragmentos de selva.
3. Comparar la riqueza y abundancia de los invertebrados asociados a las flores de *H. aurantiaca* entre selva continua y fragmentos de selva.
4. Analizar y comparar los patrones de interacción entre *H. aurantiaca* con sus visitantes florales entre selva continua y fragmentos de selva, mediante: (a) índice de especialización (H_2'), y (b) anidamiento.

Mi hipótesis de trabajo es que la fragmentación del hábitat en sistemas tropicales afecta las interacciones entre las plantas y sus visitantes florales, con un impacto en la abundancia y riqueza de especies así como en el comportamiento de forrajeo. Por lo tanto, se esperaría que en los fragmentos de selva haya menor abundancia y riqueza de visitantes florales (invertebrados) en comparación con la selva continua. Otra predicción para esta hipótesis es que los colibríes tendrán una tasa de visita mayor en la selva continua que en los fragmentos de selva, además de presentar cambios en el comportamiento de forrajeo entre ambos tipos de hábitat.

Por último, el manuscrito de esta tesis está conformado por cuatro partes que van de lo general a lo particular, incluyendo la presente introducción general, el borrador del artículo científico enviado a la revista PLoS One, que abarca los resultados de esta investigación, una discusión general y conclusiones.

Interactions between the tropical herb *Heliconia aurantiaca* and its floral visitors in a fragmented rainforest landscape

Marilyn Castillo-Muñoz¹, Julieta Benítez-Malvido^{1*}, Ek del Val¹, María del Coro Arizmendi², Wesley Dáttilo³

¹ Laboratorio de Ecología del Hábitat Alterado, Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Morelia, Michoacán, Mexico.

¹ Laboratorio de Interacciones Bióticas en Hábitats Alterados, Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Morelia, Michoacán, Mexico.

² Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Ciudad de México, Mexico.

³ Red de Ecoetología, Instituto de Ecología AC, Xalapa, Veracruz, Mexico

* To whom correspondence should be addressed:

e-mail: jbenitez@cieco.unam.mx phone: +52 (443) 322-2780

This article is a requirement for the first author Marilyn Castillo-Muñoz to obtain her Master's Degree in Biological Sciences (Ecology) of the Posgrado en Ciencias Biológicas from the Universidad Nacional Autónoma de México.

Abstract

Habitat fragmentation impacts species abundance, richness and also biotic interactions. In the Neotropics, herbs of the genus *Heliconia* (Heliconiaceae) are an important component of the understory as they interact with a large number of animal species in several ways. The aim of this study was to describe if fragmentation affected the abundance and richness of floral visitors of *Heliconia aurantiaca* and their ecological interactions. In a tropical rain forest of southern Mexico we selected four small forest fragments (< 6 ha) and four sites in continuous forests. In each fragment and continuous forest we performed focal observations in different flowering individuals of *H. aurantiaca* to record floral visitors including hummingbirds and different invertebrate taxa. Furthermore, we used a network approach to describe the effects of forest fragmentation on the patterns of interactions involving *H. aurantiaca* and its floral visitors, as well as to describe patterns of interactions in both habitat types. We recorded a total of 31 floral visitors including seven hummingbird species and 24 invertebrate species in both habitat types. The number of visits from hummingbirds differed significantly between habitats with lower visitation rates within fragments. Only one hummingbird species appeared as pollinator, and the other six species were nectar robbers. The most abundant floral visitors were the Hymenoptera while species richness and abundance of invertebrates did not differ between habitats. We found a significant nested pattern in the *Heliconia*-floral visitor networks for continuous forest and forest fragments. The foraging behavior of the hummingbirds could be the main explanation for the nested pattern in our ecological networks. The nestedness of our *Heliconia*-floral visitor network in both habitats suggests a robust interaction network that may be less prone to the effects of fragmentation and other forms of habitat disturbance.

Key words: hummingbirds; floral visitors; ecological networks; habitat fragmentation; *Heliconia*.

Introduction

Habitat loss and fragmentation are considered to be the main threats to global biodiversity [1, 2]. Such environmental disturbances do not only impact species abundance and richness but also biotic interactions such as mutualisms (e.g. pollination and seed dispersal) [3, 4, 5, 6] and antagonisms (e.g. predation and interspecific competition) [7, 8]. Specifically for mutualisms, interactions between plants and their pollinators are very important for the biological structure and organization of communities, because they influence species spatial distribution, abundance, richness and trophic structure [9, 10], as well as the genetic diversity caused by gene flow [11]. It has been suggested that there is a global pollination crisis due to the decline in both abundance and richness of pollinators based mainly on anthropogenic disturbances of the natural ecosystems [12, 13].

Mutualistic relationships are not limited to interactions between pairs of species, as the different species of plants and animals are organized into complex networks through their interactions [14]. Several studies have used tools derived from network analysis to describe the mutualistic plant-pollinator interactions at community level (see more details in: [15]). However, there are few studies that have evaluated how these mutualistic relationships vary among biological populations [16, 17, 18, 19]. The structure and patterns of interactions can be described through different network metrics including connectance, diversity of interactions, nestedness and specialization [20]. Specialization index characterizes the level of specificity or interaction overlap between two parties in the entire network. Diversity of interactions describes the magnitude of the interactions between plants and animals. Nestedness describes the extent to which specialists interact with a subset of the species interacting with generalists. In this sense, network analysis is a very

useful tool for the study species diversity and their interactions within and across trophic levels [15, 21].

In tropical rainforests, the family Heliconiaceae comprises a single genus, *Heliconia*, which is native to the tropics of America, easily recognized by banana-like leaves and inflorescences with large, showy bracts. It is estimated that there are between 200 and 250 species of *Heliconia* [22]. In the Neotropics, *Heliconia* is an important component of the understory as species in the genus interact with a vast number of organisms in different co-evolutionary relationships: many herbivorous animals such as rolled- leaf hispine beetles [23], specialized caterpillars from of the genera *Caligo* and *Opsiphanes* [24, 25] and generalist leaf-cutter ants of the genera *Atta* and *Acromyrmex* [26]; parasitic floral mites [27]; flies and mosquitoes living inside their water-filled floral bracts [28]; and, co-adapted hummingbird pollinators [29, 30]. Therefore, the ecological importance of many *Heliconia* species relies in the large number of biotic interactions they maintain in tropical regions.

Heliconias have inflorescences with brightly colored bracts, one-day flowers with diurnal anthesis, hermaphroditic flowers with relatively long corollas, no odor, and produce large amount of diluted nectar [30]. These floral traits clearly suggest that the pollination syndrome present in *Heliconia* flowers is ornithophilous (i.e. that are pollinated by birds). Although hummingbirds are considered the most important avian pollinator group in the Neotropics, especially for the plants of the family Heliconiaceae, it has been demonstrated that hummingbirds do not always act as legitimate visitors and perform nectar robbing or nectar thieving [31]. Flowers with longer and more enclosed corollas are more susceptible to the floral larceny performed by hummingbirds [32, 33]. Additionally, recent studies have found that inflorescences of *Heliconia* are also visited by other animals, including different

species of Lepidoptera [34, 35, 36], robber bees of the genus *Trigona* [34, 35], and various species of ants visiting the extrafloral nectaries (hereafter referred as EFN) that also use the bracts as refuge [37, 38, 39].

Here, we used the understory perennial tropical herb *Heliconia aurantiaca* (Ghiesbreghtii ex Lemaire) as a model system to investigate if fragmentation affected floral visitor abundance and richness associated with these plants and their interactions in a fragmented landscape of the Lacandon rainforest, in southeastern Mexico. For this, we identified the hummingbird species and other floral visitors associated with *H. aurantiaca* and described their patterns of species interactions in both continuous forest and forest fragments. We specially addressed the following questions: (i) Which hummingbird species visit *H. aurantiaca* in continuous forest and fragments? (ii) Does the foraging behavior of hummingbirds change between habitat types? (iii) Do invertebrate abundance and richness change between continuous forest and fragments? and (iv) Does fragmentation affect the structure of individual-based *Heliconia*-floral visitor networks?

Methods

Study area

The study was conducted in two areas of lowland tropical rain forest separated by the Lacantún River: the Montes Azules Biosphere Reserve (MABR, western side) and the Marqués de Comillas region (MCR, eastern side of the river). The MABR consist of 3,310 km² of mature undisturbed forest, and is located within the Lacandon rainforest region that comprises part of Guatemala and Mexico (16°06' N, 90°56' W, 120 m elev.). The

landscape is currently composed of a mosaic of land uses including forest fragments, secondary vegetation of various ages, human settlements, cropland, cattle pastures, and paved and unpaved roads. Within this fragmented landscape we selected four forest fragments in the MCR, based on the following characteristics: (a) the same type of vegetation (lowland tropical rainforest), and therefore, located in a restricted range of elevation (0-150 meters a.s.l.), and (b) similar isolation time, all fragments have been isolated from continuous forest for at least 20 years [40]. In the continuous forest within the MABR we selected four sites that were separated by 1 km from each other. The mean annual temperature for this region is about 24 °C with a mean annual rainfall of about 3,000 mm [41].

Study species

Herbs of *H. aurantiaca* are native to America, from southeastern Mexico to Costa Rica, at altitudes between 60 and 500 meters a.s.l. [42]. Individuals of *H. aurantiaca* are 0.5-2.0 m tall, with a zingiberoid growth form and a spiral bract arrangement with erect inflorescences [22]. The terminal inflorescence consists of three to six orange bracts and about four to seven flowers per bract. The bright yellow tubular corolla of the flowers is approximately 5 cm long and 0.2 to 0.4 cm wide. The flowering season occurs from December to June [22], although in our study area the individuals of *H. aurantiaca* produced flowers from mid-February to early April. In the Lacandon rainforest, herbs of *H. aurantiaca* are commonly found under the shaded conditions of the understory inside the old-growth continuous forest, forest fragments and early secondary forest [43].

Floral visitors

Hummingbirds

This research complied with protocols approved by CONANP care committee (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas) and DGVS (Dirección General de Vida Silvestre, permission number SGPA/DGVS/07830). Hummingbird observations were carried out from March to April 2016 and in March 2017 (from 0600-1000h), for a total of 380 hours. Hummingbirds were observed directly or with binoculars Celestron Outland X 8x42 for a total of 95 different individuals of *H. aurantiaca* (12 per site, except in one fragment where there were a reduced number of *H. aurantiaca* herbs, and therefore we observed 11 individuals in that fragment). The identification was made on each site through field guides [44]. We recorded hummingbird species and their foraging behavior. We also calculated the visitation rate, defined as the number of visits recorded in relation to the total time of observation, and expressed in number of visits per hour. Differences in the number of visits by hummingbirds between continuous forest and fragments were tested with generalized linear models (GLM) for count data with a Poisson error distribution and a logit link function; we also checked for overdispersion. We performed an Analysis of Covariance (ANCOVA) to assess whether or not habitat fragmentation affects hummingbird visitation rate while controlling the effect of the number of displayed flowers [45]. The foraging behavior of the hummingbirds associated with *H. aurantiaca* was determined by using the terms potential pollinator – referring to a “legitimate visit”, i.e. when the floral visitor has contact with the reproductive organs of the flower (anthers and stigma) during its visit - and nectar robber or nectar thief – referring to an “illegitimate visit” [31]. We did not examine differences between seasons and/or year in the richness and abundance of floral visitors,

including both hummingbirds and invertebrates, because we needed a large and complete data set in which all floral visitors were represented to construct the ecological networks.

Invertebrates

To assess the influence of forest fragmentation on local invertebrate richness and abundance, we randomly selected twelve individuals of *H. aurantiaca* at least 10 m apart in each study sites of both habitat types. Invertebrates were collected from March to mid-April 2016 and March 2017 from the inflorescences of *Heliconia* (bracts and flowers). In each survey we randomly selected new 12 individuals, therefore plant were sampled only once. In total, we sampled 95 plants: 48 in continuous forest and 47 in forest fragments.

We collected all invertebrates (mainly arthropods) found on *H. aurantiaca* inflorescences. We first made a visual inspection of the flowers to catch active (i.e., jumping) and inactive insects and spiders. Secondly, bees and wasps were collected while foraging by using a plastic bag over the flowers. Butterflies were collected by using an entomological net and mounted on insect pins stuck into a styrofoam base. Invertebrates were placed into plastic pots containing 70% ethanol, and subsequently identified to the lowest possible taxonomic level. Adult specimens were deposited at the Instituto de Biología and at the Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad collections, UNAM, Mexico.

Individual-based rarefaction curves were constructed to compare species richness between continuous forest and forest fragments [46]. The 95% confidence intervals of the moment based estimator for species richness (S_{obs} Mao Tau) were used to determine significant differences between habitats [47]. To test whether or not species relative

abundance changed between habitat types, we constructed rank/abundance plots for the invertebrate community found in the inflorescences of *H. aurantiaca* in continuous forest and forest fragments. For each habitat type we plotted the relative abundance of each species on a logarithmic scale against the species' rank, ordered from the most abundant to the least abundant species [48]. To test if differences in invertebrate' species similarity (Sorensen's coefficient) were related to the geographical distances between each site of the study area, we performed a Mantel test [49]. We also used the similarity Bray-Curtis index [58] to evaluate the turnover of species composition between continuous forest and fragments, and differences were analyzed with a permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) after 999 permutations performed in R [50].

Network metrics and patterns of species interactions

Firstly, we included the presence of different animal species visiting the 95 different individuals of *H. aurantiaca* in each habitat (continuous forest and forest fragments) as independent interaction networks. Because not all hummingbird and invertebrate species were present in all sites, we pooled individuals present within each habitat type (fragments and continuous forest) to construct the networks. Each individual-based animal-plant network was built by an adjacency matrix A , where a_{ij} = number of interactions from an individual plant j by the animal species i , and zero otherwise [15]. For each network, we calculated the diversity of interactions (DI). This metric is derived from the Shannon's diversity index and ranges from 0 (no diversity) to infinity [51]. To evaluate the specialization of our visitation networks based on quantitative data (i.e. interaction frequencies) we used the specialization index (H_2') [52]. Extreme generalization is $H_2' = 0$

and extreme specialization is $H_2' = 1$. Network descriptors and plots were obtained with the *bipartite* package [53] in R [50].

We also evaluated non-random patterns of plant-floral visitor interactions in both habitats studied. For this, we estimated nestedness for each network using the NODF metric (based on overlap and decreasing fill) [54] in ANINHADO [55]. Values of this metric range from 0 (non-nested) to 100 (perfectly nested). We choose this metric because it is less prone to Type-I statistical error: in other words, the incorrect rejection of a true null hypothesis (a “false positive”). The *NODF* metric reduces the chance of overestimating the degrees of nestedness in ecological networks [54]. We tested the significance of NODF for each network through 1000 simulated networks generated by the Null Model II (CE) to assess whether the observed values in the empirical networks were greater than it would be expected for null distributions of these values [56].

Results

Forest fragmentation and hummingbird visitation rate

Seven hummingbird species were recorded visiting *H. aurantiaca* flowers (five species in continuous forest and five species for forest fragments; **Table 1**) including the following: (1) Stripe-throated Hermit *Phaethornis striigularis*; (2) Long-billed Hermit *Phaethornis longirostris*; (3) Rufous-tailed Hummingbird *Amazilia tzacatl*; (4) Buff-bellied Hummingbird *Amazilia yucatanensis*; (5) White-necked Jacobin *Florisuga mellivora*; (6) Green-breasted Mango *Anthracothorax prevostii*; and (7) Purple-crowned Fairy *Heliothryx barroti*. Both habitat types shared three hummingbird species (*P. striigularis*, *P. longirostris*, *A. tzacatl*) visiting *H. aurantiaca* flowers, but some hummingbird species were

exclusively found in continuous forest (*H. barroti*, *F. mellivora*) whereas others in fragments (*A. yucatanensis*, *A. prevostii*), although few visits were performed by these species.

Table 1. Total number of visits performed by hummingbirds associated to *Heliconia aurantiaca* herbs within four continuous forest sites (CF1, CF2, CF3, CF4) and four forest fragments (FF1, FF2, FF3, and FF4) in the Lacadon forest, southeastern Mexico.

FAMILY										Relative frequency (%)
Subfamily	CF1	CF2	CF3	CF4	FF1	FF2	FF3	FF4	Total	
Species										
TROCHILIDAE										
Phaethorninae (hermits)										
<i>Phaethornis striigularis</i>	122	121	130	108	0	51	141	85	758	85.74
<i>Phaethornis longirostris</i>	9	5	1	14	0	23	10	10	72	7.86
Trochilinae (non-hermits)										
<i>Amazilia tzacatl</i>	1	0	0	1	42	0	4	1	49	5.06
<i>Amazilia yucatanensis</i>	0	0	0	0	3	0	1	0	4	0.45
<i>Florsiga mellivora</i>	4	0	0	0	0	0	0	0	4	0.45
<i>Anthracothorax prevostii</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	2	0.22
<i>Heliiothryx barroti</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0.22
Total	138	126	131	123	47	74	156	96	891	100

A total of 891 hummingbird visits were recorded in both habitat types. The number of visits by hummingbird was greater in continuous forest ($\bar{x} \pm SD$: 10.76 ± 4.26 visits) than in forest fragments ($\bar{x} \pm SD$: 7.93 ± 5.16 visits) ($X^2 = 5.04$, $df=1$, $p<0.05$). Both hermit hummingbirds showed the highest number of visits in both habitat types: *Phaethornis striigularis* (758 visits, 85.07 %) and *P. longirostris* (72 visits, 8.08 %). However, *Amazilia tzacatl* was the main floral visitor of *H. aurantiaca* in one of the forest fragments, where both hermit species were not recorded (**Table 1**).

The number of flowers displayed per inflorescence in individuals of *H. aurantiaca* was greater in continuous forest ($\bar{x} \pm \text{DE}$: 7.89 ± 2.74 flowers) than in forest fragments (6.53 ± 2.31 flowers) ($\chi^2 = 6.13$, $df = 1$, $p < 0.01$). Moreover, we found a significant effect of habitat type (ANOVA. $F_{1,92} = 9.28$, $p < 0.001$) and the number of displayed flowers (ANCOVA. $F_{1,92} = 10.15$, $p < 0.001$) on the visitation rate of hummingbirds. In fact, we recorded a positive relationship between the hummingbird visitation rate and the number of displayed flowers only for continuous forests (**Fig 1**).

Hummingbird foraging behavior

Three different foraging behaviors were detected in hummingbirds associated with *H. aurantiaca* plants (**Fig 2**). The hermit *P. longirostris* was the only hummingbird species acting as potential pollinator for *H. aurantiaca*. The length and curvature of the corolla of *H. aurantiaca* is ideal for this hermit species, so when the bird inserts its bill into a flower to drink the nectar, its forehead rubs against the stamens collecting pollen (M. Castillo-Muñoz, personal observation) (**Fig 2A**). In contrast, the hermit *P. striigularis* performed primary nectar robbing by piercing through the corolla tube to withdraw nectar (**Fig 2B**). The hole made by this hermit species allowed secondary nectar robbing by two non-hermits species: *F. mellivora* and *H. barroti*. Furthermore, *A. tzacatl*, *A. yucatanensis* and *A. prevostii* performed nectar thieving in *H. aurantiaca*. This behavior implied that no hole is made to the flower but the bill is inserted through the corolla, folding the lower petal down and enabling accessing to the nectar chamber without having contact with the stamens (**Table 2, Fig 2C**).

Table 2. Foraging behavior of hummingbird species associated to *Heliconia aurantiaca* herbs in the Lacandon forest, southeastern Mexico.

Common name	Scientific name	Foraging behavior
Long-billed Hermit	<i>Phaethornis longirostris</i>	Potential pollinator
Stripe-throated Hermit	<i>Phaethornis striigularis</i>	Primary nectar robber
Rufous-tailed Hummingbird	<i>Amazilia tzacatl</i>	Nectar thief
Buff-bellied Hummingbird	<i>Amazilia yucatanensis</i>	Nectar thief
White-necked Jacobin	<i>Florisuga mellivora</i>	Secondary nectar robber
Green-breasted Mango	<i>Anthracothorax prevostii</i>	Nectar thief
Purple-crowned Fairy	<i>Heliothryx barroti</i>	Secondary nectar robber

Invertebrate community

All flowering individuals of *H. aurantiaca* received floral visitors including hummingbirds and invertebrates. Overall, we collected a total of 893 invertebrate individuals; 492 (n= 22 species) in continuous forest and 401 (n= 20 species) in forest fragments. Arthropods collected from the inflorescences of *H. aurantiaca* represented eight orders and 14 families, including: Araneae (1.56 %), Blattaria (0.67 %), Coleoptera (1.44 %), Diptera (8.06 %), Lepidoptera (5.6 %), Hemiptera (6.6 %), Hymenoptera (73.88 %) and Orthoptera (2.01 %). Hymenoptera showed the greatest abundance with 660 records, most of them were ants. We observed in both continuous forest and fragments that ants were predominantly patrolling near EFN of *H. aurantiaca*, whereas butterflies extracted the nectar by sliding their long proboscis through the corolla. Moreover, we also observed that bees were always in direct contact with the pollen while foraging, whereas beetles and leafhoppers primarily occupied the bracts of *H. aurantiaca* (**Fig 3**).

We found that total invertebrate abundance did not differ between habitats ($X^2 = 3.13$, $df = 1$, $p > 0.05$). Nevertheless, there were two species showing differences in their abundances between habitat types. *Eurybia patrona persona* (Lepidoptera) was more abundant in forest fragments ($\bar{X} \pm DE$: 0.55 ± 0.84 individuals) than in continuous forest ($\bar{X} \pm SD$: 0.29 ± 0.54 individuals; $X^2 = 3.91$, $df = 1$, $p < 0.05$), whereas *Dolichoderus bispinosus* (Formicidae) was more abundant in continuous forest ($\bar{X} \pm DE$: 3.64 ± 4.54 individuals) than in forest fragments (1.72 ± 2.91 individuals; $X^2 = 33.38$, $df = 1$, $p < 0.05$).

Our individual-based rarefaction curves approached an asymptote for both continuous forest and forest fragments, suggesting that our sampling effort was sufficient to represent the invertebrate' species assemblages in *H. aurantiaca* inflorescences. For the floral visitors associated with *H. aurantiaca*, however, there was no significant difference in invertebrate species richness between continuous forest and forest fragments (**Fig 4**). The Mantel test showed no significant association between invertebrate species similarity and geographical distances between the eight sites ($r = -0.3209$, $p=0.86$, number of permutations =999): invertebrate' species were likely to be found elsewhere, regardless of distances between the study sites, including both fragments and continuous forests.

Four ant species were dominant in both habitat types: *D. bispinosus* (28.67%), *Cephalotes scutulatus* (14.22%), *Azteca velox* (13.43%) and *Camponotus integellus* (7.5%), which together represented 63.82% of the arthropod community. There was no significant difference in species composition (Bray-Curtis similarity index) between habitat types (pseudo- $F_{1,6} = 1.29$, $p>0.05$). However, some invertebrate' species were exclusively found in continuous forest (e.g. *Eulaema polychroma*, *Pachycondyla sp.*, Blattaria sp, Gastropoda

sp.) whereas others in fragments (e.g. *Ceraspis pilatei*, *Polemius sp.*), despite their low relative abundance (**Fig 5**).

Structure of ecological networks

The size of our networks (hereafter referred as *Heliconia*-floral visitor network) was similar in the number of floral visitor species between habitats, suggesting that *H. aurantiaca* maintains stable its community of floral visitors in both continuous forest and forest fragments (**Fig 6**). Network metrics for the two habitats presented a similar value of diversity of interactions. We found a higher specialization index in forest fragments than continuous forest (**Table 3**). We also found a significant nested pattern in our *Heliconia*-floral visitors network for both continuous forest (observed matrix: NODF = 30.57; $\bar{x} \pm SD$ of simulated matrices: NODF = 31.2 \pm 2.48, $p < 0.001$) and fragmented habitats (observed matrix: NODF = 28.42; $\bar{x} \pm SD$ of simulated matrices: NODF = 28.62 \pm 2.31, $p < 0.001$). In addition, we found that while *P. striigularis* is the most important floral visitor for both habitat types; other hummingbird species (*P. longirostris* and *A. tzacatl*) become important floral visitors in fragments while the contribution of *P. striigularis* in the network is reduced (**Fig. 6**).

Table 3. Ecological network metrics for the interaction between *Heliconia aurantiaca* herbs and their floral visitors, including invertebrates and vertebrates, in continuous forest and forest fragments in the Lacandon forest, Chiapas, Mexico.

Network metric	Continuous forest	Forest fragments
Number o floral visitors	26	24
Number of plants	48	47

Nestedness (NODF)	30.57*	28.42*
Diversity of interactions	5.09	5.05
Specialization index (H_2')	0.26	0.38

*Both networks were significantly nested ($p < 0.001$).

Discussion

This is the first study showing the floral visitors of *H. aurantiaca* herbs in the Lacandon rainforest, including seven hummingbird species and twenty-four invertebrate species for a total of thirty-one different floral visitors. Our results did not show differences in species richness, abundance and composition for the invertebrate community, but a change in the number and type of hummingbird visits between continuous forest and fragments.

Habitat fragmentation and hummingbird visits

The highest number of floral visits for *H. aurantiaca* herbs was recorded for the two hermit species, as has been reported for many Neotropical species of the genus *Heliconia* [29, 30, 57], one of the favorite genera for this group of hummingbirds [58]. The contrast between the yellow flowers and orange bracts of *H. aurantiaca* appears a very attractive and showy for hummingbirds inhabiting the shady environment of tropical rainforest understory [35].

The greater hummingbird visitation rates in continuous forest showed a significant positive relationship with the number of displayed flowers per inflorescence of *H. aurantiaca*.

Furthermore, an increased number of displayed flowers per inflorescence in *H. aurantiaca* represent a greater amount of available nectar for hummingbirds visiting this understory herb in the continuous forest. However, a greater number of hummingbird visits could also

be attributed to other factors such as competition among floral visitors and the spatial distribution of flowers [59].

Hummingbird foraging behavior

Overall, we observed that *H. aurantiaca* herbs received a large number of illegitimate visits by six hummingbird species in both habitat types and only one hermit species foraged legitimately. For the legitimate visitor, *P. longirostris*, we observed that both the base of the bill and the forehead had contact with the reproductive structures of the flowers during all the floral visits to *H. aurantiaca* herbs. Apparently, there is a morphological adjustment between the length of the bill of *P. longirostris* and the length and curvature of the flowers of *H. aurantiaca*, which allowed this hermit species to perform legitimate visits in both continuous forest and forest fragments (M. Castillo-Muñoz, personal observation). Likewise, the trap-line foraging behavior of *P. longirostris* suggests a great potential for the pollination of *H. aurantiaca* by promoting the movement of pollen between different individuals in the study site.

Nevertheless, we found that *P. striigularis* (illegitimate visitor) was the most frequent floral visitor for *H. aurantiaca* in both habitat types, acting as primary nectar robber and apparently without providing any pollination services. The holes made in the base of the corolla allowed *P. striigularis* to avoid morphological mismatch with the flowers that difficult the access to the nectar. We also found that *P. striigularis* switched between primary and secondary nectar robbing while visiting the flowers of *H. aurantiaca*. Once the hole was made in the corolla, *P. striigularis* behaved as secondary nectar robber on subsequent visits to the same individual plant. The foraging behavior of *P. striigularis*

can be explained by the fact that nectar robbing is a very efficient way to extract nectar in comparison to a legitimate visit, and also allows the forager to visit unvisited flowers and extract nectar before the arrival of pollinators [33]. One implication of the nectar drops resulting from the holes in the robbed flowers was the attraction of secondary nectar robbers, including two non-hermit species (e.g. *F. mellivora*, *H. barroti*) and some insect taxa (e.g. ants, flies, leafhoppers). We also observed that *P. longirostris* bypassed robbed flowers of *H. aurantiaca*, likely in an effort to find other non-robbed floral resources. In fact, the holes made in the robbed flowers can decrease the floral attractiveness for the potential pollinators [60], which could explain the low number of visits of *P. longirostris* in *H. aurantiaca* when flowers were robbed by *P. striigularis* in both habitat types (M. Castillo-Muñoz, personal observation).

Additionally, nectar thieves reported for *H. aurantiaca* could occasionally contribute to plant pollination. The flapping movement could cause that the hummingbird head has contact with the stamens and pollen, making it a potential pollinator (M. Castillo-Muñoz, personal observation). However, the territoriality of hummingbirds can reduce the flow of pollen to and from the defendant patch and therefore, increase the likelihood of self-pollination among the plants visited [57]. In this context, self-pollination in individuals of *H. aurantiaca* is more likely to occur in one of the forest fragments where *A. tzacatl* was the main floral visitor. We observed that *A. tzacatl* is a territorial species that defended the plants of *H. aurantiaca* in order to gain exclusive access to the nectar. However, we did not conduct field experiments to determine whether *A. tzacatl* occasionally contributes to pollination between the plants it defends or simply acts as a nectar thief during each visit to the flowers of *H. aurantiaca*.

The invertebrate community

Contrary to what was expected due to ornithophilic syndrome, we found that the floral visitor assemblage was composed by 24 invertebrate' species visiting the flowers of *H. aurantiaca* herbs. Ants represented the main group of insects associated with inflorescences of *H. aurantiaca*, including six genera as reported in other species of *Heliconia* [38, 39]. There are different kinds of associations between ants and *Heliconia* species in tropical regions, such as the use of flowers and bracts as refuges and the visitation of EFN [37]. EFN are an important food resource for ants, and as a consequence of their patrolling, they represent an efficient defense of vegetative and reproductive tissues of plants against potential herbivores [26]. The visits made by ants on *H. aurantiaca* suggest that they were primarily attracted by the EFN located on the flowers and bracts; hence they could play a protective role, particularly during periods when reproductive organs are most vulnerable [61]. However, an experimental corroboration in the field is needed to verify if ants perform a protective role for *H. aurantiaca* in our study site.

Furthermore, other floral visitor were found to be associated with the flowers of *H. aurantiaca*, including butterflies, bees, flies, beetles, leafhoppers, crickets, spiders, cockroaches and a snail. Some floral visitors of *H. aurantiaca* acted as cheater visitors performing illegitimate visits. Species of *Eurybia* butterflies are known to have a long proboscis that can obtain nectar from flowers of several plant families in the understory, including the Heliconiaceae family [62]. In fact, we observed that *Eurybia* butterflies directly inserted the proboscis into the floral tube from the side of the corolla, without touching the stigma or the anther (illegitimate visit), suggesting that these floral visitors do not contribute to the pollination of *H. aurantiaca* herbs and only acted as nectar thieves.

Floral visits made by other invertebrate species (e.g. flies, beetles, leafhoppers, crickets, cockroaches) to *H. aurantiaca* can be attributed to the presence of organic detritus in the flowers and bracts [63] or the droplets of nectar emerging from the holes made in the robbed flowers. In addition, other floral visitors such as spiders could be considered as occasional visitors to the inflorescence searching for preys, as they are the most common predators in the foliage of *H. aurantiaca* [16].

Habitat fragmentation and the invertebrate community

Although the invertebrate community associated with the inflorescences of *H. aurantiaca* did not show significant differences on their abundance between continuous forest and fragments, there were two species with contrasting responses to habitat fragmentation: the butterfly, *E. patrona persona* and the ant, *D. bispinosus*. Apparently, *E. patrona persona* was more common in fragments and is likely to be more tolerant to habitat disturbance. Furthermore, *D. bispinosus* and ants from the genera *Camponotus*, *Cephalotes*, *Pheidole* and *Pachycondyla* have also been reported in the foliage of *H. aurantiaca* herbs [16]. Nevertheless, we found a greater abundance of *D. bispinosus* in the inflorescences than in the foliage of *H. aurantiaca*, suggesting a monopolization of plant individuals by this ant species in the study area. This could be favorable to *H. aurantiaca* herbs because *D. bispinosus* could contribute to the protection of the inflorescences from herbivores. In addition, we found that within continuous forest, *D. bispinosus* is the dominant ant species whereas within forest fragments *C. scutulatus* and *D. bispinosus* showed similar abundances leading to interspecific competition for the floral resource of *H. aurantiaca* such as the EFN and the use of the inflorescences as microhabitat. Other floral visitors of

H. aurantiaca such as leafhoppers (Hemiptera) and beetles (Coleoptera) showed no differences in their abundances between habitat types, suggesting a lower susceptibility to the effects of habitat fragmentation and human disturbance, which contrasts with specialized leaf beetles in the foliage of *H. aurantiaca* which were more abundant in continuous forest [16].

Ecological networks and floral visitors

Nestedness is a non-random property commonly found in mutualistic networks at the community level [15], whereas several studies have found a nested structure using an intrapopulation approach [16, 17, 18, 19]. Our *Heliconia*-floral visitor network showed a nested pattern in both continuous forest and fragments, as demonstrated in other individual based *Heliconia*-invertebrate networks in a human impacted landscape [16, 64].

Furthermore, our results suggest that the interaction between *H. aurantiaca* and its floral visitors is not frequently a mutualistic relationship, as the network is composed only by one potential pollinator and several illegitimate visitors or "cheaters" that apparently do not contribute to plant fitness. An increase in cheating visits could contribute to modularity of the network and decrease nestedness because of the many specialized links between cheating visitors and their plants [65]. Despite the fact that our *Heliconia*-floral visitor network holds different cheating visitors, we found that the nested structure is maintained in both habitat types. The nested pattern in mutualistic networks reduces interspecific competition (floral visitor species) enhancing the number of coexisting species [66]. Thus, the nested pattern of our *Heliconia*-floral visitor networks in both continuous forest and fragments suggests that new species could enter to the community due to the minimal

competitive load and the low level of specialization of the *Heliconia*-floral visitor interaction [66]. The level of network specialization suggest a variation between the individuals of *H. aurantiaca*, in both their intrinsic traits (e.g., population size, spatial distribution, phenotype, nectar reward, among others) and extrinsic (e.g. local pollinator abundance, temporal dynamics of pollinators, microclimatic conditions) [67].

Conclusion

In tropical rainforests, *H. aurantiaca* as well as other species of *Heliconia* are key resources in the understory that provide food for a wide variety of floral visitors (both hummingbirds and invertebrates) and can also represent a microhabitat for different vertebrate (e.g. bats and amphibians) and invertebrate species (Benítez-Malvido *et al.* 2014; 2016). Only one hummingbird species acted as potential pollinator to *H. aurantiaca* in both habitats, whereas the other six hummingbird species acted as illegitimate visitors or “cheaters” (nectar robbers and nectar thieves). Nectar robbing by *P. striigularis* in individuals of *H. aurantiaca* makes nectar a newly accessible resource to some insect taxa that behave as secondary nectar robbers in both continuous forest and fragments. The presence of the nectar feeding ant *D. bispinosus* in the inflorescence of *H. aurantiaca* could be beneficial, since ants could protect the plant reproductive structures during the flowering period. Apparently, the *Heliconia*-floral visitor networks do not show mutualistic interactions as several visiting species are opportunistic and only one hermit species is a legitimate visitor. However, the nested pattern of the networks indicates less susceptibility to the effects of anthropogenic habitat loss and fragmentation in this tropical landscape.

Acknowledgements

We thank to the Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) for the permits granted to work in Montes Azules Biosphere Reserve (MABR) (permission number SGPA/DGVS/07830). We are grateful to J.M. Lobato-García for technical assistance in the field and in the laboratory, and to R. Lombera for the support in field and the collection of specimens. We also appreciate the financial and logistic support from Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM, Project PAPIIT IN-202117 to JBM) and the Posgrado en Ciencias Biológicas (UNAM, scholarship to MCM).

References

1. Burgess RL, Sharp D.M. Forest island dynamics in man dominated landscapes. New York: Springer-Verlag; 1981.
2. Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv Biol.* 1991; 5:18–32.
3. Rathcke BJ, Jules ES. Habitat fragmentation and plant–pollinator interactions. *Curr. Sci.* 1993; 65:273–277.
4. Santos T, Telleria JL. Influence of forest fragmentation on seed consumption and dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera*. *Biol Conserv.* 1994; 70:129–134.
5. Kearns CA, Inouye DW, Waser NM. Endangered mutualisms: the conservation of plant–pollinator interactions. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 1998; 29: 83–112.
6. García D, Chacoff NP. Scale-dependent effects of habitat fragmentation on hawthorn pollination, frugivory, and seed predation. *Conserv Biol.* 2007; 21:400–411.

7. Kareiva P. Habitat fragmentation and the stability of predator–prey interactions. *Nature* 1987; 326: 388–390.
8. Didham RK, Ghazoul J, Stork NE, Davis AJ. Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends Ecol. Evol.* 1996; 11: 255–260.
9. Heithaus ER. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. *Ann Mo Bot Gard* 1974; 61: 675–691.
10. Bawa KS, Bulloch SH, Perry DR, Coville RE, Grayum MH. Reproduction biology of tropical lowland rain forest tree. II. Pollination system. *Am. J. Bot.* 1985; 72: 346–356.
11. Nason JD, Aldrich PR, Hamrick JL. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. In: Laurence WF, Bierregard RO Jr, editors. *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. Chicago, Illinois : University of Chicago Press,.1997. p. 304–320.
12. Holden C. Ecology: Report warns of looming pollination crisis in North America. *Science* 2006; 314:397.
13. Potts S, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* 2010; 25:345–353.
14. Bascompte J. Mutualistic networks. *FRONT ECOL ENVIRON* 2009; 7(8): 429–436.
15. Bascompte J, Jordano P, Melian CJ, Olesen J. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *PNAS* 2003; 100:9383–9387. PMID: 12881488
16. Benítez-Malvido J, Dáttilo W, Martínez-Falcón AP, Durán-Barrón C, Valenzuela J, López S, et al. The multiple impacts of tropical forest fragmentation on arthropod biodiversity and on their patterns of interactions with host plants. *PLoS ONE* 2016; 11(1): e0146461.

17. Martínez-Falcón AP, Marcos-García MA, Díaz-Castelazo C, Rico-Gray V. Seasonal changes in a cactus–hoverfly (Diptera: Syrphidae) network. *Ecol. Entomol.* 2012; 35: 754–759.
18. Dáttilo W, Fagundes R, Gurka CAQ, Silva MSA, Vieira MCL, Izzo TJ, et al. Individual-Based Ant-Plant Networks: Diurnal-Nocturnal Structure and Species-Area Relationship. *Plos ONE* 2014; 9(6): e99838.
19. Dáttilo W, Aguirre A, Quesada M, Dirzo R. Tropical forest fragmentation affects floral visitors but not the structure of individual-based palm-pollinator networks. *Plos ONE* 2015; 10(3): e0121275.
20. Bascompte J, Jordano P. *Mutualistic Networks*. Princeton University Press; 2013.
21. Bascompte J, Jordano P. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Ann Rev Ecol Syst* 2007; 38:567–593.
22. Berry F, Kress WJ. *Heliconia: an identification guide*. Washington and London: Smithsonian Institute Press; 1991.
23. Strong DR. Rolled-leaf hispine beetles (Chrysomelidae) and their Zingiberales host plants in Middle America. *Biotropica* 1977; 9:156–169.
24. Santos AB, Benítez-Malvido J. Insect herbivory and leaf disease in natural and human disturbed habitats: lessons from early-successional *Heliconia* herbs. *Biotropica* 2012; 44: 53–64.
25. DeVries PJ. *The butterflies of Costa Rica and their natural history—Volume 1: Papilionidae, Pieridae, and Nymphalidae*. New Jersey: Princeton University Press; 1997.
26. Rico-Gray V, Oliveira PS. *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. University of Chicago Press: Chicago; 2007.

27. Dias da Cruz D, Righetti de Abreu VH, van Sluys M. The effect of hummingbird flower mites on nectar availability of two sympatric *Heliconia* species in a Brazilian Atlantic forest. *Ann. Bot.* 2007; 100: 581–588.
28. Seifert RP. Neotropical *Heliconia* insect communities. *Q. Rev. Bio.* 1982; 57:1–28.
29. Feinsinger P. Coevolution and pollination. In: Futuyma DJ, Slatkin M, editors. *Coevolution*. Sunderland: Sinauer Associates Inc.; 1983. p. 282–310.
30. Stiles FG. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 1975; 56(2):285–301.
31. Inouye DW. The terminology of floral larceny. *Ecology* 1980; 61: 1251–1253.
32. Lara C, Ornelas FC. Preferential nectar robbing of flowers with long corollas: experimental studies of two hummingbird species visiting three plant species. *Oecologia* 2001; 128: 263–273.
33. Irwin RE, Bronstein JL, Manson JS, Richardson L. Nectar robbing: ecological and evolutionary perspectives. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2010; 41:271–292.
34. Dias da Cruz D, Mello MAR, van Sluysa M. Phenology and floral visitors of two sympatric *Heliconia* species in the Brazilian Atlantic forest. *Flora* 2006; 201(7): 510–527.
35. Stein K, Hensen I. Potential pollinators and robbers: a study of the floral visitors of *Heliconia angusta* (Heliconiaceae) and their behavior. *J Pollinat Ecol* 2011; 4(6):39–47.
36. Dias da Cruz D, de Castro e Silva M, de Albuquerque NSL. Floral syndrome, resources and pollinator guilds: a case study of *Heliconia psittacorum* L. f. (Heliconiaceae). *Iheringia, Sér. Zool.* 2014; 69(2): 303–312.

37. Ramírez M, Chacón de Ulloa P, Armbrecht I, Calle Z. Contribución al conocimiento de las interacciones entre plantas, hormigas y homópteros en bosques secos de Colombia. *Caldasia* 2001; 23(2): 523–536.
38. Ballah ST, Starr CK. Composition and activity of ant visitors to inflorescences of *Heliconia hirsuta* (Heliconiaceae). *Sociobiology* 2011; 56(3): 585–599.
39. Landero-Torres I, Galindo-Tovar ME, Leyva-Ovalle OR, Murguía-González J, Lee-Espinosa HE, García-Martínez MA. Hormigas asociadas a dos cultivos de heliconias ornamentales en Ixtaczoquitlán, Veracruz, México. *Entomología Mexicana* 2015; 2:106–111.
40. González-Di Pierro AM, Benítez-Malvido J, Méndez-Toribio M, Zermeño I, Arroyo-Rodríguez V, Stoner KE, et al. Effects of the physical environment and primate gut passage on the early establishment of *Ampelocera hottlei* Standley in rainforest fragments. *Biotropica* 2011; 43: 459466 DOI 10.1111/j.1744-7429.2010.00734.x.
41. Herrera-MacBryde O, Medellín RA. Lacandon Rain Forest region, México. In: Davis SD, Heywood VH, Herrera-MacBryde O, Villa-Lobos J, Hamilton AC, editors. *Centres of plant diversity, a guide and strategy for their conservation*. Cambridge UK: IUCN Publications Unit; 1997. p. 125–129.
42. Gutiérrez-Báez C. Heliconiaceae de México (los platanillos). *La Ciencia y el Hombre* 1996; 22: 119–148.
43. Santos AB, Lombera R, Benítez-Malvido J. New records of *Heliconia* (Heliconiaceae) for the region of Chajul, Southern Mexico, and their potential use in biodiversity-friendly cropping systems. *Rev. Mex. Biod.* 2009; 80: 857–860.
44. Arizmendi MC, Berlanga H. *Colibríes de México y Norteamérica. Hummingbirds of Mexico and North America*. México: CONABIO; 2014.

45. Crawley M. *The R Book*. West Sussex: John Wiley and Sons Inc; 2007.
46. Gotelli NJ, Colwell RK. Estimating species richness. In: Magurran AE, McGill BJ, editors. *Frontiers in measuring biodiversity*. New York: Oxford University Press; 2011.p. 39-54.
47. Colwell RK, Mao CX, Chang J. Interpolating, extrapolating and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 2004; 85: 2717–2727.
48. Magurran AE. *Measuring biological diversity*. Oxford: Blackwell Publishing; 2004. ISBN 0-632-05633-9.
49. Sokal RR, Rohlf FJ. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3th ed. New York: W.H. Freeman and Company; 1995.
50. R Development Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2016.
51. Bersier LF, Banasek-Richte C, Cattin MF. Quantitative descriptors of food–web matrices. *Ecology* 2002; 83:2394–2407.
52. Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecol* 2006; 6:12–18. doi:10.1186/1472-6785-6-9.
53. Dormann CF, Freund J, Blüethgen N, Gruber B. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *Open J. Ecol.* 2009; 2: 7–24.
54. Almeida–Neto M, Guimaraes P, Guimaraes PR, Loyola RD, Ulrich W. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 2008; 117:1227–1239.
55. Guimarães PR Jr, Guimarães PR. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environ Mod Soft* 2006; 21:1512–1513.

56. Dáttilo W. Different tolerances of symbiotic and nonsymbiotic ant-plant networks to species extinctions. *Newt. Biol.* 2012; 2: 127–138.
57. Linhart, Y.B. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird- pollinated *Heliconia*. *Amer. Nat.* 1973; 107(956):511–523.
58. Skutch AF. Life histories of hermit hummingbirds. *Auk* 1964; 81:5–25.
59. Sulikowski D, Burke D. When a place is not a place: Encoding of spatial information is dependent on reward type. *Behaviour* 2010; 47(1):1461–1479.
60. Navarro L. Pollination ecology and effect of nectar removal in *Macleania bullata* (Ericaceae). *Biotropica* 1999; 31(4):618–625.
61. Becerra JXI. Extrafloral nectaries: a defense against ant-Homoptera mutualisms? *Oikos* 1989; 55: 276–280.
62. Janzen DH, Hallwachs W. 2009. Dynamic database for an inventory of the macro caterpillar fauna, and its food plants and parasitoids, of Área de Conservación Guanacaste (ACG), northwestern Costa Rica. Available from:
<http://janzen.sas.upenn.edu>.
63. Seifert RP, Seifert F.H. Natural history of insects living in inflorescences of two species of *Heliconia*. *J.N.Y. Entomol. Soc.* 1976; 84: 233–242.
64. Benítez-Malvido J, Martínez-Falcón AP, Dáttilo W, Del Val E. Diversity and network structure of invertebrate communities associated to *Heliconia* species in natural and human disturbed tropical rain forests. *Glo Ecol Cons* 2014; 2:107–117.
65. Genini J, Morellato LPC, Guimarães PR Jr, Olesen JM. Cheaters in mutualism networks. *Biol. Lett.* 2010; 6(4):494–497.

66. Bastolla U, Fortuna MA, Pascual-García P, Ferrera A, Luque E, Bascompte J. The robustness and restoration of a network of ecological networks. *Science* 2009; 335(6071): 973–977.
67. Herrera CM. Microclimate and individual variation in pollinators: flowering plants are more than their flowers. *Ecology* 1995; 76: 1516–1524.

Figure legends

Figure 1. Best-fit linear regression for hummingbird visitation rate and the number of flowers exposed within continuous forest and forest fragments in the Lacandon rainforest, Mexico. The blue line refers to the continuous forests, while the red line refers to the forest fragments. The asterisk indicates the level of significance of the regression model (* = $p < 0.001$).

Figure 2. Foraging behavior of three hummingbird species associated with *H. aurantiaca* in the Lacandon rainforest, Mexico. (A) Long-billed Hermit (*Phaethornis longirostris*) acted as potential pollinator; (B) Stripe-throated Hermit (*Phaethornis striigularis*) as primary nectar robber; and (C) Rufous-tailed Hummingbird (*Amazilia tzacatl*) as nectar thief.

Figure 3. The insect community found in the inflorescences of *H. aurantiaca* herbs within forest fragments and continuous forests of the Lacandon forest, Mexico; where: (A) *Eurybia patrona persona*; (B) *E. elvina elvina*; (C) *Ceraspis pilatei*; (D) *Dolichoderus bispinosus*; (E) *Pseudaugochlora graminea*; (F) *Tetragona mayarum*; and (G) Hemiptera sp 1.

Figure 4. Individual-based rarefaction curves for the floral visitors (invertebrate species only) associated with *H. aurantiaca* in continuous forest and forest fragments at the Lacandon forest, Mexico. Solid lines represent the estimated number of floral visitor species (Mao Tau) within each habitat type, and each pair of dotted lines represents the

corresponding upper and lower 95% confidence intervals. The color code for the habitat type is given at the bottom right of the figure.

Figure 5. Rank/abundance plots for the invertebrate community associated with *Heliconia aurantiaca* herbs within continuous forest and forest fragments at the Lacandon forest, Mexico. For each site we plotted the relative abundance of each species on a logarithmic scale against the species' rank, from the most abundant to the least abundant species. Numbers represent the species collected: 1: *Dolichoderus bispinosus*, 2: *Cephalotes scutulatus*, 3: *Azteca velox*, 4: Diptera sp 1, 5: *Camponotus integellus*, 6: *Pheidole* sp., 7: Homoptera sp. 1, 8: *Eurybia patrona persona*, 9: *E. elvina elvina*, 10: Orthoptera sp. 1, 11: Homoptera sp. 2, 12: Araneae sp 1, 13: *Agelaia myrmecophila*, 14: Blattaria sp. 1, 15: *Calopteron* sp., 16: *Polemius* sp., 17: *Ceraspis pilatei*, 18: *Trigona* sp., 19: *Tetragona mayarum*, 20: *Pseudaugochlora graminea*, 21: *Pachycondyla* sp., 22: Araneae sp. 2, 23: *Eulaema polychroma*, and 24: Gastropoda sp. 1.

Figure 6. Interaction networks between individuals of *Heliconia aurantiaca* (green) and their floral visitors (blue=hummingbirds; red=invertebrates) in: A) Continuous forest; and B) forest fragments. Abbreviations represent the floral visitors in the networks: PHST: *P. striigularis*; DOBI: *D. bispinosus*; CESC: *C. scutulatus*; AZVE: *A. velox*; DISP: Diptera sp.; PHLO: *P. longirostris*; AMTA: *A. tzacalt*; CAIN: *C. integellus*; PHEI: *Pheidole* sp.; EUPP: *E. patrona persona*; CIC1: Hemiptera sp. 1; CIC2: Hemiptera sp. 2; ORTP: Orthoptera sp.; BLAT: Blattaria sp.; AEMY: *A. myrmecophila*; TEMA: *T. mayarum*; TRIG: *Trigona* sp.; CALO: *Calopteron* sp.; CEPI: *C. pilatei*; POLE: *Polemius* sp.; AMYU: *A. yucatanensis*; FLOM: *F. mellivora*; HEBA: *H. barroti*; ANPR: *A. prevostii*; ARA1:

Araneae sp. 1; ARA2: Araneae sp. 2; EUEE: *E. elvina elvina*; GAST: Gastropod; PSEU: *P. graminea*; EUPO: *E. poluchroma*.

Figure 1.

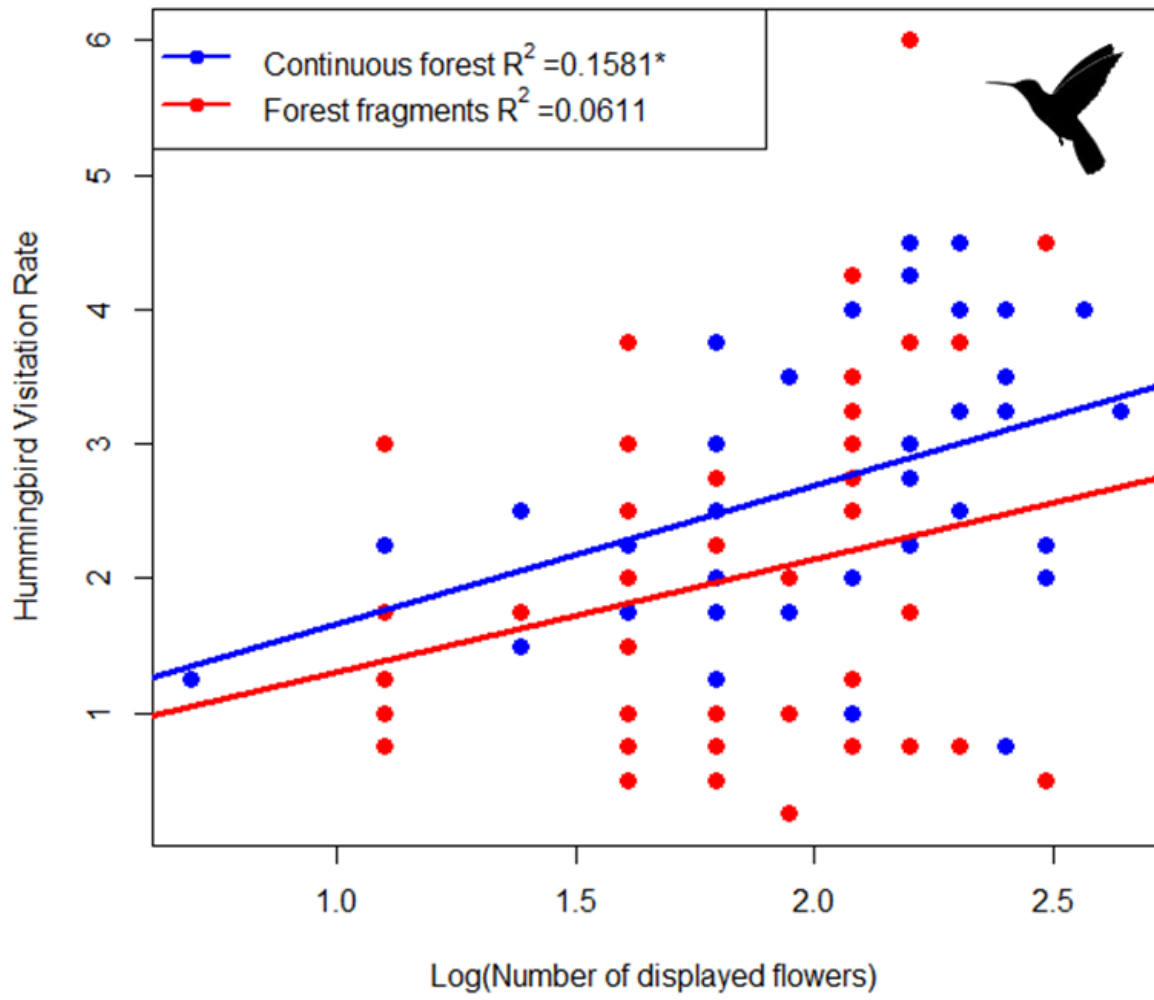


Figure 2.

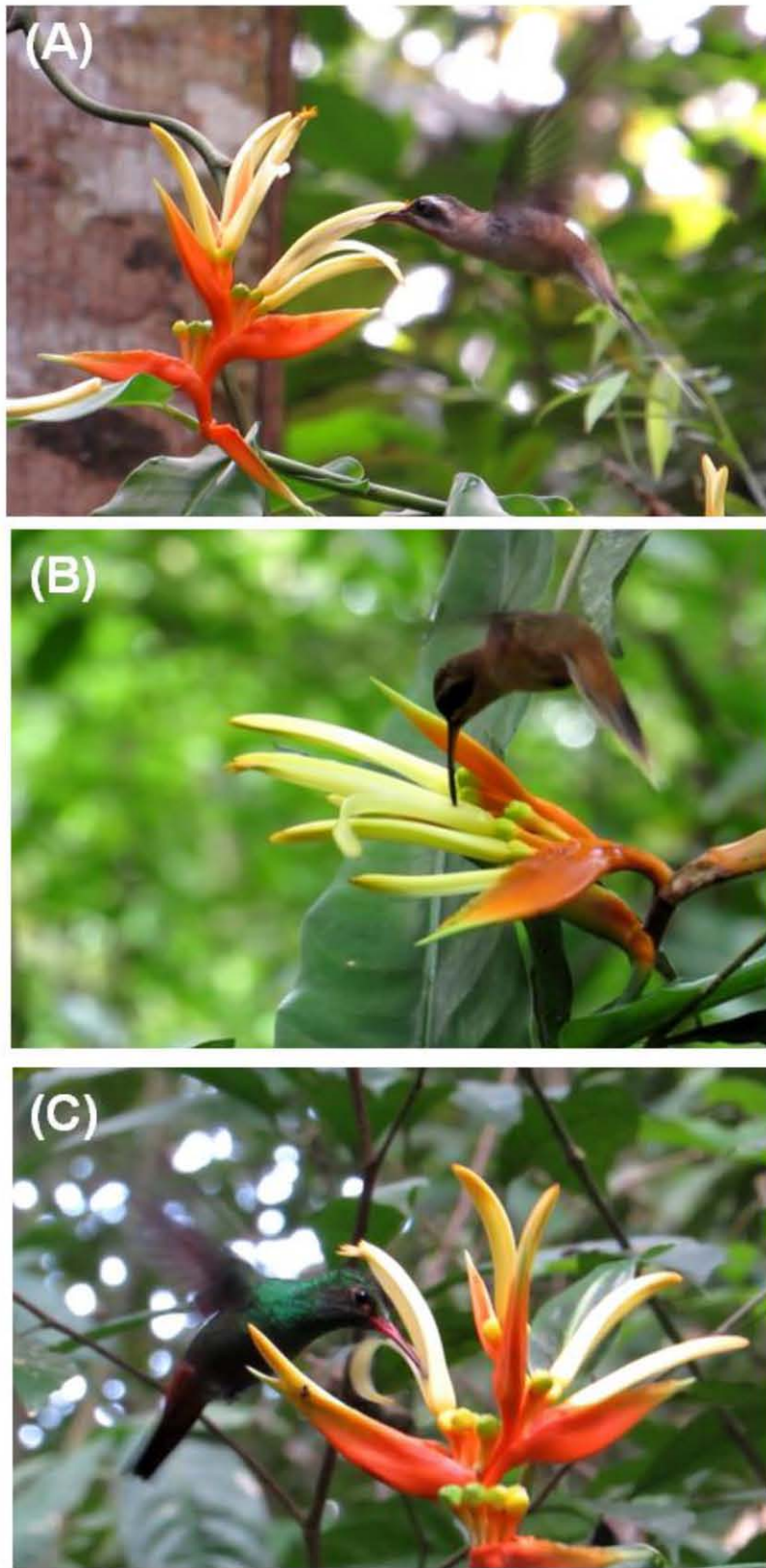


Figure 3

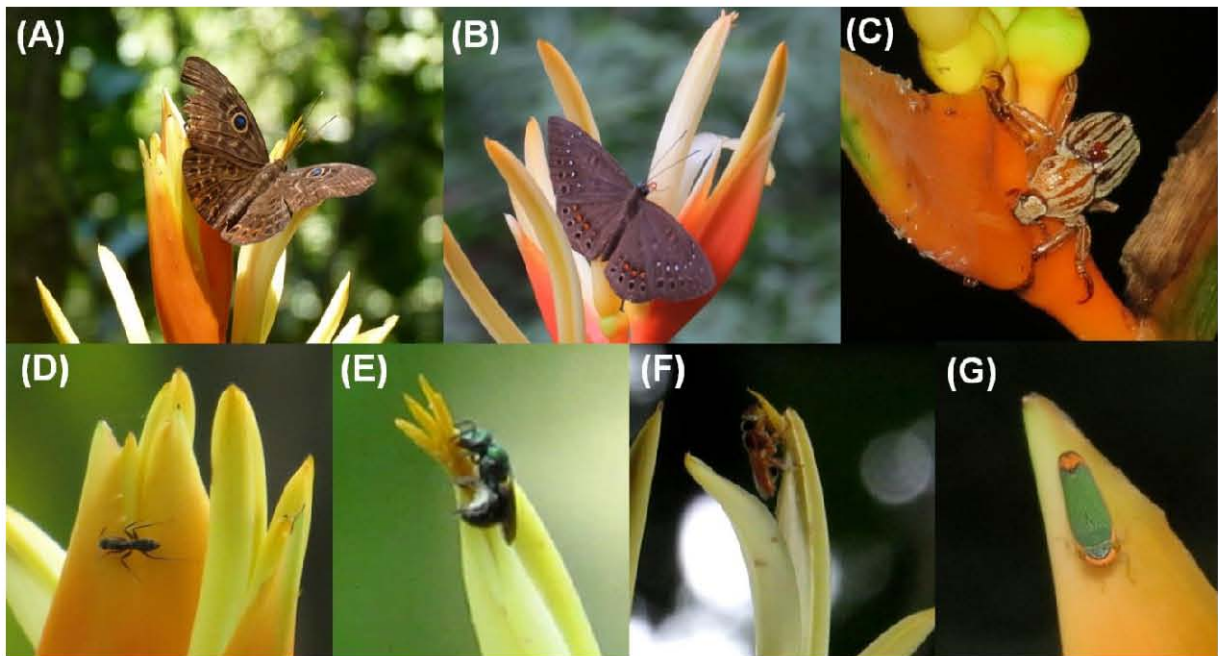


Figure 4.

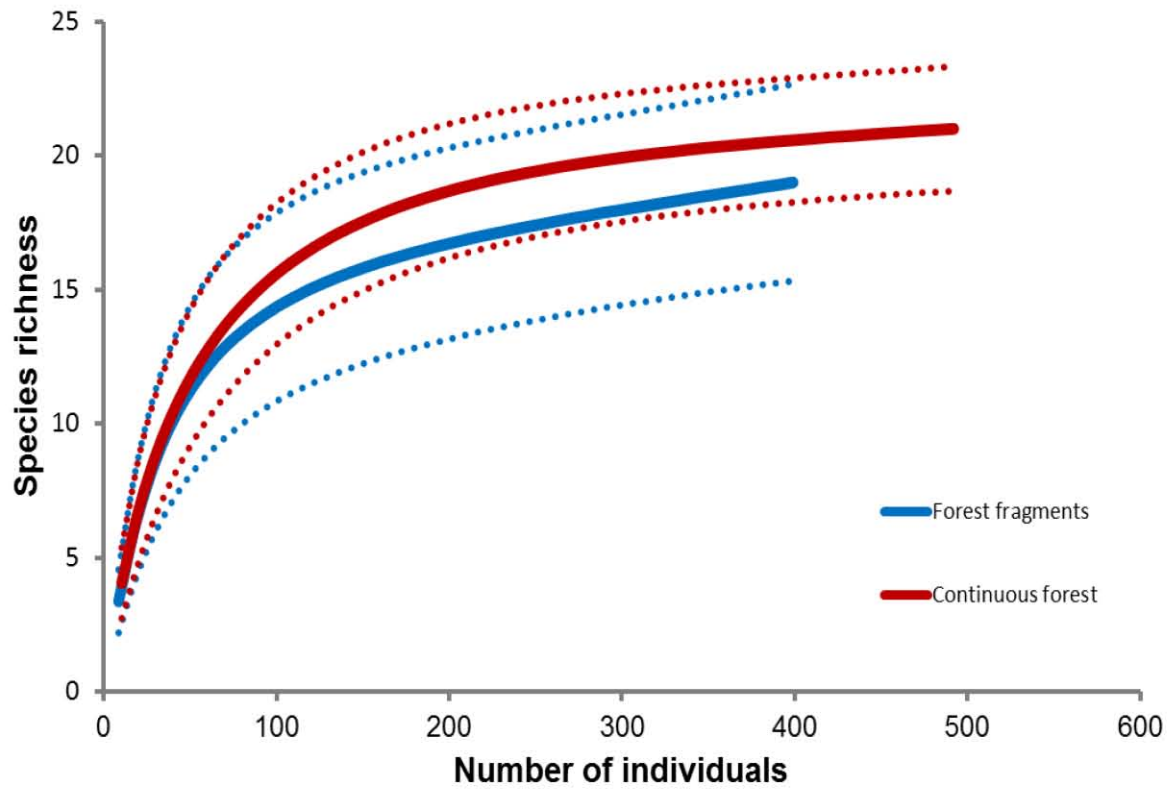


Figure 5.

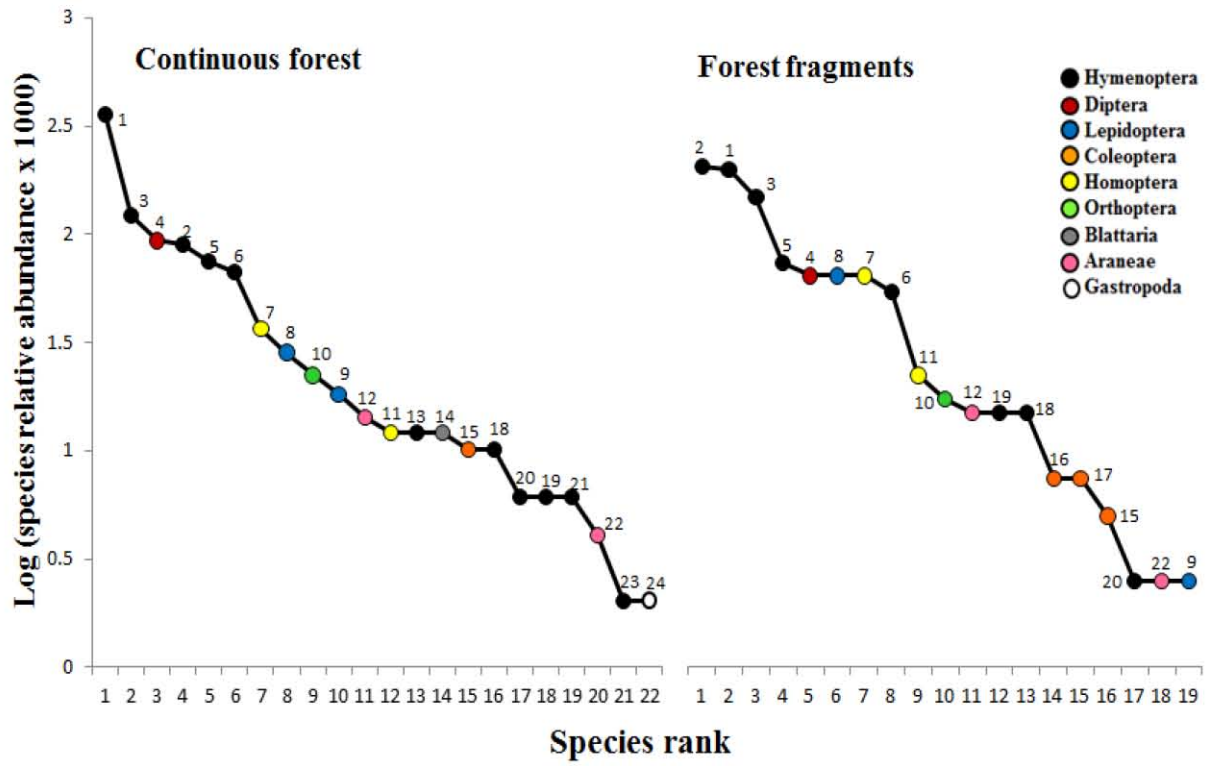
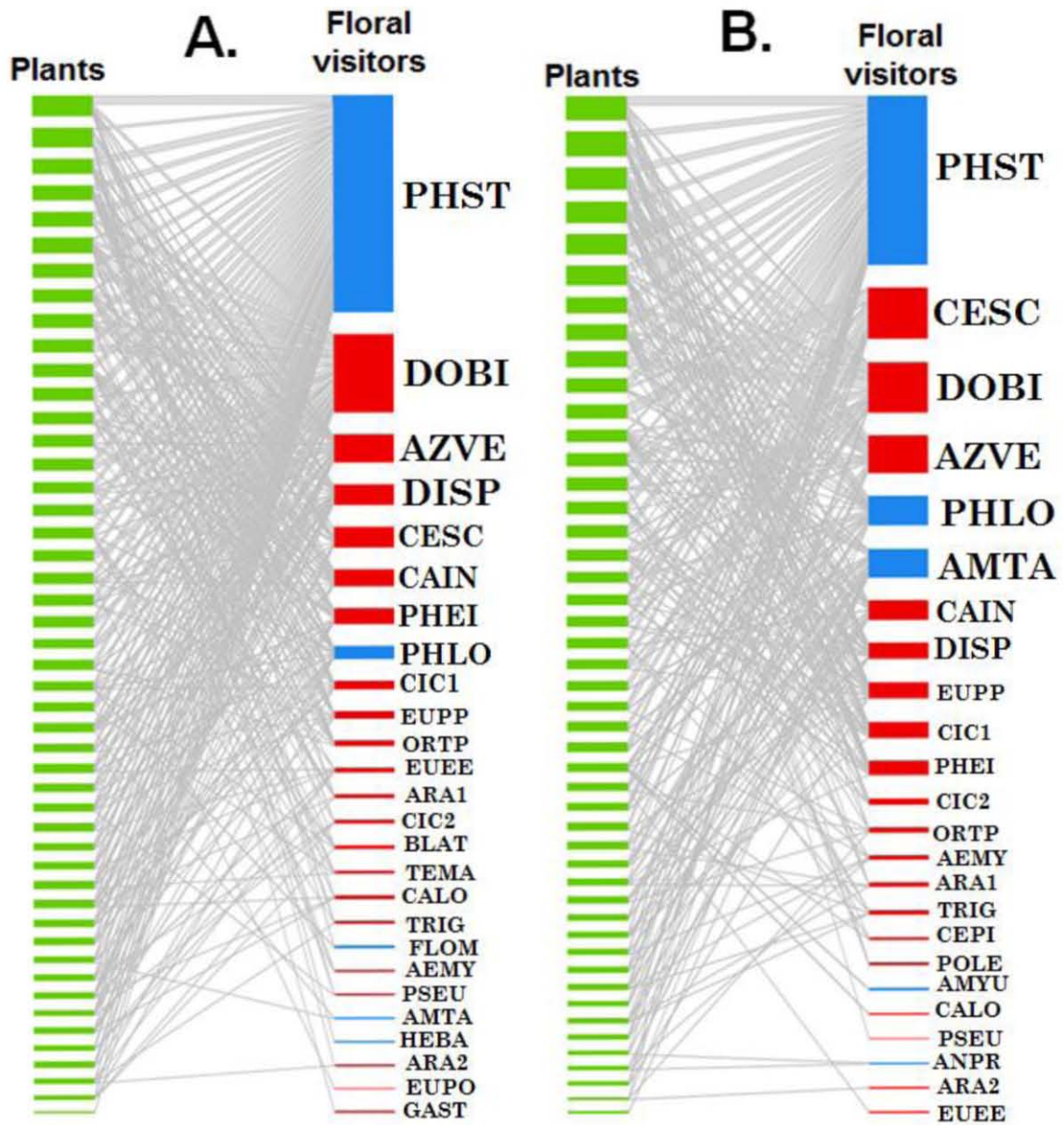


Figure 6.



Supporting information

S1. Invertebrate species associated to the inflorescences of the tropical herb *Heliconia aurantiaca*. Numbers indicate the relative abundance of each species within each habitat type (CF = continuous forest; FF = forest fragments) at the Lacandon Rainforest, southeastern Mexico.

CLASS	Habitat type		Total	Relative abundance in %
	ORDER	CF		
Family				
Species				
INSECTA				
HYMENOPTERA				
Formicidae				
<i>Dolichoderus bispinosus</i>	175	81	256	28.66%
<i>Azteca velox</i>	60	60	120	13.44%
<i>Cephalotes scutulatus</i>	44	83	127	14.22%
<i>Camponotus integellus</i>	37	30	67	7.50%
<i>Pheidole sp.</i>	33	22	55	6.16%
<i>Pachycondyla sp.</i>	2	0	2	0.22%
Apidae				
<i>Trigona sp.</i>	5	6	11	1.23%
<i>Eulaema polychrome</i>	1	0	1	0.11%
<i>Tetragona mayarum</i>	6	2	8	0.89%
Halictidae				
<i>Pseudaugochlora graminea</i>	3	1	4	0.45%
Vespidae				
<i>Agelaia myrmecophila</i>	3	6	9	1%
LEPIDOPTERA				
Riodiniidae				
<i>Eurybia patrona persona</i>	14	26	40	4.48%
<i>Eurybia elvina elvina</i>	9	1	10	1.12%
DIPTERA				
Diptera sp 1	46	26	72	8.06%

HEMIPTERA				
Cicadellidae				
Homoptera sp 1	18	26	44	4.92%
Homoptera sp 2	6	9	15	1.68%
COLEOPTERA				
Scarabaeidae				
<i>Ceraspis pilatei</i>	0	3	3	0.33%
Lycidae				
<i>Calopteron sp.</i>	5	2	7	0.78%
Cantharidae				
<i>Polemius sp.</i>	0	3	3	0.33%
ORTHOPTERA				
Gryllidae				
Orthoptera sp 1	11	7	18	2.01%
BLATTARIA				
Blattidae				
Blattaria sp 1 5	6	0	6	0.67%
ARACHNIDA				
ARANEAE				
Salticidae				
Araneae sp1	6	6	12	1.34%
Araneae sp 2	1	1	2	0.22%
GASTROPODA				
Gastropoda sp 1	1	0	1	0.11%
Total abundance	492	401	893	100%

DISCUSIÓN GENERAL

En el presente trabajo se reportan por primera vez los visitantes florales asociados a *Heliconia aurantiaca* en la porción sur de la Reserva de la Biósfera Montes Azules y en la región de Marqués de Comillas, Chiapas, México. Se registró un total de treinta y un visitantes florales para *H. aurantiaca*, entre los cuales se incluyen siete especies de colibríes y veinticuatro especies de invertebrados. Uno de los principales grupos de visitantes florales que interactuaron con *H. aurantiaca* fue el de los colibríes ermitaños (subfamilia Phaethorninae) tal como ocurre en otras especies del género *Heliconia* (Linhart 1973; Stiles 1975; Feinsinger 1983) y que representan un típico ejemplo de interacción planta-polinizador en el Neotrópico (e.g. Skutch 1964; Feinsinger 1983; Stiles 1975). Además de los colibríes, otros visitantes florales como las hormigas fueron dominantes en las inflorescencias de *H. aurantiaca* y podría explicarse por la presencia de NEF en las brácteas como se documenta para otras especies de *Heliconia* (Ballah & Starr 2011; Landero-Torres *et al.* 2015). En general, estos resultados resaltan la importancia ecológica de *H. aurantiaca* al interactuar de forma distinta con una gran cantidad de visitantes florales.

Comportamiento de forrajeo de colibríes

La tasa de visita de los colibríes fue mayor en selva continua que en fragmentos y mostró una relación positiva con el número de flores expuestas por inflorescencia de *H. aurantiaca*. Estos resultados sugieren que un mayor número de flores puede significar una mayor cantidad de néctar disponible para los colibríes. Además, las flores y brácteas de las inflorescencias de *H. aurantiaca* también podrían desempeñar un papel importante en atraer

a los visitantes florales debido a su colores amarillos y anaranjado brillante que las hace altamente visibles y que suelen ser muy atractivo para los colibríes (Waser 2006). Mediante las observaciones campo fue posible conocer el comportamiento de forrajeo de los colibríes que interactuaron con *H. aurantiaca* y determinar que la mayoría de los colibríes visitantes efectuaron hurto floral (Inoouye 1980). El robo de néctar es un fenómeno común en las plantas polinizadas por aves (e.g. McDade & Kinsman 1980; Willmer & Corbet 1981; Graves 1982; Roubik *et al.* 1985; Carpenter *et al.* 1993; Arizmendi *et al.* 1996) y generalmente las flores con largas corolas sufren de robo de néctar (Navarro 1999) como ocurrió con entre los individuos de *H. aurantiaca*.

Los resultados obtenidos muestran que aparentemente el papel de robador de néctar primario de *Phaethornis striigularis* es muy importante para la estructura de la comunidad de visitantes florales de *Heliconia aurantiaca* que se alimentan de néctar (e.g. hormigas, moscas, hemípteros; ver Anexo 1). Es muy probable que las actividades de robo de néctar realizado por *P. strigularis* y otros colibríes oportunistas hayan incrementado la competencia por los recursos florales de *H. aurantiaca* con su polinizador legítimo. Los robadores de néctar también puede cambiar el comportamiento de forrajeo de los polinizadores legítimos (Maloof & Inouye 2000). De hecho, se observó que *P. longirostris* evitaba las flores robadas de *H. aurantiaca* posiblemente en un esfuerzo por encontrar una fuente alternativa de néctar no robada. En este sentido, los agujeros realizados para el robo de néctar ocasionaron un menor atractivo floral para este polinizador (Navarro 1999) lo cual explica el bajo número de visitas florales de *P. longirostris* en ambos hábitats.

Comunidad de invertebrados encontrados en las flores

La abundancia y riqueza de invertebrados asociados a las flores de *H. aurantiaca* no mostró diferencias significativas entre selva continua y fragmentos. Sin embargo, dos especies de visitantes florales (*Dolichoderus bispinosus* y *Eurybia patrona persona*) mostraron respuestas a la fragmentación del hábitat. Aparentemente, *E. patrona persona* es más tolerante a los hábitats perturbados por la fragmentación, mientras que la baja abundancia de *D. bispinosus* en fragmentos sugiere que esta especie es más susceptible a los disturbios. Además, se encontró que *D. bispinosus* y cuatro géneros de hormigas (*Camponotus*, *Cephalotes*, *Pheidole* y *Pachycondyla*) son visitantes florales para *H. aurantiaca* que también se pueden encontrar en el follaje (Benítez-Malvido *et al.* 2016). Un hallazgo interesante de este trabajo fue que *D. bispinosus* mostró ser una especie dominante en la comunidad de artrópodos estudiada y resultó estar fuertemente asociada con los NEF presentes en la inflorescencia de *H. aurantiaca*. De hecho, encontramos que la abundancia de *D. bispinosus* fue mayor en las inflorescencias en comparación con el follaje, lo que sugiere que se trata de una relación mutualista especializada en la región de Chajul que podría beneficiar a la planta con la protección de sus órganos reproductivos durante la época de floración

Las hormigas representaron el principal grupo de insectos que visitaron las inflorescencias de *H. aurantiaca* en ambos hábitats. De acuerdo con los resultados, las inflorescencias de *H. aurantiaca* representan una fuente importante de alimento para las hormigas y otras especies de insectos, debido a la presencia de NEF en las brácteas y a las gotas de néctar que brotaban de los agujeros realizador por *P. striigularis*. Algunos artrópodos actuaron como visitantes ilegítimos para *H. aurantiaca*, incluyendo mariposas

del género *Eurybia* (ladronas de néctar) así como hemípteros y dípteros (robadores de néctar secundarios). Además, otros visitantes florales como las arañas saltadoras podrían considerarse visitantes ocasionales a las flores en busca de presas, ya que son los depredadores más comunes en el follaje de *H. aurantiaca* (Benítez-Malvido *et al.* 2016).

Red de interacción *Heliconia*-visitante floral en un paisaje fragmentado

A través del enfoque de redes ecológicas se han podido describir los patrones de interacción entre *H. aurantiaca* y sus visitantes florales en la Selva Lacandona, sureste de México. Diversos estudios han demostrado que las redes mutualistas a nivel de la comunidad (e.g. dispersión de semillas, polinización) presentan patrones anidados que son una propiedad intrínseca de una red ecológica (Bascompte *et al.* 2003; Vázquez *et al.* 2009; Hagen *et al.* 2012). Sin embargo, el anidamiento también se ha reportado en varios estudios utilizando un enfoque intrapoblacional para diferentes tipos de interacción (e.g. Araujo *et al.* 2010; Pires *et al.* 2011; Martínez-Falcón *et al.* 2012; Cantor *et al.* 2013; Dáttilo *et al.* 2014; Dáttilo *et al.* 2015; Benítez-Malvido *et al.* 2016).

Existen varias posibilidades para explicar los mecanismos que generan un patrón anidado en la red de interacción basada en individuos entre *H. aurantiaca* con sus visitantes florales. Una posible explicación para la estructura anidada presente en estas redes de interacción intraespecíficas puede ser el comportamiento de forrajeo de los colibríes visitantes. Los ermitaños se alimentan de las plantas que encuentran a lo largo de sus rutas de forrajeo, lo cual implica recorrer largas distancias y abarcar un área más grande para poder cumplir con sus requerimientos energéticos (Stiles 1975). Algunos individuos pueden tener una mayor probabilidad de encontrar recursos alimenticios alternativos durante sus rutas de forrajeo y potencialmente tener una dieta más amplia. Esto podría disminuir el

número de visitas florales en ciertos individuos de *H. aurantiaca* y aumentar en otros, por lo que podría surgir un patrón anidado en el uso de estos recursos florales (Bonnell *et al.* 2013). Otra posibilidad para el patrón anidado en las redes de interacción *Heliconia*-visitante floral podría explicarse por la Teoría del Forrajeo Óptimo (TFO), la cual predice que los polinizadores legítimos decidirán dejar un parche de flores cuando la energía neta obtenida de una visita floral caiga por debajo de la energía promedio obtenida de otras flores en el parche (Pyke 1984); por lo tanto, una visita legítima de *P. longirostris* a una flor robada de *H. aurantiaca* con poco o nulo néctar podría ajustarse a este criterio.

La diversidad de interacciones (basado en el índice de Shannon) en la red de interacción *Heliconia*-visitante floral fue similar entre ambos tipos de hábitat. Esto podría explicarse por el tamaño de la red, dado que ambas redes ecológicas tienen casi el mismo número de plantas (individuos) como especies de visitantes florales. La diversidad de interacciones caracteriza la diversidad de asociaciones en función de las frecuencias de las interacciones (Bersier *et al.* 2002). Por lo tanto, este índice sugiere que la comunidad de visitantes florales para *H. aurantiaca* así como la frecuencia de sus interacciones se mantienen constantes entre selva continua y fragmentos de selva.

Adicionalmente, se encontró un mayor índice de especialización (H_2') en las redes de interacción de los fragmentos de selva que en las redes de selva continua. Debido a que estas redes de interacción están basadas en individuos, la especialización no puede interpretarse de la misma manera que en redes ecológicas a nivel de la comunidad. Desde un enfoque intrapoblacional, el nivel de especialización sugiere una variación entre los individuos de *H. aurantiaca*, tanto en sus características intrínsecas (e.g. tamaño poblacional, distribución espacial, fenotipo, recompensa de néctar, entre otras) como extrínsecas (e.g. abundancia local de polinizadores, dinámica temporal de los mismos,

condiciones microclimáticas; Herrera 1995). Una posible explicación para la variación entre los individuos de *H. aurantiaca* podría atribuirse a las características de plantas asociadas a los recursos florales (e.g. cantidad y calidad del néctar). Dado que las características del néctar dependen de las condiciones ambientales (Zimmerman 1988; Rathcke 1992), la fragmentación de la selva también podría afectar el atractivo de las plantas para los polinizadores, a través de modificaciones en las tasas de producción de néctar y la concentración de azúcares (Valdivia *et al.* 2006). En este sentido, la fragmentación del hábitat podría estar teniendo un efecto negativo sobre la recompensa floral entre los individuos de *H. aurantiaca* dentro de fragmentos de selva, lo cual podría disminuir el atractivo para los colibríes y en consecuencia tener una menor tasa de visita.

CONCLUSIONES

1. En la Selva Lacandona en el sureste de México, *Heliconia aurantiaca* es una especie clave en el sotobosque ya que proporcionan recursos alimenticios (néctar) para una amplia variedad de visitantes florales (tanto colibríes como invertebrados) y también pueden representar un microhábitat para diferentes especies de artrópodos.
2. El único potencial polinizador para *Heliconia aurantiaca* en ambos tipos de hábitat fue el Ermitaño Pico Largo *Phaethornis longirostris*, debido a que durante todas sus visitas estuvo en contacto con las estructuras reproductivas de las flores y aparentemente hay un ajuste morfológico (longitud y curvatura) entre el pico del colibrí y el tubo floral.
3. El comportamiento de forrajeo (visitas legítimas o ilegítimas) permaneció constante para cada una de las especies de colibríes entre selva continua y fragmentos. Sin embargo, la tasa de visita de los colibríes en los individuos de *Heliconia aurantiaca* fue mayor en la selva continua que en los fragmentos de selva.
4. El robo de néctar permitió a otros visitantes florales (visitantes ilegítimos) obtener el néctar de las flores de *Heliconia aurantiaca*, lo cual podría actuar como un mecanismo que mantenga estable a la comunidad de visitantes florales. Sin embargo, esto podría tener un efecto negativo sobre la polinización cruzada entre individuos de *Heliconia aurantiaca* debido a la disminución del atractivo floral en las flores robadas hacia los potenciales polinizadores (visitantes legítimos).
5. La composición, riqueza y abundancia de invertebrados visitantes para *Heliconia aurantiaca* entre selva continua y fragmentos de selva fueron muy similares en ambos tipos de hábitat. Sin embargo, la mariposa ocelada *Eurybia patrona persona* mostró una

mayor abundancia en fragmentos de selva, mientras que la hormiga *Dolichoderus bispinosus* fue más abundante en la selva continua.

6. Al parecer, el comportamiento de forrajeo de los colibríes visitantes puede generar un patrón anidado en redes de interacción con enfoque intrapoblacional, debido a que los colibríes rutereros pueden elegir qué individuos visitar con mayor frecuencia y cuales menos.
7. El nivel de especialización sugiere una variación en las características intrínsecas entre los individuos de *Heliconia aurantiaca*, por lo que los colibríes y otros visitantes florales podrían generar una preferencia por las plantas que mejor cumplan con sus requerimientos energéticos o de microhábitat.
8. Futuras investigaciones deberían enfocarse en evaluar la efectividad del potencial polinizador de *Heliconia aurantiaca* en diferentes tipos de hábitats en la región de Chajul.

LITERATURA CITADA

- Aizen M.A., Feinsinger P. 2003. Bees not to be? Responses of insect pollinator faunas and lower pollination to habitat fragmentation. En: Bradshaw G.A., Marquet P.A. (Eds.). *How Landscapes Change: Human Disturbance and Ecosystem Fragmentation in the Americas*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 111–129.
- Araujo M.S., Martins E.G., Cruz L.D., Fernandes F.R., Linhares A.X., dos Reis S.F. 2010. Nested diets: a novel pattern of individual-level resource use. *Oikos*, 119: 81–88.
- Arizmendi M.C., Domínguez C.A., Dirzo R. 1996. The role of an avian nectar robber and of hummingbird pollinators in the reproduction of two plant species. *Ecology*, 10: 119–127.
- Arnold A.E., Asquith N.G. 2002. Herbivory in a fragmented tropical forest: patterns from islands at Lago Gatún, Panama. *Biodiversity Conservation*, 11: 1663–1680.
- Bastolla, U., M. Fortuna, A. Pascual-García, A. Ferrera, B. Luque, J. Bascompte. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458:1018-1020.
- Benítez-Malvido J., García-Guzmán G., Kossmann-Ferraz I. 1999. Leaf-fungal incidence and herbivory on tree seedlings in tropical rainforest fragments: an experimental study. *Biological Conservation*, 91: 143–150.
- Benítez-Malvido J., Dáttilo W. 2015. Interaction intimacy of pathogens and herbivores with their host plants influences the topological structure of ecological networks in different ways. *American Journal of Botany*, 102 (4): 512–519.
- Bonnell T.R., Chapman C.A., Reyna-Hurtado R, et al. 2013. Emergent group level navigation: an agent-based evaluation of movement patterns in a folivorous primate. *PLoS ONE* 8: e78264.
- Bond W.J. 1994. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 344: 83–90.

- Bronstein, J. L. 2008. Mutualism, diversity, and diversification. Smithsonian Botanical Symposium. Botany Profile. The plant press. Department of Botany and the U.S. National Herbarium.
- Burdon J.J., Thrall P.H., Ericson L. 2006. The current and future dynamics of disease in plant communities. *Annual Review of Phytopathology*, 44: 19–39.
- Cantor M., Pires M.M., Longo G.G., Guimaraes P.R., Setz E.Z.F. 2013. Individual variation in resource use by opossums leading to nested fruit consumption. *Oikos*, 122: 1085–1093.
- Carpenter F.L., Hixon M.A., Temeles E.J. Russell R.W., Paton D.C. 1993. Exploitative compensation by subordinate age-sex classes of migrant rufous hummingbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33: 305–312.
- Chalfoun, A.D., Thompson F.R. III, Ratnaswamy M.J. 2001. Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis. *Conservation Biology*, 16: 306–318.
- Criley R.A. 1991. Commercial production of heliconias. En: Berry F. & Kress, W. J. (Eds.), *Heliconia: An identification guide* (pp. 321-330). Washington: Smithsonian Institution Press.
- DeVries P.J. 1997. The butterflies of Costa Rica and their natural history—volume II: Riodinidae. Princeton University Press, Chichester.
- Díaz J.A., Ávila L., Oyola J. 2002. Sondeo del mercado internacional de heliconias y follajes tropicales. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogota, Colombia. 32 pp.
- Ewers R.M., Didham R.K. 2006. Continuous response functions for quantifying the strength of edge effects. *Journal of Applied Ecology*, 43: 527–536.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 487–515.
- Feinsinger P. 1983. Coevolution and pollination. Pps 282–310. En: Futuyma D.J., Slatkin M. (Eds). *Coevolution*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, M.A.
- Fenster C.H., Ambruster S.W., Wilson P., Dudash M.R., Thomson J.D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 375–403.

- Fleming T.H., Kress W.J. 2013. The Ornaments of Life: Coevolution and Conservation in the Tropics. The University of Chicago Press, Chicago. Pp. 417-418.
- Fontaine C., Thebault E., Dajoz I. 2009. Are insect pollinators more generalist than insect herbivores? *Proceedings of the Royal Society B*, 276: 3027–3033.
- Miguel A. Fortuna M.A., J. Bascompte. 2006. Habitat loss and the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology Letters*, 9(3): 281–286.
- Foster R.B. 1980. Heterogeneity and disturbance in tropical vegetation. En: Soule M.E., Wilcox B.A. (Eds), Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective. Sinauer, Sunderland, MA, pp. 75–92.
- Gilbert, G. S. 2002. Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems. *Annual Review of Phytopathology* 40: 13–43.
- Gilbert G.S., Hubbell S.P. 1996. Plant diseases and the conservation of tropical forests. *Bioscience*, 46: 98–106.
- González-Gómez, P.L., Estades C.F., Simonetti J.A. 2006. Strengthened insectivory in a temperate fragmented forest. *Oecologia*, 148 (1): 137–143.
- Graves G.R. 1982. Pollination of a *Tristerix* mistletoe (Loranthaceae) by *Diglossa*. *Biotropica*, 14: 316–317.
- Hagen M., Kissling W.D., Rasmussen C., de Aguar M.A.M., Brown L.E., Carstensen D.W., Alves-Dos-Santos I. Dupont Y.L., Edwards F.K., Genini J., Guimarães P.R. Jr., Jenkins G.B., Jordano P., Kaiser-Bunbury C.N., Ledger M.E., Maia K.P., Marquitti F.M.D., McLaughlin O., Morellato L.P.C., O’Gorman E.J., Trøjelsgaard K., Tylianakis J.M., Vidal M.M., Woodward G., Olesen J.M. 2012 Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world. *Advances in Ecological Research*, 46: 89–210.
- Henle K., Davies K.F., Kleyer M., Margules C., Settele J. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity Conservation*, 13: 207–251.
- Herrera C.M. 1995. Microclimate and individual variation in pollinators: flowering plants are more than their flowers. *Ecology* 76: 1516–1524.
- Herrerias-Diego Y., Quesada M., Stoner K.E., Lobo J.A., Hernández-Flores Y., Sanchez-Montoya G. 2008. Effect of forest fragmentation on fruit and seed predation of the tropical dry forest tree *Ceiba aesculifolia*. *Biological Conservation*, 141: 241–248.

- Hobbs R.J., Yates C.J. 2003. Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalizing the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany*, 51: 471–488.
- Ings, T.C., J.M. Montoya, J. Bascompte, N. Blüthgen, L. Brown, C.F. Dormann, F. Edwards, D. Figueroa, U. Jacob, J.I. Jones, *et al.* 2009. Ecological networks – beyond food webs. *Journal of Animal Ecology*, 78:253–269.
- Jules E.S., Frost E.J., Mills L.S., Tallmon D.A. 1999. Ecological consequences of forest fragmentation in the Klamath Region. *Natural Areas Journal*, 19: 368–378.
- Kress W.J. 1983. Self-incompatibility in central american *Heliconia*. *Evolution*, 37 (4): 735–744.
- Kress W. J. 1985. Bat pollination of an Old World *Heliconia*. *Biotropica*, 17:302–308.
- Kress W. J., Beach J.H. 1994. Flowering plant reproductive systems. Pps. 161-182. En: MaDade I.A., Bawa K.S., Hespeneide H.A., Hartshorn G.S. (Eds). *La Selva: ecology and natural history of a Neotropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago.
- Levey D.J., Silva W.R., Galetti M. 2002. Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. CABI Publishing, Wallingford.
- Linhart Y.B. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird- pollinated *Heliconia*. *The American Naturalist*, 107 (956): 511–523.
- Magrath A., Laurance W.F., Larrinaga A.R., Santamaria L. 2014. Meta-analysis of the effects of forest fragmentation on interspecific interactions. *Conservation Biology*, 28: 1342–1348.
- Martinson H.M., Fagan W.F. 2014. Trophic disruption: a meta-analysis of how habitat fragmentation affects resource consumption in terrestrial arthropod systems. *Ecology Letters*, 17: 1178–1189.
- McDade L.A., Kinsman S. 1980. The impact of floral parasitism in two Neotropical hummingbirds-pollinated plant species. *Evolution*, 34 (5): 944–958.
- Memmott, J., N.M. Waser, M.V. Price. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society B* 271:2605–2611.
- Murcia C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of Neotropical plants. En: Schelhas J.R.G. (Ed.), *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press, Covelo.

- Pancoast L. 1991. Heliconias in ornamental design. p. 314–320. En: Berry F., Kress W.J. (Eds.). *Heliconia: An identification guide* (pp. 321-330). Smithsonian Institution Press. Washington & London.
- Pires M.M., Guimaraes P.R., Araújo M.S., Giaretta A.A., Costa J.C.L., dos Reis S.F. 2011. The nested assembly of individual-resource networks. *Journal of Animal Ecology*, 80: 893–903.
- Poisot T., Bever J.D., Nemri A., Thrall P.H., Hochberg M E. 2011. A conceptual framework for the evolution of ecological specialization. *Ecology Letters*, 14:841–851.
- Rathcke B.J. 1992. Nectar distributions, pollinator behavior, and plant reproductive success. En: Hunter M.D., Ohgushi T., Price P.W. (Eds), *Effect of Resource Distribution on Animal–plant Interactions*. Academic Press, New York, pp. 113–138.
- Roubik D.W., Holbroak M.N., Parra G.V. 1985. Roles of nectar robbers in reproduction of the tropical treelet *Quasia amara* (Simaroubaceae). *Oecologia*, 66: 161–167.
- Ruiz-Guerra B., Guevara R., Mariano N. 2010. Insect herbivory declines with forest fragmentation and covaries with plant regeneration mode: evidence from a Mexican tropical rain forest. *Oikos*, 119: 317–325.
- Santos B.A., Lombera R., Benitez-Malvido J. 2009. New records of *Heliconia* (Heliconiaceae) for the region of Chajul, southern Mexico, and their potential use in biodiversity-friendly cropping systems. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80: 857–860.

- Santos B.A., Benítez-Malvido J. 2012. Insect herbivory and leaf disease in natural and human disturbed habitats: Lessons from early-successional *Heliconia* herbs. *Biotropica*, 44(1): 53–62.
- Saunders D.A., Hobbs R.J., Margules C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5: 18–32.
- Seifert R.P. 1975. Clumps of *Heliconia* inflorescences as ecological islands. *Ecology*, 56: 1416–1422.
- Seifert R.P. 1980. Mosquito fauna of *Heliconia aurea*. *Journal of Animal Ecology*, 49: 687–697.
- Seifert R.P. 1982. Neotropical *Heliconia* insect communities. *The Quarterly Review of Biology*, 57: 1–28.
- Stiles F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology*, 56 (2): 285–301.
- Temeles E.J., Pann I.L., Brennan J.L., Horwitt J.N. 2000. Evidence for ecological causation of sexual dimorphism in a hummingbird. *Science*, 289: 1607–1613.
- Temeles E.J., Kress W.J. 2003. Adaptation in a plant-hummingbird association. *Science*, 300: 630–633.
- Valdivia C.E., Simonetti J.A., Henríquez C.A. 2006. Depressed pollination of *Lapageria rosea* Ruiz et Pav. (Philesiaceae) in the fragmented temperate rainforest of southern South America. *Biodiversity & Conservation*, 15 (5): 1845–1856.
- Waser N.M. 2006. Specialization and generalization in plant-pollinator interactions: A historical perspective. En: Waser N.M., Ollerton J. (Eds). *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. The University of Chicago Press, Chicago, pp 3–17.
- Willmer P.G., Corbet S.A. 1981. Temporal and microclimatic partitioning of the floral resources of *Justicia aurea* amongst a concourse of pollen vectors and nectar robbers. *Oecologia*, 51: 67–78.
- Wright H.E. Jr. 1974. Landscape development, forest fire and wilderness management. *Science*, 186: 487–495.

Zimmerman M. 1988. Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination. En: Lovett-Doust J., Lovett-Doust L. (Eds), *Plant Reproductive Ecology, Patterns and Strategies*. Oxford University Press, New York, pp. 157–178.

ANEXOS

Anexo 1. Ubicación y descripción del comportamiento de forrajeo de los visitantes florales registrados para la herbácea tropical del sotobosque *Heliconia aurantiaca* en la región de Chajul, Chiapas, México.

Nombre científico	Nombre común	Ubicación	Descripción del forrajeo
<i>Phaethornis longirostris</i>	Ermitaño Pico Largo	Flores	Polinizador legítimo; se alimentó del néctar a través de la entrada de la corola permitiendo que su pico y frente estuviera en contacto directo con el polen. Comportamiento rutero.
<i>Phaethornis striigularis</i>	Ermitaño Enano	Flores	Robador de néctar primario; se alimentó del néctar a través de orificios realizados en la base de la corola. Se comportó como robador primario y posteriormente como robador secundario, una vez perforada la flor. Aparentemente no contribuye a la polinización. Comportamiento rutero.
<i>Amazilia tzacatl</i>	Colibrí Cola Canela	Flores	Ladrón de néctar; se alimentó del néctar a través de la entrada de la corola aunque no tuvo contacto directo con el polen ya que doblaba el pétalo inferior para poder acceder a la cámara de néctar y evitando el desajuste morfológico. Aparentemente no contribuye a la polinización.
<i>Amazilia yucatanensis</i>	Colibrí Vientre Canelo	Flores	Comportamiento territorial. Ladrón de néctar. Comportamiento de forrajeo similar a <i>A. tzacatl</i> .

<i>Florisuga mellivora</i>	Colibrí Capucha Azul	Flores	Robador de néctar secundario; se alimentó del néctar a través de los orificios realizados por <i>P. striigularis</i> .
<i>Anthracothorax prevostii</i>	Colibrí Garganta Negra	Flores	Ladrón de néctar. Comportamiento de forrajeo similar a <i>A. tzacatl</i> y <i>A. yucatanensis</i> .
<i>Heliothryx barroti</i>	Colibrí Hada Enmascarada	Flores	Robador de néctar secundario; se alimentó del néctar a través de los orificios realizados por <i>P. striigularis</i> .
<i>Eurybia patrona persona</i>	Mariposa Ocelada	Flores	Robador de néctar; extendió su larga probóscide a través de la corola para alcanzar la cámara de néctar. Al parecer no contribuye a la polinización.
<i>Eurybia elvina elvina</i>	Mariposa	Flores	Robador de néctar; extendió su larga probóscide a través de la corola para alcanzar la cámara de néctar. Al parecer no contribuye a la polinización.
<i>Dolichoderus bispinosus</i>	Hormiga	Flores, brácteas	Omnívoro; fueron observadas en las flores y brácteas de la inflorescencia. Se movían entre flores y brácteas, alimentándose de los nectarios extraflorales.
<i>Azteca velox</i>	Hormiga	Flores, brácteas	Omnívoro; fueron observadas en las flores y brácteas de la inflorescencia. Se movían entre flores y brácteas, alimentándose de los nectarios extraflorales.
<i>Cephalotes scutulatus</i>	Hormiga	Flores, brácteas	Omnívoro; fueron observadas en las flores y brácteas de la inflorescencia. Se movían entre flores y brácteas, alimentándose de los nectarios extraflorales.

<i>Camponotus integellus</i>	Hormiga	Flores, brácteas	Omnívoro; fueron observadas en las flores y brácteas de la inflorescencia. Se movían entre flores y brácteas, alimentándose de los nectarios extraflorales.
<i>Pheidole sp.</i>	Hormiga	Flores, brácteas	Omnívoro; fueron observadas en las flores y brácteas de la inflorescencia. Se movían entre flores y brácteas, alimentándose de los nectarios extraflorales.
<i>Pachycondyla sp.</i>	Hormiga	Flores, brácteas	Omnívoro; fueron observadas en las flores y brácteas de la inflorescencia. Se movían entre flores y brácteas, alimentándose de los nectarios extraflorales.
<i>Trigona sp.</i>	Abeja sin aguijón	Flores, estambres	Robador de polen; observada sobre los estambres de la flores. Considerado como potencial polinizador aunque tendría que comprobarse la efectividad en experimento de campo.
<i>Eulaema polychroma</i>	Abeja Amarilla de Orquídea	Flores, estambres	Robador de polen; observada sobre los estambres de la flores. Considerado como potencial polinizador aunque tendría que comprobarse la efectividad en experimento de campo.
<i>Tetragona mayarum</i>	Sin nombre común	Flores, estambres	Robador de polen; observada sobre los estambres de la flores. Considerado como potencial polinizador aunque tendría que comprobarse la efectividad en experimento de campo.

<i>Pseudaugochlora graminea</i>	Sin nombre común	Flores, estambres	Robador de polen; observada sobre los estambres de la flores. Considerado como potencial polinizador.
<i>Agelaia myrmecophila</i>	Avispa	Flores, estambres	Robador de polen; observada sobre los estambres de la flores. Considerado como potencial polinizador aunque tendría que comprobarse la efectividad en experimento de campo.
Diptera sp.	Mosca	Flores, brácteas	Omnívora; se observó en la parte exterior de las flores y brácteas, en busca de néctar y detritos orgánicos.
Hemíptera sp. 1	Chicharrita	Flores, brácteas	Herbívoro; visitante casual a las flores y brácteas. Posiblemente florívoro.
Hemíptera sp. 2	Chicharrita	Flores, brácteas	Herbívoro; visitante casual a las flores y brácteas. Posiblemente florívoro.
<i>Ceraspis pilatei</i>	Escarabajo	Flores, brácteas	Herbívoro; visitante casual a las flores y brácteas. Posiblemente florívoro.
<i>Calopteron sp</i>	Escarabajo	Flores, brácteas	Herbívoro; visitante casual a las flores y brácteas. Posiblemente florívoro.
<i>Polemius sp.</i>	Escarabajo	Flores, brácteas	Depredador; visitante casual a las flores y brácteas.
Orthoptera sp 1	Grillo	Flores, brácteas	Omnívoro; visitante casual a las flores y brácteas.
Blattaria sp 1	Cucaracha	Flores, brácteas	Herbívoro; visitante casual a las flores y brácteas. Posiblemente florívoro.
Araneae sp1	Araña Saltadora	Flores, brácteas	Depredador comúnmente encontrado en el follaje de <i>H. aurantiaca</i> ; visitante ocasional en las flores y brácteas en busca de presas.

Araneae sp 2	Araña Saltadora	Flores, brácteas	Depredador comúnmente encontrado en el follaje de <i>H. aurantiaca</i> ; visitante casual a las flores y brácteas en busca de presas.
Gastropoda sp 1	Caracol	Flores, brácteas	Herbívoro; visitante casual a las flores y brácteas. Posiblemente florívoro.
