



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

**CONSECUENCIAS ECOLÓGICAS DEL PATRÓN CONDUCTUAL DE LOS
COLIBRÍES EN LA COMUNIDAD DE PLANTAS QUE VISITAN EN LA SELVA
LACANDONA DE CHIAPAS, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

JAUME IZQUIERDO PALMA

TUTOR PRINCIPAL:

DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ

COTUTORA DE TESIS:

CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS BIOLÓGICAS, UATx

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DR. JUAN FRANCISCO ORNELAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA A.C.

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, ESTADO DE MÉXICO, FEBRERO, 2022



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



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

**CONSECUENCIAS ECOLÓGICAS DEL PATRÓN CONDUCTUAL DE LOS
COLIBRÍES EN LA COMUNIDAD DE PLANTAS QUE VISITAN EN LA SELVA
LACANDONA DE CHIAPAS, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

JAUME IZQUIERDO PALMA

TUTOR PRINCIPAL:

DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ

COTUTORA DE TESIS:

CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS BIOLÓGICAS, UATx

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DR. JUAN FRANCISCO ORNELAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA A.C.

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, ESTADO DE MÉXICO, 2022

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

OFICIO CPCB/112/2022

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **08 de noviembre de 2021** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del estudiante **IZQUIERDO PALMA JAUME** con número de cuenta **518491280** con la tesis titulada **“Consecuencias ecológicas del patrón conductual de los colibrís en la comunidad de plantas que visitan en la Selva Lacandona de Chiapas, México.”**, realizada bajo la dirección del **DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRIGUEZ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. MARÍA JULIA CARABIAS LILO
Vocal: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
Vocal: DRA. SILVANA MARTÉN RODRÍGUEZ
Vocal: DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS
Secretario: DR. JUAN FRANCISCO ORNELAS RODRÍGUEZ

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

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 27 de enero de 2022

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



Agradecimientos institucionales

- Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por haber apoyado la presente tesis y por darme las facilidades y herramientas necesarias para poder formarme como Doctor en Ciencias.
- Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme la beca de doctorado (No. 855974), sin la cual no hubiera sido posible realizar esta tesis.
- Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT IN216617), DGAPA UNAM, por el apoyo económico recibido para el trabajo de campo.
- A Natura y Ecosistemas Mexicanos A. C. por el apoyo económico destinado a mi estancia y manutención en la Estación de Conservación Chajul y por permitirme el acceso a los senderos para la toma de datos.
- A mi Tutor Principal, el Dr. Carlos Alberto Lara, y a mi Cotutora, la Dra. María del Coro Arizmendi, por todo su apoyo y enseñanzas a lo largo de mi formación como Doctor en Ciencias y por darme libertad de decisión en el diseño y ejecución de la presente tesis.
- Al tercer miembro del Comité Tutor, el Dr. Juan Francisco Ornelas, por sus valiosos consejos, comentarios, e ideas —fruto de una impecable trayectoria profesional— que sin duda contribuyeron a mejorar substancialmente esta tesis.

Agradecimientos personales

- A mis padres, Candelaria y Gregorio, por inculcarme el amor y respeto a la naturaleza desde que tengo uso de razón, por enseñarme a vivir conforme a valores y principios, y por apoyarme incondicionalmente en todo momento y en todas mis decisiones. Gracias a vuestro esfuerzo y cariño he llegado hasta aquí. Os quiero muchísimo.
- A mi abuelo Manuel, por enseñarme a amar la naturaleza a partir de sus experiencias, historia y relatos, explicados siempre con carisma y amor. Allí donde estés, espero que te sientas orgulloso de tu nieto “el ideista”. Te quiero yayo.
- A la Dra. María del Coro Arizmendi, por ir más allá de la mera responsabilidad como cotutora. Gracias a toda su experiencia en investigación, carisma, y un talento innato para la divulgación, he aprendido muchísimo de ella durante estos años.
- A la gran familia de Natura y Ecosistemas Mexicanos A. C., especialmente a Javier de la Maza y a Julia Carabias, por apostar y creer en este proyecto desde el primer momento y por permitirme formar parte de la organización. A todos los *natureros*, que desde su experiencia, pasión y conocimiento me han enseñado la maravillosa Selva Lacandona desde el contexto biológico hasta su contexto más social.
- A mis compañeros de laboratorio (los *colibriólogos*) —en especial a Sergio, Claudia y Gabriel—, por su amistad, apoyo y por todo lo que he aprendido de ellos durante este largo, ajetreado y fascinante viaje que supone el doctorado.
- A mi familia mexicana, doña Araceli, don Paco y María Fernanda, por haberme dado un hogar, cariño y apoyo emocional cuando más lo necesitaba. Gracias, de corazón.
- A todo el personal de la Estación de Conservación Chajul por su amabilidad y por toda la ayuda que me han brindado a lo largo de los dos años de trabajo de campo.
- A María Rosa Hernández, por enseñarme el fascinante mundo de la ciencia con todo su carisma y pasión durante mi etapa en el instituto, y por guiarme desde entonces.
- A Arnald y Concha, por hacerme creer que este proyecto era posible, por todo su cariño, amistad y por ser un fuente constante de inspiración. *Gràcies per tant!*

La exclamación

Quieto

no en la rama

en el aire

No en el aire

en el instante

el colibrí

Octavio Paz



“El amor a la complejidad sin reduccionismo produce arte; el amor a la complejidad con reduccionismo produce ciencia”.

Edward O. Wilson

Índice

Lista de figuras.....	v
Lista de tablas.....	xii
Resumen.....	1
Abstract	3

Capítulo 1

Introducción y métodos generales.....	5
Introducción general	6
Objetivos.....	19
Métodos generales	20

Capítulo 2

Redes de polinización planta-ave, con especial referencia a las redes de interacción planta-colibrí	32
Referencias bibliográficas	57

Capítulo 3

Forbidden links, trait matching and modularity in plant- hummingbird networks: Are specialized modules characterized by higher phenotypic floral integration?.....	72
References.....	99

Capítulo 4

The influence of plant phenology and floral morphology on the spatio temporal dynamics of a hummingbird community in the Lacandona rainforest, Mexico	115
References.....	145

Capítulo 5

Nectar robbery by hummingbirds is triggered when morphologically well-matched flowers are scarce.....	159
References.....	180

Capítulo 6

Discusión general y conclusiones	188
--	-----

Referencias bibliográficas generales	222
--	-----

Lista de figuras

Capítulo 1

Figura 1.1. Patrones generales de una red de interacción mutualista. Red de interacción planta-colibrí anidada compuesta por tres especies en el nivel superior (colibríes) y ocho especies en el nivel inferior (plantas). Red de interacción creada a partir de datos obtenidos en esta tesis en la comunidad de vegetación sabanoide.

Figura 1.2. Ensamble parcial de colibríes en un bosque altoandino de Colombia. (A) *Lesbia nuna*; (B) *Lesbia victoriae*; (C) *Heliangelus amethysticollis*; (D) *Eriocnemis vestita*; (E) *Coeligena helianthea*; (F) *Pterophanes cyanopterus*; (G) *Ensifera ensifera*; (H) *Chaetocercus mulsant*. Una de las claves del gran número de especies de colibríes que pueden convivir en una comunidad se debe a las grandes diferencias en tamaño y morfología de los picos de las diferentes especies, desde especies con morfologías generalistas (A-D, H), intermedias (E, F) hasta altamente especializadas (G). Fotografías tomadas por Jaume Izquierdo-Palma.

Figura 1.3. Interacciones entre colibríes y sus flores en el estrato de sotobosque de la Selva Lacandona (México). (A) *Phaethornis longirostris* / *Heliconia collinsiana*; (B) *Phaethornis longirostris* / *Costus scaber*; (C) *Phaethornis striigularis* / *Tillandsia streptophylla*; y (D) *Phaethornis striigularis* / *Psychotria poeppigiana*. Mientras que en A, B y C las interacciones conllevan una elevada especialización entre los rasgos complementarios entre las especies interactuantes, en C la interacción es más generalista. Fotografías tomadas por Jaume Izquierdo-Palma.

Figura 1.4. Muestra de la biodiversidad presente en la Reserva de la Biosfera Montes Azules localizada en la Selva Lacandona, uno de los últimos remanentes de selva alta bien conservada de México. (A) guacamaya roja (*Ara macao*); (B) hocofaisán (*Crax rubra*); (C) tucán real (*Ramphastos sulfuratus*); (D) rana arbórea de ojos rojos (*Agalychnis callidras*); (E) mazacuata (*Boa constrictor*); (F) cabeza de viejo (*Eira barbara*); (G) mono araña (*Ateles geoffroyi*); (H) saraguato (*Alouatta pigra*); (I) mariposa búho pálida (*Caligo telemonius memnon*); (J) orquídea *Coryanthes picturata*. Fotografías tomadas por Jaume Izquierdo-Palma.

Figura 1.5. Localización del área de estudio (A) y Estación de Conservación Chajul. La zona de estudio se encuentra en los senderos pertenecientes a la Estación de Conservación Chajul, ubicada en la Reserva de la Biosfera Montes Azules en el estado de Chiapas de México. Fotografía tomada por Jaume Izquierdo-Palma.

Figura 1.6. Principales comunidades vegetales presentes en los senderos del área de estudio. (A) selva alta con sotobosque denso; (B) selva alta con sotobosque bajo; (C) selva inundable; (D) vegetación riparia de arroyos; (E) vegetación riparia de las orillas del río Lacantún; (F) acahual; (G) vegetación sabanoide de zonas bajas; (H) vegetación sabanoide de zonas altas. Fotografías tomadas por Jaume Izquierdo-Palma.

Figura 1.7. Colocación de las cámaras de video GoPro (Hero5) para el registro de las interacciones planta-colibrí. (A-D) Colocación de las cámaras en troncos o tallos de palmeras delgadas cercanos a la planta de estudio: (A) *Billbergia viridiflora*; (B) *Androlepis skinneri*; (C) *Odontonema callystachium*; (D) *Odontonema tubaeforme*. (E-G) Fijación de las cámaras en peciolos cercanos a las inflorescencias: (E) *Heliconia latispatha*; (F) *Heliconia wagneriana*; (G) *Calathea lutea*. (H) Cámara fijada a una liana a partir de una cinta elástica y conectada a una batería recargable portátil. Fotografías tomadas por Jaume Izquierdo-Palma.

Figura 1.8. Medición de la longitud de la corola mediante un calibre digital (A, B) y colocación sobre papel milimétrico para su posterior medición de la curvatura (C, D). (A) *Malvaviscus arboreus*; (B) *Heliconia wagneriana*; (C) *Heliconia latispatha*; (D) *Odontonema tubaeforme*. Fotografías tomadas por Jaume Izquierdo-Palma.

Figura 1.9. Protocolo de toma de medidas de la curvatura del pico de los colibríes y la corola de las flores para el estudio de la complementariedad morfológica. Para medir la curvatura del pico y la corola se toman fotografías, preferentemente sobre papel milimetrado, y luego se calcula el ángulo a partir de un software de análisis de imágenes. En ambos casos, (A) *Phaethornis striigularis* y (B) *Heliconia collinsiana*, el ángulo de curvatura es de 30 grados. Fotografías tomadas por Jaume Izquierdo-Palma.

Figura 1.10. Materiales (A) y diferentes fases del protocolo de medición del néctar floral (B-D). (A) Materiales para la extracción y medición del néctar floral (en sentido horario):

tubos capilares (izquierda), bolsas de tul, refractómetro portátil y calibre digital. (B) Inflorescencia de *Justicia aurea* embolsada, en este caso solo se extraerá néctar a las flores abiertas ese mismo día. (C) Flores de *Heliconia aurantiaca* embolsadas de forma individual. (D) Extracción de néctar por capilaridad en *Costus scaber*. Fotografías tomadas por Jaume Izquierdo-Palma.

Capítulo 2

Figura 2.1. Representantes de los nueve clados de colibríes: (A) *Florisuga mellivora* (Topacios); (B) *Phaethornis longirostris* (Ermitaños); (C) *Anthracothorax nigricollis* (Mangos); (D) *Lophornis delattrei* (Coquetas); (E) *Ensifera ensifera* (Brillantes); (F) *Panterpe insignis* (Gemas de montaña); (G) *Basilinna leucotis* (Esmeraldas); *Archilochus colubris* (Abejas); (I) *Patagonas gigas* (Patagona). Fotografías tomadas por Jaume Izquierdo-Palma.

Figura 2.2. Representantes de familias de aves del continente americano con diferentes grados de dependencia a la dieta nectarívora. (A) *Archilochus colubris* (Trochilidae); (B) *Cassiculus melanicterus* (Icteridae); (C) *Icterus pustulatus* (Icteridae); (C) *Coereba flaveola* (Coerebidae); *Diglossa baritula* (Thraupidae). Estos grupos incluyen especies nectarívoras especialistas (A, D, F), oportunistas (B, C), e incluso especies con adaptaciones morfológicas al robo de néctar (D, F). Fotografías tomadas por Jaume Izquierdo-Palma.

Figura 2.3. Flores visitadas por aves nectarívoras con diferentes grados de especialización morfológica a la polinización por aves. Las morfologías florales de (A) bandera (*Erythrina folkersii*) y (B) tubo (*Billbergia viridiflora*) son especies con síndrome floral ornitófilo y depositan el polen de forma precisa en el cuerpo del ave. Por otra parte, las morfologías (C) cepillo (*Combretum fruticosum*) y (D) abierta (*Quararibea funebris*) son visitadas por un mayor espectro de organismos polinizadores por lo que presentan morfologías generalistas sin una colocación precisa del polen. Fotografías tomadas por Jaume Izquierdo-Palma.

Figura 2.4. Relación general entre los factores estructuradores de la red mutualista planta-colibrí y su papel en las dinámicas espaciotemporales de las aves, en particular para producir los llamados “enlaces prohibidos”. El color de la casilla indica el factor

estructurador principal que está operando en cada caso: verde (fenología); naranja (complementariedad morfológica); amarillo (filogenia); morado (comportamientos agonísticos y de forrajeo).

Capítulo 3

Figure 3.1. Networks of hummingbirds and their nectar plants with identified modules indicated by colors. (A) Ecological network comprised by the plant and the hummingbird assemblages from the two habitats, identifying modules for plants and pollinators. (B) Ecological network obtained from the rainforest. (C) Ecological network from the savanna habitat. The thickness of the lines is proportional to the strength of the pairwise interactions. Circles from A to Z represent the plant species: (A) *Aechmea tillandsioides*, (B) *Aechmea bracteata*, (C) *Androlepis skinneri*, (D) *Billbergia viridiflora*, (E) *Bromelia pinguin*, (F) *Calathea lutea*, (G) *Catopsis berteroniana*, (H) *Costus pictus*, (I) *Costus scaber*, (J) *Erythrina folkersii*, (K) *Heliconia aurantiaca*, (L) *Heliconia collinsiana*, (M) *Heliconia latispatha*, (N) *Heliconia librata*, (O) *Heliconia wagneriana*, (P) *Justicia aurea*, (Q) *Malvaviscus arboreus*, (R) *Odontonema callistachyum*, (S) *Odontonema tubaeforme*, (T) *Palicourea triphylla*, (U) *Psychotria poeppigiana*, (V) *Stromanthe macrochlamys*, (W) *Tillandsia bulbosa*, (X) *Tillandsia pruinosa*, (Y) *Tillandsia streptophylla*, (Z) *Vriesea heliconioides*. Circles H1-2 represent the hummingbird Hermits clade: *Phaethornis longirostris* (H1) and *Phaethornis striigularis* (H2). Circles E1-2 represent the hummingbird Emeralds clade: *Chlorestes candida* (E1) and *Amazilia tzacatl* (E2).

Figure 3.2. (A) Rainforest and (B) savanna habitats with some plant species (C-J) from their assemblages belonging to different families photographed in the study site. Plant species correspond to: (C) *Justicia aurea* (Acanthaceae), (D) *Heliconia wagneriana* (Heliconiaceae), (E) *Bromelia pinguin* (Bromeliaceae) and (F) *Costus scaber* (Costaceae) from the rainforest assemblage (A); and (G) *Palicourea triphylla* (Rubiaceae), (H) *Tillandsia pruinosa* (Bromeliaceae), (I) *Psychotria poeppigiana* (Rubiaceae) and (J) *Androlepis skinneri* (Bromeliaceae) from the savanna assemblage (B). Photo credit: Jaume Izquierdo-Palma.

Figure 3.3. Average floral integration index (PINT) found in each module. Colors indicate the modules found in the complete network with the rainforest and savanna plant assemblages together. One module is formed by *Amazilia tzacatl* (*A. tzacatl*) and *Chlorestes candida* (*C. candida*), one by *Phaethornis striigularis* (*P. striigularis*) and one by *Phaethornis longirostris* (*P. longirostris*).

Figure 3.4. Trait matching between corresponding pairs of morphological traits in three plant species and their exclusive hummingbird visitor, *P. longirostris*, in the study area. Plant species correspond to: (A) *Billbergia viridiflora* (Bromeliaceae), (B) *Heliconia aurantiaca* (Heliconiaceae), and (C) *Heliconia wagneriana* (Heliconiaceae). Photo credit: Jaume Izquierdo-Palma.

Capítulo 4

Figure 4.1. (A) Flowering profile of the 27 plant species considered in the studied plant-hummingbird network and (B) the spatio-temporal dynamics of the 7 hummingbird species during their annual cycle. The plant-hummingbird interaction network comprised two habitats, rainforest (green) and savanna (purple). Months on a blue background represent the rainy season and months on brown, the dry season. Examples of plant species ((A), from left to right: *Heliconia aurantiaca*, *Erythrina folkersii* and *Tillandsia streptophylla*)) and hummingbird species ((B), from left to right: *Chlorestes candida*, *Amazilia tzacatl* and *Phaethornis longirostris*)) photographed in the study site.

Figure 4.2. Monthly interaction networks over the annual cycle. Interaction networks were constructed using the maximum number of plant and hummingbird species recorded during the two-year sampling period. Plant species (A-AA) are represented by green circles (rainforest habitat) and pink circles (savanna habitat): (A) *Aechmea tillandsioides*, (B) *Aechmea bracteata*, (C) *Androlepis skinneri*, (D) *Billbergia viridiflora*, (E) *Bromelia pinguin*, (F) *Calathea lutea*, (G) *Catopsis berteroniana*, (H) *Costus pictus*, (I) *Costus scaber*, (J) *Erythrina folkersii*, (K) *Heliconia aurantiaca*, (L) *Heliconia collinsiana*, (M) *Heliconia latispatha*, (N) *Heliconia librata*, (O) *Heliconia wagneriana*, (P) *Justicia aurea*, (Q) *Malvaviscus arboreus*, (R) *Odontonema callistachyum*, (S) *Odontonema tubaeforme*, (T) *Palicourea triphylla*, (U) *Passiflora rovirosae*, (V) *Psychotria poeppigiana*, (W) *Stromanthe*

macrochlamys, (X) *Tillandsia bulbosa*, (Y) *Tillandsia pruinosa*, (Z) *Tillandsia streptophylla* and (AA) *Vriesea heliconioides*. Black circles represent the hummingbird species belonging to the hummingbird Hermits clade ((*Phaethornis longirostris* (H1), *Phaethornis striigularis* (H2)), the Emeralds clade ((*Chlorestes candida* (E1), *Amazilia tzacatl* (E2), *Phaeochroa cuvierii* (E3)), and the Mangoes clade ((*Heliiothryx barroti* (M1), *Anthracothorax prevostii* (M2)). Red lines represent illegitimate interactions and asterisks (*) indicate curved corollas.

Figure 4.3. Δ AIC values of probability models constructed to identify the main drivers of plant-hummingbird interactions at inter-annual scale. (A) Complete interaction networks considering legitimate and illegitimate interactions and (B), only considering legitimate interactions. The drivers of interaction were studied in the complete ecological network, including interactions in the rainforest and the savanna habitats (blue bars), and separated by habitat, i.e., rainforest (green bars) and savanna (orange bars). Probability models incorporate ABU (species abundance), PHE (phenology), MOR (morphology), NEC (nectar sugar content), and their combinations. Shorter bars (i.e., lower Δ AIC) indicate better fit of a given model.

Capítulo 5

Figure 5.1. Comparison between nectar robbery (A-E) and legitimate visitation in five plant species (G-E). Plant species corresponded to (A) *Erythrina folkersii*, (B) *Heliconia aurantiaca*, (C) *Heliconia collinsiana*, (D) *Justicia aurea*, and (E) *Malvaviscus arboreus*. Nectar robbers corresponded to (A, C) *Heliiothryx barroti* and (B, D, E) *Phaethornis striigularis*. Legitimate visits (G-K) were made by the specialized *Phaethornis longirostris*, whose bill morphology is well-matched with these floral morphologies.

Figure 5.2. Examples of nectar theft in the study area. (A) *Chlorestes candida* feeding on nectar drops on the surface of *Heliconia collinsiana* flowers. (B) Eventually *C. candida* touched the style and stamens, switching from an illegitimate visit to a legitimate visit. (C) *Phaethornis striigularis* feeding nectar of the entomophile *Passiflora rovirosae* flowers without any damage to the floral tissue while reaching the nectar. (D) The potential main pollinator (*Xylocopa* sp.) of *P. rovirosae* covered with pollen while feeding.

Figure 5.3. Box plot diagram showing monthly average of corolla lengths in the rainforest habitat (green bars) and the savanna habitat (orange bars) overlaid with the average bill lengths of the seven hummingbird species reported in the study area (dashed lines). Plant species that received illegitimate visits are shown with thick solid lines indicating their average corolla lengths and spanning their flowering periods.

Figure 5.4. Monthly corolla length averages in the rainforest assemblage overlaid with the average bill length of *Phaethornis striigularis* (dashed line). Blue boxes indicate the median of corolla lengths of plant species that received legitimate visits and red boxes indicate average corolla lengths of plants with illegitimate visits from this species.

Figure 5.5. Spearman rank correlation between (A) the number of plants visited legitimately and those visited illegitimately, and (B) the number of plant species visited illegitimately and the number of plant species with long and curved corollas recorded month to month during the annual cycle. (A) Spearman's rank correlation $\rho = -0.65$; $R^2 = 0.42$; $p = 0.02$. (B) Spearman's rank correlation $\rho = -0.11$; $R^2 = 0.002$; $p = 0.98$.

Capítulo 6

Figura 6.S1. Listado de las 27 especies de plantas visitadas por los colibríes en la comunidad de sotobosque de la zona de estudio. Para cada especie se muestran fotografías tomadas *in situ* e información relativa a su localización y morfología de sus flores e inflorescencias. Fotografías tomadas por Jaume Izquierdo-Palma.

Lista de tablas

Capítulo 1

Tabla 1.1. Métricas de red comúnmente usadas en la literatura para caracterizar diferentes aspectos de su estructura.

Tabla 2. Procesos hipotéticos asociados a los patrones geográficos de la diversidad de especies. Modificado de Brown & Lomolino (1998).

Capítulo 2

Tabla 2.1. Principales factores de una red de interacción mutualista planta-ave, sus efectos en la red y sus principales consecuencias.

Capítulo 3

Table 3.1. Contribution of morphological and nectar variables in the PCA analysis. Variables contribution in the PCA analysis related to floral types according to the floral measurements (corolla length and curvature) and the nectar metrics (volume and concentration) of plant species visited legitimately by hummingbirds in the study area. Total variance explained: PC1 (50.5%), PC1 (19.5%) and PC3 (18.18%).

Table 3.2. Plant species contribution in the three principal components according to their floral and nectar measures. Plant species contribution in the PCA analysis related to floral types according to their floral measures and nectar metrics of plants from the rainforest and the savanna assemblages. Family is indicated for each plant species.

Table 3.3. Hummingbird species (or groups) associated with the average floral traits across plant species they visited. Average floral measures and nectar metrics across plant species visited exclusively by *Phaethornis longirostris*, *Phaethornis striigularis* and various visitors (*Amazilia tzacatl*, *Chlorestes candida*, *Phaethornis longirostris* and/or *P. striigularis*).

Table 3.S1. Association of the modules detected by the QuanBiMo algorithm in the total network (rainforest and savanna assemblages) with the average PINT of their plant species and the average PINT of each module. Each plant species is organized according

to the module to which it belongs: *Chlorestes candida* (*C. candida*) and *Amazilia tzacatl* (*A. tzacatl*) module, *Phaethornis longirostris* (*P. longirostris*) module and *Phaethornis striigularis* (*P. striigularis*) module. The phenotypic integration index (PINT), the percentage of maximum possible integration (RelPINT) and the number of observations used (N) is reported for each plant species and module average.

Table 3.S2. Floral traits of plant species included in the complete mutualistic network.

For each plant species of both habitats, floral measures, nectar metrics, family identity and legitimate hummingbird visitors are shown

Capítulo 4

Table 4.1. Monthly species turnover, floral morphology turnover and interactions turnover obtained by the Jaccard index (J).

Table 4.2. Network descriptors and species richness of the intra-annual plant–hummingbird interaction network recorded at monthly intervals. Values marked with an asterisk indicate statistical significance ($P < 0.05$) calculated from null model simulations.

Table 4.3. Species degree of each recorded plant species during their flowering period over the year. Bold numbers indicate species degree index > 1 .

Table 4.4. Species strength of each recorded plant species during their flowering period over the year. Bold numbers indicate species strength index > 1 .

Table 4.S1. Species richness and network descriptors of the legitimate plant–hummingbird interaction networks. Values marked with an asterisk indicate statistical significance ($P < 0.05$) calculated from null model simulations.

Capítulo 5

Table 5.1. Illegitimate plant-hummingbird interactions recorded during the 2-year sampling period in the field site.

Resumen

Las especies de plantas y animales están integradas en complejas redes de interdependencias formando comunidades ecológicas que desempeñan una función importante en la generación de la biodiversidad en la Tierra. En las redes de interacción mutualista de polinización, el animal provee de un servicio de transporte direccional del polen de una planta a otra a cambio de recursos tróficos producidos por ésta, principalmente néctar y polen. Cada comunidad presenta diferencias en el tipo, composición y especialización de sus especies integrantes. Además, existen factores ecológicos subyacentes a las comunidades que ejercen un papel como estructuradores de sus redes de interacción, permitiendo o impidiendo enlaces. En la presente tesis se estudia la red de interacción entre los colibríes y sus recursos florales en una comunidad de sotobosque de la Selva Lacandona de México a lo largo de dos años (2018–2020). La comunidad estudiada se caracterizó desde un enfoque multidimensional: (1) a nivel morfológico, (2) a nivel de interacciones, (3) a nivel de recompensas florales, y (4) a nivel temporal, registrando los recambios de las especies y de las interacciones. En el *Capítulo 1* y *2* se introduce el marco conceptual y teórico de la tesis, explicando detalladamente los aspectos relacionados con los patrones estructurales de las redes mutualistas y sus factores estructuradores. En el *Capítulo 3* se analiza la red de interacción mutualista planta-colibrí del área de estudio y los procesos biológicos involucrados en su estructuración, vinculando las restricciones morfológicas de la red (considerados “enlaces prohibidos” por prevenir interacciones), la especialización morfológica de los rasgos relevantes en las interacciones, la modularidad de la red y la integración floral fenotípica. Se registraron 3,403 interacciones entre 27 especies de plantas y cuatro especies de colibríes, dos Ermitaños (*Phaethornis longirostris* y *P. striigularis*) y dos Esmeraldas (*Amazilia tzacatl* y *Chlorestes candida*). Adicionalmente, se identificaron otras tres especies de colibríes (*Anthracothorax prevostii*, *Heliathryx barroti* y *Phaeochroa cuvierii*) pero solo se registraron como ladrones/robadores de néctar. El área de estudio estuvo constituida por dos hábitats completamente diferenciados por la composición floral (uno compuesto por un mosaico de vegetación de selva tropical húmeda y otro formado por vegetación de tipo sabanoide), pero unidos por las mismas especies de colibríes, formando una sola de red de interacción. La red de interacción presentó valores bajos de conectancia y valores alto de especialización. La falta de complementariedad entre los atributos complementarios de las flores y los colibríes actuaron como enlaces

prohibidos evitando interacciones. La coincidencia entre rasgos permitió relaciones especializadas debido al acceso de exclusivo de las dos especies de *Phaethornis* a sus recursos florales. Las dos especies de Esmeraldas conformaron un único módulo (generalistas), mientras que cada especie de Ermitaño formó un módulo diferente (especialistas). Los valores de integración floral fueron mayores en los módulos especializados, pero no significativamente mayores que en aquellos formado por especies generalistas. El *Capítulo 4* investiga sobre los mecanismos y procesos involucrados en la estructura de la red en el tiempo y se evalúa el impacto de los ladrones y/o robadores de néctar en las dinámicas y estructura de las redes mensuales. Los resultados sugieren que las dinámicas espacio-temporales de los colibríes y su permanencia en el área se relacionan con las características diferenciales de ambos hábitats muestreados. El patrón secuencial de floración tuvo un papel principal en el recambio de las interacciones planta-colibrí a lo largo del tiempo. Los descriptores de red se mantuvieron similares a lo largo del año, probablemente debido a la disponibilidad constante de flores y la permanencia de morfologías florales compartidas, incluso en especies no emparentadas filogenéticamente. Las visitas ilegítimas tuvieron poco impacto en el valor de estos índices. En el *Capítulo 5* se evalúa la relación entre el comportamiento de robo y los rasgos florales, así como la disponibilidad de recursos compatibles por vía legítima. Se registraron 135 interacciones ilegítimas entre seis especies de colibríes (todos excepto *Phaethornis longirostris*) a cinco especies de plantas (*Erythrina folkersii*, *Heliconia aurantiaca*, *H. collinsiana*, *Justicia aurea* y *Passiflora rovirosae*). *P. striigularis* fue el principal ladrón de néctar a pesar de la especialización morfológica de su pico. Todas las especies de plantas que presentaron robo de néctar mostraron corolas largas y curvas, una morfología floral especializada al pico de *P. longirostris*. Los resultados sugieren que el comportamiento de robo podría tratarse de una búsqueda de recursos tróficos secundarios, como consecuencia de la escasez de flores adecuadas mediante vía legítima. En el *Capítulo 6* se discute integralmente los resultados obtenidos y se destaca las principales aportaciones empíricas, teóricas y las implicaciones en conservación de esta tesis.

Abstract

Plant and animal species are integrated into complex networks of interdependencies forming ecological communities, playing an important role in the generation of Earth's biodiversity. In plant-pollinator mutualistic networks, animal species provide the service of directional pollen transport from one plant to another in exchange for trophic resources produced by the plant, mainly nectar and pollen. Each community is different in terms of the type, composition, and specialization of their interacting species. In addition, there are ecological factors that underlie the communities involved in the structure of their ecological networks allowing or preventing links. In this thesis, I studied the interaction network between hummingbirds and their floral resources in an understory community of the Lacandona Rainforest of Mexico over two years (2018–2020). I characterized the community from a multidimensional approach: (1) at the morphological level, (2) at the interactions level, (3) at the floral rewards level, and (4) at the temporal level, recording the species and interactions turnover over time. *Chapter 1* and *2* provide the conceptual and theoretical framework of this thesis, explaining in detail aspects related to the shared structural patterns of mutualistic networks and their network structurers. *Chapter 3* analyzes the structure of the plant-hummingbird mutualistic network of the study area and the biological processes involved in their structure, linking network morphological constraints (considered “forbidden links” because they prevent interactions), morphological specialization of species' interacting traits, modularity, and phenotypic floral integration. I recorded 3,403 interactions among 27 plants species and four hummingbird species, two Hermits (*Phaethornis longirostris* and *P. striigularis*) and two Emeralds (*Amazilia tzacatl* and *Chlorestes candida*). I recorded three additional species (*Anthracothorax prevostii*, *Heliiothryx barroti*, and *Phaeochroa cuvierii*) that acted exclusively as nectar robbers and/or thieves. The study area was constituted by two habitats differentiated by the plant species composition (one composed by a mosaic of rainforest vegetation and the other by savanna-like vegetation) but interconnected by the same species of hummingbirds forming a single interaction network. The interaction network showed low levels of connectance and high levels of specialization. Mismatches between plant and pollinator attributes acted as forbidden links preventing interactions. Trait matching allowed specialized relationships due to the exclusive access of the two *Phaethornis* species to their flowers. The two Emerald species formed a single module (generalists) while each

Hermit species formed a different module each (specialists). The floral integration values were higher in specialized modules but not significantly higher than that formed by generalist species. *Chapter 4* investigates the mechanisms and processes involved in the structure of the interaction network over time and the impact of nectar robbers and/or thieves on the dynamics and structure of the monthly networks. The results suggest that hummingbirds' spatio-temporal dynamics and their presence in the area were related to differences between the two sampled habitats. The sequential flowering pattern played a major role in the plant-hummingbird interaction turnover over time. Network descriptors remained similar over the year, probably due to the constant flower availability and the permanence of shared floral morphologies, even in phylogenetically unrelated species. Illegitimate visits had little impact on the value of these indices. *Chapter 5* assesses the relationship between cheating behavior and floral traits as well as the availability of compatible resources through legitimate interactions. I recorded 135 illegitimate interactions between six hummingbird species (all species except *Phaethornis longirostris*) to five plants species (*Erythrina folkersii*, *Heliconia aurantiaca*, *H. collinsiana*, *Justicia aurea* and *Passiflora rovirosae*). *P. striigularis* was the main nectar robber despite the morphological specialization of its bill. All plant species that experienced both nectar robbery or nectar theft had long and curved corollas whose floral morphologies were specialized to *P. longirostris* bill. The results suggested that the cheating behavior could be explained as a search for secondary trophic resources when legitimately attainable resources are scarce. *Chapter 6* discusses the results obtained in this thesis and highlights the main empirical and theoretical contributions and conservation implications.

Capítulo 1

Introducción y métodos generales

Introducción general

Redes de interacciones mutualistas, la arquitectura de la biodiversidad

Las relaciones de dependencias en beneficio mutuo han desempeñado una función muy importante en la generación de la biodiversidad en la Tierra (*Thompson 2005; Bascompte & Jordano, 2007*). Entre las relaciones mutualistas más notables se encuentran las interacciones entre las plantas y los animales que las polinizan o dispersan sus semillas (*Jordano 1987; Bascompte et al., 2006; Lewinsohn et al., 2006; Ings et al., 2009*). Debido a que en los ecosistemas usualmente se encuentran decenas o centenares de especies, las relaciones entre las plantas y animales hay que interpretarlas desde el contexto de complejas redes de interacciones. Los ecosistemas son altamente dinámicos a pesar de su equilibrio aparente, y su correcto funcionamiento es dependiente del servicio que unas especies dispensan a otras. Por ejemplo, en las relaciones mutualistas planta-animal, el animal es el responsable de llevar a cabo un servicio a la planta —polinización o dispersión de sus semillas— a cambio de recursos tróficos producidos por ésta. En este sentido, ambas especies interactuantes experimentan un efecto positivo neto (*Jordano 1987; Bronstein 2001*). Esta trama de relaciones de interdependencias constituye lo que se podría llamar la “arquitectura de la biodiversidad” (*Bascompte & Jordano, 2007, 2013*).

Patrones generales en las redes de interacción mutualistas

Las redes de interacciones mutualistas no están estructuradas al azar, sino que comparten ciertos patrones generales, independientemente de si se tratan de redes de polinización o de dispersión de semillas (*Jordano 1987; Bascompte et al., 2003; Jordano et al., 2003; Bascompte & Jordano, 2007, 2013; Bastolla et al., 2009*). Dicha configuración compartida facilita la convivencia entre las especies al minimizar la competencia en relación con la facilitación (*Bastolla et al., 2009; Vázquez et al., 2009*) (**Figura 1.1**).

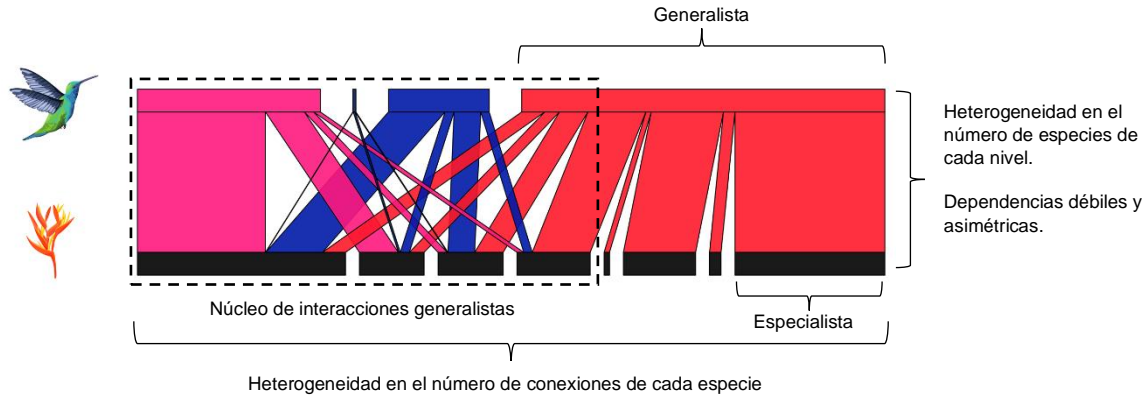


Figura 1.1. Patrones generales de una red de interacción mutualista. Red de interacción planta-colibrí anidada compuesta por tres especies en el nivel superior (colibríes) y ocho especies en el nivel inferior (plantas). Red de interacción creada a partir de datos obtenidos en esta tesis en la comunidad de vegetación sabanoide.

Por una parte, las redes mutualistas tienden a ser muy heterogéneas en el número de participantes en el nivel inferior (plantas) y superior (animales), y en número de conexiones por especie. Cada nivel está compuesto por un ensamble o una comunidad de especies. Al conjunto de especies a veces se le llama “ensamble” —si los organismos están relacionados taxonómicamente— o “comunidad” si no están emparentados (*Stroud et al., 2015*). Por ejemplo, un ensamble estaría formado por las diferentes especies de colibríes en un hábitat concreto, mientras que se usaría el término “comunidad” para describir a todo el conjunto de polinizadores en un área. Sin embargo, el término “comunidad” también puede usarse para referirse a la red de interacciones (es decir, toda las especies de colibríes y las plantas con las que interaccionan) y es en este sentido como se usará en la presente tesis (*Stroud et al., 2015*).

Otro patrón generalizado que se observa en las redes mutualistas es un gradiente de especialización en las relaciones entre las especies de ambos niveles. Este gradiente va desde especies altamente generalistas, conectadas con numerosas especies, a especies especialistas, conectadas únicamente con un número restringido de especies (*Bascompte et al., 2006*). Esta heterogeneidad en las conexiones proporciona cierta robustez de la red ecológica frente a la extinción aleatoria de especies. La causa principal de esta heterogeneidad observada en el número de interacciones por especie se debe a los “enlaces prohibidos”, es decir, conexiones que no son posibles (o muy poco probables) debido a factores subyacentes a la red que actúan

como estructuradores (*Santamaría & Rodríguez-Gironés, 2007; Olesen et al., 2011*). Estos factores pueden ser muy variados y serán tratados en detalle en el *Capítulo 2*. El término “enlace prohibido” puede utilizarse tanto para referirse a las interacciones que no se dan en una red ecológica como a los factores estructuradores que están detrás impidiendo la conexión. Los “enlaces prohibidos” pueden causar cierta controversia ya que, si bien la mayoría de las interacciones podrían ser potencialmente posibles, es probable que no se detecten porque son muy raras o porque no se ha muestreado de una forma adecuada o lo suficiente. Por ejemplo, en redes de polinización algunos organismos no pueden interactuar con algunas flores debido a la falta de complementariedad morfológica entre sus rasgos correspondientes. En otros casos algunas conexiones son inexistentes debido a desacoples fenológicos por una asincronía entre el periodo de floración de una determinada planta y la presencia del polinizador en el área. La importancia relativa de los diferentes factores estructuradores puede variar en función de los organismos involucrados (por ejemplo, aves o insectos) o de su especialización morfológica (*Vázquez et al., 2009*). Mientras que la abundancia relativa de las especies es un factor decisivo en la estructuración de redes de polinización planta-insecto, en las redes planta-colibrí juega un papel poco relevante debido a una mayor especialización en sus interacciones (*Vicentin-Bugoni et al., 2014*).

Otro patrón en las redes de interacciones mutualistas es la presencia de una estructura encajada o anidada (*Bascompte et al., 2003, 2006; Verdú & Valiente-Banuet, 2008*). En una red anidada, las interacciones se organizan de tal manera que los especialistas (por ejemplo, plantas con pocos polinizadores) interactúan con subconjuntos de nodos con los que interactúan los generalistas (por ejemplo, polinizadores que visitan muchas plantas). Una forma visual de entender este patrón estructural es imaginar a cada uno de estos subconjuntos como muñecas rusas que van encajando unos dentro de otros.

Esta distribución anidada ha surgido como resultado de fenómenos coevolutivos de complementariedad y convergencia de caracteres complementarios (*Bascompte et al., 2003*). Una propiedad que se desprende de la distribución anidada es una fuerte asimetría en las relaciones de dependencia, es decir, los especialistas de un nivel tienden a interactuar con los generalistas del otro nivel (*Bascompte et al., 2006; Guimarães et al., 2006; Blüthgen et*

al., 2007; *Bosch et al.*, 2009; *Joppa et al.*, 2009). Por ejemplo, si una especie vegetal depende en gran medida de una especie animal, el animal es poco dependiente de esta.

Estos patrones de interacciones débiles y asimétricas organizan a la comunidad cohesivamente alrededor de un núcleo central de generalistas con interacciones redundantes, ofreciendo robustez y resistencia a la pérdida aleatoria de especies (*Memmott et al.*, 2004; *Bascompte & Jordano*, 2007). Se ha sugerido que esta “arquitectura anidada” minimiza la competencia entre especies y permite que la red respalde una mayor biodiversidad (*Bascompte et al.*, 2003; *Olesen et al.*, 2006).

A pesar de que las redes mutualistas comparten ciertos patrones generales en su estructura, cada red tiene particularidades en función de las especies que la integran. Con el objetivo de obtener un mayor detalle de la estructura particular de cada red, se pueden estimar una serie de métricas de red relativas a diferentes aspectos de su estructura y especialización (**Tabla 1.1**). Estas métricas no solo permiten realizar un análisis más exhaustivo de la red, sino que también pueden estandarizarse para comparar diferentes redes de interacción a pesar de diferir en número y tipo de especies interactuantes (*Maruyama et al.*, 2016). Entre las métricas diagnósticas más utilizadas se encuentran el *Anidamiento* (*NODF* para redes cualitativas y *wNODF* para cuantitativas) (*Almeida-Neto et al.*, 2008; *Almeida-Neto & Ulrich*, 2011), la *Conectancia* (*C*) (*Jordano 1987*), la *Especialización complementaria* (H_2') (*Blüthgen et al.*, 2006) y la *Modularidad* (*Q*) (*Dormann & Strauss*, 2014).

Existe un interés creciente por parte de ecólogos y biólogos evolutivos en estudiar las interacciones mutualistas planta-animal desde el contexto de redes mutualistas. *Vázquez et al.* (2009) realizaron un trabajo de revisión sobre redes de interacciones y encontraron que a pesar de que ha habido grandes hallazgos en cuanto a los patrones estructurales de dichas redes, los mecanismos que están detrás de estos patrones son más desconocidos por lo que, según afirman, aún estamos lejos de llegar a una comprensión mecanicista integradora.

Tabla 1.1. Métricas de red comúnmente usadas en la literatura para caracterizar diferentes aspectos de su estructura.

Métrica	Concepto	Rango
Anidamiento (NODF/wNODF)	Mide el grado de ordenamiento de una red estructurada a partir de las interacciones de las especies especialistas con generalistas. En una red anidada, los especialistas interactúan con especies que forman subconjuntos bien definidos de las especies con las que interactúan los generalistas.	De 0 a 1. Cuanto mayor es el valor, mayor el grado de anidamiento de la red.
Conectancia (C)	Proporción de enlaces observados respecto del número total de enlaces posibles. Debido a que los enlaces prohibidos son las principales limitantes de las interacciones, la conectancia es una estimación de cómo se restringen las interacciones en las comunidades.	De 0 a 1. Valores bajos se asociación a una mayor especialización en la red de interacción mientras que valores muy elevados son característicos de redes altamente generalistas.
Especialización complementaria (H2')	Estimación de la exclusividad de las interacciones considerando la especialización ecológica de una especie (es decir, qué tan conectada está una especie) y cómo estas interacciones difieren entre las especies. Informa sobre la segregación de nicho entre las especies de la comunidad.	De 0 a 1. Cuanto mayor es el valor, mayor especialización en las relaciones de la comunidad y mayor segregación de nicho.
Modularidad (Q)	Estima la presencia de subgrupos internamente muy conectados, pero débilmente conectados a otros subgrupos. Puede reflejar heterogeneidad del hábitat, procesos de selección divergente, y/o agrupación filogenética de especies estrechamente relacionadas.	De 0 a 1. A mayor valor de Q, mayor es la probabilidad de que la red se encuentre segregada en módulos.

Uso de redes de mutualistas planta-colibrí como modelo de redes de interacción especializadas

La estrecha relación entre los colibríes con sus recursos florales los ha convertido en sistemas modelo para el estudio de las redes de interacción mutualista (*Maruyama et al., 2013, 2016, 2018; Maglianesi et al., 2014; Sonne et al., 2020*). Los colibríes (Aves: Trochilidae) son aves altamente especializadas a la dieta nectarívora y un grupo que fascina a los científicos (y no científicos) y al que se le han dedicado numerosos trabajos por ofrecer ciertas ventajas respecto a otros grupos de vertebrados polinizadores. Por una parte, se trata de un grupo diverso, constituido por unas aproximadamente 360 especies (57 especies en México).

Presentan una distribución amplia, encontrándose prácticamente en todos los hábitats del continente americano, con una mayor diversidad en las zonas tropicales (Zanata et al., 2017; Sonne et al., 2020; Gill et al., 2021). Además, se tratan de organismos conspicuos, relativamente abundantes, y poco temerosos a los humanos; características muy apreciadas a nivel logístico para sus muestreos. Por otra parte, presentan una elevada dependencia a sus flores.

Dentro de los ecosistemas donde encontramos colibríes suelen convivir varias especies, usualmente mostrando diferentes adaptaciones morfológicas o comportamentales, que les permiten un uso diferencial de los recursos florales (Feinsinger & Colwell, 1978; Rodríguez-Flores & Stiles, 2005; Maglianesi et al., 2014, 2015) (Figura 1.2). Estas características interespecíficas juegan un papel importante en la estructuración de sus redes de interacción mutualistas (Vicentin-Bugoni et al., 2014; Maruyama et al., 2018). En parte, por estas razones, existe una extensa bibliografía de estudios sobre colibríes que abarcan todos los aspectos de la biología de estas aves (Diamond et al., 1986; McGuire et al., 2009; Sonne et al., 2020).



Figura 1.2. Ensamble parcial de colibríes en un bosque altoandino de Colombia. (A) *Lesbia nuna*; (B) *Lesbia victoriae*; (C) *Heliangelus amethysticollis*; (D) *Eriocnemis vestita*; (E) *Coeligena helianthea*; (F) *Pterophanes cyanopterus*; (G) *Ensifera ensifera*; (H) *Chaetocercus mulsant*. Una de las claves del gran número de especies de colibríes que pueden convivir en una comunidad se debe a las grandes diferencias en tamaño y morfología de los picos de las diferentes especies, desde especies con morfologías generalistas (A-D, H), intermedias (E, F) hasta altamente especializadas (G). Fotografías tomadas por Jaime Izquierdo-Palma.

Paralelamente, la gran mayoría de plantas que son visitadas por colibríes presentan ciertas características comunes como parte del *síndrome floral ornitófilo* (Cronk & Ojeda, 2008), pero son muy variables en cuanto al grado de especialización morfológica encaminadas al acceso exclusivo por estas aves. Estos diferentes grados o niveles de especialización surgen como consecuencia de las constantes presiones selectivas recíprocas entre las flores y sus visitantes florales (Chittka & Waser, 1997; Cronk & Ojeda, 2008). Por una parte, se pueden encontrar flores con morfologías altamente generalistas que pueden ser visitadas por un conjunto amplio de organismos (por ejemplo, insectos, murciélagos y colibríes) (Maruyama et al., 2013). Por otra parte, se encuentran aquellas flores con rasgos convergentes y especializados encaminados a la polinización mediante aves, o sea las que presentan el síndrome floral ornitófilo, con morfologías adecuadas a un alto espectro de visitantes (por ejemplo, varias especies de colibríes) (Cronk & Ojeda, 2008). Finalmente, se encuentran aquellas flores con morfologías altamente especializadas y que solo pueden ser visitadas por una o pocas especies de colibríes con morfologías de pico convergentes a la de las flores (por ejemplo, las relaciones especializadas entre especies de colibríes del género *Phaethornis* y ciertas especies del género *Heliconia*) (Stiles 1975; Rodríguez-Flores & Stiles, 2005).

La fragilidad de las interacciones en las selvas tropicales húmedas

Las selvas tropicales húmedas se encuentran entre los ecosistemas más biodiversos del planeta (Corlett & Primack, 2006, 2011; Gibson et al., 2011). Los procesos hipotéticos que se encuentran asociados a los patrones geográficos de la distribución de la biodiversidad actual son múltiples y, en la mayoría de los casos, no excluyentes (Brown & Lomolino, 1998; Ricklefs 2004) (Tabla 1.2).

Algunos procesos asociados a la elevada biodiversidad en los trópicos se relacionan con la estabilidad histórica y climática en esas latitudes (23° 26' 14" N y 23° 26' 14" S) (Talent 2012), a una mayor productividad ecosistémica (Huston & Wolverton, 2009), y a la presencia de grandes superficies y elevada heterogeneidad física (Kostylev et al., 2005). Estos factores han propiciado la aparición de complejas relaciones interespecíficas entre sus organismos resultando en numerosos casos en mutualismos altamente especializados.

Tabla 1.2. Procesos hipotéticos asociados a los patrones geográficos de la diversidad de especies.
Modificado de Brown & Lomolino (1998).

Hipótesis o teoría	
Perturbación histórica	Hábitats que han experimentado cambios drásticos en épocas pasadas se encuentran actualmente insaturados en especies debido a un tiempo inadecuado de colonización o adaptación.
Productividad	Cuanto mayor es la disponibilidad de energía utilizable mayor debería ser el número de especies que puede soportar el sistema y mayor la especialización.
Severidad	Hábitats extremos, aislados o efímeros, donde las tasas de extinción son mayores que las de colonización, pueden conllevar a una baja riqueza de especies, en comparación con ambientes estables y con grandes superficies.
Estabilidad climática	Ambientes fluctuantes pueden impedir la especialización o incrementar la tasa de extinción mientras que en ambientes constantes las especies pueden especializarse en recursos predecibles y persistir aun cuando son poco frecuentes.
Heterogeneidad del hábitat	Ambientes con una elevada diversidad física permiten una división más fina de recursos limitantes y, por lo tanto, una mayor especialización.
Relaciones interespecíficas	Competencia, antagonismos y/o mutualismos pueden promover la coexistencia y especialización.

En la mayoría de los casos, estas relaciones especializadas conllevan adaptaciones morfológicas no redundantes y recíprocas que permite interacciones exclusivas entre sus organismos (*Santamaría & Rodríguez-Gironés, 2007*). Debido a las numerosas relaciones de dependencia mutua entre sus organismos estos ecosistemas resultan muy frágiles frente a la pérdida de sus especies (*Bascompte & Jordano, 2007; Säterberg et al., 2013*).

Como consecuencia de la asimetría de dependencia entre ambos niveles, la pérdida de un solo organismo podría conducir a la extinción de varias especies del otro nivel e incluso provocar “cascadas de extinciones” (es decir, extinciones de organismos en cadena como consecuencia de la pérdida de una especie en el ecosistema debido a sus relaciones de interdependencias) (*Rezende et al., 2007; Bascompte & Stouffer, 2009; Kaneryd et al., 2012; Säterberg et al., 2013*). Por ejemplo, la extinción de un polinizador morfológicamente especializado podría conllevar la extinción de las plantas dependientes de ese organismo para su polinización debido a la falta de redundancia de otro organismo que pueda hacer la misma función (*Dalsgaard et al., 2018*) y, a su vez, la pérdida de estas especies de plantas podría

afectar a diversos organismos con los que interacciona en diferentes redes de interacciones (por ejemplo, polinización, dispersión de semillas o herbivoría).

La pérdida de especies puede tener grandes consecuencias en el ecosistema, especialmente si se tratan de especies clave (*keystone species* en inglés). Las especies clave, por definición, son organismos que tienen un efecto desproporcionado sobre la persistencia de otras especies y en la dinámica del ecosistema (*Mills et al., 1993*). Por este motivo, las extinciones secundarias de especies pueden agravarse si los taxones funcionalmente importantes están estrechamente vinculados a especies amenazadas de extinción o en una situación vulnerable (*Nichols et al., 2009*).

Resulta interesante señalar que, aunque el polinizador —por ejemplo, un colibrí— tenga una morfología de especializada y única en su ecosistema, en el contexto de redes de interacciones, se trataría de una especie generalista por las múltiples interacciones con plantas a pesar de que todas las interacciones se considerarían especializadas debido a la correspondencia de rasgos (*Bascompte et al., 2006*). En la mayoría de los casos las consecuencias de la pérdida de este tipo de organismos en el ecosistema solo son observables a largo plazo, sobre todo si las plantas que visita son especies longevas o con reproducción asexual. En estos casos, las plantas dependientes de estos organismos para su reproducción permanecerían en el hábitat como “fantasmas ecológicos” hasta su extinción local (*Bascompte & Jordano, 2007, 2013*).

Las comunidades plantas y colibríes en la selva tropical húmeda

Las selvas tropicales húmedas americanas son ecosistemas altamente biodiversos y con numerosas relaciones interespecíficas entre sus organismos. Sin embargo, se ha observado que la especificidad en las redes de polinización no se da por igual en todos los estratos de vegetación. Los casos más extremos se dan entre el dosel y el sotobosque (*Hill et al., 2001; Sargent & Vamosi, 2008; Corlett & Primack, 2011*).

El dosel está formado por la copa de los árboles más la comunidad de plantas epífitas (las plantas que crecen sobre otro vegetal u objeto utilizándolo solo como soporte), compuesta principalmente por bromelias y orquídeas, y por las especies trepadoras. En este estrato las especies vegetales suelen presentar grandes despliegues florales con morfologías

generalistas, como la ceiba (*Ceiba pentandra*), y a veces con flores pequeñas como la caoba (*Swietenia macrophylla*). Estas flores presentan morfologías poco restrictivas y suelen ser visitadas por multitud de organismos polinizadores (Waser et al., 1996; Gribel et al., 1999). A estas flores suelen visitarlas colibríes generalistas y de comportamiento territorial como las amazilias (*Amazilia* spp.), o especies de pequeño tamaño como las coquetas (*Lophornis* spp.) (Feinsinger & Colwell, 1978).

En el otro extremo, se encuentra el estrato de sotobosque o herbáceo. En esta comunidad, el mayor factor limitante para el crecimiento vegetal es la luz solar, ya que en las zonas más umbrías llega menos del 2 % de la luz que reciben en el dosel (Corlett & Primack, 2011). Por este motivo, las plantas que habitan en este estrato suelen ser herbáceas con ciertas adaptaciones a la escasez de luz. Estas adaptaciones se basan en la presencia de grandes hojas, estructuras de reserva (por ejemplo, rizomas) y una abundante reproducción asexual (Rundel et al., 1998). Estas especies suelen encontrarse formando parches —compuestos por individuos clonales en bajas densidades— y solo presentes en aquellos lugares con una cantidad de luz mínima para llevar a cabo su reproducción (por ejemplo, claros provocados por la caída de un árbol o cerca de arroyos). En este estrato se encuentran una de las comunidades de plantas con una mayor especialización morfológica de sus flores a sus polinizadores, como las estrechas relaciones mutualistas entre algunas especies del orden Zingiberales (por ejemplo, *Heliconia* y *Costus*) y colibríes del clado de los Ermitaños (por ejemplo, *Phaethornis* spp.) (Stiles 1975; Rodríguez-Flores & Stiles, 2005) (**Figura 1.3**). Es probable que tal grado de especialización y especificidad con sus polinizadores sea consecuencia de la distribución dispersa y heterogénea entre parches florales debido a la escasez de lugares adecuados para crecer.

Una elevada especificidad hacia un organismo polinizador puede permitir una optimización en la transferencia de polen de una planta a otra de la misma especie y prevenir el malgasto de recursos altamente energéticos (néctar) por parte de organismos que no asegurarían su polinización (Betts et al., 2015). Sin embargo, también se encuentran zonas de sotobosque permanentemente expuestas a la luz solar directa debido a la cercanía de cuerpos de agua, la orografía o el impacto humano. Estos lugares suelen presentar una densa comunidad de plantas herbáceas, arbustos y lianas con morfologías florales

predominantemente generalistas y algunos especialistas adaptadas a crecer a pleno sol (Stiles 1975; Corlett & Primack, 2006, 2011) (Figura 1.3).



Figura 1.3. Interacciones entre colibríes y sus flores en el estrato de sotobosque de la Selva Lacandona (México). (A) *Phaethornis longirostris* / *Heliconia collinsiana*; (B) *Phaethornis longirostris* / *Costus scaber*, (C) *Phaethornis striigularis* / *Tillandsia streptophylla*; y (D) *Phaethornis striigularis* / *Psychotria poeppigiana*. Mientras que en A, B y C las interacciones conllevan una elevada especialización entre los rasgos complementarios entre las especies interactuantes, en C la interacción es más generalista. Fotografías tomadas por Jaume Izquierdo-Palma.

La destrucción de las selvas tropicales

Cada año se transforman grandes superficies de selva tropical húmeda como consecuencia del cambio de uso de suelo. Se estima que 73% de la superficie deforestada total se destinan a la agricultura y ganadería (FAO & UNEP, 2020). Las selvas tropicales albergan aproximadamente el 70% de las especies del planeta y proveen de diversos servicios ecosistémicos para la humanidad (Gibson *et al.*, 2011). Para tener una referencia sobre la magnitud del ritmo de deforestación, en 2019 se perdieron globalmente 11.9 millones de hectáreas de bosques tropicales, de las cuales, aproximadamente un tercio (3.8 millones) correspondieron a bosques tropicales maduros (GFW 2020). En México, se ha perdido mucha de la superficie de selva tropical húmeda. De los 10 millones de hectáreas que ocupaban originalmente, hace unos años quedaba un poco más de un millón (Carabias *et al.*, 2015).

Las selvas húmedas de México

La distribución potencial las selvas tropicales húmedas en México abarca desde el sur de Tamaulipas hasta la frontera con Guatemala (Rzedowski 1978) pero en la actualidad solo quedan dos reductos bien conservados de esta selva original: la Selva Lacandona y los Chimalapas (SEMARNAT 2018). Estas dos áreas tienen una especial importancia por tratarse

de las selvas conservadas más septentrionales de las selvas de Centroamérica. Sin embargo, en tiempo recientes el proceso de deforestación en estas áreas ha sido intenso y, en tan solo 40 años, se ha perdido el 31 % de la superficie forestal de la Selva Lacandona (*De Jong et al., 2000*).

El 12 de enero de 1978 el gobierno mexicano decretó la Reserva de la Biósfera Montes Azules (RBMA) en la Selva Lacandona, incluida por la Unesco en la Red Mundial de Reservas de la Biósfera y con una extensión de ~331,200 hectáreas. Con solo el 0.16 % de la superficie de México, se estima que la RBMA alberga el 20 % de las especies de plantas, el 30 % de las aves, el 27 % de los mamíferos y el 17 % de los peces dulceacuícolas nacionales (*SEMARNAP 2000; Carabias et al., 2015*) (**Figura 1.4**). Además, la RBMA alberga algunas de las últimas poblaciones sanas de especies emblemáticas y amenazadas como el jaguar (*Panthera onca*), el tapir (*Tapirus bairdii*) o la guacamaya roja (*Ara macao*) en México (*Medellín, 1994*).

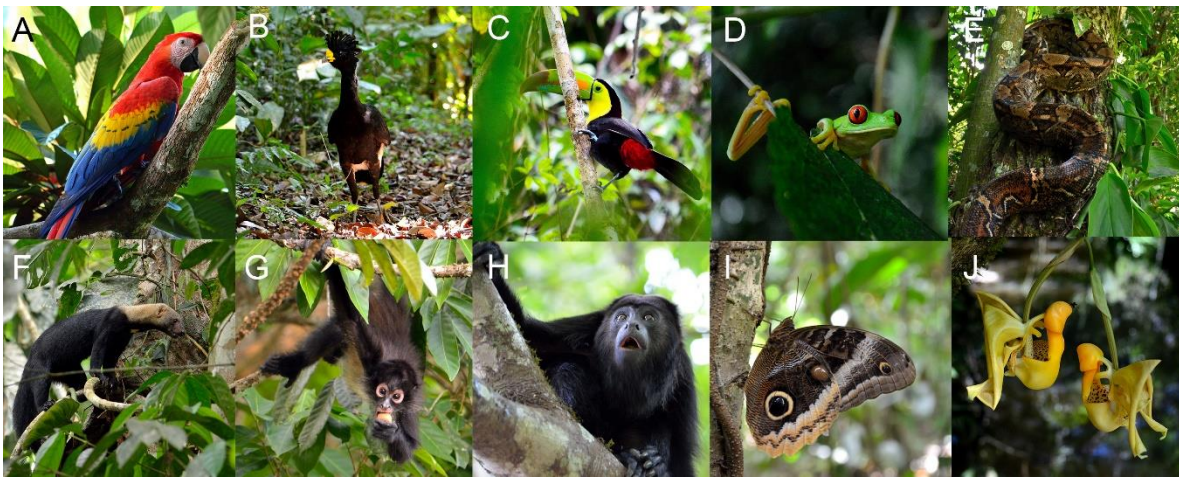


Figura 1.4. Muestra de la biodiversidad presente en la Reserva de la Biosfera Montes Azules localizada en la Selva Lacandona, uno de los últimos remanentes de selva alta bien conservada de México. (A) guacamaya roja (*Ara macao*); (B) hocofaisán (*Crax rubra*); (C) tucán real (*Ramphastos sulfuratus*); (D) rana arbórea de ojos rojos (*Agalychnis callidras*); (E) mazacuata (*Boa constrictor*); (F) cabeza de viejo (*Eira barbara*); (G) mono araña (*Ateles geoffroyi*); (H) saraguato (*Alouatta pigra*); (I) mariposa búho pálida (*Caligo telemonius memnon*); (J) orquídea *Coryanthes picturata*. Fotografías tomadas por Jaime Izquierdo-Palma.

Aplicaciones prácticas de la información proporcionada por las redes de interacción

El estudio de las redes de interacciones mutualistas proporciona a los ecólogos una información muy valiosa acerca de las comunidades ya que describen el papel que ejerce cada especie con el resto de las especies del otro nivel (es decir, qué conexiones se dan y con qué fuerza o intensidad). Por este motivo, resultan útiles para identificar las especies con una mayor importancia ecológica en sus ecosistemas, ya sea por la exclusividad de sus interacciones o por actuar como conectores (núcleos) en sus redes (*Olesen et al., 2008; Maglianesi et al., 2015; Dalsgaard et al., 2018; Rodríguez-Flores et al., 2019*). Mediante la simulación de extinciones de esas especies relevantes se puede intentar evaluar el efecto que puede producir su pérdida en la comunidad y las cascadas de extinciones que podrían conllevar (*Memmott et al., 2004; Rezende et al., 2007*). La simulación de extinciones proporciona a los investigadores información sobre la vulnerabilidad del sistema frente a la pérdida, aleatoria o dirigida, de las especies en una comunidad (*Saavedra et al., 2011*).

Todo este conocimiento profundo de la estructura y de los factores estructuradores subyacentes de la red de interacciones no solo tiene aplicaciones en el ámbito de la ecología (*Dáttilo & Rico-Gray, 2018*), sino que también tiene relevancia en la conservación, ya que la información generada mediante el análisis de las redes de interacción es útil para obtener una visión global del “estado de salud” del sistema, así como de su vulnerabilidad frente a perturbaciones antrópicas (*Saavedra et al., 2011*). Esta información también es útil para la gestión en áreas protegidas y para definir políticas de conservación de especies concretas o de sus áreas de distribución.

Objetivos

El objetivo general es el de entender cómo se estructura la red de interacciones entre los colibríes y las plantas que visitan en la comunidad de sotobosque de una selva húmeda mexicana ubicada en la Selva Lacandona.

Los objetivos específicos son:

1. Obtener un panorama general de las redes de polinización planta-ave a escala global a partir de una revisión bibliográfica, identificando los principales factores de estructuración y el papel de los enlaces prohibidos en las dinámicas espacio-temporales de las aves (*Capítulo 2*).
2. Entender el papel de los llamados “enlaces prohibidos” y la complementariedad fenotípica como factores estructuradores de la red de interacción de la zona de estudio y evaluar la relación entre la especialización morfológica de la comunidad de plantas con su grado de integración floral (*Capítulo 3*).
3. Entender la composición de las redes en el tiempo a partir del recambio de especies y de las principales morfologías de picos y flores, así como identificar los principales impulsores de cambio en la composición de las interacciones planta-colibrí en relación con las características de la tipología vegetal en la que se encuentran las comunidades (*Capítulo 4*).
4. Describir las interacciones ilegítimas entre plantas y colibríes y explorar los posibles desencadenantes del comportamiento de robo de néctar con relación a la morfología floral y la disponibilidad de recursos tróficos (*Capítulo 5*).
5. Sintetizar el conocimiento adquirido en este estudio y destacar sus aportaciones teóricas y sus implicaciones de conservación (*Capítulo 6*).

Métodos generales

Descripción del área de estudio

La totalidad del trabajo de campo se llevó a cabo en los senderos pertenecientes a la Estación de Conservación Chajul. La Estación se encuentra ubicada en la zona más septentrional de la Reserva de la Biosfera Montes Azules ($16^{\circ}06' N$; $90^{\circ}56' E$), dentro de la Selva Lacandona en el estado de Chiapas (México), y a escasos kilómetros (~ 6 km) de la frontera con Guatemala (**Figura 1.5**). El clima de la región es cálido y húmedo, pero estacional, presentando dos estaciones regidas por el régimen de lluvias. La precipitación anual promedio en Chajul es de unos 3,000 mm, el 70 % de los cuales se concentran durante los meses de junio a octubre. La breve estación seca tiene lugar entre los meses de febrero y abril recibiendo menos del 10 % del total del promedio de lluvia anual. La temperatura media anual es de $25^{\circ}C$, siendo febrero el mes más frío y mayo el más cálido, con una diferencia promedio menor a $5^{\circ}C$ entre los meses de invierno y los meses de verano (*Siebe et al., 1996*).

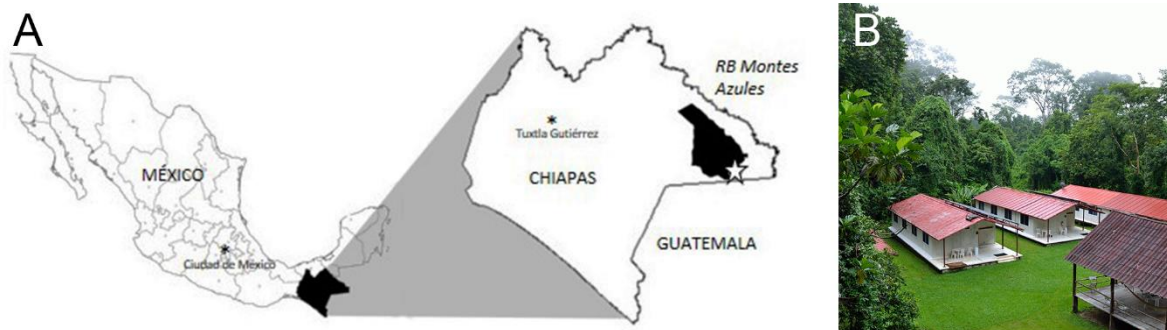


Figura 1.5. Localización del área de estudio (A) y Estación de Conservación Chajul. La zona de estudio se encuentra en los senderos pertenecientes a la Estación de Conservación Chajul, ubicada en la Reserva de la Biosfera Montes Azules en el estado de Chiapas de México. Fotografía tomada por Jaime Izquierdo-Palma.

La vegetación dominante es bosque tropical perennifolio (término equivalente a selva tropical húmeda) (*Rzedowski 1978*) presentando variabilidad en función de la proximidad a cuerpos de agua y las características del suelo (*Miranda & Hernández, 1963; Martínez et al., 1994; Carabias et al., 2015*) (**Figura 1.6**). Las zonas más planas y bajas (~ 150 m s. n. m.) presentan un mosaico de vegetación compuesto principalmente por selva alta, selva

inundable, vegetación asociada a cuerpos de agua y acahuales (Warman & Cambie, 2000). En las zonas de selva alta, los árboles suelen superar los 50 metros como *Licania platypus* (Chrysobalanaceae), *Brosimum alicastrum* (Moraceae), *Ceiba pentandra* (Malvaceae) y *Swietenia macrophylla* (Meliaceae). En este tipo de comunidades abundan las especies trepadoras grandes y robustas de la familia de las Araceae (por ejemplo, *Philodendron* spp.), mientras que el sotobosque suele ser muy umbrío, compuesto por árboles jóvenes, helechos y especies herbáceas familias como Costaceae, Heliconiaceae y Marantaceae.

La selva inundable se trata de zonas donde la vegetación suele mantenerse inundada durante semanas o meses. En este hábitat suelen encontrarse árboles con adaptaciones a las inundaciones temporales como *Bravaisa integerrima* (Acanthaceae) y *Pachira acuatica* (Bombacaceae), palmas del género *Bactris* y grandes zonas de sotobosque cubierto de helechos. Cerca de ríos y arroyos suelen encontrarse árboles de la familia Fabaceae, como *Inga vera* y *Erythrina folkersii*, y zonas cubiertas por *Malvaviscus arboreus* (Malvaceae). En las orillas suelen encontrarse gramíneas y parches de vegetación semiacuática como *Hymenocallis littoralis* (Amaryllidaceae).

Cerca de la Estación de Conservación Chajul, donde el impacto humano ha sido más intenso en épocas recientes, se encuentran grandes acahuales como resultado del abandono de campos de cultivo y actualmente en proceso de regeneración. En estos lugares donde la luz solar llega hasta el estrato herbáceo, suelen encontrarse numerosas plantas herbáceas ruderales, así como algunas especies de *Heliconia* heliófilas (por ejemplo, *Heliconia latispatha*, *H. collinsiana* y *H. wagneriana*). En los acahuales también se pueden encontrar algunos árboles dispersos de especies oportunistas como *Schizolobium parahyba* (Fabaceae) y *Cecropia obtusifolia* (Urticaceae). En la zona de bosque secundario se encuentran numerosas especies vegetales con diferentes usos para el ser humano (por ejemplo, frutos, madera o látex). Entre estas especies se encuentran los árboles *Mammea americana* (Calophyllaceae), *Quararibea funebris* (Malvaceae), *Theobroma cacao* (Malvaceae) y *Manilkara zapota* (Apocynaceae) (Warman & Cambie, 2000).

Existen zonas dentro de la selva con una vegetación radicalmente distinta y de tipo sabanoide, ubicada en lomeríos bajos y a una altitud máxima de 230 m s. n. m. (Miranda & Hernández, 1963; Carabias et al., 2015; Warman & Cambie, 2000) (Figura 1.6). En estos

lugares los árboles y arbustos presentan una baja estatura (no superando los 15 m), y bajas densidades. La composición de las especies arbóreas no son completamente distintas a la del resto del área de estudio pero sí que se encuentra una mayor representación de especies como *Bursera simaruba* (Burseraceae), *Terminalia amazonia* (Combretaceae) y *Dialium guianense* (Fabaceae). El sotobosque de esta comunidad es muy característico ya que se encuentra prácticamente cubierto de *Scleria melaleuca* (Cyperaceae) —dándole la apariencia de una sabana—, selaginelas y abundantes ejemplares de *Androlepis skinneri* (una especie de bromelia terrestre de grandes dimensiones). Debido a la baja altura de la vegetación, la luz solar penetra en todos los niveles por lo que existe una abundante y diversa comunidad de plantas epífitas con adaptaciones xerófitas, como la presencia pseudobulbos y hojas carnosas o recubiertas de una densa capa de tricomas. Representantes de esta comunidad son las orquídeas de pequeño tamaño como *Acianthera* spp. y varias especies de bromelias del género *Tillandsia*.

Por otra parte, existen varios puntos cubiertos por el helecho petatilla (*Pteridium aquilinum*), formando parches monoespecíficos que puede llegar a abarcar algunas hectáreas de extensión. Es probable que la mala calidad de suelo (suelos ácidos y con poca capacidad de drenaje y retención agua) sea un elemento clave en las diferencias en la composición y estructura de especies observadas en esta comunidad con respecto al resto del área de estudio (Siebe et al., 1996). Existe una controversia de si estas diferencias en la calidad del suelo sean de origen natural o son consecuencia de un impacto humano en épocas muy antiguas, ya que en esta zona se han encontrado abundantes restos de cerámicas que datan del periodo maya preclásico (2.600 a.C.-300 d.C.) (Meave del Castillo 1990). Es probable que el impacto antrópico fuese tan intenso que sus efectos siguen presentes hoy día (Arasa-Gisbert et al., 2021). Una deforestación masiva debido a asentamientos humanos prolongados, junto con la erosión del suelo debido a las constantes lluvias, pudieron ser las causas de la pérdida de calidad de suelo, y que dio como resultado la comunidad de vegetación tipo sabanoide que se observa en la actualidad (Siebe et al., 1996).



Figura 1.6. Principales comunidades vegetales presentes en los senderos del área de estudio. (A) selva alta con sotobosque denso; (B) selva alta con sotobosque bajo; (C) selva inundable; (D) vegetación riparia de arroyos; (E) vegetación riparia de las orillas del río Lacantún; (F) acahual; (G) vegetación sabanoide de zonas bajas; (H) vegetación sabanoide de zonas altas. Fotografías tomadas por Jaime Izquierdo-Palma.

La toma de los datos de esta tesis se llevó a cabo a lo largo de seis senderos de la Estación de Conservación Chajul, abarcando una longitud total de 6,700 m y 2.5 m a ambos lados (*Warman & Cambie, 2000*). Como el estudio se basó en la comunidad de plantas y colibríes del sotobosque, se fijó una altura máxima de cinco metros de altura para la identificación de las especies y sus interacciones. El estudio de comunidades de estratos más elevados requiere otra logística, como el uso de plataformas o equipos de escalada (*Nadkarni & Matelson, 1989*). En total se muestrearon cinco senderos en el mosaico de vegetación de selva, sumando un total de 6,000 m y una superficie de 150,000 m². Además, se muestreó un sendero de 700 m en la comunidad de vegetación sabanoide, abarcando una superficie total de 3,500 m². La diferencia en la superficie de área muestreada entre ambas comunidades se debe al número y longitud de senderos que pasan por ambas comunidades y a su relativa representación en la zona de estudio (*Warman & Cambie, 2000*).

Estudio de las interacciones

Con el objetivo de determinar qué flores visitan los colibríes y con qué frecuencia, se realizó un estudio de las interacciones a intervalos mensuales durante un periodo de dos años, desde enero del 2018 a enero del 2020. Unos días antes de llevar a cabo el registro de las interacciones, se recorrían todos los senderos con el objetivo de identificar todas las especies de plantas en floración, contar sus flores y seleccionar los individuos/parches florales donde posteriormente se llevarían a cabo los registros. Paralelamente se identificaban a todos los colibríes observados en los senderos durante estos recorridos.

Los registros de las interacciones empezaban sobre las 7:00 AM y acababan a las 11:30 AM. Esta franja horaria se determinó a partir de observaciones preliminares con el objetivo de abarcar la franja horaria de mayor actividad de forrajeo de los colibríes. Los registros se llevaron a cabo mediante el uso de cámaras de video y a partir de observaciones focales. Para los registros mediante el uso de cámaras de grabación se utilizaron cinco cámaras de video (GoPro Hero5) fijadas a monopies y cintas elásticas. Todo el conjunto se colocaba mediante cinchos de plástico en alguna rama, liana o hoja cercana al parche floral cercanos a la planta en la cual se llevarían a cabo los registros (**Figura 1.7**). Debido a la disponibilidad de dos baterías y una tarjeta microSD de 30 gigabytes por cámara se pudo realizar dos sesiones de grabación, de unos 90 minutos por parche, en una sola mañana. Cuando los parches florales se encontraban demasiado lejos de la Estación para hacer el cambio de baterías se conectaba una batería portátil de 20,000 mAh (ADATA) a la cámara.

En algunas ocasiones —como la presencia de grandes parches florales, la falta de soportes donde colocar la cámara o la ubicación complicada de la planta, como las epífitas a cierta altura— hizo que los registros mediante el uso de videocámaras no fuesen posibles. En esos casos los registros se realizaron a partir de la observación directa. En los registros focales el observador se colocaba a una distancia prudencial de la planta para no afectar el comportamiento natural de los colibríes (3-5 m) y, mediante el uso de unos binoculares (Nikon 10 × 42), se identificaban todas las visitas de los colibríes al parche floral.

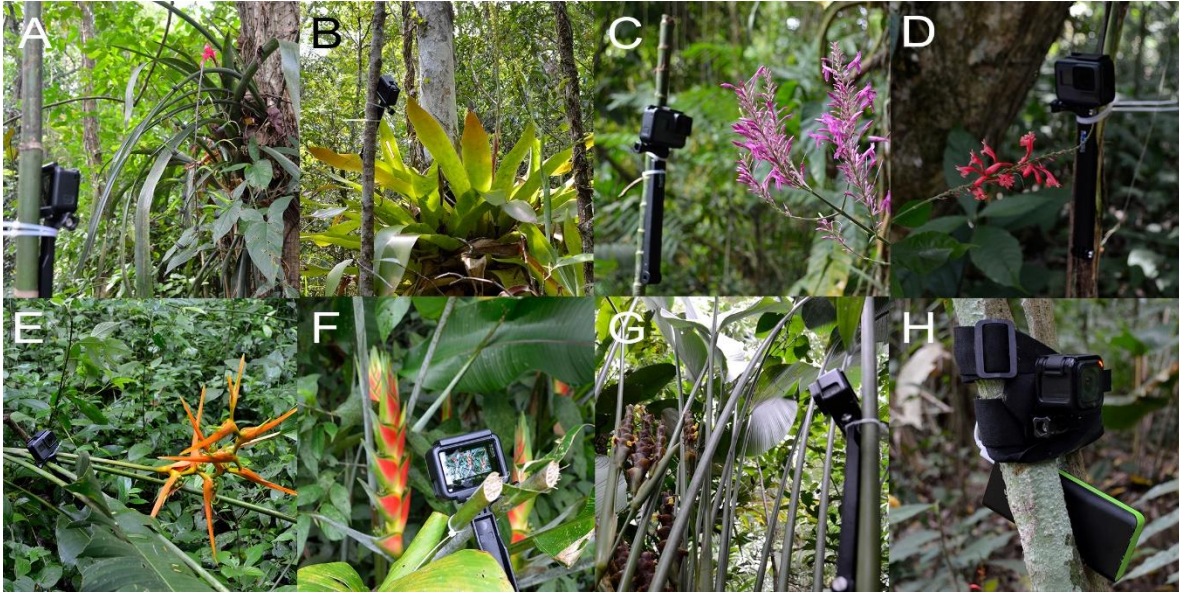


Figura 1.7. Colocación de las cámaras de video GoPro (Hero5) para el registro de las interacciones planta-colibrí. (A-D) Colocación de las cámaras en troncos o tallos de palmeras delgadas cercanos a la planta de estudio: (A) *Billbergia viridiflora*; (B) *Androlepis skinneri*; (C) *Odontonema callystachium*; (D) *Odontonema tubaeforme*. (E-G) Fijación de las cámaras en peciolos cercanos a las inflorescencias: (E) *Heliconia latispatha*; (F) *Heliconia wagneriana*; (G) *Calathea lutea*. (H) Cámara fijada a una liana a partir de una cinta elástica y conectada a una batería recargable portátil. Fotografías tomadas por Jaume Izquierdo-Palma.

Estudios previos han reportado el efecto directo del esfuerzo de muestreo en los patrones y procesos estructurales detectados en la red analizada. En este sentido, se requiere un mínimo de horas para estabilizar el número de conexiones por especie y para la estimación de los parámetros de red (*Vizentin-Bugoni et al., 2016*). Por este motivo, nunca se registraron menos de ocho horas por especie de planta. Durante cada registro de las interacciones se contaron el número de visitas y el tiempo de cada una. Cada visita constó desde del momento que un colibrí probó la primera flor hasta que abandonó la planta/parche floral. Por otra parte, se anotaron otras variables como el número de flores probadas por visita, la presencia de comportamientos agonísticos entre colibríes, el tipo de estrategia de forrajeo (territorial o rutero) y el tipo de visita (legítima o ilegítima). En las visitas legítimas el colibrí está actuando como polinizador potencial de la planta, accediendo a las flores por la entrada natural y contactando con las estructuras reproductivas de la planta (es decir, anteras y estigma). Por este motivo, para el diseño de la red de interacciones mutualistas, solo se tuvieron en cuenta las visitas legítimas. Por el contrario, en las visitas ilegítimas el colibrí está actuando

principalmente como ladrón o robador de néctar, alcanzando el néctar a partir de perforaciones en la base de la flor o por la abertura natural pero sin tocar los órganos reproductores de la planta (por ejemplo, flores grandes adaptadas a polinización mediante murciélagos) (ver revisión en *Maloof & Inouye, 2000*). El tema de visitas ilegítimas se tratará detalladamente en el *Capítulo 5*.

Toma de medidas florales y de néctar

Las flores tienen ciertos rasgos que permiten o limitan el acceso de ciertos organismos al néctar floral (*Wolf et al., 1976; Stiles 1995*). Entre los rasgos florales decisivos en el acceso de los colibríes al néctar floral se encuentran la longitud y curvatura de la corola. Estos dos rasgos florales pueden actuar como barreras físicas en el caso de discordancia morfológica entre la flor y el pico del colibrí, evitando ciertas interacciones y actuando como enlaces prohibidos. Por el contrario, la complementariedad morfológica permite un acceso exclusivo al néctar por parte de una o pocas especies. Ambos factores tienen un importante papel como estructurador de sus comunidades, especialmente en aquellas con organismos especializados morfológicamente (*Maglianesi et al., 2014*).

Con el objetivo de abarcar la máxima heterogeneidad en las medidas florales de cada especie, se seleccionaron un mínimo de 10 flores por especie vegetal de un mínimo de dos plantas ubicadas en zonas diferentes de los senderos. Del conjunto de medidas florales se extrajo el valor promedio por especie.

Las mediciones de las flores se hicieron a partir de la longitud de corola efectiva, es decir, desde la distancia del nectario hasta la parte más distal de la corola que toca la cabeza del colibrí. Esta medida es la que actúa como barrera para el colibrí en el momento de alcanzar el néctar. En la mayoría de las especies registradas, la longitud de la corola total coincidió con la longitud de la corola total (*Wolf et al., 1976*) (**Figura 1.8**). Las mediciones de longitud se realizaron empleando un calibre (vernier) (error: 0.1 mm) y sobre un papel milimétrico (**Figura 1.8**).

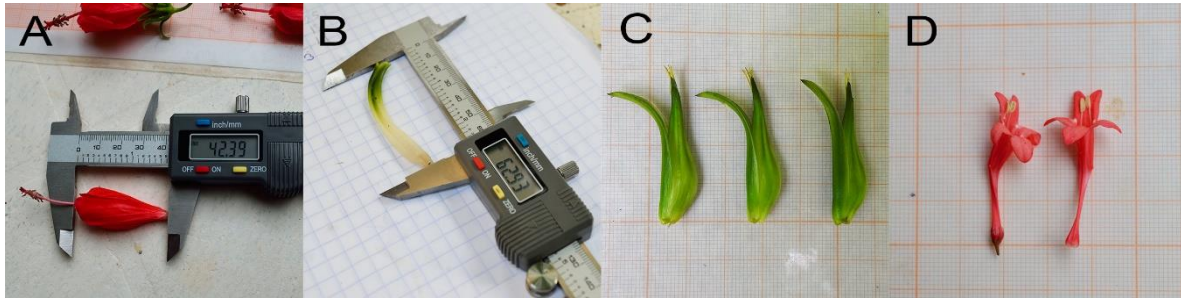


Figura 1.8. Medición de la longitud de la corola mediante un calibre digital (A, B) y colocación sobre papel milimétrico para su posterior medición de la curvatura (C, D). (A) *Malvaviscus arboreus*; (B) *Heliconia wagneriana*; (C) *Heliconia latispatha*; (D) *Odontonema tubaeforme*. Fotografías tomadas por Jaume Izquierdo-Palma.

Adicionalmente, se tomaron medidas de la longitud máxima de los estambres y la longitud del estilo ya que estas estructuras reproductivas de la planta son las responsables de la colocación del polen en el cuerpo del colibrí y de su recepción. Los grados de curvatura de la corola de cada especie se calcularon a partir de fotografías laterales de las flores en el área de estudio mediante el programa de análisis de imágenes ImageJ (Stiles 1995; Schneider et al., 2012; Rico-Guevara & Araya-Salas, 2015) (Figura 1.9).

Para evaluar cómo las flores recompensan a sus visitantes florales se tomaron mediciones del volumen y de la concentración del néctar. Durante la tarde anterior a la apertura de las flores, se cubrieron los botones florales con bolsas tul cerradas mediante un hilo de algodón (tamaño de malla de 1 mm) (Figura 1.10) para estimar el néctar acumulado potencial de la planta, al excluir a los colibríes y otros organismos consumidores de néctar. A la mañana siguiente, se extrajo el néctar mediante el uso de capilares calibrados (5 μ L), y el líquido extraído en el capilar se midió con un calibre digital (error: 0.1 mm) (Figura 1.10).

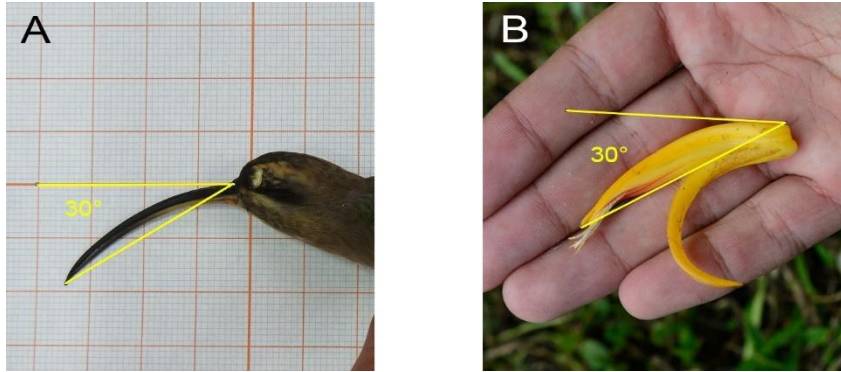


Figura 1.9. Protocolo de toma de medidas de la curvatura del pico de los colibríes y la corola de las flores para el estudio de la complementariedad morfológica. Para medir la curvatura del pico y la corola se toman fotografías, preferentemente sobre papel milimetrado, y luego se calcula el ángulo a partir de un software de análisis de imágenes. En ambos casos, (A) *Phaethornis striigularis* y (B) *Heliconia collinsiana*, el ángulo de curvatura es de 30 grados. Fotografías tomadas por Jaume Izquierdo-Palma.

Considerando la longitud que abarca el néctar en el capilar, en relación con la longitud que abarca el microlitro en el capilar, se pudo obtener el volumen de néctar de la flor. La concentración de azúcares (porcentaje de sacarosa) se midió colocando una gota de néctar en el sensor de un refractómetro portátil (rango de concentración 0–32 grados Brix ($^{\circ}\text{Bx}$); Atago, Tokyo, Japan) (Dafni 1992) (Figura 1.10). Todas las mediciones de néctar se hicieron en campo y antes de las 9 AM para minimizar pérdidas por evaporación.



Figura 1.10. Materiales (A) y diferentes fases del protocolo de medición del néctar floral (B-D). (A) Materiales para la extracción y medición del néctar floral (en sentido horario): tubos capilares (izquierda), bolsas de tul, refractómetro portátil y calibre digital. (B) Inflorescencia de *Justicia aurea* embolsada, en este caso solo se extraerá néctar a las flores abiertas ese mismo día. (C) Flores de *Heliconia aurantiaca* embolsadas de forma individual. (D) Extracción de néctar por capilaridad en *Costus scaber*. Fotografías tomadas por Jaume Izquierdo-Palma.

Toma de medidas de los picos de los colibríes

Con el objetivo de comparar las morfologías florales con la de los picos de los colibríes, se tomaron las mismas medidas de longitud y curvatura en los picos de las especies de colibríes presentes en el área de estudio. Todas las mediciones se llevaron a cabo en ejemplares disecados procedentes de la colección del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (MZFC, UNAM) ya que no se llevaron capturas de ejemplares dentro de RBMA.

La morfología del pico se caracterizó a partir de la longitud del culmen expuesto y de su curvatura. Todas las medidas se tomaron en ejemplares en buen estado de conservación y sin anomalías en la forma del pico. En algunas especies con pocos individuos se completaron las medidas a partir de datos de otros estudios (*Rodríguez-Flores et al., 2019* y referencias adjuntas). En ambas mediciones se utilizó el mismo protocolo utilizado en la medición de la longitud y curvatura de las flores (*Stiles 1995; Schneider et al., 2012; Rico-Guevara & Araya-Salas, 2015*). Sin embargo, a las mediciones de longitud de pico tomadas se les añadió 1/3 al valor obtenido debido a que los colibríes pueden prolongar la lengua esa proporción para alcanzar el néctar (*Vizentin-Bugoni et al., 2014*). Finalmente, se obtuvieron datos del peso de los ejemplares (g) a partir de la información que constaban en sus etiquetas, pues la masa corporal es un indicador de las necesidades energéticas y del comportamiento agonístico (*Rodríguez-Flores & Arizmendi, 2016*).

En los *Capítulos 3, 4 y 5* se dará una información más detallada sobre la metodología empleada en cada caso y de los métodos estadísticos utilizados para responder a los objetivos y cuestiones planteadas.

Esquema de la tesis

Entender cómo se estructuran las redes ecológicas en el tiempo y el espacio se ha convertido en uno de los temas principales en ecología y en biología de la conservación. El estudio de las comunidades de los colibríes y las plantas que visitan mediante la aproximación de redes de interacción ha sido de vital importancia para obtener una visión más amplia sobre el papel que desempeña cada especie en sus ecosistemas y la vulnerabilidad de sus comunidades frente a perturbaciones (por ejemplo, pérdida del hábitat). Sin embargo, los estudios exhaustivos sobre redes de interacción mutualistas planta-colibrí en comunidades de selva tropical húmeda siguen siendo escasos y, hasta la fecha, inexistentes en la comunidad de sotobosque de la Selva Lacandona. La presente tesis tiene como objetivos abordar desde diferentes perspectivas de qué forma se organizan las redes de interacciones planta-colibrí en la Selva Lacandona.

El *Capítulo 2* analiza las redes de interacción mutualista planta-ave con un enfoque principal en las redes planta-colibrí sintetizando el conocimiento existente sobre la estructuración de las redes de polinización planta-ave, dando el contexto de los temas que se tratarán en los siguientes capítulos.

Debido a la elevada especialización morfológica de las comunidades de sotobosque de la selva el *Capítulo 3* analiza cómo los rasgos florales y la morfología de picos pueden estructurar la red creando módulos en función de sus grados de especialización recíprocas y como consecuencia de “enlaces prohibidos” debido a la falta de correspondencia morfológica entre rasgos. En ese capítulo también se analiza cómo la especialización de las plantas con sus visitantes puede tener repercusiones directas en su integración floral (es decir, patrones de variación y covariación entre rasgos florales), un nuevo enfoque en el estudio de las redes de interacción planta-colibrí.

Las redes de interacción ecológicas suelen tratarse como entidades estáticas, sin embargo, las especies presentes en un momento pueden diferir en función de la fenología de floración de las plantas y de las dinámicas espacio-temporales de los colibríes. El *Capítulo 4* analiza las redes de interacción mensuales a lo largo de un año en cuanto al recambio de especies y las morfologías florales, el recambio de las interacciones, los factores promotores

(*drivers* en inglés) de las interacciones planta-colibrí y el efecto de las visitas ilegítimas en las métricas de las redes.

A pesar de que el comportamiento de robo de néctar por colibríes ha sido ampliamente registrado, existen pocos estudios exhaustivos que incluyan las visitas ilegítimas en el contexto de sus redes de interacción (es decir, usualmente se tratan como relaciones entre pares de especies). El *Capítulo 5* detalla las interacciones ilegítimas registradas y aporta claves sobre las causas detrás del robo de néctar, principalmente asociadas a la morfología floral y a la disponibilidad de recursos tróficos compatibles según la morfología de pico del colibrí. Las visitas ilegítimas se han tratado tradicionalmente como una forma de forrajeo oportunista, sin embargo, en este capítulo se aborda la posibilidad de que surja como consecuencia de una explotación de recursos tróficos alternativos en condiciones de escasez de flores accesibles legítimamente.

En el *Capítulo 6* se discuten todos los resultados de los capítulos anteriores y señalan las implicaciones empíricas, teóricas y de conservación más relevantes. Además, se discuten las limitaciones relacionadas con la metodología utilizada y se aportan nuevas vías de investigación de cara a futuros estudios.

Capítulo 2

Redes de polinización planta-ave, con especial referencia a las redes de interacción planta-colibrí

Jaume Izquierdo-Palma, María del Coro Arizmendi, Carlos Lara y Juan Francisco Ornelas

Resumen

Las aves son importantes vectores de polen en la mayoría de los ecosistemas de zonas tropicales y subtropicales. Debido a que la dieta nectarívora ha aparecido de forma independiente en diferentes grupos de aves, los grados de especialización, así como las estrategias de obtención de ese recurso trófico, son muy variables. A pesar de que muchas familias de aves tienen representantes que visitan flores de forma más o menos regular, tres familias se han especializado en la nectarívora: los colibríes (Trochilidae), los nectarínidos (Nectariniidae) y los melifágidos (Meliphagidae). Las flores en las que las aves son sus principales polinizadores presentan una convergencia de caracteres encaminadas a la atracción, recompensa y colocación precisa del polen en sus visitantes florales, presentando el síndrome floral de ornitofilia. Las redes de interacciones entre plantas y sus polinizadores son muy dinámicas en el tiempo y el espacio en cuanto a la composición de especies de ambos niveles. La estructuración de estas redes a lo largo del tiempo está condicionada por factores que pueden actuar de forma aislada o en sinergia, y que permiten o previenen ciertas interacciones; a estos últimos se los denomina “enlaces prohibidos”. Estos factores que afectan a la estructura de la red son diversos y se encuentran relacionados principalmente con la complementariedad fenotípica, la fenología, la filogenia de las especies interactuantes, y con los comportamientos de forrajeo y agonísticos de las aves. A diferencia de otras redes de polinización que incluyen invertebrados, la abundancia relativa de las especies no parece ser un conductor clave en las interacciones planta-ave. La importancia de cada uno de estos factores puede ser variable en el tiempo en función del grado de especialización y de las especies presentes en la comunidad.

Aves como organismos polinizadores y su importancia relativa frente a otros grupos

La radiación evolutiva que han experimentado las angiospermas ha sido en gran medida debido a las relaciones que han establecido con diferentes grupos de animales (*Van der Niet & Johnson, 2012; Van der Kooi & Ollerton, 2020*) En las relaciones que establecen para su polinización, las plantas actúan como productoras primarias y los animales como un

subconjunto especial de consumidores primarios que se alimentan de néctar y/o polen, y donde ambas especies interactuantes experimentan un efecto positivo neto (*Bronstein 2001*).

El uso de polinizadores como mecanismo de transporte activo y direccional de los gametos masculinos ha optimizado la producción de polen en aquellas angiospermas con polinización biótica y limitado fenómenos de depresión por endogamia en especies de plantas autoincompatibles (es decir, aquellas incapaces de producir semillas viables por autopolinización) (*Stebbins 1970; Wolowski et al., 2013; Serrano-Serrano et al., 2017*). En contrapartida, las plantas generaron un nuevo nicho ecológico para un grupo de fauna especializada, los polinizadores, los cuales son generalmente recompensados por recursos energéticos, principalmente néctar floral. Por esto, las interacciones entre las plantas y los animales que las polinizan forman complejas redes de interdependencias que constituyen una parte importante de la arquitectura de la biodiversidad (*Bascompte & Jordano, 2013*).

Mientras que la gran mayoría de los grupos de polinizadores de las angiospermas son invertebrados, algunos grupos de vertebrados se han convertido en excelentes polinizadores, con algunas ventajas comparados con los invertebrados (*Stiles 1978; Serrano-Serrano et al., 2017*). Entre los polinizadores vertebrados más eficientes se encuentran las aves, usualmente denominadas aves nectarívoras, por el hecho de consumir néctar floral durante sus visitas a las flores. La polinización mediada por aves es común en regiones tropicales y subtropicales, aparentemente por el hecho de disponer de flores durante todo el año debido a la baja severidad climática. Por el contrario, se encuentra ausente o de forma ocasional en regiones donde la vegetación queda sometida a largos procesos de inactividad, como ocurre en Europa y en las regiones más septentrionales de América y Asia (*Cronk & Ojeda, 2008; Zanata et al., 2017*). Debido a la dependencia de estas aves a sus recursos florales, el número de especies y su abundancia dependerá en gran medida de la disponibilidad continua y predecible de néctar en el área en la que se encuentran (*Abrahamczyk & Kessler, 2010*).

Las aves poseen atributos como la endotermia, gran agudeza visual y capacidad de vuelo de largas distancias, que las hacen excelentes vectores de polen, especialmente durante las primeras horas posteriores a la salida del sol o durante eventos de frío o lluvia, cuando los polinizadores invertebrados se encuentran inactivos. También pueden actuar como importantes polinizadores complementarios en zonas donde los insectos se encuentran en

bajas densidades como en alta montaña, ambientes áridos, islas distantes de tierra firme (donde la colonización por insectos es pobre) y en plantas con floración invernal (*Stiles 1981; Kunitake et al., 2004; Micheneau et al., 2006; Cronk & Ojeda, 2008; Dalsgaard et al., 2009*).

Las aves nectarívoras presentan una gran diversidad funcional debido a su variedad de tamaños y morfologías de picos, masas corporales, y comportamientos de forrajeo y agonísticos (*Zanata et al., 2017; Rodríguez-Flores et al., 2019*). Esta diversidad funcional permite una segregación de nicho y una estructuración de las redes de interacción dentro de una misma comunidad. La segregación de nicho consiste en que las especies de aves nectarívoras no traslapan completamente sus fuentes de alimentación, por lo que no todas las flores son visitadas por las mismas especies de aves, disminuyendo la competencia por las flores y promoviendo la coexistencia de distintas especies a pesar de compartir el mismo recurso trófico, el néctar floral (*Rodríguez-Flores & Stiles, 2005; Maglianesi et al., 2014, 2015; Rodríguez-Flores & Arizmendi, 2016; Maruyama et al., 2018*). Existe una mayor tendencia a la especialización en las redes mutualistas planta-ave en los trópicos que en las regiones subtropicales o templadas. En otras palabras, las especies que ocurren alrededor del ecuador tienden a tener nichos de alimentación individuales más finamente compactados que las especies que ocurren en latitudes más altas (*Dalsgaard et al., 2011; Schleuning et al., 2012*)

Sin embargo, existen costos para las plantas que dependen de las aves para su polinización. El mayor costo se debe a las elevadas necesidades energéticas de las aves. Debido a su mayor masa comparada a los insectos, y su elevado metabolismo basal, las aves requieren un aporte continuo y abundante de néctar floral. En consecuencia, para su polinización, las plantas especializadas en aves para llevar a cabo su polinización (es decir, las especies ornitófilas), invierten más energía en la producción de néctar y en elementos estructurales de protección del androceo y gineceo que las plantas polinizadas por insectos (*Stiles 1978; Cronk & Ojeda, 2008*). Aparentemente, por esta razón las plantas ornitófilas son más comunes en zonas productivas (por ejemplo, zonas arbustivas tropicales y subtropicales, bosques templados abiertos o comunidades ribereñas) donde los factores abióticos como la luz, temperatura y nutrientes no son limitantes, o al menos de forma constante (*Stiles 1981; Zanata et al., 2017*).

Principales grupos de aves nectarívoras y sus grados de especialización

Numerosas aves visitan flores de forma habitual buscando alimento, principalmente insectos y, de forma secundaria, toman néctar si se encuentra disponible. La visita a flores ha sido reportada en más de 50 familias de aves. Sin embargo, solo tres familias se han especializado en alimentarse de néctar: en el Continente Americano los colibríes (Apodiformes, Trochilidae, ~ 360 especies) y en Asia, África y Oceanía los nectarínidos (Passeriformes, Nectariniidae, ~150 especies) y melifágidos (Passeriformes, Meliphagidae, ~200 especies) (Rocca & Szirmai, 2010; Zanata et al., 2017; del Hoyo et al., 2018). Las especializaciones a la dieta nectarívora han evolucionado de manera convergente en estas tres familias, presentando picos largos y/o curvos, una punta de la lengua acanalada extensible más allá de la longitud del pico, y un tamaño pequeño en comparación con sus parientes no nectarívoros (Stiles 1981; Cronk & Ojeda, 2008; Fleming & Muchhala, 2008).

Los colibríes se encuentran desde Alaska hasta el archipiélago de Tierra del Fuego, con la mayor diversidad localizada en la sección norteña de la cordillera de los Andes. La familia tiene nueve clados conocidos como Topacios; Ermitaños, Mangos, Brillantes, Coquetas, Gemas de Montaña, Abejas, Esmeraldas y Patagona, este último clado formado por solo una especie, *Patagona gigas* (McGuire et al., 2009, 2014) (**Figura 2.1**). Son las aves con una mayor especialización física y fisiológica a la dieta nectarívora, y las únicas que acceden generalmente a sus flores volando (**Figura 2.2**), siendo los principales vertebrados polinizadores en los Neotrópicos (del Hoyo et al., 2018; Rodríguez-Flores et al., 2019; Gill et al., 2021). Se han estimado que, a lo largo de toda su área de distribución, ~ 7.000 angiospermas de 404 géneros pertenecientes a 60 familias, dependen de los colibríes para su polinización, y en muchas otras especies, los colibríes se comportan como polinizadores secundarios, junto a otros visitantes florales (Abrahamczyk & Kessler, 2015).

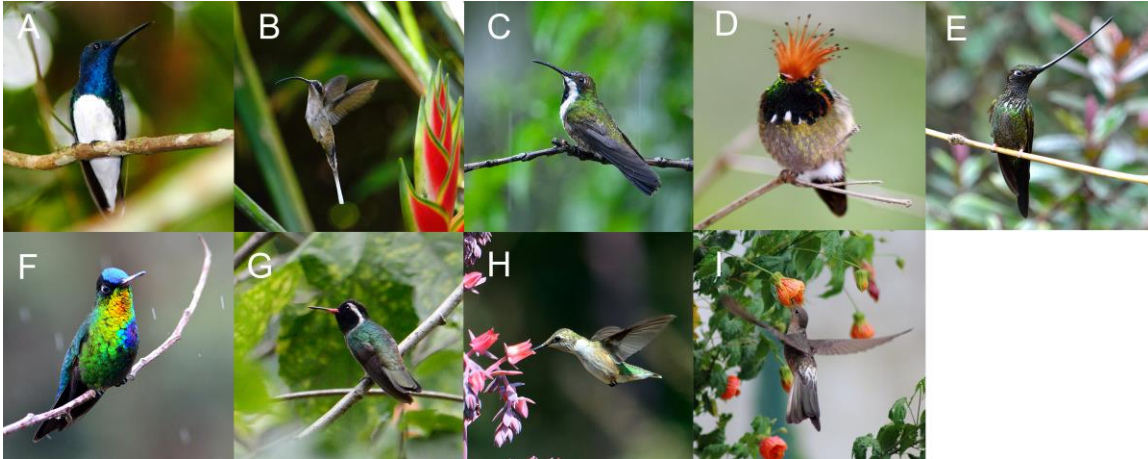


Figura 2.1. Representantes de los nueve clados de colibríes: (A) *Florisuga mellivora* (Topacios); (B) *Phaethornis longirostris* (Ermitaños); (C) *Anthracothorax nigricollis* (Mangos); (D) *Lophornis delattrei* (Coquetas); (E) *Ensifera ensifera* (Brillantes); (F) *Panterpe insignis* (Gemas de montaña); (G) *Basilinna leucotis* (Esmeraldas); *Archilochus colubris* (Abejas); (I) *Patagonas gigas* (Patagona). Fotografías tomadas por Jaime Izquierdo-Palma.

A pesar de que su dieta está basada principalmente en néctar, también consumen insectos y arañas de forma regular como aporte de proteínas (Remsen et al., 1986; Stiles 1995). Características morfológicas y fisiológicas diferenciales entre cada una de las especies, incluso a nivel de clado, aparentemente desempeñan mecanismos importantes en la segregación de nicho y en la estructuración de sus comunidades (Rodríguez-Flores et al., 2019).

Por otra parte, los nectarínidos son el segundo grupo más especializado, con una distribución más amplia, encontrándose en África, Asia y Oceanía (Zanata et al., 2017; Gill et al., 2021). Se alimentan principalmente perchados pero en algunas especies es común alimentarse al vuelo (Janeček et al., 2011; Wester 2013). De hecho, esta familia presenta un fuerte gradiente de especialización, desde aquellas especies altamente dependientes de néctar, con morfologías semejantes a la de los colibríes, desempeñando un papel importante en la polinización de algunos géneros de plantas, a otras principalmente insectívoras (Wester 2013; del Hoyo et al., 2018).

Los melifágidos se distribuyen principalmente en Oceanía, con algunas especies asiáticas (Zanata et al., 2017; del Hoyo et al., 2018; Gill et al., 2021). Son la familia menos especializada a la dieta nectarívora, con tamaños más grandes al resto de grupos mencionados

y picos relativamente robustos y rectos. Su dieta la complementan con abundantes insectos y otros vegetales. No obstante, son importantes polinizadores en Australia y Nueva Zelanda de algunas especies de plantas pertenecientes a las familias Myrtaceae y Proteaceae, especialmente en zonas donde la rigurosidad climática no permite una abundancia y/o diversidad de insectos polinizadores (Ford *et al.*, 1979).

Existen otras familias de aves con representantes nectarívoros y que desempeñan un papel importante en la polinización de algunas especies de plantas (Rocca & Szirmai, 2010). Entre estos clados se encuentran, en América tropical, a las calandrias (Icteridae), reinitas (Coerebidae), tángaras y piquichuecos (Thraupidae) (**Figura 2.2**); los mieleros hawaianos (Fringillidae); las aves azucareras (Promeropidae) en el sur de África, los anteojitos (Zosteropidae) en África y Asia; o los loris (Loriinae) y dicéidos (Dicaeidae) en Oceanía y el Sudeste Asiático. En Europa continental solo se ha encontrado una especie de planta con características ornitófilas (*Anagrys foetida*); en las islas Canarias, la polinización por aves es más frecuente y, en ambos casos, sus polinizadores son principalmente aves del género Sylviidae y Phylloscopidae (Ortega-Olivencia *et al.*, 2005; Ollerton *et al.*, 2009).



Figura 2.2. Representantes de familias de aves del continente americano con diferentes grados de dependencia a la dieta nectarívora. (A) *Archilochus colubris* (Trochilidae); (B) *Cassicus melanicterus* (Icteridae); (C) *Icterus pustulatus* (Icteridae); (D) *Coereba flaveola* (Coerebidae); (E) *Diglossa baritula* (Thraupidae). Estos grupos incluyen especies nectarívoras especialistas (A, D, F), oportunistas (B, C), e incluso especies con adaptaciones morfológicas al robo de néctar (D, F). Fotografías tomadas por Jaime Izquierdo-Palma.

El caso especial de los robadores y ladrones de néctar

No todas las aves que consumen néctar se comportan como polinizadores. Algunas aves, las llamadas ladronas o robadoras de néctar, obtienen el néctar sin tocar los órganos reproductivos de las flores (anteras y estigma) durante sus visitas y, por lo tanto, sin actuar como vectores de transferencia de polen (Maloof & Inouye, 2000; Arizmendi 2001). Los

ladrones generalmente lo obtienen dañando el tejido, usualmente haciendo pequeñas incisiones en la base de la corola, especialmente en flores con corolas largas (*Lara & Ornelas, 2001*). Los robadores de néctar lo obtienen de una forma más pasiva, principalmente introduciendo el pico entre los pétalos en el caso de flores simpétalas o accediendo a flores especializadas en otros organismos, como aquellas adaptadas a insectos (entomófilas) o a murciélagos (quiropterófilas). En algunos casos, por su morfología, tamaño o comportamiento los robadores acaban polinizando la flor (*Inouye 1983; Arizmendi & Ornelas, 1990*). Algunas especies de aves especializadas en robar el néctar son la reinita (*Coereba flaveola*) y el piquichueco vientre canela (*Diglossa baritula*) (**Figura 2.2**), aunque para algunas especies de plantas estas aves pueden actuar como polinizadores (*Graves 1982; Sazima & Sazima, 1999*). El robo de néctar también se ha observado en aves con una elevada especialización morfológica a ciertas flores como el ermitaño rojizo (*Phaethornis ruber*). Estas aves pueden actuar como polinizadores especializados en algunas plantas y, en otras, comportarse como ladrones y/o robadores de néctar (*Maruyama et al., 2015*).

El síndrome de ornitofilia

Convergencia floral asociada a un grupo funcional de polinizadores

Los despliegues florales son notablemente variables en colores, aromas, formas, tamaños y patrones. Estas características diferenciales actúan como señales de atracción a los polinizadores (*Fenster et al., 2004; Willmer 2011; Rosas-Guerrero et al., 2014*) y, posteriormente, la selección favorece las señales florales que explotan las preferencias y habilidades de percepción de los polinizadores que son localmente abundantes y/o efectivos (*Chittka & Waser, 1997; Dyer et al., 2012; Cuevas & Rosas-Guerrero, 2016*). Algunas especies tienen flores que solo solo pueden ser polinizadas por un subconjunto de posibles visitantes, ejerciendo presiones selectivas en los rasgos florales.

El conjunto de caracteres de las flores destinados a atraer a un tipo particular de polinizador se denomina síndrome floral (*Proctor et al., 1996*). En el caso de la polinización por aves, cuando éstas acceden al néctar realizando una visita legítima, es decir, cuando entran por el orificio natural de la flor —contactando con las estructuras reproductivas y promoviendo su polinización—, están seleccionando caracteres que favorece la polinización

efectiva por aves. A este conjunto de caracteres se denomina el síndrome polinización de ornitófilo o de ornitofilia (*Faegri & Van der Pijl, 1979; Cronk & Ojeda, 2008*).

Características de las flores ornitofilicas: función e importancia de los diferentes rasgos

Las presiones evolutivas que ejercen las aves sobre sus recursos tróficos pueden ser muy variables dependiendo de su dependencia al néctar. Por ejemplo, las flores polinizadas por colibríes pueden presentar elevados grados de especialización morfológica, mientras que las que son visitadas por aves más generalistas usualmente presentan morfologías menos restrictivas y al alcance de un grupo diverso de polinizadores (*Fleming & Muchhala, 2008*). Algunos autores sugieren que las flores morfológicamente menos especializadas son las que se encuentran más ampliamente repartidas a nivel mundial, posiblemente debido a la gran cantidad de especies de aves que se comportan como visitantes florales en algún momento de su vida y que presentan una mayor o menor dependencia al néctar como recurso trófico (*Cronk & Ojeda, 2008; Rocca & Sazima, 2010; Zanata et al., 2017*). Sin embargo, esta afirmación es debatible ya que depende del nivel de especialización que se considere (por ejemplo, especialización morfológica, evolutiva, funcional, ecológica), del grupo de planta que se considere (por ejemplo., orquidáceas vs. asteráceas) y de la región del mundo (por ejemplo, Sudáfrica o los trópicos vs. las zonas templadas).

Una presión selectiva relevante en la morfología de las flores ornitófilas se encuentra en la forma que tienen las aves de acceder al néctar, es decir, de forma perchada o desde el aire con vuelo mantenido (*hovering* en inglés). Por regla general, las flores con síndrome ornitófilo suelen ser tubulares y presentar anthesis diurna, colores brillantes y contrastantes (usualmente de longitudes de onda altas como naranjas y rojos), ausencia de aroma, grandes nectarios, anteras y estigma exertos, y tejidos robustos y esclerificados en la periferia de los órganos reproductores. Este último rasgo se magnifica en el caso de estar adaptadas a ser visitadas por aves percheras (Passeriformes), ya que el acceso al néctar suele realizarse de forma menos delicada (*Faegri & Van der Pijl, 1979; Endress 1996*). Las flores que reciben a sus polinizadores en vuelo suelen tener forma tubular o de campana, ser péndulas o con orientación horizontal, agruparse en inflorescencias laxas y presentar un néctar abundante y diluido. Además, la colocación de polen se suele realizar de forma precisa (usualmente en el

pico o la cabeza del ave) mediante la elongación de las anteras y estilos, que suelen sobrepasar el tamaño de la corola (Faegri & Van der Pijl, 1979; Muchhala 2007).

Por otra parte, las flores polinizadas por aves percheras suelen tener forma de cepillo, como la mayoría de las Proteaceae o Myrtaceae, ser abiertas (morfología de plato o campana) como las *Malvaceae* o, menos común, de tipo bandera (papilionadas) como se observa en la familia Fabaceae (por ejemplo, en el género *Erythrina*). Además, estas flores con morfologías menos especializadas suelen estar agrupadas en densas inflorescencias que actúan como unidades funcionales de polinización. En muchas ocasiones, estas flores carecen de corola y son los estambres y estilos los que han adoptado coloraciones de tonos rojos o anaranjados (Whelan & Burbidge, 1980; Sazima et al., 2001; Hargreaves, et al., 2004; Botes et al., 2008). Debido a la morfología floral menos especializada, la colocación del polen suele realizarse de forma menos precisa en diferentes partes del animal. Sin embargo, las flores con morfología de bandera suelen colocarlo de forma precisa, análogamente a como lo hacen las flores tubulares (Figura 2.3) (Toledo & Hernández, 1979; Rocca & Sazima, 2010).



Figura 2.3. Flores visitadas por aves nectarívoras con diferentes grados de especialización morfológica a la polinización por aves. Las morfologías florales de (A) bandera (*Erythrina folkersii*) y (B) tubo (*Billbergia viridiflora*) son especies son síndrome floral ornitófilo y depositan el polen de forma precisa en el cuerpo del ave. Por otra parte, las morfologías (C) cepillo (*Combretum fruticosum*) y (D) abierta (*Quararibea funebris*) son visitadas por un mayor espectro de organismos polinizadores por lo que presentan morfologías generalistas sin una colocación precisa del polen. Fotografías tomadas por Jaume Izquierdo-Palma

Uso de flores no ornitófilas como recurso trófico

La visita por parte de las aves para obtener néctar no se restringe únicamente a aquellas flores que presentan el síndrome ornitófilo, por lo que ciertos investigadores plantean que los sistemas de polinización reales a menudo son más generalistas y dinámicos, como se observa en los casos de sistemas de polinización mixtos (Waser et al., 1996; Ollerton, 1998; Amorim

et al., 2013; *Cárdenas-Calle et al.*, 2020). Sin embargo, el hecho de que las aves utilicen flores no ornitófilas de ninguna manera resta importancia a la selección natural que han ejercido las aves sobre las flores ornitófilas. Por ejemplo, en colibríes se han reportado numerosos casos —sobre todo en zonas con elevada estacionalidad climática—, donde los colibríes acceden a una mayor variedad de flores, no solo aquellas que cumplen con el síndrome ornitófilo. La mayor parte de las visitas la realizan a flores que presentan el síndrome melitófilico (abejas), a pesar de las diferencias en la composición del néctar. Es probable que este comportamiento sea debido a que el síndrome melitófilico es el más abundante en la mayoría de las zonas, (*Arizmendi & Ornelas*, 1990; *Araújo et al.*, 2013; *Maruyama et al.*, 2013).

Los colibríes pueden estar presentes en lugares donde incluso las especies de plantas con flores especializadas en la polinización por ellos son raras, lo que sugiere que los recursos florales son utilizados de manera oportunista por estas aves (*Arizmendi & Ornelas*, 1990; *Araújo & Sazima*, 2003). Araújo & Sazima (2003) realizaron un estudio localizado en una sabana neotropical de Cerrado del centro de Brasil, donde identificaron ocho especies de colibríes residentes o migratorios, pero sólo el 7.5 % de la flora cumplía con las características del síndrome ornitófilo. En aves con menos especializaciones morfológicas, el uso de flores con formas más generalistas o con síndromes florales a otros polinizadores es aún más común. Un caso análogo se da en Nueva Zelanda, donde algunas especies de melifágidos visitan constantemente flores con síndrome entomófilo (insectos), y parecen ser los principales polinizadores en los meses fríos, donde la actividad de los insectos es muy baja (*Castro & Robertson*, 1997).

Factores relevantes en la estructuración de las redes planta-ave

Las redes mutualistas, como las otras redes de interacciones ecológicas, raramente están completamente conectadas, es decir, no todas las especies aves interactúan con todas las especies de plantas (*Bascompte & Jordano*, 2013). Existen factores que afectan a la estructura de las redes de polinización planta-ave, permitiendo o limitando ciertas interacciones (**Tabla 2.1**). A estos factores que actúan como limitantes se les denomina en la literatura especializada como “enlaces prohibidos” (*Vicentin-Bugoni et al.*, 2014). La

complementariedad fenotípica de las especies interactuantes es un factor estructurador clave, sobre todo en las redes con un grado de especialización elevado (*Maglianesi et al., 2014*). Por otra parte, en lugares con cierta estacionalidad, las fenologías de las especies de la comunidad tienden a ser un factor decisivo, ya que ciertas interacciones pueden verse limitadas por desajustes temporales entre el periodo de floración de las plantas y la presencia de sus polinizadores (*Lara 2006*). También se ha observado cierta relación entre las interacciones y la filogenia de los interactuantes. Por último, los comportamientos agonísticos y de forrajeo de las diferentes especies del ensamble pueden provocar una segregación de nicho y permitir o limitar ciertas interacciones (*Arizmendi & Ornelas, 1990; Rodríguez-Flores & Arizmendi, 2016*).

Complementariedad fenotípica entre los interactuantes

Existen rasgos físicos que se han seleccionado de manera convergente en los diferentes grupos de aves nectarívoras y que se han asociado positivamente con un mayor grado de especialización ecológica. Los tres rasgos principales son la longitud, la curvatura del pico y la masa corporal (*Brown & Hopkins, 1995; Maglianesi et al., 2015*). Paralelamente, los rasgos florales asociados a la especialización morfológica, pudiendo actuar como barreras físicas en el acceso de determinadas especies de aves, son la longitud, curvatura, y volumen de la corola (*Maglianesi et al., 2014, 2015; Maruyama et al., 2018*). La complementariedad mecánica entre los rasgos florales y de las aves no solo permite un acceso exclusivo por algunas especies, sino que también está relacionado con una eficiencia en el uso del recurso por el ave a medida que aumenta el grado de coincidencia entre rasgos (*Maglianesi et al., 2014*).

Tabla 2.1. Principales factores de una red de interacción mutualista planta-ave, sus efectos en la red y sus principales consecuencias.

Factor estructurador	Efectos	Consecuencias
Complementariedad morfológica	Interacciones como consecuencia de la correspondencia de rasgos entre las especies interactuantes. Factor clave en las interacciones especializadas	Desacople morfológico impide ciertas interacciones especializadas. Las interacciones generalistas no se ven afectadas.
Fenología	Acople espaciotemporal en la presencia de los polinizadores y los periodos de floración de sus recursos tróficos.	La segregación espaciotemporal entre los polinizadores y sus flores evita ciertas interacciones. Factor clave en los movimientos migratorios locales, altitudinales y latitudinales.
Comportamientos agonísticos	Especies más grandes y agresivas acceden a recursos de mayor calidad.	Presencia de especies con menor orden jerárquico puedan acceder a ciertos recursos tróficos. Jerarquías dinámicas en función de la composición especies.
Comportamientos de forrajeo	Recursos más ricos o abundantes suelen ser defendidos activamente de forma territorial mientras que recursos más pobres o dispersos suelen ser explotados de forma “rutera” (trap-lining en inglés).	El comportamiento territorial evita el acceso a los recursos de especies más subordinadas. Especies territoriales raramente acceden a los recursos más pobres y dispersos.
Filogenia	Especies estrechamente emparentadas en un nivel interactuarán por lo regular con parejas filogenéticamente cercanas del otro nivel. Homologías asociadas a fenómenos coevolutivos.	Organismos distanciados filogenéticamente pueden carecer de adaptaciones encaminadas a su interacción. Convergencias morfológicas en organismos distantes filogenéticamente pueden favorecer interacciones sin presentar una historia evolutiva previa de interrelaciones.

En redes de interacción especializadas, como la de los colibríes y sus flores, el filtrado biológico debido a la correspondencia de rasgos parece tener un papel fundamental en el mantenimiento de la diversidad a nivel local. Por ejemplo, colibríes con pico largo y curvo pueden acceder a flores donde especies de pico corto y recto no pueden. Esta exclusividad en ciertas relaciones hace que disminuya la competición por los recursos florales (*Stiles 1975; Ings et al., 2009; Maglianesi et al., 2014; Bergamo et al., 2018*). Weinstein & Graham (2017) observaron que incluso en periodos con escasez de flores especializadas y abundancia de

flores con morfologías más generalistas, los colibríes seguían buscando aquellas flores que presentaban complementariedad fenotípica a sus picos y, de esta forma, la superposición de nichos entre las diferentes especies fue baja.

Sin embargo, la segregación de nicho es mucho menos evidente en comunidades compuestas por melifágidos, con una menor especialización morfológica (*Pyke 1980*). Estas comunidades suelen estar compuestas principalmente por organismos generalistas, donde potencialmente un gran número de especies de aves pueden acceder al mismo recurso. En estas comunidades, la masa corporal, asociada a dominancias jerárquicas, es el factor más importante en la segregación de los recursos tróficos y, por consiguiente, de nicho (*Zanata et al., 2017*).

El fenotipo floral y el sistema de polinización de una planta pueden verse influidos por el ambiente abiótico y el conjunto de polinizadores locales (*Stiles 1978; Devoto et al., 2005; Abrahamczyk & Kessler, 2010*). En este sentido, se ha observado que la complementariedad morfológica de los interactuantes como estructuradores o moldeadores de la red mutualista puede ser diferente en comunidades ubicadas en islas de las que se encuentran a nivel continental (*Dalsgaard et al., 2018*). En islas, donde la diversidad biológica es menor que en sus contrapartes continentales, se ha observado que hay una segregación de nicho mucho mayor a partir de morfologías de picos extremas y opuestas, llegando incluso a formar parte del dimorfismo sexual de las aves (*Temeles et al., 2005*).

Lack (1973) demostró que en algunas islas del Caribe, dentro de un mismo hábitat, suelen coexistir dos especies de colibríes, una pequeña, de pico corto, y una grande, de pico más largo. Estas dos especies siempre tienen nichos de alimentación bien separados y no compiten entre sí por los alimentos. En el caso de haber más especies de colibríes en la misma isla, como en Puerto Rico o La Española, las especies del mismo tamaño y morfología del pico se reemplazan entre sí geográficamente o en elevación. *Dalsgaard et al. (2009)* realizaron un estudio en las Indias Occidentales y observaron que las plantas con flores más especializadas (corolas alargadas y tubulares, grandes cantidades de néctar y una vistosa coloración naranja-roja) se encontraban localizadas en las zonas más elevadas, húmedas y frías, y fueron polinizadas por colibríes grandes de pico largo. Por otra parte, las plantas con flores altamente generalistas se localizaron en tierras bajas secas y cálidas, y eran polinizadas

por colibríes pequeños de pico corto e insectos. Dicha especialización se correlacionó funcional y ecológicamente con la disminución de la riqueza de especies de insectos polinizadores, en particular los himenópteros. Dalsgaard *et al.* (2009) demostraron que, incluso dentro de la flora polinizada por colibríes, el síndrome de polinización y el grado de especialización pueden variar enormemente según la morfología y el ambiente de los polinizadores. En islas más grandes, con más diversidad de polinizadores, lo que se observa es un recambio de especies con rasgos similares a nivel geográfico o en rangos altitudinales (Lack, 1973; Temeles *et al.*, 2005).

Asimismo, en islas se ha observado que la especialización se correlaciona funcional y ecológicamente con la disminución de la riqueza de especies de insectos polinizadores. Por este motivo, las zonas más altas y frías presentan comunidades con un mayor grado de complementariedad fenotípica entre los colibríes y sus flores que las de tierras bajas (Dalsgaard *et al.*, 2009). Por otra parte, a nivel continental donde la diversidad de especies por unidad de superficie es mayor, se observa un patrón general opuesto, es decir, una mayor especialización en zonas bajas con una disminución progresiva según aumenta la altura (Maglianesi *et al.*, 2015). Es probable que la disponibilidad reducida de recursos florales en zonas altas y el aumento de la competencia intraespecífica limiten la posibilidad de que las aves se especialicen en recursos florales determinados (Ornelas *et al.*, 2007; Maglianesi *et al.*, 2015). En zonas bajas con comunidades altamente diversas, una elevada especialización puede contribuir a reducir la competencia entre las diversas especies debido a una mayor repartición y optimización del uso de los recursos (Dalsgaard *et al.*, 2011; Maglianesi *et al.*, 2014; 2015).

Diferencias en la longitud y curvatura del pico asociado al dimorfismo sexual se han reportado en varias especies de colibríes, aunque las diferencias suelen ser sutiles (Berns & Adams, 2013). Sin embargo, en varias islas del Caribe se da el caso más extremo de segregación del nicho alimenticio por dimorfismo sexual, el caso del colibrí caribeño gorgimorado (*Eulampis jugularis*) y *Heliconia bihai*. Esta especie de heliconia produce dos morfologías de flor, una con una corola relativamente recta y con colores rojo-verdes y otra morfo con una corola curvada y de color verde. Paralelamente, los dos sexos de *E. jugularis* presentan morfologías de pico diferentes, adaptadas a cada una de las dos morfologías de las

flores de *H. bihai*. Mientras que los machos se alimentan de la flor con corola recta, con una mayor cantidad de néctar, la hembra accede a la flor curvada y verde. En este sentido, se produce una segregación de nicho y las hembras no tienen competencia en sus recursos por parte de los machos (*Temeles et al., 2005*).

Fenología de las especies interactuantes

Otro factor estructurador importante en las redes mutualistas de polinización planta-ave es la fenología de las especies interactuantes. En particular los patrones de floración de las plantas de la comunidad —usualmente asociados a la filogenia y fisiología de las plantas, la variación anual en el clima y otros factores bióticos y/o abióticos— y la presencia de las aves en un lugar dado (*Arizmendi & Ornelas, 1990; Lara 2006; Araújo et al., 2013*). Es interesante señalar que, mientras que los ciclos anuales de floración en el Nuevo Mundo tienden a ser más predecibles, en comunidades análogas del Viejo Mundo suelen darse eventos de floración en masa, mucho menos predecibles anual e, incluso, interanualmente (*Sakai 2002; LaFrankie et al., 2006*). Se ha propuesto que una de las posibles causas de la especialización que se observa en las redes de interacción planta-colibrí comparada con las de otros grupos de aves nectarívoras es la mayor predictibilidad espacio-temporal en sus recursos tróficos (*Fleming & Muchhala, 2008*). Asimismo, los sotobosques del Nuevo Mundo son más ricos y diversos, creando más oportunidades para polinizadores y de una mayor segregación de nichos (*Corlett & Primack, 2011; Licona-Vera & Ornelas, 2017*).

La fenología floral tiene fuertes implicaciones en la estructuración de las comunidades de polinizadores. Se ha comprobado que existen fluctuaciones estacionales en riqueza y abundancia de polinizadores y, generalmente, están correlacionadas a cambios estacionales en la floración de las plantas que actúan como sus recursos tróficos. El recambio en la floración de la comunidad de plantas es uno de los principales impulsores en la adición y eliminación de especies dentro de las redes de interacción de polinización planta-ave y se encuentra relacionado tanto a la presencia de flores en el ambiente como a la presencia y adaptaciones de las diferentes especies de aves de la comunidad para acceder a ellas (*Stiles 1978; Lara 2006; Abrahamczyk & Kessler, 2010; Maruyama et al., 2014; Chávez-González et al., 2020*).

Al igual que el mantenimiento de la comunidad de polinizadores se puede dar a partir de una disponibilidad estable en el tiempo de flores con ciertas morfologías, una floración escalonada mantiene los recursos y favorece una elevada diversidad de polinizadores, especialmente a aquellos sedentarios y residentes en un área determinada. Una floración secuencial puede contribuir a la permanencia de sus polinizadores durante todo el año beneficiando tanto a las aves por la disponibilidad de recursos tróficos como a las plantas por la presencia de polinizadores (*Bergamo et al., 2018*).

Las dinámicas espacio-temporales de las aves nectarívoras se encuentran relacionados con los picos de floración de sus plantas nutricias (*López-Segoviano et al., 2018*). Los movimientos pueden ser locales, pero también pueden darse como migraciones altitudinales y latitudinales. En el caso de los colibríes, se ha observado que sus migraciones están correlacionadas con la fenología de sus plantas (*Abrahamczyk & Renner, 2015*). Las migraciones latitudinales de larga distancia se realizan por etapas debido al elevado desgaste energético que conllevan. Para ello, a lo largo de sus rutas migratorias, los colibríes tienen lugares de descanso, refugio y de reabastecimiento donde pueden llegar a pasar desde días hasta semanas (*McKinney et al., 2012; Arizmendi & Berlanga, 2014*). A nivel general, la correlación no se encuentra asociada tanto al número de especies de plantas en floración sino a la abundancia de flores que encuentran a su paso ya que los colibríes con migraciones latitudinales presentan picos con morfologías poco especializadas (*López-Segoviano et al., 2018*). Esta observación va de acuerdo con estudios que sostienen que, clados generalistas con especies y poblaciones migratorias de larga distancia, pueden llegar a visitar una gran variedad de plantas durante su migración y no depender de especies determinadas; pudiendo adoptar diferentes estrategias de forrajeo conforme la composición de especies de la comunidad de polinizadores a la cual acceden (*Cruden & Toledo, 1977; Rodríguez-Flores et al., 2019*).

La fenología floral de la comunidad de plantas puede seleccionar ciertos rasgos de sus polinizadores, actuando como un filtro biótico sobre la masa corporal. Por ejemplo, en colibríes se ha observado que las especies más pequeñas y generalistas (más oportunistas) pueden quedarse en el área incluso en periodos de escasez, mientras que las especies más grandes y especializadas deben migrar. Estas especies más grandes suelen encontrarse en

áreas con una elevada estacionalidad solo durante la temporada de lluvias, periodo en el cual muchas plantas sincronizan su floración para utilizar estos picos de abundancia, y abandonar el área tan pronto como la disponibilidad de recursos florales disminuye (*Arizmendi & Ornelas, 1990; Araújo & Sazima, 2003*). Un mayor tamaño va asociado con una elevada demanda energética que solo se puede satisfacer con recursos constantes, abundantes y de buena calidad (*López-Segoviano & Arizmendi, 2017*).

En trabajos realizados en selva húmeda, se ha comprobado que existen fluctuaciones estacionales en riqueza y abundancia de especies de colibríes y que, generalmente, estas fluctuaciones están correlacionadas con cambios estacionales en la floración de las plantas de las que se alimentan (*Stiles 1978*). El hecho de que estos picos de abundancia sean estacionales y repetibles, permite a los colibríes sincronizarlos con procesos metabólicamente costosos como la reproducción y la muda (*Stiles 1978*). La partición de recursos entre los polinizadores, a nivel temporal y espacial, probablemente esté encaminada a minimizar la competencia interespecífica por las recompensas florales —ya que permite que las especies de colibríes reduzcan las interacciones interespecíficas— y, por lo tanto, facilita la coexistencia. A pesar de que los colibríes de selva se les considera generalmente sedentarios se ha observado que, durante los meses con escasez de flores, pueden abandonar el hábitat y realizar migraciones estacionales de corta distancia en busca de nuevos recursos (por ejemplo, bosques o márgenes de selva) y utilizar recursos tróficos de menor calidad (*Feinsinger & Colwell, 1978; Stiles 1978*).

Comportamientos agonísticos y de forrajeo de la comunidad de aves

Los ensambles de aves nectarívoras, sobre todo las que presentan un menor grado de especialización morfológica hacia sus recursos, suelen estar jerarquizadas (*Wolf et al., 1976; Ford & Paton, 1982; Lara 2006; Rodríguez-Flores & Arizmendi, 2016*). El comportamiento de territorialidad dentro de las aves nectarívoras es un fenómeno que se repite en las diferentes familias, desde los colibríes en América a los melifágidos en Oceanía.

Los roles de dominancia juegan un papel determinante como estructuradores de red, evitando ciertas interacciones planta-ave potencialmente posibles (*Collins & Paton, 1989*). Por ejemplo, especies más grandes y con mayores demandas energéticas pueden defender

parches ricos en néctar, dejando aquellas flores que no son capaces de cubrir sus requerimientos energéticos al resto de especies de la comunidad (Ford & Paton, 1982). De forma general, aves con una mayor masa corporal y/o más agresivas, se encuentran en los puestos más altos de la jerarquía y se alimentan de los recursos de mayor calidad; normalmente defendiéndolos activamente de otras aves. Por otra parte, las especies subordinadas acceden a los recursos más escasos y/o menos energéticos, no defendidos por especies con un mayor grado de dominancia (Feinsinger & Colwell, 1978; Araújo et al., 2013).

Sin embargo, cuando en una comunidad entra otra especie con un rango jerárquico más elevado, las especies dominantes puede pasar a ser subordinadas en un constante reajuste en el uso de los recursos (Rodríguez-Flores & Arizmendi, 2016). Estudios sugieren que la baja abundancia de algunas especies de colibrí estacionales de pequeño tamaño puede ser resultado de la competencia intraespecífica por los escasos recursos (Rodríguez-Flores & Arizmendi, 2016).

Experimentos realizados en zonas templadas de México por López-Segoviano & Arizmendi (2017) demostraron que bajo condiciones artificiales el colibrí berilio (*Saucerottia beryllina*), un migrador altitudinal, tuvo una preferencia con *Salvia iodantha*, mientras que bajo condiciones naturales visitó más frecuentemente *Cestrum thyrsoideum*. Estas diferencias en las frecuencias de interacciones entre condiciones artificiales y naturales podrían estar indicando un desplazamiento de nicho debido a la coexistencia con la otra especie migratoria latitudinal de comportamiento más agresivo, el colibrí canelo (*Selasphorus rufus*).

Otro factor que afecta a la estructura de las redes son las diversas estrategias de forrajeo utilizadas por las aves nectarívoras de la comunidad. Estrategias de forrajeo complementarias y no excluyentes permiten la coexistencia estable de especies altamente similares a nivel filogenético o ecológico (Stiles 1978; Lara 2006). El uso de una estrategia u otra puede depender de la especie pero también del contexto, por ejemplo, de la disponibilidad de flores o de la presencia de otras especies potencialmente competidoras.

En colibríes se ha observado que las especies más grandes suelen presentar un comportamiento territorial, defendiendo el parche floral activamente de otros individuos. Sin

embargo, en presencia de otra especie de colibrí con un mayor rango en la jerarquía, usualmente definido por la tamaño, o cuando la energía invertida en la defensa del parche floral es mayor que las calorías que les aporta, pueden pasar a la estrategia de ruterero (*trap-lining* en inglés). Cuando siguen esta estrategia, los colibríes visitan flores segregadas en bajas abundancias siguiendo circuitos repetibles (*Carpenter 1987; Justino et al., 2012; Rodríguez-Flores & Arizmendi, 2016*). Por ejemplo, puede darse el caso que, plantas que son polinizadas por aves territoriales durante sus picos de floración, pueden ser visitadas por especies rutereras en cuanto su floración empiece a disminuir y su densidad disminuya.

La presencia de especies territoriales y rutereras, así como la plasticidad de dichas estrategias, es un aspecto importante de la alta diversidad de los gremios de aves nectarívoras tropicales (*Feinsinger & Colwell, 1978*). Es interesante señalar que, en algunas comunidades de colibríes, las especies más grandes (por ejemplo, *Phaethornis* spp.) no tienen comportamientos agonísticos con otras especies y se alimentan siguiendo la estrategia de ruterero, mientras que especies más pequeñas (por ejemplo, *Amazilia* spp., *Saucerottia* spp.), ocupan los puestos más altos de la jerarquía (*Rodríguez-Flores & Arizmendi, 2016*).

Filogenia de los interactuantes como elemento facilitador o constrictor de las interacciones

Existe una relación generalizada entre el parentesco filogenético de los interactuantes y su probabilidad de interacción (*Bascompte & Jordano, 2013; Vitória et al., 2018*). Es decir, especies estrechamente emparentadas interactuarán por lo regular con parejas filogenéticamente cercanas similares reforzando de esta forma patrones coevolutivos. Sin embargo, esta relación filogenética no se da por igual en todas las familias de aves nectarívoras con sus plantas nutrícias. En el caso de los passeriformes, tanto del Viejo como del Nuevo Mundo, la visita a flores de forma perchada se encuentra muy extendida y ha evolucionado en varias familias de forma independiente. Este tipo de acceso involucra menos adaptaciones especializadas, tanto para las aves como para las plantas, que el acceso mediante el vuelo suspendido (*hovering*), por lo que la señal filogenética es más débil en el caso de los colibríes y sus plantas nutrícias (*Stiles 1981*).

Es interesante señalar que en el Continente Americano la polinización por paseriformes parece haber evolucionado recientemente y, usualmente, involucrando especies de plantas de géneros adaptados previamente a la polinización por colibríes (*Toledo 1975; Schmidt-Lebuhn et al., 2007*). Por otra parte, existen indicios de que los clados de plantas visitados por colibríes pueden tener un mayor número de especies que sus clados cercanos que son visitados por insectos; con todas las implicaciones que conlleva como conductores en la especiación de las plantas y especialización de la morfología floral (*Schmidt-Lebuhn et al., 2007*). De hecho, la transición evolutiva que conlleva a una flor de ser polinizada por insectos a colibríes es relativamente simple a nivel genético y es el patrón más frecuentemente observado dentro de las transiciones en los sistemas de polinización (*Cronk & Ojeda, 2008; Thomson & Wilson, 2008; Des Marais & Rausher, 2010; Rosas-Guerrero et al., 2014*).

La composición de una comunidad de polinizadores, así como su diversidad filogenética, pueden estar asociados a patrones locales y regionales de diversidad, a gradientes ambientales y a barreras biogeográficas (*McGuire et al., 2009, 2014; Rodríguez-Flores et al., 2019*). En colibríes, clado a los que se han dedicado un gran número de estudios biogeográficos y filogenéticos, se ha observado que las comunidades de tierras bajas presentan niveles de dispersión filogenética mucho mayores que las comunidades de zonas altas (*Graham et al., 2009*). Esta coexistencia de parientes lejanos en tierras bajas puede ser un indicador de una elevada competencia por los recursos.

Por otra parte, la afinidad filogenética de tierras altas va en consonancia con la expectativa de un filtrado ambiental asociados a las duras condiciones fisiológicas que conlleva el frío y la altura (*Moeller 2004*). Sin embargo, la existencia de estrategias de forrajeo complementarias, así como la variación en rasgos fenotípicos asociados al acceso del néctar, pueden contribuir a la segregación de nichos y a la coexistencia estable de especies altamente similares a nivel filogenético y ecológico (*Feinsinger & Colwell, 1978; Stiles 1978; Rodríguez-Flores & Stiles, 2005*).

En redes de interacción planta-colibrí se ha observado una asociación positiva entre la estructura de la red y las señales filogenéticas de sus interactuantes a escala macroecológica, sugiriendo una estrecha relación coevolutiva (*Martín González et al., 2015*;

Rodríguez-Flores et al., 2019). Sin embargo, a nivel local, no se observa un patrón de relaciones filogenéticas tan claro, por lo que algunos estudios sugieren que la complementariedad fenotípica y la fenología pueden jugar un papel más relevante en la estructuración de la red de una comunidad que las historias evolutivas de sus interactuantes (*Graham et al., 2009; Rodríguez-Flores et al., 2019*).

Como se dijo anteriormente, las plantas pueden compartir rasgos que les permiten beneficiarse de forma conjunta de la disponibilidad de polinizadores a través de interacciones facilitadoras que aumentan las tasas generales de visitas (*Bergamo et al., 2018*). Sin embargo, todos los rasgos florales decisivos en el acceso por parte de los polinizadores tienen una señal filogenética débil. En otras palabras, especies estrechamente emparentadas no son más similares fenotípicamente que aquellas más distantes, por lo que fenómenos de convergencia fenotípica pueden ser más importantes que la cercanía filogenética (*Cronk & Ojeda, 2008; Weinstein & Graham, 2017*). Por ejemplo, la diversificación dentro de los clados de plantas polinizados por colibríes en las regiones templadas de América del Norte y de América del Sur fue un proceso gradual y continuo, debido a una especiación alopátrica y una especialización al hábitat (*Abrahamczyk & Renner, 2015*). Durante este proceso de expansión de nicho, un gran número de plantas no emparentadas a nivel genético pasaron de una polinización mediada por insectos a una mediada por colibríes, como en el caso de los géneros *Ipomoea*, *Mimulus* y *Penstemon* (*Schemske & Bradshaw, 1999; Wilson et al., 2007; Lara & Ornelas, 2008; Des Marais & Rausher, 2010*).

Dinámicas espacio-temporales y su relación con los factores estructurales

Debido a que la composición de las comunidades no es estable a lo largo del tiempo, la importancia de los diferentes factores también puede variar a medida que se añaden o eliminan especies en el sistema y estos factores pueden actuar, de forma independiente o en sinergia, en función de las características específicas del sistema (**Figura 2.4**). Por ejemplo, estudios en comunidades de colibríes han demostrado que los cambios climáticos estacionales usualmente van asociados a picos de abundancia y escasez de flores y, con ello, ir asociados a la presencia o ausencia de determinadas especies de aves en una comunidad (*Stiles 1978; Lara 2006; Licona-Vera & Ornelas, 2017*). Cambios en la composición de

colibríes a lo largo del tiempo conllevan a su vez a cambios y reajustes comportamentales en sus comunidades (*Arizmendi & Ornelas, 1990; Lara 2006; López-Segoviano & Arizmendi, 2017*).

Arizmendi & Ornelas (1990) estudiaron las relaciones espaciales y temporales de una comunidad de colibríes ubicada en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, un área de selva tropical seca de México. De las seis especies de colibríes presentes en la zona, solo dos fueron residentes permanentes, mientras que dos fueron migradores altitudinales y otras dos latitudinales. En este sistema se observó que las abundancias y los comportamientos de cada especie fueron muy diferentes. Las especies residentes fueron las más abundantes durante todo el año, se alimentaron principalmente de flores tubulares ricas en néctar, y presentaron un comportamiento territorial. Las especies migratorias altitudinales presentaron la estrategia de ruterio y se alimentaron de flores con una elevada recompensa. Por último, las especies migratorias latitudinales, las más pequeñas de la comunidad, presentaron un comportamiento subordinado a los otros dos grupos y siguieron una estrategia de forrajeo no territorial y basado en flores pequeñas y pobres en néctar. Por lo tanto, la diversidad de picos, masas corporales, comportamientos de forrajeo y/o agonísticos permiten una segregación de nicho dentro de una misma área y son elementos decisivos en el mantenimiento de la alta diversidad de los gremios de polinizadores (*Rodríguez-Flores & Stiles, 2005; Lara 2006; Maglianesi et al., 2014, 2015; Rodríguez-Flores & Arizmendi, 2016; Maruyama et al., 2018*).

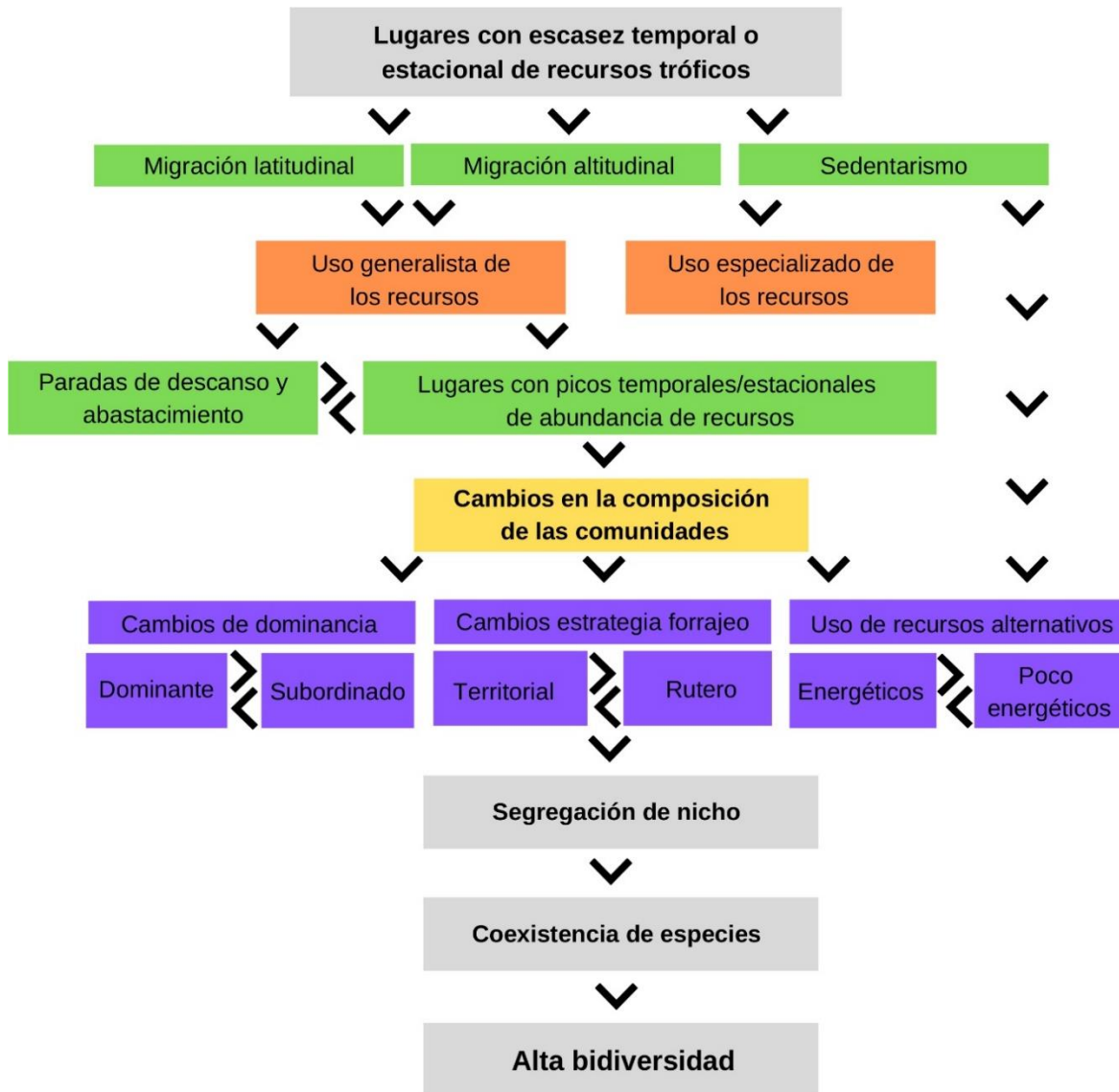


Figura 2.4. Relación general entre los factores estructuradores de la red mutualista planta-colibrí y su papel en las dinámicas espaciotemporales de las aves. El color de la casilla indica el factor estructurador principal que está operando en cada caso: verde (fenología); naranja (complementariedad morfológica); amarillo (filogenia); morado (comportamientos agonísticos y de forrajeo).

Conclusiones

A pesar de que se han dedicado numerosos estudios a las comunidades de aves nectarívoras y sus plantas nutricias, sólo desde los últimos 20 años estas comunidades han sido tratadas desde la aproximación de redes de interacción y no como interacciones individuales. En esta revisión se han podido conocer qué factores se ha considerado que subyacen a la estructura

de la red mutualista, siendo un tema activo de estudio en la actualidad. Sin embargo, existe un enorme sesgo entre los trabajos dedicados a los colibríes respecto al resto de aves nectarívoras.

Uno de los problemas potenciales es el de generalizar los patrones que se dan en las redes de colibríes con el que se dan con el resto de las aves nectarívoras, especialmente aquellas no tan dependientes de néctar. Es relevante que, en el futuro, se analicen más comunidades de otras aves y sus plantas, y en diferentes regiones para conocer sus redes y los factores que las determinan.

Por otra parte, numerosas especies de plantas y animales se encuentran en riesgo de extinción hoy día por destrucción de hábitat y por presencia de especies invasoras, como ocurre con los mieleros hawaianos. Estudios de estas comunidades son de vital importancia con tal de proporcionar herramientas de gestión adecuadas en pro de la conservación de estas especies y de sus ecosistemas.

De forma paralela a los estudios de redes de interacción, recomendamos realizar estudios de polinización para evaluar el papel cuantitativo de cada especie ave con cada especie de planta con la que interacciona. Solo de esta forma se podrá obtener una visión más realista de aquellas aves que realmente tienen un papel como polinizadores, si son polinizadores primarios o secundarios, o y si son robadoras o ladronas de néctar, y su efecto en las plantas que visitan.

Referencias bibliográficas

Abrahameczyk S, Kessler M. 2010. Hummingbird diversity, food niche characters, and assemblage composition along a latitudinal precipitation gradient in the Bolivian lowlands. *Journal of Ornithology* **151**:615–625 DOI 10.1007/s10336-010-0496-x.

Abrahameczyk S, Renner SS. 2015. The temporal build-up of hummingbird/plant mutualisms in North America and temperate South America. *BMC evolutionary biology* **15**:104 DOI 10.1186/s12862-015-0388-z

Amorim FW, Galetto L, Sazima M. 2013. Beyond the pollination syndrome: nectar ecology and the role of diurnal and nocturnal pollinators in the reproductive success of *Inga sessilis* (Fabaceae). *Plant biology* **15**:317-327 DOI 10.1111/j.1438-8677.2012.00643.x

Araújo AC, Sazima M. 2003. The assemblage of flowers visited by hummingbirds in the “capões” of Southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **198**:427–435 DOI 10.1078/0367-2530-00116

Araújo FP, Sazima M, Oliveira PE. 2013. The assembly of plants used as nectar sources by hummingbirds in a Cerrado area of Central Brazil. *Plant Systematics and Evolution* **299**:1119–1133 DOI 10.1007/s00606-013-0783-0.

Arizmendi MC, Ornelas JF. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* **22**:172–180 DOI 10.2307/2388410.

Arizmendi MC. 2001. Multiple ecological interactions: nectar robbers and hummingbirds in a highland forest in Mexico. *Canadian Journal of Zoology* **79**:997–1006 DOI 10.1139/z01-066.

Arizmendi MC, Berlanga H. 2014. *Colibríes de México y Norteamérica*. México: CONABIO, 160.

Bascompte J, Jordano P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **38**:567–593 DOI 10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818.

Bascompte J, Jordano P. 2013. *Mutualistic networks*. Princeton: Princeton University Press.

Bergamo PJ, Wolowski M, Maruyama PK, Vizentin-Bugoni J, Sazima M. 2018. Trait patterns across space and time suggest an interplay of facilitation and competition acting on Neotropical hummingbird-pollinated plant communities. *Oikos* **127**:1690–1700 DOI 10.1111/oik.05571.

Berns CM, Adams DC. 2013. Becoming different but staying alike: patterns of sexual size and shape dimorphism in bills of hummingbirds. *Evolutionary Biology* **40**:246-260 DOI 10.1007/s11692-012-9206-3

Botes C, Johnson SD, Cowling RM. 2008. Coexistence of succulent tree aloes: partitioning of bird pollinators by floral traits and flowering phenology. *Oikos* **117**:875-882 DOI 10.1111/j.0030-1299.2008.16391.x

Bronstein JL 2001. The exploitation of mutualisms. *Ecology Letters* **4**:277–287 DOI 10.1046/j.1461-0248.2001.00218.x.

Brown ED, Hopkins MJG. 1995. A test of pollinator specificity and morphological convergence between nectarivorous birds and rainforest tree flowers in New Guinea. *Oecologia* **103**:89-100 DOI 10.1007/BF00328429

Cárdenas-Calle S, Cardenas JD, Landázuri BO, Mogrovejo G, Crespo AM, Breitbach N, Schleuning M, Tinoco BA. 2021. Pollinator effectiveness in the mixed-pollination system of a Neotropical Proteaceae, *Oreocallis grandiflora*. *Journal of Pollination Ecology* **26** DOI 10.26786/1920-7603(2020)601, 26.

Carpenter FL. 1987. Food abundance and territoriality: to defend or not to defend?. *American Zoologist* **27**:387-399 DOI 10.1093/icb/27.2.387

Castro I, Robertson AW. 1997. Honeyeaters and the New Zealand forest flora: the utilisation and profitability of small flowers. *New Zealand Journal of Ecology* 169-179

Chávez-González E, Vizentin-Bugoni J, Vázquez DP, MacGregor-Fors I, Dáttilo W, Ortiz-Pulido R. 2020. Drivers of the structure of plant-hummingbird interaction networks at multiple temporal scales. *Oecologia* **193**:913–924 DOI 10.6084/m9.figshare.10050035.

Chittka L, Waser NM. 1997. Why red flowers are not invisible to bees. *Israel Journal of Plant Sciences* **45**:169-183 DOI 10.1080/07929978.1997.10676682

Collins BG, Paton DC. 1989. Consequences of differences in body mass, wing length and leg morphology for nectar-feeding birds. *Australian Journal of Ecology* **14**:269-289 DOI 10.1111/j.1442-9993.1989.tb01437.x

Corlett RT, Primack RB. 2011. *Tropical rain forests: an ecological and biogeographical comparison*. John Wiley & Sons.

Cronk Q, Ojeda I. 2008. Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. *Journal of Experimental Botany* **59**:715–727 DOI 10.1093/jxb/ern009

Cruden RW, Toledo VM. 1977. Oriole pollination of *Erythrina breviflora* (Leguminosae): Evidence for a polytypic view of ornithophily. *Plant Systematics and Evolution* **126**:393-403 DOI 10.1007/BF00986292

Cuevas EV, Rosas-Guerrero. 2016. Spatio-temporal variation of nectar robbing in *Salvia gesneriflora* and its effects on nectar production and legitimate visitors. *Plant Biology* **18**:9-14 DOI 10.1111/plb.12311

Dalsgaard B, González AMM, Olesen JM, Ollerton J, Timmermann A, Andersen LH, Tossas AG. 2009. Plant–hummingbird interactions in the West Indies: floral specialisation gradients associated with environment and hummingbird size. *Oecologia* **159**:757–766 DOI 10.1007/s00442-008-1255-z.

Dalsgaard B, Magård E, Fjeldså J, Martín González AM, Rahbek C, Olesen JM, Ollerton J, Alarcón R, Araujo AC, Cotton PA, Lara C, Machado CG, Sazima I, Sazima M, Timmermann A, Watts S, Sandel B, Sutherland WJ, Svenning JC. 2011. Specialization in plant-hummingbird networks is associated with species richness, contemporary precipitation and quaternary climate-change velocity. *PLoS ONE* **6**:e25891 DOI 10.1371/journal.pone.0025891.

Dáttilo, W, Rico-Gray V. (Eds.). 2018. Ecological Networks in the Tropics: An Integrative Overview of Species Interactions from Some of the Most Species-Rich Habitats on Earth. ISBN: 978-3-319-68227-3. Springer. 201p.

Del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, Christie DA, De Juana E. 2017. *Handbook of the birds of the world alive*. Lynx Edicions, Barcelona.

Des Marais DL, Rausher MD. 2010. Parallel evolution at multiple levels in the origin of hummingbird pollinated flowers in *Ipomoea*. *Evolution* **64**:2044-2054 DOI 10.1111/j.1558-5646.2010.00972.x

Devoto M, Medan D, Montaldo NH. 2005. Patterns of interaction between plants and pollinators along an environmental gradient. *Oikos* **109**:461-472 DOI 10.1111/j.0030-1299.2005.13712.x

Dyer AG, Boyd-Gerny S, McLoughlin S, Rosa MG, Simonov V, Wong BB. 2012. Parallel evolution of angiosperm colour signals: common evolutionary pressures linked to hymenopteran vision. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **279**:3606-3615 DOI 10.1098/rspb.2012.0827

Endress PK. 1996. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press.

Faegri K, van der Pijl L. 1979. *The principles of pollination ecology, 3rd revised edition*. Pergamon Press, Oxford, UK.

Feinsinger P, Colwell RK. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* **18**:779–795 DOI 10.1093/icb/18.4.779.

Feinsinger P, Swarm LA, Wolfe JA. 1985. Nectar-feeding birds on Trinidad and Tobago: comparison of diverse and depauperate guilds. *Ecological Monographs* **55**:1–28 DOI 10.2307/1942523

Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **35**:375–403 DOI 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132347

Fleming TH, Muchhala N. 2008. Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *Journal of Biogeography* **35**:764–780 DOI 10.1111/j.1365-2699.2007.01833.x

Ford HA, Paton DC, Forde N. 1979. Birds as pollinators of Australian plants. *New Zealand journal of botany* **17**:509–519 DOI 10.1080/0028825X.1979.10432566

Ford HA, Paton DC. 1982. Partitioning of nectar sources in an Australian honeyeater community. *Australian Journal of Ecology* **7**:149–159 DOI 10.1111/j.1442-9993.1982.tb01588.x

Gill F, Donsker D, Rasmussen P (Eds). 2021. IOC World Bird List (v11.1). <http://www.worldbirdnames.org> DOI 10.14344/IOC.ML.11.1.

Graham CH, Parra JL, Rahbek C, McGuire JA. 2009. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**:19673-19678 DOI 10.1073/pnas.0901649106

Graves GR. 1982. Pollination of a *Tristerix* mistletoe (Loranthaceae) by *Diglossa* (Aves, Thraupidae). *Biotropica* **14**:316–317

Hargreaves AL, Johnson SD, Nol E. 2004. Do floral syndromes predict specialization in plant pollination systems? An experimental test in an “ornithophilous” African *Protea*. *Oecologia* **140**:295-301 DOI 10.1007/s00442-004-1495-5

Ings TC, Montoya JM, Bascompte J, Blüthgen N, Brown L, Dormann CF, Edwards F, Figueroa D, Ute J, Jones JI, Lauridsen RB, Ledger ME, Lewis HM, Olesen JM, Van Veen FJF, Warren PH, Woodward G. 2009. Ecological networks—beyond food webs. *Journal of Animal Ecology* **78**:253–269 DOI 10.1111/j.1365-2656.2008.01460.x.

Inouye DW. 1983. The ecology of nectar robbing. In: Bentley B, Elias T (eds) *The Biology of Nectaries*. Columbia University Press, New York, pp 153–173.

Janeček Š, Patačová E, Bartoš M, Padyšáková E, Spitzer L, Tropek R. 2011. Hovering sunbirds in the Old World: occasional behaviour or evolutionary trend? *Oikos* **120**:178-183 DOI 10.1111/j.1600-0706.2010.18612.x

Justino DG, Maruyama PK, Oliveira PE. 2012. Floral resource availability and hummingbird territorial behaviour on a Neotropical savanna shrub. *Journal of Ornithology* **153**:189-197 DOI 10.1007/s10336-011-0726-x

Kunitake YK, Hasegawa M, Miyashita T, Higuchi H. 2004. Role of a seasonally specialist bird *Zosterops japonica* on pollen transfer and reproductive success of *Camellia japonica* in a temperate area. *Plant Species Biology* **19**:197-201 DOI 10.1111/j.1442-1984.2004.00115.x

Lack D. 1973. The numbers of species of hummingbirds in the West Indies. *Evolution* **27**:326-337 DOI 10.2307/2406972

LaFrankie JV, Ashton PS, Chuyong GB, Co L, Condit R, Davies SJ, Foster R, Hubbell SP, Kenfack D, Lagunzad D, Losos EC, Nor NSM, Tan S, Thomas DW, Valencia R, Villa G 2006. Contrasting structure and composition of the understory in species-rich tropical rain forests. *Ecology* **87**:2298-2305 DOI 10.1890/0012-9658(2006)87[2298:CSACOT]2.0.CO;2

Lara C, Ornelas JF. 2001. Preferential nectar robbing of flowers with long corollas: experimental studies of two hummingbird species visiting three plant species. *Oecologia* **128**:263–273 DOI 10.1007/s004420100640.

Lara C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* **13**:23 29 DOI 10.2980/11956860(2006)13[23:TDOFUB]2.0.CO;2.

Lara C, Ornelas JF. 2008. Pollination ecology of *Penstemon roseus* (Plantaginaceae), an endemic perennial shifted toward hummingbird specialization? *Plant Systematics and Evolution* **271**:223-237 DOI 10.1007/s00606-007-0624-0

Licona-Vera Y, Ornelas JF. 2017. The conquering of North America: dated phylogenetic and biogeographic inference of migratory behavior in bee hummingbirds. *BMC Evolutionary Biology* **17**:126 DOI 10.1186/s12862-017-0980-5

López-Segoviano G, Arizmendi MC. 2017. Hummingbird foraging preferences under natural and experimental conditions. *PeerJ Preprints* **5**:e2776v1 DOI 10.7287/peerj.preprints.2776v1

López-Segoviano G, Arenas-Navarro M, Vega E, Arizmendi MC. 2018. Hummingbird migration and flowering synchrony in the temperate forests of northwestern Mexico *PeerJ* **6**: e5131 DOI 10.7717/peerj.5131

Maglianesi MA, Blüthgen N, Böhning-Gaese K, Schleuning M. 2014. Morphological traits determine specialization and resource use in plant–hummingbird networks in the Neotropics. *Ecology* **95**:3325–3334 DOI 10.1890/13-2261.1.

Maglianesi MA, Blüthgen N, Böhning-Gaese K, Schleuning M. 2015. Functional structure and specialization in three tropical plant–hummingbird interaction networks across an elevational gradient in Costa Rica. *Ecography* **38**:1119–1128 DOI 10.1111/ecog.01538.

Maloof JE, Inouye DW. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology* **81**:2651-2661 DOI 10.1890/0012-9658(2000)081[2651:ANRCOM]2.0.CO;2.

Martín González AM, Dalsgaard B, Nogués-Bravo D, Graham CH, Schleuning M, Maruyama PK, Abrahameczyk S, Alarcón R, Araujo AC, Araújo FP, SM Azevedo-Junior, Baquero AC, Cotton PA, Ingwersen TT, Kohler G, Lara C, Las-Casas FMG, Machado AO, Machado CG, Maglianesi MA, McGuire JA, Moura AC, Oliveira GM, Oliveira PE, Ornelas JF, Rodrigues LC, Rosero-Lasprilla L, Rui AM, Sazima M, Timmermann A, Varassin IG, Vizenin-Bugoni J, Wang Z, Watts S, Rahbek C, Martine ND. 2015. The macroecology of phylogenetically structured hummingbird–plant networks. *Global Ecology and Biogeography* **24**:1212-1224 DOI 10.1111/geb.12355

Maruyama PK, Oliveira GM, Ferreira C, Dalsgaard B, Oliveira PE. 2013. Pollination syndromes ignored: importance of non-ornithophilous flowers to Neotropical savanna hummingbirds. *Naturwissenschaften* **100**:1061–1068 DOI 10.1007/s00114-013-1111-9.

Maruyama PK, Vizenin-Bugoni J, Dalsgaard B, Sazima I, Sazima M. 2015. Nectar robbery by a hermit hummingbird: association to floral phenotype and its influence on flowers and network structure. *Oecologia* **178**:783–793 DOI 10.1007/s00442-015-3275-9

Maruyama PK, Sonne J, Vizentin-Bugoni J, Martin González AM, Zanata TB, Abrahamczyk S, Alarcón R, Araujo AC, Araújo FP, Baquero AC, Chávez-González E, Coelho AG, Cotton PA, Dehling DM, Fischer E, Kohler G, Lara C, Las-Casas FMG, Machado AO, Machado CG, Maglianesi MA, Malucelli TS, Marín-Gómez OH, Oliveira PE, Ornelas JF, Ortiz-Pulido R, Ramírez-Burbano MB, Rocca MA, Rodrigues LC, Rosero-Lasprilla L, Rui AM, Sandel B, Svenning JCH, Tinoco BA, Varassin IG, Watts S, Rahbek C, Sazima M, Schleuning M, Dalsgaard B. 2018. Functional diversity mediates macroecological variation in plant–hummingbird interaction networks. *Global Ecology and Biogeography* **27**:1186–1199. DOI 10.1111/geb.12776.

McGuire JA, Witt CC, Remsen JV, Dudley R, Altshuler DL. 2009. A higher-level taxonomy for hummingbirds. *Journal of Ornithology* **150**:155–165 DOI 10.1073/pnas.0405260101.

McGuire JA, Witt CC, Remsen Jr, JV, Corl A, Rabosky DL, Altshuler DL, Dudley R. 2014. Molecular phylogenetics and the diversification of hummingbirds. *Current Biology* **24**:910-916 DOI 10.1016/j.cub.2014.03.016

McKinney AM, CaraDonna PJ, Inouye DW, Barr B, Bertelsen CD, Waser NM. 2012. Asynchronous changes in phenology of migrating Broad-tailed Hummingbirds and their early-season nectar resources. *Ecology* **93**:1987-1993 DOI 10.1890/12-0255.1

Micheneau C, Fournel J, Paillet T. 2006. Bird pollination in an angraecoid orchid on Reunion Island (Mascarene Archipelago, Indian Ocean). *Annals of Botany* **97**:965-974 DOI 10.1093/aob/mcl056

Moeller DA. 2004. Facilitative interactions among plants via shared pollinators. *Ecology* **85**:3289-3301 DOI 10.1890/03-0810

Muchhala N. 2007. Adaptive trade-off in floral morphology mediates specialization for flowers pollinated by bats and hummingbirds. *The American Naturalist* **169**:494-504 DOI 10.1086/512047

Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P. 2006. The smallest of all worlds: pollination networks. *Journal of Theoretical Biology* **240**:270–276 DOI 10.1016/j.jtbi.2005.09.014.

Olesen JM, Bascompte J, Elberling H, Jordano P. 2008. Temporal Dynamics in a Pollination Network. *Ecology* **89**:1573–82 DOI 10.1890/07-0451.1

Ollerton J. 1998. Pollination: sunbird surprise for syndromes. *Nature* **394**:726-727 DOI 10.1038/29409

Ollerton J, Cranmer L, Stelzer RJ, Sullivan S, Chittka L. 2009. Bird pollination of Canary Island endemic plants. *Naturwissenschaften* **96**:221-232 DOI 10.1038/npre.2008.1977.1

Ornelas JF, Ordano M, De-Nova AJ, Quintero ME, Garland Jr T. 2007. Phylogenetic analysis of interspecific variation in nectar of hummingbird-visited plants. *Journal of evolutionary biology* **20**:1904-1917 DOI 10.1111/j.1420-9101.2007.01374.x

Ortega-Olivencia A, Rodríguez-Riaño T, Valtueña FJ, López J, Devesa JA. 2005. First confirmation of a native bird-pollinated plant in Europe. *Oikos* **110**:578-590 DOI 10.1111/j.0030-1299.2005.13877.x

Proctor M, Yeo P, Lack A. 1996. *The natural history of pollination*. Timber Press. Portland, Oregon.

Pyke GH. 1980. The foraging behaviour of Australian honeyeaters: a review and some comparisons with hummingbirds. *Australian Journal of Ecology* **5**:343-369 DOI 10.1111/j.1442-9993.1980.tb01258.x

Remsen JV, Stiles FG, Scott PE. 1986. Frequency of arthropods in stomachs of tropical hummingbirds. *The Auk* **103**:436-441

Rocca MA, Sazima M. 2010. Beyond hummingbird-flowers: the other side of ornithophily in the Neotropics. *Oecologia Australis* **14**:67-99 DOI 10.4257/oeco.2010.1401.03

Rodríguez-Flores CI, Stiles FG. 2005. Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la amazonia colombiana. *Ornitología Colombiana* **3**:3–27

Rodríguez-Flores CI, Arizmendi MC. 2016. The dynamics of hummingbird dominance and foraging strategies during the winter season in a highland community in Western Mexico. *Journal of Zoology* **299**:262–274 DOI 10.1111/jzo.12360.

Rodríguez-Flores CI, Ornelas JF, Wethington S, Arizmendi MC. 2019. Are hummingbirds generalists or specialists? Using network analysis to explore the mechanisms influencing their interaction with nectar resources. *PLoS ONE* **14**:e021855 DOI 10.1371/journal.pone.0211855

Rosas-Guerrero V, Aguilar R, Martén-Rodríguez S, Ashworth L, Lopezaraiza-Mikel M, Bastida JM, Quesada M. 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecology letters* **17**:388-400 DOI 10.1111/ele.12224

Sakai S. 2002. General flowering in lowland mixed dipterocarp forests of South-east Asia. *Biological Journal of the Linnean Society* **75**:233-247 DOI 10.1046/j.1095-8312.2002.00016.x

Sazima M, Sazima I. 1999. The perching bird *Coereba flaveola* as a co-pollinator of bromeliad flowers in southeastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology* **77**:47-51 DOI 10.1139/z98-184

Sazima M, Vogel S, do Prado AL, De Oliveira DM, Franz G, Sazima I. 2001. The sweet jelly of *Combretum lanceolatum* flowers (Combretaceae): a cornucopia resource for bird pollinators in the Pantanal, western Brazil. *Plant Systematics and Evolution* **227**:195-208 DOI 10.1007/s006060170048

Schemske DW, Bradshaw HD. 1999. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences* **96**:11910-11915 DOI 10.1073/pnas.96.21.11910

Schleuning M, Fründ J, Klein MA, Abrahamczyk A, Alarcón R, Albrecht M, Andersson GKS, Bazarian S, Böhning-Gaese K, Bommarco R, Dalsgaard B, Dehling DM, Gotlieb A, Hagen M, Hickler T, Holzschuh A, Kaiser-Bunbury CN, Kreft H, Morris RJ, Sandel B, Sutherland WJ, Svenning JC, Tschardt T, Watts S, Weiner CN, Werner M, Williams NM, Winqvist C, Dormann CF, Blüthgen N. 2012. Specialization of mutualistic interaction networks decreases toward tropical latitudes. *Current biology* **22**:1925-1931 DOI 10.1016/j.cub.2012.08.015

Schmidt-Lebuhn AN, Kessler M, Hensen I. 2007. Hummingbirds as drivers of plant speciation? *Trends in Plant Science* **12**:329-331 DOI 10.1016/j.tplants.2007.06.009

Serrano-Serrano ML, Rolland J, Clark JL, Salamin N, Perret M. 2017. Hummingbird pollination and the diversification of angiosperms: an old and successful association in Gesneriaceae. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **284**:20162816 DOI 10.1098/rspb.2016.2816

Stebbins GL. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual review of ecology and systematics* **1**:307-326.

Stiles FG. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* **56**:285–301 DOI 10.2307/1934961.

Stiles FG. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* **10**:194–210. DOI 10.2307/2387905.

Stiles FG. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **68**:323-351 DOI 10.2307/2398801

Stiles FG. 1985. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornithological Monographs* 757-787 DOI 10.2307/40168315

Stiles FG. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *The Condor* **97**:853–878 DOI 10.2307/1369527.

Temeles EJ, Goldman RS, Kudla AU. 2005. Foraging and territory economics of sexually dimorphic purple-throated caribs (*Eulampis jugularis*) on three *Heliconia* morphs. *The Auk* **122**:187-204 DOI 10.1093/auk/122.1.187

Thomson JD, Wilson P. 2008. Explaining evolutionary shifts between bee and hummingbird pollination: convergence, divergence, and directionality. *International Journal of Plant Sciences* **169**:23-38 DOI 10.1086/523361

Toledo VM. 1975. *Chiranthodendron pentadactylon* Larreategui (Sterculiaceae): una especie polinizada por aves percheras. *Botanical Sciences* **35**:59-67 DOI 10.17129/botsci.1153

Toledo VM, Hernández HM. 1979. *Erythrina oliviae*: a new case of oriole pollination in Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 503-511 DOI 10.2307/2398842

Van der Niet T, Johnson SD. 2012. Phylogenetic evidence for pollinator-driven diversification of angiosperms. *Trends in ecology & evolution* 2:353-361 DOI 10.1016/j.tree.2012.02.002

Van der Kooi CJ, Ollerton J. 2020. The origins of flowering plants and pollinators. *Science* 368:1306-1308 DOI 10.1126/science.aay3662

Verdú M, Valiente-Banuet A. 2008. The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *The American Naturalist* 172:751–760 DOI 10.1086/593003.

Vitória RS, Vizentin-Bugoni J, Duarte LDS. 2018. Evolutionary history as a driver of ecological networks: a case study of plant–hummingbird interactions. *Oikos* 127:561-569 DOI 10.1111/oik.04344

Waser NM, Real LA. 1979. Effective mutualism between sequentially flowering plant species. *Nature* 281:670-672 DOI 10.1038/281670a0

Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM, Ollerton J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77:1043–1060 DOI 10.2307/2265575.

Weinstein BG, Graham CH. 2017. Persistent bill and corolla matching despite shifting temporal resources in tropical hummingbird-plant interactions. *Ecology Letters* 20:326–335 DOI 10.1111/ele.12730

Wester P. 2013. Sunbirds hover at flowers of *Salvia* and *Lycium*. *Ostrich* 84:27-32 DOI 10.2989/00306525.2013.774300

Whelan RJ, Burbidge AH. 1980. Flowering phenology, seed set and bird pollination of five Western Australian *Banksia* species. *Australian Journal of Ecology* **5**:1-7 DOI 10.1111/j.1442-9993.1980.tb01225.x

Wilson P, Wolfe AD, Armbruster WS, Thomson JD. 2007. Constrained lability in floral evolution: counting convergent origins of hummingbird pollination in *Penstemon* and *Keckiella*. *New Phytologist* **176**:883-890 DOI 10.1111/j.1469-8137.2007.02219.x

Willmer P. 2011. *Pollination and Floral Ecology*. Princeton University Press

Wolf LL, Stiles FG, Hainsworth FR. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *The journal of animal ecology* 349-379 DOI 10.2307/3879

Wolowski M, Ashman TL, Freitas L. 2013. Community-wide assessment of pollen limitation in hummingbird-pollinated plants of a tropical montane rain forest. *Annals of botany* **112**:903-910 DOI 10.1093/aob/mct140

Zanata T, Dalsgaard B, Passos FC, Cotton PA, Ropert JJ, Maruyama PK, Fischer E, Schleuning M, Martín González AM, Vizentin-Bugoni J, Franklin DC, Abrahamczyk S, Alárcon R, Araújo AC, Araújo FP, Azevedo-Junior SM, Baquero AC, Böhning-Gaese K, Carstensen DW, Chupil H, Coelho AG, Faria RR, Horák D, Ingversen TT, Janecek S, Kohler G, Lara C, Las-Casas FMG, Lopes AV, Machado AO, Machado CG, Machado IC, Maglianesi MA, Malucelli TS, Mohd-Azlan J, Moura AC, Oliveira GM, Oliveira PE, Ornelas JF, Riegert J, Rodrigues LC, Rosero-Lasprilla L, Rui AM, Sazima M, Schmid B, Sedláček O, Timmermann A, Vollstädt MGR, Wang Z, Watts S, Rahbek C, Varassin IG. 2017. Global patterns of interaction specialization in bird–flower networks. *Journal of Biogeography* **44**:1891–910. DOI 10.1111/jbi.13045.

Capítulo 3

Forbidden links, trait matching and modularity in plant-hummingbird networks: Are specialized modules characterized by higher phenotypic floral integration?

Jaume Izquierdo-Palma, María del Coro Arizmendi, Carlos Lara y Juan
Francisco Ornelas

Abstract

Background. Plant-pollinator mutualistic networks show non-random structural properties that promote species coexistence. However, these networks show high variability in the interacting species and their connections. Mismatch between plant and pollinator attributes can prevent interactions, while trait matching can enable exclusive access, promoting pollinators' niche partitioning and, ultimately, modularity. Thus, plants belonging to specialized modules should integrate their floral traits to optimize the pollination function. Herein, we aimed to analyze the biological processes involved in the structuring of plant-hummingbird networks by linking network morphological constraints, specialization, modularity, and phenotypic floral integration.

Methods. We investigated the understory plant-hummingbird network of two adjacent habitats in the Lacandona rainforest of Mexico, one characterized by lowland rainforest and the other by savanna-like vegetation. We performed monthly censuses to record plant-hummingbird interactions for two years (2018–2020). We also took hummingbird bill measurements and floral and nectar measurements. We summarized the interactions in a bipartite matrix and estimated three network descriptors: connectance, complementary specialization (H_2'), and nestedness. We also analyzed the modularity and average phenotypic floral integration index of each module.

Results. Both habitats showed strong differences in the plant assemblage and network dynamics but were interconnected by the same four hummingbird species, two Hermits and two Emeralds, forming a single network of interaction. The whole network showed low levels of connectance (0.35) and high specialization ($H_2' = 0.87$). Flower morphologies ranged from generalized to specialized, but trait matching was an important network structurer. Modularity was associated with morphological specialization. The Hermits *Phaethornis longirostris* and *P. striigularis* each formed a module by themselves, and a third module was formed by the less-specialized Emeralds: *Chlorestes candida* and *Amazilia tzacatl*. The floral integration values were higher in specialized modules but not significantly higher than that formed by generalist species.

Conclusions. Our findings suggest that biological processes derived from both trait matching and “forbidden” links, or nonmatched morphological attributes, might be important network drivers in tropical plant-hummingbird systems while morphological specialization plays a minor role in the phenotypic floral integration. The broad variety of corolla and bill shapes promoted niche partitioning, resulting in the modular organization of the assemblage according to morphological specialization. However, more research adding larger datasets of both the number of modules and pollination networks for a wider region is needed to conclude whether phenotypic floral integration increases with morphological specialization in plant-hummingbird systems.

Introduction

Plant and animal species are integrated in complex networks of interdependencies forming ecological communities playing an important role in the generation of Earth’s biodiversity (*Bascompte & Jordano, 2007*). Plant-pollinator mutualistic networks are linked by trophic interactions where plants act as primary producers and animals as a special subset of primary consumers that feed on nectar and/or pollen (*Bascompte & Jordano, 2007; Waser et al. 1996*). The strength of their interactions varies, resulting in large, complex networks in which interacting species impose reciprocal selective pressures as they interrelate over ecological and evolutionary time (*Waser et al., 1996; Bascompte & Jordano, 2007; Thomson & Wilson, 2008*). Over the last decade, the study of mutualistic networks has changed radically, along with the theory (*Bascompte & Jordano, 2007; Blüthgen et al., 2007; Olesen et al., 2007; Ings et al., 2009; Vázquez et al., 2009; Dalsgaard et al., 2011*), and new powerful analytical tools have been proposed (*Dormann et al., 2008; Dormann & Strauss, 2014*). These advances have shown that non-random structural properties can be characterized by certain network metrics. For example, most interaction networks show a nested structure (i.e, specialists interact with subsets of species with which generalists also interact) and varying levels of connectivity among species. Both properties facilitate species coexistence by minimizing competition relative to facilitation, supporting greater biodiversity (*Bascompte et al., 2003; Olesen et al., 2006; Verdú & Valiente-Banuet, 2008; Bastolla et al., 2009; Sugihara & Ye, 2009*). Furthermore, most ecological networks are strongly asymmetric (i.e., a plant species might

heavily depend on a pollen-vector species that, in turn, is only weakly dependent on that plant species). Thus, the community is structured around a central core of generalists, offering robustness and resilience to the random loss of species (*Vázquez & Aizen, 2003; Bascompte et al., 2006; Guimarães et al., 2006; Blüthgen et al., 2007; Bascompte & Jordano, 2013*).

Although the discussion on the architecture of mutualistic networks is quite settled, the underlying structuring mechanisms are still being debated (*Maruyama et al., 2014; Vizentin-Bugoni et al., 2014; Araujo et al., 2018*). Mutualistic networks tend to be very heterogeneous in the number of interacting species at each level and the distribution of their connections, such as, for example, between animal-dispersed fruits and their dispersers or animal-pollinated angiosperms and their pollinators (*Bascompte & Jordano, 2007*). Two major biological mechanisms that influence the structure of networks are the “complementary traits” and “barrier traits” (*Santamaría & Rodríguez-Gironés, 2007*). For complementary traits, the interaction is determined by the similarity between the reward that the plant has to offer and the resource that the pollinator seeks. This mechanism can progressively generate co-specialization. For example, flowers that are mainly pollinated by birds are red in color, matching the perceptual system of their avian pollinators who show a preference for this colour when looking for nectar resources (*Niovi Jones & Reithel, 2001*). For the mechanism of barrier traits, the interaction is related to the ability of the pollinator to reach the reward offered by the flower. Only those pollinators whose traits allow them to overcome the floral barriers are able to access the reward. For example, Hermit hummingbirds with typically long and curved bills have access to flowers with long and curved corolla tubes that hummingbird species with short and straight bills cannot access (*Maglianesi et al., 2014*). Consequently, competition for shared floral resources is reduced (*Feinsinger 1976; Ings et al., 2009; McGuire et al., 2009; Abrahamczyk & Kessler, 2010; Maglianesi et al., 2014*). These exploitation barriers imposed by the mismatch of biological attributes lead to a decrease in the connectivity and/or strength of the interactions in ecological networks can be called “forbidden links” (*Santamaría & Rodríguez-Gironés, 2007; Olesen et al., 2011*).

Species abundances can be as important or even more important as species traits in structuring the ecological interaction networks of local communities (e.g., common in insect-

pollination networks; *Vázquez et al., 2009*). However, plant-hummingbird mutualistic networks are considered a specialized system, particularly those located near the Equator due to higher productivity and the relatively stable and predictable availability of resources throughout the year (*Feinsinger & Colwell, 1978; Dalsgaard et al., 2011; Belmaker et al., 2012; Zanata et al., 2017*). Several studies have shown that mismatches between plants and animals species in morphology and in the plant flowering phenology (i.e., forbidden links) play a major role in structuring interactions in plant-hummingbird systems (*Stiles 1978; Lara 2006; Maglianesi et al., 2014; Maruyama et al., 2014; Vizentin-Bugoni et al., 2014; Sonne et al., 2019*). Hummingbird clades have characteristic morphologies that influence resource use, flight capabilities, competitive skills and environmental filtering, important mechanisms structuring hummingbird communities (*Rodríguez-Flores et al., 2019*). Furthermore, hummingbird morphological traits, such as bill length and curvature and body mass, have also been hypothesized to play a role in the specialization of hummingbird interactions. Meanwhile, corolla length and curvature and nectar volume are floral traits associated with the specialization of hummingbird-pollinated plants (*Maruyama et al., 2014, 2018; Maglianesi et al., 2014, 2015; Dehling et al., 2016*). Thus, specialization in trophic resources' use by hummingbird assemblages, which vary in its type and/or its strength, can arise in niche segregation of the community due to the differential access to flowers (*Feinsinger & Colwell, 1978*).

The extent to which connectivity is limited by both morphological mismatches and spatio-temporal constraints often results in resource segregation, leading to niche partitioning and, consequently, a modular structure in ecological networks. Network modularity reflects the tendency of a set of species to interact predominantly with species within the set and less frequently with species in other sets. Modularity implies that species can be grouped (i.e., form modules) in such a way that weakly interlinked subsets of species are strongly connected internally (*Olesen et al., 2007*). Modules can provide information on the dynamics of ecological communities by identifying specialized functional groups of pollinators and floral traits (*Newman 2006; Olesen et al., 2007; Danieli-Silva et al., 2012; Dormann & Strauss, 2014; Maruyama et al., 2014*). Some studies support the idea that modularity increases with the increased specialization of the interacting species (*Lewinsohn et al., 2006; Guimarães et al., 2006*) and is positively related with network size (*Olesen et al., 2007*).

Thus, in little-connected and highly nested networks, which are common in the tropics (Olesen & Jordano, 2002), there is a higher probability of modularity (Fortuna et al., 2010).

Specialized modules drive strong plant-pollinator relationships, leading to the diffuse co-evolution of complementary morphological traits (Sazatornil et al., 2016). Furthermore, selection imposed by pollinators can be an important mechanism shaping the patterns of variation and covariation of floral traits, particularly in plant species with specialized pollination. Such is the case in the *Phaethornis-Heliconia* pollination system (Armbruster 1991; Fenster 1991; Herrera et al., 2002; Pérez et al., 2007; Ordano et al., 2008). In this context, flowers can be seen as suites or units of traits that require a precise configuration and arrangement of their sexual organs for proper pollination (Bissell & Diggle, 2008). From this multi-trait view, some authors have argued that selection imposed by specialized pollinators reduces phenotypic variability and favors the integration of subsets of floral traits (“*pleiades*”), i.e., correlations among traits within functional units usually involved in one ecological function (Berg 1960; Stebbins 1970; Conner & Via, 1993; Rosas-Guerrero et al., 2011). However, other factors may be linked with phenotypic floral integration, such as the breeding system (Anderson & Busch, 2006; Rosas-Guerrero et al., 2011) and developmental-genetic factors (Conner 2002; Smith & Rausher, 2008). Nonetheless, the relationship between specialization and niche partitioning in hummingbird assemblages and its possible effects on the phenotypic floral integration of interacting plant species are poorly understood (Berg 1960; Stebbins 1970; Conner & Via, 1993; Rosas-Guerrero et al., 2011).

In this study, we assessed the association among biological processes involved in the structuring of plant-hummingbird networks, niche segregation by ecological specialization, and phenotypic floral integration of the plant assemblages. We used the phenotypic floral integration index as a measurable estimate of the magnitude and pattern of covariation among sets of functionally related floral traits to obtain new insights into the link between modularity and specialization in plant-hummingbird mutualistic networks (Ordano et al., 2008; Rosas-Guerrero et al., 2011; Dormann & Strauss, 2014). To achieve this, we investigated the network architecture by descriptors commonly used in similar studies and identified the possible underlying biological processes, i.e., trait matching and forbidden links. Then, we analyzed the modularity and floral integration index of each module to identify patterns of

covariation. In particular, we examined the understory plant-hummingbird mutualistic networks in two distinct adjacent habitats in Mexico, addressing the following questions: (1) Are there differences between the two habitats in the composition of interacting species and their network metrics? (2) What is the main network structuring each habitat? and, (3) Is there a relationship between module specialization and phenotypic floral integration? To our knowledge, the linking of network morphological constraints, specialization, modularity, and phenotypic floral integration is a new approach in the study of plant-hummingbird interaction networks.

Materials & Methods

Study area

Fieldwork was carried out at the Chajul Biological Station located in the Montes Azules Biosphere Reserve (16°06' N; 90°56' E) within the Lacandon region in southern Mexico a few kilometers from the Guatemalan border. The study area covers an extension of ~331,200 ha and is situated from 150 to 1,500 meters above sea level (MASL). Mean rainfall in Chajul is around 3000 mm, of which ca. 70% is concentrated during the rainy season from May to December. The dry season occurs from January to April. The mean annual temperature is 22.5 °C (*Carabias et al., 2015*). The dominant vegetation around the field station is lowland evergreen tropical rainforest (hereafter “rainforest” habitat) with some variability influenced by the soil properties and proximity to water bodies. Near streams and rivers, there is riparian vegetation and sections of flooded plains. In areas surrounding the field station where the anthropic impact has been more intense in recent times, the vegetation mainly consists of secondary forest and abandoned fields in different stages of ecological succession. There is also some hilly terrain (highest elevation: 230 MASL) with thin and poor soils, and the vegetation here is savanna-like with low and scattered trees and an understory characterized by abundant sedge (*Scleria melaleuca*; hereafter “savanna” habitat) (*Miranda & Hernández, 1973; Rzedowski & Huerta, 1994; Siebe et al., 1996*). We collected data from January 2018 to January 2020 along trails 6700 m long in both study habitats.

Phenology of hummingbirds and their plants

At monthly intervals, we recorded the hummingbird species and their numbers along six study trails in both habitats. Walking censuses began around 7:00 AM and ended at 1:30 PM. All hummingbird-pollinated plant species (individuals or floral patches) flowering within 2.5 m on each side of the trails were counted at a maximum height of 5 m. We focused on the understory plant community for logistical reasons. Flowering plants in the canopy are difficult to see from the ground, which may result in an underestimation of the number of plant individuals and interactions with their pollinators. Binoculars (Nikon 10 × 42) and a field guide were used to identify hummingbirds (*Arizmendi & Berlanga, 2014*), and plant specimens were identified at the Chajul Biological Station herbarium. The scientific names of plants were checked with “The Plant List” online database (www.theplantlist.org) and of hummingbird with the IOC World Bird List (www.worldbirdnames.org).

Floral measures and bill morphology

Because hummingbirds commonly visited the flowers of the plant species we observed during the censuses, we quantified several floral traits presumed to be associated with hummingbird pollinator attraction and pollen transfer efficiency (*Wolf et al., 1976; Stiles 1995*). The flower morphology was characterized by measuring the corolla length and curvature, as these are the primary constraints determining the ability of hummingbirds to reach the nectar. We measured the effective corolla length (i.e., distance from the nectary to the distal portion of the flower, which determines how far the bill of the feeding bird fits into the flower) (*Wolf et al., 1976*). In addition, we calculated the flower curvature following similar methodology used in hummingbird bills (*Stiles 1995; Rico-Guevara & Araya-Salas, 2015*). We calculated a corolla curvature index as the arc:chord ratio of the corolla. Arc length was measured following the dorsal profile of the corolla from the calyx to the corolla tip, and the chord was measured as the straight-line distance from the calyx to the corolla tip. These measures were taken from lateral photographs using the ImageJ software (*Schneider et al., 2012*). Because the placement of pollen on the vector and its subsequent reception on the stigma is crucial to plant fitness, we measured the average stamen length and style length. For each plant species recorded in both habitats, we measured from two 2 to 180 flowers collected from at least two individuals. Accumulated nectar was also quantified to determine

reward availability for hummingbirds. From each plant species, 2–30 buds about to open were selected and placed in mesh bags (1-mm mesh size) to exclude hummingbird visitors and allow nectar to accumulate. After the flowers opened, the accumulated nectar was extracted, and the nectar was removed and measured after 24h of nectar accumulation using calibrated micropipettes (5 μ L) and a digital caliper (error: 0.1 mm). The sugar concentration (percentage sucrose) was measured by a hand-held pocket refractometer (range concentration 0–32° Brix units (°Bx); Atago, Tokyo, Japan). To characterize the main floral types of the whole plant assemblage, we performed a principal components analysis (PCA) of the measured floral traits (morphology and nectar) after discarding highly correlated variables through a correlation analysis.

The hummingbirds' bill morphology was measured as the length of the exposed culmen and its curvature from voucher specimens housed at the collection of the Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (MZFC, UNAM) (*Phaethornis longirostris* [$n = 30$], *P. striigularis* [$n = 20$], *Amazilia tzacatl* [$n = 30$], and *Chlorestes candida* [$n = 28$]). As hummingbirds can project their tongues to drink nectar (Paton & Collins, 1989), bill measurements that ignore tongue extension can underestimate birds' capacity to access nectar. Because precise measurements of tongue length are unavailable for different hummingbird species, we added one-third to the bill length for each species (Vizentin-Bugoni et al., 2014). To examine differences in bill shape, we calculated a bill curvature index as the arc:chord ratio of the exposed culmen (maxillary curvature) (Stiles 1995; Rico-Guevara & Araya-Salas, 2015). Arc length was measured following the dorsal profile of the bill from the feathered base to the tip, and the chord was measured as the straight-line distance from the feathered base to the tip (*Phaethornis longirostris* [$n = 18$], *P. striigularis* [$n = 14$], *Amazilia tzacatl* [$n = 13$], and *Chlorestes candida* [$n = 20$]). These measures were taken from lateral photographs of the complete bill using the ImageJ software (Schneider et al., 2012). Furthermore, we obtained the average measures of total body weight to relate them with agonistic behavior and nutritional requirements (*Phaethornis longirostris* [$n = 15$], *P. striigularis* [$n = 11$], *Amazilia tzacatl* [$n = 10$], and *Chlorestes candida* [$n = 12$]). To obtain a closer relationship between the trait match of plant species and their hummingbird visitors, we calculated the average of each

floral trait of the flowering plants visited by the hummingbird species. Then, comparisons were made with the average bill length and curvature.

Plant-hummingbird interactions

We built the plant-hummingbird mutualistic networks from a plant-centered approach (Jordano 1987; Bosch *et al.*, 2009). We did not record other pollinator interactions despite have been reported that many plants visited by hummingbirds are also visited by insects (Dalsgaard *et al.*, 2009). Nevertheless, this fact should not affect to test our hypotheses due to the high specialization of our study system. Plant-insect pollination studies require another methodology with closer observations and adapted to the daily foraging activity of each invertebrate species. Because our study was based on mutualistic relationships, we only considered hummingbirds as potential pollinators. We recorded legitimate hummingbird visits, i.e., when hummingbirds contacted the reproductive structures of the flowers. Each visit was defined as the moment a hummingbird probed one flower until it left the flowering plant/patch. We conducted from 8 to 50 h focal observations of each plant species (Vizentin-Bugoni *et al.*, 2016). Most observations were conducted by video recording (GoPro Hero5), but in some cases (i.e., large floral patches or epiphytes with difficult access), we used binoculars (Nikon 10 × 42) to prevent underestimating the interactions. The observations were conducted from 07:00 AM to 11:30 AM, the time period of maximum foraging activity based on preliminary observations. Whenever possible, we conducted the observations at different plant individuals and locations to capture maximum variability. We observed a total of 657 h of plant-hummingbird interactions.

Analysis of interaction networks

We summarized the plant-hummingbird interactions in a bipartite matrix with each cell indicating the frequency of interactions. Because the two habitats are adjacent, they can form a single network. For this reason, we built a single interaction network for both habitats. However, to have a glimpse of the possible underlying biological processes modeling interactions in each habitat, we also built two separate interaction networks corresponding with the rainforest and savanna communities. Using these matrices, we estimated several network metrics of structure and specialization, which are detailed at following: (1) Connectance was calculated as the proportion of possible links in the network that are

actually realized. If nonmatching species traits can prevent the occurrence of certain interactions (forbidden links), connectance is an estimate of how interactions are constrained in the communities. (2) Complementary specialization (H_2') estimates the exclusiveness of interactions considering the ecological specialization of a species (i.e., how connected a species is) and how these interactions differ among species. The H_2' index is useful for comparing ecological networks, as it is less affected by community size or sampling intensity (Blüthgen *et al.*, 2007). (3) Nestedness was calculated using the ANINHADO software (Guimarães & Guimarães, 2006). We used two estimators, the NODF index, which uses qualitative presence/absence data, and wNODF, which considers quantitative interaction data (Almeida-Neto *et al.*, 2008; Almeida-Neto & Ulrich, 2011). (4) Modularity (Q), as defined above, was estimated for both quantitative and qualitative matrices. For the quantitative matrices, we used the QuanBiMo optimization algorithm (Dormann & Strauss, 2014). As the QuanBiMo algorithm has an iterative searching algorithm (values can slightly differ between runs), we chose the highest values from 10 independent runs. The modularity of the qualitative matrix was estimated in MODULAR (Marquitti *et al.*, 2014), a stochastic algorithm, using Barber's metric for bipartite networks (Barber, 2007) and following the recommended program settings (Marquitti *et al.*, 2014; Appendix 3). We estimated the significance of each run against 100 null matrices obtained with two null models: the Erdős-Rényi (ER) model (Marquitti *et al.* 2014) and one proposed by Bascompte *et al.* (2003). We also ran a modularity analysis considering both habitats together. If the habitats functioned as separated units, separate modules corresponding with each community would be generated.

To evaluate the statistical significance of the estimated network metrics, we compared the observed values to 1000 random values calculated from the null matrices. These matrices were generated using a randomization algorithm that conserves the total number of interactions per row and column in the matrix (Patefield's r2dtable algorithm). Such a null model is not prone to type I errors (Dormann *et al.*, 2008). The network indices (connectance, H_2' , NODF, wNODF, and Q) were expressed as z-scores (observed – mean(null) / sd(null)), and the statistical significance was assessed by Z-tests. The interaction networks and networks metrics were built and estimated using the *bipartite* package version 2.11 (Dormann *et al.*, 2008) in R software (R Development Core Team, 2018).

Analysis of phenotypic floral integration

To obtain a measurable estimate of the magnitude (i.e., degree to which the traits are tied) and pattern (i.e., arrangement of the relationships among traits) of covariation among sets of functionally related floral traits, we estimated the phenotypic integration index (PINT). We also expressed the PINT as a percentage depending on the maximum possible integration levels (RelPINT). PINT and RelPINT were estimated using the package PHENIX (*Torices & Muñoz-Pajares, 2015*) in R software (*R Development Core Team, 2018*); both are based on a correlation matrix following Wagner (1984). We calculated the PINT for each plant species (except those lacking sufficient data) and the average PINT of plants in both communities. Since flowers with floral traits of a similar size, i.e., corolla, stamen, and style length, produce high PINT values simply by correlation, we included nectar metrics as floral traits. The reward traits were added to mitigate high PINT values unrelated with floral specialization. We obtained the average PINT across the species of each module of the overall interaction network to link phenotypic floral integration patterns and ecological specialization and assessed differences across these species with one-way ANOVAs. We also compared the average PINT across habitats following the same procedure.

Results

Hummingbirds and their floral resources

The plant-hummingbird data set comprised a total of 3,403 interactions between 26 plant species belonging to eight families and four hummingbird species. In the rainforest habitat, we recorded 1069 interactions with 18 plant species belonging to eight families (Acanthaceae, Bromeliaceae, Costaceae, Fabaceae, Heliconiaceae, Malvaceae, Marantaceae, Rubiaceae) (**Figs. 3.1, 3.2**). In the savanna habitat, we recorded 953 interactions with eight plant species belonging to two families (Bromeliaceae and Rubiaceae) (**Figs. 3.1, 3.2**). The hummingbird assemblage was the same in both communities and composed of year-round species, including two species in the Emeralds clade (*Chlorestes candida* and *Amazilia tzacatl*) and two in the Hermits clade (*Phaethornis longirostris* and *Phaethornis striigularis*). In the rainforest habitat, we recorded three additional species: *Anthracothorax prevostii*, *Heliothryx barroti*, and *Phaeochroa cuvierii*. However, they only made illegitimate visits,

acting as nectar robbers. For this reason, these species were not included in the mutualistic network described below. The plant assemblages were distinct in each community, with no shared species, yet the hummingbird species were the same. Thus, both habitats are considered as a single interaction network interconnected by the hummingbirds.

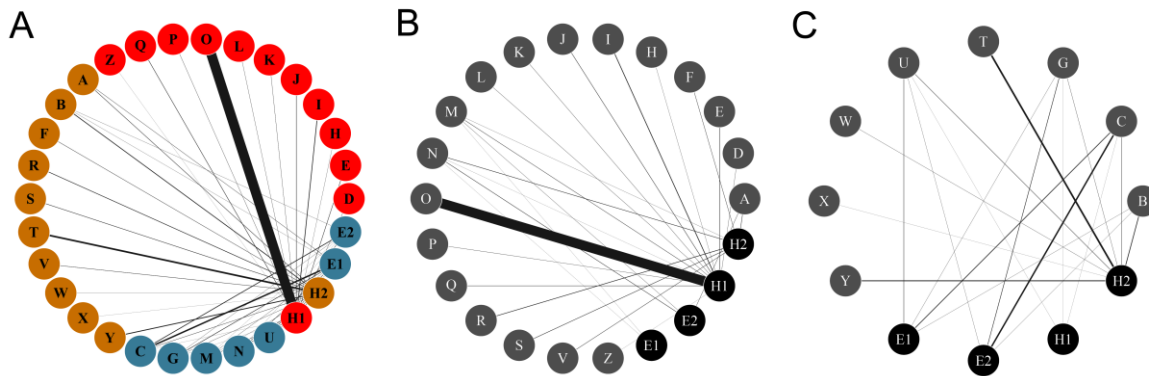


Figure 3.1. Networks of hummingbirds and their nectar plants with identified modules indicated by colors. (A) Ecological network comprised by the plant and the hummingbird assemblages from the two habitats, identifying modules for plants and pollinators. (B) Ecological network obtained from the rainforest. (C) Ecological network from the savanna habitat. The thickness of the lines is proportional to the strength of the pairwise interactions. Circles from A to Z represent the plant species: (A) *Aechmea tillandsioides*, (B) *Aechmea bracteata*, (C) *Androlepis skinneri*, (D) *Billbergia viridiflora*, (E) *Bromelia pinguin*, (F) *Calathea lutea*, (G) *Catopsis berteroniana*, (H) *Costus pictus*, (I) *Costus scaber*, (J) *Erythrina folkersii*, (K) *Heliconia aurantiaca*, (L) *Heliconia collinsiana*, (M) *Heliconia latispatha*, (N) *Heliconia librata*, (O) *Heliconia wagneriana*, (P) *Justicia aurea*, (Q) *Malvaviscus arboreus*, (R) *Odontonema callistachyum*, (S) *Odontonema tubaeforme*, (T) *Palicourea triphylla*, (U) *Psychotria poeppigiana*, (V) *Stromanthe macrochlamys*, (W) *Tillandsia bulbosa*, (X) *Tillandsia pruinosa*, (Y) *Tillandsia streptophylla*, (Z) *Vriesea heliconioides*. Circles H1-2 represent the hummingbird Hermits clade: *Phaethornis longirostris* (H1) and *Phaethornis striigularis* (H2). Circles E1-2 represent the hummingbird Emeralds clade: *Chlorestes candida* (E1) and *Amazilia tzacatl* (E2).

Despite we did not sample other plant-pollinator interactions, insects as floral visitors were rare in general and acted mainly as illegitimate visitors based on our observations. Most of the plant assemblage exhibited a clear ornithophilic syndrome (acting by itself as an insect deterrent) but some plant species showed less strict floral barriers against generalized pollinators, such as *Catopsis berteroniana*. From the video recordings we observed legitimate visits by insects in *Calathea lutea* and *Stromanthe macrochlamys*, both from the

Marantaceae family. Despite *P. striigularis* was the only hummingbird visitor registered in both of these plant species, we also observed insects (butterflies, bees, and hoverflies) visiting and even opening the flowers using their complex explosive pollination mechanism (Ley & Bockhoff, 2009). We also noticed abundant legitimate visits by different butterfly species in *Psychotria poeppigiana*. Thus, hummingbirds acted as occasional visitors to those species. We also observed some visits in *Costus ruber* by euglossine bees, but we could not determine whether they were legitimate or illegitimate. In some plant species, such as *Heliconia librata* and *H. aurantiaca*, we observed small butterflies, ants, and small bees (mainly stingless bees of the genus *Trigona*) obtaining nectar from the bracts, acting as nectar robbers, but none of these observations were considered in this study.

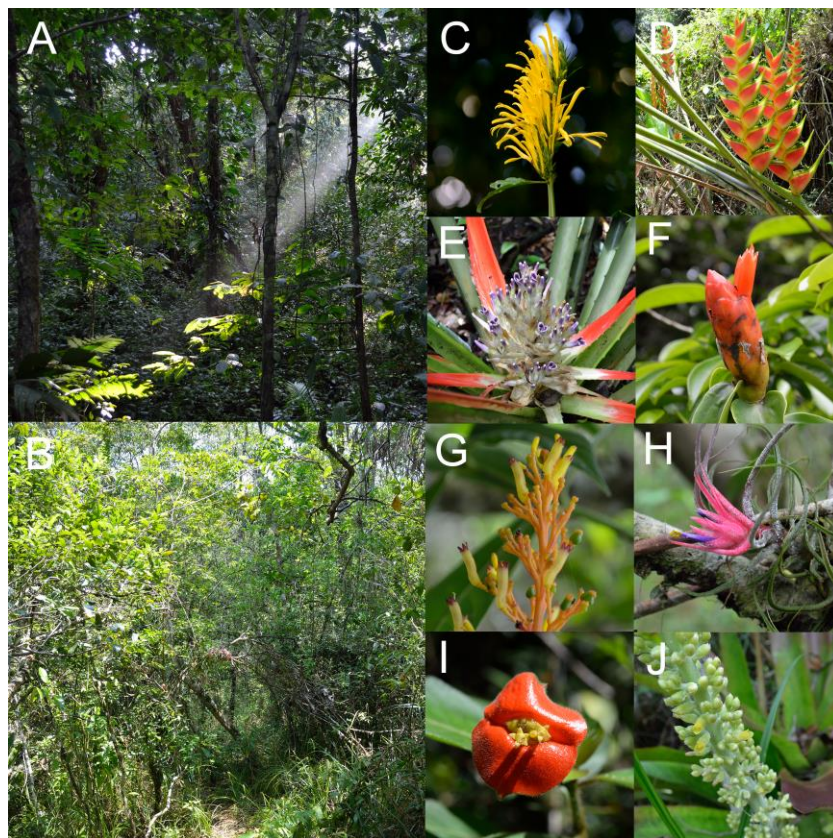


Figure 3.2. (A) Rainforest and (B) savanna habitats with some plant species (C-J) from their assemblages belonging to different families photographed in the study site. Plant species correspond to: (C) *Justicia aurea* (Acanthaceae), (D) *Heliconia wagneriana* (Heliconiaceae), (E) *Bromelia pinguin* (Bromeliaceae) and (F) *Costus scaber* (Costaceae) from the rainforest assemblage (A); and (G) *Palicourea triphylla* (Rubiaceae), (H) *Tillandsia pruinosa* (Bromeliaceae), (I) *Psychotria poeppigiana* (Rubiaceae) and (J) *Androlepis skinneri* (Bromeliaceae) from the savanna assemblage (B). Photo credit: Jaime Izquierdo-Palma.

Plant-hummingbird interaction networks

The complete network had low levels of connectance (0.35, z-score = -2.82, $p = 0.005$) and high levels of H_2' compared to the null matrices (0.87, z-score = 15.97, $p = < 0.0001$), showing ecological specialization between hummingbirds and plants. The values of NODF (38.33, z-score = -3.960, $p = 0.002$) and wNODF (11.41, z-score = -3.89, $p = < 0.001$) were statistically significant, showing lower levels of nestedness than expected. The Q value (0.51, z-score = 16.43, $p < 0.001$) indicated significant modularity that was higher than expected. We obtained three modules: one formed by *P. longirostris*, another by *P. striigularis*, and a final formed by the two Emerald species, *C. candida* and *A. tzacatl*. The modules did not separate the habitats, but the habitats were related with the ecological specialization of species. The module formed by *P. longirostris* only included plants species from the rainforest assemblage (**Fig. 3.3, Supplemental Table 3.S1**). As we obtained the same modules using the QuanBiMo and MODULAR software, we only used the results from QuanBiMo because our network was quantitative.

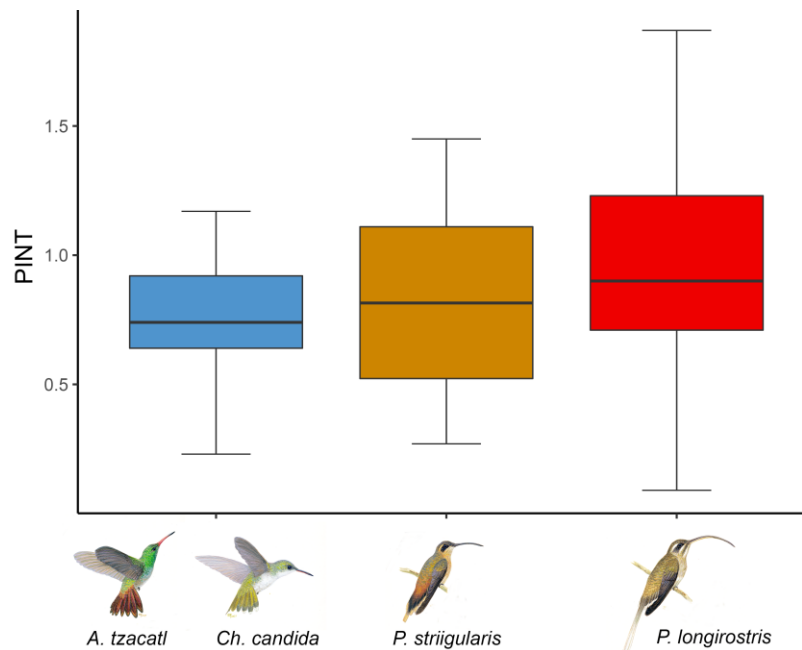


Figure 3.3. Average floral integration index (PINT) found in each module. Colors indicate the modules found in the complete network with the rainforest and savanna plant assemblages together. One module is formed by *Amazilia tzacatl* (*A. tzacatl*) and *Chlorestes candida* (*C. candida*), one by *Phaethornis striigularis* (*P. striigularis*) and one by *Phaethornis longirostris* (*P. longirostris*). Hummingbird illustration credit: Marco Antonio Pineda Maldonado/Banco de Imágenes CONABIO.

The Hermits were the main clade of floral visitors. *Phaethornis longirostris* visited 16 plant species and was the only hummingbird species recorded in 11 of these, all belonging to the rainforest assemblage (Fig. 3.1, 3.2). The strength of the interaction (represented by the number of visits/h) between *P. longirostris* and *H. wagneriana* is remarkable, with a mean of 47.44 visits/h, far above any other interaction. This visitation rate can be explained by the fact that *H. wagneriana* grows in large patches and *P. longirostris* is the only hummingbird capable of obtaining nectar from their long, curved flowers (Fig. 3.4). Thus, they remained near the *H. wagneriana* patches during the flowering period, taking advantage of their abundance despite being considered trapliners. *Phaethornis striigularis* visited the flowers of 15 plant species and was the only visitor recorded to eight of them, five of which were in the rainforest and two in the savanna assemblage (Fig. 3.1, 3.2). *Amazilia tzacatl* and *Chlorestes candida* visited seven and six plant species, respectively. These Emeralds always acted as generalist foragers of generalist plants species in both habitats. This is probably due to the trait mismatch between their bills and the specialized corollas, so they were not the only visitors recorded to any of the flowering plants.



Figure 3.4. Trait matching between corresponding pairs of morphological traits in three plant species and their exclusive hummingbird visitor, *P. longirostris*, in the study area. Plant species correspond to: (A) *Billbergia viridiflora* (Bromeliaceae), (B) *Heliconia aurantiaca* (Heliconiaceae), and (C) *Heliconia wagneriana* (Heliconiaceae). Photo credit: Jaime Izquierdo-Palma.

When dividing the complete network by habitat, each community differed considerably in its network topography. The plant-hummingbird interaction network in the rainforest habitat had a low level of connectance (0.35, z-score = -2.88, p = 0.004) and high level of H_2' (0.83, z-score = 4.95, p < 0.0001), similar to the complete network. The NODF (25.77, z-score = -0.18, p = 0.86) was not statistically significant, yet the wNODF (10.15, z-

score = -2.32 , $p = 0.02$) was lower than expected. In the rainforest habitat, *P. longirostris* was the main floral visitor to 13 plant species followed by *P. striigularis*, which visited seven species (**Fig. 3.1**). On the other hand, *A. tzacatl* and *C. candida* only visited three or two plant species, respectively. The plant-hummingbird interaction network in the savanna habitat showed higher levels of connectance compared to the rainforest community, although these were lower than expected (0.59 , z -score = -2.64 , $p = 0.009$). The H_2' value (0.47 , z -score = 3 , $p = 0.003$) was intermediate, suggesting less niche specialization than in the rainforest community (**Fig. 3.1**). The NODF (70.59 , z -score = 0.71 , $p = 0.47$) and wNODF (41.91 , z -score = 1.37 , $p = 0.17$) were higher but not significantly higher as compared to the rainforest network. In the savanna habitat, *P. striigularis* was the main visitor to eight plant species. On the other hand, we only recorded a few visits of *P. longirostris* to three plant species, with a visitation rate of 0.02 to 0.10 visits/h. For this reason, the latter species can be considered a rare visitor to the savanna habitat. Unlike the rainforest interaction network, the two Emerald species had a greater role as floral visitors and behaved as territorial in the savanna habitat, as indicated by the strength of some of their floral interactions (**Fig. 3.1**).

Hummingbird-plant trait matching

From the PCA analysis, we obtained three principal components that accumulated 88.18% of the total variance (**Table 3.1, 3.2**). Floral traits selected after the correlation analysis were corolla length, corolla curvature, nectar volume, and nectar concentration (**Supplemental Table 3.S2**). The first component was related with straight, small-sized flowers with dilute nectar in small quantities (PC1: 50.5% of total variance). The main plant families matching with this category were Bromeliaceae (4 species), Rubiaceae (2), Acanthaceae (1), and Marantaceae (1). Fifty-three percent were from the rainforest and the remaining 47% from the savanna. Eighty percent of the plant species were visited by *Phaethornis striigularis*, 20% by *P. longirostris*, 40% by *Amazilia tzacatl*, and 33% by *Chlorestes candida*. The second factor was related with small flowers with high nectar concentration (PC2: 19.5% of total variance). Only two species belonged to this factor, *Calathea lutea* and *Stromanthe macrochlamys*, both found in the rainforest habitat. As explained above, both of these plant species were visited mainly by insects apart from *Phaethornis striigularis*. Lastly, the third factor was related with flowers with moderate corolla curvature and low nectar volume (PC3:

18.18% of the total variance). The associated plant species mainly were Bromeliaceae (5 species) and Acanthaceae (3). Seventy-five percent were from the rainforest and 25% from the savanna. In this case, the two Hermit species were the only visitors, and they visited the same number of plant species.

Table 3.1. Contribution of morphological and nectar variables in the PCA analysis. Variables contribution in the PCA analysis related to floral types according to the floral measurements (corolla length and curvature) and the nectar metrics (volume and concentration) of plant species visited legitimately by hummingbirds in the study area. Total variance explained: PC1 (50.5%), PC1 (19.5%) and PC3 (18.18%).

	PC1	PC2	PC3
Corolla length (mm)	-0.724813	-0.554099	0.104947
Curvature (degrees)	-0.732850	0.057970	0.572058
Nectar volume (µl)	-0.710645	-0.131267	-0.617961
Nectar concentration (°Bx)	-0.672742	0.672500	-0.083464

We observed trait matching between plants (floral traits) and hummingbirds (bill morphology) mainly in species with specialized interactions (**Fig. 3.4, Table 3.3**). Plant species exclusively visited by *P. longirostris* were differentiated by their long and curved corollas (i.e., *Heliconia* species), and the specialized morphology of this hummingbird species enabled it to access the nectar. The average bill length of *P. longirostris* was 53.3 ± 2.88 mm ($n = 30$), practically identical to the average corolla length of the flowers they exclusively visited. This Hermit species had the most curved bill in the study area ($31.82^\circ \pm 4.33$, $n = 18$), and the flowers it visited also had higher curvature in their corollas. However, its bill was approximately three times more curved than the corolla of its visited flowers. In addition, this Hermit species was the largest hummingbird of the assemblage, with an average body weight of 5.50 g (± 0.83 , $n = 15$), which seems related with the highest average nectar volume and sugar concentration of its visited plant species. We also obtained trait matching between *Phaethornis striigularis* and the flowers they exclusively visited, mainly small- to medium-sized flowers with some degree of curvature (higher than 5°). The average bill length of *P. striigularis* was 27.39 mm (± 1.23 , $n = 20$), close to the average corolla length of its visited flowers. The average bill curvature was 25.21° (± 3.40 , $n = 14$) although, as observed with the other Hermit species, the bill curvature was higher than the average corolla curvature. *Phaethornis striigularis* was the smallest hummingbird of the assemblage, with an

average body weight of 2.61 g (± 1.32 , $n = 11$). The average nectar volume of the flowers they exclusively visited was approximately 4.5 times lower than those visited by *P. longirostris*. However, the sugar concentration remained similar. Finally, small- to medium-sized flowers with less than 5 ° of corolla curvature were visited by several hummingbird species, mainly by the Emerald species and *P. striigularis*.

Table 3.2. Plant species contribution in the three principal components according to their floral and nectar measures. Plant species contribution in the PCA analysis related to floral types according to their floral measures and nectar metrics of plants from the rainforest and the savanna assemblages. Family is indicated for each plant species.

	PC1	PC2	PC3	Family
<i>Justicia aurea</i>	-0.20912	-1.38380	0.63834	Acanthaceae
<i>Odontonema callistachyum</i>	1.54261	-0.33942	0.78373	Acanthaceae
<i>Odontonema tubaeforme</i>	0.26520	0.01332	1.74687	Acanthaceae
<i>Aechmea tillandsioides</i>	1.05441	0.41421	-0.49576	Bromeliaceae
<i>Billbergia viridiflora</i>	-1.32573	0.53509	0.88704	Bromeliaceae
<i>Vriesea heliconioides</i>	0.35424	0.19862	0.72610	Bromeliaceae
<i>Costus pictus</i>	-2.96626	0.26148	-0.55565	Costaceae
<i>Costus scaber</i>	-1.85085	-0.13146	0.73183	Costaceae
<i>Erythrina folkersii</i>	0.36308	-2.31230	-0.23929	Fabaceae
<i>Heliconia aurantiaca</i>	-1.53691	-0.74214	0.29206	Heliconiaceae
<i>Heliconia collinsiana</i>	-2.58638	-0.00323	-0.54788	Heliconiaceae
<i>Heliconia latispatha</i>	-1.44918	-0.29543	-2.40521	Heliconiaceae
<i>Heliconia librata</i>	0.41088	0.55341	-0.39214	Heliconiaceae
<i>Heliconia wagneriana</i>	-1.02959	-0.66353	0.50188	Heliconiaceae
<i>Malvaviscus arboreus</i>	0.80604	-0.78644	-0.57486	Malvaceae
<i>Calathea lutea</i>	-1.40318	2.44192	0.32448	Marantaceae
<i>Stromanthe macrochlamys</i>	1.56472	1.00354	-0.29824	Marantaceae
<i>Aechmea bracteata</i>	1.89721	0.36199	-0.16328	Bromeliaceae
<i>Androlepis skinneri</i>	1.07203	0.24615	-1.24655	Bromeliaceae
<i>Catopsis berteroniana</i>	1.68092	-0.31029	-0.72595	Bromeliaceae
<i>Tillandsia streptophylla</i>	0.34628	-0.13030	0.57020	Bromeliaceae
<i>Tillandsia bulbosa</i>	0.43713	-0.06154	0.69774	Bromeliaceae
<i>Palicourea triphylla</i>	1.27467	0.39677	0.13276	Rubiaceae
<i>Psychotria poeppiginiana</i>	1.28778	0.73338	-0.38821	Rubiaceae

Seven out of 26 plant species received visits by two or more hummingbird species. In these seven species the average corolla length was shorter than the bill length of the two

Emerald species, which was 23.52 mm (± 1.53 , $n = 28$) in *C. candida* and 27.9 mm (± 1.97 , $n = 30$) in *A. tzacatl*, similar to the average bill length of *P. striigularis*. The main difference of the Emerald species was related to the bill curvature, with these species having the straighter bills of the assemblage, or an average bill curvature of 17.84 ° (± 3.13 , $n = 20$) for *C. candida* and 16.75 ° (± 2.93 , $n = 13$) for *A. tzacatl*. Correspondingly, the flowers they visited were straight or had little curvature in their corollas. Regarding body weight, the two Emerald species had intermediate values between the two *Phaethornis* species, or 3.35 g (± 0.45 g, $n = 12$) for *C. candida* and 4.93 g (± 0.96 g, $n = 10$) for *A. tzacatl*. The average nectar volume of the flowers they visited was similar to that of the flowers visited by *P. longirostris*, although the average sugar concentration was lower but not significantly lower, corresponding with 22.55 °Bx (± 2.47 , $n = 123$) (Table 3.3).

Table 3.3. Hummingbird species (or groups) associated with the average floral traits across plant species they visited. Average floral measures and nectar metrics across plant species visited exclusively by *Phaethornis longirostris*, *Phaethornis striigularis* and various visitors (*Amazilia tzacatl*, *Chlorestes candida*, *Phaethornis longirostris* and/or *P. striigularis*).

Hummingbird species	Corolla length (mm)	Stamen length (mm)	Style length (mm)	Curvature (degrees)	Nectar volume (µl)	Nectar concentration (°Bx)
<i>Phaethornis longirostris</i>	53.45 ± 15.96 ($n = 11$)	57.46 ± 7.15 ($n = 10$)	56.09 ± 6.92 ($n = 10$)	13.45 ± 6.75 ($n = 9$)	26.75 ± 16.74 ($n = 10$)	24.19 ± 4.73 ($n = 10$)
<i>Phaethornis striigularis</i>	.79 ± 11.49 ($n = 8$)	26.48 ± 14.92 ($n = 8$)	26.42 ± 16.35 ($n = 7$)	9.24 ± 5.93 ($n = 8$)	5.98 ± 5.16 ($n = 7$)	23.54 ± 6.30 ($n = 7$)
<i>Amazilia tzacatl</i> , <i>Chlorestes candida</i> , <i>Phaethornis</i> spp.	18.30 ± 9.28 ($n = 7$)	17.56 ± 11.13 ($n = 7$)	20.04 ± 10.98 ($n = 6$)	1.62 ± 2.77 ($n = 7$)	24.06 ± 24.68 ($n = 7$)	22.55 ± 2.47 ($n = 7$)

Phenotypic floral integration

We obtained phenotypic integration values for 22 out of the 26 plant species (Fig. 3.3, Supplemental Table 3.S1). Sufficient data were not available for the following plant species: The average floral integration of the plant assemblage in our study site (with nectar variables) was 19.38%, around the average (21.5%) for the angiosperms examined by Ordano *et al.* (2008). *Aechmea tillandsioides*, *Billbergia viridiflora*, *Bromelia pinguin*, and *Tillandsia pruinosa*. In comparing the average PINT of the plant assemblages of each habitat, the savanna community had a slightly higher value (rainforest = 0.80, $n = 15$; savanna = 0.92, $n = 7$), but it was not statistically significant ($F = 0.35$, $df = 1$, $p = 0.56$). The results of the

PINT analysis across modules suggest that specialized modules had higher values, even though they were statistically similar. The plant species belonging to the *P. longirostris* module had higher values (PINT = 0.92, RelPINT = 22.79%, $n = 9$), followed by those from the *P. striigularis* module (PINT = 0.82, RelPINT = 20.50%, $n = 8$). Meanwhile, the module integrated by the two Emerald species had lower values (PINT = 0.74, RelPINT = 20.36%, $n = 5$), although the results from the ANOVA test showed that these differences were not significant ($F = 0.25$, $df = 2$, $p = 0.79$). Therefore, the relationship between the ecological specialization of modules and their phenotypic floral integration index was unclear according to these data.

Discussion

As expected, we found that forbidden links and trait matching promote modularity in the plant-hummingbird system of the Lacandona rainforest. However, the low number of modules and small pollination networks likely affected the non-significant relationship between ecological specialization and phenotypic floral integration.

Our results suggest that the adjacent habitats, interconnected by the same hummingbird species, did not function as separate units but instead form a single plant-hummingbird interaction network. Thus, it is possible that two plants from the rainforest and savanna are more intimately linked through their shared hummingbird species than two plants from the same habitat with different hummingbird pollinators. According to Bergamo *et al.* (2017), the overlap of pollinators can influence the visitation patterns and potentially lead to indirect interactions (e.g., facilitation or competition), especially with plants with a similar floral phenotype. Nevertheless, we found that strong habitat differences in plant composition might impact some of the structural parameters when analyzed separately. The rainforest habitat was characterized by plant species with long and curved corollas, whereas small- and medium-sized flowers with straight corollas or with a little curvature (even non-ornithophilous) characterized the savanna habitat (Arizmendi & Ornelas, 1990; Araújo, Maruyama *et al.*, 2013; Sazima & Oliveira, 2013). The lack of flowers with long corollas is probably the cause of the almost complete absence of *P. longirostris* in the savanna habitat. Floral morphology has been shown to play an important role in tropical hummingbird-

pollination systems, influencing not only the visitors but also the strength of their interactions. For example, in plant-hummingbird interactions on the West Indies, most specialized hummingbird-pollinated plants were found in highlands and were mainly pollinated by large, long-billed hummingbirds, whereas highly generalist plants were found in dry and warm lowlands and were pollinated by small, short-billed hummingbirds in addition to insect species (Dalsgaard *et al.*, 2009). In another case study in Brazil, Maruyama *et al.* (2014) highlighted the importance of traits as determinants of interaction frequencies and associated them with morphological specialization and habitat occupancy, the main network structurers, in a Neotropical savanna/forest network.

In relation to network metrics, our results showed low levels of connectance and high complementary specialization in accordance with other mutualistic networks in tropical forests (Vizentin-Bugoni *et al.*, 2014; Maglianesi *et al.*, 2015; Araujo *et al.*, 2018). The relationship between plants and hummingbirds resulted highly asymmetric: Many plants only received visits from a single hummingbird species, whereas some hummingbirds visited more than ten plant species. However, reciprocally specialized interactions are rare in nature, even in networks considered specialized (Joppa *et al.*, 2009). Despite the low number of hummingbird species in the habitats sampled, they showed high variation in their morphological traits such as body size, bill length, and foraging behavior.

Morphological and behavioral differences among species enabled them to be classified into three roles in the organization of the community: *P. longirostris* is a high-reward trapliner, and *P. striigularis* is a low-reward trapliner (frequently acting as a nectar robber when it is unable to access the nectar reward). And, depending on the patch quality, *C. candida* and *A. tzacatl* act as territorial and generalist species (Feinsinger & Colwell, 1978). Therefore, in our network, both trait matching and forbidden links could be playing a major role in niche partitioning, shaping the network structure (Dalsgaard *et al.*, 2011). Morphological resemblance has been found to allow the exclusive access of some species (e.g., *Phaethornis* species) to the most specialized flowers (Bergamo *et al.*, 2018; Sonne *et al.*, 2019; Sonne *et al.* 2020). Moreover, forbidden links regulated the interactions of the two Emerald species with less specialized bill morphologies that were unable to access flowers with long and curved corollas. Thus, variation in feeding strategies and degrees of

specialization with respect to specific floral resources might be crucial for the coexistence of hummingbird species (Abrahamczyk & Kessler, 2015; Maglianesi et al., 2015; Sonne et al., 2016; Rodríguez-Flores et al., 2019).

We found that modularity was not significantly related with habitat occupancy but rather with morphological specialization (see Maruyama et al., 2014). Interestingly, both Hermit species formed modules integrated by only one species. Differences in bill length and curvature may promote specialization in specific floral morphologies, as reported by Rodríguez-Flores & Stiles (2005) for the Colombian Amazon. The Hermits clade is considered the most specialized hummingbird group in regard to food resources and is highly diverse in the rainforests of South America (Rodríguez-Flores & Stiles, 2005). Given that several plant species were visited exclusively by *P. longirostris* and *P. striigularis*, these hummingbirds could be acting as “key” species for the maintenance of the plant community (Araújo et al., 2018b). Hermits have been previously reported to play this role in other studies and to interact with more plants than other hummingbird species, for example, *Phaethornis eurynome* in the Atlantic rainforest (Vizentin-Bugoni et al., 2014) and *P. petrei* in the Neotropical savanna of Brazil (Maruyama et al., 2014; Araújo et al., 2018). The two Emerald species, unlike the Hermits, were also observed feeding in canopy trees, always on non-specialized flowers where nectar is easily accessible (for example *Inga vera* in Fabaceae and *Quararibea funebris* in Bombacaceae). Additionally, in the understory, the role of the two Emerald species was more important for plant species with less restrictive morphological floral barriers, where they usually behave as territorial. Thus, in the absence of morphological specialization, the dominance hierarchy, which is correlated with body size, might play an important role in the Emeralds’ niche partitioning (Rodríguez-Flores & Arizmendi, 2016, López-Segoviano et al., 2018; Márquez-Luna et al., 2019).

Contrary to expectations, we did not find higher floral integration in specialized modules or differences between habitats. Some studies have reported the absence of evidence for pollinator-mediated selection on correlated traits (e.g., Conner 2002; Herrera et al., 2002; Meng et al., 2008). In both studied habitats, *P. longirostris* and *P. striigularis* were the only visitors to many plant species, which was consequently reflected in the floral integration. Plant species with specialized pollination systems should experience stronger or more

consistent stabilizing or directional selection on floral traits than species with generalized pollination (Rosas-Guerrero *et al.*, 2011). However, high covariation among floral and vegetative traits could be the default situation (Armbruster *et al.*, 1999).

In this context, pollination by various functional groups (e.g., in the plant *Stromanthe macrochlamys*) would decrease the homogeneity of their pollination and, as a result, the correlational selection on relevant floral characters and nectar properties (Berg 1960; Ordano *et al.*, 2008). For this reason, the fact of not having considered invertebrate floral visitors should not alter our hypothesis, since specialized modules are less likely to be visited by other pollinators taxa. Some studies such as Rosas-Guerrero *et al.* (2011) on *Ipomoea* spp. and Pérez *et al.* (2007) on *Schizanthus* spp. support the idea that floral integration in pollinator-dependent species is shaped by pollinator-mediated selection and is stronger in specialized relationships. However, these studies tested differences between different functional groups of pollinators or morphospecies, for example, plant species with bird-pollination and insect-pollination systems. Thus, differences can be higher across plant species with different pollination systems when comparisons are conducted among species in the same family. Herein, all plants of the assembly received legitimate visits from hummingbirds despite differences in their floral specialization.

Studies on plant-pollination mutualistic networks have provided important information for understanding the underlying processes that structure communities. However, the impact of pollinators on their nutritional plants, especially those with a greater degree of specificity, has received little attention. Herein, we used a new approach with the aim of linking the underlying network structuring processes with the consequent modularity related to ecological specialization and the consequences for phenotypic floral integration in two adjacent habitats in the Lacandona rainforest of Mexico. However, we noted a main limitation in our study, which is the low number of modules and pollination networks that can limited the assessed relationships between ecological specialization of modules and their phenotypic floral integration. To assess whether specialized modules are characterized by higher phenotypic floral integration one would need larger datasets of both the number of modules and pollination networks as to make generalizations about processes related to the modular organization of plant-hummingbird networks in terms of morphological

specialization (i.e., phenotypic floral integration). Therefore, future work reviewing plant-hummingbird interactions and levels of flower integration would include datasets in a wide region to obtain a higher number of specialized or generalist modules and networks of various sizes. Although the number of modules and network size were the main limitations in our study to properly assess the relationships between ecological specialization of modules and their phenotypic floral integration, it is also possible that the establishment of modules failed because the interaction network was built based on the legitimate visitation rates of floral visitors (potential pollinators) and not based on their pollinating efficiency of each hummingbird species. Therefore, we also suggest pollination experiments to determine the effectiveness and relative role of each visitor as pollinators and the breeding system of the plants in the networks, as alternatives to determine the number and specialization levels of modules. Clearly, this is a critical question for future research to address.

Conclusions

Mutualistic networks vary in their number of connections and the strength of interactions among species with distinct ecological specializations. Herein, we found that the plant composition of two adjacent habitats in the Lacandona rainforest may impact some of the structural parameters of the studied hummingbird-plant networks. Although the plant assemblages were distinct, the two habitats were highly interconnected by the hummingbirds, meaning that they formed a single interaction network. Forbidden links and trait matching were important mechanisms shaping the network topology, and they showed some patterns according to the specialization of the species involved and habitat sampled. Modularity was associated with morphological specialization and, indirectly, with the habitat affinity of species. However, the low number of modules and pollination networks in our study limited our assessment of how ecological specialization affects phenotypic floral integration among modules. Future research should seek to include datasets in a wide region to obtain a higher number of specialized or generalist modules and networks of various sizes, in order to further delineate the relationship between plant-hummingbird interactions and levels of flower integration.

Acknowledgements

We thank Natura y Ecosistemas Mexicanos A. C., especially Javier de la Maza and Julia Carabias for the logistical support and allowing access to their facilities. We thank the staff of the Estación Biológica Chajul for trail maintenance, security, and accommodation. We thank Stuart Pimm, Pietro Kiyoshi Maruyama, and one anonymous reviewer who provided constructive comments that improved the manuscript. JI-P thanks Sergio Izquierdo and Fulvio Eccardi for being a constant source of inspiration as well as Posgrado en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional Autónoma de México) and Universidad Autónoma de Tlaxcala for the logistical support, fieldwork equipment, and supplies. This work constitutes the partial fulfillment of JI-P's doctorate at the Universidad Nacional Autónoma de México. This paper is dedicated to the memory of Ricardo Frías, who suddenly passed in April 2020. He was a tireless defender of the Lacandona rainforest and considerably improved this manuscript with his invaluable comments and ideas.

Additional information and declarations

Funding

This work was supported by Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) PAPIIT research funds IN216617 and Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) with the JI-P doctoral scholarship (No. 855974). The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Grant Disclosures

The following grant information was disclosed by the authors: Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) PAPIIT Research Funds: IN216617. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT): 855974.

Competing Interests

The authors declare that they have no competing interests.

Author Contributions

- Jaume Izquierdo-Palma conceived and designed the experiments, performed the experiments, analyzed the data, prepared figures and/or tables, authored or reviewed drafts of the paper, and approved the final draft.
- Maria del Coro Arizmendi conceived and designed the experiments, prepared figures and/or tables, authored or reviewed drafts of the paper, and approved the final draft.
- Carlos Lara conceived and designed the experiments, prepared figures and/or tables, authored or reviewed drafts of the paper, and approved the final draft.
- Juan Francisco Ornelas conceived and designed the experiments, prepared figures and/or tables, authored or reviewed drafts of the paper, and approved the final draft.

References

Abrahameczyk S, Kessler M. 2010. Hummingbird diversity, food niche characters, and assemblage composition along a latitudinal precipitation gradient in the Bolivian lowlands. *Journal of Ornithology* **151**:615–625 DOI 10.1007/s10336-010-0496-x.

Abrahameczyk S, Kessler M. 2015. Morphological and behavioural adaptations to feed on nectar: how feeding ecology determines the diversity and composition of hummingbird assemblages. *Journal of Ornithology* **156**:333–347 DOI 10.1371/journal.pone.0027115.

Almeida-Neto M, Guimarães P, Guimarães Jr PR, Loyola RD, Ulrich W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* **117**:1227–1239 DOI 10.1111/j.0030-1299.2008.16644.x.

Almeida-Neto M, Ulrich W. 2011. A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software* **26**:173–178. DOI 10.1016/j.envsoft.2010.08.003.

Anderson IA, Busch JW. 2006. Relaxed pollinator-mediated selection weakens floral integration in self-compatible taxa of *Leavenworthia* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* **93**:860–867 DOI 10.3732/ajb.93.6.860.

Araújo FP, Sazima M, Oliveira PE. 2013. The assembly of plants used as nectar sources by hummingbirds in a Cerrado area of Central Brazil. *Plant Systematics and Evolution* **299**:1119–1133 DOI 10.1007/s00606-013-0783-0.

Araújo FP, Hoffmann D, Sazima M. 2018. The planalto hermit, *Phaethornis pretrei*—a key species in a Neotropical savanna community in Central Brazil. *Journal of Natural History* **52**:2385–2396 DOI 10.1080/00222933.2018.1536767.

Araujo AC, Martín González AM, Sandel B, Maruyama PK, Fischer E, Vizentin-Bugoni J, Araújo FP, Coelho AG, Faria RR, Kohler G, Las-Casas FMG, Lopes AV,

Machado AO, Machado CG, Machado IC, McGuire JA, Moura AC, Oliveira GM, Oliveira PE, Rocca MA, Rodrigues LC, Rodrigues M, Rui AM, Sazima I, Sazima M, Varassin IG, Wang Z, Dalsgaard B, Svenning JC. 2018. Spatial distance and climate determine modularity in a cross-biomes plant–hummingbird interaction network in Brazil. *Journal of Biogeography* **45**:1846–1858 DOI 10.1111/jbi.13367.

Arizmendi MC, Ornelas JF. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* **22**:172–180 DOI 10.2307/2388410.

Arizmendi MC, Berlanga H. 2014. *Colibríes de México y Norteamérica*. México: CONABIO, 160.

Armbruster WS. 1991. Multilevel analysis of morphometric data from natural plant populations: insights into ontogenetic, genetic, and selective correlations in *Dalechampia scandens*. *Evolution* **45**:1229–1244. DOI 10.1111/j.1558-5646.1991.tb04389.x.

Armbruster WS, Di Stilio VNS, Tuxill JD, Flores TC, Velásquez Runk JL. 1999. Covariance and decoupling of floral and vegetative traits in nine Neotropical plants: a re-evaluation of Berg’s correlation-pleiades concept. *American Journal of Botany* **86**:39–55 DOI 10.2307/2656953.

Barber MJ. 2007. Modularity and community detection in bipartite networks. *Physical Review E* **76**:066102. DOI 10.1103/PhysRevE.76.066102.

Bascompte J, Jordano P, Melián CJ, Olesen JM. 2003. The nested assembly of plant animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **100**:9383–9387 DOI 10.1073/pnas.1633576100.

Bascompte J, Jordano P, Olesen JM 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* **312**:431–433. DOI 10.1126/science.1123412.

Bascompte J, Jordano P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **38**:567–593 DOI 10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818.

Bascompte J, Jordano P. 2013. Mutualistic networks. Princeton: Princeton University Press.

Bastolla U, Fortuna MA, Pascual-García A, Ferrera A, Luque B, Bascompte J. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* **458**:1018 DOI 10.1038/nature07950.

Belmaker J, Sekercioglu CH, Jetz W. 2012. Global patterns of specialization and coexistence in bird assemblages. *Journal of Biogeography* **39**:193–203 DOI 10.1111/j.1365-2699.2011.02591.x.

Berg RL. 1960. The ecological significance of correlation pleiades. *Evolution* **14**:171–180 DOI 10.1111/j.1558-5646.1960.tb03076.x.

Bergamo PJ, Wolowski M, Maruyama PK, Vizentin-Bugoni J, Carnevalheiro LG, Sazima, M. 2017. The potential indirect effects among plants via shared hummingbird pollinators are structured by phenotypic similarity. *Ecology* **98**:1849–1858 DOI 10.1002/ecy.1859.

Bergamo PJ, Wolowski M, Maruyama PK, Vizentin-Bugoni J, Sazima M. 2018. Trait patterns across space and time suggest an interplay of facilitation and competition acting on Neotropical hummingbird-pollinated plant communities. *Oikos* **127**:1690–1700 DOI 10.1111/oik.05571.

Bissell EK, Diggle PK. 2008. Floral morphology in *Nicotiana*: architectural and temporal effects on phenotypic integration. *International Journal of Plant Sciences* **169**:225–240 DOI 10.1086/523875.

Blüthgen N, Menzel F, Hovestadt T, Fiala B, Blüthgen N. 2007. Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Current Biology* **17**:341–346 DOI 10.1016/j.cub.2006.12.039.

Bosch J, Martín González AM, Rodrigo A, Navarro D. 2009. Plant–pollinator networks: adding the pollinator’s perspective. *Ecology Letters* **12**:409–419 DOI 10.1111/j.1461-0248.2009.01296.x.

Carabias J, De la Maza J, Cadena R. 2015. Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias. Ciudad de México: Natura y Ecosistemas Mexicanos A. C.

Conner JK. 2002. Genetic mechanisms of floral trait correlations in a natural population. *Nature* **420**:407–410 DOI 10.1038/nature01105.

Conner J, Via S. 1993. Patterns of phenotypic and genetic correlations among morphological and life-history traits in wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Evolution* **47**:704–711 DOI 10.1111/j.1558-5646.1993.tb02128.x.

Dalsgaard B, González AMM, Olesen JM, Ollerton J, Timmermann, A, Andersen LH, Tossas AG. 2009. Plant–hummingbird interactions in the West Indies: floral specialisation gradients associated with environment and hummingbird size. *Oecologia* **159**:757–766 DOI 10.1007/s00442-008-1255-z.

Dalsgaard B, Magård E, Fjeldså J, Martín González AM, Rahbek C, Olesen JM, Ollerton J, Alarcón R, Araujo AC, Cotton PA, Lara C, Machado CG, Sazima I, Sazima M, Timmermann A, Watts S, Sandel B, Sutherland WJ, Svenning JC. 2011. Specialization in plant-hummingbird networks is associated with species richness, contemporary precipitation and quaternary climate-change velocity. *PLoS ONE* **6**:e25891 DOI 10.1371/journal.pone.0025891.

Danieli-Silva A, Souza JMT, Donatti, AJ, Campos RP, Vicente-Silva J, Freitas L, Varassin IG. 2012. Do pollination syndromes cause modularity and predict interactions in a pollination network in tropical high-altitude grasslands? *Oikos* **121**:35–43 DOI 10.1111/j.1600-0706.2011.19089.x.

Dehling DM, Jordano P, Schaefer HM, Böhning-Gaese K, Schleuning M. 2016. Morphology predicts species' functional roles and their degree of specialization in plant–frugivore interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **283**:20152444. DOI 10.1098/rspb.2015.2444.

Dormann CF, Gruber B, Fründ J. 2008. Introducing the bipartite package: analyzing ecological networks. *R News* **8**:8.12.

Dormann CF, Strauss R. 2014. A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution* **5**:90–98 DOI 10.1111/2041-210X.12139.

Feinsinger P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs* **46**:257–291 DOI 10.2307/1942255.

Feinsinger P, Colwell RK. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* **18**:779–795 DOI 10.1093/icb/18.4.779.

Fenster CB. 1991. Selection on floral morphology by hummingbirds. *Biotropica* **23**:98–101 DOI 10.2307/2388696.

Fortuna MA, Stouffer DB, Olesen JM, Jordano P, Mouillot D, Krasnov BR, Poulin R, Bascompte J. 2010. Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin?. *Journal of Animal Ecology* **79**:811–817 DOI 10.1111/j.1365-2656.2010.01688.x.

Guimarães Jr PR, Rico-Gray V, Furtado dos Reis S, Thompson JN. 2006. Asymmetries in specialization in ant–plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **273**:2041–2047 DOI 10.1098/rspb.2006.3548.

Guimarães Jr PR, Guimarães P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling & Software* **21**:1512–1513 DOI 10.1016/j.envsoft.2006.04.002.

Herrera CM, Cerdá X, Garcia MB, Guitián J, Medrano M, Rey PJ, Sánchez-Lafuente AM. 2002. Floral integration, phenotypic covariance structure and pollinator variation in bumblebee-pollinated *Helleborus foetidus*. *Journal of Evolutionary Biology* **15**:108–121 DOI 10.1046/j.1420-9101.2002.00365.x.

Ings TC, Montoya JM, Bascompte J, Blüthgen N, Brown L, Dormann, CF, Edwards F, Figueroa D, Ute J, Jones JI, Lauridsen RB, Ledger ME, Lewis HM, Olesen JM, Van Veen FJF, Warren PH, Woodward G. 2009. Ecological networks–beyond food webs. *Journal of Animal Ecology* **78**:253–269 DOI 10.1111/j.1365-2656.2008.01460.x.

Joppa LN, Bascompte J, Montoya JM, Solé RV, Sanderson J, Pimm SL. 2009. Reciprocal specialization in ecological networks. *Ecology Letters* **12**:961–9 DOI 10.1111/j.1461-0248.2009.01341.x.

Jordano P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist* **129**:657–677 DOI 10.1086/284665.

Lara C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* **13**:23–29 DOI 10.2980/11956860(2006)13[23:TDOFUB]2.0.CO;2.

Lewinsohn TM, Inácio Prado P, Jordano P, Bascompte J, Olesen JM. 2006. Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos* **113**:174–184 DOI 10.1111/j.0030-1299.2006.14583.x.

Ley AC, Claßen-Bockhoff R. 2009. Pollination syndromes in African Marantaceae. *Annals of Botany* **104**:41–56. DOI 10.1093/aob/mcp106.

López-Segoviano G, Bribiesca R, Arizmendi MC. 2018. The role of size and dominance in the feeding behaviour of coexisting hummingbirds. *Ibis* **160**:283–292 DOI 10.1111/ibi.12543.

Maglianesi MA, Blüthgen N, Böhning-Gaese K, Schleuning M. 2014. Morphological traits determine specialization and resource use in plant–hummingbird networks in the Neotropics. *Ecology* **95**:3325–3334 DOI 10.1890/13-2261.1.

Maglianesi MA, Blüthgen N, Böhning-Gaese K, Schleuning M. 2015. Functional structure and specialization in three tropical plant–hummingbird interaction networks across an elevational gradient in Costa Rica. *Ecography* **38**:1119–1128 DOI 10.1111/ecog.01538.

Márquez-Luna U, Lara C, Corcuera P, Valverde PL. 2019. Factors affecting the dominance hierarchy dynamics in a hummingbird assemblage. *Current Zoology* **65**:261–268 DOI 10.1093/cz/zoy057.

Marquitti FMD, Guimarães Jr PR, Pires MM, Bittencourt LF. 2014. MODULAR: software for the autonomous computation of modularity in large network sets. *Ecography* **37**:221–224 DOI 10.1111/j.1600-0587.2013.00506.x.

Maruyama PK, Oliveira GM, Ferreira C, Dalsgaard B, Oliveira PE. 2013. Pollination syndromes ignored: importance of non-ornithophilous flowers to Neotropical savanna hummingbirds. *Naturwissenschaften* **100**:1061–1068 DOI 10.1007/s00114-013-1111-9.

Maruyama PK, Vizentin-Bugoni J, Oliveira GM, Oliveira PE, Dalsgaard B. 2014. Morphological and spatio-temporal mismatches shape a Neotropical savanna plant-hummingbird network. *Biotropica* **46**:40–747. DOI 10.1111/btp.12170.

Maruyama PK, Sonne J, Vizentin-Bugoni J, AM Martin González, Zanata TB, Abrahamczyk S, Alarcón R, Araujo AC, Araújo FP, Baquero AC, Chávez-González E, Coelho AG, Cotton PA, Dehling DM, Fischer E, Kohler G, Lara C, Las-Casas FMG, Machado AO, Machado CG, Maglianesi MA, Malucelli TS, Marín-Gómez OH, Oliveira PE, Ornelas JF, Ortiz-Pulido R, Ramírez-Burbano MB, Rocca MA, Rodrigues LC, Rosero-Lasprilla L, Rui AM, Sandel B, Svenning JCH, Tinoco BA, Varassin IG, Watts S, Rahbek C, Sazima M, Schleuning M, Dalsgaard B. 2018. Functional diversity mediates macroecological variation in plant–hummingbird interaction networks. *Global Ecology and Biogeography* **27**:1186–1199. DOI 10.1111/geb.12776.

McGuire JA, Witt CC, Remsen JV, Dudley R, Altshuler DL. 2009. A higher-level taxonomy for hummingbirds. *Journal of Ornithology* **150**:155–165 DOI 10.1073/pnas.0405260101.

Meng JL, Zhou XH, Zhao ZG, Du GZ. 2008. Covariance of floral and vegetative traits in four species of Ranunculaceae: a comparison between specialized and generalized pollination systems. *Journal of Integrative Plant Biology* **50**:1161–1170 DOI 10.1111/j.1744-7909.2008.00722.x.

Miranda F, Hernández E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Botanical Sciences* **28**:29–179 DOI 10.17129/botsci.1084.

Newman ME. 2006. Modularity and community structure in networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **103**:8577–8582 DOI 10.1073/pnas.0601602103.

Niovi Jones K, Reithel, JS. 2001. Pollinator-mediated selection on a flower color polymorphism in experimental populations of *Antirrhinum* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* **88**:447–454 DOI 10.2307/2657109.

Olesen JM, Jordano P. 2002. Geographic patterns in plant–pollinator mutualistic networks. *Ecology* **83**:2416–2424 DOI 10.1890/0012-9658(2002)083[2416:GPIPPM]2.0.CO;2.

Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P. 2006. The smallest of all worlds: pollination networks. *Journal of Theoretical Biology* **240**:270–276 DOI 10.1016/j.jtbi.2005.09.014.

Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P. 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **104**:19891–19896 DOI 10.1073/pnas.0706375104.

Ordano M, Fornoni J, Boege K, Domínguez CA. 2008. The adaptive value of phenotypic floral integration. *New Phytologist* **179**:1183–1192 DOI 10.1111/j.1469-8137.2008.02523.x.

Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Elberling H, Rasmussen C, Jordano P. 2011. Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **278**:725–732 DOI 10.1098/rspb.2010.1371.

Paton DC, Collins BG. 1989. Beaks and tongues of nectar-feeding birds: A review of morphology, function and performance, with intercontinental comparisons. *Australian Journal of Ecology* **14**:473–506 DOI 10.1111/j.1442-9993.1989.tb01457.x.

Pérez F, Arroyo MT, Medel R. 2007. Phylogenetic analysis of floral integration in *Schizanthus* (Solanaceae): does pollination truly integrate corolla traits?. *Journal of Evolutionary Biology* **20**:1730–1738 DOI 10.1111/j.1420-9101.2007.01393.x.

R Development Core Team. 2018. *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available at <http://www.R-project.org>.

Rico-Guevara A, Araya-Salas M. 2015. Beaks as daggers? A test for sexually dimorphic weapons in a lekking hummingbird. *Behavioral Ecology* **26**:21–29 DOI 10.1093/beheco/aru182.

Rodríguez-Flores CI, Stiles, FG. 2005. Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la amazonia colombiana. *Ornitología Colombiana* **3**:3–27

Rodríguez-Flores CI, Arizmendi MC. 2016. The dynamics of hummingbird dominance and foraging strategies during the Winter season in a highland community in Western Mexico. *Journal of Zoology* **299**:262–274 DOI 10.1111/jzo.12360.

Rodríguez-Flores CI, Ornelas JF, Wethington S, Arizmendi MC. 2019. Are hummingbirds generalists or specialists? Using network analysis to explore the mechanisms influencing their interaction with nectar resources. *PLoS ONE* **14**:e021855 DOI 10.1371/journal.pone.0211855

Rosas-Guerrero V, Quesada M, Armbruster WS, Pérez-Barrales R, Smith SD. 2011. Influence of pollination specialization and breeding system on floral integration and phenotypic variation in *Ipomoea*. *Evolution: International Journal of Organic Evolution* **65**:350–364 DOI 10.1111/j.1558-5646.2010.01140.x.

Rzedowski, J, Huerta L. 1994. *Vegetación de México*. México: Limusa, Noriega Editores.

Santamaría L, Rodríguez-Gironés MA. 2007. Linkage rules for plant–pollinator networks: trait complementarity or exploitation barriers?. *PLoS Biology* **5**:e31. DOI 10.1371/journal.pbio.0050031.

Sazatornil FD, More M, Benitez-Vieyra S, Cocucci AA, Kitching IJ, Schlumpberger BO, Oliveira PE, Sazima M, Amorim FW. 2016. Beyond neutral and forbidden links: morphological matches and the assembly of mutualistic hawkmoth–plant networks. *Journal of Animal Ecology* **85**:1586–1594 DOI 10.1111/1365-2656.12509.

Schneider CA, Rasband, WS, Eliceiri, KW. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* **9**:671–675 DOI 10.1038/nmeth.2089.

Siebe C, Martínez-Ramos M, Segura-Warnholtz G, Rodríguez-Velázquez J, Sánchez-Beltrán S. 1996. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul, southeast Mexico. In *Proceedings of the International Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystems* 40–58.

Smith RA, Rausher MD. 2008. Selection for character displacement is constrained by the genetic architecture of floral traits in the ivyleaf morning glory. *Evolution* **62**:2829–2841 DOI 10.1111/j.1558-5646.2008.00494.x.

Sonne J, Zanata TB, Martín González AM, Torres NLC, Fjeldså J, Colwell RK, Tinoco BA, Rahbek C, Dalsgaard B. 2019. The distributions of morphologically specialized hummingbirds coincide with floral trait matching across an Andean elevational gradient. *Biotropica* **51**:205–218 DOI 10.1111/btp.12637.

Sonne J, Vizentin-Bugoni J, Maruyama PK, Araujo AC, Chávez-González E, Coelho AG, Cotton PA, Marín-Gómez OH, Lara C, Lasprilla LR, Machado CG, Maglianesi MA, Malucelli TS, Martín González AM, Oliveira GM, Oliveira PE, Ortiz-Pulido R, Rocca MA, Rodrigues LC, Sazima I, Simmons BI, Tinoco B, Varassin IG, Vasconcelos MF, O'Hara B, Schleuning M, Rahbek C, Sazima M, Dalsgaard B. 2020. Ecological mechanisms explaining interactions within plant–hummingbird networks: morphological matching increases towards lower latitudes. *Proceedings of the Royal Society B*, **287**:20192873 DOI 10.1098/rspb.2019.2873.

Stebbins GL. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* **1**:307–326

Stiles FG. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* **56**:285–301 DOI 10.2307/1934961.

Stiles FG. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* **10**:194–210. DOI 10.2307/2387905.

Stiles FG. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *The Condor* **97**:853–878 DOI 10.2307/1369527.

Sugihara G, Ye H. 2009. Cooperative network dynamics. *Nature* **458**: 979–980 DOI 10.1038/458979a.

Thomson JD, Wilson P. 2008. Explaining evolutionary shifts between bee and hummingbird pollination: convergence, divergence, and directionality. *International Journal of Plant Sciences* **169**:23–38 DOI 10.2307/2265575.

Torices R, Muñoz-Pajares AJ. 2015. PHENIX: An R package to estimate a size-controlled phenotypic integration index. *Applications in Plant Sciences* **3**:1400104 DOI 10.3732/apps.1400104.

Vázquez DP, Aizen MA. 2003. Null model analyses of specialization in plant–pollinator interactions. *Ecology* **84**:2493–2501 DOI 10.1890/02-0587.

Vázquez DP, Blüthgen N, Cagnolo L, Chacoff N. 2009. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany* **103**:1445–1457 DOI 10.1093/aob/mcp057.

Vázquez DP, Chacoff NP, Cagnolo L. 2009. Evaluating multiple determinants of the structure of mutualistic networks. 2009. *Ecology* **90**:2039–2046 DOI 10.1890/08-1837.1.

Verdú M, Valiente-Banuet A. 2008. The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *The American Naturalist* **172**:751–760 DOI 10.1086/593003.

Vizentin-Bugoni J, Maruyama PK, Sazima M. 2014. Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird–plant network. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **281**:20132397 DOI 10.1098/rspb.2013.2397.

Vizentin-Bugoni J, Maruyama PK, Debastiani VJ, Duarte LDS, Dalsgaard B, Sazima M. 2016. Influences of sampling effort on detected patterns and structuring processes of a Neotropical plant–hummingbird network. *Journal of Animal Ecology* **85**:262–272 DOI 10.1111/1365-2656.12459.

Wagner GP. 1984. On the eigenvalue distribution of genetic and phenotypic dispersion matrices: evidence for a nonrandom organization of quantitative character variation. *Journal of Mathematical Biology* **21**:77–95. DOI 10.1007/BF00275224.

Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM, Ollerton J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* **77**:1043–1060 DOI 10.2307/2265575.

Wolf LL, Stiles FG, Hainsworth FR. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* **45**:349–379. DOI 10.2307/3879.

Zanata T, Dalsgaard B, Passos FC, Cotton PA, Ropert JJ, Maruyama PK, Fischer E, Schleuning M, Martín González AM, Vizentin-Bugoni J, Franklin DC, Abrahamczyk S, Alárcon R, Araújo AC, Araújo FP, Azevedo-Junior SM, Baquero AC, Böhning-Gaese K, Carstensen DW, Chupil H, Coelho AG, Faria RR, Horák D, Ingversen TT, Janecek S, Kohler G, Lara C, Las-Casas FMG, Lopes AV, Machado AO, Machado

CG, Machado IC, Maglianesi MA, Malucelli TS, Mohd-Azlan J, Moura AC, Oliveira GM, Oliveira PE, Ornelas JF, Riegert J, Rodrigues LC, Rosero-Lasprilla L, Rui AM, Sazima M, Schmid B, Sedláček O, Timmermann A, Vollstädt MGR, Wang Z, Watts S, Rahbek C, Varassin IG. 2017. Global patterns of interaction specialization in bird–flower networks. *Journal of Biogeography* **44**:1891–910. DOI 10.1111/jbi.13045.

SUPPORTING INFORMATION

Table 3.S1. Association of the modules detected by the QuanBiMo algorithm in the total network (rainforest and savanna assemblages) with the average PINT of their plant species and the average PINT of each module. Each plant species is organized according to the module to which it belongs: *Chlorestes candida* (*C. candida*) and *Amazilia tzacatl* (*A. tzacatl*) module, *Phaethornis longirostris* (*P. longirostris*) module and *Phaethornis striigularis* (*P. striigularis*) module. The phenotypic integration index (PINT), the percentage of maximum possible integration (RelPINT) and the number of observations used (N) is reported for each plant species and module average.

Module	Plant species	PINT	RelPINT	N
<i>Amazilia tzacatl, Chlorestes candida</i>	<i>Androlepis skinneri</i>	0.23	7.52	29
<i>Amazilia tzacatl, Chlorestes candida</i>	<i>Catopsis berteroniana</i>	1.17	29.22	12
<i>Amazilia tzacatl, Chlorestes candida</i>	<i>Heliconia latispatha</i>	0.64	15.89	23
<i>Amazilia tzacatl, Chlorestes candida</i>	<i>Heliconia librata</i>	0.74	18.41	21
<i>Amazilia tzacatl, Chlorestes candida</i>	<i>Psychotria poeppigiana</i>	0.92	30.76	13
Module average		0.74	20.36	98
<i>Phaethornis longirostris</i>	<i>Billbergia viridiflora</i>	0.90	22.48	5
<i>Phaethornis longirostris</i>	<i>Bromelia pinguin</i>			
<i>Phaethornis longirostris</i>	<i>Costus pictus</i>	1.23	30.71	6
<i>Phaethornis longirostris</i>	<i>Costus scaber</i>	1.23	30.72	11
<i>Phaethornis longirostris</i>	<i>Erythrina folkersii</i>	0.71	17.63	11
<i>Phaethornis longirostris</i>	<i>Heliconia aurantiaca</i>	0.77	19.12	14
<i>Phaethornis longirostris</i>	<i>Heliconia collinsiana</i>	0.09	2.21	178
<i>Phaethornis longirostris</i>	<i>Heliconia wagneriana</i>	1.03	25.64	48
<i>Phaethornis longirostris</i>	<i>Justicia aurea</i>	1.87	46.75	40
<i>Phaethornis longirostris</i>	<i>Malvaviscus arboreus</i>	0.39	9.81	39
<i>Phaethornis longirostris</i>	<i>Vriesea heliconioides</i>			
Module average		0.91	22.79	39
<i>Phaethornis striigularis</i>	<i>Aechmea tillandsioides</i>			
<i>Phaethornis striigularis</i>	<i>Aechmea bracteata</i>	1.06	26.15	13
<i>Phaethornis striigularis</i>	<i>Calathea lutea</i>	0.27	6.78	22
<i>Phaethornis striigularis</i>	<i>Odontonema callistachyum</i>	0.59	14.79	12
<i>Phaethornis striigularis</i>	<i>Odontonema tubaeforme</i>	0.32	7.92	25
<i>Phaethornis striigularis</i>	<i>Palicourea triphylla</i>	1.45	36.28	8
<i>Phaethornis striigularis</i>	<i>Stromanthe macrochlamys</i>	1.26	31.46	25
<i>Phaethornis striigularis</i>	<i>Tillandsia bulbosa</i>	0.88	21.88	10
<i>Phaethornis striigularis</i>	<i>Tillandsia pruinosa</i>			
<i>Phaethornis striigularis</i>	<i>Tillandsia streptophylla</i>	0.75	18.73	9
Module average		0.82	20.50	16

Table 3.S2. Floral traits of plant species included in the complete mutualistic network. For each plant species of both habitats, floral measures, nectar metrics, family identity and legitimate hummingbird visitors are shown.

Species	Family	Habitat	Corolla length (mm)	Curvature (degrees)	Nectar volume (µl)	Nectar concentration (°Bx)	Legitimate visitors
<i>Justicia aurea</i>	Acanthaceae	Rainforest	66.81±3.86 (N=97)	8.75±1.08 (N=5)	10.93±5.87 (N=46)	20.26±1.78 (N=45)	<i>P. longirostris</i>
<i>Odontonema callistachyum</i>	Acanthaceae	Rainforest	16.29±0.74 (N=30)	8.86±1.51 (N=4)	1.54±2.07 (N=30)	17.21±1.18 (N=12)	<i>P. striigularis</i>
<i>Odontonema tubaeforme</i>	Acanthaceae	Rainforest	21.75±1.89 (N=42)	20.81±1.77 (N=5)	3.79±2.25 (N=25)	19.78±1.70 (N=25)	<i>P. striigularis</i>
<i>Aechmea bracteata</i>	Bromeliaceae	Savanna	10.10±0.61 (N=25)	0 (N=5)	2.54±1.78 (N=13)	20.88±2.10 (N=13)	<i>C. candida</i> , <i>A. tzacatl</i> , <i>P. striigularis</i>
<i>Aechmea tillandsioides</i>	Bromeliaceae	Rainforest	22.79±2.08 (N=11)	0 (N=3)	11.46±3.31 (N=11)	23.86±1.27 (N=11)	<i>A. tzacatl</i> , <i>P. longirostris</i>
<i>Androlepis skinneri</i>	Bromeliaceae	Savanna	10.62±0.74 (N=86)	0 (N=4)	21.60±1.02 (N=29)	<i>A. candida</i> , <i>A. tzacatl</i> , <i>P. longirostris</i> , <i>P. striigularis</i>	
<i>Billbergia viridiflora</i>	Bromeliaceae	Rainforest	42.52±0.69 (N=15)	18.85±1.35 (N=2)	20.46±6.16 (N=5)	27.5±1.46 (N=5)	<i>P. longirostris</i>
<i>Bromelia pinguin</i>	Bromeliaceae	Rainforest	31.54±1.33 (N=3)				<i>P. longirostris</i>
<i>Catopsis berteroniana</i>	Bromeliaceae	Savanna	12.8±1.97 (N=24)	0 (N=6)	19.18±8.8.16 (N=13)	18.08±1.20 (N=12)	<i>C. candida</i> , <i>A. tzacatl</i> , <i>P. longirostris</i> , <i>P. striigularis</i>
<i>Tillandsia bulbosa</i>	Bromeliaceae	Savanna	36.04±8.90 (N=10)	9.12 (N=1)	4.41 (N=1)	22.5 (N=1)	<i>P. striigularis</i>
<i>Tillandsia pruinosa</i>	Bromeliaceae	Savanna	19.98±1.99 (N=4)	8.2 (N=1)			<i>P. striigularis</i>
<i>Tillandsia streptophylla</i>	Bromeliaceae	Savanna	39.59±4.42 (N=14)	8.17 (N=1)	5.86±3.21 (N=9)	22.83±2.08 (N=9)	<i>P. striigularis</i>
<i>Vriesea heliconioides</i>	Bromeliaceae	Rainforest	33.01±0.02 (N=2)	9.87 (N=1)	4.42±2.21 (N=2)	23.5±3.53 (N=2)	<i>P. longirostris</i>
<i>Costus pictus</i>	Costaceae	Rainforest	78.25±2.06 (N=3)	12.1 (N=1)	44.23±22.17 (N=7)	33.64±3.27 (N=7)	<i>P. longirostris</i>
<i>Costus scaber</i>	Costaceae	Rainforest	51.60±15.85 (N=47)	21.45±1.08 (N=6)	33.05±22.34 (N=16)	25.53±5.74 (N=16)	<i>P. longirostris</i>
<i>Erythrina folkersii</i>	Fabaceae	Rainforest	76.03±2.74 (N=21)	0 (N=5)	16.52±7.36 (N=11)	17±2.83 (N=12)	<i>P. longirostris</i>
<i>Heliconia aurantiaca</i>	Heliconiaceae	Rainforest	51.87±2.05 (N=22)	18.81±0.90 (N=2)	40.14±13.93 (N=14)	22.36±3.36 (N=14)	<i>P. longirostris</i>
<i>Heliconia collinsiana</i>	Heliconiaceae	Rainforest	52.8±1.20 (N=180)	18.49±2.37 (N=16)	58.39±31.67 (N=178)	27.88±4.85 (N=68)	<i>P. longirostris</i>
<i>Heliconia latispatha</i>	Heliconiaceae	Rainforest	36.54±0.92 (N=34)	5.55±0.08 (N=3)	75.85±27.73 (N=23)	24.76±1.73 (N=23)	<i>C. candida</i> , <i>A. tzacatl</i> , <i>P. longirostris</i> , <i>P. striigularis</i>
<i>Heliconia librata</i>	Heliconiaceae	Rainforest	19.69±1.83 (N=79)	5.8±0.43 (N=5)	21.62±9 (N=21)	24.33±2.13 (N=21)	<i>C. candida</i> , <i>A. tzacatl</i> , <i>P. longirostris</i> , <i>P. striigularis</i>
<i>Heliconia wagneriana</i>	Heliconiaceae	Rainforest	62.13±2.22 (N=101)	12.73±0.39 (N=2)	21.01±13.27 (N=52)	24.06±4.81 (N=49)	<i>P. longirostris</i>
<i>Malvaviscus arboreus</i>	Malvaceae	Rainforest	41.42±2.51 (N=42)	0 (N=7)	18.33±12.37 (N=44)	20.21±4.13 (N=44)	<i>P. longirostris</i>
<i>Calathea lutea</i>	Marantaceae	Rainforest	29.87±2.78 (N=29)	12.88±0.29 (N=11)	14.1±3.51 (N=22)	36.82±1.18 (N=22)	<i>P. striigularis</i>
<i>Stromanthe macrochlamys</i>	Marantaceae	Rainforest	7.61±0.68 (N=65)	0 (N=8)	3.75±1.27 (N=25)	24.38±2.38 (N=25)	<i>P. striigularis</i>
<i>Palicourea triphylla</i>	Rubiaceae	Savanna	11.17±1.94 (N=38)	5.84±0.41 (N=4)	8.45±2.46 (N=8)	21.25±1 (N=8)	<i>P. striigularis</i>
<i>Psychotria poeppigiana</i>	Rubiaceae	Savanna	15.57±2.77 (N=100)	0 (N=6)	7.32±4.89 (N=14)	24.32±3.29 (N=14)	<i>C. candida</i> , <i>A. tzacatl</i> , <i>P. striigularis</i>

Capítulo 4

The influence of plant phenology and floral morphology on the spatio-temporal dynamics of a hummingbird community in the Lacandona rainforest, Mexico

Jaume Izquierdo-Palma, María del Coro Arizmendi, Carlos Lara y Juan Francisco Ornelas

Abstract

Ecological networks are often treated as static entities despite the dynamics suggested by fine time-scale studies. Hummingbirds are nectar-feeding specialists and since plant species differ in their floral morphologies and flowering phenologies, the maintenance of hummingbird diversity could be affected by abundance and availability of their floral nectar resources, especially those species that exploit morphologically specialized flowers. We investigated the understory plant-hummingbird community of two adjacent habitats (lowland rainforest and savanna-like vegetation) in Mexico. At monthly intervals over two years (2018–2020) we collected data on plant-hummingbird interactions, floral and hummingbird abundances, nectar availability, and morphological data on flowers and hummingbird bills. The 24 monthly interaction networks were summarized into 12 by adding all recorded species per month between the two years. Lastly, we constructed probability matrices to evaluate the relative importance of abundance, phenological overlap, morphological matching, and nectar sugar content in explaining plant-hummingbird interactions. The plant-hummingbird interaction network comprised 27 plants and seven hummingbird species. Hummingbirds' spatio-temporal dynamics were related to differences between habitats. Interaction turnover was due to species turnover mainly from the sequential phenological pattern of plants. Network descriptors were poorly affected month to month. Species turnover, and the addition of illegitimate interactions had a minor influence on network dynamics and structure. Plant-Hummingbird interaction was best explained by the phenological overlap of the interacting partners. Further research including fine temporal scales would improve our knowledge of the temporal dynamics of ecological networks, which would provide management tools to protect wildlife and promote habitat conservation.

Introduction

Ecological communities are constituted by complex interspecific relationships that can vary in type and strength. Over the last two decades, studies of such communities have moved from considering isolated pairwise interactions between species to interpreting interactions in the context of ecological networks, which is useful for broadly describing all interspecific interactions in an ecological community (*Bascompte & Jordano, 2007; Blüthgen et al., 2007;*

Olesen et al., 2007; Dormann et al., 2008; Dormann & Strauss, 2014). Nevertheless, most ecological networks are still constructed from temporally aggregated interaction data, which leads to interactions being generally treated as temporally static. This static representation may be insufficient to identify the main drivers of change in the structure and dynamics of ecological networks over time (*Vázquez et al., 2009a,b; Poisot et al., 2015; CaraDonna et al., 2017; Chávez-González et al., 2020*).

Changes in ecological communities over time can be identified by species turnover according to their phenologies and presence in the area. To quantify plant-pollinator interactions turnover (i.e., changes in the composition of interactions over time, interaction β -diversity) it is necessary to include two additive components: species turnover (i.e., interactions in a community are gained or lost as individuals of a species become active or inactive) and interaction rewiring (i.e., the reassembly of interactions over time among the same pool of co-occurring species) (*Petanidou et al., 2008; Poisot et al., 2012; CaraDonna et al., 2017*). Although interactions turnover is driven primarily by interaction rewiring in plant-insect pollination networks (*CaraDonna et al., 2017*), the contribution of rewiring in determining interaction turnover played a minor role in plant-hummingbird systems (*Petanidou et al., 2008; Chávez-González et al., 2020*). Additionally, the phenology of the interacting species, which is typically associated with seasonal and interannual variation in climate as well as other abiotic and/or biotic factors (*Newstrom et al., 1994; Morellato et al., 2013*), promotes species turnover.

In ecological networks some interactions are prevented by constraints due to morphology, phenology, or spatial distribution between interacting species usually referred as “forbidden links”, a key concept in network ecology as many of the structural properties in networks are generated by impossibility of links to be established (*Bascompte & Jordano, 2007, 2013; Santamaría & Rodríguez-Gironés, 2007; Vicentin-Bugoni et al., 2014*). For example, constraints due to decoupling between the blooming of certain species and presence of pollinators in the area (*Rodríguez-Flores & Stiles, 2005; Bascompte & Jordano, 2007, 2013*) or morphological mismatches among them (*Maglianesi et al., 2014, 2015; Maruyama et al., 2014; Izquierdo-Palma et al., 2021*) result in forbidden links and lead to a decrease in the connectivity of such ecological networks.

Hummingbirds are nectar-feeding specialists (*Feinsinger & Colwell, 1978; Dalsgaard et al., 2011; Belmaker et al., 2012; Zanata et al., 2017; Izquierdo-Palma et al., 2021*) and plant species that depend on hummingbirds for their pollination often present a well-known set of floral traits that characterize the ornithophilous pollination syndrome. For example, common traits are the presence of tubular and odorless flowers with conspicuous or contrasting colors (e.g., red or orange), diurnal anthesis, abundant dilute nectar and exposed anthers and stigma to optimize the contact with birds (*Faegri & Van der Pijl, 1979; Ornelas et al., 2007; Cronk & Ojeda, 2008*). However, hummingbird-flower interactions are more complex because hummingbirds can visit a broad variety of flowers (including some with non-conspicuous colors, i.e., green, or white) (*Izquierdo-Palma et al., 2021*) and are frequently important pollinators of plants that are also pollinated by other groups such as bats and bees (*Amorim et al., 2020; Cárdenas-Calle et al., 2021*).

Hummingbirds show a big diversity in bill morphologies, from curved (i.e., specialists) to straight bills (i.e., generalists), which facilitate niche segregation through time and space by allowing differential access to their floral resources (*Rodríguez-Flores & Stiles, 2005; Maglianesi et al., 2014; Abrahamczyk & Kessler, 2015*). Specialized interactions are formed by one or few hummingbird species and the spectrum of highly specialized plant species they exploit (e.g., hermit hummingbirds with many species of the genus *Heliconia*) (*Stiles 1975; Maruyama et al., 2014*). These morphological differences are relevant for the permanent or temporary coexistence of the hummingbird species in a community (*Feinsinger 1976; Feinsinger & Colwell, 1978; Rodríguez-Flores et al., 2018, 2019*). The number of species of hummingbirds that can coexist in a given assemblage should reflect the diversity of resource availability (*Feinsinger 1976; Feinsinger & Colwell, 1978*).

The mismatch between plant and pollinator attributes can prevent interactions in hummingbird species with generalist bill morphologies, while trait matching can enable exclusive access in specialized species (*Maglianesi et al., 2015; Izquierdo-Palma et al., 2021*). However, some hummingbirds can overcome the floral barriers to reach the nectar rewards, acting as nectar robbers by making or using existing perforations at the base of the corolla tube, or as nectar thieves when they enter through the natural entrance of flowers without touching the reproductive organs (*Inouye 1983; Ornelas 1994; Lara & Ornelas,*

2001). These behaviors allow them to circumvent the apparent constraint of trait matching. Plant-hummingbird interactions span from mutualism to antagonism, and the incorporation of illegitimate interactions may have consequences for network dynamics. For instance, Maruyama *et al.* (2015) evaluated the consequences of floral larceny in one plant-hummingbird pollination network finding that if the illegitimate interactions (secondary nectar robbing and nectar thievery by hummingbirds) were included, the shape of the estimated network changed these changes had minor effects on the overall structure of the plant-hummingbird pollination network.

Hummingbirds depend on nectar to survive and their presence in a given area as well as their spatio-temporal movements are mainly linked to their floral nectar resources. Seasonal fluctuations in richness and abundance of hummingbird species are usually correlated with seasonal changes in abundance and availability of flowers they feed on (*Stiles 1978; Arizmendi & Ornelas, 1990; Arizmendi 2001; Lara 2006*). For instance, sequential flowering of sympatric plant species can contribute to the maintenance of the hummingbird assemblage year-round in the area. Moreover, the maintenance of some floral phenotypes, either generalist or specialized, may benefit these plants by increasing overall pollinator visitation rates (*Bergamo et al., 2018*). Thus, changes in plant assemblages can be a key driver in the gains and losses of pollinator species in plant-pollinator systems (*Stiles 1978; Lara 2006*). Often, the temporary presence of hummingbirds can be associated with a certain plant species but more often is linked to the general blooming pattern of the plant community (*Abrahamczyk & Kessler, 2010; López-Segoviano et al., 2018*). Hence, overlapping in flowering peaks might be related to the use of flowers and temporal synchrony by species in the pollinator community (*Lara 2006; López-Segoviano et al., 2018*).

Some studies suggest that sequential flowering peaks with an intermediate flowering duration (1–5 months) per species are a key aspect in the maintenance of resident generalist nectarivorous birds because they lead to a stable and predictable supply of resources (*Stiles 1978, 1985; Feinsinger et al., 1985; Justino et al., 2012*). Nevertheless, specialized hummingbirds rely on certain flower morphologies that match their bill morphologies (*Stiles 1978, 1985; Waser & Real, 1979; Eggli & Giorgetta, 2017*). For this reason, phenotypically specialized hummingbirds are usually restricted to certain habitats with adequate flower

morphologies or may only be present during certain periods of year, usually the rainy season (Stiles 1980; Araújo & Sazima, 2003). In contrast, large generalist hummingbirds can profit from synchronous flowering peaks as their high energy demands can only be satisfied with constant and highly rewarding nectar resources (Arizmendi & Ornelas, 1990; Lara 2006). Additionally, small generalist hummingbird species can also feed on low-reward nectar resources, typically from non-ornithophilous plant species, especially to face periods of resource scarcity (Arizmendi & Ornelas, 1990; Araújo & Sazima 2013). But not only the bill morphology matters in the exploitation of floral resources. Despite hummingbirds belonging to the same clade, they also show general and distinctive traits important in structuring their communities (McGuire et al., 2009; Rodríguez-Flores et al., 2019), temporal shortage of food resources may lead to behavioral changes and readjustments in hierarchy roles in the hummingbird community (Rodríguez-Flores & Arizmendi, 2016). Thus, hummingbirds can switch foraging strategies from an active defense of food resources to a trapliner strategy, visiting scattered food sources in a regular and repeatable sequence (Feinsinger & Colwell, 1978). Eventually, hummingbirds can move locally to other territories or migrate to other habitats as a response to seasonal changes in resource abundance if they do not find enough resources and/or specialized flower morphologies to satisfy their energy demands. If so, adjacent habitats can be interconnected by hummingbirds depending on the availability of resources in each habitat over time (Feinsinger 1976; Des Granges 1979; Stiles 1980; Rodríguez-Flores & Stiles, 2005; Lara 2006; Izquierdo-Palma et al., 2021).

Herein, we investigate the understory plant-hummingbird interaction networks in two distinct adjacent habitats in southeastern Mexico to identify the drivers of change in the composition of interactions at an inter-annual scale. Phenology and trait matching are expected to play a major role in structuring the specialized hummingbird community. Since flowering species vary over time, species turnover of the plant community can compromise the maintenance of the hummingbird diversity at any time, especially for those species that require highly specialized flower morphologies. Thus, we foresee a link between the spatio-temporal dynamics of the hummingbird assemblage and the flowering phenology of the plant species in each habitat according to the morphological specialization of each species. In this sense, we predict that movements of hummingbirds among habitats are triggered by resource scarcity in terms of quantity (i.e., abundance) and quality (i.e., floral morphology) of flowers.

We also expect both habitats work as separate but complementary units interplaying a main role in the maintenance of the hummingbird diversity over the year due to differences in plant phenology and floral morphology.

Materials and Methods

Study area

Fieldwork was carried out at the Chajul Biological Station located in the southern part of the Montes Azules Biosphere Reserve (RBMA) (16°06' N; 90°56' E). This area is the northernmost well-preserved tropical rainforest in the Neotropics and it is found within the Lacandona region in southern Mexico, a few kilometers from the Guatemalan border. The climate of the region is humid and warm but highly seasonal. Mean rainfall in Chajul is around 3000 mm, of which ca. 70% is concentrated from June to October. The short dry season occurs between February and April and receives less than 10% of total annual rainfall. Mean annual temperature is 22.5 °C; February is the coldest month and May the warmest, with mean temperatures of 18°C and 30 °C, respectively (*Carabias et al., 2015*). The dominant vegetation around the field station is lowland mature evergreen tropical rainforest (hereafter “rainforest habitat”) with some variability influenced by the soil properties and proximity to water bodies with a mean elevation of 150 meters above sea level (MASL). Near streams and rivers, there is riparian vegetation and areas of flood plains. In areas surrounding the field station where the anthropic impact has been more intense in recent times, the vegetation mainly consists of secondary transition-zone habitats and forest light gaps. There is also some hilly terrain (highest elevation: 230 MASL) with thin and poor soils, where direct sun reaches the ground. The vegetation in those areas is savanna-like, with low and scattered trees covered by vines and epiphytes and an understory characterized by abundant sedge (*Scleria melaleuca*), hereafter “savanna habitat” (*Miranda & Hernández, 1973; Rzedowski & Huerta, 1994; Siebe et al., 1996*). We collected data from January 2018 to January 2020 along 6700-m trails in both study habitats.

Plant hummingbird interactions

We conducted monthly observations of plant-hummingbird interactions from January 2018 to January 2020, mainly from 07:00 to 11:30 AM, the time period of maximum foraging activity based on preliminary observations. We quantified plant-hummingbird interactions and flower abundance along 6 trails with a total length of 6700 m and a width of 5 m in both habitats (6000 m × 5 m in the rainforest and 700 m × 5 m in the savanna habitat). The difference in the total area sampled—30000 m² in the rainforest habitat and 3500 m² in the savanna habitat—was due to the relative representation of each habitat in the study site. We determined a maximum sampling height of 5 m because we were focused on the understory plant community and because flowering plants in the canopy are difficult to see from the ground, which may result in an underestimation of the number of plant species and interactions with their pollinators. Plant specimens were identified at the Chajul Biological Station herbarium and their scientific names checked using “The Plant List” online database (www.theplantlist.org).

Visitation events were defined from the moment a hummingbird probed one flower until it left the flowering plant/patch. We conducted from 8 to 50 h of focal observations of each plant species during their flowering peak (*Vizentin-Bugoni et al., 2016*). Most observations were conducted by video recording using a GoPro Hero5 camera, but in some cases (e.g., large floral patches or epiphytes with difficult access), we used binoculars (Nikon 10 × 42) to avoid underestimating the interactions. A field guide was used to identify hummingbirds (*Arizmendi & Berlanga, 2014*).

We recorded legitimate visits (i.e., when hummingbirds contacted the reproductive organs of the flowers while feeding), as well as illegitimate visits (i.e., nectar robbery and nectar theft), since we were interested in the whole interaction network formed by plant species and their floral visitors, not just the mutualistic interaction network. We performed 657 h of observations for plant-hummingbird interactions.

Structure of the inter-annual plant-hummingbird interaction networks

We summarized the monthly plant-hummingbird interactions in a bipartite matrix with each cell indicating the average visitation rate (represented by the number visits/h) (*Jordano 1987*;

Bosch et al., 2009). To get a more precise overview of the plant and hummingbird assemblages in the study site, and to avoid underestimating the plant species, we combined all flowering species recorded per month during the two-year sampling period. In other words, we constructed the quantitative plant-hummingbird interaction matrices using the maximum number of plant and hummingbird species identified each month during the 2-y sampling period (*Jordano 1987; Bosch et al., 2009*). We combined both years because differences in the blooming periods of the plant species were minimal among them. Thus, we generated 12-mo quantitative interaction matrices from 24 months of sampling effort.

Although the rainforest and savanna habitats contain different plant species, a previous study in the area showed that they are interconnected by the same legitimate hummingbird species, and therefore form a single interaction network (*Izquierdo-Palma et al., 2021*). For each monthly interaction network, we estimated five network descriptors of structure and specialization: connectance, complementary specialization (H_2'), diversity of interactions (Shannon), weighted nestedness (wNODF), and modularity (Q). To evaluate the role of each plant species we also estimated two network descriptors at the species level: degree and species strength.

As the 12 interaction networks differed in the number and type of interacting species, we standardized all network indices to allow direct comparisons using the z-score transformation. To do this, we compared the observed values to 1000 random values calculated from the null matrices using the Patefield's r2dtable algorithm. Then, network indices were expressed as z-scores ($(\text{observed} - \text{mean}(\text{null})) / \text{sd}(\text{null})$) and the statistical significance was assessed by Z-tests (*Vidal et al., 2014; Fründ et al., 2016, Maruyama et al., 2016*). Quantitative interaction networks and network metrics were built and estimated using the *bipartite* package version 2.11 (*Dormann et al., 2008*) in R software (R Development Core Team, 2018).

Species turnover and β -diversity of interactions

We estimated the monthly species turnover of the hummingbird and plant assemblages using the Jaccard dissimilarity index (J). We also estimated the monthly plant-hummingbird interaction turnover. We analyzed the β -diversity of species and interactions in the whole network and separately by habitat. When J is equal to 1, species or interactions overlap

completely between two consecutive months, while a J value of 0 indicates that none of the species and/or interactions observed in a given month are found in the following month.

We did not estimate interaction rewiring (*CaraDonna et al., 2017*), as we did not record any reassembling of the plant-hummingbird interaction over time.

Drivers of plant-hummingbird interaction networks

To evaluate which factors contribute to the plant-hummingbird network structure at the inter-annual scale, we constructed interaction probability matrices with data on abundance (ABU), phenology (PHE), morphology (MOR) and nectar (NEC), as well as all of their possible combinations. Then, we compared these with the observed interaction matrix using a likelihood approach analysis (*Vázquez et al., 2009b; Vizentin-Bugoni et al., 2014*). In each probability matrix, rows correspond to plant species and columns to hummingbirds. The observed probability matrix (OBS) is a quantitative matrix in which cells are filled with the maximum number of months a given hummingbird species interacted with a particular plant species in an annual cycle. Thus, the maximum potential frequency is 12. We preferred not to use visitation rate because it is very sensitive to the feeding strategy of hummingbirds (territorial/trapliner).

To determine whether the most abundant species interacts more frequently and with more species, we constructed a probability matrix focused on species abundance (AB). We quantified flower abundance as the total number of flowers produced by each plant species over their entire blooming period in their annual cycle. Hummingbird abundance was estimated as the number of months a given species was observed in the area during their annual cycle. For example, if a given hummingbird species was observed in 6 out of 12 months its abundance value was 6. We used this estimation method instead of visual samplings because floral patches were scattered and sparse along the study trails and this method is less strongly influenced by the feeding strategies and resource specialization of the different hummingbird species (*CaraDonna et al., 2017*). Then, we constructed probability matrices of abundance where each cell entry is the product of flower abundance per plant species and the number of months each hummingbird species was present in the area.

The phenology probabilistic interaction matrix (PHE) considers co-occurrence between the interacting species. Phenological data was obtained by monthly walking censuses that began around 7:00 AM and ended at 1:30 PM. All hummingbird-visited plant species (individuals or floral patches) flowering within 2.5 m on each side of the trails were identified at a maximum height of 5 m. Monthly presence of the different hummingbird species were recorded during plant-hummingbird interaction samplings. In the phenology interaction matrix, each cell was filled with the number of months a plant and a hummingbird species co-occurred over the year.

The morphology probabilistic interaction matrix considers the trait matching among plants and hummingbird species to allow or deny interactions. Because corolla length and curvature are the primary constraints determining the ability of hummingbirds to reach the nectar, we measured the plant species visited by the hummingbird assemblage (*Maglianesi et al., 2014; Stiles 1975; Wolf et al., 1976*). We measured the corolla length which determines how far the bill of the feeding bird fits into the flower. In addition, we calculated the flower curvature following a similar methodology that the one used in hummingbird bills (*Rico-Guevara & Araya-Salas, 2015*). We calculated a corolla curvature index as the arc:chord ratio of the corolla. These measures were taken from lateral photographs using ImageJ software (*Schneider et al., 2012*). As we also were interested in the overall flower morphology of the community, we considered a straight corolla when the curvature was equal to or less than 10 degrees and curved when it was more than 10 degrees. We established these ranges from the beak curvatures of the hummingbird assemblage since specialized bills typically had equal to or more than 10 degrees of curvature (*Izquierdo-Palma et al., 2021*). The hummingbirds' bill morphology was measured as the length of the exposed culmen and its curvature from voucher specimens housed at the collection of the Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (MZFC, UNAM) (long-billed hermit (*Phaethornis longirostris*) [length, n = 30; curvature, n = 18], striped-throated hermit (*Phaethornis striigularis*) [length, n = 20; curvature, n = 14], rufous-tailed hummingbird (*Amazilia tzacatl*) [length, n = 30; curvature, n = 13], white-bellied emerald (*Chlorestes candida*) [length, n = 28; curvature, n = 20], purple-crowned fairy (*Heliothryx barroti*) [length and curvature, n = 1], scaly-breasted hummingbird (*Phaeochroa cuvierii*) [length and curvature, n = 1], and green-breasted mango (*Anthracothonax prevostii*) [length,

n = 11; curvature n = 8]). As we only had one individual for *H. barroti* and *P. cuvierii* in the collection, we used morphological data from Rodríguez-Flores *et al.* (2019) and references therein. Because hummingbirds can project their tongues to drink nectar (Paton & Collins, 1989), bill measurements that ignore tongue extension can underestimate birds' capacity to access nectar. Because precise measurements of tongue length are unavailable for different hummingbird species, we added one-third to the bill length for each species (Vizentin-Bugoni *et al.*, 2014). To examine differences in bill shape, we calculated a bill curvature index as the arc:chord ratio of the exposed culmen (maxillary curvature) (Stiles 1995; Rico-Guevara & Araya-Salas, 2015). Arc length was measured following the dorsal profile of the bill from the feathered base to the tip, and the chord was measured as the straight-line distance from the feathered base to the tip. These measures were taken from lateral photographs of the complete bill using the ImageJ software (Schneider *et al.*, 2012). Given that female and juvenile are highly similar, we measured only mature male specimens to avoid biases in the morphological measurements due to sex-or age-associated differences (Rodríguez-Flores & Stiles, 2005). In the morphology matrix the cell entry was the value of the product of corolla length (cl) and corolla curvature (cc) divided by the product of bill length (bl) and bill curvature (bc) for each hummingbird species ($cl * cc / bl * bc$). Values closer to one mean higher probability of interactions.

To explore whether nectar features affect network structure, we constructed nectar matrices (NEC) where the only explanatory variable was the difference in nectar abundance and concentration among plant species. For each plant species, 2–30 buds that were about to open were selected and covered with mesh bags (1-mm mesh size) to exclude hummingbird visitors and allow nectar to accumulate. After the flowers opened, the accumulated nectar was extracted and measured after 24h of nectar accumulation using calibrated micropipettes (5 μ L) and a digital caliper (error: 0.1 mm). Sugar concentration (percentage sucrose) was measured using a hand-held pocket refractometer (concentration range 0–32° Brix units; Atago, Tokyo, Japan). Sugar content (mg/ μ L) was estimated using the formula $Y = 0.00226 + (0.00937 x) + (0.0000585 x^2)$, where x represents nectar concentration multiplied by the average amount of nectar per flower (Galletto & Bernardello, 2005; Chávez-González *et al.*, 2020). Then, we obtained the amount of sugar per flower (mg/flower). To construct the nectar probability matrices, the cell values were the average amount of sugar (mg) per flower and

per plant species regardless of the hummingbird species. Thus, all hummingbird species had the same probability of interacting with each plant. Therefore, the probability of interaction would depend on the nectar features of the flowers being higher in plant species with higher resources (Maruyama *et al.*, 2014; Chávez-González *et al.*, 2020).

To test whether the considered factors (ABU, PHE, MOR, NEC) affect the network in synergistic ways, we constructed 15 combined matrices considering all possible variable combinations. Finally, we created a NULL matrix (NULL) in which all plant and hummingbird species had the same probability of interacting. All matrices were normalized by subtracting the minimum from the variable and divided by the range of the data set $((X - X_{\text{minimum}}) / (X_{\text{maximum}} - X_{\text{minimum}}))$ to minimize the variation on the cell entries and improve comparison (Maruyama *et al.*, 2014; Vizentin-Bugoni *et al.*, 2014). When we created combined matrices, we normalized the resulting matrix again (Maruyama *et al.*, 2014).

To test how the estimated matrices and their combinations can predict the observed matrix, we used a likelihood approach and observed the estimation from the Akaike Information Criteria (AIC) and ΔAIC assuming that the probability of interaction between a given plant and hummingbird species followed a multinomial distribution (Vázquez *et al.*, 2009b). The model matrix with the smallest AIC value was the one that best predicted the observed matrix. Following Vizentin-Bugoni *et al.* (2014), we used the total number of species as a parameter to weight the models, except for the NULL matrix that we assigned one parameter because it was not properly based on a matrix. Models were estimated using the *stats* R package version 4.2.0 (R Core Team, 2018). To determine whether illegitimate interactions affect the drivers of interactions, we analyzed separately the two interaction network types, all floral visitors (legitimate + illegitimate) and the mutualistic (legitimate) interaction networks. Lastly, the drivers of interaction were analyzed with the full dataset (complete network) and by habitat type, separately.

Results

Plant phenology and spatio-temporal dynamics of hummingbirds

The plant-hummingbird dataset comprised a total of 3,403 interactions between seven hummingbird species and 27 plant species belonging to eight families. In the rainforest habitat we recorded 1,086 interactions with 19 plant species belonging to eight families (Acanthaceae, Bromeliaceae, Costaceae, Fabaceae, Heliconiaceae, Malvaceae, Marantaceae, Passifloraceae, Rubiaceae). In the savanna habitat we recorded 953 interactions with eight plant species belonging to two families (Bromeliaceae and Rubiaceae) (**Figure 4.1A**).

The average flowering duration per species was 2.8 ± 1.37 months ($n = 27$). While some species showed shorter blooming periods (e.g., one month in *Tillandsia pruinosa* (Bromeliaceae), in others blooming lasted for six months (e.g., *Heliconia collinsiana* (Heliconiaceae); *Malvaviscus arboreus*, (Malvaceae)).

Overall, the plant community showed a sequential flowering pattern over time with no gaps during the year (**Figure 4.1A**). However, the number of flowering plants varied across months with two main flowering peaks associated with the two climatic seasons. The first peak occurred during the dry season, from February to April. The second peak took place during the early rainy season, from June to August. We also recorded a sharp decline in species richness in May, the transition between the dry and wet seasons.

The hummingbird assemblage comprised seven species belonging to three clades: two Hermits (*Phaethornis longirostris* and *Phaethornis striigularis*), two Mangoes (*Anthracothorax prevostii* and *Heliiothryx barroti*) and three Emeralds (*Amazilia tzacatl*, *Chlorestes candida* and *Phaeochroa cuvierii*) (**Figure 4.1B**). *Anthracothorax prevostii*, *H. barroti* and *P. cuvierii* were only recorded in the rainforest habitat and always engaged in illegitimate visits. *P. longirostris* was the only species for which all visits were legitimate, and the remaining three species, i.e., *A. tzacatl*, *C. candida* and *P. striigularis*, acted as legitimate or illegitimate visitors depending on the plant species. Hummingbird species richness varied throughout the year in the complete network (i.e., considering both habitats and the entire hummingbird assemblage) from four to seven species (**Figure 4.1B, Table 4.2**).

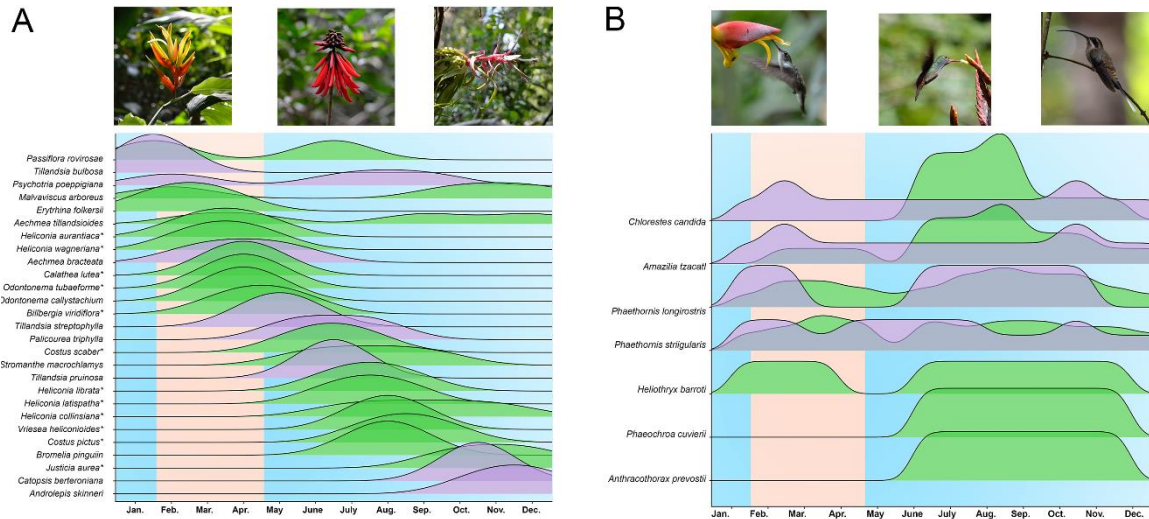


Figure 4.1. (A) Flowering profile of the 27 plant species considered in the studied plant-hummingbird network and (B) the spatio-temporal dynamics of the 7 hummingbird species during their annual cycle. The plant-hummingbird interaction network comprised two habitats, rainforest (green) and savanna (purple). Months on a blue background represent the rainy season and months on brown, the dry season. Examples of plant species ((A), from left to right: *Heliconia aurantiaca*, *Erythrina folkersii* and *Tillandsia streptophylla*) and hummingbird species ((B), from left to right: *Chlorestes candida*, *Amazilia tzacatl* and *Phaethornis longirostris*) photographed in the study site.

Each hummingbird species differed in their spatio-temporal dynamics over the annual cycle. The relative importance of the rainforest and savanna habitats varied according to the hummingbird species as well as season (**Figure 4.1B**). The only hummingbird species recorded year-round in both habitats was *P. striigularis*. Despite the low number of flowering plant species in the savanna, this habitat played an important role for some hummingbird species. For example, *A. tzacatl*, *C. candida* and *P. striigularis* were resident species in this habitat (**Figure 4.1B**). Most plants in the savanna habitat did not show typical bird-pollination syndrome, examples include *Psychotria poeppigiana* (Rubiaceae) and the epiphytic *Catopsis berteroniana* (Bromeliaceae). None of the savanna habitat plants presented curved corollas, even though some, such as the bromeliad *Tillandsia streptophylla* and the vine *Palicourea triphylla* (Rubiaceae), were only visited by *P. striigularis*, which has a slightly curved bill (**Figure 4.2**). Lack of curved corollas in the savanna could explain the poor presence of *P. longirostris* in this habitat, which was not recorded for five months. *A. tzacatl* behaved as territorial and was the dominant species, defending flower patches of the terrestrial bromeliad *Androlepis skinneri* from other visitors. However, *A. tzacatl* was also

observed using the trapliner strategy when floral resources were scarce and dispersed. A similar pattern was observed in *C. candida*, but it only behaved as territorial when *A. tzacatl* was absent.

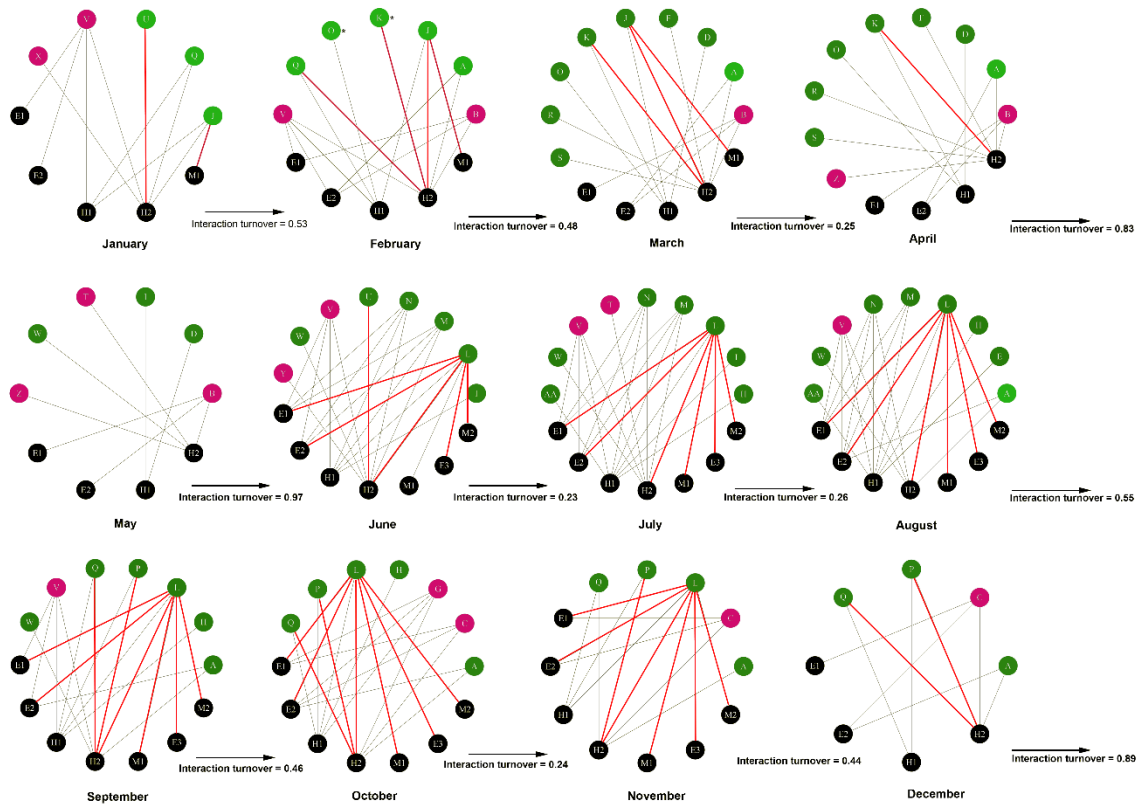


Figure 4.2. Monthly interaction networks over the annual cycle. Interaction networks were constructed using the maximum number of plant and hummingbird species recorded during the two-year sampling period. Plant species (A-AA) are represented by green circles (rainforest habitat) and pink circles (savanna habitat): (A) *Aechmea tillandsioides*, (B) *Aechmea bracteata*, (C) *Androlepis skinneri*, (D) *Billbergia viridiflora*, (E) *Bromelia pinguin*, (F) *Calathea lutea*, (G) *Catopsis berteroniana*, (H) *Costus pictus*, (I) *Costus scaber*, (J) *Erythrina folkersii*, (K) *Heliconia aurantiaca*, (L) *Heliconia collinsiana*, (M) *Heliconia latispatha*, (N) *Heliconia librata*, (O) *Heliconia wagneriana*, (P) *Justicia aurea*, (Q) *Malvaviscus arboreus*, (R) *Odontonema callistachyum*, (S) *Odontonema tubaeforme*, (T) *Palicourea triphylla*, (U) *Passiflora rovirosae*, (V) *Psychotria poeppigiana*, (W) *Stromanthe macrochlamys*, (X) *Tillandsia bulbosa*, (Y) *Tillandsia pruinosa*, (Z) *Tillandsia streptophylla* and (AA) *Vriesea heliconioides*. Black circles represent the hummingbird species belonging to the hummingbird Hermits clade ((*Phaethornis longirostris* (H1), *Phaethornis striigularis* (H2)), the Emeralds clade ((*Chlorestes candida* (E1), *Amazilia tzacatl* (E2), *Phaeochroa cuvierii* (E3)), and the Mangoes clade ((*Heliiothryx barroti* (M1), *Anthracothorax prevostii* (M2)). Red lines represent illegitimate interactions and asterisks (*) indicate curved corollas.

In contrast to the savanna habitat, 49% of the plant species visited by hummingbirds in the rainforest habitat (37% of the plant species in the full network) had curved corollas. The rainforest habitat was crucial for the year-round presence of *P. longirostris* and temporary presence of illegitimate visitors (**Figure 4.1B**). *P. striigularis* was also recorded throughout the year and was the hummingbird species involved in the most illegitimate interactions, acting as nectar robber and/or nectar thief in five plant species (*Erythrina folkersii* (Fabaceae), *Heliconia aurantiaca* and *Heliconia collinsiana* (Heliconiaceae), *Justicia aurea* (Acanthaceae), *Malvaviscus arboreus* (Malvaceae), and *Passiflora rovirosae* (Passifloraceae); **Figure 4.2**). For *A. tzacatl* and *C. candida*, the understory plant community of the rainforest habitat probably acts as a partial/secondary trophic resource, since we observed both species feeding regularly in the canopy on flowers of *Quararibea funebris* (Bombacaceae), *Tabernaemontana donnell-smithii* (Apocynaceae), the tree *Inga vera* (Fabaceae) and the vine *Combretum* sp. (Combretaceae)

Species turnover and changes in floral morphology throughout the year

Plant species varied in their flowering periods such that plant assemblages showed sequential species turnover (**Table 4.1**). The magnitude of turnover varied among months, peaking during the early-mid rainy season. The peak turnover in the rainforest assemblage was earlier (April–May; $J = 0.89$) than in the savanna habitat, which given the low number of plant species had complete species turnover in four out of 12 months ($J = 1$). Hummingbird species turnover had two main peaks, one from May to June ($J = 0.43$) and another from November to December ($J = 0.43$) (**Table 4.1**). Both peaks resulted from the gain and loss of the same three species (*A. prevostii*, *H. barroti* and *P. cuvierii*), which were associated with the blooming of *H. collinsiana*.

Overall, the species turnover pattern varied with flower morphologies (**Table 4.1**). Plant species with curved corollas had peak turnover from April to May ($J = 0.83$), the transition between the dry and rainy season. There were some months without any change (March-April and October-November) and even one month without any plant species with curved corollas (January). Plant species with straight flowers had two turnover peaks, one from May to June ($J = 0.89$) and another from September to October ($J = 0.83$) (**Table 4.1**).

β -diversity of interactions

In general, monthly plant-hummingbird interaction networks varied in the number and type of interacting species (**Figure 4.2**). Interaction networks from the early rainy season showed more complexity, involving a higher number of species. During the late rainy season monthly networks were gradually simplified, then became complex again in March and April due to the gain of the species that synchronize their blooming during the dry season.

Interaction turnover showed two main peaks, from May to June ($J = 0.97$) and December to January ($J = 0.89$). In both cases, mayor changes in the composition of interactions resulted from the almost complete species turnover of the plant species (**Table 4.2**).

Table 4.1. Monthly species turnover, floral morphology turnover and interactions turnover obtained by the Jaccard index (J).

	January	February	March	April	May	June	July	August	September	October	November	December
Plant species richness												
Rainforest + Savanna	5	7	9	9	6	8	10	8	7	5	5	4
Rainforest	3	5	8	7	3	6	8	7	6	3	4	3
Savanna	2	2	1	2	3	2	2	1	1	2	1	1
Total plant morphology richness												
Curved	0 (0%)	2 (29%)	5 (56%)	5 (56%)	2 (33%)	2 (25%)	4 (40%)	3 (38%)	3 (43%)	2 (40%)	2 (40%)	1 (25%)
Straight	5 (100%)	5 (71%)	4 (44%)	4 (44%)	4 (67%)	6 (75%)	6 (60%)	5 (63%)	4 (57%)	3 (60%)	3 (60%)	3 (75%)
Hummingbird species richness												
Rainforest + Savanna	5	5	5	4	4	7	7	7	7	7	7	4
Rainforest	3	4	4	3	2	7	7	7	7	7	7	3
Savanna	4	4	3	3	3	4	4	4	4	4	3	3
Network descriptors (Rainforest + Savanna)												
Connectance	0.44*	0.49	0.33	0.36*	0.43	0.41	0.39	0.4	0.38	0.5	0.48*	0.62**
dConnectance	-0.14	0.08	-0.01	-0.12	-0.08	0.08	-0.02	0.09	0.02	0.02	0.09	0.11
wNODF	28.33*	23.87	23.26	19.64	22.84	27.34*	25.14*	29.97*	33.21*	30.74	29.56	27.77
dwNODF	25.80	-10.47	-3.84	-12.31	12.02	21.96	21-25	23.67	29.00	7.57	5.42	-4.70
D	2.12	1.24*	1.25*	1.25*	2.16	2.61	2.68	2.8*	2.54	2.33	2.05	1.8
dD	0.25	-0.17	-0.12	-0.17	0.04	0.16	0.29	0.37	0.44	0.09	-0.06	-0.1
H ₂ '	0.66	0.78*	0.82*	0.89*	0.7*	0.56	0.56	0.51	0.55	0.46*	0.63*	0.6*
dH ₂ '	0.33	0.7	0.62	0.81	0.43	0.17	.24	0.15	0.22	0.26	0.44	0.37
Q	0.47*	0.3*	0.3*	0.36*	0.39*	0.43	0.43	0.4	0.43	0.33	0.38	0.35*
dQ	0.17	0.23	0.22	0.29	0.12	-0.02	0.06	-0.08	0	0.06	0.09	0.12

Interaction networks

Although constant species turnover resulted in differences in number and type of interacting species over time, network descriptors were weakly affected and not all parameters varied in the same way (Connectance = 0.44 ± 0.08 ; dConnectance = 0.01 ± 0.09 ; $H_2' = 0.64 \pm 0.13$; $dH_2' = 0.40 \pm 0.21$; wNODF = 26.81 ± 3.92 ; dwNODF = 9.61 ± 14.83 ; $D = 2.07 \pm 0.57$; $dD = 9.61 \pm 14.83$; $Q = 0.38 \pm 0.05$; $dQ = 0.11 \pm 0.11$; **Table 4.1**). Thus, this plant-hummingbird system showed some stability despite the continuous species turnover of the interacting species. However, network descriptors obtained from the observed network differed from the null models in several months, suggesting underlying structuring mechanisms (i.e., trait matching). Analyzing the same parameters in absence of the illegitimate interactions yielded similar network level metrics (Connectance = 0.46 ± 0.08 ; dConnectance = -0.02 ± 0.09 ; $H_2' = 0.68 \pm 0.15$; $dH_2' = 0.37 \pm 0.14$; $Q = 0.38 \pm 0.06$; $dQ = 0.14 \pm 0.09$), but larger differences in nestedness (wNODF = 17.61 ± 7.29 ; dwNODF = -5.17 ± 23.08) and diversity of interactions ($D = 1.88 \pm 0.57$; $dD = 0.14 \pm 0.17$), as expected (**Supplemental Table 4.S1**).

Table 4.2. Network descriptors and species richness of the intra-annual plant–hummingbird interaction network recorded at monthly intervals. Values marked with an asterisk indicate statistical significance ($P < 0.05$) calculated from null model simulations.

	January/ February	February /March	March/ April	April/ May	May/ June	June/ July	July/ August	August/ September	September/ October	October/ November	November/ December	December/ January
Plant species turnover (J)												
Rainforest + Savanna	0.67	0.55	0.2	0.75	0.83	0.50	0.27	0.54	0.67	0.33	0.20	0.88
Rainforest Savanna	0.67	0.66	0.25	0.89	0.71	0.44	0.22	0.6	0.5	0.25	0.25	0.8
	0.66	0.5	0.5	0.33	1	0.66	0.5	0	1	0.5	1	1
Total floral morphology turnover (J)												
Curved		0.6	0	0.83	0.67	0.5	0.25	0.5	0.33	0	0.5	
Straight	0.57	0.50	0.40	0.67	0.89	0.59	0.29	0.57	0.83	0.50	0.00	0.60
Hummingbirds species turnover (J)												
Rainforest + Savanna	0	0	0.2	0	0.43	0	0	0	0	0	0.43	0.2
Rainforest Savanna	0.25	0	0.25	0.33	0.71	0	0	0	0	0	0.57	0.5
	0	0.25	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0
Total Interactions turnover (J)												
Plants- Hummingbirds	0.53	0.48	0.25	0.83	0.97	0.23	0.26	0.55	0.46	0.24	0.44	0.89

At the species level in the total network, plant species degree and strength showed that some species played major roles in the maintenance of the hummingbird assemblage

across months (**Tables 4.3, 4.4**). However, the relative importance of a given plant species varied month-to-month depending on the context of the rest of the interacting species. Regarding species degree, 50% (4) of the savanna plant assemblage obtained a dSpecies degree > 1 . *Heliconia collinsiana* was the only plant that showed high levels of species strength during the entire flowering period (dSpecies degree = 2.17 ± 0.69) as well as high levels of species strength (2.13 ± 0.38). Another interesting species was the bromeliad *Aechmea bracteata*, which had a dSpecies degree = 1.32 ± 0.67 and dSpecies strength = 1.09 ± 1.17 . However, while *H. collinsiana* only received legitimate visits from *Phaethornis longirostris*, *A. bracteata* received legitimate visits from all of its visitors. Of the ten plant species that presented dSpecies degree > 1 in at least month of their blooming period, seven presented straight corollas and three had curved corollas. Among species with a strength value > 1 , 4 out of 6 species presented straight corollas and the other two curved corollas, and three species belonged to the rainforest assemblage and three to the savanna assemblage.

Drivers of temporal dynamics in the plant-hummingbird interactions

The predictor that best explained the plant-hummingbird interactions in the complete network was the phenological overlap of the interacting species, followed by the combined matrices of abundance, phenology, and nectar features (**Figure 4.3**). When we analyzed the main drivers of interaction by habitat, in the rainforest was the combination of abundance and phenology closely followed by the combination of abundance, phenology, and nectar. For the savanna habitat, the best predictor model was phenological overlap (**Figure 4.3**).

Similar results were obtained when we analyzed the predictor models without considering the illegitimate hummingbird visitors. The best model that explained the legitimate network combining both habitats was the one that incorporated the phenology of the interacting species as the model predictor. When we analyzed the drivers of interactions by habitat, the phenological model was also the model that best explained the interactions in the rainforest habitat and the savanna habitat (**Figure 4.3**). In the rainforest habitat the phenological model were closely followed by the combination of phenology and nectar and the combination of abundance, phenology, and nectar, whereas in the savanna the nectar

features, the combination of abundance and nectar and the combination of phenology and nectar were suboptimal models (**Figure 4.3**).

Table 4.3. Species degree of each recorded plant species during their flowering period over the year.
Bold numbers indicate species degree index > 1.

	January	February	March	April	May	June	July	August	September	October	November	December
<i>Passiflora rovirosae</i>	-0.92					-0.84						
<i>Tillandsia bulbosa</i>	-0.92											
<i>Psychotria poeppigiana</i>	1.38	1.61				0.50	0.61	0.58	0.60			
<i>Malvaviscus arboreus</i>	-0.15	-0.44							-0.33	1.01	-0.64	-0.50
<i>Erythrina folkersii</i>	0.61	0.59	1.54									
<i>Aechmea tillandsioides</i>		0.44	0.39	0.77				-0.37	-0.33	1.01	-0.64	-0.50
<i>Heliconia aurantiaca</i>		-0.44	0.39	0.77								
<i>Heliconia wagneriana</i>		-1.46	-0.77	-0.61								
<i>Aechmea bracteata</i>		0.59	1.54	2.14	1.03							
<i>Calathea lutea</i>			-0.77	-0.61								
<i>Odontonema callistachyum</i>			-0.77	-0.61								
<i>Odontonema tubaeforme</i>			-0.77	-0.61								
<i>Billbergia viridiflora</i>				-0.61	-0.57	-0.77						
<i>Tillandsia streptophylla</i>				-0.61	-0.57							
<i>Palicourea triphylla</i>					-0.57		-0.77					
<i>Costus scaber</i>					-0.57	-0.84	-0.77					
<i>Stromanthe macrochlamys</i>					-0.57	-0.84	-0.77	-0.84	-0.80			
<i>Tillandsia pruinosa</i>						-0.84						
<i>Heliconia librata</i>					1.82	0.50	0.61	0.58				
<i>Heliconia latispatha</i>						0.50	0.61	0.58				
<i>Heliconia collinsiana</i>						1.85	1.99	2.00	2.00	3.55	1.64	
<i>Vriesea heliconioides</i>							-0.77	-0.84				
<i>Costus pictus</i>							-0.77	-0.84	-0.80			
<i>Bromelia penguin</i>								-0.84				
<i>Justicia aurea</i>									-0.33	1.01	-0.64	-0.50
<i>Catopsis berteroniana</i>											2.03	
<i>Androlepis skinneri</i>										2.03	0.27	1.50

Table 4.4. Species strength of each recorded plant species during their flowering period over the year.
Bold numbers indicate species strength index > 1.

	January	February	March	April	May	June	July	August	September	October	November	December
<i>Passiflora rovirosae</i>	-0.59					-0.55						
<i>Tillandsia bulbosa</i>	-0.97											
<i>Psychotria poeppigiana</i>	1.44	0.29				0.35	0.49	0.51	-0.21			
<i>Malvaviscus arboreus</i>	-0.49	-1.41							-0.46	-0.52	-0.63	-0.31
<i>Erythrina folkersii</i>	0.61	0.11	0.93									
<i>Aechmea tillandsioides</i>		-0.40	0.61	0.79				-0.26	0.13	-0.59	-0.64	-0.49
<i>Heliconia aurantiaca</i>		1.90	-0.60	-0.53								
<i>Heliconia wagneriana</i>		-0.13	0.62	0.96								
<i>Aechmea bracteata</i>		-0.36	1.78	1.99	1.37							
<i>Calathea lutea</i>			-0.80	-0.69								
<i>Odontonema callistachyum</i>			-0.62	-0.55								
<i>Odontonema tubaeforme</i>			-0.94	-0.80								
<i>Billbergia viridiflora</i>				-0.83	-0.77	-0.98						
<i>Tillandsia streptophylla</i>				-0.34	-0.51							
<i>Palicourea triphylla</i>					-0.81		-0.50					
<i>Costus scaber</i>					0.36	-0.31	0.30					
<i>Stromanthe macrochlamys</i>					-0.93	-0.69	-0.60	-0.59	-0.59			
<i>Tillandsia pruinosa</i>						-0.82						
<i>Heliconia librata</i>					1.28	0.03	0.17	0.03				
<i>Heliconia latispatha</i>						-0.30	-0.23	-0.23				
<i>Heliconia collinsiana</i>						2.29	2.43	2.46	2.19	1.98	1.46	
<i>Vriesea heliconioides</i>							-0.76	-0.74				
<i>Costus pictus</i>							-0.71	-0.68	-0.59			
<i>Bromelia penguin</i>								-0.45				
<i>Justicia aurea</i>									-0.46	0.73	-0.83	-0.69
<i>Catopsis berteroniana</i>										-0.53	-2.56	
<i>Androlepis skinneri</i>										0.58	0.63	1.48

Discussion

Our results highlight the importance of considering both temporal and spatial components when studying interaction networks rather than treating networks as static descriptions of a given community. As expected, we observed a continuous species turnover and consequently, great variation in the plant-hummingbird interactions composition over the annual cycle. Interestingly, these changes did not substantially affect the overall network structure over time. Despite some species showed phenotypic specialization and many interactions were mediated by trait matching, phenological overlap of the interacting partners was the main driver of interactions; this was true for both the complete hummingbird assemblage and the assemblage of legitimate visitors only. The incorporation of illegitimate

interactions had limited impact in the network structure but affected in the way plants and hummingbirds interacted, i.e., drivers of interaction.

Consistent with previous studies of pollination networks, we found strong evidence that plant-hummingbird pollination interactions are temporary, labile entities that are highly dynamic over time in the number and type of species involved (*Olesen et al., 2008; Poisot et al., 2012; CaraDonna et al., 2017; Chávez-González et al., 2020*). To date, there are many studies about tropical interaction networks (reviewed in *Vizentin-Bugoni et al., 2018*) but few studies have focused on the temporal dynamics in Neotropical plant-hummingbird interaction networks and their main drivers of interaction over their annual cycle (*Maruyama et al., 2014; Vizentin-Bugoni et al., 2014; Chávez-González et al., 2020*). Consistent with those studies, our results indicate that the plant-hummingbird interaction network is changing constantly, and links break down rapidly over the year following the dynamics of the plant assemblage. Thus, it is necessary to consider a temporal perspective to find a mechanistic explanation for the observed network patterns, difficult to deduce from temporally aggregated interaction data (*Olesen et al., 2008; CaraDonna et al., 2017*).

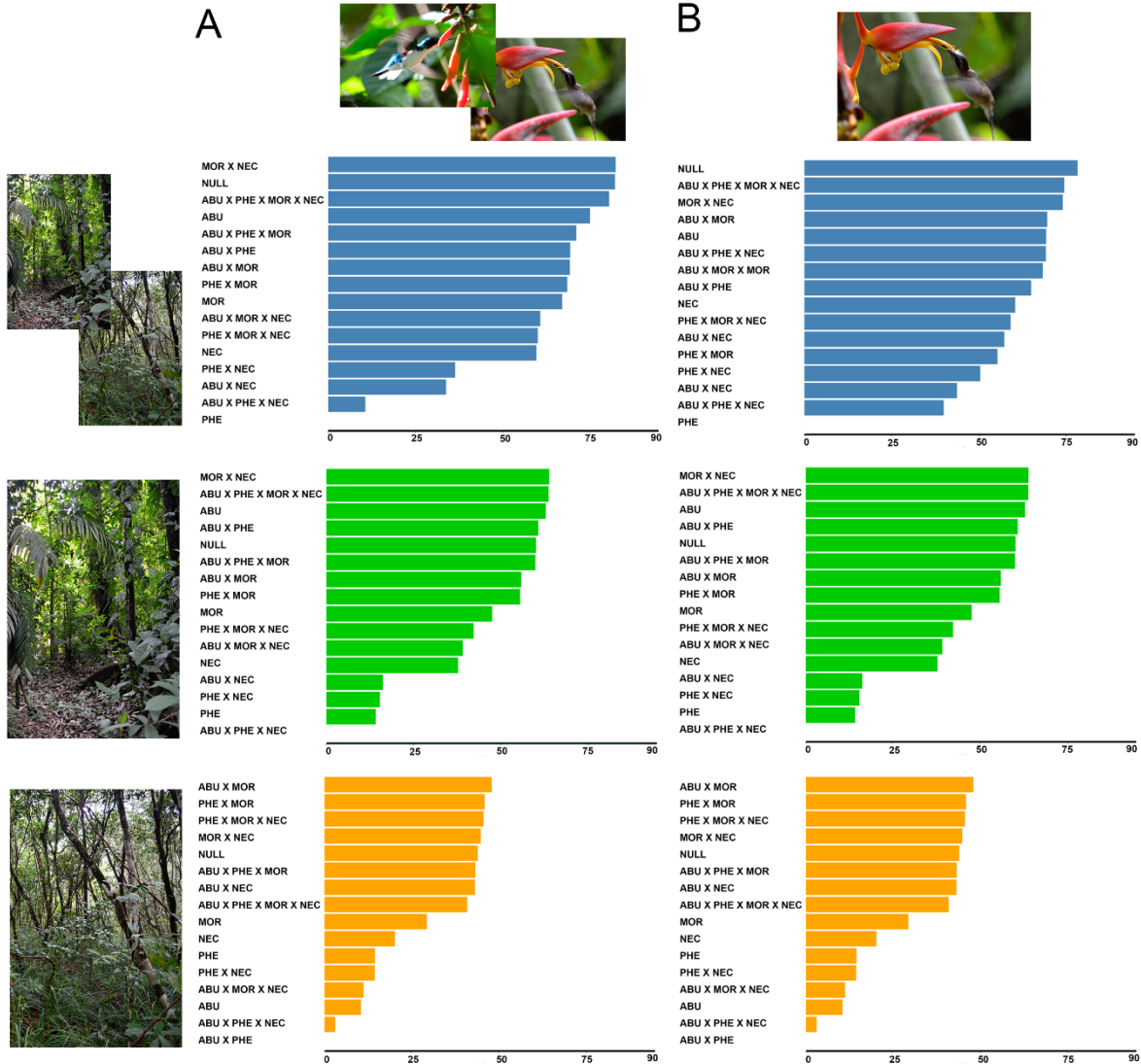


Figure 4.3. Δ AIC values of probability models constructed to identify the main drivers of plant-hummingbird interactions at inter-annual scale. (A) Complete interaction networks considering legitimate and illegitimate interactions and (B), only considering legitimate interactions. The drivers of interaction were studied in the complete ecological network, including interactions in the rainforest and the savanna habitats (blue bars), and separated by habitat, i.e., rainforest (green bars) and savanna (orange bars). Probability models incorporate ABU (species abundance), PHE (phenology), MOR (morphology), NEC (nectar sugar content), and their combinations. Shorter bars (i.e., lower Δ AIC) indicate better fit of a given model.

In our study, a sequential blooming pattern with an intermediate flowering duration per species resulted from a continuous species turnover. The observed phenological pattern coincides with the findings reported by Feinsinger (1978) and Stiles (1978) in Costa Rica, and further support the idea that a continuous supply of nectar provided by staggered flowering peaks favored the permanence of hummingbirds in an area. Both referred studies

were performed long before the use of the network approach, but they were pioneering of the monitoring of plant-hummingbird dynamics.

Remarkably, we recorded a smaller number of plant and hummingbird species than those recorded in Costa Rica. The Lacandona rainforest is the biggest extension of tropical rainforest in Mexico and the northernmost well-preserved remaining of the Central American rainforest. Consequently, because of its northern location, close to the limit of distribution of Neotropical species with rainforest affinity, it is likely impoverished in species (*Stevens 1989; Corlett & Primack, 2011; Carabias et al., 2015*). Conversely, our findings differed from studies carried out in seasonal environments with extensive blooming peaks followed with periods of scarcity of flowering species (*Martín González et al., 2018*). In such harsh environments, this fact does not allow for year-round resident hummingbirds and promotes temporary generalized plant-hummingbird interactions, where plant species with similar floral morphologies synchronize their blooming.

The relevant role played by interaction rewiring rather than species turnover, as the main driver of interaction turnover, has been previously highlighted in plant-invertebrate pollination networks (e.g., *Caradonna et al., 2017*). We did not record any species rewiring in our study system. Plant-invertebrate pollination networks mainly involve higher number of generalist species and rewiring arises according to the relative abundances of their floral nectar resources (*Caradonna et al., 2017*). We think that both the low number of monthly interacting species and the niche segregation due to their different morphological attributes prevented changes in resource's use by the hummingbird species. Interestingly, constant species turnover did not compromise hummingbird diversity, since new plant species incorporated in the community showed the same floral morphologies as those already present in previous months. For example, specialized flowers shared redundant morphologies that matched the bills of *Phaethornis longirostris* or *P. striigularis*. In this regard, we found that phenotypic convergence, i.e., similar floral morphologies found in unrelated plant species, is a key aspect in the maintenance of specialist hummingbird species as floral traits related to pollinator access have weak phylogenetic signal (*Moeller 2004; Cronk & Ojeda, 2008; Weinstein & Graham, 2017*). For instance, both *Costus pictus* (Costaceae), and the bromeliad

Billbergia viridiflora were visited exclusively by *P. longirostris* but differed in their blooming period, together providing a constant food source for this specialist species.

We also found that plant species in the same genus differed in their floral specialization, providing food resources for a broader diversity of floral visitors (Maglianesi *et al.*, 2014, 2015; Maruyama *et al.*, 2014), such as the hermit-pollinated *Heliconia wagneriana* and the non-hermit pollinated *H. librata* (Heliconiaceae). Thus, closely related plant species are not necessarily more similar than their distant relatives as Kay & Schemske (2003) reported in 11 Neotropical *Costus* species. Our results suggest that the wide range of floral morphologies contributed to the niche partitioning and the maintenance of the resident legitimate visitors in the study area, which form the core of the mutualistic plant-hummingbird network (Stiles 1985; Feinsinger *et al.*, 1985; Izquierdo-Palma *et al.*, 2021).

Conversely, we did not find redundant bill morphologies across the hummingbird assemblage. Indeed, 19 out of 27 plant species potentially depended on one hermit species for pollination, according to their exclusive floral morphology, making them potentially vulnerable to the loss of this exclusive visitor. As reported in previous studies, lack of redundant bill morphologies promotes asymmetric hummingbird-plant associations where some plant species depend on a single hummingbird species, due to coincidence of unique traits, while their exclusive hummingbird visitor can feed on multiple plant species that share the same flower morphologies (Maruyama *et al.*, 2013). However, specialized hummingbird species can also feed on flowers with less strict floral barriers. For example, *P. striigularis* was a common visitor in the savanna assemblage in both flowers with that matched with their bill morphology but also flowers of smaller size, apparently more adapted to insect-pollination. The ability to feed on generalist plant species provides some tolerance and robustness to hermit species extinctions, which is important given that their local loss in the community could lead to extinction of their specialized interacting partners (Bascompte & Jordano, 2007; Dalsgaard *et al.*, 2018).

Unlike most previous studies, in which researchers only investigated the plant-hummingbird network in a given habitat, we demonstrated that the permanence of resident hummingbird species in the study area relies on their spatio-temporal dynamics between, at least, two habitats. The rainforest and the savanna habitats showed differential and

complementary characteristics in the plant assemblage, especially regarding floral morphology, which contributed to the stability of hummingbird diversity over time (Maruyama *et al.*, 2004; Abrahameczyk & Kessler, 2010; Izquierdo-Palma *et al.*, 2021). Three out of four legitimate hummingbird species were recorded in both habitats except for the highly specialized *P. longirostris*, with a clear affinity for the rainforest habitat. We found that the spatio-temporal dynamics were intrinsic to the species, but also to the clade to which they belong. Characteristic morphologies influenced resource use, and competitive skills acted as environmental filters (i.e., where the environment selects against certain species) (McGuire *et al.*, 2009; Rodríguez-Flores *et al.*, 2019). For example, hermit species monopolized flowers with long and curved corollas flowers due to their exclusive access to those flowers in both habitats (Feinsinger 1976; Maglianesi *et al.*, 2014, 2015), while Emerald species showed generalized bill morphologies able to feed from low-reward nectar resources offered by non-ornithophilous plant species as have been previously reported (Arizmendi & Ornelas, 1990; Maruyama *et al.*, 2013).

Consistent with earlier studies, our results suggest that forbidden links and trait matching are key mechanisms structuring plant-hummingbird networks, since many parameters of the studied monthly networks differed from those of the null models (Maglianesi *et al.*, 2014; Vizentin-Bugoni *et al.*, 2014; Izquierdo-Palma *et al.*, 2021). For example, the presence of highly specialized species leads to a decrease in network connectance (Araújo *et al.*, 2018). However, trait matching was insufficient to predict plant-hummingbird interactions at this scale, since only two out of seven hummingbird species were involved in specialized interactions. Likewise, although hermit species can potentially reach the nectar in a full range of corollas, they rarely visited short length corollas, probably due to competition with short-billed and often territorial hummingbird species (i.e., *C. candida* and *A. tzacatl*) (Feinsinger & Colwell, 1978). Furthermore, large hummingbirds need high-quality resources with large quantities of nectar, which are mainly found in their specialized flowers (Arizmendi & Ornelas, 1990). Illegitimate visits break the rules of trait matching by allowing unspecialized hummingbirds access to flowers with long and curved corollas (Lara & Ornelas, 2001; Rodríguez-Flores & Arizmendi, 2016). However, temporary presence of “cheating” species, which have been recorded mainly in open habitats, forest edges and the canopy, suggest that they only used the understory plant community as a

secondary feeding habitat (*Stiles & Wolf, 1970; Wolf 1970; Arizmendi & Berlanga, 2014*). Our results coincide with previous studies (e.g., *Maruyama et al., 2015*), showing that illegitimate visitors play a minor role in the structure of the interaction network. Despite this, we suggest that temporary presence of cheaters can have consequences for the legitimate visitors and the nectar robbed plant species (*Maloof & Inouye, 2000*).

Inter-annual interactions were best explained by the phenological overlap of the interacting species, in both the complete interaction network and the network considering only legitimate visitors. Our results were similar to those obtained in Mexican scrubland by *Chávez-González et al. (2020)* but differed from those of a Brazilian savanna described by *Maruyama et al. (2014)*, where the best predictor model for the plant-hummingbird interactions was the combination of phenology, morphology, and habitat occupancy. We expected to find the combination of phenology and morphology as main predictors for plant-hummingbird interactions. However, the broad range of corollas visited by specialists including both, specialized but also generalized, and the presence of the Emeralds possibly obscured the importance of trait matching as an interaction constraint. The second-best model to explain our observed interaction network was the combination of abundance, phenology, and nectar. This combination suggests that this driver of interaction was related to the presence of *H. collinsiana*, which has a large number of flowers and large quantity of nectar, and were visited by the entire assemblage, i.e., including the cheaters. This assumption is supported by the fact that the probability of this model that combine abundance, phenology and nectar decreased when we only considered the legitimate network for analyses. Abundance alone was one of the worst predictors of interactions, as has been previously shown in studies of plant-hummingbird networks (*Vizentin-Bugoni et al., 2014*). Even, in communities composed by generalists, species abundances have a minor contribution as a driver of plant-hummingbird interactions (*Chávez-González et al., 2020*).

Plant species richness is supposed to be a driver of the gain and loss of pollinator species in the community (*Stiles 1978; Lara 2006*), however, overlapping of flowering peaks during the dry and early rainy seasons did not increase the hummingbird species richness in the area. Instead, the gain of hummingbird species was linked to the blooming of relevant well-connected species with less strict floral barriers but also some species with curved

corollas visited illegitimately by some hummingbirds (*Lara & Ornelas, 2001*). In this context, *Maruyama et al. (2013)* suggest that these plants may maintain the pollinators in the area by satisfying their energy demands and facilitate reproduction of truly ornithophilous flowers, connecting both habitats by the same pool of pollinators. Besides, these plants may benefit by greater overall visitation rates due to abundance of generalist pollinators reinforcing the robustness of the habitat to species extinctions (*Bergamo et al., 2018*).

Conclusions

We found strong evidence that the studied plant-hummingbird network varied over the course of the year as a result of continuous species turnover. Species turnover that shared the same floral morphologies provided continuous resources to the legitimate hummingbird assemblage over their annual cycle and provided stability in the network structure over time. Forbidden links and trait matching were important factors for network structure, but the main driver of interactions was the phenological overlap of the interacting species. Some plant species were relevant for the maintenance of the hummingbird assemblage irrespective of their floral morphology, since many of the interactions with these plants were illegitimate. We highlight the importance of habitat conservation for system functioning, not only in the rainforest but also in the savanna habitat, as spatio-temporal dynamics of the hummingbirds were linked to the differential characteristics of both habitats. Further research at a fine scale will greatly improve our knowledge about the underlying structural processes and drivers of ecological networks and would provide management tools to protect wildlife and promote habitat conservation.

Acknowledgements

We especially thank Javier de la Maza and Julia Carabias (Natura y Ecosistemas Mexicanos A. C.) for the logistical support and access to their facilities. We also thank the staff of the Estación Biológica Chajul for trail maintenance, security, and accommodation. JI-P thanks Posgrado en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional Autónoma de México) and Universidad Autónoma de Tlaxcala for the logistical support, fieldwork equipment, and

supplies. This work constitutes the partial fulfillment of JI-P's doctorate at the Universidad Nacional Autónoma de México.

Funding

This work was supported by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) with the JI-P doctoral scholarship (No. 855974) and by Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) PAPIIT research funds IN216617.

Author Contributions

- Jaime Izquierdo-Palma conceived and designed the experiments, performed the experiments, analyzed the data, prepared figures and/or tables, authored or reviewed drafts of the paper, and approved the final draft.
- Maria del Coro Arizmendi conceived and designed the experiments, prepared figures and/or tables, authored or reviewed drafts of the paper, and approved the final draft.
- Carlos Lara conceived and designed the experiments, prepared figures and/or tables, authored or reviewed drafts of the paper, and approved the final draft.
- Juan Francisco Ornelas conceived and designed the experiments, prepared figures and/or tables, authored or reviewed drafts of the paper, and approved the final draft.

References

Abrahamczyk S, Kessler M. 2010. Hummingbird diversity, food niche characters, and assemblage composition along a latitudinal precipitation gradient in the Bolivian lowlands. *Journal of Ornithology* **151**:615–625 DOI 10.1007/s10336-010-0496-x.

Abrahamczyk S, Kessler M. 2015. Morphological and behavioural adaptations to feed on nectar: how feeding ecology determines the diversity and composition of hummingbird assemblages. *Journal of Ornithology* **156**:333–347 DOI 10.1007/s10336-014-1146-5

Araújo AC, Sazima M. 2003. The assemblage of flowers visited by hummingbirds in the “capões” of Southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **198**:427–435 DOI 10.1078/0367-2530-00116

Araújo FP, Sazima M, Oliveira PE. 2013. The assembly of plants used as nectar sources by hummingbirds in a Cerrado area of Central Brazil. *Plant systematics and evolution* **299**:1119–1133 DOI 10.1007/s00606-013-0783-0

Araújo FP, Hoffmann D, Sazima M. 2018. The planalto hermit, *Phaethornis pretrei*—a key species in a Neotropical savanna community in Central Brazil. *Journal of Natural History* **52**:2385–2396 DOI 10.1080/00222933.2018.1536767.

Arizmendi MC, Berlanga H. 2014. *Colibríes de México y Norteamérica*. México: CONABIO, 160.

Arizmendi MC, Ornelas JF. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* **22**:172–180 DOI 10.2307/2388410.

Bascompte J, Jordano P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **38**:567–593 DOI 10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818.

Bascompte J, Jordano P. 2013. Mutualistic networks. Princeton: Princeton University Press.

Belmaker J, Sekercioglu CH, Jetz W. 2012. Global patterns of specialization and coexistence in bird assemblages. *Journal of Biogeography* **39**:193–203 DOI 10.1111/j.1365-2699.2011.02591.x.

Bergamo PJ, Wolowski M, Maruyama PK, Vizentin-Bugoni J, Carneiro LG, Sazima, M. 2017. The potential indirect effects among plants via shared hummingbird pollinators are structured by phenotypic similarity. *Ecology* **98**:1849–1858 DOI 10.1002/ecy.1859.

Bergamo PJ, Wolowski M, Maruyama PK, Vizentin-Bugoni J, Sazima M. 2018. Trait patterns across space and time suggest an interplay of facilitation and competition acting on Neotropical hummingbird-pollinated plant communities. *Oikos* **127**:1690–1700 DOI 10.1111/oik.05571.

Bosch J, Martín González AM, Rodrigo A, Navarro D. 2009. Plant-pollinator networks: adding the pollinator's perspective. *Ecology Letters* **12**:409–419 DOI 10.1111/j.1461-0248.2009.01296.x.

Carabias J, De la Maza J, Cadena R. 2015. Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias. Ciudad de México: Natura y Ecosistemas Mexicanos A. C.

CaraDonna PJ, Petry WK., Brennan RM, Cunningham JL, Bronstein JL, Waser NM, Sanders NJ. 2017. Interaction rewiring and the rapid turnover of plant-pollinator networks. *Ecology letters* **20**:385–394 DOI 10.1111/ele.12740

Chávez-González E, Vizentin-Bugoni J, Vázquez DP, MacGregor-Fors I, Dáttilo W, Ortiz-Pulido R. 2020. Drivers of the structure of plant-hummingbird interaction networks at multiple temporal scales. *Oecologia*, **193**:913–924 DOI 10.6084/m9.figshare.10050035.

Corlett RT, Primack RB. 2011. *Tropical rain forests: an ecological and biogeographical comparison*. John Wiley & Sons.

Cronk Q, Ojeda I. 2008. Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. *Journal of Experimental Botany* **59**:715–727 DOI 10.1093/jxb/ern009

Dalsgaard B, González AMM, Olesen JM, Ollerton J, Timmermann, A, Andersen LH, Tossas AG. 2009. Plant-hummingbird interactions in the West Indies: floral specialisation gradients associated with environment and hummingbird size. *Oecologia* **159**:757–766 DOI 10.1007/s00442-008-1255-z.

Dalsgaard B, Magård E, Fjeldså J, Martín González AM, Rahbek C, Olesen JM, Ollerton J, Alarcón R, Araujo AC, Cotton PA, Lara C, Machado CG, Sazima I, Sazima M, Timmermann A, Watts S, Sandel B, Sutherland WJ, Svenning JC. 2011. Specialization in plant-hummingbird networks is associated with species richness, contemporary precipitation and quaternary climate-change velocity. *PLoS ONE* **6**:e25891 DOI 10.1371/journal.pone.0025891.

Dalsgaard B, Kennedy JD, Simmons BI, Baquero AC, Martín González AM, Timmermann A, Maruyama PK, McGuire JA, Ollerton J, Sutherland WJ, Rahbek C. 2018. Trait evolution, resource specialization and vulnerability to plant extinctions among Antillean hummingbirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **285**: 20172754 DOI 10.1098/rspb.2017.275

Des Granges JL. 1979. Organization of a tropical nectar feeding bird guild in a variable environment. *The Living Bird. Seventeenth Annual. Cornell Laboratory of Ornithology* 199–236

Dormann CF, Gruber B, Fründ J. 2008. Introducing the bipartite package: analyzing ecological networks. *R News* **8**:8.12.

Dormann CF, Strauss R. 2014. A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution* **5**:90–98 DOI 10.1111/2041-210X.12139.

Eggl U, Giorgetta M. 2017. Flowering phenology and observations on the pollination biology of South American cacti. 3. Temporally robust sequential “big bang” flowering of two unrelated sympatric globular cacti in northern Argentina. *Haseltonia* **2017**:97–109 DOI 10.2985/026.023.0113

Faegri K, van der Pijl. 1979. The principles of pollination ecology, 3rd revised edition. Pergamon Press, Oxford, UK.

Feinsinger P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs* **46**:257–291 DOI 10.2307/1942255.

Feinsinger P, Colwell RK. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* **18**:779–795 DOI 10.1093/icb/18.4.779.

Feinsinger P, Swarm LA, Wolfe JA. 1985. Nectar-feeding birds on Trinidad and Tobago: comparison of diverse and depauperate guilds. *Ecological Monographs* **55**:1–28 DOI 10.2307/1942523

Feinsinger P, Wolfe JA, Swarm LA. 1982. Island ecology: reduced hummingbird diversity and the pollination biology of plants, Trinidad and Tobago, West Indies. *Ecology* **63**:494–506 DOI 10.2307/1942523

Fründ J, McCann KS, Williams NM. 2016. Sampling bias is a challenge for quantifying specialization and network structure: lessons from a quantitative niche model. *Oikos* **125**:502–513 DOI 10.1111/oik.02256

Galetto L, Bernardello G. 2005. Rewards in flower/Nectar. In: Dafni P, Kevan G, Husband BC (eds) Practical pollination biology. England, Cambridge, pp 261–313

Inouye DW. 1983. *The ecology of nectar robbing*. In: Bentley B, Elias T (eds) The biology of nectaries. Columbia University Press, New York, pp 153–173

Izquierdo-Palma J, Arizmendi MC, Lara C, Ornelas JF. 2021. Forbidden links, trait matching and modularity in plant-hummingbird networks: Are specialized modules characterized by higher phenotypic floral integration? *PeerJ* **9**:e10974
DOI 10.7717/peerj.10974

Jordano P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist* **129**:657–677 DOI 10.1086/284665.

Justino DG, Maruyama PK, Oliveira PE. 2012. Floral resource availability and hummingbird territorial behaviour on a Neotropical savanna shrub. *Journal of Ornithology* **153**:189–197 DOI 10.1007/s10336-011-0726-x

Kay KM, Schemske DW. 2003. Pollinator assemblages and visitation rates for 11 species of Neotropical *Costus* (Costaceae). *Biotropica* **35**: 198-207 DOI 10.1111/j.1744-7429.2003.tb00279.x

Lara C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* **13**:23–29 DOI 10.2980/11956860(2006)13[23:TDOFUB]2.0.CO;2.

Lara C, Ornelas JF. 2001. Preferential nectar robbing of flowers with long corollas: experimental studies of two hummingbird species visiting three plant species. *Oecologia* **128**:263–273 DOI 10.1007/s004420100640

Licona-Vera Y, Ornelas JF. 2017. The conquering of North America: dated phylogenetic and biogeographic inference of migratory behavior in bee hummingbirds. *BMC Evolutionary Biology* **17**:126 DOI 10.1186/s12862-017-0980-5

López-Segoviano G, Arenas-Navarro M, Vega E, Arizmendi MC. 2018. Hummingbird migration and flowering synchrony in the temperate forests of northwestern Mexico. *PeerJ* **6**:e513 DOI 10.7717/peerj.5131

Maglianesi MA, Blüthgen N, Böhning-Gaese K, Schleuning M. 2014. Morphological traits determine specialization and resource use in plant-hummingbird networks in the Neotropics. *Ecology* **95**:3325–3334 DOI 10.1890/13-2261.1.

Maglianesi MA, Blüthgen N, Böhning-Gaese K, Schleuning M. 2015. Functional structure and specialization in three tropical plant-hummingbird interaction networks across an elevational gradient in Costa Rica. *Ecography* **38**:1119–1128 DOI 10.1111/ecog.01538.

Maloof JE, Inouye DW. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology* **81**:2651-2661 DOI 10.1890/0012-9658(2000)081[2651:ANRCOM]2.0.CO;2.

Martín González AM, Ornelas JF, Dalsgaard B, Márquez-Luna U, Lara C. 2018. Meta-networks for the study of biogeographical traits in ecological networks: the Mexican hummingbird-plant assemblage. *The Science of Nature* **105**:54 DOI 10.1007/s00114-018-1578-5

Maruyama PK, Oliveira GM, Ferreira C, Dalsgaard B, Oliveira PE. 2013. Pollination syndromes ignored: importance of non-ornithophilous flowers to Neotropical savanna hummingbirds. *Naturwissenschaften* **100**:1061–1068 DOI 10.1007/s00114-013-1111-9.

Maruyama PK, Vizentin-Bugoni J, Oliveira GM, Oliveira PE, Dalsgaard B. 2014. Morphological and spatio-temporal mismatches shape a Neotropical savanna plant-hummingbird network. *Biotropica* **46**:40–747. DOI 10.1111/btp.12170.

Maruyama PK, Vizentin-Bugoni J, Dalsgaard B, Sazima I, Sazima M. 2015. Nectar robbery by a hermit hummingbird: association to floral phenotype and its influence on flowers and network structure. *Oecologia* 178:783-793 DOI 10.1007/s00442-015-3275-9

Maruyama PK, Vizentin-Bugoni J, Sonne, J, Martin Gonzalez AM, Schleuning M, Araujo AC, Baquero AC, Cardona J, Cardona P, Cotton PA, Kohler G, Lara C, Malucelli T, Marín-Gómez OH, Ollerton J, Rui AM, Timmermann A, Varassin IG, Zanata TB, Rahbek C, Sazima M, Dalsgaard B. 2016. The integration of alien plants in mutualistic plant-hummingbird networks across the Americas: the importance of species traits and insularity. *Diversity and Distributions* 22:672–681 DOI 10.1111/ddi.12434

Maruyama PK, Sonne J, Vizentin-Bugoni J, AM Martin González, Zanata TB, Abrahamczyk S, Alarcón R, Araujo AC, Araújo FP, Baquero AC, Chávez-González E, Coelho AG, Cotton PA, Dehling DM, Fischer E, Kohler G, Lara C, Las-Casas FMG, Machado AO, Machado CG, Maglianesi MA, Malucelli TS, Marín-Gómez OH, Oliveira PE, Ornelas JF, Ortiz-Pulido R, Ramírez-Burbano MB, Rocca MA, Rodrigues LC, Rosero-Lasprilla L, Rui AM, Sandel B, Svenning JCH, Tinoco BA, Varassin IG, Watts S, Rahbek C, Sazima M, Schleuning M, Dalsgaard B. 2018. Functional diversity mediates macroecological variation in plant-hummingbird interaction networks. *Global Ecology and Biogeography* 27:1186–1199. DOI 10.1111/geb.12776.

McGuire JA, Witt CC, Remsen JV, Dudley R, Altshuler DL. 2009. A higher-level taxonomy for hummingbirds. *Journal of Ornithology* 150:155–165 DOI 10.1073/pnas.0405260101.

Miranda F, Hernández E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Botanical Sciences* 28:29–179 DOI 10.17129/botsci.1084.

Moeller DA. 2004. Facilitative interactions among plants via shared pollinators. *Ecology* 85:3289–3301 DOI 10.1890/03-0810

Morellato LPC, Camargo MGG, Gressler E. 2013. A review of plant phenology in South and Central America. In: Schwartz (ed) *Phenology: an integrative environmental science*, 91–113. Dordrecht, Springer DOI 10.1007/978-94-007-6925-0_6

Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* **26**:141–159 DOI 10.2307/2388804

Olesen JM, Bascompte J, Elberling H, Jordano P. 2008. Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology* **89**:1573–1582 DOI 10.1890/07-0451.1

Ollerton J, Cranmer L. 2002. Latitudinal trends in plant-pollinator interactions: are tropical plants more specialised? *Oikos* **98**:340–350 DOI 10.1034/j.1600-0706.2002.980215.x.

Ornelas JF. 1994. Serrate tomia: an adaptation for nectar robbing in hummingbirds? *The Auk* **111**:703–710 DOI 10.1093/auk/111.3.703

Ornelas JF, Ordano M, AJ de-Nova AJ, Quintero ME, Garland Jr T. 2007. Phylogenetic analysis of interspecific variation in nectar of hummingbird-visited plants. *Journal of Evolutionary Biology* **20**: 1904–1917 DOI 10.1111/j.1420-9101.2007.01374.x

Paton DC, Collins BG. 1989. Beaks and tongues of nectar-feeding birds: a review of morphology, function and performance, with intercontinental comparisons. *Australian Journal of Ecology* **14**:473–506 DOI 10.1111/j.1442-9993.1989.tb01457.x.

Petanidou T, Kallimanis AS, Tzanopoulos J, Sgardelis SP, Pantis JD. 2008. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecology Letters* **11**:564–575 DOI 10.1111/j.1461-0248.2008.01170

Poisot T, Canard E, Mouillot D, Mouquet N, Gravel D. 2012. The dissimilarity of species interaction networks. *Ecology letters* **15**:1353–1361 DOI 10.1111/ele.12002

Poisot T, Stouffer DB, Gravel D. 2015. Beyond species: why ecological interaction networks vary through space and time *Oikos* **124**:243–251 DOI 10.1111/oik.01719

R Development Core Team. 2018. *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available at <http://www.R-project.org>.

Rico-Guevara A, Araya-Salas M. 2015. Beaks as daggers? A test for sexually dimorphic weapons in a lekking hummingbird. *Behavioral Ecology* **26**:21–29 DOI 10.1093/beheco/aru182.

Rodríguez-Flores CI, Stiles FG. 2005. Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la amazonia colombiana. *Ornitología Colombiana* **3**:3–27

Rodríguez-Flores CI, Arizmendi MC. 2016. The dynamics of hummingbird dominance and foraging strategies during the winter season in a highland community in Western Mexico. *Journal of Zoology* **299**:262–274 DOI 10.1111/jzo.12360.

Rodríguez-Flores CI, Ornelas JF, Wethington S, Arizmendi MC. 2019. Are hummingbirds generalists or specialists? Using network analysis to explore the mechanisms influencing their interaction with nectar resources. *PLoS ONE* **14**:e021855 DOI 10.1371/journal.pone.0211855

Rzedowski, J, Huerta L. 1994. *Vegetación de México*. México: Limusa, Noriega Editores.

Sakai S. 2002. General flowering in lowland mixed dipterocarp forests of South-east Asia. *Biological Journal of the Linnean Society* **75**:233–247 DOI 10.1046/j.10958312.2002.00016.x

Santamaría L, Rodríguez-Gironés, MA. 2007. Linkage rules for plant-pollinator networks: trait complementarity or exploitation barriers? *PLoS Biology* **5**:e31. DOI 10.1371/journal.pbio.0050031.

Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* **9**:671–675 DOI 10.1038/nmeth.2089.

Siebe C, Martínez-Ramos M, Segura-Warnholtz G, Rodríguez-Velázquez J, Sánchez-Beltrán S. 1996. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul, southeast Mexico. In: D. Sigmarangkir (ed), *Proceedings of the International Congress on Soil of Tropical Forest Ecosystems 3rd Conference on Forest Soils (ISSS-AISS-IBG)*, 40–58. Indonesia: Mulawarman University Press.

Stevens GC. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist* **133**:240-256 DOI 10.1086/284913

Stiles FG. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* **56**:285–301 DOI 10.2307/1934961.

Stiles FG. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* **10**:194–210. DOI 10.2307/2387905.

Stiles FG. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *The Condor* **97**:853–878 DOI 10.2307/1369527.

Stiles FG. 1980. The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis* **122**:322-343 DOI 10.1111/j.1474-919X.1980.tb00886.x

Stiles FG. 1985. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornithological Monographs* **36**:757–787 DOI 10.2307/40168315

Stiles FG, Wolf LL. 1970. Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. *The Auk* **87**:467–491 DOI 10.2307/4083791

Vázquez DP, Blüthgen N, Cagnolo L, Chacoff NP. 2009a. Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany* **103**:1445–1457 DOI10.1093/aob/mcp057

Vázquez DP, Chacoff NP, Cagnolo L. 2009b. Evaluating multiple determinants of the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology* **90**:2039–2046 DOI 10.1890/08-1837.1

Vidal MM, Hasui E, Pizo MA, Tamashiro JY, Silva WR, Guimarães Jr PR. 2014. Frugivores at higher risk of extinction are the key elements of a mutualistic network. *Ecology*, **95**:3440–3447 DOI 10.1890/13-1584.1

Vitória RS, Vizentin-Bugoni J, DS Duarte L. 2018. Evolutionary history as a driver of ecological networks: a case study of plant-hummingbird interactions. *Oikos*, **127**:561–569 DOI 10.1111/oik.04344

Vizentin-Bugoni J, Maruyama PK, Sazima M. 2014. Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird-plant network. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **281**:20132397 DOI 10.1098/rspb.2013.2397.

Vizentin-Bugoni J, Maruyama PK, Debastiani VJ, Duarte LDS, Dalsgaard B, Sazima M. 2016. Influences of sampling effort on detected patterns and structuring processes of a Neotropical plant-hummingbird network. *Journal of Animal Ecology* **85**:262–272 DOI 10.1111/1365-2656.12459.

Vizentin-Bugoni J, Maruyama PK, de Souza CS, Ollerton J, Rech AR, Sazima M. 2018. Plant-pollinator networks in the tropics: a review. *Ecological networks in the tropics*, 73-91 DOI 10.1007/978-3-319-68228-0_6. In: Dáttilo W, Rico-Gray V. (Eds.). 2018. *Ecological Networks in the Tropics: An Integrative Overview of Species Interactions from Some of the Most Species-Rich Habitats on Earth*. Springer, pp. 73-91.

Waser NM, Real LA 1979. Effective mutualism between sequentially flowering plant species. *Nature* **281**:670 DOI 10.1038/281670a0

Weinstein BG, Graham CH. 2017. Persistent bill and corolla matching despite shifting temporal resources in tropical hummingbird-plant interactions. *Ecology letters* **20**:326–335 DOI 10.1111/ele.12730

Wolf LL, Stiles FG, Hainsworth FR. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* **45**:349–379. DOI 10.2307/3879.

Wolf LL. 1970. The impact of seasonal flowering on the biology of some tropical hummingbirds. *The Condor* **72**:1–14 DOI 10.2307/1366469

Wolf LL. 1978. Aggressive social organization in nectarivorous birds. *American Zoologist* **18**:765–778 DOI 10.1093/icb/18.4.765

Zanata T, Dalsgaard B, Passos FC, Cotton PA, Ropert JJ, Maruyama PK, Fischer E, Schleuning M, Martín González AM, Vizentin-Bugoni J, Franklin DC, Abrahamczyk S, Alárcon R, Araújo AC, Araújo FP, Azevedo-Junior SM, Baquero AC, Böhning-Gaese K, Carstensen DW, Chupil H, Coelho AG, Faria RR, Horák D, Ingversen TT,

Janecek S, Kohler G, Lara C, Las-Casas FMG, Lopes AV, Machado AO, Machado CG, Machado IC, Maglianesi MA, Malucelli TS, Mohd-Azlan J, Moura AC, Oliveira GM, Oliveira PE, Ornelas JF, Riegert J, Rodrigues LC, Rosero-Lasprilla L, Rui AM, Sazima M, Schmid B, Sedláček O, Timmermann A, Vollstädt MGR, Wang Z, Watts S, Rahbek C, Varassin IG. 2017. Global patterns of interaction specialization in bird–flower networks. *Journal of Biogeography* **44**:1891–910. DOI 10.1111/jbi.13045.

SUPPORTING INFORMATION

Table 4.S1. Species richness and network descriptors of the legitimate plant-hummingbird interaction networks. Values marked with an asterisk indicate statistical significance ($P < 0.05$) calculated from null model simulations.

	January	February	March	April	May	June	July	August	September	October	November	December
Plant species richness												
Rainforest + Savanna	5	7	9	9	6	8	10	8	7	5	5	4
Rainforest	3	5	8	7	3	6	8	7	6	3	4	3
Savanna	2	2	1	2	3	2	2	1	1	2	1	1
Total plant morphology richness												
Curved	0 (0%)	2 (29%)	5 (56%)	5 (56%)	2 (33%)	2 (25%)	4 (40%)	3 (38%)	3 (43%)	2 (40%)	2 (40%)	1 (25%)
Straight	5 (100%)	5 (71%)	4 (44%)	4 (44%)	4 (67%)	6 (75%)	6 (60%)	5 (63%)	4 (57%)	3 (60%)	3 (60%)	3 (75%)
Hummingbird species richness												
Rainforest + Savanna	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
Rainforest	2	3	3	3	2	4	4	4	4	4	4	3
Savanna	4	4	3	3	3	4	4	4	4	4	3	3
Network descriptors (Rainforest + Savanna)												
Connectance	0.44	0.46*	0.33*	0.33*	0.43	0.57*	0.50	0.53*	0.39	0.54	0.45	0.50
dConnectance	-0.33	0.07	-0.13	-0.16	-0.07	0.12	0.06	0.07	-0.04	0.02	-0.08	-0.04
wNODF	25*	8.02*	15.46*	15.48*	22.83	32.09*	18.73*	25.07*	14.81*	11.90	9.37	12.50
dwNODF	5.70	-36.31	-21.11	-87.00	12.36	27.86	15.82	22.35	11.41	-27.27	-30.51	-19.66
D	1.72	1.04	1.08	1.15*	2.16	2.41*	2.54	2.65*	2.23	2.1*	1.78	1.68
dD	0.33	-0.05	-0.04	-0.17	-0.02	0.26	0.23	0.37	0.21	0.28	0.18	0.05
H ₂ '	0.67*	0.80	0.91	0.93	0.71	0.55*	0.56*	0.48*	0.67*	0.49	0.70	0.68
dH ₂ '	0.31	0.48	0.63	0.61	0.43	0.26	0.26	0.18	0.32	0.31	0.36	0.33
Q	0.49	0.26	0.30	0.36	0.39	0.39*	0.43*	0.37*	0.44*	0.33	0.39	0.36
dQ	0.15	0.22	0.25	0.29	0.12	0.02	0.05	0.02	0.07	0.12	0.2	0.16

Capítulo 5

Nectar robbery by hummingbirds is triggered when morphologically well-matched flowers are scarce

Jaume Izquierdo-Palma, María del Coro Arizmendi, Carlos Lara y Juan
Francisco Ornelas

Abstract

Background. Plant-hummingbird ecological interactions are generally considered mutualistic relationships. However, some hummingbird species behave antagonistically when they obtain nectar rewards illegitimately, without touching the reproductive organs of the flowers. These hummingbirds act as nectar cheaters by making or using existing holes at the base of the corolla tube (primary and secondary robbers, respectively); or by using the corolla entrance but not touching the anthers and stigma or by consuming nectar that has leaked between the petals (nectar thieves in both cases). Here we report the illegitimate plant-hummingbird interactions of a two-year study in a Mexican rainforest and characterize the association between the cheating behavior and the floral traits and availability of flowers in the study area.

Methods. We investigated plant-hummingbird interactions in the understory of two adjacent habitats in the Lacandona rainforest of Mexico: one characterized by lowland rainforest and the other by savanna-like vegetation. Monthly censuses were performed to record all hummingbird-visited plant species, tracked their flowering phenologies (2018–2020) and taking floral and hummingbird bill measurements. We conducted focal observations of each plant species (8–50 h) during their blooming peaks to record plant-hummingbird interactions, including both legitimate and illegitimate visits. Data from both years were pooled by summing all recorded plant and hummingbird species to calculate the potential monthly species richness.

Results. The plant-hummingbird dataset comprised a total of 3,403 interactions. A total of 135 were illegitimate interactions involving six of the seven recorded hummingbird species. *Phaethornis striigularis* robbed nectar from five plant species, while *Heliostyris barroti*, *Phaeochroa cuvierii*, *Chlorestes candida*, and *Amazilia tzacatl* all robbed nectar from a single plant species, *Heliconia collinsiana*. We also recorded nectar theft by *H. barroti* from *Erythrina folkersii* and, more rarely, by *C. candida* from *H. collinsiana*. All plant species whose flowers were robbed had long, curved corollas, and *Phaethornis longirostris* was their sole legitimate visitor recorded. The frequency of nectar robbing by *P. striigularis* increased with decreasing abundance of flowers that best matched their bill length, but not with increasing abundance of long-tubed flowers.

Conclusions. Although nectar robbery only represented about 12% of total visits in the rainforest assemblage, it may have direct and indirect consequences for plants. Interestingly, *P. striigularis*—one of the most specialized hummingbird species in this plant-hummingbird community and the exclusive legitimate visitor of many plant species—was the main nectar robber for other plants. We suggest that periods of scarcity of flower that match their bill morphology leads *P. striigularis* to rob long-tubed flowers as an alternative food resource. Future research should seek to test whether hummingbirds act as pollinators during their (probably underestimated) illegitimate visits and explore the short- and long-term ecological consequences of these interactions.

Introduction

Plant-hummingbird ecological interactions are usually considered a mutualism in which plants provide nectar rewards to hummingbirds in return for pollinating their flowers (*Waser et al., 1996; Bronstein 2001; Bascompte & Jordano, 2007*). From this perspective, both of the species involved in the interaction experience a net positive effect; hummingbirds obtain energy, while plants' male gametes are transported by hummingbirds through their foraging behavior (*Bronstein 2001*). This is generally the case during “legitimate interactions,” where hummingbirds access nectar through the opening naturally provided by flowers (i.e., the corolla entrance), during which they make contact with the plant's reproductive organs (i.e., stamens and stigma).

However, in reality plant-hummingbird interactions are more complex. Interactions range from mutualisms to antagonisms, encompassing positive, neutral and negative effects to plants and their legitimate pollinators (*Irwin & Brody, 1998; Arizmendi 2001*). Depending on how hummingbirds manipulate flowers to illegitimately extract the nectar, they can be classified as nectar robbers (primary and secondary) or nectar thieves (*Inouye 1983*). Hummingbirds act as nectar robbers when they obtain nectar through a hole at the base of the corolla tube, which damages the floral tissue. Hummingbirds act as primary robbers when they perforate the corolla tube themselves, or as secondary robbers when they use an existing hole made by other hummingbirds or other organisms (for example, stingless bees of the genus *Trigona*). Secondary robbery can be interpreted as a form of facilitated exploitation

(Wilmert & Corbet, 1981; Irwin 2020). Hummingbirds can act as nectar thieves when they reach nectar between the petals of polypetalous flowers or when they visit flowers whose morphological traits are adapted for pollination by other taxa, i.e., insect-pollinated or entomophilous flowers and/or bat-pollinated or chiropterophilous flowers (Inouye 1983; Arizmendi & Ornelas, 1990; Lara & Ornelas, 2001). In the latter scenario, nectar thieves access flowers through the natural entrance, but they do not make contact with the reproductive structures. In both nectar robbery and nectar theft, the pollination function can be compromised, such that these behaviors are considered a form of exploitation of the plant-pollinator mutualistic relationship (Gill 1987; Maloof et al., 2020; Maruyama et al., 2015).

Flowers that reward their pollinators with large volumes of nectar, especially those with long corolla tubes, are particularly vulnerable to exploitation by nectar robbers and nectar thieves (Gill 1987; Lara & Ornelas, 2001; Igić et al., 2020). To legitimately reach the nectar reward, hummingbirds must have a bill at least as long as the length of the corolla tube (Maglianesi et al., 2014), considering that hummingbirds can also project their tongues approximately one-third of their bill length (Paton & Collins, 1989; Vizenin-Bugoni et al., 2014). Cheating is thus more common in flowers with long corolla tubes in which hummingbirds cannot efficiently extract nectar legitimately (Maloof & Irwin, 2000; Lara & Ornelas, 2001). For example, Roubik et al. (1985) found that the presence of nectar robbers was more likely in populations of *Quasia amara* (Simaroubaceae) with longer corolla length. Some authors have therefore proposed that the wide geographic variation in flower size is a consequence of evolutionary adaptations to prevent nectar robbery or to encourage pollinators that could act as nectar thieves to pollinate during their visits (Waser 1979; Traveset et al., 1998; Maloof et al., 2020).

Given the existence of cheaters, it is not obvious how pollination mutualisms have persisted over evolutionary time when such a variety of exploiters, nectar robbers and thieves might compromise the honesty of the mutualistic relationship (Maloof et al., 2020). Some plant species apparently produce secondary chemical compounds, protective floral bracts, or diluted floral nectar to defend themselves against cheaters without discouraging pollinators (Bolten & Feinsinger, 1978; Wootton & Sun, 1990; Cronk & Ojeda, 2008). Most likely, the

net benefits of the mutualistic relationship between plant and pollinator are higher than the costs of nectar robbery.

Previous work on nectar robbery by hummingbirds has focused on its frequency (*Gill 1987; Ornelas 1994; Lara and Ornelas, 2001; Igić et al., 2020*) and negative effects on plant fitness for certain systems (*McDade & Kinsman, 1980; Lara & Ornelas, 2001; Bergamo & Sazima, 2018; Boehm 2018*). In addition, a community-wide study assessed the effects of nectar robbery on the structure of a plant-hummingbird interaction network (*Maruyama et al., 2015*). However, little is known about the community-level ecological conditions that trigger illegitimate visitation.

Because temporal and spatial changes in nectar availability might change the composition and diversity of the pollinator community, in this study we analyze whether temporal variation in the availability of well-matched flowers could lead hummingbirds to change their foraging behaviors to find enough food resources. To explore this question, we investigated the occurrence of illegitimate plant-hummingbird interactions over a two-year sampling period in the understory of the Lacandona rainforest to evaluate possible ecological triggers of nectar robbery related to floral traits. We expected that there would be more illegitimate interactions when there was poor trait matching between the interacting partners (i.e., a lack of short-corolla flowers).

Materials & Methods

Study area

Fieldwork was carried out at the Chajul Biological Station located in the southern part of the Montes Azules Biosphere Reserve (16°06' N; 90°56' E), located within the Lacandona region (known as the Lacandona rainforest) in southern Mexico, 8 kilometers from the Guatemalan border. Mean rainfall in Chajul is around 3,000 mm, ca. 70% of which occurs from June to October. The short dry season occurs between February and April, with monthly precipitation less than 100 mm. Mean annual temperature is 22.5 °C; February is the coldest month and May the warmest, with mean temperatures of 18°C and 30 °C, respectively (*Carabias et al., 2015*). The vegetation at the study site can be separated in two main types

according to plant species composition. The dominant vegetation around the field station (mean elevation: 150 meters above sea level (MASL)) is lowland mature evergreen tropical rainforest (hereafter “rainforest” habitat) The second vegetation type is savanna-like habitat (highest elevation: 230 MASL) with low and scattered trees covered by vines and epiphytes and an understory characterized by abundant sedge (Cyperaceae, *Scleria melaleuca*), hereafter referred to as “savanna” habitat (Miranda & Hernández, 1973; Rzedowski & Huerta, 1994; Siebe et al., 1996). The two habitat types show strong differences in hummingbird-visited plant species, but they are connected by the same hummingbird species, and thus constitute a single network of plant-hummingbird interactions (Izquierdo-Palma et al., 2021). Near the biological station the anthropic impact has been more intense in recent times, but all plant species included in this study were native to the region. We included plant-hummingbird interactions from both the rainforest habitat and the savanna habitat to better evaluate the possible drivers of nectar robbery/nectar theft behavior, but illegitimate visits only took place in the rainforest habitat, consistent with a previous study of these plant-hummingbird communities (Izquierdo-Palma et al., 2021).

Plant hummingbird interactions

Data on plant-hummingbird interactions were collected at monthly intervals from January 2018 to January 2020. During the sampling period we quantified the number of both legitimate and illegitimate visits along six trails 6,700-m long and 5-m wide in both habitats, mostly from 07:00 to 11:30 AM. We focused our sampling on the understory plant community ca. 5 m above the ground.

Visitation events were defined from the moment a hummingbird probed one flower until it left the flowering plant/patch. Hummingbirds can occasionally contact the anthers and stigma, and therefore provide pollination services, when feeding on flowers that are not well matched to their bill length (i.e., acting as co-pollinators and/or secondary pollinators). We considered such visits legitimate (rather than nectar theft) when hummingbirds reached the nectar using the corolla entrance of the flower; this mainly occurred when hummingbirds visited non-ornithophilous flowers. Prior to each monthly sampling, we conducted prospective censuses from 7:00 AM to 1:30 PM to identify all hummingbird-pollinated plant species (individuals or floral patches) and the hummingbird species present in the area.

We conducted focal observations from 8 to 50-h for each plant species during their blooming peak to obtain the maximum number of interactions (*Vizentin-Bugoni et al., 2016*). Most observations were conducted by video recording (GoPro Hero5), but we also used binoculars (Nikon 10 × 42) when recording was not feasible (e.g., for visits to epiphytes or dense floral patches). Plant specimens were identified at the Chajul Biological Station herbarium and their scientific names validated by the online database <http://www.theplantlist.org>. Hummingbirds were identified in the field using a field guide (*Arizmendi & Berlanga, 2014*) and their scientific names validated by the IOC World Bird List (<http://www.worldbirdnames.org>). Whenever possible, interactions were recorded in different plant individuals/patches and locations to record maximum variability. In total, we recorded 657 h of plant-hummingbird interactions.

Measures of plant and hummingbird trait matching

Morphological matching between plant-hummingbird interacting traits is presumed to be a proxy of the nature of the visit (i.e., legitimate or illegitimate) (*Lara & Ornelas, 2001; Maglianesi et al., 2014*). Thus, we characterized the flower morphology of all species belonging to the plant-hummingbird interaction network (*Izquierdo-Palma et al., 2021*) by measuring the corolla length, considered to be the primary constraint determining the ability of hummingbirds to reach the nectar legitimately. Because some parts of corollas do not impose any barrier for hummingbirds to reach the nectar, we measured the effective corolla length (i.e., distance from the nectary to the distal portion of the corolla mouth) (*Wolf et al., 1976*). For each plant species we measured 10 flowers collected from at least two individuals.

Since our sampling period lasted two years, we pooled the flowering plant species observed in each month between the two years and averaged the potential species richness per month. This way, we solved the problem of underestimation of plant species only recorded in one of the two years sampled.

The hummingbirds' bill morphology was characterized using the length of the exposed culmen and the bill curvature measured from voucher specimens housed at the collection of the Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (MZFC, UNAM). The measured specimens included the Long-billed hummingbird (*Phaethornis longirostris*, $n = 30$), Stripe-throated hummingbird (*P.*

striigularis, $n = 20$), Rufous-tailed hummingbird (*Amazilia tzacatl*, $n = 30$), White-bellied emerald (*Chlorestes candida*, $n = 28$), Purple-crowned fairy (*Heliothryx barroti*, $n = 1$), Scaly-breasted hummingbird (*Phaeochroa cuvierii*, $n = 1$), and Green-breasted mango (*Anthracothorax prevostii*, $n = 11$). Because there was only one individual for *H. barroti* and *P. cuvierii* in the MZFC collection, we added morphological data from Rodríguez-Flores *et al.* (2019) and references therein.

We assessed whether resource availability for each hummingbird species varied according to their bill length in each habitat. To do this, we first averaged the corolla length for each plant species and estimated the range of corolla lengths per month by adding all blooming species recorded for each month in the two habitats separately. A previous study reported *Phaethon striigularis* as the main nectar robber/thief in the studied plant-hummingbird interaction network (Izquierdo-Palma *et al.*, 2021). Therefore, we averaged the corolla length among the plant species that *P. striigularis* fed on during each month to investigate how their feeding behavior changes over the course of the year, separating the flowering species that *P. striigularis* visited legitimately from those they visited illegitimately during each month. Because all illegitimate interactions occurred in the rainforest habitat, we only included plant species from the rainforest assemblage. Then, to determine whether *P. striigularis* feeds illegitimately more frequently when flowers it visits legitimately are less available, we performed a Spearman's rank-order correlation between the number of plant species that *P. striigularis* visited legitimately versus illegitimately in each month. Previous studies have indicated that long-tubed flowers are more likely to be visited illegitimately by hummingbirds. To determine whether this was the case, we performed a Spearman's rank-order correlation between the number of plant species visited illegitimately by *P. striigularis* each month versus the number of plant species with long corollas (regardless of they were visited by this species).

We used a generalized linear model (GLM) with a binomial error distribution and *logit* link function to assess the likelihood of nectar robbery/theft by hummingbirds (fixed effects) as a function of the averaged corolla length in the 18 plant species recorded in both habitats (continuous variable). For the response variable, a value of "1" indicated illegitimate visits and "0" indicated legitimate visits. Lastly, in order to contrast the previous Spearman's rank-order correlation analysis about the relationship between legitimate and illegitimate

visits by *P. striigularis*, we performed a GLM with a Gaussian distribution error and an *identity* link function of the number of plant species visited illegitimately and those visited illegitimately by *P. striigularis* each month over the year. All statistical analyses were performed using R version 3.6.0 (*R Core Team, 2019*).

Results

The illegitimate plant-hummingbird network

The complete dataset for both the rainforest habitat and the savanna habitat comprised a total of 3,403 plant-hummingbird interactions, of which 135 were illegitimate interactions (3.97%; **Table 5.1**). However, that considering that all of the illegitimate interactions occurred in the rainforest habitat, it is relevant to consider the rainforest dataset separately; of the 1,069 plant-hummingbird interactions in the rainforest habitat, 135 (12.63%) were illegitimate, of which 110 were nectar robbery and 25 nectar theft events (**Table 5.1**). Six of the seven total hummingbird species recorded were involved in illegitimate visits. The “cheaters” belonged to three clades: one Hermit (*Phaethornis striigularis*), two Mangoes (*Anthracothorax prevostii* and *Heliathryx barroti*) and three Emeralds (*Amazilia tzacatl*, *Chlorestes candida* and *Phaeochroa cuvierii*). *Phaethornis striigularis* was the main nectar robber/thief, responsible for 71% of the illegitimate interactions. We recorded illegitimate visits to five plant species belonging to four families (Acanthaceae, Fabaceae, Heliconiaceae and Malvaceae). The plants that were most frequently visited illegitimately were *Heliconia collinsiana*, which was visited illegitimately by the six hummingbird species, and *H. aurantiaca*, which had the highest rate of illegitimate visits (2.2 illegitimate visits/h). All plant species that experienced some kind of nectar robbery and/or nectar theft had long and curved corollas. The illegitimate visits did not show a clear temporal pattern, though they were mainly concentrated during the mid-late rainy season.

Table 5.1. Illegitimate plant-hummingbird interactions recorded during the 2-year sampling period in the field site.

Plant species	Hummingbird species	# Illegitimate visits	Illegitimate visitation rate (visits/h)	% Total visits illegitimate	% of plant species' illegitimate visits by each hummingbird species
<i>Erythrina folkersii</i> [observation time =23.8 hours]	<i>Heliodytes barroti</i>	14	0.59	23	58
	<i>Phaethornis striigularis</i>	10	0.42	16	42
<i>Heliconia aurantiaca</i> [observation time =22.6 hours]	<i>Phaethornis striigularis</i>	49	2.17	33	100
<i>Heliconia collinsiana</i> [observation time =22.6 hours]	<i>Amazilia tzacatl</i>	5	0.22	6	11
	<i>Anthracothonax prevostii</i>	1	0.04	1	2
	<i>Chlorestes candida</i>	2	0.09	2	5
	<i>Heliodytes barroti</i>	24	1.06	30	55
	<i>Phaeochroa cuvierii</i>	11	0.49	14	25
	<i>Phaethornis striigularis</i>	1	0.04	1	2
<i>Justicia aurea</i> [observation time =24.3 hours]	<i>Phaethornis striigularis</i>	9	0.40	31	100
<i>Malvaviscus arboreus</i> [observation time =20 hours]	<i>Phaethornis striigularis</i>	9	0.37	26	100

Overall, *P. striigularis* had illegitimate visits to a greater number of plant species (n=5) and performed more visits (78) than any other hummingbird species. In *E. folkersii*, individuals reached the nectar by introducing their bill between the calyx and the corolla without making any contact with the anthers and stigma. We did not record pierced corollas in this species during our floral measurements. For *H. aurantiaca*, *P. striigularis* was the only nectar robber recorded and was responsible of almost one third of the total visits (**Table 5.1**). They acted as primary nectar robbers during early morning hours, piercing the base of the corolla tube (**Fig. 5.1**), the later as secondary nectar robbers using the same holes. In *H. collinsiana*, it was a rare visitor, recorded only once as secondary robber in 22.6 h of sampling effort (**Table 5.1**). In *J. aurea*, it acted as nectar robber, accounting for nearly one third of all interactions recorded (**Table 5.1**). They accessed the nectar mainly by perforating the base of the corolla, but they also used holes already made by stingless bees of the genus *Trigona* (**Fig. 5.1**). *P. striigularis* was also the sole illegitimate visitor of *M. arboreus*, representing 26% of the total visits recorded in this plant species. In this case, *P. striigularis* reached the

nectar by piercing the base of the corolla, close to the calyx (**Fig. 5.1**). We also recorded visits to plant species that show an entomophilous pollination syndrome: *P. rovirosae* (Passifloraceae), and *C. lutea* and *S. macroclamys* (Marantaceae). During the visits, they occasionally contacted the reproductive structures while accessing the nectar through the corolla entrance, so these visits were considered legitimate. Additionally, during our video recording we identified that the main legitimate pollinator of *P. rovirosae* was a *Xylocopa* carpenter bee (**Fig. 5.2**). However, we do not dismiss the role of *P. striigularis* as a co-pollinator or secondary pollinator in this plant species.



Figure 5.1. Comparison between nectar robbery (a-e) and legitimate visitation in five plant species (g-e). Plant species corresponded to (a) *Erythrina folkersii*, (b) *Heliconia aurantiaca*, (c) *Heliconia collinsiana*, (d) *Justicia aurea*, and (e) *Malvaviscus arboreus*. Nectar robbers corresponded to (a, c) *Heliothryx barroti* and (b, d, e) *Phaethornis striigularis*. Legitimate visits (g-k) were made by the specialized *Phaethornis longirostris*, whose bill morphology is well-matched with these floral morphologies.

Heliothryx barroti had illegitimate visits to two plant species. In *E. folkersii* they acted as nectar thieves by reaching the nectar between the petals and the calyx of the flower (**Table 5.1**). This hummingbird species acted as a nectar robber (primary and secondary) in *H. collinsiana*, and their visits represented 24% of all visits recorded in this plant species (**Table 5.1, Fig. 5.1**). *Heliothryx barroti* hummingbirds have a short but sharp bill that can successfully perforate the corolla tube despite the tough floral tissue of *H. collinsiana*. *Phaeochroa cuvierii* was recorded involved in 11 illegitimate interactions with *H. collinsiana* as primary and secondary nectar robber (**Table 5.1**). *Anthracothonax prevostii* was the least

frequently involved in illegitimate interactions, with only in one event of primary nectar robbery from *H. collinsiana*. The Emeralds *C. candida* and *A. tzacatl* were common legitimate visitors in the study area but they also acted as secondary robbers and nectar thieves in *H. collinsiana*, where they were involved in two and five illegitimate visits, respectively. We did not record primary nectar robbery by these species, rather, they used the holes already made by *H. barroti* and *P. cuvierii*. Nectar theft by *C. candida* was observed once in *H. collinsiana*, obtaining drops of nectar from the corolla and occasionally touching the reproductive organs of the flowers (Fig. 5.2).



Figure 5.2. Examples of nectar theft in the study area. (a) *Chlorestes candida* feeding on nectar drops on the surface of *Heliconia collinsiana* flowers. (b) Eventually *C. candida* touched the style and stamens, switching from an illegitimate visit to a legitimate visit. (c) *Phaethornis striigularis* feeding nectar of the entomophile *Passiflora rovirosae* flowers without any damage to the floral tissue while reaching the nectar. (d) The potential main pollinator (*Xylocopa* sp.) of *P. rovirosae* covered with pollen while feeding.

Monthly floral trait variation by habitat

We identified six hummingbird species performing illegitimate visits. Five of them fell in a narrow range of bill morphologies, from *C. candida* (bill length +1/3 = 23.5 mm) to *P. striigularis* and *A. tzacatl* (bill length +1/3 = 27.4 and 27.9 mm, respectively). Interestingly, *A. prevostii*, which had a bill length + 1/3 of 35.8 mm, was only recorded at *H. collinsiana*. The lack of illegitimate visits in the savanna habitat might be related with the lack of long-tubed corollas (Fig. 5.3).

Average corolla lengths in the savanna plant assemblage were mainly less than or equal to the average bill lengths of the different hummingbird species. Corolla lengths in April and May were longer due to the blooming of *T. streptophylla*, however, this species was visited legitimately and exclusively by *P. striigularis*. None of the plant species showed

apparent morphological specialization to *P. longirostris* in the savanna habitat. The corolla length was larger on average and more variable in the rainforest habitat than in the savanna assemblage (Fig. 5.3).

Many plant species in the rainforest habitat best matched their corolla lengths with *P. longirostris*, the hummingbird species with the longest bill of all species recorded in the area (bill length +1/3 = 53.2 mm). All of the plant species that received illegitimate visits had corolla lengths higher than 50 mm, closely matching the average bill length of *P. longirostris*. Plant species that bloomed during the dry and the early rainy season had shorter corollas on average, coinciding with the lower number of illegitimate visits during those months.

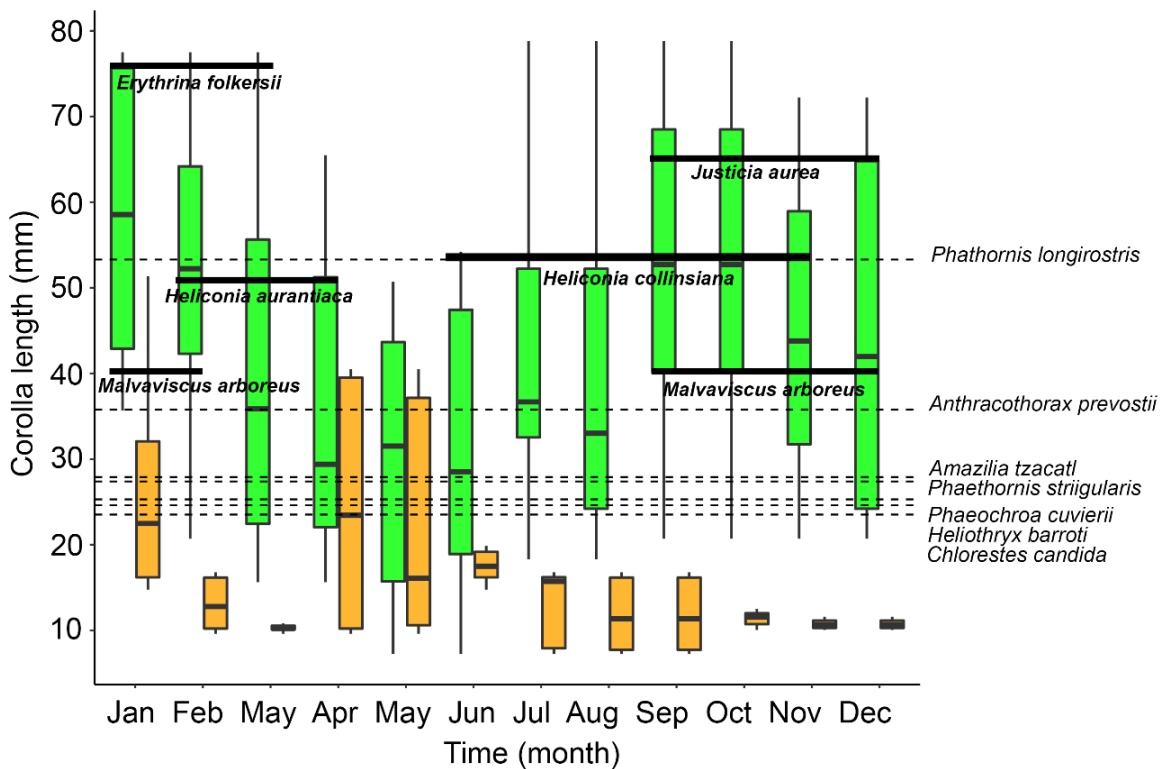


Figure 5.3. Box plot diagram showing monthly average of corolla lengths in the rainforest habitat (green bars) and the savanna habitat (orange bars) overlaid with the average bill lengths of the seven hummingbird species reported in the study area (dashed lines). Plant species that received illegitimate visits are shown with thick solid lines indicating their average corolla lengths and spanning their flowering periods.

Cheating behavior of Phaethornis striigularis and resource availability

Phaethornis striigularis was the main nectar robber recorded in our study site. As expected, all of the plant species they accessed illegitimately showed corolla sizes longer than their bill size and had a wider length range than the flowers they visited legitimately (**Fig. 5.4**). We observed month-to-month variation in the cheating behavior of *P. striigularis*. For example, while in January we did not record legitimate visits, in May all of their visits were legitimate.

Results from the Spearman rank correlation analysis showed a significant negative relationship between the number of plant species visited legitimately and those visited illegitimately over time ($Rho = -0.65$; $R^2 = 0.42$; $p = 0.02$), i.e., the number of illegitimate visits increased as the number of legitimate visits decreased (**Fig. 5.5A**). However, the relationship between illegitimate visitation and the number of plant species with long corollas was not statistically significant ($Rho = -0.11$; $R^2 = 0.0002$; $p = 0.98$). Furthermore, illegitimate visits did not increase with increasing availability of plant species with long corollas (**Fig. 5.5B**). The GLM model showed that long-tubed flowers are more likely to receive illegitimate visits by *P. striigularis* ($n = 18$; estimate = 0.08 ± 0.04 ; z-value = 1.99; $p = 0.047$). Lastly, the second GLM model showed that the number of plant species visited legitimately by *P. striigularis* decreases when the number of plant species visited illegitimately by *P. striigularis* over time ($n = 12$; estimate = -0.45 ± 0.19 ; t-value = -2.38 ; $p = 0.038$).

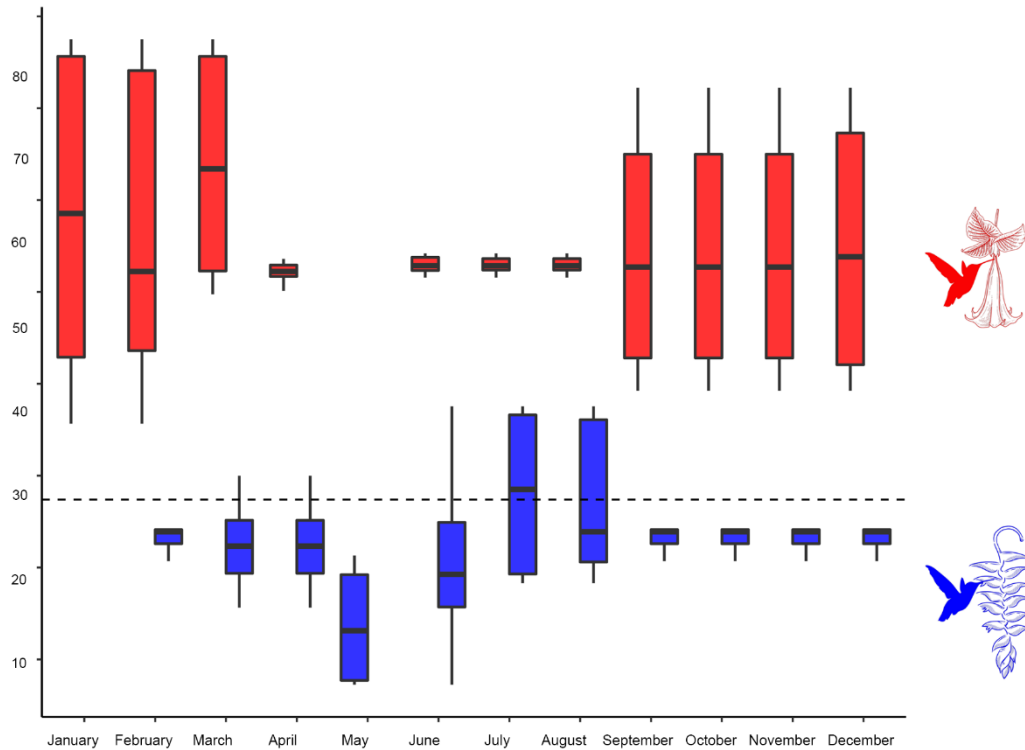


Figure 5.4. Monthly corolla length averages in the rainforest assemblage overlaid with the average bill length of *Phaethornis striigularis* (dashed line). Blue boxes indicate the median of corolla lengths of plant species that received legitimate visits and red boxes indicate average corolla lengths of plants with illegitimate visits from this species.

Discussion

We have provided further evidence that nectar robbery and theft are more widespread than previously thought among different hummingbird species, even in those with apparent morphological specialization. Previous studies have shown that the inclusion of illegitimate visits in plant-hummingbird interaction networks has only small effects on network metrics (*Maruyama et al., 2015*). Nonetheless, our results showed that all recorded hummingbird species, except *P. longirostris*, visited flowers illegitimately at some point. The observed variation in the feeding strategies used by hummingbirds suggests that they opportunistically exploit floral nectar resources. This is a more flexible strategy to feed on floral nectar than the classical view of exclusive mutualistic relationships between plants and hummingbird, which implies more restrictive dependence (*Maloof & Inouye, 2000; Maruyama et al. 2013*). We only recorded illegitimate visits in the rainforest habitat and, in accordance with previous

studies, the targets were always flowers with long and curved corollas (*Gill 1987; Lara & Ornelas, 2001; Igić et al., 2020*) for which the main legitimate visitor was *P. longirostris*. We also observed some hummingbird species switching between legitimate and illegitimate visits to the same plant species, while switching between legitimate and illegitimate feeding behaviors between different plant species was not as common as previously reported (*McDade & Kinsman, 1980; Ornelas, 1994*). The lack of long and curved corollas in the savanna habitat also supports the hypothesis that nectar robbery is a complementary feeding strategy.

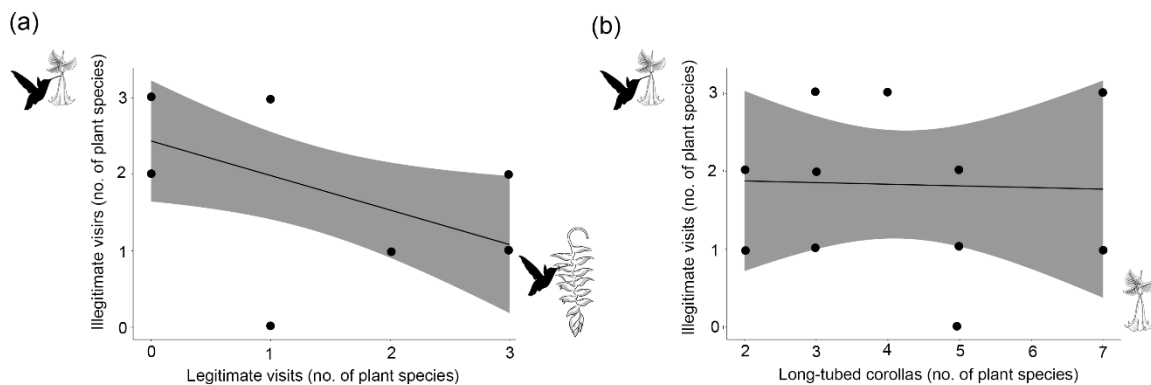


Figure 5.5. Spearman rank correlation between (a) the number of plants visited legitimately and those visited illegitimately, and (b) the number of plant species visited illegitimately and the number of plant species with long and curved corollas recorded month to month during the annual cycle. (a) Spearman's rank correlation $\rho = -0.65$; $R^2 = 0.42$; $p = 0.02$. (b) Spearman's rank correlation $\rho = -0.11$; $R^2 = 0.002$; $p = 0.98$.

Our findings differ from pioneering studies of hummingbird communities in tropical areas in which authors stated that nectar robbery was rare (e.g., *Skutch 1953*). However, later studies have reported that this cheating behavior is quite common among hummingbirds, especially in species of certain clades (*Gill 1987; Lara & Ornelas, 2001* and references therein; *Maruyama et al., 2015; Boehm 2018, Igić et al., 2020*). Five of the recorded hummingbird species in our study belonged to the Emeralds and Mangoes clades, in which nectar robbery has been frequently recorded (*Ornelas 1994*). Indeed, *Heliostyris barroti*, a species in the Mangoes is considered a specialist nectar robber, given its sharply pointed bill (*Stiles 1985; Feinsinger 1987*).

The main nectar robber in our study, *P. striigularis*, belongs to the Hermit clade. Species in this clade are mainly pollinator specialists in the understory of tropical forests; their bill morphologies are adapted to certain flower morphologies, and most are exclusive visitors for most of the plant species they visit (*Feinsinger & Colwell, 1978; Rodríguez-Flores & Stiles, 2005; Maruyama et al., 2014; Izquierdo-Palma et al., 2021*). Nevertheless, as reported by *Maruyama et al. (2015)*, these morphologically specialized hummingbirds can also be the most common nectar robbers in their communities (*Feinsinger & Colwell, 1978; Izquierdo-Palma et al., 2021*). For instance, *Maruyama et al. (2015)* found that *Phaethornis ruber* is a common illegitimate visitor in the Atlantic rainforest of Brazil, occupying a similar ecological niche in terms of morphology and behavior to that of *P. striigularis* in the rainforest of Mexico. Nectar robbery has also been reported in *Phaethornis squalidus* and *Glaucis hirsutus* in flowers of *Centropogon cornutus* (*Maruyama et al., 2015*), and *Threnetes ruckeri* in flowers of *Heliconia stilessii* (*Gill 1987*). It is important to note that the two Hermit species recorded in our study area showed completely different feeding behaviors. *Phaethornis striigularis* was recorded in specialized legitimate interactions and was the exclusive hummingbird visitor of 53% of the entire plant species assemblage (including the rainforest and the savanna habitat; *Izquierdo-Palma et al., 2021*). It was also the illegitimate visitor of 19% of plant species and exploited species whose flower morphologies were not well matched to its bill. In contrast, *P. longirostris* was only involved in specialized legitimate interactions with plant species producing flowers with long and curved corollas (*Izquierdo-Palma et al., 2021*), playing a similar role as of *P. petrei* in the Neotropical savanna of Brazil (*Araújo et al., 2018*). Here, these species could be considered key species due to the exclusiveness of their interactions and the lack of redundancy in their bill morphologies (*Araújo et al., 2018*).

The effects of nectar robbery on plant fitness can range from negative to neutral and even positive (*Irwin & Brody, 1998; Richman et al., 2017; Bergamo & Sazima, 2018*). For example, legitimate pollinators might increase their visitation rates to compensate for the loss of nectar rewards due to the activity of nectar robbers; this increased floral visitation might be positive to plants because pollen removal and dispersal increase and, ultimately, favor outbreeding (*Pyke 1982; Fenster 1991*). In contrast, the effects would be negative for the legitimate pollinators when they are directly excluded by the cheaters, forced to visit more

flowers or to change other aspects of their foraging behavior if the amount of nectar available per flower is significantly reduced by illegitimate exploiters (Heinrich & Raven, 1972). Because higher levels of nectar robbery are expected among plant species producing flowers with long and curved corollas that produce larger amounts of nectar compared to those with short-corolla flowers (Gill 1987; Lara & Ornelas, 2001), hummingbirds should overcome the barriers posed by length and shape of flowers even when flowers accessed legitimately are available.

According to our field observations, flowers robbed by hummingbirds did not show any protection at the base of the corolla. Although *Heliconia aurantiaca* and *H. collinsiana* flowers are immersed within large bracts, it seems that their role is more related with pollinator attraction than to floral protection, as flowers are unprotected from nectar robbers once they open (Stiles 1975; Dobkin 1984). In contrast, *Heliconia wagneriana*—whose flowers are almost identical to *H. collinsiana* and *H. aurantiaca*—did not experience nectar robbery, but their flowers are partially submerged in a bract liquid that may act as a defense mechanism against herbivore and/or nectar robbery (Wootton & Sun, 1990).

As expected, our findings suggest that cheating behavior is an opportunistic feeding behavior that many hummingbirds use to fulfill their energy needs regardless of the main pollination syndrome of flowers. In our study site we recorded visits to two plant species that belonged to the Marantaceae family. Some Marantaceae species are adapted to bird pollination, but most are pollinated by insects and involved a complex and unique pollination mechanism that entails secondary pollen presentation and an irreversible explosive style movement (Kennedy 1978). Members of this family recorded in the study area such as *S. macrochlamys*, showed inconspicuous cream-colored flowers and *C. lutea* showed yellow flowers. Although yellow is a common color in ornithophilous flowers (Cronk & Ojeda, 2008), nectar concentration in *C. lutea* was similar to those present in entomophilous flowers, with an average of 36.9 degrees Brix (ornithophilous flowers in the study area had an average of 20-23 ° Bx, measured in Izquierdo-Palma *et al.*, 2021). In our study site *P. striigularis* always visited flowers by using the corolla entrance, probably acting as co-pollinator in *C. lutea* and *S. macrochlamys*, though we did not perform pollination experiments to test this. Our results differed from a study carried out in Costa Rica in which Etl *et al.* (2019) recorded

the Band-tailed Barbthroat (*Threnetes ruckeri*) acting as a nectar robber in *C. lutea* by floral piercing, without any contribution to their pollination.

Here, we showed that *P. striigularis* illegitimately visited a larger number of flowering species when flowers that matched its bill morphology were scarce, but not with higher availability of long-tubed flowers. However, these results need to be interpreted with caution due to the low number of plant species visited illegitimately (5) and the number of months sampled (24, pooling data into 12 months).

Although we did not find similar studies evaluating the triggers of nectar robbery in terms of food availability (rather than being limited to corolla morphology), our results can be extrapolated to related studies. For example, using radio telemetry, Hazlehurst & Karubian (2018) tracked the spatial and behavioral responses of the territorial hummingbird *Aglaeactis cupripennis* to simulated nectar robbery. The foraging behavior of *A. cupripennis* changed by increasing territory area, distance flown, and reliance on novel food resources, but they did not observe territory abandonment by the hummingbirds. Thus, empirical studies have demonstrated that hummingbirds can thrive in resource depletion scenarios by exhibiting flexible behavioral responses to changes in resource availability, expanding their diet niches and including secondary food resources (Pimm *et al.*, 1985; Gill, 1987).

Hermits are considered understory specialists, so they may not have the option of feeding at other strata and may be forced to adopt alternative feeding strategies to remain in the area if energy intakes are below a critical threshold. In contrast, the Mangoes and Emeralds are less specialized and may therefore use the understory as secondary foraging habitat and move to other strata and habitats when resources are scarce (Arizmendi & Ornelas, 1990; Lara 2006). For example, *A. prevostii*, *P. cuvierii* and *H. barroti* have been reported in many habitats, showing a wide range of niche conditions, including forest edges, secondary forest, and even gardens (Stiles & Wolf, 1970; Wolf 1970; Arizmendi & Berlanga, 2014). This likely explains the low number of illegitimate interactions among these species.

Conclusions

Our results show that switching between illegitimate and legitimate visitation is common in the hummingbird assemblage of our study site. Although some plant-hummingbird interactions in understory community are considered specialized in terms of phenotypic specialization, where trait matching is an important network structurer, one of the most specialized hummingbird species was also the main nectar robber. Nectar robbery in *P. striigularis* may arise from the temporary lack of floral resources that match their bill morphology. Previous studies indicate that long-tubed corollas are more likely to be visited illegitimately, but studies addressing the triggers of nectar robbery are scarce or null. Future studies will be needed to determine whether resource scarcity may lead hummingbirds to perform illegitimate visits, particularly in those involved in specialized interactions. Additional research should seek to include pollination experiments to test the real role of each hummingbird species as pollinators during their illegitimate visits and to explore the secondary consequences of nectar robbery (e.g., robbers may influence plant fitness by changing the behavior of the legitimate pollinators) (reviewed in *Maloof & Inouye, 2000*). In any case, if both legitimate and illegitimate interactions are maintained over long time scales, they should both lead to ecological and evolutionary consequences (*Maloof & Inouye, 2000*; *Fontaine et al., 2011*). This information would help to address the evolutionary consequences of nectar robbery at the plant-hummingbird community level.

Acknowledgements

We thank Natura y Ecosistemas Mexicanos A. C., especially Javier de la Maza and Julia Carabias for the logistical support and allowing access to their facilities. We thank the staff of the Estación Biológica Chajul for trail maintenance, security, and accommodation. JI-P thanks Posgrado en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional Autónoma de México) and Universidad Autónoma de Tlaxcala for the logistical support, fieldwork equipment, and supplies. This work constitutes the partial fulfillment of JI-P's doctorate at the Universidad Nacional Autónoma de México.

Funding

This work was supported by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) with the JI-P doctoral scholarship (No. 855974) and Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) research funds IN216617 provided by Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Author Contributions

- Jaume Izquierdo-Palma conceived and designed the experiments, performed the experiments, analyzed the data, prepared figures and/or tables, authored or reviewed drafts of the paper, and approved the final draft.
- Maria del Coro Arizmendi conceived and designed the experiments, prepared figures and/or tables, authored or reviewed drafts of the paper, and approved the final draft.
- Carlos Lara conceived and designed the experiments, prepared figures and/or tables, authored or reviewed drafts of the paper, and approved the final draft.
- Juan Francisco Ornelas conceived and designed the experiments, prepared figures and/or tables, authored or reviewed drafts of the paper, and approved the final draft.

References

Araújo FP, Hoffmann D, Sazima M. 2018. The planalto hermit, *Phaethornis pretrei*—a key species in a Neotropical savanna community in Central Brazil. *Journal of Natural History* **52**:2385–2396 DOI 10.1080/00222933.2018.1536767.

Arizmendi MC, Berlanga H. 2014. *Colibríes de México y Norteamérica*. México: CONABIO, 160.

Arizmendi MC. 2001. Multiple ecological interactions: nectar robbers and hummingbirds in a highland forest in Mexico. *Canadian Journal of Zoology* **79**:997–1006 DOI 10.1139/z01-066.

Arizmendi MC, Ornelas JF. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* **22**:172–180 DOI 10.2307/2388410.

Bascompte J, Jordano P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **38**:567–593 DOI 10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818.

Bergamo PJ, Sazima M. 2018. Differential outcomes of nectar robbing on the reproductive success of a melittophilous and an ornithophilous species. *International Journal of Plant Sciences* **179**:192–197 DOI 10.1086/696234.

Boehm MMA. 2018. Biting the hand that feeds you: wedge-billed hummingbird is a nectar robber of a sicklebill-adapted Andean bellflower. *Acta Amazonica* **48**:146–150 DOI 10.1590/1809-4392201703932.

Bolten AB, Feinsinger P. 1978. Why do hummingbird flowers secrete dilute nectar?. *Biotropica* **10**:307–309 DOI 10.2307/2387684

Bronstein JL. 2001. The exploitation of mutualisms. *Ecology Letters* **4**:277–287 DOI 10.1046/j.1461-0248.2001.00218.x.

Carabias J, De la Maza J, Cadena R. 2015. Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias. Ciudad de México: Natura y Ecosistemas Mexicanos A. C.

Cronk Q, Ojeda I. 2008. Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. *Journal of Experimental Botany* **59**:715–727 DOI 10.1093/jxb/ern009

Dobkin DS. 1984. Flowering patterns of long-lived *Heliconia* inflorescences: implications for visiting and resident nectarivores. *Oecologia* **64**:245–254 DOI 10.7717/peerj.10974.

Etl F, Brandauer SS, Brandauer P, Prader S, Neier V, Dötterl S, Schönenberger J. 2019. Flower visitors of *Calathea lutea* (Marantaceae): the role of the hummingbird *Threnetes ruckeri*. *Acta ZooBot Austria* 156:183–196

Feinsinger P, Linhart YB, Swarm LA, Wolfe JA. 1979. Aspects of the pollination biology of three *Erythrina* species on Trinidad and Tobago. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **66**:451–471 DOI 10.2307/2398838.

Feinsinger P, Colwell RK. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* **18**:779–795 DOI 10.1093/icb/18.4.779.

Feinsinger P. 1987. Approaches to nectarivore-plant interactions in the New World. *Revista Chilena de Historia Natural* **60**:285–319

Fenster CB. 1991. Gene flow in *Chamaecrista fasciculata* (Leguminosae) I. Gene dispersal. *Evolution* **45**:398–409 DOI 10.1111/j.1558-5646.1991.tb04413.x.

Fontaine C, Guimarães Jr PR, Kéfi S, Loeuille N, Memmott J, van der Putten WH, van Veen FJF, Thébault E. 2011. The ecological and evolutionary implications of merging different types of networks. *Ecology Letters* **14**:1170–1181 DOI 10.1111/j.1461-0248.2011.01688.x.

Gill FB. 1987. Ecological fitting: use of floral nectar in *Heliconia stilesii* Daniels by three species of hermit hummingbirds. *The Condor* **89**:779–787 DOI 10.2307/1368525.

Hazlehurst JA, Karubian JO. 2018. Impacts of nectar robbing on the foraging ecology of a territorial hummingbird. *Behavioural Processes*. **149**:27–34 DOI 10.1016/j.beproc.2018.01.001.

Hernández HM, Toledo, VM. 1979. The role of nectar robbers and pollinators in the reproduction of *Erythrina leptorhiza*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **66**:512–520 DOI 10.2307/2398843.

Igić B, Nguyen I, Fenberg PB. 2020. Nectar robbing in the trainbearers (*Lesbia*, Trochilidae) *PeerJ* **8**:e9561 DOI 10.7717/peerj.9561.

Inouye DW. 1983. The ecology of nectar robbing. In: Bentley B, Elias T (eds) *The Biology of Nectaries*. Columbia University Press, New York, pp 153–173.

Irwin RE, 2000. Hummingbird avoidance of nectar-robbed plants: spatial location or visual cues. *Oikos* **91**:499–506 DOI 10.1034/j.1600-0706.2000.910311.x.

Irwin R, Brody A. 1998. Nectar robbing in *Ipomopsis aggregata*: effects on pollinator behavior and plant fitness. *Oecologia* **116**:519–527 DOI 10.1007/s004420050617.

Izquierdo-Palma J, Arizmendi MC, Lara C, Ornelas JF. 2021. Forbidden links, trait matching and modularity in plant-hummingbird networks: Are specialized modules

characterized by higher phenotypic floral integration?. *PeerJ* **9**:e10974 DOI 10.7717/peerj.10974

Heinrich B, Raven PH. 1972. Energetics and pollination ecology. *Science* **176**:597–602 DOI 10.1126/science.176.4035.597

Justino DG, Maruyama PK, Oliveira PE. 2012. Floral resource availability and hummingbird territorial behaviour on a Neotropical savanna shrub. *Journal of Ornithology* **153**:189–197 DOI 10.1007/s10336-011-0726-x.

Kennedy H. (2000). Diversification in pollination mechanisms in the Marantaceae. *Monocots: systematics and evolution* **2**:335–343.

Lara C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* **13**:23–29 DOI 10.2980/11956860(2006)13[23:TDOFUB]2.0.CO;2.

Lara C, Ornelas JF. 2001. Preferential nectar robbing of flowers with long corollas: experimental studies of two hummingbird species visiting three plant species. *Oecologia* **128**:263–273 DOI 10.1007/s004420100640.

Maruyama PK, Vizentin-Bugoni J, Dalsgaard B, Sazima I, Sazima M. 2015. Nectar robbery by a hermit hummingbird: association to floral phenotype and its influence on flowers and network structure. *Oecologia* **178**:783–793 DOI 10.1007/s00442-015-3275-9

Maglianesi MA, Blüthgen N, Böhning-Gaese K, Schleuning M. 2014. Morphological traits determine specialization and resource use in plant–hummingbird networks in the Neotropics. *Ecology* **95**:3325–3334 DOI 10.1890/13-2261.1.

Maloof JE, Inouye DW. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology* **81**:2651–2661 DOI 10.1890/0012-9658(2000)081[2651:ANRCOM]2.0.CO;2.

Maruyama PK, Vizentin-Bugoni J, Oliveira GM, Oliveira PE, Dalsgaard B. 2014. Morphological and spatio-temporal mismatches shape a Neotropical savanna plant-hummingbird network. *Biotropica* **46**:40–747. DOI 10.1111/btp.12170.

McDade, LA, Kinsman S. 1980. The impact of floral parasitism in two neotropical hummingbird-pollinated plant species. *Evolution*, **34**:944–958 DOI 10.2307/2408000.

McGuire JA, Witt CC, Remsen JV, Dudley R, Altshuler DL. 2009. A higher-level taxonomy for hummingbirds. *Journal of Ornithology* **150**:155–165 DOI 10.1073/pnas.0405260101.

Miranda F, Hernández E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Botanical Sciences* **28**:29–179 DOI 10.17129/botsci.1084.

Ornelas JF. 1994. Serrate tomia: an adaptation for nectar robbing in hummingbirds? *The Auk*, **111**:703–710 DOI 10.1093/auk/111.3.703

Paton DC, Collins BG. 1989. Beaks and tongues of nectar-feeding birds: a review of morphology, function and performance, with intercontinental comparisons. *Australian Journal of Ecology* **14**:473–506 DOI 10.1111/j.1442-9993.1989.tb01457.x.

Pimm SL, Rosenzweig ML, Mitchell, W. 1985. Competition and food selection: field tests of a theory. *Ecology* **66**:798-807 DOI 10.2307/1940541.

Pyke GH. 1982. Foraging in bumblebees: rule of departure from an inflorescence. *Canadian Journal of Zoology*, **60**:417–428 DOI 10.1139/z82-057.

Pyke GH. 1978. Optimal foraging: movement patterns of bumblebees between inflorescences. *Theoretical population biology* **13**:72–98 DOI 10.1016/0040-5809(78)90036-9.

Rodríguez-Flores CI, Stiles FG. 2005. Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la amazonia colombiana. *Ornitología Colombiana* **3**:3–27.

Rodríguez-Flores CI, Ornelas JF, Wethington S, Arizmendi MC. 2019. Are hummingbirds generalists or specialists? Using network analysis to explore the mechanisms influencing their interaction with nectar resources. *PLoS ONE* **14**:e021855 DOI 10.1371/journal.pone.0211855.

Richman SK, Irwin RE, Nelson CJ, Bronstein JL. 2017. Facilitated exploitation of pollination mutualisms: fitness consequences for plants. *Journal of Ecology* **105**:188–196 DOI 10.1111/1365-2745.12657.

Roubik DW, Holbrook NM, Parra GV. 1985. Roles of nectar robbers in reproduction of the tropical treelet *Quassia amara* (Simaroubaceae). *Oecologia* **66**:161–167 DOI 10.1007/BF00379850

Rzedowski J, Huerta L. 1994. *Vegetación de México*. México: Limusa, Noriega Editores.

Siebe C, Martínez-Ramos M, Segura-Warnholtz G, Rodríguez-Velázquez J, Sánchez-Beltrán S. 1996. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul, southeast Mexico. *In Proceedings of the International Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystems* 40-58.

Skutch AF. 1954. Life histories of Central American birds, vol 1 (Pacific Coast Avifauna 31). Cooper Ornithological Society, Berkeley

Stiles FG. 1985. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornithological monographs* **36**:757–787 DOI 10.2307/40168315.

Stiles FG. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* **56**:285–301 DOI 10.2307/1934961.

Stiles FG, Wolf LL. 1970. Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. *The Auk* **87**:467–491 DOI 10.2307/4083791.

Traveset A, Willson MF, Sabag C. 1998. Effect of nectar-robbing birds on fruit set of *Fuchsia magellanica* in Tierra del Fuego: a disrupted mutualism. *Functional Ecology* **12**: 459-464 DOI 10.1046/j.1365-2435.1998.00212.x

Vizentin-Bugoni J, Maruyama PK, Debastiani VJ, Duarte LDS, Dalsgaard B, Sazima M. 2016. Influences of sampling effort on detected patterns and structuring processes of a Neotropical plant–hummingbird network. *Journal of Animal Ecology* **85**:262–272 DOI 10.1111/1365-2656.12459.

Vizentin-Bugoni J, Maruyama PK, Sazima M. 2014. Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird–plant network. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **281**:20132397 DOI 10.1098/rspb.2013.2397.

Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM, Ollerton J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* **77**:1043–1060 DOI 10.2307/2265575.

Waser NM. 1979. Pollinator availability as a determinant of flowering time in ocotillo (*Fouquieria splendens*). *Oecologia* **39**:107–121 DOI 10.1007/BF00346001.

Willmer PG, Corbet SA. 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. DOI 10.1007/BF00344655.

Wolf LL, Stiles FG, Hainsworth FR. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* **45**:349–379 DOI 10.2307/3879.

Wolf LL. 1970. The impact of seasonal flowering on the biology of some tropical hummingbirds. *The Condor* **72**:1–14 DOI 10.2307/1366469.

Wootton JT, Sun IF. 1990. Bract liquid as a herbivore defense mechanism for *Heliconia wagneriana* inflorescences. *Biotropica* **22**:155–159 DOI 10.2307/2388408.

Capítulo 6

Discusión general y conclusiones

La red de interacción planta-colibrí de la comunidad de sotobosque de la Selva Lacandona

Entender las relaciones entre las especies y la importancia relativa de los procesos que estructuran las interacciones entre las especies dentro de sus comunidades sigue siendo uno de los mayores retos en ecología (Vázquez *et al.*, 2009; Dáttilo & Rico-Gray, 2018). Considero que el estudio de las comunidades de colibríes y sus flores desde el enfoque de redes de interacción tiene un potencial enorme para inferir los procesos estructurales que subyacen a la red. Sin embargo, los trabajos exhaustivos y con datos cuantitativos de las interacciones siguen siendo relativamente escasos (Dalsgaard *et al.*, 2011; Martín González *et al.*, 2011; Rodríguez-Flores *et al.*, 2019; Sonne *et al.*, 2020).

En este trabajo describo una comunidad de sotobosque de selva tropical húmeda compuesta por siete especies de colibríes pertenecientes a tres clados —cuatro especies involucradas en visitas legítimas y tres ladrones y/o robadores de néctar— y 27 especies de plantas pertenecientes a 8 familias (**Figura 6.S1**). En el área de estudio se han registrado dos hábitats o comunidades diferenciados por la composición florística, uno compuesto por un mosaico de especies de plantas típicas de selva tropical húmeda y otro formado por vegetación tipo sabanoide. Las flores de ambas comunidades son visitadas por las mismas especies de colibríes, formando una sola red de interacción mutualista.

La red de interacción mutualista descrita presenta una estructura modular, donde los atributos morfológicos de los colibríes ligados con diferentes grados de especialización y en correspondencia con sus flores, parecen ser los principales responsables de la segregación de nicho. Cuando los atributos morfológicos son similares (por ejemplo, entre *C. candida* y *A. tzacatl*), el comportamiento agonístico asociado a jerarquías de dominancias parece ser un factor relevante al acceso a las flores por parte de las especies subordinadas. La red de interacción es muy dinámica en el tiempo en cuanto al tipo de especies y sus conexiones, como consecuencia de los continuos recambios en el ensamble de plantas en flor, ligados con su fenología de floración. Los datos obtenidos sugieren que la fenología secuencial de las plantas —y el mantenimiento de ciertas morfologías florales a lo largo del año como la presencia de flores con corolas largas y cortas— son las principales causas de la permanencia de las especies de colibríes en el área durante todo el año.

Además de las interacciones legítimas (mutualistas), se han identificado interacciones ilegítimas en cinco especies de plantas realizadas por seis especies de colibríes, siempre en flores con corolas largas y con una morfología especializada a *P. longirostris*. Sin embargo, estas interacciones negativas demostraron tener poco impacto en la estructura de la red. Basados en los resultados obtenidos en este estudio, es posible que el comportamiento de robo en flores de corolas largas podría tratarse de una forma de obtener recursos tróficos alternativos por parte de los colibríes, particularmente en periodos de escasez de especies de plantas con corolas cortas.

En esta tesis revisé y exploré empíricamente diferentes hipótesis y predicciones relevantes en ecología. Además, propongo nuevos enfoques para el estudio de las redes de interacción mutualista planta-colibrí y planteo nuevas hipótesis. A continuación, se abordan con mayor detalle las principales aportaciones empíricas y teóricas de esta tesis, así como sus implicaciones en conservación.

Aportaciones empíricas de la tesis

Una de las comunidades de colibríes y de las flores que visitan mejor caracterizadas a la fecha - La presente tesis presenta uno de los trabajos de redes de interacción entre los colibríes y sus flores en el estrato de sotobosque de selva alta centroamericana más detallados y de mayor duración a la fecha, con 657 horas de registros de interacciones y con un total de 3,403 registros de visitas legítimas y 135 registros de visitas ilegítimas. En este trabajo no solo se han registrado todos los integrantes de la red de interacción; sino que también se han registrado sus interacciones de forma cuantitativa (es decir, tasas de visitas), y se ha realizado un seguimiento en los cambios en la composición y estructura de la red en el tiempo. Asimismo, se caracterizó las especies (plantas y colibríes) partir de la morfología de sus rasgos complementarios y se midió la recompensa (néctar) que ofrece cada especie de planta a sus visitantes florales.

El único estudio precedente sobre la comunidad de plantas y colibríes en una selva húmeda mexicana se realizó en Los Tuxtlas (Veracruz) por Toledo (1975) en el cual se identificaron un total de 26 especies de plantas y 11 especies de colibríes, y sus interacciones

se trataron de forma cualitativa (es decir, sin información sobre las tasas de visitas). En un trabajo posterior, Partida-Lara *et al.* (2018) estudiaron tres comunidades de colibríes y sus recursos florales a lo largo de un gradiente altitudinal en la Reserva de la Biosfera El Triunfo (Chiapas), abarcando desde bosques estacionales caducifolios estacionales a bosques de niebla, y en donde registraron 15 especies de colibríes que interactuaron con 58 especies de plantas.

Factores como un esfuerzo de muestreo relativamente alto en el registro de las interacciones entre plantas y colibríes (8-50 horas por especie de planta) y una periodicidad mensual en los muestreos a lo largo de dos años, permiten comparar los resultados obtenidos en esta tesis con otros estudios exhaustivos de redes de interacciones planta-colibrí realizados en otras comunidades y países (*Vizentin-Bugoni et al., 2016*). Asimismo, los datos obtenidos pueden ser utilizados en meta-análisis y en la construcción de meta-redes (*Martín González et al., 2018; Rodríguez-Flores et al., 2019*).

A continuación, se citan algunos de los trabajos sobre redes de interacción planta-colibrí más detallados y que más han influido en la presente tesis: *Dalsgaard et al. (2009)*, gradiente altitudinal en las islas de Granada y Dominica, seis meses de muestreo, 1,420 horas de registros. *Araújo & Oliveira (2013)*, sabana neotropical Cerrado de Brasil, aprox. dos años de muestreo, 258 horas de registros. *Vizentin-Bugoni et al. (2014)*, Mata Atlántica de Brasil, un año de muestro, 880 horas de registros. *Maglianesi et al. (2015)*, gradiente altitudinal de bosques tropicales de Costa Rica, un año de muestreo, 2,000 horas de registros. Estos estudios fueron importantes para esta tesis por marcar las bases teóricas y líneas de investigación a seguir a partir de sus trabajos, algunas de ellas desarrolladas en los *Capítulos 3, 4 y 5*.

El esfuerzo de muestreo en este trabajo se debe en gran medida al uso de videocámaras GoPro para el registro de interacciones. Su principal ventaja es aumentar cinco veces el esfuerzo de muestreo en campo. Además, la presencia de la cámara cerca de la planta no pareció afectar al comportamiento de las diferentes especies de colibríes. La calidad de imagen en ultra HD (4K) permitió registros muy precisos y detallados de las interacciones, siendo útil para analizar si los colibríes contactan con las estructuras reproductivas de la planta en sus visitas. Sus características (ligeras, presentan una resistencia al agua y una larga

duración de las baterías), hacen un equipo práctico y resistente a las condiciones ambientales de la selva y adecuado para el registro de las interacciones planta-colibrí (*Gilpin et al., 2017*).

Reportes de nuevos registros de interacciones entre plantas y colibríes - La presente tesis proporciona el primer reporte en condiciones naturales, a partir de una búsqueda exhaustiva de trabajos publicados de visitas de colibríes, en 14 de las 27 especies de plantas incluidas en la red de interacción, aproximadamente el 52 % del ensamble floral en una selva alta tropical mexicana (*Aechmea tillandsioides*, *Androlepis skinneri*, *Billbergia viridiflora*, *Catopsis berteroniana*, *Heliconia collinsiana*, *Heliconia librata*, *Odontonema callystachium*, *Odontonema tubaeforme*, *Palicourea triphylla*, *Passiflora rovirosae*, *Stromanthe macrochlamys*, *Tillandsia pruinosa*, *Tillandsia bulbosa* y *Vriesea heliconioides*). Sin embargo, de las 14 especies de plantas que se tienen registros, solo en 8 especies son cuantitativos, es decir, número de visitas por unidad de tiempo, por lo que presento los primeros registros cuantitativos en el 30 % de las plantas del ensamble.

Entre los estudios previos que incluyen registros cuantitativos en algunas de las especies del área de estudio están para *Calathea lutea* (*Etl et al., 2019*); *Costus scaber* (*Kay et al., 2013*); *Erythrina folkersii* (*Neill 1987*); *Heliconia latispatha* (*Stiles 1975*); *Heliconia wagneriana* (*Stiles 1975*); *Justicia aurea* (*Willmer & Corbet, 1981*; *Feinsinger et al., 1987*); *Malvaviscus arboreus* (*Feinsinger, 1978*; *Webb 1984*) y *Psychotria poeppigiana* (*Coelho & Barbosa, 2004*; *Araújo et al., 2011*).

En algunas especies que no había reportes estudios previos ya habían señalado sus características ornitófilas y algunos habían hipotetizado o registrado la visita por parte de colibríes, pero en ninguno de ellos se ha detallado sus especies visitantes. Por ejemplo, Pool-Chalé *et al.* (2010) realizaron un estudio sobre la biología reproductiva de *Aechmea bracteata* y dedujeron una polinización mediada por colibríes (y otros visitantes) pero no realizaron registros.

Esta tesis reporta datos detallados sobre interacciones ilegítimas en cinco especies de plantas (*Erythrina folkersii*, *Heliconia aurantiaca*, *H. collinsiana*, *Justicia aurea* y *Passiflora rovirosae*) por parte de seis especies de colibríes (*A. tzacatl*, *A. prevostii*, *C. candida*, *H. barroti*, *P. cuvierii* y *P. striigularis*).

Los datos sobre interacciones ilegítimas en comunidades de selva tropical húmeda siguen siendo escasos a la fecha por dos motivos principales. Por una parte, no suelen considerarse estas interacciones durante los estudios de redes mutualistas porque supuestamente no ejercen un papel en la polinización de esas especies (*Maloof & Inouye, 2000*). Por otra parte, los estudios suelen estar focalizados en las interacciones por parte de los colibríes en una o pocas especies de plantas, y no en todas sus flores, hecho que limita mucho la detección de nuevos registros de interacciones, tanto legítimas como ilegítimas.

Biogeografía comparada de las comunidades descritas- La comunidad de plantas y colibríes descrita en el sotobosque de la selva tropical húmeda de la Selva Lacandona se trata de un sistema especializado. Mientras el número de especies de plantas y colibríes ha sido similar al de otros estudios realizados en hábitats similares en México (por ejemplo, 26 spp. plantas y 11 spp. colibríes; *Toledo 1975*), ha sido muy inferior —prácticamente con la mitad de las especies en ambos ensambles— al de otros estudios realizados en selvas centroamericanas más meridionales (por ejemplo, 42 spp. plantas y 22 spp. colibríes; *Stiles 1978*). Es posible que, debido a la ubicación norteña de la Selva Lacandona, se encuentre empobrecida en especies típicas de esos ambientes por estar cerca del límite de extensión de las selvas centroamericanas.

Por otra parte, el número de especies colibríes muestra un claro patrón de diversidad a medida que se acercan al ecuador. A pesar de que el número total de especies en México (57 spp.) (*Arizmendi & Berlanga, 2014*) es mayor al de algunos países más cercanos al ecuador como en Costa Rica (54 spp.). No tener en cuenta la superficie de cada país conllevaría a extrapolaciones sesgadas y a conclusiones erróneas (por ejemplo, superficie de México = 1,964,375 km² vs superficie de Costa Rica = 51.180 km²). Además de la superficie, otros factores como la diversidad de ambientes y el clima pueden estar afectando, directa o indirectamente, la diversidad de colibríes (*Maruyama et al., 2018*).

Por otra parte, de las siete especies de colibríes registradas en la comunidad de sotobosque, solo cuatro actuaron como potenciales polinizadores durante sus visitas legítimas. De hecho, solo las dos especies de ermitaños se reportaron como los únicos visitantes legítimos en el 73 % de las especies de plantas de la comunidad estudiada (*P.*

longirostris = 69 %, *P. striigularis* = 53 %), aparentemente actuando como especies clave en sus comunidades (Mills et al., 1993; Araújo et al., 2018). De estos resultados se desprende una fuerte asimetría en las relaciones de dependencia entre las plantas y sus visitantes.

Se identificaron 19 especies de plantas que presentaron morfologías florales similares usadas por solo dos especies de colibríes, comportándose como especialistas extremos (Bosch et al., 2009). *P. longirostris* y *P. striigularis* se comportaron como generalistas en cuanto al número de especies con las que interactuaron, independientemente de la especialización morfológica de sus picos (Bosch et al., 2009).

Aportaciones teóricas de la tesis

Estructuradores de la red: abundancia de las especies vs. enlaces prohibidos – Una de las cuestiones más frecuentemente planteadas en el estudio de las comunidades se trata de descubrir los procesos que estructuran observados las redes de interacción ecológicas (Stang et al., 2007; Blüthgen et al., 2008; Vázquez et al., 2009; Canard et al., 2012; Vizentin-Bugoni et al., 2014; Santamaría & Rodríguez-Gironés, 2017). Existen principalmente dos procesos para para explicar los patrones observados en las redes ecológicas: los procesos neutrales y los procesos basados en el nicho de las especies (Blüthgen et al., 2008; Vázquez et al., 2009; Canard et al., 2012; Santamaría & Rodríguez-Gironés, 2017).

Según la teoría neutral, la especiación, dispersión y estocasticidad demográfica son los principales procesos responsables de la estructura de las comunidades (Canard et al., 2012). Por ejemplo, bajo esta teoría, la forma en la que se distribuyen las abundancias de las especies tendría un papel principal en la forma en la que se estructuran las comunidades sin recurrir a las diferencias de nicho entre especies. La teoría neutral considera que las interacciones entre organismos entre ambos niveles se dan de forma aleatoria y de forma proporcional a sus abundancias en la comunidad (Blüthgen et al., 2008; Vázquez et al., 2009; Canard et al., 2012).

Por otra parte, según la hipótesis de los “enlaces prohibidos”, los procesos estructuradores de las redes se encuentran basados en el nicho de las especies. El nicho estaría representado por el conjunto de características que comparten los miembros de una misma

especie y que difieren en mayor o menor medida del resto, por ejemplo, tamaño corporal, morfología, fisiología, fenología, comportamiento de forrajeo o filogenia (*Canard et al., 2012; Santamaría & Rodríguez-Gironés, 2017*) (Capítulo 2). Esta hipótesis, a diferencia de la teoría neutral, propone que las interacciones en una comunidad no se dan al azar en función de las abundancias de las especies, sino que desajustes en ciertos atributos biológicos a entre las especies impedirían ciertas interacciones o harían que se dieran de forma poco frecuente (*Vizentin-Bugoni et al., 2014; Fort et al., 2016; Sazatornil et al., 2016; Santamaría et al., 2017; Maruyama et al., 2018*).

Nuestros resultados apoyan el papel de los factores ecológicos, en parte basados en la discordancia entre rasgos morfológicos y en la complementariedad morfológica entre los rasgos de las especies interactuantes, como los principales estructuradores de la red de interacción (Capítulo 3). Las diferentes morfologías de los picos de los colibríes, desde morfologías generalistas (*A. tzacatl* y *C. candida*) a especializadas (*P. longirostris* y *P. striigularis*), fueron los principales responsables de la segregación de la red en módulos a partir del acceso diferencial a las diferentes especies de la comunidad

Las mediciones indicaron una especialización morfológica en el 50 % de colibríes incluidos en la red mutualista y 70 % especies de plantas. Por lo tanto, en este sistema estudiado, y en concordancia con otros trabajos realizados en redes planta-colibrí, las interacciones entre especies no se dan de forma aleatoria, por lo que los procesos basados en el nicho de las especies a partir de sus características particulares serían los principales responsables de la estructura de la red ecológica (*Martín González et al., 2011; Vizentin-Bugoni et al., 2014; Rodríguez-Flores et al., 2019*).

Efectos de los polinizadores en la comunidad de plantas – Plantas y colibríes están interrelacionados en complejas redes de dependencia mutua en donde las constantes presiones recíprocas van moldeando sus comunidades. Una de las preguntas clásicas en ecología, y abordadas en esta tesis, trata de entender los procesos que están detrás de la composición y grados de especialización de las comunidades (*Sargent et al., 2011; Gerhold et al., 2015; Bergamo et al., 2018; Maruyama et al., 2018*). Por ello, más allá de determinar qué factores están estructurando la red de interacción se trata de entender que procesos

bióticos, producto de las constantes interacciones entre plantas y polinizadores, son los responsables de la composición de especies y morfologías presentes en las comunidades.

Aunque estos procesos bióticos que moldean las comunidades pueden ser múltiples y actuar simultáneamente, los principales son el filtrado biótico (es decir, la percepción del color o las preferencias de los polinizadores pueden ejercer efectos selectivos directos sobre las señales flores de las plantas de la comunidad) (*Shrestha et al., 2016*) y la competencia y la facilitación entre las especies (*Moeller 2004; Bergamo et al., 2018*). Sin embargo, las relaciones de dependencia de las plantas con animales también tienen un papel relevante en la composición de especies en una comunidad (*Sargent & Ackerly, 2008*). Organismos polinizadores como los colibríes pueden ejercer un papel de filtros biológicos en sus comunidades ya que solo las plantas con rasgos florales adecuados a ellos podrán persistir (*Maglianesi et al., 2014; Shrestha et al., 2016*). Estos rasgos morfológicos de la flor pueden ser resultado de procesos coevolutivos con los polinizadores o, simplemente, ser apropiados para los polinizadores locales sin compartir una historia evolutiva de interacciones previas —como ocurre en la integración de muchas especies de plantas invasoras en nuevos ambientes con comunidades planta-polinizador preexistentes (*Dalsgaard et al., 2011; Maruyama et al., 2016*). En este último caso, no habría procesos coevolutivos asociados, sino que sería un proceso aleatorio, o cuanto menos arbitrario.

La presencia de dos hábitats diferenciados en la composición de sus especies vegetales, pero conectados por las mismas especies de colibríes, ha permitido indagar en el impacto que pueden ejercer los polinizadores en la composición de la comunidad de plantas (*Capítulo 3 y 4*). En ambos hábitats encontré flores con morfologías generalistas, adecuadas para la mayoría de los colibríes, pero también flores con morfologías prácticamente idénticas, especializadas y complementarias, al pico de *P. striigularis*. En la comunidad de selva, 12 de las 19 especies de plantas estudiadas mostraron morfologías florales especializadas y complementarias al pico de *P. longirostris*. De esta manera, hipotetizo que *P. striigularis* tendría un fuerte papel como filtro biológico de las morfologías florales en ambas comunidades, mientras que *P. longirostris* solo lo tendría en el hábitat de selva (*Shrestha et al., 2016*).

Resulta interesante señalar que las morfologías florales compartidas no guardan relación con el parentesco filogenético entre sus especies; es decir, plantas de géneros y familias diferentes presentan rasgos florales similares, lo que permite su uso eficiente por el mismo polinizador. Especies de plantas con flores con rasgos similares, y visitadas por los mismos polinizadores, pueden beneficiarse conjuntamente a partir de un proceso de facilitación incrementando sus tasas de visita y contribuyendo a la presencia y/o abundancia de los polinizadores en el área (Moeller, 2014; Bergamo et al., 2017, 2018).

Dos riesgos potenciales que surgen de compartir polinizadores son la competencia por las visitas y el problema del transporte eficiente del polen de una planta a otra de la misma especie (Morales & Traveset, 2008). Sin embargo, la falta de traslape en los periodos de floración puede minimizar esta posible competencia (Bergamo et al., 2018). Diferencias en el lugar de colocación del polen en el polinizador y recepción del polen en el estilo de la planta, relacionados con la variación en la posición y la longitud de los estambres y el estilo de sus flores, puede hacer más eficiente el transporte de intraespecífico del polen (Stiles 1975, 1978; Carvalheiro et al., 2014; Bergamo et al., 2017). Los resultados obtenidos en esta tesis apoyan a los procesos de filtrado biótico y facilitación como principales mecanismos moldeadores en la comunidad estudiada (Capítulo 3 y 4).

Efectos de las plantas en la comunidad de polinizadores – La comunidad de plantas y sus fenologías de floración ejercen un papel importante en la composición local de las especies de polinizadores, aparentemente debido a sus atributos morfológicos, y determinan la permanencia de estas especies en el área (Bergamo et al., 2017). Cuanto mayor es la variabilidad de morfologías florales en una comunidad, en teoría mayor es el número de polinizadores que puede albergar (Abrahamczyk & Kessler, 2010). Una diversidad en los recursos tróficos permite a los polinizadores una segregación de nicho en función de los rasgos morfológicos o de características de comportamiento de cada especie (Stiles 1975, 1978; Rodríguez-Flores & Stiles, 2005; Maglianesi et al., 2015). En la red de interacción mutualista estudiada se encontraron tres principales morfologías de pico: una generalista (formada por picos cortos y rectos) y dos especializadas (formadas por picos largos y curvos de diferente tamaño y ángulo de curvatura) (Capítulo 3).

La comunidad de plantas, a partir de su patrón fenológico de floración, tiene un papel relevante en el mantenimiento en el tiempo de la comunidad de polinizadores. Un aporte continuo de recursos tróficos, a partir de un patrón de floración secuencial, favorece la presencia permanente de la comunidad de colibríes. Sin embargo, para colibríes con morfologías especializadas, no solo es necesario la presencia constante de flores en la comunidad, sino que también haya una permanencia en sus morfologías florales especializadas (Stiles 1975; Feinsinger & Colwell, 1978; Araújo *et al.*, 2018). Nuestros datos sugieren que la permanencia de los colibríes en el área durante todo el año se debe a una floración secuencial de las plantas, sin un periodo de escasez total de flores, unido a un mantenimiento en las morfologías especializadas de flores a pesar de los continuos recambios de especies en el ensamble de plantas (Capítulo 4).

Los dos hábitats principales encontrados en la zona de estudio mostraron diferencias en la especialización morfológica y la fenología de sus plantas, que se relacionaron con las dinámicas espacio-temporales de la comunidad de colibríes (Capítulo 4). Al igual que las diferentes especies de plantas pueden estar más relacionadas entre ellas por compartir a sus visitantes (Bergamo *et al.*, 2017), los colibríes que comparten gran parte de sus recursos tróficos están más íntimamente ligados entre ellos, independientemente de su parentesco filogenético (Maruyama *et al.*, 2014).

En el área de estudio se ha observado una fuerte segregación entre los colibríes especialistas (clado Ermitaños) y los generalistas (clado Esmeraldas) (Capítulos 3 y 4). Por ejemplo, *P. longirostris* durante cinco meses solamente se encontró en la selva, donde se encuentran sus recursos especializados, mientras que *C. candida* se registró durante seis meses solo en la comunidad sabanoide, con mayor abundancia de especies con morfologías generalistas. Las diferencias entre ambos hábitats prácticamente segregaron la red de interacciones en dos redes diferenciadas, y casi independientes la una de la otra, con diferencias en la composición y dinámicas de sus interacciones (Capítulos 3 y 4).

Integración floral fenotípica en el estudio de las redes de interacción planta-colibrí – En la presente tesis se usó la integración floral fenotípica (IFF) de las plantas de la comunidad. Estimar la IFF permite hacer un estudio multirrasgo que tiene en cuenta los patrones de

variación y covariación entre los rasgos medidos implicados en la atracción, acceso y recompensa a sus visitantes, y no solo se centrarse en rasgos concretos implicados en el acceso por parte de colibríes (morfologías especializadas y generalistas) (*Berg 1960; Rosas-Guerrero et al., 2011*). El objetivo de utilizar la IFF es estimar el grado de presión a la que están sujetas las plantas de la comunidad por parte de sus colibríes polinizadores. Especies con una dependencia similar a sus visitantes deberían tener valores similares de IFF, siendo mayor (en promedio) en especies visitadas por una o pocas especies de colibríes, es decir, las especialistas (*Rosas-Guerrero et al., 2011*).

A pesar de que los resultados en este estudio no fueron claros, se observaron mayores grados de IFF en plantas pertenecientes a módulos especializados, indicando una mayor coordinación en sus rasgos florales, probablemente como consecuencia a una configuración y disposición más precisa de los rasgos florales (*Pérez & Arroyo, 2007*). En futuros trabajos será necesario evaluar comunidades de plantas y colibríes con un mayor número de especies y grados de especialización con el objetivo de obtener diferencias estadísticamente significativas entre módulos o entre los niveles de especialización de éstos (*Rosas-Guerrero et al., 2011*).

Dinámicas temporales de la red de interacción – En esta tesis analicé la composición de especies y estructura de la red de interacción durante dos años (*Poisot et al., 2015; CaraDonna et al., 2017*). Idealmente, las redes de interacción son construidas con todas las especies de una comunidad y todas las interacciones posibles. Este enfoque presentaría ciertas ventajas como la de poder determinar la estructura de estas redes de todo su conjunto, sus principales factores estructuradores subyacentes, y la de especialización del sistema. Sin embargo, este método tiene ciertos problemas ya que se trata de un análisis empíricamente complicado, tal vez imposible, ya que difícilmente todas las especies pueden ser muestreadas o interactuar al mismo tiempo. En un sistema planta-colibrí, la composición de especies a lo largo del ciclo anual, y entre años, puede ser variable debido a los continuos recambios de especies, como consecuencia de los diferentes periodos de floración de sus plantas y los movimientos migratorios de los colibríes (*Chávez-González et al. 2020*).

En la actualidad, existen muy pocos trabajos que hayan abordado los cambios en la estructura de la comunidad planta-colibrí a lo largo de todo un ciclo anual y de los desencadenantes de las interacciones (*Maruyama et al. 2014; Vizentin-Bugoni et al. 2014; Chávez-González et al. 2020*). Una aportación de esta tesis ha sido el análisis de redes de interacción a escala mensual, caracterizando la red a partir de parámetros diagnósticos, calculando por ejemplo el recambio de especies (β -diversidad) y los factores desencadenantes de las interacciones entre los colibríes y sus flores.

Los datos obtenidos sugirieron que, en la comunidad planta-colibrí estudiada, la fenología floral de las plantas es el principal impulsor de las interacciones planta-colibrí durante el año. El recambio de plantas en floración es el principal responsable de la creación y disolución de las interacciones, contrastando con el patrón en la red total, donde la morfología de las especies interactuantes tiene un papel clave como factor estructurador de la red a partir de las complementariedades y discordancias morfológicas entre las flores y el pico de los colibríes.

Una de las limitaciones de las redes generadas a partir de todas las especies de una comunidad es una posible subestimación del impacto real de la fenología en su estructuración, debido a la incapacidad de incorporar el elemento tiempo en la red estática (*Poisot et al., 2015; CaraDonna et al., 2017*). Es probable que la morfología entre las especies interactuantes no haya jugado un papel principal como impulsor de las interacciones mes a mes debido a que: (1) solo dos de las cuatro especies de colibríes que se han reportado como visitantes legítimos poseen morfologías de pico especializadas (Ermitaños); (2) ambas especies de ermitaños acceden a corolas de longitudes menores a la de su pico; (3) las dos especies generalistas (Esmeraldas) solo acceden a flores con morfologías generalistas; y (4) en algunos meses las flores especializadas (en longitud y curvatura) son escasas. Estos factores probablemente hayan oscurecido la importancia de los rasgos morfológicos como estructuradores de la red de interacción.

El importante papel de la fenología floral, así como el papel irrelevante de las abundancias de las especies como impulsor de las interacciones en el tiempo, va en consonancia con estudios previos realizados en otras comunidades planta-colibrí (*Maruyama et al., 2014; Vizentin-Bugoni et al., 2014; Chávez-González et al., 2020*).

Robo de néctar: ¿Estrategia trófica oportunista u obligada? – Históricamente, las relaciones entre los colibríes y sus flores se han tratado como relaciones únicamente mutualistas, a pesar de los abundantes registros de colibríes actuando como ladrones o robadores de néctar, es decir, actuando como parásitos y no como polinizadores (ver *Inouye 1983; Bronstein, 2001*). Trabajos como el de *Lara & Ornelas (2001)* mostraron que flores con corolas largas son más susceptibles a ser robadas, hecho que ha sido corroborado por estudios posteriores (*Maruyama et al., 2015; Igic et al., 2020*). Sin embargo, a la fecha, las interacciones ilegítimas siguen tratándose como una estrategia trófica oportunista por parte del colibrí para aprovechar una mayor diversidad de recursos tróficos en su hábitat, los cuales están fuera de su alcance debido a discordancias morfológicas entre su pico y la flor.

En la presente tesis, basado en los resultados obtenidos de los patrones de alimentación de *P. striigularis* a lo largo del año, se propone que el robo de néctar va más allá de un uso oportunista de los recursos tróficos de difícil acceso, siendo una conducta que se desencadena por falta de recursos tróficos adecuados a la morfología de su pico. Es decir, el comportamiento de robo presuntamente podría tratarse de una búsqueda de recursos tróficos secundarios como consecuencia de escasez de flores adecuadas al pico del colibrí.

La idea anterior queda en parte corroborada por el hecho de que el número de especies visitadas ilegítimamente por *P. striigularis* no estuvo asociado a un mayor número de especies con flores de corolas largas presentes en el ambiente en un momento dado. Es posible que ambas ideas sean ciertas y que las condiciones de la comunidad definan el motivo del comportamiento antagonista (uso oportunista de recursos florales no accesibles por cuestiones morfológicas o búsqueda de recursos florales alternativos debido a escasez de sus flores).

Serán necesarios estudios más exhaustivos para confirmar estas ideas, incorporando a un mayor número de especies de colibríes que se comportan como ladrones y/o robadores de néctar y realizando un seguimiento de su acceso a los recursos florales en el tiempo.

La fragilidad de las relaciones asimétricas

Las dependencias asimétricas sugieren que la pérdida de estas dos especies de colibríes ermitaños en la comunidad podría llevar a la potencial extinción de las 19 especies de plantas

aparentemente dependientes de ellos para su reproducción. Sin embargo, para poder confirmar el papel clave de estas especies de colibríes como polinizadores exclusivos de estas especies se tendrían que llevar a cabo experimentos de polinización para comprobar si estas especies de plantas pueden presentar autocompatibilidad (es decir, capacidad de producir semillas fértiles por medio de la autopolinización) (Wolowski *et al.*, 2013; de Santiago-Hernández *et al.*, 2019). Por otra parte, se deberían hacer experimentos de exclusión para comprobar si otros organismos (por ejemplo, abejas, esfíngidos o murciélagos) están llevando a cabo la función de polinización en sistemas de polinización mixtos como se ha comprobado en *Inga sessilis* (Fabaceae) (Amorim *et al.*, 2013) y *Oreocallis grandiflora* (Proteaceae) (Cárdenas *et al.*, 2021).

Si lamentablemente se diese esa situación, es muy posible que la extinción local de las especies de plantas dependería de la presencia o no de otros organismos capaces de polinizarla (aunque sea de forma muy ocasional) y de las características biológicas intrínsecas de cada especie como, por ejemplo, la capacidad de reproducción de forma asexual o del grado de autoincompatibilidad (Bascompte & Jordano, 2007; Kaneryd *et al.*, 2012).

Importancia de la heterogeneidad espacial en la permanencia de los colibríes en el área-

Otros datos interesantes que ha aportado el presente estudio ha sido la importancia de la heterogeneidad espacial en el mantenimiento de la comunidad de colibríes polinizadores durante todo el año. Los movimientos espacio-temporales de los colibríes han estado fuertemente ligados a las diferentes características entre la comunidad de selva y la de vegetación sabanoide.

Conservación

A pesar de la importancia de ambos hábitats, los esfuerzos de conservación suelen centrarse en los ambientes típicos de selva por considerarse más biodiversos y el ecosistema original de la zona (Carabias *et al.*, 2015). No hay un interés tan claro en la conservación del hábitat de vegetación sabanoide por considerarse un hábitat empobrecido en especies y alterado

debido a una supuesta intervención del ser humano en el pasado (*Meave del Castillo 1990; Siebe et al., 1996*).

Sin embargo, nuestros datos indican que la comunidad de plantas en el hábitat de vegetación sabanoide no está empobrecida, sino que presenta una comunidad de especies más vinculadas a hábitats de selvas bajas, como si se tratase de una isla de selva baja rodeado de una matriz de selva alta (*Martínez et al., 1994*). Así, en este hábitat encontramos cuatro especies de plantas especializadas a la visita de *P. striigularis* (*Palicourea triphylla*, *Tillandsia bulbosa*, *T. pruinosa* y *T. streptophylla*), ausentes en la comunidad de selva.

Recomiendo seguir realizando estudios en el hábitat de vegetación sabanoide ya que mis datos sugieren una comunidad claramente diferenciada, pero integrada al resto de la matriz circundante, y con un importante papel en las dinámicas de algunos de sus organismos. También recomiendo invertir esfuerzos en la conservación de ambos hábitats, independientemente del pasado histórico de cada uno y el número de especies que albergan.

Colibríes como especies bandera de la Selva Lacandona - Los colibríes son buenos candidatos a ser especies bandera justamente por ser organismos carismáticos, gustar prácticamente a todo el mundo, y por formar parte de la cultura (*Bowen-Jones & Entwistle, 2002; Home et al., 2009*). Un objetivo sería utilizar especies populares o carismáticas como estrategia de conservación (*Jepson & Barua, 2015*). Es decir, atraer el interés por parte de la población en general, el de los posibles donantes, y obtener apoyo gubernamental para lograr la implementación y desarrollo de programas de conservación destinados a su protección (*Bennett et al., 2015*). Al convertirlos en símbolos o embajadores de sus ecosistemas no solo se logra protegerlos a ellos, sino que se protege a todo su hábitat, incluyendo aquellas especies menos atractivas y con menos interés por parte de la población.

El área donde se recopilaron los datos para esta tesis presenta una protección oficial por formar parte de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA) (SIMEC & CONANP, 2021), y por organizaciones no gubernamentales sin fines de lucro (*Natura y Ecosistemas Mexicanos A. C. 2020*). A pesar de que dichas entidades velan por la protección y conservación de esta área, la RBMA se encuentra constantemente amenazada por presiones relacionadas con el cambio del uso de suelo (*Carabias et al., 2015*). Por otra parte, la zona

de Marqués de Comillas (municipio colindante a la RBMA), presenta numerosos fragmentos de selva y otras comunidades de gran valor ecológico sin ningún tipo de protección oficial a pesar de que en algunos se han identificado especies en peligro de extinción (*Arasa-Gisbert et al., 2021*) o son de vital importancia como corredores biológicos para algunas especies como el jaguar (*Panthera onca*) (*de la Torre & Medellín, 2011*).

La presente tesis aporta datos empíricos y argumentos sólidos sobre la importancia de conservar la selva con toda su biodiversidad y heterogeneidad de hábitats. La RBMA es el área natural protegida mexicana que alberga un mayor número de especies de colibríes (22) (*Arizmendi et al., 2016*). La RBMA no presenta ninguna especie de colibrí endémica de México (*Arizmendi et al., 2016*), ni especie amenazada o en peligro de extinción (*IUCN 2020*). Sin embargo, las selvas húmedas son un ecosistema que ha experimentado una fuerte reducción en superficie en los últimos 50 años en México y la comunidad de colibríes y sus flores presentes en el sotobosque de la Selva Lacandona se trata de una de las comunidades más especializadas registradas a la fecha México. Debido a la elevada afinidad y/o especialización de algunas especies de colibríes estudiadas a este ecosistema (por ejemplo, *P. longirostris* y *P. striigularis*), creo que la protección de estas especies resulta importante para México y su biodiversidad, independientemente de su estatus de conservación en el resto de Centroamérica. Como se ha expuesto a lo largo de este *Capítulo 6*, las repercusiones posibles que tendría la pérdida de algunas de sus especies de colibríes, especialmente las dos especies especializadas de ermitaños serían muy graves para la comunidad de plantas. Sugiero seguir manteniendo RBMA en una posición clave y prioritaria dentro de sistema de áreas naturales protegidas de México.

Por último, propongo la implementación y desarrollo de programas de conservación destinados a la conservación de la matriz de fragmentos de paisaje adyacentes a la RBMA.

Conclusiones

- La zona de estudio presenta dos hábitats diferenciados por la comunidad de plantas, uno con vegetación típica de selva y otro de tipo sabanoide, pero unidos por las mismas especies de colibríes, formando una sola red de interacción.
- La diversidad de morfologías de picos y corolas parecen ser los principales estructuradores de la red de interacción mutualista observada y los responsables de la formación de módulos en función del grado de especialización morfológica de las especies interactuantes.
- La disponibilidad constante de flores debido a un patrón fenológico de floración secuencial y el mantenimiento de morfologías florales a lo largo del año de la comunidad, incluso en especies de plantas de estrechamente emparentadas, parecen ser elementos clave en el mantenimiento de la diversidad de colibríes en el área de estudio.
- Los datos obtenidos a partir del estudio del comportamiento de forrajeo de *P. striigularis* sugieren que el comportamiento de robo de néctar puede estar desencadenado por la escasez de flores adecuadas a la longitud de su pico y no solo como consecuencia de un uso oportunista de flores con corolas largas e inaccesibles de forma legítima
- Se ha identificado una elevada asimetría en las relaciones de dependencia entre las plantas y sus visitantes ya que las dos especies de ermitaños se reportaron como los únicos visitantes legítimos en el 73 % de las especies de plantas. Por este motivo, ambas especies de ermitaños aparentemente pueden estar actuando como especies clave en sus comunidades.

Perspectivas

Los resultados obtenidos en esta tesis aportan nuevos datos y perspectivas al conocimiento existente sobre la ecología de las interacciones entre aves y flores. Sin embargo, existen

ciertos puntos a considerar relacionados con la metodología de estudio, el número limitado tipos de organismos y especies registradas, así como del área acotada de muestreo.

El estudio de las comunidades ecológicas mediante el uso de las redes de interacción resulta útil para caracterizar las comunidades ecológicas a grandes rasgos y útil para permitir comparaciones entre éstas. Sin embargo, reducir toda la complejidad que se dan en la naturaleza a ciertos índices diagnósticos o a figuras simples nos puede proporcionar una versión muy simplificada de estas comunidades. Como se ha comprobado en este trabajo, las comunidades entre plantas y polinizadores son muy dinámicas en el tiempo. Pueden variar considerablemente mes a mes, y entre años, en función de las especies que aparecen y desaparecen en el sistema como resultado de las fenologías de floración de las plantas de la comunidad y de los movimientos espaciotemporales de los colibríes.

Las redes de interacción son una herramienta útil para el estudio de comunidades ecológicas, pero sugerimos que futuros trabajos incorporen estudios de historia natural de las diferentes especies que conforman la red de visitantes florales, así como un seguimiento de esas comunidades en el tiempo, con el objetivo de entender en mayor medida las comunidades naturales.

A pesar de haberse estudiado exhaustivamente la comunidad de plantas y colibríes durante dos años, la red obtenida simple, compuesta por 4 especies colibríes actuando como visitantes legítimos y 27 especies de plantas visitadas. Por este motivo, los resultados obtenidos y las conclusiones derivadas de éstos, hay que tratarlas con cautela para no cometer el riesgo de exagerar los patrones observados.

Por otra parte, solo se ha estudiado una pequeña fracción de la selva, el sotobosque, por lo que no sabemos nada de lo que ocurre con las comunidades del resto de los estratos ni comunidades vegetales, ni como estas diferentes comunidades pueden estar interaccionando entre sí. Este trabajo se focalizó en las interacciones planta-colibrí, pero es muy probable que otros visitantes florales, como abejas, esfingidos o murciélagos, también estén ejerciendo un papel como polinizadores en algunas de las plantas estudiadas. Por estos motivos sugiero que futuros trabajos tengan en cuenta un mayor número de hábitats y estratos e incorporen todos los visitantes florales. Para ello también recomiendo un periodo de observación que abarque

todo el día, e incluso la noche en caso de especies de floración nocturna, para registrar el mayor número de organismos según sus periodos de actividad.

Finalmente, para conocer el papel real de los colibríes y otros organismos en las plantas que visitan, se deberían llevar a cabo experimentos de polinización para conocer el grado de auto compatibilidad de las plantas de la comunidad. Unidos a estos experimentos de polinización, se deberían complementar con experimentos de exclusión de polinizadores para evaluar el papel relativo de cada organismo en la polinización y posterior producción de semillas de las plantas visitadas.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Figura 6.S1. Listado de las 27 especies de plantas visitadas por los colibríes en la comunidad de sotobosque de la zona de estudio. Para cada especie se muestran fotografías tomadas *in situ* e información relativa a su localización y morfología de sus flores e inflorescencias. Fotografías tomadas por Jaume Izquierdo-Palma.

ACANTHACEAE (3)

Justicia aurea



Justicia aurea se localizó en acahuals y bordes de selva, en lugares expuestos a la luz directa del sol o con una sombra ligera (A). Es una planta poco abundante y muy localizada en las inmediaciones de la estación biológica. Cada ejemplar presenta un número variable de inflorescencias terminales compuestas por abundantes flores amarillas de un día de duración acompañadas de pequeñas brácteas verdes (B-D).

Odontonema callystachium



Odontonema callystachium es una especie en la que solo se identificó un ejemplar en las inmediaciones de la estación biológica, creciendo bajo una sombra ligera en borde de selva (A). Las flores se agrupan en inflorescencias erectas, muy ramificadas y localizadas al final de los tallos, a una altura aproximada de un metro y medio (B). Las inflorescencias presentan numerosas flores de color rosa fucsia, con una duración de un día (C, D).

Odontonema tubaeforme



Odontonema tubaeforme se localizó en las inmediaciones de la estación biológica en lugares con sombra ligera, donde fue una especie localmente abundante (A). Las flores se agrupan en inflorescencias terminales no ramificadas, semi péndulas con una altura aproximada de medio metro (B). Las flores son de un color rojo anaranjado (aunque en algunos ejemplares es más cercano al carmesí), con una morfología y medidas muy similares a *O. callystachium*, y con una duración de un día (C, D).

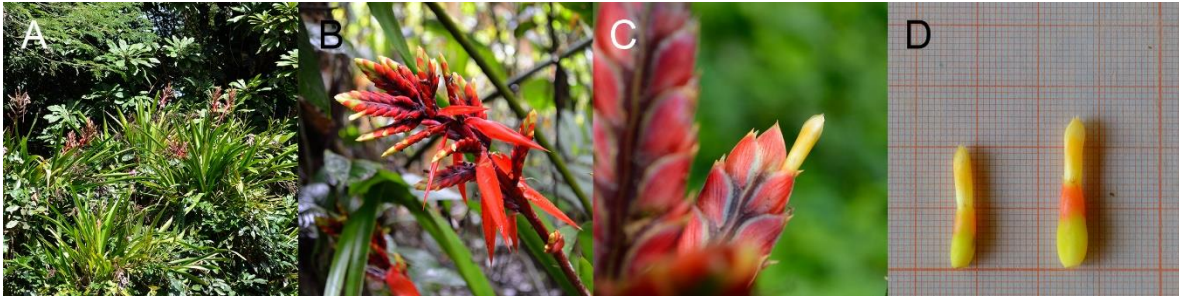
BROMELIACEAE (10)

Aechmea bracteata



Aechmea bracteata se localizó únicamente en el ambiente de vegetación sabanoide creciendo como epífita o terrestre en lugares expuestos a pleno sol o bajo una sombra ligera, donde fue localmente abundante (A). Se trata de una bromelia grande, solitaria, y con inflorescencias que pueden llegar al metro de altura (B). La inflorescencia presenta grandes brácteas rojo carmesí que la hacen muy conspicua en su hábitat (C). Las flores son muy pequeñas, de color amarillo claro y con una duración de un día. Cada flor va acompañada de una pequeña bráctea escamosa verde y esclerificada a modo de espina (D).

Aechmea tillandsioides



Aechmea tillandsioides se localizó cerca de la estación biológica creciendo como epífita formando grandes parches clonales en la copa de árboles de baja altura, siempre en lugares a pleno sol (A). Presenta inflorescencias muy conspicuas de unos 30 centímetros de longitud, ramificadas, y cubiertas por abundantes brácteas rojo anaranjado (B). Las flores son pequeñas, tubulares, amarillas, ubicadas en la zona apical de las inflorescencias, con una duración de un día (C, D).

Androlepis skinneri



Androlepis skinneri se trata de una bromelia terrestre o semi epífita de grandes dimensiones, dioica, localizada exclusivamente en el ambiente de vegetación sabanoide en lugares expuestos a pleno sol o con sombra ligera (A). Crece de forma solitaria o formando grupos de pocos individuos (B). Presenta inflorescencias robustas que pueden superar el metro de altura, simples, con brácteas muy reducidas, y de color verde grisáceo; todo el conjunto resulta poco llamativo y muy alejado del síndrome floral ornitófilo (C). Las flores son pequeñas, muy abundantes a lo largo de la inflorescencia, de color amarillo y con una duración de un día (D).

Billbergia viridiflora



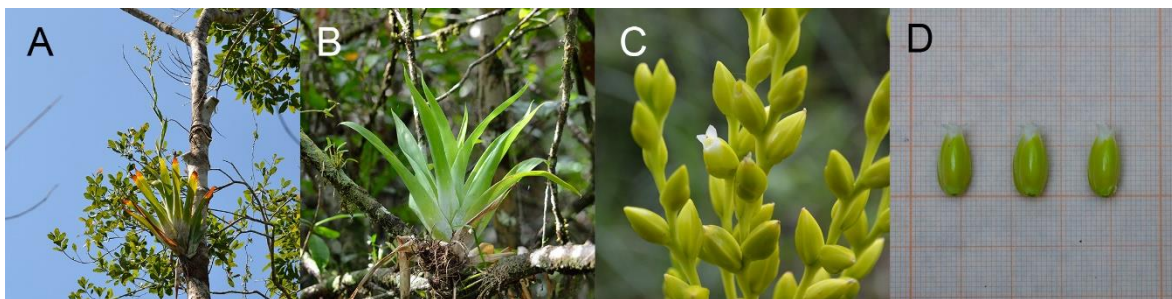
Billbergia viridiflora es una planta epífita localizada a baja altura y en condiciones de sombra ligera, creciendo de forma solitaria o formando pequeños parches clonales (A). Especie muy poco abundante en el área de estudio, dónde solo se localizaron 3 ejemplares. La inflorescencia es larga y péndula, con unas brácteas basales de color rosa fucsia (A) y unas 10-12 flores que se van abriendo a un ritmo de 1 por día (B). Las flores son verdes, tubulares, ligeramente curvas y de gran tamaño, presentan una duración de dos días, aunque solo el primero producen néctar (C, D).

Bromelia pinguin



Bromelia pinguin es una bromelia terrestre que se localizó principalmente en las inmediaciones de la estación biológica, formando grandes parches muy densos, creciendo incluso en lugares con una sombra espesa (A). A pesar del elevado número de individuos registrados, solo se encontró un ejemplar en floración a lo largo de los dos años de muestreo. Presenta una inflorescencia acaule, muy compacta y con brácteas basales anaranjadas y brácteas escamosas de color beige a lo largo de la inflorescencia (B-D). Las flores son de un color morado claro, tubulares y de grandes dimensiones, con una duración de un día (C, D).

Catopsis berteroniana



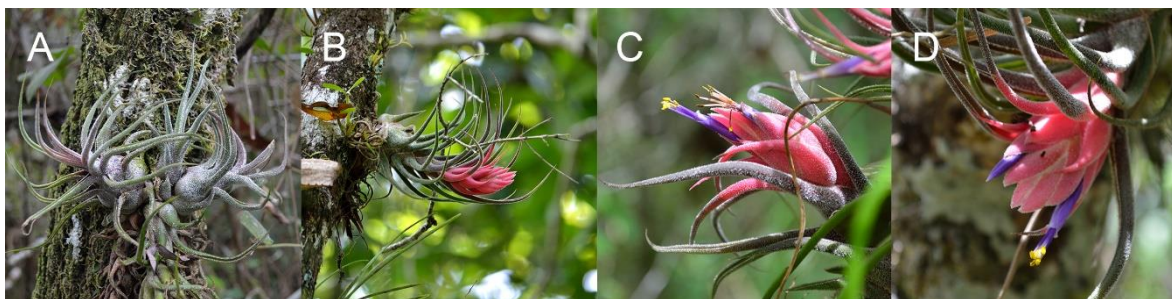
Catopsis berteroniana se localizó exclusivamente en el área de vegetación sabanoide creciendo como epífita en condiciones de pleno sol o de sombra ligera (A, B). Presenta una inflorescencia terminal ramificada, de gran longitud en comparación con el tamaño de la roseta, pudiendo superar el metro de altura (A). La inflorescencia presenta pequeñas brácteas similares a hojas, donde todo el conjunto adquiere un tono verde amarillento (A-C). Las flores son blancas, de pequeñas dimensiones, y envueltas en gran medida por sépalos del mismo color que la inflorescencia, presentando una duración de un día (C, D).

Tillandsia bulbosa



Tillandsia bulbosa se localizó exclusivamente en el hábitat de vegetación sabanoide creciendo como epífita a baja altura, donde fue localmente abundante (A). Se trata de una especie de pequeñas dimensiones que se encuentra creciendo de forma solitaria o en parches formados por unos pocos individuos. La inflorescencia de color rojo fucsia, simple, resulta muy llamativa (A-C). Las flores son tubulares, de color morado, y prácticamente envueltas por las brácteas; y presentan un día de duración (C, D).

Tillandsia pruinosa



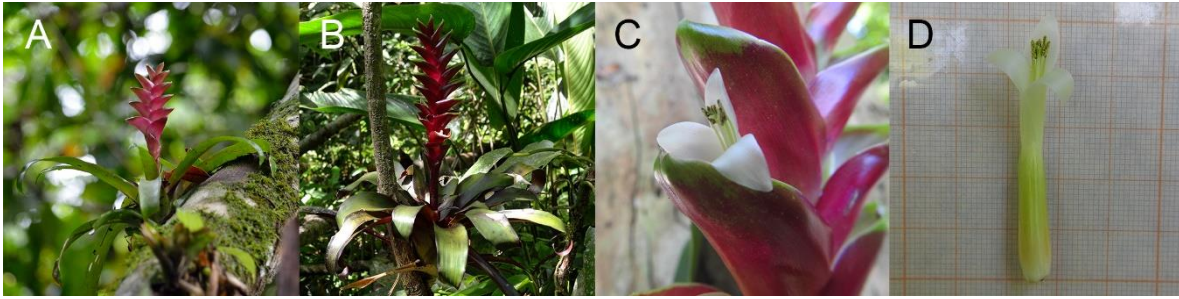
Tillandsia pruinosa se localizó exclusivamente en el hábitat de vegetación sabanoide creciendo como epífita a baja altura, donde fue localmente abundante. Se trata de una bromelia pequeña que se encuentra creciendo de forma solitaria o formando pequeños grupos (A). Presenta una inflorescencia simple, de color rosa fucsia (B-D). Las flores son tubulares, de color morado, cubiertas por las brácteas hasta la mitad de su longitud, presentando una duración de un día (C, D).

Tillandsia streptophylla



Tillandsia streptophylla es la mayor especie de su género en el área de estudio, siendo algo menos abundante que las otras especies. Se localizó exclusivamente en el ambiente de vegetación sabanoide, creciendo a pleno sol o a media sombra, de forma solitaria o agrupada en pequeños parches (A, B) La inflorescencia es ramificada, formada por brácteas de color rosado (C) y flores tubulares, de color morado claro, y con una duración de un día (D).

Vriesea heliconioides



Vriesea heliconioides se localizó creciendo a baja altura como epífita en condiciones de sombra ligera, principalmente cerca de arroyos, siempre de forma solitaria, siendo una especie poco abundante (A, B). Presenta una inflorescencia grande en comparación con el tamaño de la roseta, llegando a medir unos 20-30 centímetros, simple, compuesta por brácteas de color rojo carmesí (A, B). Las flores son tubulares, de color blanco, cubiertas por las brácteas prácticamente en toda su longitud, y con una duración de un día (C, D).

COSTACEAE (2)

Costus pictus



Costus pictus fue una especie muy rara en la zona de estudio, donde solo se localizó un ejemplar creciendo bajo una sombra ligera en un claro de selva cerca de un arroyo (A). Los tallos, que superan los dos metros, presentan inflorescencias terminales cubiertas por brácteas escamosas verde claro (B). Las flores son muy grandes, presentando varios colores de tonos, desde el amarillo al rojo, y con una duración de un día (C, D). Estructura interna de la flor a partir de un corte transversal (C).

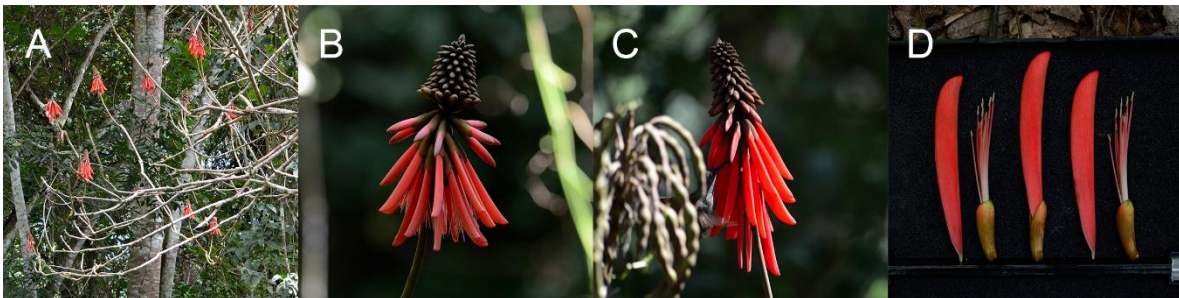
Costus scaber



Costus scaber se localizó en lugares soleados o con sombra ligera a lo largo de los senderos, principalmente en bordes de selva y en las orillas de los arroyos, llegando a formar grandes parches clonales (A). Las inflorescencias aparecen en la parte apical de los tallos y están recubiertas por brácteas naranjas, prácticamente del mismo color que las flores (B, D). Las flores son tubulares, de color naranja, cubiertas hasta la mitad por las brácteas de la inflorescencia, y con una duración de un día (D). Cuando las semillas maduran, las brácteas de la inflorescencia se abren a modo de escamas (C).

FABACEAE (1)

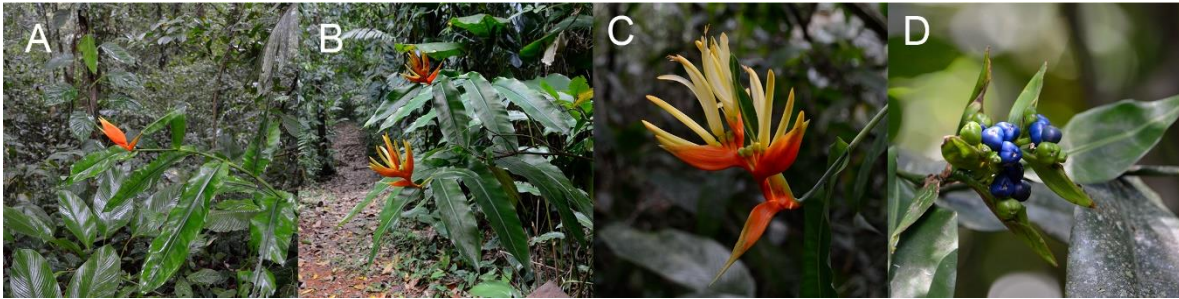
Erythrina folkersii



Erythrina folkersii se trata de un pequeño árbol que se localizó en las orillas de los arroyos y en las inmediaciones de la estación biológica. Presenta numerosas inflorescencias piramidales simples en el ápice de cada rama que surgen justo antes de la aparición de las hojas (A). Las flores son de color rojo anaranjado, tubulares y con una duración de un día (B-D).

HELICONIACEAE (5)

Heliconia aurantiaca



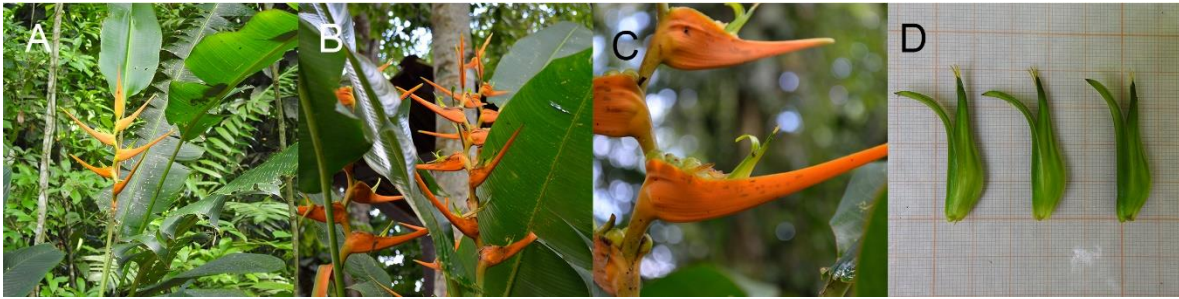
Heliconia aurantiaca se trata de una pequeña heliconia de crecimiento zingiberoide, localmente abundante, que suele encontrarse en el sotobosque de la comunidad de selva en lugares sombríos formando parches clonales poco densos (3-6 tallos) (A, B). La inflorescencia es erecta y consta de 3-6 brácteas de color naranja, en orientación en espiral, de las que surgen grandes flores de color amarillo claro, resupinadas, ligeramente curvadas, y con una duración de un día (C). Cuando las flores se marchitan, las brácteas se tornan verdes y las semillas adquieren un color azul intenso (D).

Heliconia collinsiana



Heliconia collinsiana se trata de una especie con crecimiento musoide de gran envergadura, pudiendo superar los 3 metros. Forma densos parches clonales en bordes de selva, acahuales o cerca de arroyos, siempre lugares con abundante luz solar directa; siendo común en estos ambientes (A). Presenta una inflorescencia colgante, compuesta por 6-14 brácteas rojo-naranja en disposición espiral. Las flores son de color amarillo dorado, no resupinadas, curvas y con una duración de un día. (B, D). Comparación de una inflorescencia al inicio (B) y final del periodo de floración (C).

Heliconia latispatha



Heliconia latispatha se trata de una especie poco frecuente en la zona de estudio encontrándose en las inmediaciones de la estación biológica, acahuales y bordes de selva, siempre a pleno sol. Presenta un crecimiento musoide con alturas superiores al metro y medio, formado parches clonales poco densos (A, B). La inflorescencia es erecta, con 7-17 brácteas de color naranja en disposición espiral. Las flores son de color verde, no resupinadas, y de un día de duración (C-D).

Heliconia librata



Heliconia librata se localizó en lugares con sombra ligera, principalmente en claros y cerca de arroyos, siendo relativamente común en estos ambientes (A). Presenta un crecimiento musoide y forma densos perches clonales, llegando a sobrepasar los dos metros de altura. La inflorescencia es erecta y consiste en un conjunto de 11-18 brácteas color amarillo-naranja, en disposición dística, al final de un tallo relativamente largo (B, C), de la cual van surgiendo pequeñas flores amarillas no resupinadas de un día de duración (D). Comparación de una inflorescencia al inicio (B) y final del periodo de floración (C).

Heliconia wagneriana



Heliconia wagneriana se trata de una especie muy robusta, localizada en lugares con luz solar directa como en bordes de selva, claros y cerca de arroyos, siendo relativamente frecuente en esos ambientes (A). Presenta un crecimiento musoide, pudiendo formar densos parches clonales con más de 30 tallos. La inflorescencia es erecta, sobre un pedicelo corto, y consiste en 12-15 brácteas muy robustas en disposición dística de tonos amarillos, rojos y con un borde verde (B). Las flores son de color verde y gran parte de la corola se mantiene dentro de la bráctea, la cual suele estar llena de un líquido producido por la propia planta (C, D). Las flores presentan una duración de un día, pero las flores viejas no caen pasado ese periodo, sino que se mantienen en la inflorescencia sin que la corola sufra un deterioro aparente (C).

MALVACEAE (1)

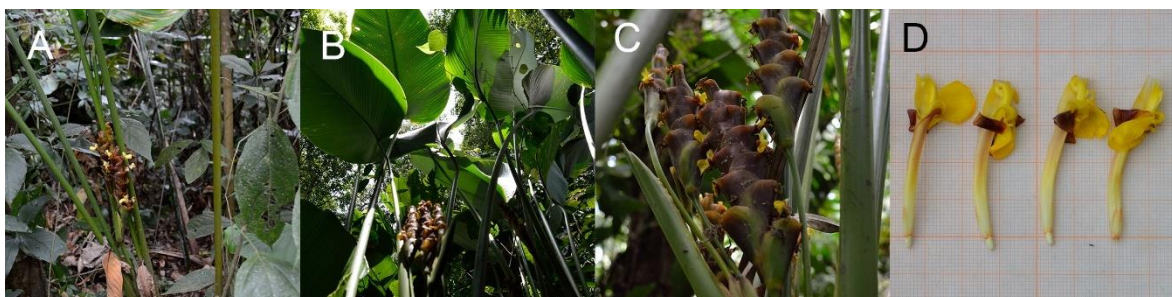
Malvaviscus arboreus



Malvaviscus arboreus se localizó principalmente en las orillas del río Lacantún y en algunos arroyos, siempre en lugares a pleno sol o con una sombra ligera, siendo una especie abundante en estos ambientes (A). Suele crecer en forma arbustiva con una altura de 1-2 metros, aunque se han observado ejemplares con crecimiento lianoide que han superado los 4 metros en zonas menos soleadas. Durante la época de floración la planta produce flores solitarias al final de los tallos o en las axilas de las hojas. Las flores son de color rojo escarlata, tubulares y con los pétalos agrupados helicoidalmente (B-D). Las flores tienen una duración de dos días, pero solo durante el primer día producen néctar.

MARANTACEAE (2)

Calathea lutea



Calathea lutea se trata de una especie poco frecuente en el área de estudio, creciendo en lugares bajo una sombra ligera, principalmente en claros de selva (A, B). Se trata de una especie rizomatosa que forma parches clonales de unos 10-20 individuos. Produce inflorescencias terminales ramificadas formadas por brácteas de color marrón oscuro, escamosas e imbricadas (C), de las que surgen flores de color amarillo dorado (cubiertas en gran parte por las brácteas) de un día de duración (D).

Stromanthe macrochlamys



Stromanthe macrochlamys se trata de una especie muy abundante del sotobosque de la comunidad de selva, especialmente en zonas sombrías, donde llega a formar densas matas (A). Las pequeñas flores color blanco aparecen agrupadas en densas inflorescencias acompañadas por 2-3 brácteas color verde-marrón donde todo el conjunto resulta muy poco llamativo (C, D). Comparación de una inflorescencia al inicio (B) y final del periodo de floración (C).

PASSIFLORACEAE (1)

Passiflora rovirosae



Passiflora rovirosae se trata de una especie lianosa poco común en la zona de estudio, donde solo se localizaron dos ejemplares: uno en selva alta y otro en vegetación inundable. Las flores son de color blanco y aparecen de los nudos cercanos al suelo, agrupadas en pequeñas inflorescencias, y con un día de duración.

RUBIACEAE (2)

Palicourea triphylla



Palicourea triphylla se localizó exclusivamente en la comunidad de vegetación sabanoide en lugares expuestos a pleno sol o con sombra ligera, siendo una especie poco abundante. Suele presentar pocos tallos (1-3) sin ramificar y flexibles que pueden llegar a superar los 2 metros, y con las hojas dispuestas en verticilos de 2 a 3 (A). Presenta una inflorescencia terminal, cimosa, donde el tallo es naranja y las flores son de color amarillo (B, C). Las flores son tubulares, pequeñas, y con una duración de 1 día (C). Los frutos maduros se tornan de un morado oscuro y el tallo de la inflorescencia adquiere un tono rojo púrpura (D).

Psychotria poeppigiana



Psychotria poeppigiana se trata de una especie arbustiva dioica, de baja altura, muy ramificada, y con tallos y hojas pubescentes. Se localizó en las zonas más húmedas y sombrías de la comunidad de vegetación sabanoide, formando extensos parches (A). La inflorescencia consiste en dos brácteas de rojo brillante y pubescentes (B), de la cual van surgiendo pequeñas flores tubulares de color amarillo, inmersas en gran medida en la inflorescencia (C). Los frutos son de un color azul metalizado muy llamativos (D).

Referencias bibliográficas generales

Abrahamczyk S, Kessler M. 2010. Hummingbird diversity, food niche characters, and assemblage composition along a latitudinal precipitation gradient in the Bolivian lowlands. *Journal of Ornithology* **151**:615–625 DOI 10.1007/s10336-010-0496-x.

Almeida-Neto M, Guimarães P, Guimarães Jr PR, Loyola RD, Ulrich W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* **117**:1227–1239 DOI 10.1111/j.0030-1299.2008.16644.x.

Almeida-Neto M, Ulrich W. 2011. A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software* **26**:173–178 DOI 10.1016/j.envsoft.2010.08.003.

Amorim FW, Galetto L, Sazima M. 2013. Beyond the pollination syndrome: nectar ecology and the role of diurnal and nocturnal pollinators in the reproductive success of *Inga sessilis* (Fabaceae). *Plant biology* **15**:317-327 DOI 10.1111/j.1438-8677.2012.00643.x

Arasa-Gisbert R, Arroyo-Rodríguez V, Galán-Acedo C, Meave JA, Martínez-Ramos M. 2021. Tree recruitment failure in old-growth forest patches across human-modified rainforests. *Journal of Ecology* **109**:2354-2366 DOI 10.1111/1365-2745.13643

Arasa-Gisbert R, Arroyo-Rodríguez V, Ortiz-Díaz JJ, Martínez E. 2021. Regeneración de plantas leñosas en fragmentos de bosque tropical húmedo: estructura de la comunidad y registros nuevos para Chiapas, Tabasco y México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **92**: e923502 DOI 10.22201/ib.20078706e.2021.92.3502

Araújo FP, Barbosa AAA, Oliveira PE. 2011. Floral resources and hummingbirds on an island of flooded forest in Central Brazil. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **206**:827-835 DOI 10.1016/j.flora.2011.04.001

Araújo FP, Sazima M, Oliveira PE. 2013. The assembly of plants used as nectar sources by hummingbirds in a Cerrado area of Central Brazil. *Plant Systematics and Evolution* **299**:1119–1133 DOI 10.1007/s00606-013-0783-0.

Araújo FP, Hoffmann D, Sazima M. 2018. The planalto hermit, *Phaethornis pretrei*—a key species in a Neotropical savanna community in Central Brazil. *Journal of Natural History* **52**:2385–2396 DOI 10.1080/00222933.2018.1536767.

Arizmendi MC, Berlanga H. 2014. *Colibríes de México y Norteamérica*. México: CONABIO, 160.

Arizmendi MC, Berlanga H, Rodríguez-Flores C, Vargas-Canales V, Montes-Leyva L, Lira R. 2016. Hummingbird conservation in Mexico: the natural protected areas system. *Natural Areas Journal* **36**:366-376 DOI 10.3375/043.036.0404

Bascompte J, Jordano P, Melián CJ, Olesen JM. 2003. The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **100**:9383–9387 DOI 10.1073/pnas.1633576100

Bascompte J, Jordano P, Olesen JM. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* **312**:431–433 DOI 10.1126/science.1123412

Bascompte J, Jordano P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **38**:567–593 DOI 10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818.

Bascompte J, Stouffer DB. 2009. The assembly and disassembly of ecological networks. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **364**:1781–1787 DOI 10.1098/rstb.2008.0226

Bascompte J, Jordano P. 2013. *Mutualistic networks*. Princeton: Princeton University Press.

Bastolla U, Fortuna MA, Pascual-García A, Ferrera A, Luque B, Bascompte J. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* **458**:1018 DOI 10.1038/nature07950.

Bennett JR, Maloney R, Possingham HP. 2015. Biodiversity gains from efficient use of private sponsorship for flagship species conservation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **282**:20142693 DOI 10.1098/rspb.2014.2693

Berg RL. 1960. The ecological significance of correlation pleiades. *Evolution* **14**:171–180 DOI 10.1111/j.1558-5646.1960.tb03076.x.

Bergamo PJ., Wolowski M, Maruyama PK, Vizenin-Bugoni J, Carvalheiro LG, Sazima M. 2017. The potential indirect effects among plants via shared hummingbird pollinators are structured by phenotypic similarity. *Ecology* **98**:1849–1858 DOI 10.1002/ecy.1859.

Bergamo PJ, Wolowski M, Maruyama PK, Vizenin-Bugoni J, Sazima M. 2018. Trait patterns across space and time suggest an interplay of facilitation and competition acting on Neotropical hummingbird-pollinated plant communities. *Oikos* **127**:1690–1700 DOI 10.1111/oik.05571.

Betts MG, Hadley AS, Kress WJ. 2015. Pollinator recognition by a keystone tropical plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **112**:3433-3438 DOI 10.1073/pnas.1419522112

Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC ecology* **6**:1-12 DOI 10.1186/1472-6785-6-9

Blüthgen N, Menzel F, Hovestadt T, Fiala B, Blüthgen N. 2007. Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Current Biology* **17**:341–346 DOI 10.1016/j.cub.2006.12.039.

Blüthgen N, Fründ J, Vázquez DP, Menzel F. 2008. What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits. *Ecology* **89**:3387-3399 DOI 10.1890/07-2121.1

Bosch J, Martín González AM, Rodrigo A, Navarro D. 2009. Plant–pollinator networks: adding the pollinator’s perspective. *Ecology Letters* **12**:409–419 DOI 10.1111/j.1461-0248.2009.01296.x.

Bowen-Jones E, Entwistle A. 2002. Identifying appropriate flagship species: the importance of culture and local contexts. *Oryx* **36**:189-195 DOI 10.1017/S0030605302000261

Bronstein JL 2001. The exploitation of mutualisms. *Ecology Letters* **4**:277–287 DOI 10.1046/j.1461-0248.2001.00218.x.

Brown JH, Lomolino MV. 1998. *Biogeography. 2nd edition.* Chapter 15: Species Diversity in Continental and Marine Habitats. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. DOI 10.1002/mmzn.20000760118

Canard E, Mouquet N, Marescot L, Gaston KJ, Gravel D, Mouillot D. 2012. Emergence of structural patterns in neutral trophic networks. *PLoS ONE* **7**:e38295 DOI 10.1371/journal.pone.0038295

Carabias J, De la Maza J, Cadena R. 2015. Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias. Ciudad de México: Natura y Ecosistemas Mexicanos A. C.

CaraDonna PJ, Petry WK., Brennan RM, Cunningham JL, Bronstein JL, Waser NM, Sanders NJ. 2017. Interaction rewiring and the rapid turnover of plant-pollinator networks. *Ecology Letters*. **20**:385–394 DOI 10.1111/j.1420-9101.2007.01393.x

Cárdenas-Calle S, Cardenas JD, Landázuri BO, Mogrovejo G, Crespo AM, Breitbach N, Schleuning M, Tinoco BA. 2021. Pollinator effectiveness in the mixed-pollination system of a Neotropical Proteaceae, *Oreocallis grandiflora*. *Journal of Pollination Ecology* **26** DOI 10.26786/1920-7603(2020)601, 26.

Carvalho LG, Biesmeijer JC, Benadi G, Fründ F, Stang M, Bartomeus I, Kaiser-Bunbury CN, Baude M, Gomes SFI, Merckx V, Baldock KCR, Bennett ATD, Boada R, Bommaco R, Cartar R, Chacoff N, Dänhardt J, Dicks LV, Dormann CF, Ekroos J, Henson KSE, Holzschuh A, Junker RR, Lopezaraiza-Mikel M, Memmott J, Montero-Castaño A, Nelson IL, Petanidou T, Power EF, Rundlöf M, Smith HG, Stout JC, Temitope K, Tschardt T, Tscheulin T, Vilà M, Kunin WE. 2014. The potential for indirect effects between co-flowering plants via shared pollinators depends on resource abundance, accessibility and relatedness. *Ecology Letters* **17**:1389-1399 DOI 10.1111/ele.12342

Chávez-González E, Vizentin-Bugoni J, Vázquez DP, MacGregor-Fors I, Dáttilo W, Ortiz-Pulido R. 2020. Drivers of the structure of plant-hummingbird interaction networks at multiple temporal scales. *Oecologia* **193**:913-924 DOI 10.6084/m9.figshare.10050035.

Chittka L, Waser NM. 1997. Why red flowers are not invisible to bees. *Israel Journal of Plant Sciences* **45**:169-183 DOI 10.1080/07929978.1997.10676682

Coelho CP, Barbosa AAA. 2004. Biología reproductiva de *Psychotria poeppigiana* Mull. Arg. (Rubiaceae) em mata de galeria. *Acta Botanica Brasilica* **18**:481-489 DOI 10.1590/S0102-33062004000300008

Corlett RT, Primack RB. 2006. Tropical rainforests and the need for cross-continental comparisons. *Trends in Ecology & Evolution* **21**:104-110 DOI 10.1016/j.tree.2005.12.002

Corlett RT, Primack RB. 2011. *Tropical rain forests: an ecological and biogeographical comparison*. John Wiley & Sons.

Cronk Q, Ojeda I. 2008. Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. *Journal of Experimental Botany* **59**:715–727 DOI 10.1093/jxb/ern009

Dafni A. 1992. *Pollination ecology: a practical approach*. Oxford University Press.

Dalsgaard B, González AMM, Olesen JM, Ollerton J, Timmermann A, Andersen LH, Tossas AG. 2009. Plant–hummingbird interactions in the West Indies: floral specialisation gradients associated with environment and hummingbird size. *Oecologia* **159**:757–766 DOI 10.1007/s00442-008-1255-z.

Dalsgaard B, Magård E, Fjeldså J, Martín González AM, Rahbek C, Olesen JM, Ollerton J, Alarcón R, Araujo AC, Cotton PA, Lara C, Machado CG, Sazima I, Sazima M, Timmermann A, Watts S, Sandel B, Sutherland WJ, Svenning JC. 2011. Specialization in plant-hummingbird networks is associated with species richness, contemporary precipitation and quaternary climate-change velocity. *PLoS ONE* **6**:e25891 DOI 10.1371/journal.pone.0025891.

Dalsgaard B, Kennedy JD, Simmons BI, Baquero AC, Martín González AM, Timmermann A, Maruyama PK, McGuire JA, Ollerton J, Sutherland WJ, Rahbek C. 2018. Trait evolution, resource specialization and vulnerability to plant extinctions among Antillean hummingbirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **285**:20172754 DOI 10.1098/rspb.2017.2754

De Jong BHJ, Ochoa-Gaona S, Castillo-Santiago MA, Ramírez-Marcial N, Cairns MA. 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio* **29**:504–511 DOI 10.1579/0044-7447-29.8.504

de la Torre JA, Medellín RA. 2011. Jaguars *Panthera onca* in the Greater Lacandona Ecosystem, Chiapas, Mexico: population estimates and future prospects. *Oryx* **45**:546-553 DOI 10.1017/S0030605310001511

de Santiago-Hernández MH, Martén-Rodríguez S, Lopezaraiza-Mikel M, Oyama K, González-Rodríguez A, Quesada, M. 2019. The role of pollination effectiveness on the attributes of interaction networks: from floral visitation to plant fitness. *Ecology* **100**:10 e02803 DOI 10.1002/ecy.2803

Diamond JM, Karasov WH, Phan D, Carpenter FL. 1986. Digestive physiology is a determinant of foraging bout frequency in hummingbirds. *Nature* **320**:62-63 DOI 10.1038/320062a0

Dormann CF, Strauss R. 2014. A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution* **5**:90–98 DOI 10.1111/2041-210X.12139.

Etl F, Brandauer SS, Brandauer P, Prader S, Neier V, Dötterl S, Schönenberger J. 2019. Flower visitors of *Calathea lutea* (Marantaceae): the role of the hummingbird *Threnetes ruckeri*. *Acta ZooBot Austria* **156**:183–196

FAO & UNEP. 2020. *The State of the World's Forests. Forest, Biodiversity and People.* Rome. DOI 10.4060/ca8642en

Feinsinger P, Colwell RK. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* **18**:779–795 DOI 10.1093/icb/18.4.779.

Feinsinger P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecological monographs* **48**:269-287 DOI 10.2307/2937231

Feinsinger P, Beach JH, Linhart YB, Busby WH, Murray KG. 1987. Disturbance, pollinator predictability, and pollination success among Costa Rican cloud forest plants. *Ecology* **68**:1294-1305 DOI 10.2307/1939214

Fort H, Vázquez DP, Lan BL. 2016. Abundance and generalisation in mutualistic networks: solving the chicken-and-egg dilemma. *Ecology letters* **19**:4-11. DOI 10.1111/ele.12535

Gerhold P, Cahill Jr JF, Winter M, Bartish IV, Prinzing A. 2015. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology* **29**:600-614 DOI 10.1111/1365-2435.12425

GFW. 2020. Global Forest Watch. Obtenido de: <https://www.globalforestwatch.org/>

Gibson L, Lee TM, Koh LP, Brook BW, Gardner TA, Barlow J, Peres CA, Bradshaw CJA, Laurance WF, Lovejoy TE, Sodhi NS. 2011. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature* **478**:378–381 DOI 10.1038/nature10425 DOI 10.1017/S0266467499000796

Gill F, Donsker D, Rasmussen P (Eds). 2021. *IOC World Bird List (v11.1)*. Obtenido de: <http://www.worldbirdnames.org> DOI 10.14344/IOC.ML.11.1.

Gilpin AM, Denham AJ, Ayre DJ. 2017. The use of digital video recorders in pollination biology. *Ecological Entomology* **42**:383-388 DOI 10.1111/een.12394

Gribel R, Gibbs PE, Queiróz AL. 1999. Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* **15**:247-263 DOI 10.1017/S0266467499000796

Guimarães Jr PR, Rico-Gray V, Furtado dos Reis S, Thompson JN. 2006. Asymmetries in specialization in ant–plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **273**:2041-2047 DOI 10.1098/rspb.2006.3548.

Hill J, Hamer K, Tangah J, Dawood M. 2001. Ecology of tropical butterflies in rainforest gaps. *Oecologia* **128**:294-302 DOI 10.1007/s004420100651

Home R, Keller C, Nagel P, Bauer N, Hunziker M. 2009. Selection criteria for flagship species by conservation organizations. *Environmental Conservation* **36**:139-148 DOI 10.1017/S0376892909990051

Huston MA, Wolverton S. 2009. The global distribution of net primary production: resolving the paradox. *Ecological monographs* **79**:343-377 DOI 10.1890/08-0588.1

Igić B, Nguyen I, Fenberg PB. 2020. Nectar robbing in the trainbearers (*Lesbia*, Trochilidae). *PeerJ* **8**:e9561 DOI 10.7717/peerj.9561

Ings TC, Montoya JM, Bascompte J, Blüthgen N, Brown L, Dormann CF, Edwards F, Figueroa D, Ute J, Jones JI, Lauridsen RB, Ledger ME, Lewis HM, Olesen JM, Van Veen FJF, Warren PH, Woodward G. 2009. Ecological networks–beyond food webs. *Journal of Animal Ecology* **78**:253–269 DOI 10.1111/j.1365-2656.2008.01460.x.

Inouye DW. 1983. The ecology of nectar robbing. In: Bentley B, Elias T (eds) *The Biology of Nectaries*. Columbia University Press, New York, pp. 153–173.

IUCN 2021. *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2021-2. Consultado el 20 de noviembre de 2020 de: <https://www.iucnredlist.org>.

Jepson P, Barua M. 2015. A theory of flagship species action. *Conservation and Society* **13**:95-104 DOI 10.4103/0972-4923.161228

Joppa LN, Bascompte J, Montoya JM, Solé RV, Sanderson J, Pimm SL. 2009. Reciprocal specialization in ecological networks. *Ecology Letters* **12**:961–9 DOI 10.1111/j.1461-0248.2009.01341.x.

Jordano P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist* **129**:657–677 DOI 10.1086/284665.

Jordano P, Bascompte J, Olesen JM. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology letters* **6**:69-81 DOI 10.1046/j.1461-0248.2003.00403.x

Kaneryd L, Borrvall C, Berg S, Curtsdotter A, Eklöf A, Hauzy C, Jonsson T, Münger P, Setzer M, Säterberg T, Ebenman B. (2012). Species-rich ecosystems are vulnerable to cascading extinctions in an increasingly variable world. *Ecology and evolution* **2**:858-874 DOI 10.1002/ece3.218

Kay KM, Schemske DW. 2003. Pollinator assemblages and visitation rates for 11 species of Neotropical *Costus* (Costaceae). *Biotropica*, **35**:198-207 DOI 10.1111/j.1744-7429.2003.tb00279.x

Kostylev VE, Erlandsson J, Ming MY, Williams GA. 2005. The relative importance of habitat complexity and surface area in assessing biodiversity: fractal application on rocky shores. *Ecological Complexity* **2**:272-286 DOI 10.1016/j.ecocom.2005.04.002

Lara C, Ornelas JF. 2001. Preferential nectar robbing of flowers with long corollas: experimental studies of two hummingbird species visiting three plant species. *Oecologia* **128**:263–273 DOI 10.1007/s004420100640.

Lewinsohn TM, Inácio Prado P, Jordano P, Bascompte J, Olesen JM. 2006. Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos* **113**:174–184 DOI 10.1111/j.0030-1299.2006.14583.x.

Maglianesi MA, Blüthgen N, Böhning-Gaese K, Schleuning M. 2014. Morphological traits determine specialization and resource use in plant–hummingbird networks in the Neotropics. *Ecology* **95**:3325–3334 DOI 10.1890/13-2261.1.

Maglianesi MA, Blüthgen N, Böhning-Gaese K, Schleuning M. 2015. Functional structure and specialization in three tropical plant–hummingbird interaction networks across an elevational gradient in Costa Rica. *Ecography* **38**:1119–1128 DOI 10.1111/ecog.01538.

Maloof JE, Inouye DW. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology* **81**:2651-2661 DOI 10.1890/0012-9658(2000)081[2651:ANRCOM]2.0.CO;2.

Martín González AM, Ornelas JF, Dalsgaard B, Márquez-Luna U, Lara C. 2018. Meta-networks for the study of biogeographical traits in ecological networks: the Mexican hummingbird-plant assemblage. *The Science of Nature* **105**:54 DOI 10.1007/s00114-018-1578-5

Martínez E, Ramos CH, Chiang F. 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas. *Botanical Sciences* **54**:99-177 DOI 10.17129/botsci.1430

Maruyama PK, Oliveira GM, Ferreira C, Dalsgaard B, Oliveira PE. 2013. Pollination syndromes ignored: importance of non-ornithophilous flowers to Neotropical savanna hummingbirds. *Naturwissenschaften* **100**:1061–1068 DOI 10.1007/s00114-013-1111-9.

Maruyama PK, Vizentin-Bugoni J, Oliveira GM, Oliveira PE, Dalsgaard B. 2014. Morphological and spatio-temporal mismatches shape a Neotropical savanna plant-hummingbird network. *Biotropica* **46**:40–747 DOI 10.1111/btp.12170

Maruyama PK, Vizentin-Bugoni J, Dalsgaard B, Sazima I, Sazima M. 2015. Nectar robbery by a hermit hummingbird: association to floral phenotype and its influence on flowers and network structure. *Oecologia* **178**:783–793 DOI 10.1007/s00442-015-3275-9

Maruyama PK, Vizentin-Bugoni J, Sonne J, Martin Gonzalez AM, Schleuning M, Araujo AC, Baquero AC, Cardona J, Cardona P, Cotton PA, Kohler G, Lara C, Malucelli T, Marín-Gómez OH, Ollerton J, Rui AM, Timmermann A, Varassin IG, Zanata TB, Rahbek C, Sazima M, Dalsgaard B. 2016. The integration of alien plants in mutualistic plant-hummingbird networks across the Americas: the importance of species traits and insularity. *Diversity and Distributions* **22**:672–681 DOI 10.1111/ddi.12434

Maruyama PK, Sonne J, Vizentin-Bugoni J, AM Martin González, Zanata TB, Abrahamczyk S, Alarcón R, Araujo AC, Araújo FP, Baquero AC, Chávez-González E, Coelho AG, Cotton PA, Dehling DM, Fischer E, Kohler G, Lara C, Las-Casas FMG, Machado AO, Machado CG, Maglianesi MA, Malucelli TS, Marín-Gómez OH, Oliveira PE, Ornelas JF, Ortiz-Pulido R, Ramírez-Burbano MB, Rocca MA, Rodrigues LC, Rosero-Lasprilla L, Rui AM, Sandel B, Svenning JCH, Tinoco BA, Varassin IG, Watts S, Rahbek C, Sazima M, Schleuning M, Dalsgaard B. 2018. Functional diversity mediates macroecological variation in plant–hummingbird interaction networks. *Global Ecology and Biogeography* **27**:1186–1199. DOI 10.1111/geb.12776.

McGuire JA, Witt CC, Remsen JV, Dudley R, Altshuler DL. 2009. A higher-level taxonomy for hummingbirds. *Journal of Ornithology* **150**:155–165 DOI 10.1073/pnas.0405260101.

Meave del Castillo J. 1990. *Estructura y composición de la selva alta perennifolia de los alrededores de Bonampak*. México DF: Instituto Nacional de Antropología e Historia (Serie Arqueología)

Medellín RA. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology* **8**:780-799 DOI 10.1046/j.1523-1739.1994.08030780.x

Memmott J, Waser NM, Price MV. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **271**:2605-2611 DOI 10.1098/rspb.2004.2909

Mills LS, Soulé ME, Doak DF. 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience* **43**:219-224 DOI 10.2307/1312122

Miranda F, Hernández E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Botanical Sciences* **28**:29–179 DOI 10.17129/botsci.1084.

Moeller DA. 2004. Facilitative interactions among plants via shared pollinators. *Ecology* **85**:3289–3301 DOI 10.1890/03-0810

Morales CL, Traveset A. 2008. Interspecific pollen transfer: magnitude, prevalence and consequences for plant fitness. *Critical Reviews in Plant Sciences* **27**:221-238 DOI 10.1080/07352680802205631

Nadkarni NM, Matelson TJ. 1989. Bird use of epiphyte resources in neotropical trees. *The Condor* **91**:891-907 DOI 10.2307/1368074

Natura y Ecosistemas Mexicanos A. C. 2020. Consultado el 20 de noviembre de 2020 de: <https://www.naturamexicana.org.mx/>

Neill DA. 1987. Trapliners in the trees: hummingbird pollination of *Erythrina* sect. *Erythrina* (Leguminosae: Papilionoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* **27**:27-41 DOI 10.2307/2399259

Nichols E, Gardner TA, Peres CA, Spector S, Scarabaeinae Research Network. 2009. Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. *Oikos*, **118**: 481-487 DOI 10.1111/j.1600-0706.2009.17268.x

Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P. 2006. The smallest of all worlds: pollination networks. *Journal of Theoretical Biology* **240**:270–276 DOI 10.1016/j.jtbi.2005.09.014.

Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P. 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**:19891–19896 DOI 10.1073/pnas.0706375104.

Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Elberling H, Rasmussen C, Jordano P. 2011. Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **278**:725–732 DOI 10.1098/rspb.2010.1371.

Partida-Lara R, Enríquez PL, Vázquez-Pérez JR, de Bonilla EPD, Martínez-Ico M, Rangel-Salazar JL. 2018. Pollination syndromes and interaction networks in hummingbird assemblages in El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **34**:293-307 DOI 10.1017/S0266467418000263

Pérez F, Arroyo MT, Medel R. 2007. Phylogenetic analysis of floral integration in *Schizanthus* (Solanaceae): does pollination truly integrate corolla traits?. *Journal of Evolutionary Biology* **20**:1730–1738 DOI 10.1111/j.1420-9101.2007.01393.x.

Poisot T, Stouffer DB, Gravel D. 2015. Beyond species: why ecological interaction networks vary through space and time *Oikos* **124**:243–251 DOI 10.1111/oik.01719

Pool-Chalé M, Ramírez-Morillo I, Carnevali Fernández-Conch, G, Hornung-Leoni CT. 2018. Reproductive biology of *Aechmea bracteata* (Sw.) Griseb. (Bromelioideae: Bromeliaceae). *Plant Biology* **20**:113-120. DOI 10.1111/plb.12645

Rezende EL, Lavabre JE, Guimarães Jr PR, Jordano P, Bascompte J. 2007. Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature* **448**:925-928 DOI 10.1038/nature05956

Ricklefs RE. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology letters* **7**:1-15 DOI 10.1046/j.1461-0248.2003.00554.x

Rico-Guevara A, Araya-Salas M. 2015. Beaks as daggers? A test for sexually dimorphic weapons in a lekking hummingbird. *Behavioral Ecology* **26**:21–29 DOI 10.1093/beheco/aru182.

Rodríguez-Flores CI, Stiles FG. 2005. Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la amazonia colombiana. *Ornitología Colombiana* **3**:3–27

Rodríguez-Flores CI, Arizmendi MC. 2016. The dynamics of hummingbird dominance and foraging strategies during the Winter season in a highland community in Western Mexico. *Journal of Zoology* **299**:262–274 DOI 10.1111/jzo.12360.

Rodríguez-Flores CI, Ornelas JF, Wethington S, Arizmendi MC. 2019. Are hummingbirds generalists or specialists? Using network analysis to explore the mechanisms influencing their interaction with nectar resources. *PLoS ONE* **14**:e021855 DOI 10.1371/journal.pone.0211855

Rosas-Guerrero V, Quesada M, Armbruster WS, Pérez-Barrales R, Smith SD. 2011. Influence of pollination specialization and breeding system on floral integration and phenotypic variation in *Ipomoea*. *Evolution: International Journal of Organic Evolution* **65**:350–364 DOI 10.1111/j.1558-5646.2010.01140.x.

Rundel PW, Sharifi MR, Gibson AC, Esler KJ. 1998. Structural and physiological adaptation to light environments in neotropical *Heliconia* (Heliconiaceae). *Journal of Tropical Ecology* **14**:789-801 DOI 10.1017/S0266467498000571

Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. México DF: Editorial Limusa.

Saavedra S, Stouffer DB, Uzzi B, Bascompte J. 2011. Strong contributors to network persistence are the most vulnerable to extinction. *Nature* **478**:233-235. DOI 10.1038/nature10433

Santamaría L, Rodríguez-Gironés, MA. 2007. Linkage rules for plant–pollinator networks: trait complementarity or exploitation barriers? *PLoS Biology* **5**:e31 DOI 10.1371/journal.pbio.0050031.

Sargent RD, Ackerly DD. 2008. Plant–pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology & Evolution* **23**:123-130 DOI 10.1016/j.tree.2007.11.003

Sargent RD, Kembel SW, Emery NC, Forrestel EJ, Ackerly DD. 2011. Effect of local community phylogenetic structure on pollen limitation in an obligately insect-pollinated plant. *American journal of botany* **98**:283-289 DOI 10.3732/ajb.1000329

Sargent RD, Vamosi JC. 2008. The influence of canopy position, pollinator syndrome, and region on evolutionary transitions in pollinator guild size. *International Journal of Plant Sciences* **169**:39-47 DOI 10.1086/523359

Säterberg T, Sellman S, Ebenman B. 2013. High frequency of functional extinctions in ecological networks. *Nature* **499**:468-470 DOI 10.1038/nature12277

Sazatornil FD, More M, Benitez-Vieyra S, Cocucci AA, Kitching IJ, Schlumpberger BO, Oliveira PE, Sazima M, Amorim FW. 2016. Beyond neutral and forbidden links: morphological matches and the assembly of mutualistic hawkmoth–plant networks. *Journal of Animal Ecology* **85**:1586–1594 DOI 10.1111/1365-2656.12509.

Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* **9**:671–675 DOI 10.1038/nmeth.2089.

SEMARNAP 2000. *Programa de manejo reserva de la biosfera Montes Azules*. México.

SEMARNAT. 2018. *Informe de la Situación del Medio Ambiente en México*. Recuperado el 30 de septiembre, 2021 de: <https://apps1.semarnat.gob.mx:8443/dgeia/informe15/tema/pdf/Cap2_Ecosistemas.pdf>.

Shrestha M, Lunau K, Dorin A, Schulze B, Bischoff M, Burd M, Dyer AG. 2016. Floral colours in a world without birds and bees: the plants of Macquarie Island. *Plant Biology* 18:842-850 DOI 10.1111/plb.12456

Siebe C, Martínez-Ramos M, Segura-Warnholtz G, Rodríguez-Velázquez J, Sánchez-Beltrán S. 1996. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul, southeast Mexico. In *Proceedings of the International Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystems* 40–58.

SIMEC, CONANP. 2021. *Decretos, Programas de Manejo CONANP. Reserva de la Biosfera Montes Azules* (última actualización: 30 de abril de 2021). Recuperado el 21 de octubre de 2021 de: <https://simec.conanp.gob.mx/ficha.php?anp=172>

Sonne J, Vizentin-Bugoni J, Maruyama PK, Araujo AC, Chávez-González E, Coelho AG, Cotton PA, Marín-Gómez OH, Lara C, Lasprilla LR, Machado CG, Maglianesi MA, Malucelli TS, Martín González AM, Oliveira GM, Oliveira PE, Ortiz-Pulido R, Rocca MA, Rodrigues LC, Sazima I, Simmons BI, Tinoco B, Varassin IG, Vasconcelos MF, O'Hara B, Schleuning M, Rahbek C, Sazima M, Dalsgaard B. 2020. Ecological mechanisms explaining interactions within plant–hummingbird networks: morphological matching increases towards lower latitudes. *Proceedings of the Royal Society B*, 287:20192873 DOI 10.1098/rspb.2019.2873.

Stang M, Klinkhamer PGL, van der Meijden E. 2007. Asymmetric specialization and extinction risk in plant–flower visitor webs: a matter of morphology or abundance?. *Oecologia* 151:442–453 DOI10.1007/s00442-006-0585

Stiles FG. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* **56**:285–301 DOI 10.2307/1934961.

Stiles FG. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* **10**:194–210. DOI 10.2307/2387905.

Stiles FG. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *The Condor* **97**:853–878 DOI 10.2307/1369527.

Stroud JT, Bush MR, Ladd MC, Nowicki RJ, Shantz AA, Sweatman J. 2015. Is a community still a community? Reviewing definitions of key terms in community ecology. *Ecology and evolution* **5**:4757-4765 DOI 10.1002/ece3.1651

Talent JA. (Ed.). 2012. *Earth and life: global biodiversity, extinction intervals and biogeographic perturbations through time.* Springer Science & Business Media.

Thompson JN. 2005. *The geographic mosaic of coevolution.* University of Chicago Press.

Toledo VM. 1975. La estacionalidad de las flores utilizadas por los colibríes de una selva tropical húmeda en México. *Biotropica*, 63-70 DOI 10.2307/2989802

Vázquez DP, Blüthgen N, Cagnolo L, Chacoff N. 2009. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany* **103**:1445–1457 DOI 10.1093/aob/mcp057.

Verdú M, Valiente-Banuet A. 2008. The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *The American Naturalist* **172**:751–760 DOI 10.1086/593003.

Vizentin-Bugoni J, Maruyama PK, Sazima M. 2014. Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird–plant

network. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **281**:20132397 DOI 10.1098/rspb.2013.2397.

Vizentin-Bugoni J, Maruyama PK, Debastiani VJ, Duarte LDS, Dalsgaard B, Sazima M. 2016. Influences of sampling effort on detected patterns and structuring processes of a Neotropical plant–hummingbird network. *Journal of Animal Ecology* **85**:262–272 DOI 10.1111/1365-2656.12459.

Vizentin-Bugoni J, Maruyama PK, de Souza CS, Ollerton J, Rech AR, Sazima M. 2018. Plant-pollinator networks in the tropics: a review. Ecological networks in the tropics DOI 10.1007/978-3-319-68228-0_6. In: Dáttilo W, Rico-Gray V. (Eds.). 2018. *Ecological Networks in the Tropics: An Integrative Overview of Species Interactions from Some of the Most Species-Rich Habitats on Earth*. Springer, pp. 73-91.

Warman L, Cambie M. 2000. *Senderos de la Estación Chajul*. México DF: Espacio Naturales y Desarrollo Sustentable, A.C. (ENDESU)

Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM, Ollerton J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* **77**:1043–1060 DOI 10.2307/2265575.

Webb CJ. 1984. Hummingbird pollination of *Malvaviscus arboreus* in Costa Rica. *New Zealand journal of botany* **22**:575-581 DOI 10.1080/0028825X.1984.10425293

Willmer PG, Corbet SA. 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. DOI 10.1007/BF00344655.

Wolf LL, Stiles FG, Hainsworth FR. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* **45**:349–379. DOI 10.2307/3879.

Wolowski, M, Saad CF, Ashman TL, Freitas L. 2013. Predominance of self-compatibility in hummingbird-pollinated plants in the Neotropics. *Naturwissenschaften* **100**:69-79 DOI 10.2307/1934961

Zanata T, Dalsgaard B, Passos FC, Cotton PA, Ropert JJ, Maruyama PK, Fischer E, Schleuning M, Martín González AM, Vizentin-Bugoni J, Franklin DC, Abrahamczyk S, Alárcon R, Araújo AC, Araújo FP, Azevedo-Junior SM, Baquero AC, Böhning-Gaese K, Carstensen DW, Chupil H, Coelho AG, Faria RR, Horák D, Ingversen TT, Janecek S, Kohler G, Lara C, Las-Casas FMG, Lopes AV, Machado AO, Machado CG, Machado IC, Maglianesi MA, Malucelli TS, Mohd-Azlan J, Moura AC, Oliveira GM, Oliveira PE, Ornelas JF, Riegert J, Rodrigues LC, Rosero-Lasprilla L, Rui AM, Sazima M, Schmid B, Sedláček O, Timmermann A, Vollstädt MGR, Wang Z, Watts S, Rahbek C, Varassin IG. 2017. Global patterns of interaction specialization in bird–flower networks. *Journal of Biogeography* **44**:1891–910 DOI 10.1111/jbi.13045.

