



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD

ECOLOGÍA

LA IMPORTANCIA DE LA APERTURA DE CLAROS EN LA INTERACCIÓN
PLANTA-ANIMAL EN LA SELVA LACANDONA

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BIÓL. KARINA MONCERRAT SÁNCHEZ SÁNCHEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:

DRA. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN
ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DRA. EK DEL VAL DE GORTARI

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN
ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN
ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN. SEPTIEMBRE, 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD

ECOLOGÍA

LA IMPORTANCIA DE LA APERTURA DE CLAROS EN LA INTERACCIÓN
PLANTA-ANIMAL EN LA SELVA LACANDONA

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BIÓL. KARINA MONCERRAT SÁNCHEZ SÁNCHEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:

DRA. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN
ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DRA. EK DEL VAL DE GORTARI

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN
ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN
ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN. SEPTIEMBRE, 2023

COORDINACIÓN GENERAL DE ESTUDIOS DE POSGRADO
COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ENTIDAD: INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
OFICIO: CGEP/CPCB/ IIES /0503/2023
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **08 de mayo de 2023** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** de la estudiante **SÁNCHEZ SÁNCHEZ KARINA MONCERRAT**, con número de cuenta **414021712** con la tesis titulada “**LA IMPORTANCIA DE LA APERTURA DE CLAROS EN LA INTERACCIÓN PLANTA-ANIMAL EN LA SELVA LACANDONA**”, realizada bajo la dirección de la DRA. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
Vocal: DR. DAVID ALEXANDER PRIETO TORRES
Vocal: DR. EDUARDO CUEVAS GARCÍA
Vocal: DR. CÉSAR ANDRÉS TORRES MIRANDA
Secretaría: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI

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

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 13 de junio de 2023

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



c. c. p. Expediente del alumno

AGNS/RCHT/EARR/rcht

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

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

Al Consejo Nacional de Humanidades Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) por la beca (No. CVU: 1035669) otorgada para la realización de mis estudios de maestría.

A los proyectos PAPIIT-UNAM IN-201620 y PAPIIT-UNAM IN-203323 por el apoyo otorgado para el financiamiento del proyecto.

A mi tutora principal, Dra. Julieta Benítez Malvido y a los miembros del Comité Tutor, Dra. Ek del Val de Gortari y Dr. Jorge Ernesto Schondube Friedewold, por su apoyo en el diseño, desarrollo y culminación de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Mi estancia como estudiante de Maestría en el Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, sin duda fue diferente a la de estudiantes de generaciones anteriores. Antes de externar mi gratitud a quienes de algún modo contribuyeron en mi formación y a la realización de este trabajo, quiero expresar todo mi reconocimiento y respeto al personal médico que enfrentó en primera línea la etapa más crítica de la pandemia de COVID-19 y a la comunidad científica involucrada. Con sus contribuciones, en la actualidad contamos con las herramientas necesarias para enfrentar con menor adversidad esta enfermedad, y que nos permiten retomar nuestras actividades y en lo personal continuar y culminar esta etapa de mi vida profesional.

A todo el personal académico, administrativo y trabajadores en general del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad y del Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por el apoyo otorgado durante mi ingreso, estancia y egreso en la maestría.

A mi tutora principal, Dra. Julieta Benítez Malvido, por la oportunidad y confianza brindada de realizar mis estudios de maestría en su laboratorio. Las circunstancias que enfrentamos para el desarrollo de mi trabajo teniendo una pandemia de por medio nos imposibilitó en desarrollar mi trabajo como en un inicio lo teníamos planeado, aun así, lo sacamos adelante. Motivo por el que quiero externarle mi agradecimiento por todo el apoyo brindado.

A los miembros del jurado de Examen de Grado: Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, Dr. David Alexander Prieto Torres, Dra. Ek del Val de Gortari, Dr. Eduardo Cuevas García y Dr. César Andrés Torres Miranda por los comentarios y sugerencias realizados a mi trabajo.

A los doctores Francisco Mora, Ernesto Vega, Ellen Andresen, Héctor Arita, Víctor Arroyo, Ek del Val, Miguel Martínez, Horacio Paz, Diego Pérez, quienes en algún momento me dieron clases durante la maestría, que me permitieron obtener los conocimientos necesarios para el desarrollo de mi trabajo de investigación.

Al M. en C. Juan Manuel Lobato García, por todo el apoyo técnico en campo. Por las sugerencias hechas a mi trabajo y la asistencia con la identificación de las especies de colibríes.

Al Dr. Ricardo Ayala Barajas, por su valiosa ayuda en la identificación de las abejas encontradas en mis videos.

Al Dr. Marco Tulio Oropeza Sánchez, por la asistencia, revisión y recomendaciones en el análisis de mis datos.

Al Dr. Héctor Hugo Siliceo Cantero, a quién tuve la oportunidad de conocer al inicio de la maestría. Aunque fue breve el tiempo que convivimos, quiero externarle mi agradecimiento por haberme compartido parte de su conocimiento y por las recomendaciones hechas para que mi estancia en el posgrado haya sido amena.

Al profesor Pedro González Julián, a quién tengo la oportunidad de conocer desde el primer semestre de la licenciatura. Gracias por animarme a entrar al posgrado y por creer que lo lograría.

A Rafael Lombera y a la Dra. Ana María González Di Pierro, por las facilidades otorgadas para que mi estancia en el Arca de Noé y en la selva hayan sido de las experiencias más hermosas que he vivido tanto a nivel profesional como personal. Rafa, sin tu apoyo, el trabajo de campo me hubiera resultado complicado. Además de divertirme mucho, quiero agradecerte por

haberme compartido tus conocimientos sobre ese majestuoso lugar llamado La Selva Lacandona.

A la familia Lombera de Boca de Chajul, quién sin duda me recibió cálidamente en su hogar y estuvieron al pendiente de que mi estancia fuera sin contratiempos. Regresar de la selva y sentarme a comer con ustedes como una más de la familia, me hacía sentir como en casa.

A quién ya no está. Gracias por los ánimos, las discusiones, las risas, las lágrimas, el cariño, las preocupaciones, la protección, los regaños, el apoyo, los enojos, el aprendizaje, los consejos y la infinidad de memes.

A mi querida UNAM, por abrirme sus puertas por segunda ocasión. Esta vez como estudiante de posgrado.

A México, mi hermoso y amado país, gracias.

DEDICATORIA

A mi madre, quien ha estado presente en cada una de las etapas de mi vida. Por su apoyo incondicional, incansable esfuerzo y constante sacrificio.

La culminación de esta etapa de mi vida también es de celebración para ti, te amo mami.

“Ella es fuerte. Ella es una guerrera. Ella es mi madre.” Bob Marley.

A mi padre, quien partió de este mundo a la mitad del camino que hoy concluyo. Se que donde quiera que estés, no me olvidas como yo no te olvido y estás orgulloso por lo que he y seguiré logrando.

Haberme aventurado a estudiar a seres tan bellos y nobles como los colibríes no fue casualidad, porque tú te has convertido en el más bello de todos.

“No hay mejor homenaje a la memoria del padre que imitar noblemente sus virtudes.”

Anónimo.

“Love for all living creatures is the noblest attribute of man.” Charles Darwin.

...de una piedra los dioses habían dado vida al x ts'unu'um, a nuestro preciado picaflor.

'x ts'unu'um' Leyenda Maya



ÍNDICE

1. RESUMEN	1
2. ABSTRACT	3
3. INTRODUCCIÓN	5
3.1. Disturbio e interacciones bióticas	7
4. HIPÓTESIS	10
5. OBJETIVOS	11
5.1. Objetivo general	11
5.2. Objetivos particulares	11
6. ANTECEDENTES	12
7. MATERIALES Y MÉTODOS	14
7.1. Área de estudio	14
7.2. Especie de estudio	15
7.3. Observación de colibríes e insectos	17
7.4. Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI)	19
7.5. Análisis de datos	19
8. RESULTADOS	22
8.1. Tasas de visita en sotobosque y claros de selva	25
8.2. Redes Ecológicas	32
9. DISCUSION	35
9.1. Comportamiento de forrajeo de los colibríes	35
9.2. Comportamiento de forrajeo de los insectos	36
9.3. Tasas de visita en sotobosque y claros de selva	37
9.4. Redes ecológicas	41
10. CONCLUSIONES	45
11. LITERATURA CITADA	47
12. ANEXOS	64
12.1. Anexo 1. Códigos QR de videos representativos del comportamiento de cada especie de colibrí observada en <i>H. librata</i>	64
12.2. Anexo 2. Códigos QR de videos representativos del comportamiento de las especies de insectos observadas en <i>H. librata</i>	65

RESUMEN

Los claros de selva, dentro de los bosques tropicales lluviosos, son hábitats importantes para la regeneración y mantenimiento de las comunidades de plantas y animales. La presencia de claros permite el reclutamiento y crecimiento de diferentes especies de plantas demandantes de luz, así como el mantenimiento de distintas interacciones planta-animal. El género *Heliconia* (Heliconiaceae) puede ser considerado como un modelo de estudio en los ecosistemas tropicales ya que las especies del género facilitan el entendimiento de cómo las interacciones planta-animal pueden ser modificadas como consecuencia de perturbaciones de origen natural o antrópico. El objetivo de este estudio fue evaluar si la presencia de claros de selva en el dosel afecta el comportamiento de forrajeo, riqueza y las tasas de visita de las especies de colibríes e insectos asociadas a *Heliconia librata*, así como la estructura de las redes de interacciones ecológicas heliconia-animal. Dentro de la Reserva de la Biósfera de Montes Azules, en La Selva Lacandona, Chiapas, México, se localizaron plantas de *H. librata* creciendo en zonas de sotobosque bajo un dosel cerrado y plantas de *H. librata* creciendo en zonas de claros con dosel abierto. Las diferentes especies de colibríes y de insectos asociadas a *H. librata*, así como el comportamiento de forrajeo y las tasas de visita se determinaron a través de videos. Adicionalmente, se registró el número de flores abiertas por inflorescencia de cada planta de *H. librata* y se estimó el Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) mediante el uso de imágenes satelitales Sentinel 2, para evaluar si ambas variables tienen efecto sobre las tasas de visita realizadas por colibríes e insectos. Se registraron un total de 1045 visitas de cuatro especies de colibríes y 505 visitas de cuatro especies de lepidópteros y cuatro especies de himenópteros. Las tasas de visita fueron significativamente mayores en plantas localizadas en claros de selva que en plantas localizadas en el sotobosque. De acuerdo con las observaciones, todas las visitas realizadas por los colibríes fueron legítimas, lo que puede llegar a considerarlos

como potenciales polinizadores, a diferencia de los insectos, que realizaron visitas legítimas e ilegítimas. El número de flores abiertas por inflorescencia de *H. librata* se relacionó positivamente con las tasas de visita de colibríes, pero no con las tasas de visita de insectos. El NDVI no se relacionó con las tasas de visita (colibríes e insectos) ni con las flores abiertas de *H. librata*. El uso del NDVI para estimar el estado de la vegetación en zonas con alta cobertura vegetal como la RBMA parece no ser lo más adecuado. El comportamiento de forrajeo de los visitantes florales generó que las redes de interacción presentaran patrones significativamente anidados. Los claros de selva tienen un efecto positivo en la presencia de mariposas y abejas. Dentro de La Selva Lacandona en el sureste de México *H. librata* es una especie, que al igual que otras especies del género, parece tener similitudes en la organización en sus interacciones en hábitats diferentes.

ABSTRACT

Forest gaps within tropical rainforests are important habitats for the regeneration and maintenance of plant and animal communities. The presence of gaps allows the recruitment and growth of different light-demanding plant species, as well as the maintenance of plant-animal interactions. The genus *Heliconia* (Heliconiaceae) can be considered as a study model in tropical ecosystems since the species in the genus facilitate the understanding of how plant-animal interactions can be modified as a result of natural and anthropogenic disturbances. This study aimed to describe whether or not the presence of forest gaps in the canopy affects the foraging behavior, richness, and abundance of animal species associated with *Heliconia librata*, as well as the structure of ecological interaction networks. In the Montes Azules Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico, *H. librata* plants were searched growing under the closed canopy and others in forest gaps. Hummingbird and insect species associated with *H. librata*, as well as their foraging behavior and visitation rates were determined through video cameras. Furthermore, the number of open flowers per inflorescence of each *H. librata* plant was recorded and the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) was estimated using Sentinel 2 satellite images, to assess whether both variables affected animal visitation rates. A total of 1045 visits from four hummingbird species and 505 visits from four Lepidoptera and four Hymenoptera species were recorded. Visitation rates were significantly higher in plants found in forest gaps than in plants found in the understory. All hummingbird visits were legitimate, unlike the insects, which made legitimate and illegitimate visits. The number of open flowers per inflorescence of *H. librata* was positively related to hummingbird visitation rates, but not to insect visitation rates. NDVI was not related to visitation rates (hummingbirds and insects) or open flowers of *H. librata*. The use of NDVI to estimate the state of vegetation in areas with high vegetation cover such as the RBMA is not the most appropriate. The interaction networks presented a significantly nested

pattern. Forest gaps appeared to have a positive effect on the abundance of butterflies and bees, which allows them to be considered as floral visitors for *H. librata*. In the Lacandon rainforest in southeastern Mexico *H. librata*, like other species in the genus *Heliconia*, seems to have organizational similarities in its biotic interactions in different habitats.

INTRODUCCIÓN

La formación de claros en el dosel de los bosques tropicales lluviosos juega un papel importante en el desarrollo de nuevas comunidades de plantas y animales a través del espacio y tiempo (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1986; Martínez-Ramos et al., 1988). En general, los ambientes que se desarrollan después de una perturbación tienden a ser inadecuados para muchas especies características de bosques maduros (Ewers y Didham, 2006), debido a que los claros suelen presentar diferentes condiciones microclimáticas como mayor temperatura, luz y menor humedad (Didham y Lawton, 1999). Sin embargo, la presencia de claros en el dosel permite el reclutamiento y crecimiento de especies de plantas demandantes de luz, así como el mantenimiento de las interacciones bióticas (e.g., polinización, dispersión de semillas y herbivoría) que estas especies tienen con diferentes especies de fauna (Fortuna y Bascompte, 2006; Bastolla et al., 2009; Benítez-Malvido y Lemus-Albor, 2006; Santos y Benítez-Malvido, 2012; Hagen et al., 2012).

Las especies del género *Heliconia* han sido excelentes modelos de estudio para entender cómo las interacciones bióticas son modificadas como consecuencia de perturbaciones naturales y antrópicas (Benítez-Malvido et al., 2016). El género *Heliconia* es el único dentro de la familia Heliconiaceae (Orden Zingiberales) (Berry y Kress, 1991). Se estima que existen más de 200 especies de *Heliconia* que se distribuyen principalmente en zonas Neotropicales (Kress et al., 1999). En México se enlistan 19 especies pertenecientes al género (Villaseñor, 2016) y al sur del país dentro de La Selva Lacandona en el estado de Chiapas se registran 14 especies (Santos et al., 2009). Se ha observado que las heliconias son elementos importantes en los paisajes tropicales, tanto en bosque primario como en vegetación secundaria (e.g., acahuales), debido a su incidencia y al gran número de interacciones bióticas mutualistas y antagonistas en las que están involucradas las diferentes especies (Assis et al., 2002; Aristizábal et al., 2013;

Bersosa et al., 2014; Benítez-Malvido et al., 2014 y 2016). Las heliconias presentan inflorescencias con brácteas de colores brillantes, flores de un día con antesis diurna, que producen grandes cantidades de néctar. Con síndrome ornitófilo, las aves (e.g., colibríes) son las principales polinizadoras de estas plantas que también pueden ser visitadas por mariposas y abejas (Stiles, 1975; Temeles y Kress, 2003; Temeles et al., 2005; Da Cruz et al., 2006). La mayoría de las especies de *Heliconia* suelen ser encontradas en áreas con una buena disponibilidad de luz, como los claros de selva (Stiles, 1975; Berry y Kress, 1991), que les confiere una alta capacidad para propagarse horizontalmente a través de estolones. Esto genera que formen grandes agregados en hábitats alterados (Stiles, 1975).

Entre las especies animales comúnmente relacionadas al género *Heliconia* se encuentran los colibríes, aves que se alimentan principalmente del néctar que producen las flores, al mismo tiempo que contribuyen con la reproducción sexual de las plantas a través de la polinización. Tomando en cuenta su comportamiento, se pueden distinguir especies territoriales de colibríes que defienden activamente sus áreas de alimentación y especies que no defienden un territorio y en su lugar recorren rutas de forrajeo (Arizmendi y Berlanga, 2014). Los visitantes florales pueden ser considerados como especies esporádicas, frecuentes, oportunistas, saqueadoras, generalistas o especialistas, además de visitantes florales legítimos o ilegítimos. En este sentido, una visita legítima ocurre cuando el visitante se acerca a la flor y hace contacto con los órganos reproductivos (anteras y estigma) (Alves-dos-Santos et al., 2016). Por otro lado, están aquellos visitantes ilegítimos que visitan flores, recolectan recursos (incluso frecuentemente), pero solo están robando néctar y / o polen sin tener contacto con los órganos reproductivos de la planta. De acuerdo a Inouye (1980), se denominan robadores de néctar (nectar robbing) a las especies de animales que realizan perforaciones en la corola de las flores y ladrones de néctar (nectar thieving) a las especies de animales que no realizan

perforaciones en las flores y en su lugar utilizan las mismas aperturas utilizadas por los visitantes legítimos pero un desajuste morfológico impide la polinización.

Disturbio e interacciones bióticas

Las interacciones planta-animal son importantes para el funcionamiento de los ecosistemas y pueden ser interpretadas mediante redes ecológicas complejas (Bronstein, 2008; Ings et al., 2009). Como resultado del uso de estas herramientas, es posible representar las interacciones (vínculos) entre especies (nodos o vértices) que conforman una comunidad en redes bipartitas (Almeida y Mikich, 2018; Martínez-Falcón et al., 2019). Las redes bipartitas se caracterizan por describir las relaciones entre dos grupos de interactuantes (e.g., planta-planta) o dos niveles tróficos (e.g., planta-visitante floral o planta-herbívoro) (Dehling, 2018). Algunas redes de interacción presentan interacciones anidadas, en donde las especies con menos interacciones (especies periféricas) están conectadas con especies con la mayor cantidad de interacciones (especies centrales) (Guimarães et al., 2006; Bascompte y Stouffer, 2009). Por otra parte, la presencia de relaciones modulares indica que hay subgrupos de especies que interactúan más frecuentemente entre sí que con especies de otros subgrupos (Olesen et al., 2007; Dáttilo et al., 2013). Además del anidamiento y la modularidad, existen otros descriptores de las redes ecológicas que ayudan a explicar porque las especies interactuantes están conectadas de cierta manera dentro de la comunidad (Martínez-Falcón et al., 2019). El índice H_2' se utiliza para comparar la especialización entre redes y toma valores de $H_2' = 0$ cuando las interacciones son altamente generalistas hasta $H_2' = 1$ cuando las interacciones son altamente especialistas. Por otro lado, se sabe que este índice puede ser muy sensible al tamaño de la red, cuando hay una baja riqueza o pocas conexiones (Luna et al., 2017). El uso de redes ecológicas permite sintetizar la información contenida en sistemas complejos y contribuir a comprender cómo

funcionan los sistemas ecológicos. Las redes de interacción ecológica nos permiten entender las consecuencias de los disturbios de origen natural o antrópico como la pérdida de especies en los ecosistemas.

El índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) es un índice ampliamente utilizado en análisis fenológicos y para medir la distribución de la vegetación como resultado del análisis de datos obtenidos mediante satélites (Pettorelli, 2013). El NDVI se basa en la reflectancia del infrarrojo cercano y su fórmula es: $NDVI = (NIR - RED) / (NIR + RED)$, donde la estructura de la hoja dispersa el infrarrojo cercano (NIR) y la clorofila absorbe el rojo (RED). Este índice toma valores de -1 (sin vegetación) y 1 (máxima cobertura de vegetación) (Pettorelli et al., 2005). El NDVI, se considera un índice de teledetección estrechamente relacionado con la productividad de la vegetación y los picos de actividad fotosintética, por lo que ha sido aplicado para diferentes estudios ecológicos (Pal et al., 2019). Entre las aplicaciones que tiene destaca como indicador de la complejidad del hábitat (Lassau et al., 2005), que combinado con estudios cuantitativos permiten describir las relaciones entre productividad y la biodiversidad (Koh et al., 2006). La estimación del estado de la vegetación mediante el uso del NDVI ha sido considerado un buen predictor de la riqueza y diversidad de aves (Bino et al., 2008; Nieto et al., 2015), además de proporcionar información sobre el espacio y distribución temporal de las comunidades de plantas (Reed et al., 1994). El NDVI se utiliza como indicador de la biodiversidad, cuando se consideran métricas de comunidades faunísticas como riqueza, diversidad o abundancia y la estructura de la vegetación, siempre y cuando los estratos de la vegetación puedan ser medidos mediante teledetección (Lassau y Hochuli, 2008). La estimación del Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI), podría evidenciar la existencia de diferencias en el estado de la vegetación (vegetación con mayor o menor densidad y/o cobertura) que permitan explicar las discrepancias en la producción de flores entre

las heliconias que crecen en zonas de sotobosque bajo el dosel y las que crecen en zonas de claros.

Bajo el contexto anterior, las especies de plantas en los bosques tropicales se dividen frecuentemente en dos grandes grupos funcionales, tolerantes a la sombra (especies persistentes) y demandantes de luz (especies pioneras). Las especies pioneras son aquellas que inician y terminan su ciclo de vida en claros y que presentan una alta producción de frutos e inflorescencias (Martínez-Ramos, 1994). Los individuos de *Heliconia*, que habitan en selva madura, tienen una limitada capacidad de propagación vegetativa por lo que difícilmente llegan a formar agregados y suelen tener una baja producción de flores (Kilkenny y Galloway, 2008), en comparación a individuos que crecen en zonas abiertas y bien iluminadas como los claros (Kress et al., 1999), ya que disponen de suficientes recursos lumínicos para producir inflorescencias, mayor cantidad de flores y néctar que garantizan la llegada de los visitantes florales (Stiles, 1975; Levey, 1988; Wunderle et al., 2005).

Este trabajo buscó determinar si existen diferencias entre las tasas de visita de diferentes especies de visitantes florales en las inflorescencias de *Heliconia librata* Griggs, en zonas de sotobosque y zonas de claros de selva en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules, en La Selva Lacandona. Asimismo, se consideraron las características de los individuos de *H. librata* (flores abiertas por inflorescencia) y de la vegetación que podrían estar explicando estas diferencias. Las especies de *Heliconia* son polinizadas por colibríes y también son visitadas por otras especies de animales como mariposas y abejas, sin embargo, son escasos los estudios sobre interacciones planta-animal usando a *H. librata* (Izquierdo-Palma et al., 2021). La determinación de las diferentes especies de visitantes florales asociadas a *H. librata* se realizó en sotobosque y en claros de selva para entender cómo la perturbación natural del hábitat

genera cambios en el comportamiento de forrajeo, riqueza y las tasas de visita de los colibríes e insectos, así como en la estructura de las interacciones.

HIPÓTESIS

La apertura de claros en el dosel afectará el comportamiento de forrajeo, riqueza, tasas de visita y estructura de las redes de interacción entre visitantes florales (colibríes e insectos) y *Heliconia librata*. Las plantas creciendo en claros ofrecerán más y mejores recompensas florales para los colibríes e insectos que las visitan. Se espera que las tasas de visita sean mayores en plantas de *Heliconia* que crecen en claros de selva, en comparación con plantas que crecen bajo el dosel cerrado. La apertura de claros generará cambios en la composición, comportamiento y la dinámica de las comunidades de visitantes florales. En cuanto a las redes ecológicas, se espera que presenten mayor número de interacciones las plantas de *Heliconia librata* que crecen en claros de selva y un patrón anidado, como resultado de la interacción de especies de visitantes florales generalistas y especialistas.

OBJETIVOS

Objetivo General:

Evaluar el comportamiento de forrajeo (visitantes legítimos o ilegítimos) y las redes ecológicas de interacción de las especies de colibríes e insectos asociadas a *Heliconia librata* en zonas de sotobosque y claros en La Selva Lacandona.

Objetivos Particulares:

1. Identificar y definir el comportamiento de forrajeo (polinizador potencial, robador o ladrón de néctar) de las especies de colibríes e insectos asociadas a *H. librata*.
2. Analizar la riqueza y las tasas de visita de los colibríes e insectos asociados a *H. librata* en zonas de sotobosque y claros.
3. Evaluar la relación entre las tasas de visita de los colibríes e insectos en zonas de sotobosque y claros con: 1) el número de flores abiertas, 2) el NDVI.
4. Describir los patrones de interacción mediante el uso de redes ecológicas, entre *H. librata* y sus visitantes florales (colibríes e insectos).

ANTECEDENTES

La presencia de colibríes como visitantes florales en claros de selva resalta su habilidad para encontrar y usar los recursos florales (Pollock et al., 2020). Por otra parte, las áreas abiertas dentro de los bosques son hábitats importantes para la riqueza y abundancia de mariposas y abejas (Hanula et al., 2015), debido a que son sitios que presentan climas más cálidos y mayor disponibilidad de recursos florales en comparación con sitios en donde el dosel permanece cerrado (Walters y Stiles, 1996; Hanula et al., 2016).

La especialización en interacciones de polinización, mediante redes ecológicas, señalan que esta varía en función de la morfología floral. Por ejemplo, los colibríes de picos largos visitan plantas con corolas alargadas, por lo que, estos se pueden considerar especializados en comparación con colibríes de pico corto (Dalsgaard et al., 2009). Maruyama et al. (2014), resaltan la importancia de la morfología de las especies, la fenología, así como la preferencia del hábitat como determinantes de las frecuencias de interacción en las redes.

Por otro lado, el ambiente parece jugar un papel importante en la especialización en redes mutualistas planta-colibrí. Las interacciones a bajas altitudes parecen presentar mayor especialización (Dalsgaard et al., 2011). El anidamiento en redes, para algunas especies de *Heliconia*, indican que estas plantas desempeñan funciones similares en el ecosistema (e.g., alimento y hábitat) y que la organización de las interacciones entre plantas y la fauna visitante y/o habitante no cambia con la perturbación del hábitat, aunque si la composición de especies de la fauna asociada (Benítez-Malvido et al., 2014). Recientemente, el estudio de redes de interacción en hábitats contiguos sugiere que los atributos morfológicos coincidentes y no coincidentes “prohibidos” de las especies, son importantes para la interacción planta-colibrí (Izquierdo-Palma et al., 2021).

El estudio de las interacciones heliconia-colibrí se ha enfocado a especies de colibríes como, *Thalurania furcata* Gmelin, *Chalybura urochrysis* Gould, *Florisuga mellivora* Linnaeus, *Amazilia amabilis* Gould, *Amazilia yucatanensis* Cabot, *Chlorestes candida* Bourcier y *Amazilia tzacatl* De la llave, consideradas especies territoriales y generalistas (Stiles, 1975 y 1981; Linhart, 1973; Puch-Chávez, 2018), al igual que a *Phaethornis longirostris* Delattre, identificado como potencial polinizador y *Phaethornis striigularis* Gould que frecuentemente actúa como robador de néctar (Izquierdo-Palma et al., 2021). En insectos, algunos visitantes florales ilegítimos son abejas de los géneros, *Trigona*, *Xylocopa* y *Apis*, debido a que acostumbran romper botones y flores para acceder a los recursos florales (néctar/polen) (Espino et al., 2012; Gelvez-Zuñiga et al., 2016; Martínez-Pérez, 2020; Baena-Díaz et al., 2022).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se desarrolló dentro de la Reserva de la Biósfera de Montes Azules (RBMA), localizada en el estado de Chiapas al sureste de México 16°06' N, 90°56' O a 120msnm. La RBMA, se encuentra dentro de La Selva Lacandona y comprende parte de Guatemala y México (Medellín, 1994). En la actualidad, la RBMA alberga la mayor parte de selva de la región (3310 km²), por lo que se le considera una zona importante para la conservación de la biodiversidad (Myers et al., 2000; Figueroa et al., 2009). La temperatura máxima y mínima anual es de 31.8 °C (abril-mayo) y 18 °C (enero-febrero), respectivamente. La precipitación anual promedio es de 3000mm (Meave del Castillo, 1990).

El principal tipo de vegetación es la selva alta perennifolia, con árboles que alcanzan hasta 40 m de altura en terrazas aluviales a lo largo de los ríos (Meave del Castillo, 1990; Siebe et al., 1995; Rzedowsky, 2006). El paisaje está compuesto por un mosaico de usos del suelo que incluye fragmentos de bosque de diversas formas y tamaños, vegetación secundaria de varias edades, asentamientos humanos, tierras de cultivo, pastizales, y caminos pavimentados y no pavimentados (Meave del Castillo, 1990). De las 14 especies de *Heliconia* registradas dentro de La Selva Lacandona, ocho se reportan dentro de la zona de estudio y sus alrededores (Santos et al., 2009). Para este estudio se consideraron plantas de *H. librata* que crecen en zonas de sotobosque y claros de selva de origen natural dentro de la RBMA (Martínez-Ramos et al., 1988). Las observaciones de los colibríes e insectos que visitaron las flores de *H. librata*, se realizaron dentro de la RBMA. Los datos fueron colectados entre agosto y septiembre de 2021.

Especie de estudio

En México, *H. librata* se ha registrado en los estados de Veracruz, Tabasco, Oaxaca y Chiapas. También se ha reportado para Guatemala y Nicaragua (Gutiérrez-Báez, 2000; De Castro et al., 2007). Las plantas de *H. librata* miden entre 1.5 y 3 metros de altura, su crecimiento es de tipo musoide que se caracteriza por producir inflorescencias con orientación erecta que terminan en forma de triángulo con 14 a 18 brácteas de color amarillo o naranja que contienen las flores (Ortiz-Curiel et al., 2015). Las hojas de *H. librata* son pecioladas con 1 m de longitud y cerca de 30 cm de ancho (Sosof et al., 2006) (Figura 1). De acuerdo con Berry y Kress (1991), las plantas de *H. librata* habitan en zonas con un 40% de sombra y se encuentren agrupadas en macollos o pequeñas poblaciones dentro de la selva. Esta especie ha sido reportada comúnmente en bosque primario, claros de selva, fragmentos de bosque y en vegetación secundaria (Santos et al., 2009). Sin embargo, en la región de estudio se ha encontrado preferentemente en bosque maduro.



Figura 1. A y B: Imágenes representativas de las inflorescencias de *Heliconia librata* C: Vista panorámica de una planta de *Heliconia librata* dentro de La Reserva de la Biósfera de Montes Azules (RBMA) en La Selva Lacandona. Fotografías: Karina Sánchez.

Observación de colibríes e insectos

Los puntos de muestreo se distribuyeron en aproximadamente 4 km² (Figura 2). La selección de las plantas de *H. librata* se realizó a través de recorridos dentro de la selva continua, tomando en cuenta una separación de al menos 10 m entre cada planta seleccionada. El muestreo total se realizó en 80 plantas de *H. librata* de las cuales 23 corresponden a individuos de *H. librata* presentes en el sotobosque (selva madura), y 57 corresponden a individuos de *H. librata* que se encontraron creciendo en claros de selva.

El comportamiento de forrajeo (polinizador potencial, robador o ladrón de néctar) y las tasas de visita de los colibríes e insectos se determinaron a través de 4 horas de grabaciones por planta (6:00-10:00am) con la ayuda de cámaras GoPro modelos: HERO7 Silver y HERO8 Black. El comportamiento de forrajeo de los visitantes florales asociados a *H. librata* fue determinado tomando en cuenta dos categorías. La primera denominada “visitante legítimo” cuando los visitantes florales tuvieron contacto con los órganos reproductivos de la flor (anteras y estigma), lo que indica que son polinizadores potenciales. La segunda categoría fue “visitante ilegítimo”, cuando los visitantes accedieron a los recursos de las flores mediante otros mecanismos (Alves dos Santos et al., 2016). El esfuerzo de muestreo para las observaciones de los animales fue de 320 horas durante 27 días. Además de las observaciones obtenidas por las cámaras, se cuantificó el número de flores abiertas por inflorescencia de cada planta de *H. librata* filmada. La identificación de los colibríes e insectos se realizó con ayuda de observaciones en campo y fotografías de los ejemplares encontrados, así como el uso de claves especializadas (Garrigues y Dean, 2014; Arizmendi y Berlanga, 2014; Hanson et al., 2021; Garwood y Jaramillo, 2023).

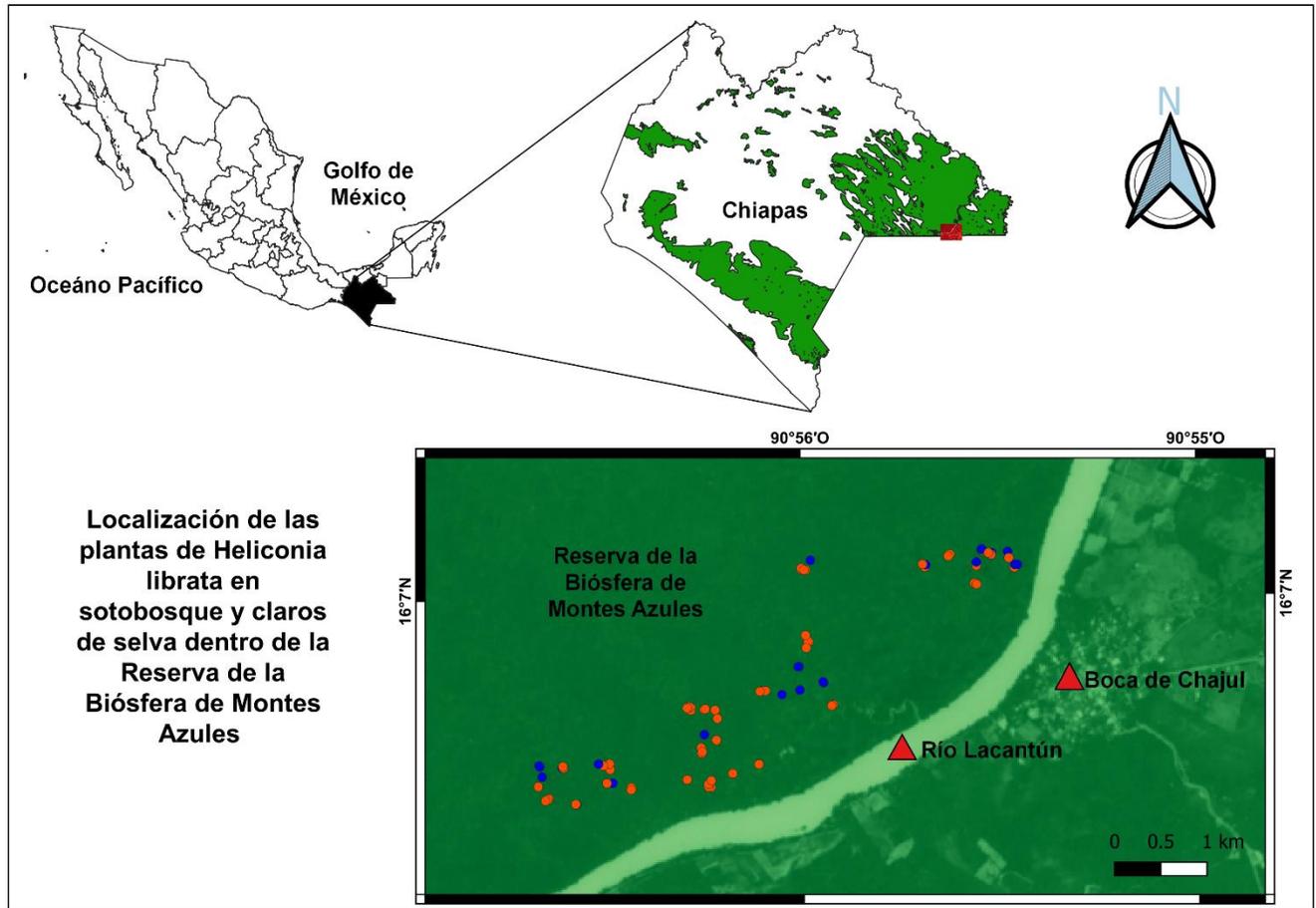


Figura 2. Mapa de localización de las plantas de *Heliconia librata* en sotobosque y claros de selva dentro de La Reserva de la Biósfera de Montes Azules (RBMA) en La Selva Lacandona. Cada punto representa una planta de *Heliconia librata* muestreada. Los puntos de color azul representan las plantas ubicadas en sotobosque y los puntos de color naranja las plantas ubicadas en claros de selva.

Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI)

El NDVI es un índice no dimensional, por lo que sus valores van de -1 a 1. Los valores que están por debajo de 0.1 corresponden a cuerpos de agua y/o tierra desnuda, mientras que los valores más altos de 0.6 a 0.8 son indicadores de actividad fotosintética de selvas tropicales (Tovar, 2011). La estimación del NDVI se realizó con imágenes satelitales Sentinel 2 obtenidas de Scientific Data Hub de la Agencia Espacial Europea (ESA), en el enlace: <https://scihub.copernicus.eu/dhus/#/home>. Las plataformas Sentinel 2A y Sentinel 2B cuentan con un sensor multiespectral (MSI), que captura la radiación reflejada en 13 bandas espectrales y corrección atmosférica (Fernández-Manso et al., 2016). Las imágenes seleccionadas pertenecen a las observaciones que Sentinel 2A realizó en los sitios de estudio entre los meses de agosto y septiembre de 2021. De acuerdo con el % de cobertura de nubes, la imagen que mejor representó la zona de estudio pertenece al 27 de agosto de 2021. El cálculo del NDVI se hizo con las bandas 4 y 8 en la calculadora ráster del software QGIS versión 3.22.10 (Quantum GIS Development Team, 2022). Se determinó si existe una relación entre el número de flores abiertas por inflorescencia de *H. librata* y el NDVI tanto en el sotobosque como en claros de selva.

Análisis de datos

Para la estimación de las tasas de visita se consideró el número de visitas grabadas en relación con el tiempo total de observación de las flores de *H. librata*, que al final fue expresado como el número de visitas por hora. Las diferencias entre las tasas de visita de los colibríes e insectos, así como en el número de flores abiertas por inflorescencia de cada planta de *H. librata* en zonas de sotobosque y claros de selva se evaluaron mediante la prueba de independencia X^2 (Agresti, 2003). El posible efecto del número de flores abiertas y el NDVI sobre las tasas de

visita realizadas por parte de los colibríes, los insectos y a nivel de especie fue analizada mediante Modelos Lineales Generalizados (GLM) (Crawley, 2007; Cayuela, 2009). Primero con modelos de regresión de Poisson y la función log, tomando en cuenta que se trabajó con conteos como variable de respuesta.

Al corroborar que los datos presentaron sobredispersión, se decidió analizarlos a través de modelos de regresión binomial negativa (Hilbe, 2011a; Logan, 2011), donde se asume que la varianza presenta un valor superior a la media (Navarro et al., 2001; Morales y López, 2009; Mesa-Fúquen et al., 2021). La estimación de los coeficientes de las variables explicativas de los modelos β y el parámetro de dispersión α se realizaron a través del método de Máxima verosimilitud (Hilbe, 2011b). La bondad de ajuste de los modelos se verificó con la devianza (D), que se refiere al cociente de la devianza residual (G^2) y los grados de libertad de los modelos, por lo general toma un valor cercano a 1 cuando la sobredispersión de los datos fue correctamente modelada (Cayuela, 2009). La adecuación de los GLM fue probada con la devianza (D) que sigue una distribución X^2 con $n-p$ grados de libertad (Hilbe, 2011c).

Adicionalmente, se compararon los modelos binomiales negativos ajustados y los modelos de regresión Poisson previamente hechos a través de pruebas de razón de verosimilitud para comprobar que los modelos seleccionados eran los más apropiados (Cameron y Trivedi, 2001). Basándose en los resultados obtenidos con los GLM, las variables explicativas que resultaron tener efecto significativo sobre las tasas de visita se representaron a través de una regresión lineal simple. Las diferencias entre los valores de NDVI de zonas de sotobosque y claros de selva se evaluaron mediante una prueba T (López, 2021). Para evaluar las diferencias en el estado de la vegetación de zonas de sotobosque y claros de selva se consideró el número de flores abiertas por inflorescencia como la variable dependiente y el NDVI como la covariable mediante un análisis de Covarianza ANCOVA (Crawley, 2007).

Para la formación de las redes de interacción, se consideró la frecuencia de las interacciones de cada individuo en función del hábitat (sotobosque/claros), en el que fue observado. Además, se tomó en cuenta una matriz de adyacencia A , donde el elemento a_{ij} indica el número de veces que la planta i fue visitada por un colibrí o un insecto j (Bascompte et al., 2003). Los parámetros que se estimaron para conocer la estructura y especialización de las redes fueron la “conectancia”, entendida como la proporción de posibles enlaces que realmente se realizan (Jordano, 1987), y la “especialización”, mediante el uso del índice de especialización (H_2'), que tiene un rango que va de $H_2' = 0$ (sin especialización) a $H_2' = 1$ (completamente especializado) (Blüthgen et al., 2006). Las redes de interacción y los parámetros de red se obtuvieron con el paquete *bipartite* y la función “*networklevel*” en el software R (Dormann et al., 2009; R Development Core Team, 2018).

El “anidamiento”, se caracteriza por que el núcleo de las especies generalistas interactúa entre sí, y porque las especialistas también interactúan con las generalistas (Dehling, 2018; Martínez-Falcón et al., 2019), fue estimado de forma cualitativa en el programa ANINHADO (Guimarães y Guimarães, 2006), mediante el uso del índice NODF (Nestedness metric based on Overlap and Decreasing Fill) y de forma cuantitativa en el programa NODF (Almeida-Neto y Ulrich, 2011), con el uso del índice WNODF (Weighted Nestedness metric based on Overlap and Decreasing Fill). Ambos índices van de un rango de 0 cuando hay ausencia de anidamiento hasta 100 cuando la red está perfectamente anidada y que a diferencia de otros índices son menos propensos al error tipo I (Almeida-Neto et al., 2008; Bascompte y Jordano, 2013). Para determinar si los valores de NODF y de WNODF de las redes observadas fueron más altos de lo esperado por los patrones aleatorios, se probó la significancia de cada índice de anidamiento de las redes generando 1000 matrices aleatorias a partir de las matrices originales (Dáttilo, 2012; Bascompte y Jordano, 2013; Martínez-Falcón et al., 2019).

RESULTADOS

En las 80 plantas de *H. librata* consideradas en este estudio, se registraron 1550 visitas florales de diferentes especies de colibríes, mariposas y abejas. Del total de visitas, 1045 (67.38%) corresponden a cuatro especies de colibríes: (1) Colibrí Cándido *Chlorestes candida*; (2) Colibrí Cola Canela *Amazilia tzacatl*; (3) Colibrí Ermitaño Enano *Phaethornis striigularis*; y (4) Colibrí Ermitaño Mesoamericano *Phaethornis longirostris*. La especie que más visitas registró fue *A. tzacatl* (495 visitas, 31.93%), seguida de *P. striigularis* (330 visitas, 21.28%), *C. candida* (196 visitas, 12.63%) y por último *P. longirostris* (24 visitas, 1.54%) (Tabla 1 y Anexo 1). Todas las visitas de las cuatro especies de colibríes fueron legítimas, es decir que, hicieron contacto con los órganos reproductivos de las plantas, lo que puede llegar a considerarlas como potenciales polinizadores. El patrón de visitas por cada especie de colibrí fue diferente entre hábitats (Figura 3).

Tabla 1.- Frecuencia relativa del número de visitas florales observadas de cuatro especies de colibríes y dos órdenes de insectos en plantas de *Heliconia librata* en el sotobosque y claros de selva en La Selva Lacandona.

ORDEN FAMILIA Subfamilia Especie	Sotobosque Frecuencia relativa (%)	Claros Frecuencia relativa (%)	Total Frecuencia relativa (%)
TROCHILIDAE			
Trochilinae			
<i>Chlorestes candida</i>	2.25	10.38	12.63
<i>Amazilia tzacatl</i>	9.03	22.90	31.93
Phaethorninae			
<i>Phaethornis striigularis</i>	5.48	15.80	21.28
<i>Phaethornis longirostris</i>	0.25	1.29	1.54
LEPIDÓPTERA			
RIODINIDAE			
<i>Eurybia elvina</i>	0	7.61	7.61
<i>Eurybia lycisca</i>	2.12	1.29	3.41
<i>Eurybia sp.</i>	1.93	0.38	2.31
NYMPHALIDAE			
<i>Heliconius sp.</i>	0.58	0.70	1.28
HIMENÓPTERA			
APIDAE			
<i>Trigona fulviventris</i>	1.41	4	5.41
<i>Trigona nigerrima</i>	0.25	2.06	2.31
<i>Eulaema cingulata</i>	0.19	8.64	8.83
<i>Euglossa sp.</i>	0.58	0.77	1.35
Total	24.07	75.82	100

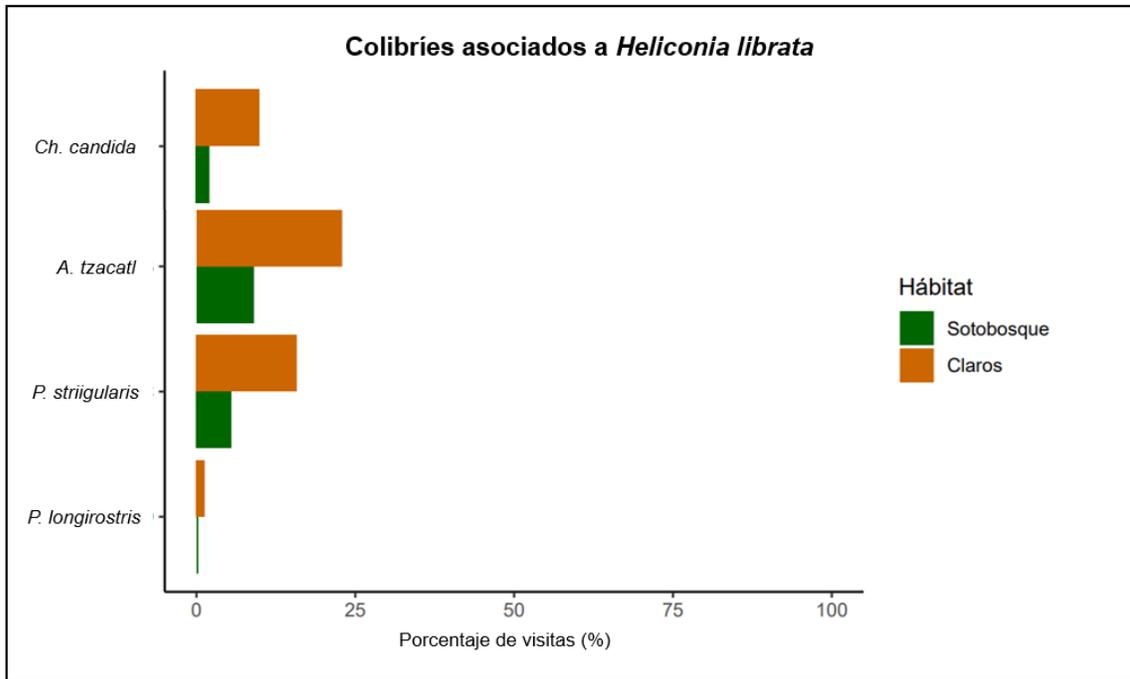


Figura 3. Porcentaje de visitas observadas (67.38%) de cuatro especies de colibríes en plantas de *Heliconia librata* en el sotobosque y claros de selva en La Selva Lacandona.

Además de visitas de colibríes, las plantas de *H. librata* reportaron 505 (32.51%) visitas de insectos, pertenecientes a dos órdenes Lepidóptera 227 (14.61%): *Eurybia elvina* (118 visitas, 7.61%), *Eurybia lycisca* (53 visitas, 3.41%), *Eurybia* sp. (36 visitas, 2.31%) y *Heliconius* sp. (20 visitas, 1.28%); e Himenóptera 278 (17.9%): *Trigona fulviventris* (84 visitas, 5.41%), *Trigona nigerrima* (36 visitas, 2.31%), *Eulaema cingulata* (137 visitas, 8.83%) y *Euglossa* sp. (21 visitas, 1.35%) (Tabla 1 y Anexo 2). El tipo de visita realizada por los insectos fue legítima e ilegítima (Figura 4). Los individuos pertenecientes al orden Lepidóptera se observaron introduciendo sus probóscides a través de las corolas de las flores de *H. librata* para extraer el néctar. Mientras que algunos de los individuos del orden Himenóptera hicieron contacto directo con el polen al momento de forrajear y otros individuos se observaron mordiendo la base de las flores.

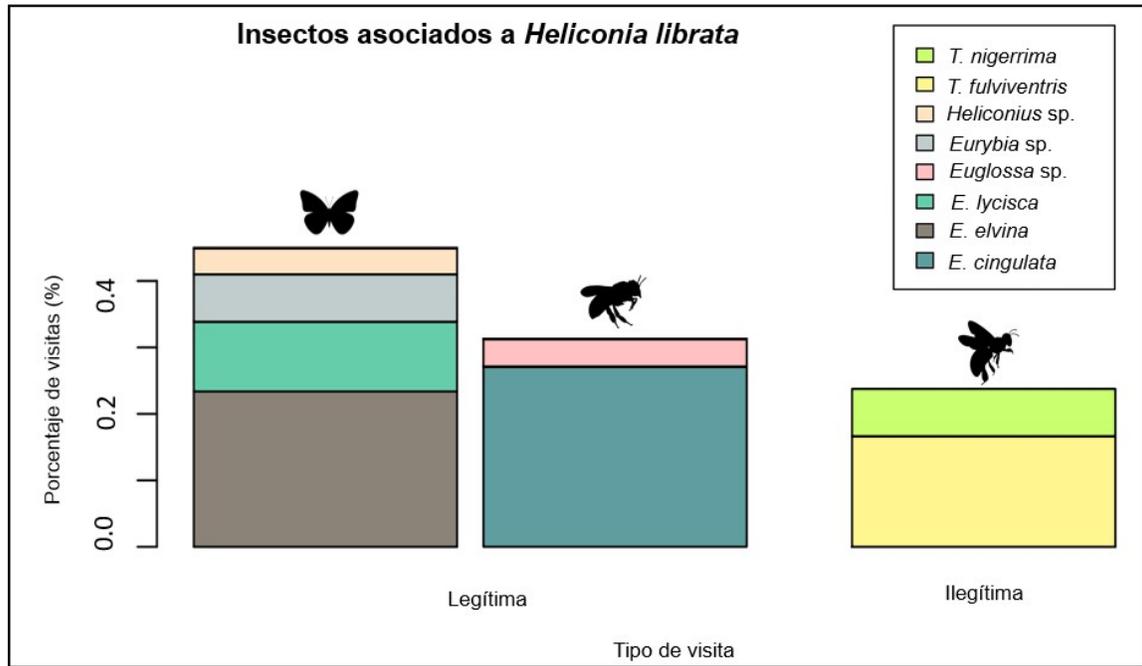


Figura 4. Porcentaje de visitas observadas (32.51%) de dos órdenes de insectos (Lepidóptera e Himenóptera) en función del tipo de visita realizada (legítima o ilegítima) en plantas de *Heliconia librata* en el sotobosque y claros de selva en La Selva Lacandona.

Tasas de visita en sotobosque y claros de selva

De las 1045 visitas de colibríes reportadas, 264 corresponden a zonas de sotobosque ($\bar{x} \pm s$: 11.5 ± 11.9 visitas), mientras que 781 corresponden a zonas de claros ($\bar{x} \pm s$: 13.7 ± 10.1 visitas). Las tasas de visita de colibríes fueron significativamente mayores en claros que en el sotobosque ($X^2 = 9.06$, g.l = 3, $p < 0.05$). En relación a las visitas de los insectos, de las 505 visitas reportadas, 110 corresponden a zonas de sotobosque ($\bar{x} \pm s$: 4.78 ± 6.78 visitas), mientras que 395 corresponden a zonas de claros ($\bar{x} \pm s$: 6.92 ± 7.71 visitas). De igual manera, las tasas de visita de insectos sobre las flores de *H. librata* presentaron diferencias significativas entre hábitats ($X^2 = 209.92$, g.l = 7, $p < 0.05$) siendo mayores en los claros (Figura 5).

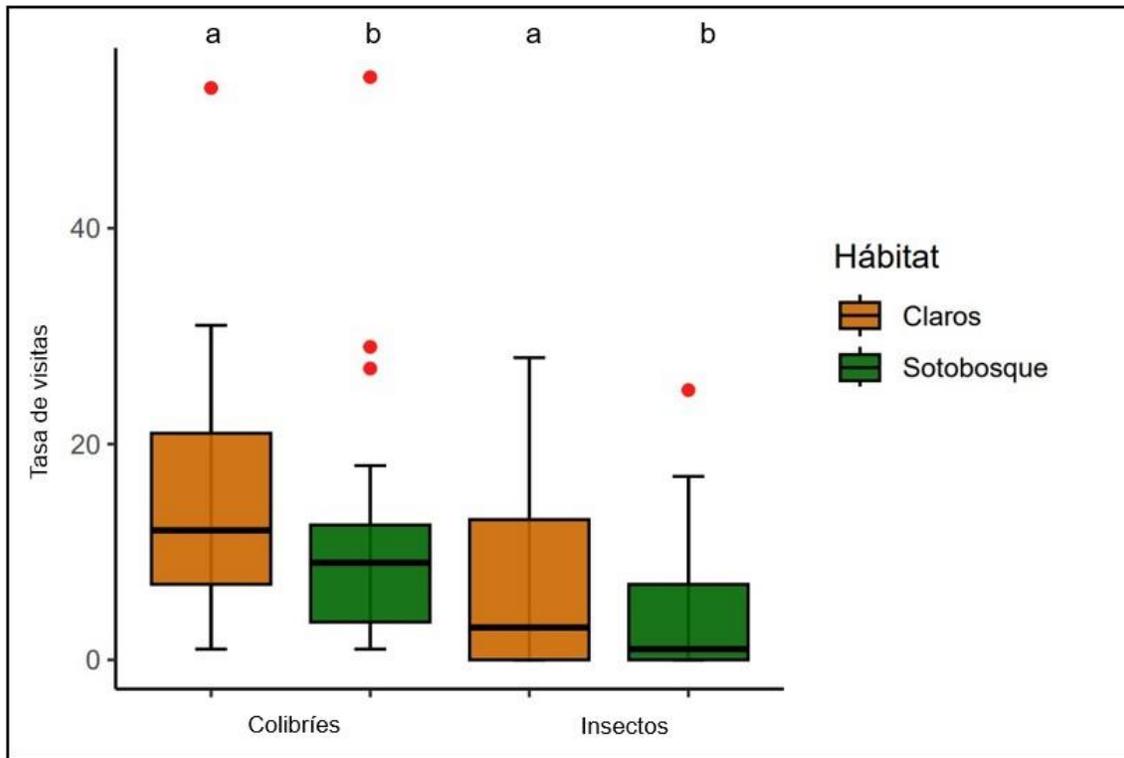


Figura 5. Tasas de visita (individuos/tiempo) de colibríes e insectos observadas en plantas de *Heliconia librata* en el sotobosque y claros de selva en La Selva Lacandona. Las diferentes letras sobre las cajas indican diferencias significativas entre ambos hábitats.

En total, se contaron 369 flores abiertas en las 80 plantas de *H. librata*. Del total de flores, 103 corresponden a flores de plantas de *H. librata* en el sotobosque ($\bar{x} \pm s$: 4.4 ± 1.3 flores abiertas), mientras que 266 corresponden a flores de plantas de *H. librata* en claros ($\bar{x} \pm s$: 4.6 ± 1.2 flores abiertas). El número de flores abiertas de plantas de *H. librata* presentó diferencias significativas entre hábitats ($X^2 = 369$, g.l = 79, $p < 0.05$). Los GLM con distribución binomial negativa indican que el número de flores abiertas por inflorescencia solo tienen un efecto significativo sobre las tasas de visita de colibríes ($R^2 = 0.10$, g.l = 3, $p < 0.05$) independientemente del hábitat (sotobosque/claros) (Tablas 2 y 3). La regresión lineal simple ajustada entre el

número de flores abiertas por inflorescencia y las tasas de visita por parte de los colibríes fue positiva y significativa ($R^2 = 0.08$, $F = 8.4$, $g.l = 1$, $p < 0.05$) (Figura 6).

Tabla 2.- Resultados del análisis de las tasas de visita de colibríes registradas en *Heliconia librata* en el sotobosque y claros de selva, el número de flores abiertas y el NDVI a partir de la distribución binomial negativa en La Selva Lacandona.

Estimación de parámetros							
Parámetros	Estimador	Error estándar	χ^2	g. l	P-valor	Sobredispersión	R^2
Intercepto	-2.0280	4.6113	-0.440		0.660	1.13	0.10
Hábitat (Sotobosque)	-0.2181	0.1967	-1.109	1	0.267		
No. Flores abiertas	0.2058	0.0695	2.961	1	0.003		
NDVI	4.5844	5.7858	0.792	1	0.428		

Tabla 3.- Resultados del análisis de las tasas de visita de insectos registradas en *Heliconia librata* en el sotobosque y claros de selva, el número de flores abiertas y el NDVI a partir de la distribución binomial negativa en La Selva Lacandona.

Estimación de parámetros							
Parámetros	Estimador	Error estándar	χ^2	g. l	P-valor	Sobredispersión	R^2
Intercepto	3.3516	9.0354	0.371		0.711	1.14	0.01
Hábitat (Sotobosque)	-0.3744	0.3864	-0.969	1	0.333		
No. Flores abiertas	-0.0283	0.1359	-0.209	1	0.835		
NDVI	-1.6048	11.348	-0.141	1	0.888		

Tabla 4.- Resultados del análisis de las tasas de visita de la especie de colibrí *Amazilia tzacatl* registradas en *Heliconia librata* en el sotobosque y claros de selva, el número de flores abiertas y el NDVI a partir de la distribución binomial negativa en La Selva Lacandona.

Estimación de parámetros							
Parámetros	Estimador	Error estándar	χ^2	g. l	P-valor	Sobredispersión	R^2
Intercepto	-16.4343	7.1319	-2.304		0.2120	1.08	0.16
Hábitat (Sotobosque)	-0.1971	0.2998	-0.657	1	0.5108		
No. Flores abiertas	0.3875	0.1074	3.607	1	0.0003		
NDVI	20.4545	8.9253	2.292	1	0.2192		

Tabla 5.- Resultados del análisis de las tasas de visita de la especie de abeja *Euglossa* sp. registradas en *Heliconia librata* en el sotobosque y claros de selva, el número de flores abiertas y el NDVI a partir de la distribución binomial negativa en La Selva Lacandona.

Estimación de parámetros							
Parámetros	Estimador	Error estándar	χ^2	g. l	P-valor	Sobredispersión	R^2
Intercepto	-8.3657	15.5709	-0.537		0.5911	0.53	0.12
Hábitat (Sotobosque)	0.4935	0.6124	0.806	1	0.4204		
No. Flores abiertas	-0.5034	0.2433	-2.069	1	0.0385		
NDVI	11.1965	19.6613	0.569	1	0.5690		

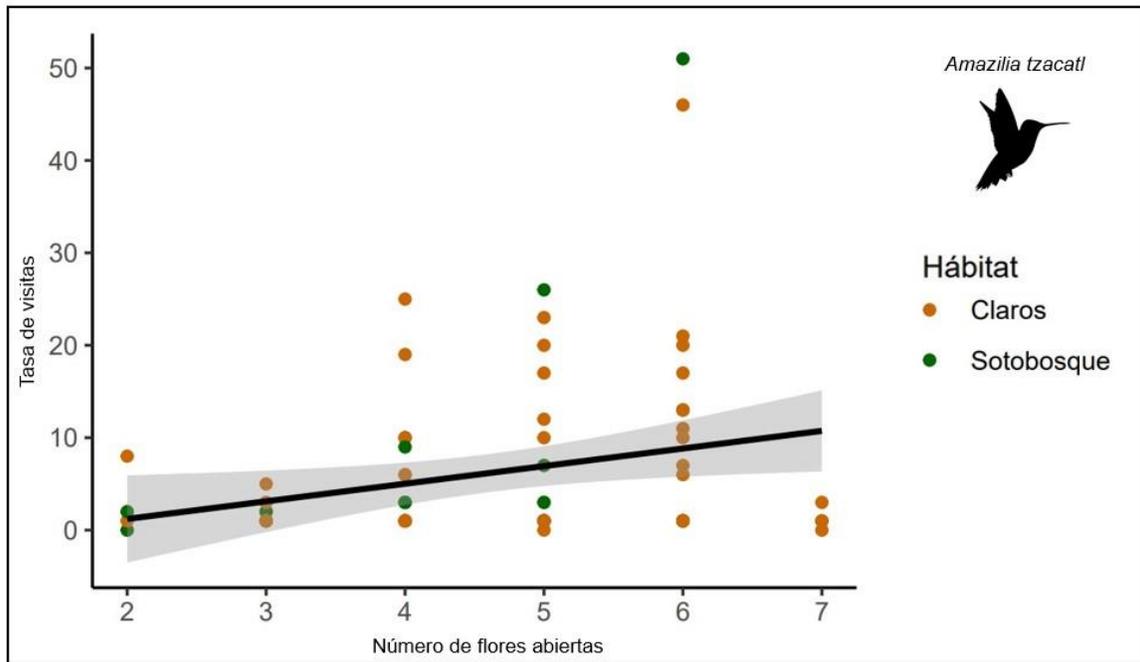


Figura 7. Regresión lineal simple ajustada entre el número de flores abiertas en plantas de *Heliconia librata* y las tasas de visita de la especie de colibrí *Amazilia tzacatl* en el sotobosque y claros de selva en La Selva Lacandona. La recta ajustada a los datos indica una relación positiva y significativa, independientemente del hábitat. El sombreado gris alrededor de la línea representa el intervalo de confianza al 95%.

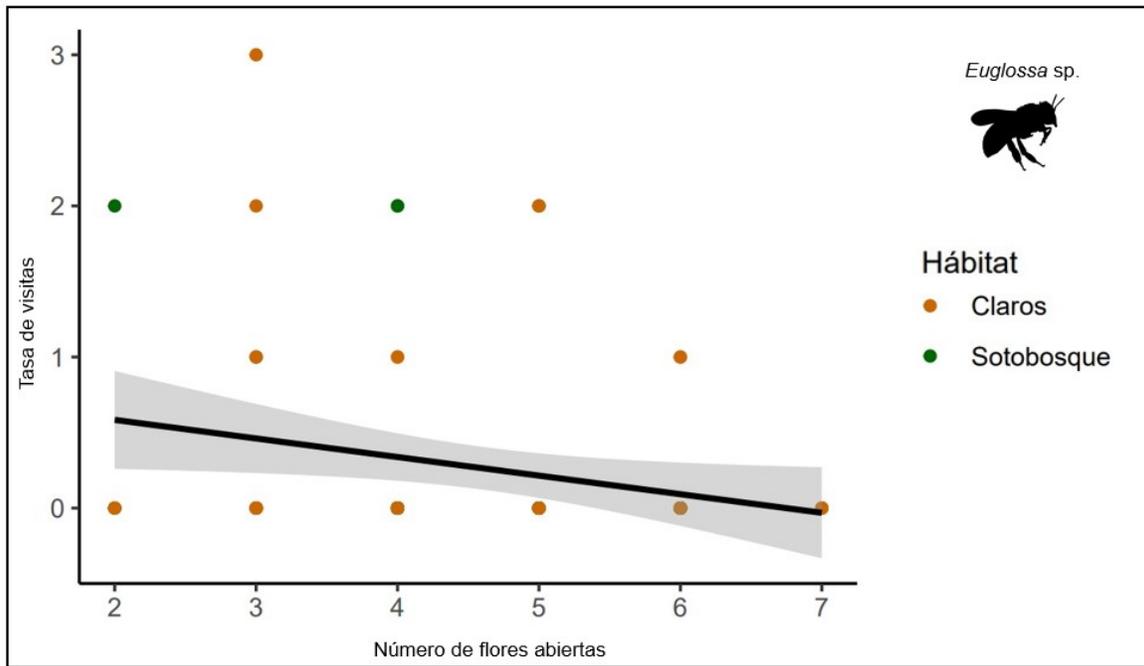


Figura 8. Regresión lineal simple ajustada entre el número de flores abiertas en plantas de *Heliconia librata* y las tasas de visita de la especie de abeja *Euglossa* sp. en el sotobosque y claros de selva en La Selva Lacandona. La recta ajustada a los datos indica una relación positiva y significativa, independientemente del hábitat. El sombreado gris alrededor de la línea representa el intervalo de confianza al 95%.

El índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) en la zona de estudio osciló entre (-0.98 y 0.99) y las plantas de *H. librata* consideradas se encontraron entre valores de (0.76 y 0.82), que coinciden con los indicadores establecidos para selvas tropicales. Del total de registros, 23 valores de NDVI corresponden a zonas de sotobosque ($\bar{x} \pm s$: 0.80 ± 0.01 NDVI), mientras que 57 valores de NDVI corresponden a zonas de claros ($\bar{x} \pm s$: 0.79 ± 0.01 NDVI). Los valores de NDVI no presentaron diferencias significativas entre hábitats ($t = -1.26$, g.l = 37.9, $p = 0.21$). El análisis de Covarianza indicó que no hay un efecto significativo del hábitat (ANCOVA $F = 0.47$, g.l = 1, $p = 0.49$), sobre el número de flores abiertas por inflorescencia de *H. librata* y el NDVI.

Redes Ecológicas

Las redes de interacción se construyeron a partir de matrices bipartitas. Al organizar las interacciones por hábitat (sotobosque/claros), el número de enlaces fue diferente. Además de colibríes de las familias Trochilidae y Phaethorninae, se reportan las interacciones de especies de mariposas del género *Eurybia* y de abejas de los géneros *Eulaema*, *Euglossa* y *Trigona*. Las especies de colibríes *A. tzacatl* y *P. striigularis* presentaron mayor número de interacciones en ambas redes, lo que les atribuye ser considerados visitantes florales importantes de *H. librata*. Por otro lado, las especies de mariposas *E. lycisca* y *Eurybia* sp. presentaron mayor número de interacciones en la red del sotobosque, mientras que la especie de abeja *E. cingulata* y la especie de mariposa *E. elvina* presentaron mayor número de interacciones en la red de claros de selva (Figura 9).

Los descriptores de red indicaron que la conectancia fue mayor en la red de interacción entre visitantes florales y plantas de *H. librata* en claros de selva. Los valores del índice de especialización H_2' fueron similares en hábitats, $H_2' = 0.48$ en el sotobosque y $H_2' = 0.40$ en los claros de selva. En cuanto al anidamiento, tomando en cuenta la riqueza de los visitantes florales, las redes de interacción presentaron un valor de NODF = 59.08 en el sotobosque y de NODF = 66.44 en los claros de selva, solamente el valor de anidamiento en los claros resultó ser estadísticamente significativo ($p < 0.01$). Por otro lado, considerando las frecuencias de las interacciones de los visitantes florales, las redes de interacción presentaron valores estadísticamente significativos de WNODF = 23.60, $p < 0.01$ en el sotobosque y de WNODF = 28.92, $p < 0.01$ en los claros de selva (Tabla 6).

Tabla 6. Descriptores de red obtenidas de las redes de interacción entre plantas de *Heliconia librata* y sus visitantes florales (colibríes e insectos) en el sotobosque y claros de selva en La Selva Lacandona. Los asteriscos indican que las redes son significativamente anidadas ($p < 0.001$).

Parámetros de la red	Sotobosque	Claros
Número de visitas	374	1176
Número de plantas	23	57
Conectancia	0.31	0.33
Especialización H_2'	0.48	0.40
Anidamiento NODF	59.08	66.44*
Anidamiento WNODF	23.60*	28.92*

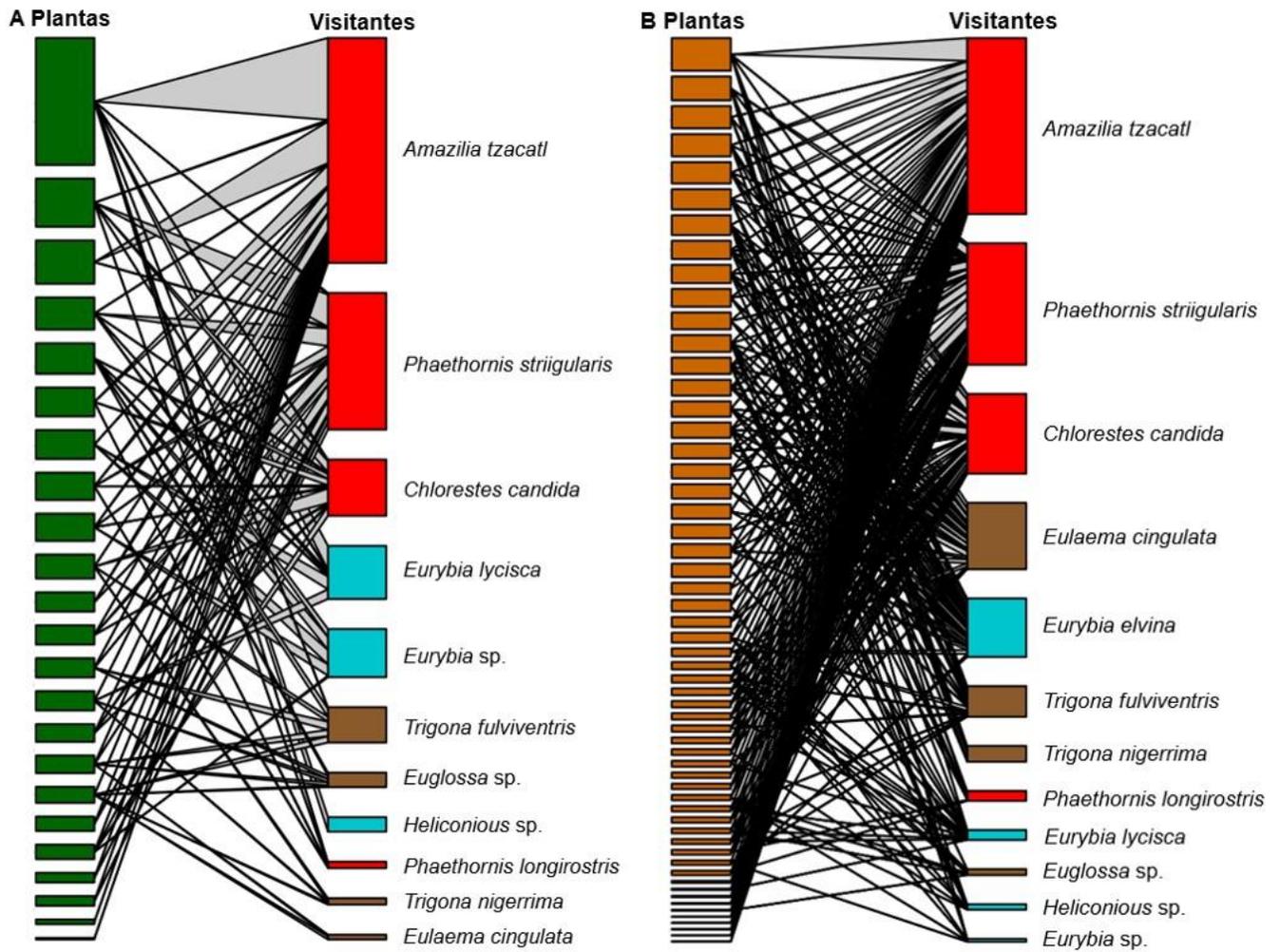


Figura 9. Redes de interacción bipartitas que indican la frecuencia de las interacciones entre plantas de *Heliconia librata* y sus visitantes florales (rojo= colibríes, azul= mariposas y marrón= abejas) en el sotobosque (A) y claros de selva (B) dentro de La Reserva de la Biósfera de Montes Azules, Chiapas, México.

DISCUSIÓN

Este estudio destaca la importancia ecológica de *H. librata* y su interacción con cuatro especies de colibríes, cuatro especies de mariposas y cuatro especies de abejas en la Reserva de la Biosfera de Montes Azules. Si bien, se cuenta con estudios previos similares, este trabajo es de los primeros en describir la interacción planta-animal en *H. librata* (Linhart, 1973; Stiles, 1975; Temeles y Kress, 2003; Dalsgaard et al., 2009; Puch-Chávez, 2018; Izquierdo-Palma et al., 2021). De manera general, las diferencias en las visitas/interacciones parecen estar influenciadas por el número de flores abiertas disponibles en los individuos de *H. librata* independientemente del hábitat.

Comportamiento de forrajeo de los colibríes

Se reportan en total 1045 visitas de colibríes, que pertenecen a cuatro especies, dos de la subfamilia Thochilinae (*A. tzacatl* y *C. candida*) y dos de la subfamilia Phaethorninae (*P. striigularis* y *P. longirostris*) (Stiles, 1975; Feinsinger, 1983). Todas las visitas observadas fueron legítimas. Cada una de las especies de colibríes presentó diferencias conductuales al momento de hacer contacto con las flores. Las especies *A. tzacatl* y *C. candida* se observaron defendiendo activamente las flores de las que se alimentaban, incluso atacando y/o ahuyentando a individuos de *P. striigularis*. Sin embargo, *A. tzacatl* fue la única especie de colibrí que se relacionó con el número de flores abiertas de *H. librata*. De acuerdo con su comportamiento, se sabe que esta especie suele ser muy territorial y generalista cuando los recursos florales son abundantes (Feinsinger y Colwell, 1978).

Por otro lado, la especie *P. striigularis* se observó haciendo contacto legítimo con las flores de *H. librata*, a pesar de ser reportada en *H. aurantiaca* como visitante ilegítimo que realiza agujeros a la base de las flores, lo que hace que se le denomine robador primario e

incluso secundario de néctar (Inouye, 1980; Castillo-Muñoz, 2017). En este estudio, *P. striigularis* no actuó como robador, probablemente porque existe una coincidencia de rasgos (Dalsgaard et al., 2009; Maruyama et al., 2014), lo que le permitió alimentarse y hacer contacto con las flores de forma legítima.

Todas las especies de colibríes duraron de 10 a 15 segundos forrajeando entre las flores, pero *P. longirostris* fue la única especie que llegó a permanecer alimentándose entre las flores por casi un minuto e incluso a un ritmo más lento que el resto de las especies. Lo anterior, probablemente por lo complicado que puede resultar insertar un pico con las características que presenta esta especie en un tubo floral pequeño como el de *H. librata*. No se observaron conductas ilegítimas como perforaciones en la base de la corola, por lo que podría considerarse como un visitante legítimo de menor importancia, ya que al ser una especie de pico largo tiene preferencia por visitar flores con corolas largas.

Comportamiento de forrajeo de los insectos

En la mayoría de las plantas de *H. librata* muestreadas se observaron además de colibríes, individuos pertenecientes al orden lepidóptera, que se caracterizaron por realizar visitas de tipo legítimas al insertar sus probóscides dentro de los tubos florales de las plantas de *H. librata* para acceder al néctar. Con base en las observaciones realizadas, se pudo determinar que las especies del género *Eurybia* llegaron a permanecer alimentándose entre las flores hasta 20 minutos como máximo. Asimismo, fue posible observar más de un individuo de mariposa por inflorescencia en el mismo lapso de tiempo.

De igual manera, se observó la presencia de individuos pertenecientes al orden himenóptera como las especies *E. cingulata* y *Euglossa* sp. quienes realizaron visitas legítimas al contar con probóscides largas que les permiten visitar flores largas y tubulares. Sin embargo,

Euglossa sp. se relacionó negativamente con el número de flores abiertas de *H. librata*, lo que podría inferir que esta especie es afectada por la competencia por el acceso a los recursos con el resto de los visitantes florales. Especies de abejas del género *Trigona* fueron observadas visitando las inflorescencias de *H. librata*, conocidas por ser robadores de néctar y polen, debido a que usualmente rompen botones y flores para obtener los recursos florales (Hanson et al., 2021). La especie *T. fulviventris* fue observada rompiendo los costados de la corola de las flores de *H. librata* para acceder al néctar, mientras que *T. nigerrima* realizó perforaciones en la base de la corola además de aprovechar las aperturas de las flores para romperlas y acceder a los recursos, lo que provocó que en menor o mayor grado disminuyera el atractivo floral para los potenciales polinizadores (Navarro, 1999).

Tasas de visita en sotobosque y claros de selva

Dentro de los sitios considerados, el número de plantas de *H. librata* y las tasas de visita de los colibríes fueron mayores en zonas de claros que en zonas de sotobosque dentro de la selva continua. La perturbación que dio origen a los claros de selva parece favorecer las interacciones planta-colibrí (Feinsinger et al., 1988; Huh et al., 2023). De las dos variables consideradas (número de flores y NDVI), únicamente el número de flores abiertas por inflorescencia en individuos de *H. librata* fue significativamente mayor. Los resultados sugieren que la presencia de *H. librata* en claros de selva es común en la zona de estudio y favorece la visita de colibríes. Al ser el número de flores abiertas la única variable relacionada positivamente con las tasas de visita se puede inferir que un mayor número de flores puede significar una mayor cantidad de recursos disponibles para los colibríes. La estimación de la cantidad del néctar producida por las plantas no fue objeto de estudio en este trabajo, sin embargo, se cuenta con evidencia que sustenta esta hipótesis y que describe que, ante una alta producción de néctar por parte de las

flores, los colibríes reportan mayor número de visitas, incluso un cambio en su comportamiento, con tendencia a ser más territoriales para defender parches florales (Ornelas et al., 2007; Da Cruz et al., 2014; Rodríguez-Flores et al., 2019). Si bien, el número de flores abiertas ejerce influencia en las tasas de visita, esta fue independiente del hábitat (sotobosque/claros), lo que puede indicar que los sitios no siempre funcionan como unidades separadas, sobre todo si se encuentran interactuando con las mismas especies, como ocurrió en este caso, al reportar las mismas especies de colibríes en sotobosque y claros de selva (Izquierdo-Palma et al., 2021).

El color de las flores y la coincidencia morfológica con el pico de las especies de colibríes también puede ayudar a explicar la relación entre las flores de *H. librata* y las tasas de visita. El género *Heliconia* se caracteriza por presentar inflorescencias con flores y brácteas de colores brillantes (Berry y Kress, 1991), atractivas para las aves, por lo que *H. librata* al ser de color amarillo es una especie que se vuelve altamente visible y propensa a ser visitada por colibríes (Waser, 2006). Por otro lado, el robo de néctar es un fenómeno común en plantas polinizadas por aves (Inouye, 1980; Carpenter et al., 1993; Arizmendi et al., 1996) y ocurre con mayor frecuencia en plantas con corolas largas como *H. aurantiaca* (Castillo-Muñoz, 2017), donde el acceso al néctar de manera legítima es complicado (Navarro, 1999). Tomando en cuenta las observaciones realizadas no se reportó robo de néctar en *H. librata* por parte de los colibríes, probablemente porque las corolas de las flores de esta especie son de tamaño pequeño y se ajustan adecuadamente a los picos de las especies de colibríes identificadas, a excepción de *P. longirostris*. A pesar de lo anterior, no se descarta que para otras especies de *Heliconia* las especies de colibríes aquí reportadas si se consideren “visitantes ilegítimos”.

A nivel de especie de colibrí, las mayores tasas de visita fueron observadas en *A. tzacatl* quien se relacionó con un mayor número de flores abiertas y *P. striigularis*, que podrían estar actuando como especies “clave” para el mantenimiento de las plantas que polinizan (De Araújo

et al., 2018). Sin embargo, un mayor número de visitas también puede ser atribuido a otros factores como la competencia entre especies o la distribución de las plantas (Sulikowski y Burke, 2010). El colibrí *P. longirostris*, es la especie con menos visitas observadas, posiblemente debido al desajuste morfológico que existe entre el largo del pico y el largo y la curvatura de las flores de *H. librata* en comparación con *H. aurantiaca* y *H. wagneriana* donde es un potencial polinizador (Castillo-Muñoz, 2017; Izquierdo-Palma et al., 2021).

Respecto a las tasas de visita de insectos, estas fueron mayores para ambos órdenes (lepidóptera e himenóptera) en zonas de claros que en zonas de sotobosque. Los insectos polinizadores como las abejas son más activos y abundantes en áreas abiertas del dosel que en el sotobosque y niveles intermedios de perturbación (Escobedo-Kenefic et al., 2022), debido a que son animales sensibles a los cambios de temperatura, por lo que tienden a presentar mayor actividad en sitios con condiciones más cálidas (Walters y Stiles, 1996; Hanula et al., 2015, 2016). Lo que permite sugerir que los claros de selva dentro del dosel, al ser originados por perturbaciones de origen natural, parecen tener un efecto positivo en la presencia de estos insectos polinizadores en zonas tropicales (Cusser et al., 2019; Escobedo-Kenefic et al., 2020), en comparación a las mariposas (Theodorou et al., 2020).

Al igual que otras especies del género, *H. librata* ha sido reportada como una planta con síndrome de polinización ornitófilo (Stiles, 1975). Sin embargo, en el presente estudio fue visitada por tres grupos de polinizadores (colibríes, mariposas y abejas), lo que podría clasificarla como una planta con un sistema de polinización generalista (Ramírez, 2004). Debido a que algunas de las características de las flores polinizadas por aves coinciden con las características de flores polinizadas por mariposas (Faegri y Van der Pijl, 1979), como corolas largas, el tiempo de antesis al amanecer y la concentración de azúcares en el néctar (e.g., sacarosa) (Erhardt, 1991; Ramírez, 2004). Lo que podría justificar que las mariposas visitaran

las flores de *H. librata* por tiempos prolongados, además de colocarse sobre las brácteas para probablemente tocar las estructuras reproductivas de las flores con sus probóscides como lo reportan (Da Cruz et al., 2014), para *H. psittacorum* en el noreste de Brasil.

Las abejas de los géneros *Eulaema* y *Euglossa* pueden llegar a considerarse polinizadores del género *Heliconia* (Lopes y Machado, 1999). El comportamiento de forrajeo podría permitir la polinización en el momento en el que la cabeza o las patas de las abejas hacen contacto con las estructuras reproductivas de las flores (Freitas y Sazima, 2006). Las abejas del género *Trigona*, como se mencionó anteriormente, son comúnmente observadas efectuando el robo de néctar y polen (Stiles, 1975; Taylor y White, 2007), comportamiento que se pudo comprobar en *H. librata*, al observar como las abejas pertenecientes a este género realizaron perforaciones a la base de las flores para acceder a los recursos. Este comportamiento podría explicarse por las diferencias en longitud de los estambres y el estigma en algunas especies de plantas (Da Cruz et al., 2014). Lo que dificulta que especies de abejas como *T. fulviventris* toquen las estructuras reproductivas de las flores, para promover con éxito el polen. Sería interesante que estudios posteriores evalúen específicamente la eficiencia de los insectos como polinizadores de *H. librata* para poder tener evidencia cuantitativa sobre su efecto en la planta.

La evaluación del NDVI demostró que esta variable no tiene efecto sobre las tasas de visita (colibríes e insectos) y las flores abiertas de *H. librata*. De igual manera, se comprobó que no hay diferencias significativas en el estado de la vegetación de los claros de selva y el sotobosque con dosel cerrado. Los individuos de *H. librata* parecen establecerse de manera exitosa en zonas de claros y selva madura. Sin embargo, las inferencias anteriores deben tomarse en cuenta con reserva, si se considera que la estimación del NDVI en zonas con gran cantidad de cobertura fotosintética como las selvas tropicales llega a presentar sesgos (Huete,

1988). Pettorelli et al. (2005), señalan que la saturación del NDVI es la principal desventaja del uso de este índice en zonas con alta cobertura vegetal, por lo que no es el más adecuado para identificar variaciones espaciales en el dosel, razón que explicaría los valores similares de NDVI entre hábitats.

El NDVI ha demostrado su utilidad en muchos estudios ecológicos (Koh et al., 2006; Lassau y Hochuli, 2008). No obstante, en sitios con alta productividad como las selvas no es tan eficiente y en su lugar, se sugiere el uso de índices como el Enhanced Vegetation Index (EVI), el cual al ser más sensible al infrarrojo cercano (NIR) y responder a muchos de los problemas asociados con las variaciones estructurales y espaciales del dosel, proporciona información sobre el espacio y los cambios temporales de la vegetación al minimizar varios de los problemas que se presentan con el uso del NDVI (Huete et al., 2002; Pettorelli et al., 2005).

Redes ecológicas

El uso de redes ecológicas permitió conocer las interacciones que *H. librata* tiene con colibríes e insectos. Lo que sugiere que *H. librata* mantiene una comunidad estable al presentar la mayoría de las especies de visitantes florales en sotobosque y claros de selva dentro de La Selva Lacandona. De acuerdo con los parámetros de red estimados, el anidamiento es una de las principales cualidades que permiten describir los patrones de interacción entre *H. librata* y las especies de animales descritas.

La mayoría de los estudios enfocados en estudiar interacciones de tipo mutualistas (Dupont et al., 2009; Martínez-Adriano, 2016), a través de redes ecológicas han encontrado que el anidamiento es una propiedad intrínseca (Bascompte et al., 2003), descrita como el resultado de la asimetría en las interacciones (Martínez-Falcón et al., 2019). Además de interacciones mutualistas que involucran visitantes florales y polinización, el anidamiento ha sido el principal

descriptor de redes relacionadas a la defensa de estructura vegetales por hormigas (Dáttilo et al., 2014, 2016) y a la frugivoría y dispersión de semillas (Ramos-Robles et al., 2016; Sánchez y Giannini, 2018). Una red anidada implica que tanto especies generalistas como especialistas interactúan con varios individuos (Guimarães et al., 2006; Bascompte y Stouffer, 2009).

La coincidencia de rasgos y la presencia de barreras morfológicas (Jordano et al., 2006), al momento de explorar flores cuya morfología se ajuste o no a las piezas bucales de las especies de animales (Vizentin-Bugoni et al., 2018), son factores que pueden dar respuesta a la asimetría en las interacciones entre *H. librata* y sus visitantes florales (colibríes/insectos). La competencia es otra cualidad que influye, al generar que algunas especies eviten visitar flores vigiladas por especies territoriales (Maglianesi et al., 2015). Los colores florales también pueden actuar como filtro para los visitantes florales, al preferir flores con colores brillantes y fácilmente identificables a grandes distancias (Lunau et al., 2011).

Las redes de interacción representadas permitieron observar que la asimetría generada por el anidamiento en las interacciones es evidente, cualidad que le puede otorgar una mayor estabilidad a las redes y resiliencia ante la desaparición de alguna especie (Dehling, 2018). De las cuatro especies de colibríes reportadas, *A. tzacatl* y *P. striigularis* fueron las especies que mayor número de interacciones (vínculos) presentaron. De acuerdo con Stiles, (1975), las especies que pertenecen a la subfamilia Phaethorninae se conocen como especies “ruterías”, que se caracterizan por recorrer rutas de forrajeo en busca de flores, lo que genera que abarquen áreas más grandes y se alimenten de varias especies de flores, en comparación a las especies de la subfamilia Trochilinae que son conocidas por su comportamiento territorial. Estas estrategias de forrajeo también podrían estar explicando el anidamiento observado. Cabe mencionar que el comportamiento de forrajeo en las especies de colibríes no es estático y puede cambiar en función de la disponibilidad de recursos (Arizmendi y Berlanga, 2014).

Las especies que recorren grandes distancias en busca de flores que satisfagan sus necesidades energéticas (Stiles, 1975), pueden cambiar su estrategia de forrajeo y adoptar una conducta más generalista y territorial si los recursos proporcionados por las flores son abundantes, como se observó con las interacciones de *P. striigularis*. Recorrer grandes distancias, también podrían explicar la ausencia de algunas especies, al encontrar recursos alimenticios alternativos (Bonnell et al., 2013). Las redes de interacción entre *H. librata* y colibríes permiten sugerir la existencia de una relación de tipo mutualista (Genini et al., 2010), principalmente por el tipo de visita que las aves tuvieron en las flores. La coincidencia morfológica, parece ser el factor más relevante en la preferencia entre especies al momento de visitar flores de *H. librata*, por lo que sería interesante evaluar este tema a profundidad.

El índice de especialización que presentaron las redes de interacción entre *H. librata* y sus visitantes florales señalan que la mitad de las interacciones son especialistas. Herrera, (1995); Vázquez et al. (2009) y Castillo-Muñoz, (2017), describen que la especialización en redes de interacción podría estar influenciada por características intrínsecas como (la morfología floral, la producción de néctar y el número de flores abiertas) y extrínsecas como (las condiciones microclimáticas y la disponibilidad y distribución de polinizadores). En las redes de interacción entre *H. librata* y sus visitantes florales, la morfología floral no fue una barrera para que los colibríes y los insectos forrajearan entre las flores por lo que la disponibilidad de los recursos parece haber sido similar entre sitios, pero no la cantidad y calidad, razones que podrían explicar el mayor número de interacciones en zonas de claros. Dentro de La Selva Lacandona, *H. librata* también reporta la presencia de especies de mariposas y abejas. Si bien algunas de estas interacciones disminuyeron el atractivo floral al acceder a los recursos de manera ilegítima, eso no evito que las especies de colibríes descritas continuaran realizando visitas. Esto sugiere que probablemente la calidad del recurso (néctar) producido por las flores

de *H. librata* sea alto y los colibríes decidan defenderlas y visitarlas, aun y con la presencia de visitantes florales ilegítimos.

Como se mencionó anteriormente, las condiciones microclimáticas también juegan un papel importante en la especialización en redes. En este sentido, el NDVI estimado, parece no ser un buen predictor del estado de la vegetación, al menos en sitios adyacentes donde los procesos de regeneración ocurren en periodos de tiempo menores, como en los claros de selva (Martínez-Ramos, 1985; Martínez-Ramos y García-Orth, 2007). Al igual que en estudios anteriores, *H. librata* parece desempeñar funciones similares en el ecosistema (e.g., alimento y hábitat (Benítez-Malvido et al., 2014), al observar que tiene la misma organización en sus interacciones en sitios diferentes.

Este trabajo no se enfocó en determinar la competencia entre visitantes florales por los recursos ofrecidos por las flores. Sin embargo, el anidamiento y la especialización permiten especular que es baja, favoreciendo la coexistencia de especies principalmente por la coincidencia morfológica y la superposición fenológica de las especies (Bastolla et al., 2009; Rodríguez-Flores et al., 2019; Sonne et al., 2020).

La presencia de claros de selva parece ejercer un efecto positivo sobre la recompensa floral entre los individuos de *H. librata*, lo que hace que registren mayor número de interacciones. Sin embargo, falta abordar aspectos que refuercen esta hipótesis como, la determinación de la cantidad y calidad de recursos o la competencia con otras especies de animales que también utilizan los recursos producidos por plantas del género *Heliconia*.

CONCLUSIONES

1. *Amazilia tzacatl* y *Phaethornis striigularis* fueron las especies que más visitas presentaron, lo que indica que podrían estar actuando como especies “clave” para el mantenimiento de *H. librata* en el ecosistema.
2. Las especies de colibríes reportadas en este trabajo pueden considerarse polinizadores legítimos de *H. librata* aparentemente por el ajuste morfológico entre el pico del colibrí y el tubo floral (longitud y curvatura).
3. Las tasas de visita de los colibríes en *H. librata* fueron mayores en zonas de claros que en zonas de selva madura donde el dosel permanece cerrado.
4. El número de flores abiertas por inflorescencia de *H. librata* se relacionó con las tasas de visita de los colibríes independientemente del hábitat. Un mayor número de flores podría significar una mayor cantidad de néctar para los colibríes.
5. Los valores del Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) no se relacionaron con las tasas de visita (colibríes e insectos) ni con las flores abiertas de *H. librata*. El uso del NDVI para estimar el estado de la vegetación en zonas con alta cobertura vegetal como la RBMA no es el más adecuado. Sin embargo, la formación de claros de selva parece no afectar el desarrollo de *H. librata*.
6. El comportamiento de forrajeo de los colibríes e insectos en las plantas de *H. librata* generó patrones anidados en las redes de interacción. La coincidencia de rasgos con *A. tzacatl*, *C. candida* y *P. striigularis* y el desajuste morfológico con *P. longirostris* pueden dar respuesta a la asimetría en las interacciones.
7. Los claros de selva parecen tener un efecto positivo sobre mariposas y abejas. Lo que les permite ser considerados como visitantes florales de *H. librata*.

8. El nivel de especialización sugiere que la morfología floral y la presencia de otros visitantes florales (insectos) no fue impedimento para que las especies de colibríes forrajearan las flores. La disponibilidad de recursos alimenticios (néctar) parece haber sido similar entre sitios.
9. En La Selva Lacandona en el sureste de México, *H. librata* es una especie que provee de recursos a sus visitantes florales y al igual que otras especies del género *Heliconia* parece desempeñar funciones similares en el ecosistema. Futuras investigaciones deberían enfocarse en determinar la cantidad y calidad de los recursos proporcionados por *H. librata* (néctar) en zonas de sotobosque y claros de selva para reforzar las ideas descritas en este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Agresti A. 2003. Categorical data analysis. John Wiley & Sons.
- Almeida A. D., & Mikich S. B. 2018. Combining plant-frugivore networks for describing the structure of neotropical communities. *Oikos*, 127(2), 184–197.
- Almeida-Neto M., Guimaraes P., Guimaraes Jr P. R., Loyola R. D., & Ulrich W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117(8), 1227-1239.
- Almeida-Neto M., & Ulrich W. 2011. A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software*, 26(2), 173-178.
- Alves-dos-Santos I., Silva C. I. D., Pinheiro M., & Kleinert A. D. M. P. 2016. Quando um visitante floral é um polinizador?. *Rodriguésia*, 67, 295-307.
- Aristizábal L. F., Ospina K. A., Vallejo U. A., Henao E. R., Salgado M., & Arthurs S. P. 2013. Entomofauna associated with *Heliconia* spp. (Zingiberales: Heliconiaceae) grown in the central area of Colombia. *Florida Entomologist*, 96(1), 112-119.
- Arizmendi M. C., Domínguez C. A., & Dirzo R. 1996. The role of an avian nectar robber and of hummingbird pollinators in the reproduction of two plant species. *Functional Ecology*, 119-127.
- Arizmendi M. C. y Berlanga H. 2014. Colibríes de México y Norteamérica. Hummingbirds of Mexico and North America. México: CONABIO.
- Assis S. M. P., Mariano R. R. L., Gondim Jr M. G. C., Menezes M., & Rosa R. C. T. 2002. Diseases and pests of Heliconia-Doenças e pragas das Helicônias. Editora da UFRPE, Recife, Brazil.
- Baena-Díaz F., Chévez E., Ruiz de la Merced F., & Porter-Bolland L. 2022. *Apis mellifera* en

- México: producción de miel, flora melífera y aspectos de polinización. Revisión. *Revista mexicana de ciencias pecuarias*, 13(2), 525-548.
- Bascompte J., Jordano P., Melián C. J., & Olesen J. M. 2003. The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(16), 9383-9387.
- Bascompte J., & Stouffer D. B. 2009. The assembly and disassembly of ecological networks. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1524), 1781-1787.
- Bascompte J., & Jordano P. 2013. Mutualistic networks. Princeton University Press.
- Bastolla U., Fortuna M. A., Pascual-García A., Ferrera A., Luque B., & Bascompte J. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*, 458(7241), 1018-1020.
- Benítez-Malvido J., & Lemus-Albor A. 2006. Habitat disturbance and the proliferation of plant diseases. In W. F. Laurance and C. A. Peres (Eds.). *Emerging threats to tropical forests*. pp. 165–174. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Benítez-Malvido J., Martínez-Falcón A. P., Dáttilo W., & Del Val E. 2014. Diversity and network structure of invertebrate communities associated to *Heliconia* species in natural and human disturbed tropical rain forests. *Global Ecology and Conservation*, 2, 107-117.
- Benítez-Malvido J., Dattilo W., Martínez-Falcon A. P., Duran-Barrón C., Valenzuela J., López S., & Lombera R. 2016. The multiple impacts of tropical forest fragmentation on arthropod biodiversity and on their patterns of interactions with host plants. *PloS one*, 11(1), e0146461.
- Berry F., & Kress W. J. 1991. *Heliconia: an identification guide*. Smithsonian Institute Press, Washington and London. 334pp.

- Bersosa F., Simbaña W., & Moreno S. 2014. Invertebrados asociados Brácteas de *Heliconia rostrata* y *Heliconia spathocircinata* (Heliconiaceae) en la Estación Biológica Jatun Sacha, Provincia de Napo: un análisis preliminar. *La Granja: Revista de Ciencias de la Vida*, 20(2), 20-28.
- Bino G., Levin N., Darawshi S., Van Der Hal N., Reich-Solomon A., & Kark S. 2008. Accurate prediction of bird species richness patterns in an urban environment using Landsat-derived NDVI and spectral unmixing. *International Journal of Remote Sensing*, 29(13), 3675-3700.
- Blüthgen N., Menzel F., & Blüthgen N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC ecology*, 6(1), 1-12.
- Bonnell T. R., Campenni M., Chapman C. A., Gogarten J. F., Reyna-Hurtado R. A., Teichroeb J. A., Wasserman M. D., & Sengupta R. 2013. Emergent group level navigation: an agent-based evaluation of movement patterns in a folivorous primate. *PloS one*, 8(10), e78264.
- Bronstein J. L. 2008. Mutualism, diversity and diversification. Smithsonian Botanical Symposium. Botany Profile. The plant press. Department of Botany and the U.S. National Herbarium.
- Cameron A. C., & Trivedi P. K. 2001. Essentials of count data regression. *A companion to theoretical econometrics*, 331.
- Carpenter F. L., Hixon M. A., Temeles E. J., Russell R. W., & Paton D. C. 1993. Exploitative compensation by subordinate age-sex classes of migrant rufous hummingbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33(5), 305-312.
- Castillo-Muñoz M. 2017. Interacción de *Heliconia aurantiaca* con sus visitantes florales en un paisaje tropical fragmentado. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 81pp.

- Cayuela L. 2009. Modelos lineales generalizados (GLM). *Materiales de un curso del R del IREC*.
- Crawley M. J. 2007. The R Book. Chichester. UK: Wiley.
- Cusser S., Grando C., Zucchi M. I., López-Urbe M. M., Pope N. S., Ballare K., Luna-Lucena D., Almeida E. A. B., Neff J. L., Young K., & Jha S. 2019. Small but critical: semi-natural habitat fragments promote bee abundance in cotton agroecosystems across both Brazil and the United States. *Landscape ecology*, 34(7), 1825-1836.
- Da Cruz D. D., Mello M. A., & Van Sluys M. 2006. Phenology and floral visitors of two sympatric *Heliconia* species in the Brazilian Atlantic forest. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 201(7), 519-527.
- Da Cruz D. D., De Castro M., & De Albuquerque N. S. L. 2014. Floral syndrome, resources and pollinator guilds: a case study of *Heliconia psittacorum* L. f. (Heliconiaceae). *Iheringia, Série Botânica.*, 69(2), 303-312.
- Dalsgaard B., Martín González A. M., Olesen J. M., Ollerton J., Timmermann A., Andersen L. H., & Tossas A. G. 2009. Plant–hummingbird interactions in the West Indies: floral specialisation gradients associated with environment and hummingbird size. *Oecologia*, 159(4), 757-766.
- Dalsgaard B. O., Magård E., Fjeldså J., Martín González A. M., Rahbek C., Olesen J. M., Ollerton J., Alarcón R., Cardoso Araujo A., Cotton P. A., Lara C., Graco Machado C., Sazima I., Timmermann A., Watts S., Sandel B., Sutherland W. J., & Svenning, J. C. 2011. Specialization in plant-hummingbird networks is associated with species richness, contemporary precipitation and quaternary climate-change velocity. *PloS one*, 6(10), e25891.
- Dáttilo W. 2012. Different tolerances of symbiotic and nonsymbiotic ant-plant networks to species extinctions. *Network Biology*, 2(4), 127-138.

- Dáttilo W., Izzo T. J., Vasconcelos H. L., & Rico-Gray V. 2013. Strength of the modular pattern in Amazonian symbiotic ant–plant networks. *Arthropod-Plant Interactions*, 7(4), 455-461.
- Dáttilo W., Marquitti F. M., Guimarães Jr P. R., & Izzo T. J. 2014. The structure of ant–plant ecological networks: is abundance enough? *Ecology*, 95(2), 475-485.
- Dáttilo W., Lara-Rodríguez N., Jordano P., Guimarães Jr P. R., Thompson J. N., Marquis R. J., Medeiros L. P., Ortiz-Pulido R., Marcos-García M. A., & Rico-Gray V. 2016. Unravelling Darwin's entangled bank: architecture and robustness of mutualistic networks with multiple interaction types. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1843), 20161564.
- De Araújo F. P., 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(37-38), 2385-2396.
- De Castro C. E. F., May A., & Gonçalves C. 2007. Atualização da nomenclatura de espécies do gênero *Heliconia* (Heliconiaceae). *Ornamental Horticulture*, 13(1).
- Dehling D. M. 2018. The structure of ecological networks. In *Ecological networks in the tropics: an Integrative Overview of Species Interactions from Some of the Most Species-Rich Habitats on Earth*. pp. 29-42. Springer, Cham.
- Didham R. K., & Lawton J. H. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments 1. *Biotropica*, 31(1), 17-30.
- Dormann C. F., Fründ J., Blüthgen N., & Gruber B. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2(1).
- Dupont Y. L., Padrón B., Olesen J. M., & Petanidou T. 2009. Spatio-temporal variation in the structure of pollination networks. *Oikos*, 118(8), 1261-1269.

- Erhardt A. 1991. Nectar sugar and amino acid preferences of *Battus philenor* (Lepidoptera, Papilionidae). *Ecological Entomology*, 16(4), 425-434.
- Escobedo-Kenefic N., Landaverde-González P., Theodorou P., Cardona E., Dardón M. J., Martínez O., & Domínguez C. A. 2020. Disentangling the effects of local resources, landscape heterogeneity and climatic seasonality on bee diversity and plant-pollinator networks in tropical highlands. *Oecologia*, 194(3), 333-344.
- Escobedo-Kenefic N., Casiá-Ajché Q. B., Cardona E., Escobar-González D., Mejía-Coroy A., Enríquez E., & Landaverde-González P. 2022. Landscape or local? Distinct responses of flower visitor diversity and interaction networks to different land use scales in agricultural tropical highlands. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 6, 589.
- Espino J. E., Bravo Y. E. B. O., & García E. C. 2012. Biología reproductiva y visitantes florales de dos especies de *Salvia* con síndrome de polinización por aves y abejas. *Ciencia Nicolaita*, (55), 52-60.
- Ewers R. M., & Didham R. K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological reviews*, 81(1), 117-142.
- Faegri K., & Van der Pijl L. 1979. A short history of the study of pollination ecology. *The Principles of pollination ecology*, 1-77.
- Feinsinger P., & Colwell R. K. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist*, 18(4), 779-795.
- Feinsinger P. 1983. Coevolution and pollination. En: Futuyma, D. J., Slatkin, M. (Eds). *Coevolution*. pp. 282-310. Sinauer Associates Inc., Sunderland, M. A.
- Feinsinger P., Busby W. H., Murray K. G., Beach J. H., Pounds W. Z., & Linhart Y. B. 1988. Mixed support for spatial heterogeneity in species interactions: hummingbirds in a tropical disturbance mosaic. *The American Naturalist*, 131(1), 33-57.

- Fernández-Manso A., Fernández-Manso O., & Quintano C. 2016. SENTINEL-2A red-edge spectral indices suitability for discriminating burn severity. *International journal of applied earth observation and geoinformation*, 50, 170-175.
- Figueroa F., Sánchez-Cordero V., Meave J. A., & Trejo I. 2009. Socioeconomic context of land use and land cover change in Mexican biosphere reserves. *Environmental Conservation*, 36(3), 180-191.
- Fortuna M. A., & Bascompte J. 2006. Habitat loss and the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology letters*, 9(3), 281-286.
- Freitas L., & Sazima M. 2006. Pollination biology in a tropical high-altitude grassland in Brazil: interactions at the community level. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 465-516.
- Garrigues R., & Dean R. 2014. The birds of Costa Rica: A field guide. A Zona Tropical Publication.
- Garwood K., & Jaramillo J.G. 2023. Guía de géneros de Mariposas del Neotrópico/ Guide to the genus of neotropical Butterflies (Lepidóptera: Papilionoidea). BioButterfly Database. 1ra Edición. 190pp. Disponible en / Available at <http://www.butterflycatalogs.com> (Descargado/Downloaded: 19 de enero de 2023)
- Gelvez-Zúñiga I., Aguirre A., Martén-Rodríguez S., Matos-Gomes V., Barbosa A., Bordignon L., Rocha R., & Fernandes G. W. 2016. Nectar robbing in *Collaea cipoensis* (Fabaceae), an endemic shrub of the Brazilian rupestrian grasslands. *Revista mexicana de biodiversidad*, 87(4), 1352-1355.
- Genini J., Morellato L. P. C., Guimarães Jr P. R., & Olesen J. M. 2010. Cheaters in mutualism networks. *Biology letters*, 6(4), 494-497.
- Guimarães Jr P. R., & Guimarães P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling & Software*, 21(10), 1512-1513.

- Guimarães Jr P. R., Rico-Gray V., Furtado dos Reis S., & Thompson J. N. 2006. Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1597), 2041-2047.
- Gutiérrez-Báez C. 2000. Flora de Veracruz. *Heliconiaceae*. Instituto de Ecología, AC Xalapa, Veracruz.
- Hagen M., Kissling W. D., Rasmunssen C., De Aguar M. A. M., Brown L. E., Carstensen D. W., Alves-Dos-Santos I., Dupont Y. L., Edwards F. K., Genini J., Guimarães P. R. Jr., Jenkins G. B., Jordano P., Kaiser-Bunbury C. N., Ledger M. E., Maia K. P., Marquitti F. M. D., Mclaughlin O., Morellato L. P. C., O’Gorman E. J., Trøjelsgaard K., Tylianakis J. M., Vidal M. M., Woodward G., & Olesen J. M. 2012. Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world. *Advances in Ecological Research*, 46: 89-210. Academic Press.
- Hanson P., Fernández Otárola M., Lobo Segura J., Frankie G., Coville R., Aguilar Monge I., Acuña Cordero M., & Herrera González E. 2021. Abejas de Costa Rica. Primera Edición Digital. Editorial UCR. San Jose, Costa Rica. 271pp.
- Hanula J. L., Horn S., & O’Brien J. J. 2015. Have changing forests conditions contributed to pollinator decline in the southeastern United States?. *Forest Ecology and Management*, 348, 142-152.
- Hanula J. L., Ulyshen M. D., & Horn S. 2016. Conserving pollinators in North American forests: a review. *Natural Areas Journal*, 36(4), 427-439.
- Herrera C. M. 1995. Microclimate and individual variation in pollinators: flowering plants are more than their flowers. *Ecology*, 76(5), 1516-1524.
- Hilbe J. M. 2011a. Negative binomial regression: modeling. In: *Negative binomial regression*. pp. 221-283. Cambridge University Press.
- Hilbe J. M. 2011b. Methods of estimation. In: *Negative binomial regression*. pp. 43-60.

Cambridge University Press.

Hilbe J. M. 2011c. Assessment of count models. In: *Negative binomial regression*. pp. 61-76.

Cambridge University Press.

Huete A. R. 1988. A soil-adjusted vegetation index (SAVI). *Remote sensing of environment*, 25(3), 295-309.

Huete A., Didan K., Miura T., Rodriguez E. P., Gao X., & Ferreira L. G. 2002. Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote sensing of environment*, 83(1-2), 195-213.

Huh K. M., Ellis M., Castillo F., Carrasco L., Rivero de Aguilar J., Bonaccorso E., Browne L., & Karubian J. 2023. Hummingbird diversity in a fragmented tropical landscape in the Chocó biogeographic zone. *Biotropica*, 55(2), 418-429.

Ings T.C., Montoya J. M., Bascompte J., Blüthgen N., Brown L., Dormann C. F., Edwards F., Figueroa D., Jacob U., Jones J. I., Lauridsen R. B., Ledger M, E., Lewis H. M., Olesen J. M., Van Veen F. J. F., Warren P. H. & Woodward G. 2009. Ecological networks—beyond food webs. *Journal of animal ecology*, 78(1), 253-269.

Inouye D. W. 1980. The terminology of floral larceny. *Ecology*, 61(5), 1251-1253.

Izquierdo-Palma J., Del Coro Arizmendi M., Lara C., & Ornelas J. F. 2021. Forbidden links, trait matching and modularity in plant-hummingbird networks: Are specialized modules characterized by higher phenotypic floral integration?. *PeerJ*, 9, e10974.

Jordano P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist*, 129(5), 657-677.

Jordano P., Bascompte J., & Olesen J. M. 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. In: Waser NM, Ollerton J (Eds). Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization. pp. 173-199. The University

of Chicago Press, Chicago.

- Kilkenny F. F., & Galloway L. F. 2008. Reproductive success in varying light environments: direct and indirect effects of light on plants and pollinators. *Oecologia*, 155, 247-255.
- Koh C. N., Lee P. F., & Lin R. S. 2006. Bird species richness patterns of northern Taiwan: primary productivity, human population density, and habitat heterogeneity. *Diversity and Distributions*, 12(5), 546-554.
- Kress W. J., Betancur J., & Echeverry B. 1999. Heliconias: llamaradas de la selva colombiana. Cristina Uribe Ediciones. Bogotá, Colombia.
- Lassau S. A., Hochuli D. F., Cassis G., & Reid C. A. 2005. Effects of habitat complexity on forest beetle diversity: do functional groups respond consistently? *Diversity and distributions*, 11(1), 73-82.
- Lassau S. A., & Hochuli D. F. 2008. Testing predictions of beetle community patterns derived empirically using remote sensing. *Diversity and Distributions*, 14(1), 138-147.
- Levey D. J. 1988. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. *Ecology*, 69(4), 1076-1089.
- Linhart Y. B. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated *Heliconia*. *The American Naturalist*, 107(956), 511-523.
- Logan M. 2011. *Biostatistical design and analysis using R: a practical guide*. John Wiley & Sons.
- Lopes A. V., & Machado I. C. 1999. Pollination and reproductive biology of *Rauvolfia grandiflora* (Apocynaceae): Secondary pollen presentation, herkogamy and self-incompatibility. *Plant Biology*, 1(5), 547-553.
- López K. L. 2021. Guía práctica para el análisis de datos biológicos. *Sigma*, 17(1), 32-41.
- Luna P., Corro E. J., Ahuatzin-Flores D. A., Antoniazzi R. L., Barrozo N., Chávez-González E., Morales-Trejo J. J., & Dáttilo W. 2017. The risk of use small matrices to measure specialization in host–parasite interaction networks: a comment to Rivera-García et al.

(2016). *Parasitology*, 144(8), 1102-1106.

Lunau K., Papiorek S., Eltz T., & Sazima M. 2011. Avoidance of achromatic colours by bees provides a private niche for hummingbirds. *Journal of Experimental Biology*, 214(9), 1607-1612.

Maglianesi M. A., Böhning-Gaese K., & Schleuning M. 2015. Different foraging preferences of hummingbirds on artificial and natural flowers reveal mechanisms structuring plant–pollinator interactions. *Journal of Animal Ecology*, 84(3), 655-664.

Martínez-Adriano C. A. 2016. Fenología reproductiva de angiospermas, producción de flores y visitantes florales en un ecosistema costero en Veracruz, México. Tesis de doctorado. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz.

Martínez-Falcón A., Martínez-Adriano P. C. A., & Dattilo C. A. 2019. Redes complejas como herramientas para estudiar la diversidad de las interacciones ecológicas. *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*, 265-283.

Martínez-Pérez L. 2020. *Tabebuia lepidota*: efecto del robo de néctar por zunzunes y abejas carpinteras. *Acta Botánica Cubana*, 219(2).

Martínez-Ramos M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez - Pompa A. y del Amo S. Eds. *Investigaciones sobre la Regeneración de las Selvas Altas en Veracruz, México*. pp. 191-239. Editorial Alhambra, México, D. F.

Martínez-Ramos M., & Álvarez-Buylla E. 1986. Seed dispersal, gap dynamics and tree recruitment: the case of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, México. In *Frugivores and seed dispersal*. pp. 333-346. Springer, Dordrecht.

Martínez-Ramos M., Álvarez-Buylla E., Sarukhan J., & Pinero D. 1988. Treefall age

- determination and gap dynamics in a tropical forest. *The Journal of Ecology*, 700-716.
- Martínez-Ramos M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Botanical Sciences*, (54), 179-224.
- Martínez-Ramos M., & García-Orth X. G. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la sociedad Botánica de México*, (80), 69-84.
- Maruyama P. K., Vizentin-Bugoni J., Oliveira G. M., Oliveira P. E., & Dalsgaard B. 2014. Morphological and spatio-temporal mismatches shape a neotropical savanna plant-hummingbird network. *Biotropica*, 46(6), 740-747.
- Meave del Castillo J. 1990. Estructura y composición de la selva alta perennifolia de los alrededores de Bonampak. Colección Científica Serie Arqueológica Instituto Nacional de Antropología e Historia. México, DF.
- Medellín R. A. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *conservation Biology*, 8(3), 780-799.
- Mesa-Fúquen E., Hernández J. S., & Camperos J. E. 2021. Uso de modelos lineales generalizados en el conteo de *Leptopharsa gibbicarina* (Hemiptera: Tingidae) en palma de aceite. *Revista Colombiana de Entomología*, 47(1).
- Morales M. A., & López L. A. 2009. Estudio de homogeneidad de la dispersión en diseño a una vía de clasificación para datos de proporciones y conteos. *Revista colombiana de Estadística*, 32(1), 59-78.
- Myers N., Mittermeier R. A., Mittermeier C. G., Da Fonseca G. A., & Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.
- Navarro L. 1999. Pollination Ecology and Effect of Nectar Removal in *Macleania bullata* (Ericaceae). *Biotropica*, 31(4), 618-625.
- Navarro A., Utzet F., Puig P., Caminal J., & Martín M. 2001. La distribución binomial negativa

- frente a la de Poisson en el análisis de fenómenos recurrentes. *Gaceta Sanitaria*, 15(5), 447-452.
- Nieto S., Flombaum P., & Garbulsky M. F. 2015. Can temporal and spatial NDVI predict regional bird-species richness?. *Global Ecology and Conservation*, 3, 729-735.
- Olesen J. M., Bascompte J., Dupont Y. L., & Jordano P. 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50), 19891-19896.
- Ornelas J. F., Ordano M., De-Nova A. J., Quintero M. E., & Garland Jr T. 2007. Phylogenetic analysis of interspecific variation in nectar of hummingbird-visited plants. *Journal of evolutionary biology*, 20(5), 1904-1917.
- Ortiz-Curiel S., Avendaño-Arrázate C. H., Grajales-Solís M., Canul-Ku J., Cortés-Cruz M., & Iracheta-Donjuan L. 2015. *Heliconia* L.: GÉNERO SUBUTILIZADO EN MÉXICO. *Agroproductividad*, 8(4).
- Pal A., Thapa T. B., & Baral H. S. 2019. Linking Bird Diversity with Satellite-derived NDVI. In *International Youth Conference on Science, Technology and Innovation*.
- Pettorelli N., Vik J. O., Mysterud A., Gaillard J. M., Tucker C. J., & Stenseth N. C. 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in ecology & evolution*, 20(9), 503-510.
- Pettorelli N. 2013. The normalized difference vegetation index. Oxford University Press.
- Pollock H. S., Jones T. M., Tarwater C. E., Nishikawa E. T., & Brawn J. D. 2020. Rapid colonization and turnover of birds in a tropical forest treefall gap. *Journal of Field Ornithology*, 91(2), 107-117.
- Puch-Chávez R. 2018. La interacción planta-colibrí moldea mutuamente su distribución en el sur de la Península de Yucatán (Doctoral dissertation, El Colegio de la Frontera Sur). 77pp.
- QGIS Software, Version 3.22.10; Quantum QGIS Development Team: Białowieża, Poland, 2022.

- R Development Core Team. 2018. R: a language and environment for statistical computing. Vienna: The R Foundation for Statistical Computing. Available at <http://www.R-project.org>.
- Ramírez N. 2004. Pollination specialization and time of pollination on a tropical Venezuelan plain: variations in time and space. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 145(1), 1-16.
- Ramos-Robles M., Andresen E., & Díaz-Castelazo C. 2016. Temporal changes in the structure of a plant-frugivore network are influenced by bird migration and fruit availability. *PeerJ*, 4, e2048.
- Reed B. C., Brown J. F., VanderZee D., Loveland T. R., Merchant J. W., & Ohlen D. O. 1994. Measuring phenological variability from satellite imagery. *Journal of vegetation science*, 5(5), 703-714.
- Rodríguez-Flores C. I., Ornelas J. F., Wethington S., & Arizmendi M. D. C. 2019. Are hummingbirds generalists or specialists? Using network analysis to explore the mechanisms influencing their interaction with nectar resources. *PloS one*, 14(2), e0211855.
- Rzedowski J. 2006. Vegetación de México. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Sánchez M. S., & Giannini N. P. 2018. Trophic structure of frugivorous bats in the Neotropics: emergent patterns in evolutionary history. *Mammal Review*, 48(2), 90-107.
- Santos B. A., Lombera R., & Benítez-Malvido J. 2009. New records of *Heliconia* (Heliconiaceae) for the region of Chajul, Southern Mexico, and their potential use in biodiversity-friendly cropping systems. *Revista mexicana de biodiversidad*, 80(3), 861-865.
- Santos B. A., & Benítez-Malvido J. 2012. Insect herbivory and leaf disease in natural and human

disturbed habitats: lessons from early-successional *Heliconia* herbs. *Biotropica*, 44(1), 53-62.

Siebe C., Martínez-Ramos M., Segura-Warnholtz G., Rodríguez-Velázquez J., & Sánchez-Beltrán S. 1995. Soils and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul, Southeast Mexico. In: Simorangkir D, editor, Proceedings of the International Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystems 3rd Conference on Forest Soils (ISSS-AISS-IBG) Mulwarman University Press, Samarinda, Indonesia. pp. 40–58.

Sonne J., Vizentin-Bugoni J., Maruyama P. K., Araujo A. C., Chávez-González E., Coelho A. G., Cotton P. A., Marín-Gómez O. H., Lara C., Lasprilla L. R., Machado C. G., Maglianesi M. A., Malucelli T. S., Martín González A. M., Oliveira G. M., Oliveira P. E., Ortiz-Pulido R., Rocca M. A., Rodrigues L. C., Sazima I., Simmons B. I., Tinoco B., Varassin I. G., Vasconcelos M. F., 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(1922), 20192873.

Sosof V., Alvarado G. J. R., Sánchez C. D., & Martín, S. 2006. Estudio de la variabilidad de cultivares nativos de flores del género *Heliconia* (*Heliconiaceae*) provenientes de la región Suroccidental de Guatemala. Universidad de San Carlos de Guatemala. 72pp.

Stiles F. G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology*, 56(2), 285-301.

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

Sulikowski D., & Burke D. 2010. When a place is not a place: encoding of spatial information is dependent on reward type. *Behaviour*, 147(11), 1461-1479.

- Taylor J., & White S. A. 2007. Observations of hummingbird feeding behavior at flowers of *Heliconia beckneri* and *Heliconia tortuosa* in southern Costa Rica. *Ornitologia Neotropical*, 18, 133-138.
- Temeles E. J., & Kress W. J. 2003. Adaptation in a plant-hummingbird association. *Science*, 300(5619), 630-633.
- Temeles E. J., Goldman R. S., & Kudla A. U. 2005. Foraging and territory economics of sexually dimorphic purple-throated caribs (*Eulampis jugularis*) on three *Heliconia* morphs. *The Auk*, 122(1), 187-204.
- Theodorou P., Radzevičiūtė R., Lentendu G., Kahnt B., Husemann M., Bleidorn C., Settele J., Schweiger O., Grosse I., Wubet T., Murray T. E., & Paxton R. J. 2020. Urban areas as hotspots for bees and pollination but not a panacea for all insects. *Nature communications*, 11(1), 1-13.
- Tovar C. M. 2011. El índice normalizado diferencial de la vegetación como indicador de la degradación del bosque. *Unasyuva: revista internacional de silvicultura e industrias forestales*, 62(238), 39-46.
- Vázquez D. P., Chacoff N. P., & Cagnolo L. 2009. Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology*, 90(8), 2039-2046.
- Villaseñor J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista mexicana de biodiversidad*, 87(3), 559-902.
- Vizentin-Bugoni J., Maruyama P. K., Silveira de Souza C., Ollerton J., Rech A. R., & Sazima M. 2018. Plant-Pollinator Networks in the Tropics: A Review. In: Dáttilo, W., & Rico-Gray, V. (Eds.). *Ecological networks in the tropics*. pp. 72-91. Cham, Switzerland: Springer.
- Walters B. B., & Stiles E. W. 1996. Effect of canopy gaps and flower patch size on pollinator visitation of *Impatiens capensis*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 123(3), 184-188.
- Waser N. M. 2006. Specialization and generalization in plant-pollinator interactions: A historical

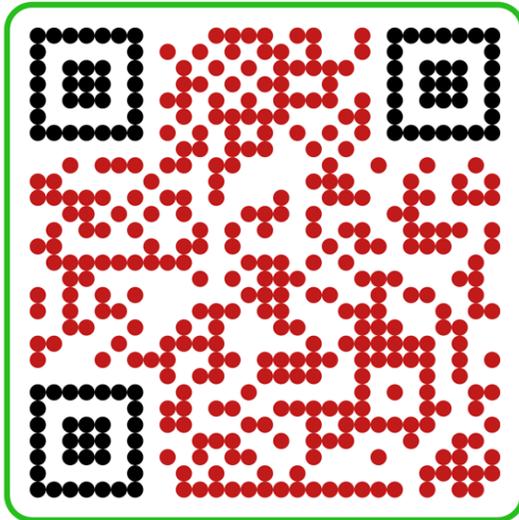
perspective. In: Waser, N. M., & Ollerton, J. (Eds.). *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. pp. 3-17. University of Chicago Press.

Wunderle J. M. Jr., Willig M. R., & Pinto Henriques L. M. 2005. Avian distribution in treefall gaps and understorey of terra firme forest in the lowland Amazon. *Ibis*, 147(1), 109-129.

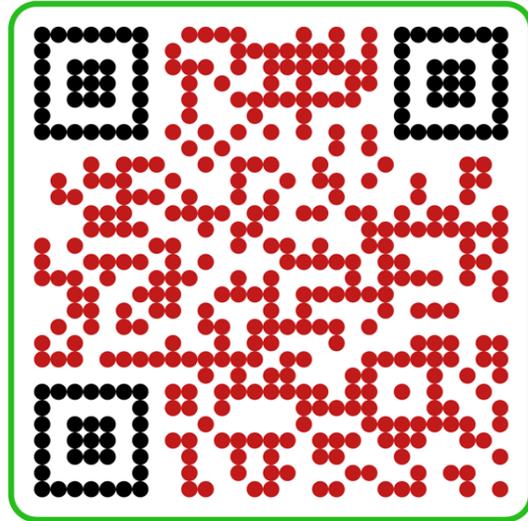
ANEXOS

Anexo 1. Códigos QR de videos representativos del comportamiento de cada especie de colibrí observada en *H. librata*.

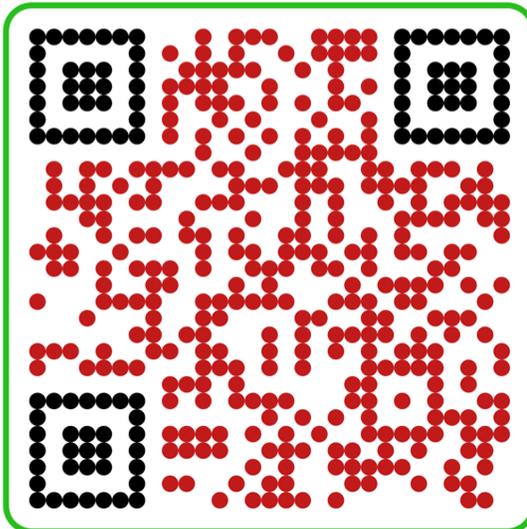
Chlorestes candida



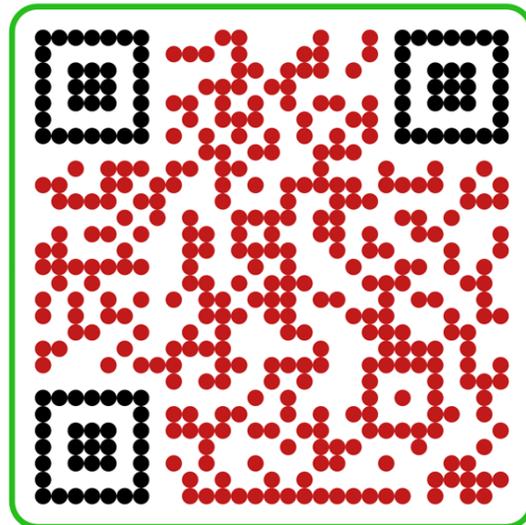
Amazilia tzacatl



Phaethornis strigularis

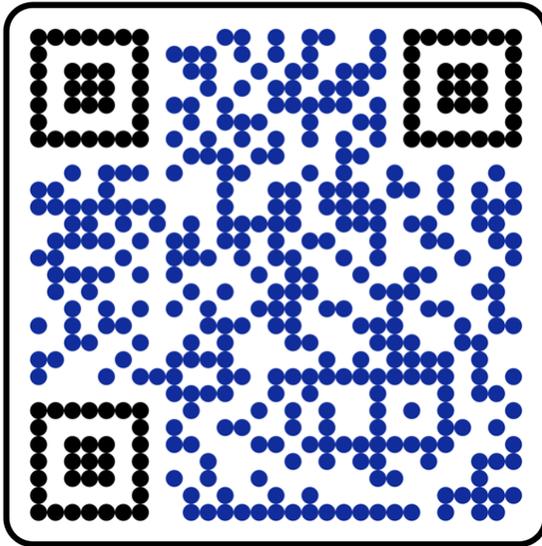


Phaethornis longirostris

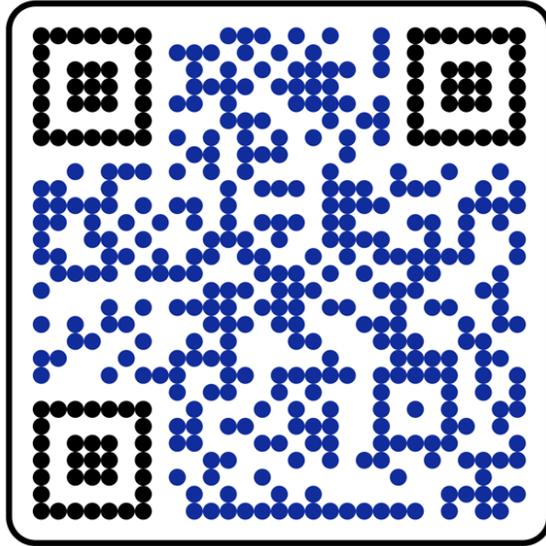


Anexo 2. Códigos QR de videos representativos del comportamiento de las especies de insectos observadas en *H. librata*.

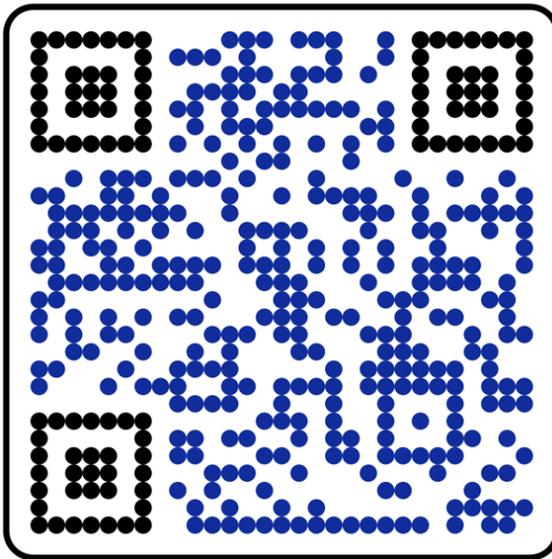
Eurybia elvina



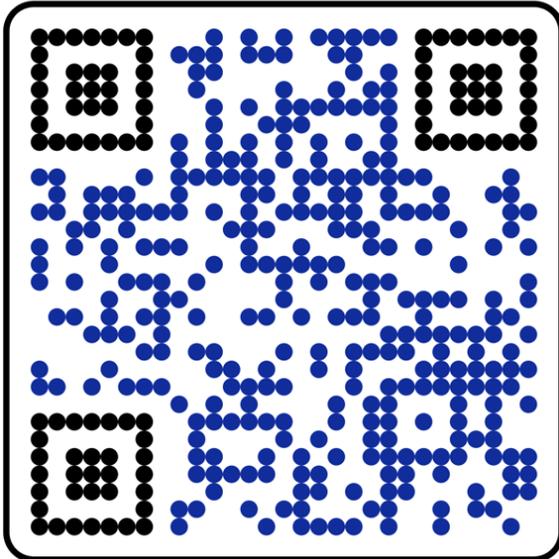
Eurybia lycisca



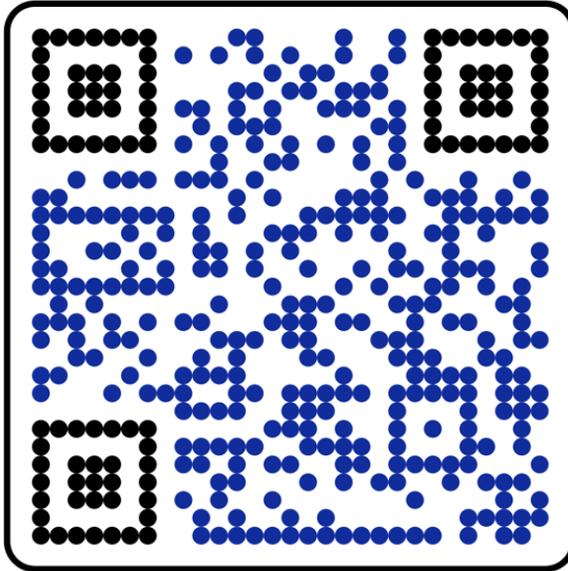
Eurybia sp.



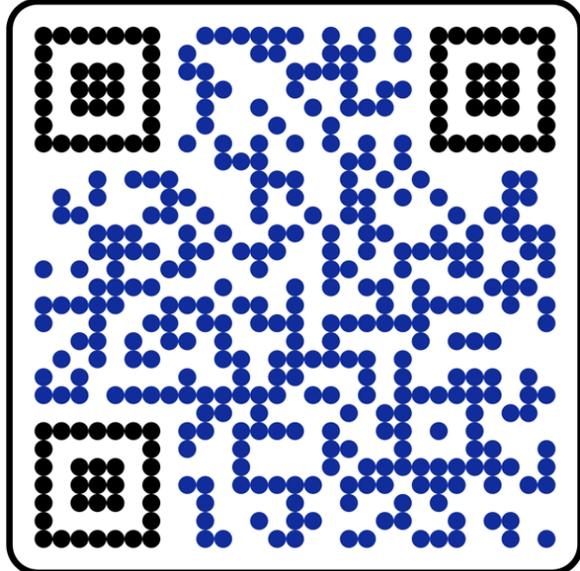
Heliconius sp.



Trigona fulviventris



Eulaema cingulata



Trigona nigerrima y *Euglossa* sp.

