



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**CARACTERÍSTICAS DE PARCHES FLORALES COMO
DETERMINANTES DE LA INTERACCIÓN ENTRE *DORICHA
ELIZA* Y *MALVA VISCUS ARBOREUS* EN LA DUNA COSTERA
DE YUCATÁN**

Tesis que presenta

DARLENY REBECA SANMIGUEL CAAMAL

En opción al título de

MAESTRA EN CIENCIAS

(Ciencias Biológicas: **RECURSOS NATURALES**)

Mérida, Yucatán, México

2024

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de Darleny Rebeca Sanmiguel Caamal titulado **Características de parches florales como determinantes de la interacción entre *Doricha eliza* y *Malvaviscus arboreus* en la duna costera de Yucatán**, fue realizado en la Unidad de Recursos Naturales, en la línea de investigación de Servicios Ambientales de la Biodiversidad, en el laboratorio de microbiología química aplicada a la ecología del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección de la Dra. María Azucena Canto Aguilar, dentro de la opción de Recursos Naturales, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro y la codirección de tesis del Dr. Richard Evan Feldman del Ministerio de Recursos Naturales y Ciencias Forestales de Ontario.

Atentamente



Dra. Cecilia Hernández Zepeda
Directora de Docencia

Mérida, Yucatán, México, a 28 de mayo de 2024

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de investigación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que a razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se registrarán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.



Firma: _____

Nombre: Darleny Rebeca Sanmiguel Caamal

AGRADECIMIENTOS

Al CONAHCYT por la beca No. 801630

A mis directores de tesis el Dr. Richard Feldman y la Dra. María Azucena Canto Aguilar por su acompañamiento, revisiones y aportes durante la elaboración de este trabajo.

A mi comité tutorial y sínodo revisor conformado por el Dr. Raúl Ortiz, Dr. Rodrigo Duno, Dr. Germán Carnevali, Dra. Azucena Canto y Dr. Richard Feldman, por sus comentarios y aportes para mejora de este trabajo.

A los técnicos Ing. Alfredo Dorantes y Biol. Rosalina Rodríguez por su gran ayuda en campo.

Al laboratorio de interacciones planta-animal y ECOAVES del Centro de Investigación Científica de Yucatán por sus observaciones y acompañamiento.

Al Dr. José Alberto Ramos Zapata por los comentarios, enseñanzas y motivación brindada para continuar con este trabajo.

DEDICATORIA

Para Meli, Santi, Armando, Alex y Aliss, que están por enfrentarse a un mundo feroz.

El fracaso es mejor maestro que el éxito. Escucha, aprende, sigue adelante.
-Clarissa Pinkola Estés

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
CAPÍTULO I	3
ANTECEDENTES	3
1. SELECCIÓN DE RASGOS FLORALES POR POLINIZADORES	3
1.1. POLINIZADORES MEDIANDO INTERACCIONES EN LA COMUNIDAD DE PLANTAS	5
1.2. SISTEMA DE ESTUDIO: <i>MALVAVISCUS ARBOREUS</i> y <i>DORICHA ELIZA</i>	7
HIPÓTESIS	11
Hipótesis I	11
Hipótesis II	11
OBJETIVO GENERAL	12
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	12
CAPÍTULO II	13
MATERIALES Y MÉTODOS	13
2. SITIOS DE ESTUDIO	13
2.1. DISEÑO DE MUESTREO	15
2.1.1. Rasgos florales de las especies en el vecindario de <i>Malvaviscus arboreus</i>	16
2.1.2. Observaciones focales del forrajeo de <i>Doricha eliza</i>	23
2.1.3. Conteo de frutos de <i>Malvaviscus arboreus</i>	23
ANÁLISIS.....	24
2.2. RASGOS FLORALES EN EL VECINDARIO DE <i>MALVAVISCUS ARBOREUS</i>	24
2.3. ÍNDICE DE DIVERSIDAD DE RASGOS FLORALES EN EL VECINDARIO DE <i>MALVAVISCUS ARBOREUS</i> EN DOS ESCALAS ESPACIALES.	24
2.4. NÚMERO DE VISITAS DE <i>DORICHA ELIZA</i>	26
2.5. PRODUCCIÓN DE FRUTOS DE <i>MALVAVISCUS ARBOREUS</i>	27
CAPÍTULO III	29

RESULTADOS.....	29
3. VECINDARIO DE <i>MALVAVISCUS ARBOREUS</i> Y FORRAJEO DE <i>DORICHA ELIZA</i> EN DOS SITIOS DE DUNA COSTERA.....	29
3.1. RASGOS FLORALES EN EL VECINDARIO DE <i>MALVAVISCUS ARBOREUS</i>	30
3.2. EFECTO DE LOS RASGOS FLORALES DE LAS ESPECIES VECINAS EN EL NÚMERO DE VISITAS A <i>MALVAVISCUS ARBOREUS</i> EN DOS NIVELES DE LA ESCALA ESPACIAL.	34
3.3. PRODUCCIÓN DE FRUTOS DE <i>MALVAVISCUS ARBOREUS</i>	36
CAPÍTULO IV	37
DISCUSIÓN.....	37
4. PROCESOS COMPETITIVOS EN EL VECINDARIO DE <i>MALVAVISCUS ARBOREUS</i> ...	37
4.1. INFLUENCIA DE LOS RASGOS FLORALES DEL VECINDARIO DE <i>MALVAVISCUS ARBOREUS</i> SOBRE EL NÚMERO DE VISITAS DE <i>DORICHA ELIZA</i> EN DOS NIVELES DE LA ESCALA ESPACIAL	39
4.2. EFECTO DE LOS RASGOS FLORALES SOBRE EL ÉXITO REPRODUCTIVO DE <i>MALVAVISCUS ARBOREUS</i>	42
CAPÍTULO V	45
CONCLUSIONES	45
BIBLIOGRAFÍA.....	47
ANEXOS.....	59

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.1.** Diagrama de flujo representando la dinámica de las interacciones positivas o negativas entre plantas mediadas por el comportamiento de forrajeo de los polinizadores. 10
- Figura 2.1.** Imágenes de la vegetación de duna costera en el Norte del estado de Yucatán, México. Las dunas pueden ser divididas en dos zonas principales, (A) pioneras y (B) matorrales. 14
- Figura 2.2.** Diseño de los cuadrantes usados para describir el vecindario de *Malvaviscus arboreus* en dos niveles de la escala espacial en la costa Norte del estado de Yucatán, México. En la imagen de la izquierda se presentan dos cuadrantes de tamaño diferente, uno de 25 m² que está dentro de otro de 625 m². En la parte derecha de la imagen se presenta la separación entre cuadrantes a lo largo de los transectos establecidos en la zona. 16
- Figura 3.1.** Abundancia floral total de las especies registradas en el vecindario de *M. arboreus* en dos niveles espaciales en Chuburná y Telchac, Yucatán, México. Las especies florales que se registraron exclusivamente en cada sitio de muestreo se indican con (*). 30
- Figura 3.2.** Clasificación de las 26 especies de plantas con flores registradas en la duna costera de Chuburná y Telchac, Yucatán, México, según las categorías de color propuestas por Wilson *et al.*, (2004). El número representa cada categoría; uno el síndrome de polinización por himenópteros; dos y tres síndrome usado por otros insectos y cuatro el síndrome ornitófilo. Se presenta la media de grados brix (porcentaje de azúcar) obtenida para cada categoría de color. 31
- Figura 3.3.** Representación gráfica del análisis de componentes principales (PCA), relacionando rasgos florales en el vecindario de *Malvaviscus arboreus* en Telchac (**A**) y Chuburná Puerto (**B**), Yucatán, México, y el valor de contribución representado con el gradiente color de cada rasgo (color, calorías (cal), porcentaje de azúcar (brix), volumen (vol), flores por individuo y longitud del tubo floral (long). 33

ÍNDICE DE TABLAS

- Tabla 2.1.** Rasgos florales considerados en este estudio. Se indica que son y forma en que se midieron, así como influencia en el forrajeo de colibríes. La información está basada en diversos autores, algunos de los cuales se indican entre paréntesis..... 18
- Tabla 2.2.** Valores de los rasgos florales medidos en el vecindario de plantas de *Malvaviscus arboreus* en dos sitios de duna costera en Yucatán, México. Las medidas fueron hechas en dos niveles de la escala espacial (625 m² y 25 m²). Los datos representan la media \pm 1 desviación estándar. Para la abundancia floral total y flores por individuo se indica entre paréntesis el número de individuos de plantas, para la longitud, volumen y calorías se indica el número de flores. NA = datos no encontrados en literatura o campo, (*) = datos tomados de literatura, (-) = No registro de flores..... 19
- Tabla 3.1.** Resultados del modelo lineal generalizado mixto (GLMM) usado para determinar cuáles variables afectan el número de visitas de *Doricha eliza* a *Malvaviscus arboreus*. Como variables explicativas se usaron abundancia floral, calorías conespecíficas y heteroespecíficas y el índice de diversidad de rasgos florales (*FDQ*). Como variable aleatoria se designaron meses de muestreo (junio-diciembre).35
- Tabla 3.2.** Resultados del modelo lineal generalizado mixto (GLMM) usado para determinar que variables del vecindario de *Malvaviscus arboreus* afectan su producción de frutos. Como variables explicativas se usaron la abundancia floral (conespecífica y heteroespecífica) e índice de diversidad de rasgos florales (*FDQ*), medidas en el nivel superior del vecindario (625 m²). Como variable aleatoria se designaron meses de muestreo (junio-diciembre).36

RESUMEN

La mayoría de las plantas con flores dependen en gran medida de atraer polinizadores para lograr su reproducción. Por ello, la elección de los polinizadores impacta la adecuación de la planta y en la selección de rasgos florales que les son más atractivos (*i.e.* colores o néctar). Esta elección de forrajeo puede influir indirectamente en las interacciones planta-planta promoviendo la competencia o facilitación entre especies vecinas, y la dirección de estas interacciones puede variar dependiendo de la escala espacial en la que se midan los recursos. En este trabajo se evaluó el efecto de la diversidad de rasgos florales, la abundancia floral (heteroespecífica y conoespecífica) y las características del néctar (concentración de azúcar y volumen) de las especies presentes en el vecindario de la planta *Malvaviscus arboreus* Cav. cuantificadas en dos niveles de la escala espacial, sobre el número de visitas del colibrí *Doricha eliza* Lesson y DeLattre a la planta y los frutos que produce. Para ello, se seleccionaron dos zonas de duna costera localizadas en la región central del litoral del estado de Yucatán. Durante los meses de julio a noviembre de 2022 se monitorearon 44 cuadrantes en dos niveles de la escala espacial (25 m² y 625 m²) donde se caracterizó la composición de especies florales, se describió la diversidad de rasgos florales (número de flores por individuo, color y profundidad de la corola), la calidad de néctar (volumen y concentración de azúcar), abundancia floral (conoespecífica y heteroespecífica), las visitas de *D. eliza* a *M. arboreus* y la posterior producción de frutos de *M. arboreus*. Los resultados mostraron evidencia de competencia intra e interespecífica de *M. arboreus* con las especies florales presentes en el vecindario, así como un efecto dependiente de la escala espacial en la diversidad de rasgos florales y de la abundancia conoespecífica sobre el número de visitas de *D. eliza* a *M. arboreus*. El incremento de la abundancia floral conoespecífica en un nivel espacial inferior (25 m²) condujo a menor número de visitas, pero en el nivel espacial superior (625 m²) resultó en más visitas de *D. eliza*. Sin embargo, la producción de frutos de *M. arboreus* en este nivel espacial (625 m²) se asoció negativamente con el incremento de la abundancia floral conoespecífica.

INTRODUCCIÓN

El éxito de las plantas con flores depende en gran medida de su capacidad de atraer a los polinizadores a través de recursos como el néctar o polen. Por su parte, los polinizadores impactan a las plantas en su adecuación y generan una presión de selección sobre los rasgos florales que les son más atractivos (p.ej. color y forma de la flor, calidad y cantidad de néctar, etc.). Esta presión de selección puede mediar la estructuración y composición de las comunidades de plantas con flores en diferentes escalas temporales y espaciales (Peralta *et al.*, 2023; Bergamo *et al.*, 2020; Sargent y Ackerly, 2008).

Dentro de la escala espacial se pueden delimitar distintos niveles, por ejemplo, en las interacciones planta-ave los niveles espaciales pueden incluir áreas de diferentes dimensiones, desde algunos metros hasta varios kilómetros (García y Ortiz-Pulido, 2004). En la interacción planta-colibrí, estos niveles espaciales juegan un papel importante al determinar la selección de los recursos florales que serán utilizados por los colibríes, ya que el comportamiento de estas aves involucra procesos cognitivos complejos. Los colibríes pueden ser capaces de diferenciar recursos en escalas finas, como la cantidad de néctar entre las flores de un mismo individuo, hasta la cantidad de flores que están presentes en un paisaje de kilómetros (Chittka y Thomson, 2001).

Por otro lado, la selección de los recursos florales por parte de los colibríes influye en las interacciones entre las plantas de manera indirecta, promoviendo en cierta medida la organización de estas en la comunidad (Sargent y Ackerly, 2008; Ghazoul, 2006). El resultado del intercambio de polinizadores entre especies de plantas puede variar desde la competencia, si los vecinos florales ocasionan la disminución de las visitas de polinizadores, o aumentan la transferencia de polen heteroespecífico limitando el éxito reproductivo (Dietzsch *et al.*, 2011), hasta la facilitación, que ocurre cuando el vecindario atrae o mantiene la cantidad de polinizadores, incrementando así las tasas de visitas (Johnson *et al.*, 2003). Ambos procesos (competencia y facilitación) determinan patrones, que van desde los fenológicos hasta la distribución de rasgos florales dentro de la comunidad de plantas (Sargent y Ackerly, 2008).

El éxito reproductivo de las plantas con flores también depende de las características mismas de la planta, así como de la eficiencia en el forrajeo del polinizador (Hegland, 2014). Por ejemplo, el grado en el que los polinizadores se especializan en un recurso particular reduce la transferencia de polen heteroespecífico y favorece la reproducción conespecífica (Morales y Traveset, 2008).

Entender el papel que juegan los polinizadores en el éxito reproductivo de las plantas brinda información clave para la conservación de las especies, sobre todo para aquellas que se encuentran en ambientes extremos y limitantes (Leimberger *et al.*, 2022).

La duna costera de Yucatán ha sido descrita como un ecosistema con una baja abundancia y actividad de polinizadores (Suárez-Mariño *et al.*, 2022; Albor *et al.*, 2019), promoviendo interacciones competitivas entre plantas que coflorece mediadas por el servicio de polinización (Albor *et al.*, 2019). Se ha observado que ciertos rasgos florales (densidad y diversidad funcional) influyen en diferentes etapas del proceso de polinización y que estos efectos son dependientes de la escala espacial (Albor *et al.*, 2019), lo anterior se ha estudiado en la comunidad de insectos polinizadores en la duna costera, sin embargo, aún falta investigar cómo estos rasgos florales afectan las interacciones planta-colibrí y planta-planta en diferentes niveles de la escala espacial en la duna costera.

Malvaviscus arboreus Cav. es una especie arbustiva distribuida en la duna costera de Yucatán y sus flores tienen rasgos asociados a la atracción de colibríes. Entre estos rasgos están anthesis diurna, coloración roja, forma tubular de la corola, néctar abundante, y una gran distancia entre los nectarios, las anteras y el estigma (Faegri y van der Pijl, 1979). Entre otras especies, es visitada por el colibrí *Doricha eliza* Lesson y DeLattre, el cual mantiene una distribución parcialmente restringida a las dunas costeras en Yucatán. Aunque este colibrí es de hábitos alimenticios generalistas visita frecuentemente a *M. arboreus* lo que sugiere que es una fuente importante para su alimentación (Medina-van Berkum, 2016; Pimienta, 2014).

La interacción entre *M. arboreus* y *D. eliza* es un sistema de estudio interesante debido a que *D. eliza* es un polinizador generalista que interactúa con otros recursos florales presentes en la duna costera. Posiblemente el éxito reproductivo de *M. arboreus* puede verse influenciado por la tasa de visitas de *D. eliza*, por lo que es probable que existan procesos de competencia o facilitación entre *M. arboreus* y las especies de plantas vecinas con las que florece y comparte polinizador. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue evaluar si la relación entre el número de visitas de *D. eliza* a *M. arboreus* y la producción de frutos de *M. arboreus* se ve influenciada de manera positiva (facilitación) o negativa (competencia) por la diversidad de rasgos florales en el vecindario, la abundancia floral y néctar (en términos de concentración de azúcar y volumen) heteroespecífico y conoespecífico en dos niveles de la escala espacial

CAPÍTULO I

ANTECEDENTES

1. SELECCIÓN DE RASGOS FLORALES POR POLINIZADORES

La gran diversificación en los rasgos florales de muchas especies de plantas se ha relacionado con algunos procesos evolutivos como la deriva génica (Husband y Barrett, 1992) o el flujo de genes (Morjan y Rieseberg, 2004). Sin embargo, existen otros procesos evolutivos que pueden influir en la diversificación de rasgos como la selección ejercida por los polinizadores en la dispersión de polen y su efecto en la reproducción (Del Val y Boege, 2012). Algunas especies de plantas tropicales presentan sistemas de autoincompatibilidad y para mover su polen hacia plantas compatibles precisan de un vector potencial como es el caso de los animales polinizadores (Machado *et al.*, 2006). La estrecha interacción entre plantas con flores y polinizadores ha sido un factor importante para el desarrollo de una amplia variedad de rasgos florales (p. ej. morfología floral), esta variedad es en parte una respuesta a la atracción, detección y aprendizaje por parte de los polinizadores (Leonard *et al.*, 2011; Harder y Johnson, 2009).

La interacción entre plantas con flores y los colibríes es un ejemplo común sobre selección de rasgos. Diversos estudios sugieren un proceso de coevolución y aunque no es frecuente en la naturaleza la relación uno-uno en sistemas planta-colibrí (Leimberger *et al.*, 2022), hay ejemplos que muestran alta especialización entre rasgos morfológicos, como es el caso del colibrí pico espada (*Ensifera ensifera* Boissonneau) y las flores de las plantas que visita. Esta especie presenta un pico que mide aproximadamente 10 cm de longitud, lo que facilita el acceso a través de la corola tubular larga (6-14 cm) de las flores del género *Passiflora* L. las cuales debido a la posición de sus anteras y estigmas, así como a su autoincompatibilidad, dependen de *E. ensifera* para la polinización (Abrahamczyk *et al.*, 2014). Por otro lado, Betts *et al.* (2015) mostraron que los colibríes con picos largos y curvos son seis veces mejores polinizadores de *Heliconia tortuosa* Griggs, que los colibríes de pico corto. Esto es porque los picos largos permiten que algunas especies de colibríes extraigan mayor volumen de néctar, lo que a su vez es la señal utilizada por la planta para volverse receptiva (Betts *et al.*, 2015).

Actualmente se han elaborado explicaciones sobre las características que determinan la interacción entre colibríes y plantas (Olito y Fox, 2015). Hay evidencia en torno a los mecanismos que pueden influir en la frecuencia de estas interacciones, por ejemplo, procesos probabilísticos

guiados en gran medida por la abundancia de interactuantes (p.ej. una especie de colibrí frecuente una especie de planta porque la encuentra regularmente) o rasgos y preferencias de las especies (p.ej. una especie de colibrí que tiene características morfológicas y de comportamiento que facilitan su alimentación en una especie de planta determinada) (Leimberger *et al.*, 2022; Vázquez *et al.*, 2009). Dalsgaard *et al.* (2021) recopilaron la información de 93 redes de interacción planta-colibrí y demostraron que la longitud del pico del colibrí está altamente correlacionada con la longitud media de la corola de las flores que visitan, lo que sugiere que la coincidencia de rasgos es recurrente en las redes de interacción planta-colibrí en el continente americano.

Desde el punto de vista de la ecología del comportamiento animal, los diferentes rasgos florales (ej. abundancia floral y néctar) facilitan la identificación de un recurso alimenticio potencial y permite a los colibríes emplear una estrategia de forrajeo que maximice su adecuación (Dafni *et al.*, 1997). Las estrategias de forrajeo de los colibríes implican que los individuos pueden discriminar entre las alternativas de recursos alimenticios disponibles, eligiendo aquel recurso que equilibre el beneficio y costo de alimentarse (Pyke, 1978). Además, se ha relacionado los rasgos florales con la evaluación del recurso alimenticio por parte de los colibríes y con esa información se ha intentado predecir la calidad del ambiente sin muestreo adicional; lo anterior se conoce como “estado de información” (Mitchell, 1989). Por ejemplo, Bergamo *et al.* (2019) mostraron que la reflectancia de las brácteas de especies de heliconias polinizadas por colibríes eran más contrastantes que la reflectancia de especies de heliconias no polinizadas por estos, promoviendo mayor atracción de los colibríes e incrementando el número de visitas en un ambiente boscoso; además el color de las brácteas no resultó conspicuo para otros visitantes florales menos efectivos o incluso antagonistas (ej. abejas).

Por otra parte, la abundancia floral es un rasgo que se ha asociado de manera positiva con la abundancia de colibríes, pues estos son capaces de realizar movimientos de búsqueda asociados a los cambios de este recurso a través del día, o desplazamientos migratorios para seguir la floración de las plantas de las cuales se alimentan (Díaz-Valenzuela *et al.*, 2011), así como realizar cambios en su estrategia de forrajeo en respuesta a la disponibilidad de abundancia floral en un área determinada (Missagia y Alves, 2016; Justino *et al.*, 2012). Aunque la abundancia floral puede representar disponibilidad de recursos alimenticios para establecer territorios o paradas de alimentación (Maruyama *et al.*, 2013), las características energéticas del néctar juegan un papel importante para determinar la calidad de este (Nottebrock *et al.*, 2017). El néctar aporta principalmente azúcares (sacarosa, glucosa y fructuosa) y agua (Baker, 1975),

el balance entre la concentración de azúcares y agua depende de los requerimientos energéticos de cada polinizador (Fornoff *et al.*, 2017). Por ejemplo, para los colibríes el promedio estimado de concentración de azúcar en el néctar es del 20% (Baker, 1975). En general, se ha visto que el incremento en la calidad del recurso alimenticio genera un incremento en la atracción de polinizadores (Fornoff *et al.*, 2017; Schmid *et al.*, 2016). Una forma de calcular la cantidad de energía que un área puede otorgar a los colibríes es considerando ambos rasgos, la abundancia floral en conjunto con las características energéticas otorgadas por el néctar (Valone, 1992).

1.1. POLINIZADORES MEDIANDO INTERACCIONES EN LA COMUNIDAD DE PLANTAS

Los polinizadores pueden ser mediadores indirectos en las interacciones entre plantas (conespecíficas y heteroespecíficas) promoviendo en cierta medida la organización en la comunidad de estas (Sargent y Ackerly, 2008; Ghazoul, 2006). El intercambio de polinizadores entre especies de plantas puede implicar la competencia, por ejemplo, si las plantas vecinas reducen las visitas de polinizadores o aumentan la transferencia de polen heteroespecífico, lo que puede aminorar el éxito reproductivo (Dietzsch *et al.*, 2011). Al contrario, puede ocurrir la facilitación, que sucede cuando el vecindario floral atrae o mantiene la cantidad de polinizadores propiciando un aumento en las tasas de visitas (Johnson *et al.*, 2003). La fuerza de ambos procesos (competencia y facilitación) puede dar paso al establecimiento, persistencia y configuración de las especies de plantas (Sargent y Ackerly, 2008).

Las interacciones mediadas por polinizadores también están influenciadas por el comportamiento del polinizador, así como por los recursos energéticos que una especie floral pueda proveerle (ej. néctar) (Nottebrock *et al.*, 2017). Feinsinger y Colwell (1978) desarrollaron una clasificación que relaciona la estrategia de alimentación de los colibríes y la distribución espacial de los recursos florales, así como la recompensa de néctar ofrecida por flor. Por ejemplo, colibríes que se alimentan de recursos florales muy dispersos pero de alto contenido energético fueron clasificados como “ruteros de alta recompensa”, otra clasificación es la estrategia territorialista que consiste en la defensa de recursos florales agrupados de recompensa moderada-alta en un área delimitada. Estas estrategias pueden ser ajustadas según el contexto de la comunidad y la disponibilidad espacio-temporal del recurso alimenticio (Leimberger *et al.*, 2022). Un ejemplo de esto sucede con el comportamiento territorial, cuando los recursos florales no son tan valiosos como para hacer que la defensa del territorio valga la pena enérgicamente. En estos casos, los

colibríes territoriales pueden abandonar temporal o permanentemente sus perchas o modificar el tamaño de sus territorios (Márquez-Luna *et al.*, 2014).

En el caso de las interacciones planta-polinizador, parece que los polinizadores responden mejor a una mayor variedad de rasgos florales (Dafni *et al.*, 1997); por ejemplo, hay una respuesta positiva a la abundancia floral que pueden encontrar en un parche, a la cantidad energética dada por el néctar, e incluso a la proporción de recursos florales aportados por congéneres (Nottebrock, 2017). Además, responden a la fenología de la floración porque son capaces de rastrear los cambios temporales de la floración a distintos niveles de la escala espacial (Hegland *et al.*, 2009). Por lo tanto, podría esperarse que los rasgos antes mencionados también sean factores importantes en las interacciones entre plantas mediadas por polinizadores (Nottebrock *et al.*, 2017; Sargent y Ackerly, 2008; Ghazoul, 2006). Un estudio realizado por Nottebrock (2017) en 27 comunidades de plantas en el matorral litoral de la región Cabo en Sudáfrica, dominadas por el género *Protea* L., principalmente visitadas por aves nectaríferas (*Promerops cafer* L. y *Anthobaphes violácea* L.), evaluó el efecto de la calidad (cantidad de azúcar por flor), pureza (néctar conespecífico disponible) y variación espacio-temporal del recurso floral (*i.e.* cantidad de néctar disponible en 120 m² y alrededor 200 m² durante un año) en el número de visitas por polinizadores y producción de semillas. Ellos indicaron que en su sistema el número de visitas y producción de semillas determinaron la competencia o la facilitación entre plantas. Los resultados mostraron que el néctar es un rasgo de alta influencia que puede determinar cómo múltiples especies de plantas interactúan a través de polinizadores compartidos, y que la dirección de estas interacciones (facilitación o competencia) cambiaba con el nivel de la escala en que se medía; en este sentido, ellos encontraron que la abundancia floral y el néctar fueron los rasgos más influyentes en los distintos niveles de la escala espacial.

Los polinizadores pueden mediar interacciones entre plantas en distintos niveles de la escala espacial, desde la interacción entre inflorescencias de la misma planta (ej. Devaux *et al.*, 2014) hasta niveles espaciales más amplios, respondiendo a la cantidad de recurso floral dentro de un vecindario o un sitio (Nottebrock *et al.*, 2017; Schmid *et al.*, 2016). El concepto de la escala espacial en sistemas denso-dependientes también ha sido empleado en la interacción planta-frugívoro mostrando que las aves frugívoras pueden responder a la disponibilidad y distribución de frutos en niveles espaciales jerárquicos, desde metros, que albergan algunos individuos con frutos, hasta kilómetros, que albergan miles de individuos con frutos (García y Ortiz-Pulido, 2004).

El enfoque de las jerarquías se ha utilizado para entender cómo la estructuración de los parches (*i.e.* un área que difiere de su entorno) se relaciona con la heterogeneidad en una variedad de niveles espaciales (Kotliar y Weins, 1990), los límites naturales de la jerarquía de un parche quedan delimitados por el grano (escala más pequeña a la que un organismo responde) y la extensión (escala más amplia a la que un organismo responde) (Kotliar y Weins, 1990). En el caso de los nectarívoros como los colibríes los parches han sido descritos como agrupaciones de flores o individuos con flores de distintos tamaños (Gass y Montgomerie, 1981), los niveles de jerarquía de los parches florales propuestos por Kotliar y Weins (1990) están representados por la variación de néctar disponible entre flores (granos) hasta la variación en la distribución de plantas con flores a través de un paisaje (extensión). Las decisiones de forrajeo de los nectarívoros pueden depender de la estructura particular de estos parches en cada nivel de la jerarquía (Kotliar y Weins, 1990).

Algunos de los trabajos que relacionan el forrajeo de los polinizadores con el recurso alimenticio se basan en la variabilidad de la abundancia floral en una sola extensión espacial, y se ha encontrado efectos contrastantes (Ortiz-Pulido y Lara, 2012), algunos estudios destacan una relación positiva entre la abundancia floral y la tasa de visitas de polinizadores (Bergamo *et al.*, 2020; Grindeland *et al.*, 2005) por el contrario otros estudios han detectado efectos negativos o no han detectado efectos (Maruyama *et al.*, 2014; Vizentin-Bugoni *et al.*, 2014; Heystek y Pauw 2013). Varios autores (Albor *et al.*, 2019; Nottebrock *et al.*, 2017; Schmid *et al.*, 2016) han propuesto la importancia de las escalas espaciales para explicar estos resultados contradictorios, principalmente porque la respuesta de forrajeo del polinizador depende de la forma en la que perciben el paisaje (Steffan- Dewenter *et al.*, 2002) y esta respuesta puede influir en las interacciones facilitadoras y competitivas entre plantas (Sargent *et al.*, 2011), en consecuencia se ha visto que la dirección entre facilitación y competencia puede variar dependiendo del nivel de la escala espacial en que se estudie.

1.2. SISTEMA DE ESTUDIO: *MALVAVISCUS ARBOREUS* y *DORICHA ELIZA*

Malvaviscus arboreus perteneciente a la familia Malvaceae, es un arbusto de pequeño tamaño originario del sur de América del Norte, que se distribuye hasta el Norte de América del Sur (Webb, 1981). La morfología floral, características del néctar (ej. concentración de azúcar y dinámica) y las observaciones del comportamiento de sus visitantes indican que las flores de *M.*

arboreus están especializadas para la polinización por colibríes (Webb, 1984). Por ejemplo, se ha documentado que algunos colibríes, como *Amazilia rutila* DeLattre., al introducir su pico en las flores hace contacto con las anteras y con el estigma. Aunque en algunas ocasiones el que el colibrí se limpie el pico puede afectar su carga de polen, la mayor parte del polen permanece adherido en su cabeza (Peterson y Chalif, 1973). Aunque se han registrado otros visitantes (ej. mariposas y trigonas) en esta especie, ninguna parece hacer contacto efectivo con las partes reproductivas de *M. arboreus*, aunque sí pueden extraer el néctar de las flores (Webb, 1984).

Las flores de *M. arboreus* tienen diversos rasgos florales asociados a la atracción de colibríes como: antesis diurna, coloración roja, forma tubular de la corola, néctar abundante, y una gran distancia entre los nectarios, las anteras y el estigma (Faegri y van der Pijl, 1979). La mayoría de las especies pertenecientes a la familia Malvaceae tiene como característica flores abiertas. Sin embargo, *M. arboreus* dobla sus pétalos de manera que se forma una corola tubular; esto se cree que puede ser una adaptación al sistema de polinización ornitófilico, pues facilita la inserción de pico del colibrí y promueve la deposición de polen (Baker, 1976). Además, esta característica permite que el néctar se almacene por más tiempo evitando la evaporación (Dafni, 1992). Una flor de *M. arboreus* puede llegar a producir aproximadamente 72.2 μ l de néctar durante un día (Webb, 1984), la concentración del néctar ronda entre 20 y 25 % de azúcar (Sanmiguel, 2021). Feinsinger (1976) reportó la dinámica de néctar de *M. arboreus* asociada con el número de visitas por colibríes, los resultados mostraron que el contenido de néctar disminuye conforme avanza el día, y un patrón similar con el número de visitas. Los picos de floración pueden darse de manera asincrónica entre individuos, promoviendo que durante el año existan diversos picos de floración. Un día antes de la floración los capullos tienen la coloración rojiza y la corola bien desarrollada, lo que permite incrementar la atracción del despliegue floral (Webb, 1984).

La gran abundancia y periodo de floración durante todo el año, de *M. arboreus*, aunado a sus rasgos florales y nectaríferos la hacen una especie de alta importancia en la dieta de los colibríes que se distribuyen en las costas del estado de Yucatán (Medina-van Berkum *et al.*, 2016). En particular para aquellas especies de colibríes que se encuentran parcialmente restringidas a esta zona, como es el caso de *Doricha eliza* (Howell y Webb, 1995), cuyas poblaciones se encuentran en decremento (IUCN, 2021) e impactadas de manera importante por la reducción y fragmentación de su hábitat (Eúan- Avila *et al.*, 2007). Los pocos trabajos realizados en las zonas costeras de Yucatán muestran que *D. eliza* tiene una conducta de forrajeo generalista (Ortiz-Pulido *et al.*, 2002; Medina-van Berkum, 2016; Pimienta, 2014), siendo *M. arboreus* la especie que más visitan en la zona. Por ejemplo, Pimienta (2014) registró 17 especies de plantas como

alimento de *D. eliza*, siendo *M. arboreus* la más visitada (37 % de las visitas). Los resultados concuerdan con Sanmiguel (2021) quien registró cuatro especies, siendo *M. arboreus* y *Ernodea littoralis* Sw. las especies con mayor número de visitas.

Considerando lo anterior, es decir, que los rasgos florales tienen un efecto en el comportamiento del polinizador, y que podemos usar el escalamiento en ecología para entender patrones, podríamos explicar la variabilidad en la interacción entre *M. arboreus* - *D. eliza*. Por ejemplo, podríamos determinar si los rasgos florales influyen en el comportamiento del forrajeador y, a su vez, si esto podría influir en el éxito reproductivo de la planta a través de las interacciones positivas o negativas ocurridas en la comunidad de plantas (Figura 1.1.). Por otra parte, aunque tenemos una idea de la importancia de *M. arboreus* en la alimentación de *D. eliza*, aún no sabemos el impacto que esta especie de colibrí tiene sobre el éxito reproductivo de *M. arboreus*. Esto podría ser relevante si consideramos que *D. eliza* es un polinizador generalista que interactúa con otros recursos florales presentes en la duna costera. Es probable que el servicio de polinización (*i.e.* número de visitas) proporcionado por *D. eliza* a *M. arboreus* se vea influenciada por la disponibilidad y composición de las plantas vecinas con las que *M. arboreus* comparte su período de floración. Esto podría tener implicaciones en el éxito reproductivo de *M. arboreus*, dando lugar a procesos de competencia o facilitación con las especies de plantas que florecen simultáneamente en el vecindario.

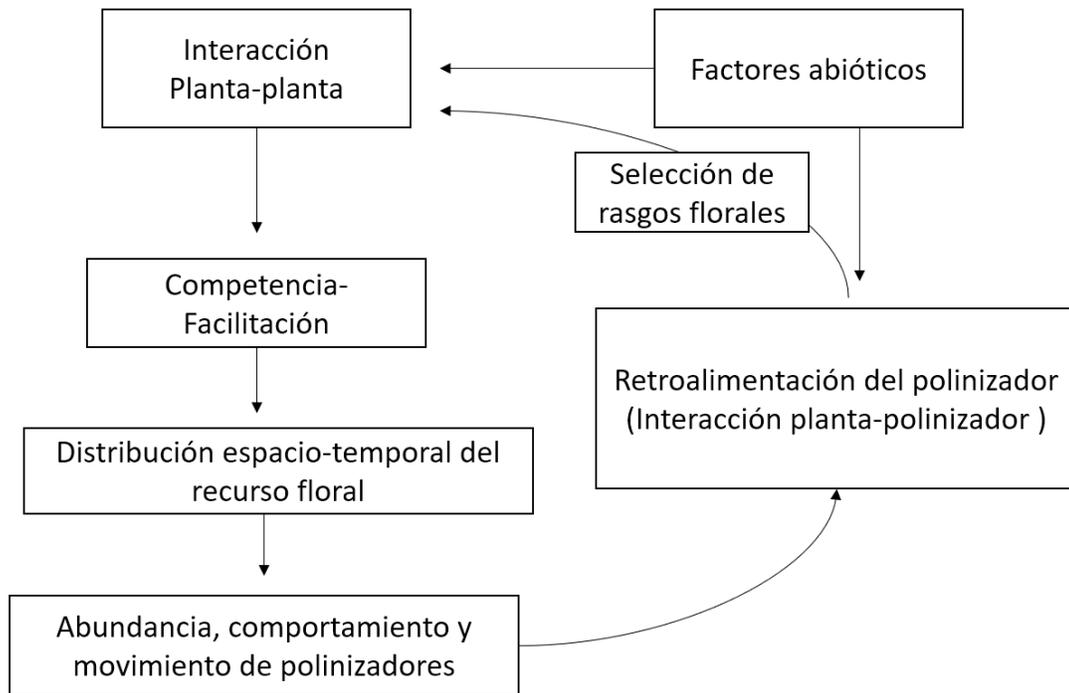


Figura 1.1. Diagrama de flujo representando la dinámica de las interacciones positivas o negativas entre plantas mediadas por el comportamiento de forrajeo de los polinizadores.

HIPÓTESIS

Hipótesis I

Si la abundancia floral, características del néctar y rasgos florales morfológicos particulares, se relacionan con la atracción de polinizadores, e influyen en las interacciones intra e interespecíficas entre plantas y, por lo tanto, afectan su éxito reproductivo, se espera que los vecindarios de la planta ornitófila *Malvaviscus arboreus* compuestos por plantas florales con características similares (*i.e.*, baja diversidad), afecten negativamente (*i.e.*, exista competencia) su éxito reproductivo (e.g. Número de visitas y producción de frutos), mientras que si su vecindario está compuesto por plantas florales con características distintas (*i.e.*, alta diversidad) esto afecte positivamente su éxito reproductivo (*i.e.*, ocurra facilitación).

Hipótesis II

Los patrones de forrajeo en la interacción planta-colibrí dependen de la escala espacial a la que se estudien. Esto se debe a que las decisiones de forrajeo de los colibríes están vinculadas a la variabilidad del recurso alimenticio y a la percepción del forrajeador, en particular a su grano (*i.e.*, la escala más pequeña a la que responde, e.g., una flor con néctar) y extensión (*i.e.*, la escala más grande a la que responde, e.g., distribución de flores en un paisaje). Debido a ello se pueden observar patrones contrastantes en la relación establecida entre diversos rasgos florales (e.g., abundancia floral, características del néctar y diversidad de rasgos florales) y el número de visitas del colibrí *Doricha eliza* a flores de la planta ornitófila *Malvaviscus arboreus* en los distintos niveles espaciales en que estos se cuantifiquen.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar el efecto de la diversidad de rasgos florales, la abundancia floral heteroespecífica y conoespecífica y características del néctar (*i.e.*, volumen, concentración de azúcar y calorías) de las especies presentes en el vecindario de *Malvaviscus arboreus* en dos niveles de la escala espacial, sobre el número de visitas de *Doricha eliza* a *M. arboreus* y la posterior producción de frutos de *M. arboreus*.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Caracterizar la composición de especies del vecindario de *M. arboreus* en dos sitios de duna costera durante la temporada julio-diciembre.
- Describir la diversidad de rasgos florales, la abundancia floral y la calidad del néctar de las especies presentes en el vecindario de *M. arboreus* en dos niveles espaciales.
- Analizar la dirección del efecto de la diversidad de rasgos florales, abundancia floral y calorías en el vecindario de *M. arboreus* sobre el número de visitas de *D. eliza* a *M. arboreus* y en la producción de frutos de *M. arboreus* en dos niveles de la escala espacial.

CAPÍTULO II

MATERIALES Y MÉTODOS

2. SITIOS DE ESTUDIO

Este estudio fue realizado en dos comunidades de plantas de duna costera ubicadas en la región central del litoral del estado de Yucatán en México. La región presenta un clima cálido-semiárido con una precipitación media anual de 520 mm y temperatura media anual de 25° C (Orellana *et al.*, 2009). Estas condiciones climáticas en conjunto con otros factores abióticos (ej. edáficos e hidrológicos) han influenciado en gran medida la composición y diversidad de especies de plantas que se encuentran allí (Parra *et al.*, 2018; Torres *et al.*, 2010).

En esta región se seleccionaron dos sitios: Telchac (21°20'9.00" N-89°20'12.11" O) y Chuburná Puerto (21°14'54.01" N-89°50'36.86" O) los cuales se encuentran separados por aproximadamente 29 km. En ambos sitios se abarcó una franja paralela al mar de 1.5 a 2 km de largo y 0.20 a 0.17 km de ancho donde se establecieron 44 cuadrantes, 18 cuadrantes en Telchac y 26 en Chuburná, que fueron muestreados de julio a noviembre del 2022. La diferencia en el número de cuadrantes por sitio fue debido a que no se encontraron individuos de *M. arboreus* floreciendo en Telchac en el mes de julio, y por ello se incrementó el tamaño de muestra en Chuburná.

La vegetación presente en ambos sitios se encuentra dividida en dos zonas, la zona de pioneras (Figura 2.1. A), que está caracterizada por ser la vegetación más cercana a la línea de costa, lo que ocasiona que tenga un ambiente con extrema salinidad y suelo móvil, y se encuentre dominada por hierbas, rastreras y arbustos de 1 a 2 metros de altura. La otra es la zona de matorral (Figura 2.1. B), que está alejada de la línea de costa entre 10 y 20 m (Suarez-Mariño *et al.*, 2022) y es dominada por especies arbustivas y ocasionalmente por arbóreas (Flores-Guido y Carvajal, 1994; Miranda, 1978).

Algunas especies de plantas características reportadas para la zona de pioneras son herbáceas como *Sesuvium portulacastrum* (L.) L., *Ambrosia hispida* Pursh., *Lycium carolinianum* Walter., *Tribulus cistoides* L., y especies rastreras como *Ipomea pes-caprae* y *Canavalia rosea* (Sw.) DC., así como arbustos pioneros como *Tournefortia gnaphalodes* (L.) R. Br. ex Roem. y Schult. y *Suriana marítima* L. En la zona de matorral se ha reportado la presencia de *Malvaviscus*

arboreus, además de otras especies arbustivas como *Bravaisia berlandieriana* (Nees) T.F. Daniel., *Quadrella incana* (Kunth) Iltis & Cornejo., *Agave angustifolia* Haw. y *Cordia sebestena* L. (Parra *et al.*, 2018; Torres, 2007; Flores-Guido y Carvajal, 1994).



A) Zona de pioneras, Telchac, Yuc.



B) Zona de matorrales, Chuburná, Yuc.

Figura 2.1. Imágenes de la vegetación de duna costera en el Norte del estado de Yucatán, México. Las dunas pueden ser divididas en dos zonas principales, (A) pioneras y (B) matorrales.

2.1. DISEÑO DE MUESTREO

Para evaluar el efecto del vecindario de *Malvaviscus arboreus* en dos niveles de la escala espacial se realizaron los transectos indicados arriba, de 1.5-2.0 km de manera paralelos al mar en cada sitio de muestreo (Telchac y Chuburná). A lo largo de estos transectos se seleccionaron individuos de *M. arboreus* en floración y se establecieron cuadrantes de 5 x 5 m (25 m²) con una separación mínima de 10-15 m entre cada uno; estos cuadrantes fueron considerados en este trabajo como el nivel inferior en la escala espacial del vecindario de *M. arboreus* (Figura 2.2). En esta área de 25 m² se identificaron las especies de plantas con flores presentes con ayuda de un técnico especialista en flora y con la guía de campo de Guadarrama y colaboradores (2016), se recabaron datos de su cobertura, la cual se obtuvo midiendo el largo por el ancho que abarcó cada especie dentro del área. Para medir la cobertura de cada especie se tomaron datos de cada individuo de la especie en el área, lo cual solo fue posible para algunas especies incluyendo a *M. arboreus*, ya que la densidad de algunas especies nos impidió determinar cuántos individuos se encontraban dentro del área. A partir del cuadrante de 25 m² se estableció un segundo cuadrante de 25 x 25 m (625 m²), que fue considerado como el nivel superior en la escala espacial del vecindario de *M. arboreus* (Figura 2.2.).

Para determinar la diversidad taxonómica de las plantas en ambos sitios, se utilizaron los datos de cobertura en los cuadrantes de 25 m² con lo que se calculó el índice de Simpson para cada sitio. Se aplicó el índice de Simpson ya que es recomendable para capturar la varianza en la distribución de la abundancia de las especies y puede ser utilizado para muestras pequeñas (Magurran, 1988). Para determinar si había similitud en cuanto la composición de especies entre sitios se calculó el índice de similitud de Jaccard. Para describir la diversidad taxonómica en dos niveles de la escala espacial del vecindario de *M. arboreus* también fue calculado el índice de Simpson para cada cuadrante muestreado en ambos niveles (n=44) (Anexo 1).

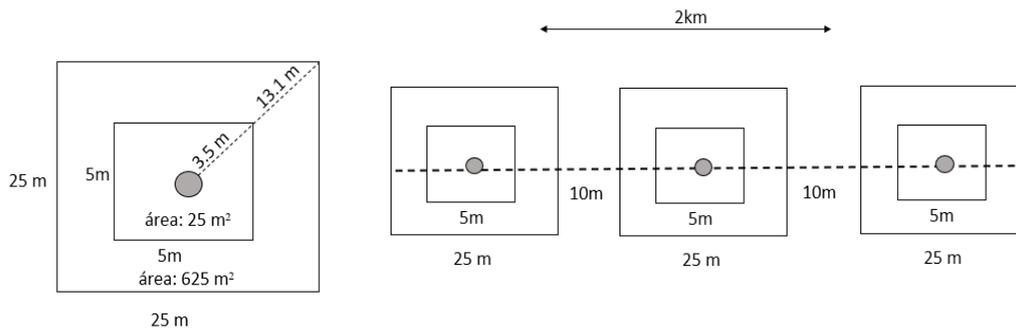


Figura 2.2. Diseño de los cuadrantes usados para describir el vecindario de *Malvaviscus arboreus* en dos niveles de la escala espacial en la costa Norte del estado de Yucatán, México. En la imagen de la izquierda se presentan dos cuadrantes de tamaño diferente, uno de 25 m² que está dentro de otro de 625 m². En la parte derecha de la imagen se presenta la separación entre cuadrantes a lo largo de los transectos establecidos en la zona.

2.1.1. Rasgos florales de las especies en el vecindario de *Malvaviscus arboreus*.

Para este trabajo se consideraron los siguientes rasgos florales: abundancia floral, promedio de flores por individuo, color de la flor, longitud de la flor y características del néctar (volumen y porcentaje de azúcar) para calcular posteriormente el aporte calórico de cada especie. Estos rasgos se han asociado con el comportamiento de forrajeo de los colibríes (ver Tabla 2.1.).

En cada cuadrante focal y en ambos niveles espaciales (25 m² y 625 m²) se realizó un conteo del número de flores de *M. arboreus* y de las especies presentes en cada área (abundancia total). Posteriormente se calculó la proporción floral conoespecífica y heteroespecífica, para lo cual se dividió el número de flores de *M. arboreus* y el número de flores heteroespecíficas entre el número de flores totales para cada cuadrante muestreado. Para determinar el número de flores por individuo se calculó la media del número de flores tomando en cuenta el total de individuos monitoreados (Tabla 2.2.).

Para determinar el volumen y porcentaje de azúcar en el néctar de las especies florales, se cubrieron con bolsas tipo malla de 5- 8 flores previas a la antesis, considerando al menos 5 individuos de cada especie que floreció en los cuadrantes focales (en el nivel inferior, 25 m²), el proceso de embolsado permitió realizar las mediciones sin la influencia de los visitantes florales.

Posteriormente estas flores fueron trasladadas al laboratorio para la extracción del néctar con ayuda de microcapilares de cristal y realizar la medición del volumen (en μl) así como determinar la concentración de azúcar disuelta en el néctar (en °brix) con un refractómetro. Con los valores obtenidos en ambas mediciones y siguiendo la fórmula propuesta por Dafni (1992), se calculó la cantidad de calorías/ μl disponibles por flor de cada especie (Tabla 2.2.). Posteriormente se realizó un cálculo de la cantidad de calorías totales multiplicando las calorías / μl por el total de flores en cada cuadrante para cada una de las especies registradas.

Para cada especie floral se describió la longitud de la corola, así como el color al ojo humano (sensu Wilson *et al.*, 2004) (Tabla 2.2.). A las flores que se embolsaron se les tomaron datos de la longitud con un vernier de campo, midiendo en milímetros, desde la base hasta la boca de la corola. La descripción del color de las flores se realizó con flores frescas, siguiendo la clasificación propuesta por Wilson *et al.* (2004), la cual es una escala del 1- 4, donde 1 representa el extremo de los colores descritos para el síndrome de polinización por himenópteros, mientras que el 4 representa el extremo de los colores descritos para el síndrome de polinización por colibríes, y los valores intermedios representan el gradiente de color intermedio entre ambos extremos.

Los rasgos florales se midieron en campo o fueron tomados de diversas bases de datos disponibles en línea para aquellas especies de las cuales no fue posible recopilar información de los rasgos (ej. profundidad de la flor). Esto debido a diversas dificultades no previstas (p. ej. flores embolsadas que no abrieron). Los datos fueron tomados de las siguientes fuentes: TRY Plant Trait Database (Kattge *et al.*, 2011), WFO (The World Flora Online) y CONABIO, verificando en todos los casos la descripción de la forma en que se midió cada rasgo, para evitar sesgos de diferencia de medición.

Tabla 2.1. Rasgos florales considerados en este estudio. Se indica que son y forma en que se midieron, así como influencia en el forrajeo de colibríes. La información está basada en diversos autores, algunos de los cuales se indican entre paréntesis.

Rasgo floral	Definición	Implicación en el comportamiento de forrajeo	Rasgos florales según el síndrome ornitófilico
Profundidad de la flor	Longitud del tubo floral (mm) hasta las comisuras de la boca de la corola (Wilson <i>et al.</i> , 2004)	Relacionado con la cantidad de almacenamiento/producción de néctar; por ejemplo, tubos de mayor profundidad tienden a presentar mayor cantidad de néctar (Dafni, 1992)	Flores de tubo largo (correspondencia pico-tubo floral; y donde la longitud está relacionada con la cantidad de néctar) (Rodríguez-Flores <i>et al.</i> , 2019)
Color de la corola	Color de las flores frescas, basadas en la visión del ojo humano; siguiendo la clasificación según Wilson <i>et al.</i> , (2004)	Relacionado con la detección de flores y aparente asociación entre el color y la cantidad de néctar (de Camargo <i>et al.</i> , 2019; Wilmer, 2015)	Flores de colores vívidos, principalmente rojos-contrastantes (pues los colibríes tienen visión tetracromática y son sensibles a rayos UV y longitudes de onda verdes y rojas) (de Camargo <i>et al.</i> , 2019; Vorobyev <i>et al.</i> , 1998)
Néctar	Medida en términos de Volumen (V) y Concentración de azúcar (C) V+C: Estimación de las calorías (Wilmer, 2015)	Recompensa calórica que puede obtener un forrajeador (Wilmer, 2015).	Flores con gran volumen de néctar de baja concentración (20-25%; Wilmer, 2015)
Abundancia floral	Producción de flores por individuo de cada especie	Relacionado con la cantidad energética (Wilmer, 2015; Dafni, 1992)	Patrón no claro, afectado por la fenología (Bergamo, 2020; Ortiz-Pulido y Lara, 2011; Maruyama <i>et al.</i> , 2004)

Tabla 2.2. Valores de los rasgos florales medidos en el vecindario de plantas de *Malvaviscus arboreus* en dos sitios de duna costera en Yucatán, México. Las medidas fueron hechas en dos niveles de la escala espacial (625 m² y 25 m²). Los datos representan la media \pm 1 desviación estándar. Para la abundancia floral total y flores por individuo se indica entre paréntesis el número de individuos de plantas, para la longitud, volumen y calorías se indica el número de flores. NA = datos no encontrados en literatura o campo, (*) = datos tomados de literatura, (-) = No registro de flores.

Familia	Especie	Abreviación	Abundancia floral total			Flores por individuo	Longitud (mm)	Volumen (μ l)	Calorías (por μ l)
			625 (m ²)	25 (m ²)	Total				
Amaryllidaceae	<i>Hymenocallis littoralis</i> (Jacq.)	Hymlit	20 (4)	—	20 (4)	4 \pm 3 (4)	22 \pm 3 (4) *	NA	NA
Acanthaceae	<i>Justicia cardinalis</i> Carnevali y Duno.	Juscar	1224 (18)	188 (21)	1412 (39)	7 \pm 6 (8)	31 \pm 4 (11)	2 \pm 1 (8)	5 \pm 1 (8)
Agavaceae	<i>Agave angustifolia</i> Haw.	Agaang	28 (4)	—	28(4)	9 \pm 6 (4)	55 \pm 7 (3)	5 \pm 0.7 (3)	1 \pm 0.1(3)
Amaranthaceae	<i>Alternanthera flavescens</i> Kunth.	Altfla	947 (9)	593 (21)	1540 (30)	22 \pm 17 (5)	4 \pm 0.5*	NA	NA
Apocynaceae	<i>Echites umbellatus</i> Jacq.	Echumb	23 (2)	—	23 (2)	14 \pm 7 (4)	49 \pm 8 (4)	2 \pm 2 (4)	2 \pm 0.7 (4)

	<i>Metastelma schlechtendalii</i> Decne.	Metsch	12470 (19)	5870 (2)	18340 (20)	402 ± 257 (5)	1 ± 0.2*	NA	NA
Asteraceae	<i>Bidens alba</i> (L.)	Bidalb	339 (25)	71 (6)	376 (24)	7 ± 7 (5)	4 ± 1*	NA	NA
	<i>Flaveria linearis</i> Lag.	Flalin	7764 (109)	1163 (15)	8927 (124)	145 ± 107 (5)	2 ± 1*	NA	NA
Boraginaceae	<i>Cordia sebestena</i> L.	Corseb	253 (24)	—	253 (24)	82 ± 18 (4)	31 ± 3 (5)	8 ± 1 (5)	1 ± 0.1 (5)
	<i>Tournefortia gnaphalodes</i> (L.) R. Br.	Tougna	30 (2)	4 (3)	34 (5)	14 ± 5 (3)	6 ± 0.3(4)	0.5 ± 0.4 (4)	0.5 ± 0.3 (4)
Capparaceae	<i>Quadrella incana</i> (Kunth).	Quainc	6 (1)	9 (1)	15 (2)	7 ± 2 (2)	7 ± 0.1(8)	0.3 ± 0.1 (7)	1 ± 0.2 (7)
Commelinaceae	<i>Comelina erecta</i> L.	Comere	378 (113)	123 (36)	501 (149)	3 ± 3 (9)	5 ± 0.2*	NA	NA
Convolvulaceae	<i>Ipomea pes-capre</i> All.	Ipopes	420 (10)	18 (6)	438 (16)	7 ± 13 (6)	62 ± 3 (6)	2 ± 1 (3)	4 ± 2 (3)

Fabaceae	<i>Canavalia rosea</i> (Sw.) DC.	Canros	97 (25)	43 (15)	140 (40)	2 ± 0.9(5)	29 ± 2 (4)	2 ± 1 (3)	6 ± 5 (3)
Goodeniaceae	<i>Scaevola plumieri</i> (L.) Vahl	Scaplu	490 (48)	126 (32)	616 (80)	11 ± 18 (8)	22 ± 0.6 (3)	0.9 ± 0.8 (11)	2 ± 1 (11)
Malvaceae	<i>Gossypium hirsutum</i> L.	Goshir	4 (3)	2 (2)	6 (5)	1 ± 0.4 (5)	35 ± 21*	5 ± 0.1*	0.8 ± 0.1*
	<i>Malvaviscus arboreus</i> Cav.	Malarb	767 (94)	1322 (114)	2089 (208)	17 ± 17 (24)	28 ± 2 (15)	13 ± 10.7 (36)	5 ± 5 (36)
	<i>Waltheria indica</i> L.	Walind	1552 (26)	47 (7)	1599 (33)	44 ± 31 (5)	4 ± 1 (10)	NA	NA
Nyctaginaceae	<i>Okenia hypogaea</i> Schtdl. Y Cham.	Okehyp	71 (8)	—	71 (8)	33 ± 45 (8)	22 ± 10*	NA	NA
Passifloraceae	<i>Passiflora ciliata</i> Aiton	Pascil	23 (17)	22 (6)	45 (23)	2 ± 1 (9)	9 ± 3(5)	6 ± 5 (5)	4 ± 5 (5)
	<i>Passiflora foetida</i> L.	Pasfoe	165 (38)	5 (3)	170 (41)	4 ± 3 (5)	13 ± 2 (6)	6 ± 12 (6)	3 ± 4 (6)

Rubiaceae	<i>Ernodea littoralis</i> Sw.	Ernlit	216 (32)	38 (8)	254 (40)	6 ± 2 (6)	12 ± 3 (6)	7 ± 4 (14)	2 ± 1 (14)
Solanaceae	<i>Lycium carolinianum</i> Walter.	Lyccar	59 (13)	20 (5)	79 (18)	5 ± 3 (5)	10 ± 0.1 (3)	0.2 ± 0.1 (3)	2 ± 0.1 (3)
Surianaceae	<i>Suriana maritima</i> L.	Surmar	339 (20)	442 (10)	781 (30)	19 ± 13 (9)	3 ± 0.2 (5)	0.5 ± 0.3 (14)	2 ± 1 (14)
Verbenaceae	<i>Lantana involucrata</i> L.	Laninv	3812 (161)	494 (111)	4306 (272)	56 ± 90 (15)	5 ± 1 (6)	0.5 ± 0.7 (6)	1 ± 0.5 (6)
Zygophyllaceae	<i>Tribulus cistoides</i> L.	Tricis	24 (21)	9 (2)	33 (23)	4 ± 3 (5)	$14 \pm 5^*$	NA	NA

2.1.2. Observaciones focales del forrajeo de *Doricha eliza*

Las observaciones del forrajeo de *D. eliza* se realizaron en los cuadrantes focales en el nivel inferior de la escala (25 m²), ya que en áreas más extensas es mucho más probable los sesgos de observación en el número de avistamientos de aves (Ralph, 1997). Para la identificación de colibríes consultamos la guía de Arizmendi y Berlanga (2014), con ayuda de unos binoculares, se realizaron observaciones durante 30 minutos en cada cuadrante y se recolectaron datos sobre el número de visitas del colibrí en cada especie de planta, la especie que visitó, el número de flores visitadas por especie y el número total de visitas en cada cuadrante, además se realizaron anotaciones sobre las condiciones climáticas en los días de observación.

2.1.3. Cuento de frutos de *Malvaviscus arboreus*

Al finalizar la temporada de observación, se contabilizó el número de frutos maduros (con coloración anaranjada y roja; Webb, 1984) que tenía cada individuo de *M. arboreus*. Debido a restricciones en el tiempo de muestreo, solo se realizaron estos conteos en el nivel espacial superior (625 m²). Sin embargo, asumimos que este nivel espacial refleja adecuadamente la producción de frutos de *M. arboreus* dado que el diseño de los cuadrantes se encuentra jerarquizado. Se lograron contar los frutos en 32 cuadrantes, debido a que las marcas (delimitación de cuadrantes) fueron removidas por actividades antropogénicas en 12 cuadrantes.

ANÁLISIS

2.2. RASGOS FLORALES EN EL VECINDARIO DE *MALVA VISCUS ARBOREUS*

Se realizaron dos análisis de componentes principales (PCA) basados en los rasgos florales de las especies que florecieron durante los meses de muestreo para describir los rasgos florales en el vecindario de *M. arboreus* en los dos sitios estudiados (Telchac y Chuburná) e identificar los grupos de especies que comparten rasgos florales similares a la especie focal (*M. arboreus*). La agrupación de las especies se analizó de manera separada debido a que en ambos sitios la composición de especies no fue similar, algunas especies registradas en Telchac no se registraron en Chuburná y viceversa (ej. *C. sebestena* L.).

2.3. ÍNDICE DE DIVERSIDAD DE RASGOS FLORALES EN EL VECINDARIO DE *MALVA VISCUS ARBOREUS* EN DOS ESCALAS ESPACIALES.

Se calculó el índice de diversidad funcional basado en la entropía cuadrática de RAO (FD_Q) propuesto por Botta-Dukát (2005) para cada cuadrante muestreado (en este caso $n=44$) en ambos niveles espaciales (25 m^2 y 625 m^2) y sitios (Telchac y Chuburná). El índice FD_Q utiliza los atributos de cada especie (ej. rasgos florales) para calcular valores de disimilitud entre pares de especies ponderado por alguna medida de abundancia (Botta-Dukát, 2005). Para su cálculo se requiere tener una medida de distancia entre especies en el espacio de los rasgos, por ejemplo, euclidiana o distancia de Gower (Götzenberger *et al.*, 2020). Una propiedad de este índice es que permite calcular la diversidad a partir de múltiples rasgos medidos en diferentes unidades (Casanoves *et al.*, 2011). El índice FD_Q ha sido empleado comúnmente en trabajos que evalúan la influencia de los rasgos florales en las interacciones planta-polinizador aunque la selección de los rasgos florales varía dependiendo del autor (ej. Bergamo *et al.*, 2020; Albor *et al.*, 2019; Fornoff *et al.*, 2017). En nuestro caso, los rasgos florales seleccionados para la construcción del índice FD_Q fueron los siguientes: abundancia floral por individuo (media del número de flores de los individuos de cada especie), color (según la clasificación antes mencionada), longitud de la corola y el número de calorías por flor de cada especie de planta.

En este trabajo se calculó la disimilitud entre *M. arboreus* y las especies que se encontraron floreciendo en el vecindario en Telchac y Chuburná. Para ello, se construyó una matriz de los rasgos florales con la media de los datos obtenidos para cada rasgo por especie (ver Tabla 2.2.). Posteriormente se utilizó la función “gowdis” del paquete “FD” (Laliberté *et al.*, 2022) en el

software R (R Development Core TEAM, 2023), que permitió calcular la distancia de disimilitud de Gower entre pares de especies con variables mixtas. La distancia de Gower oscila entre 0 y 1; valores cercanos a 0 indican similitud y valores cercanos a 1 disimilitud. Se utilizó la distancia de Gower debido a que es adecuada cuando los descriptores presentan unidades diferentes (ej. color y longitud) (Gower, 1971).

Posteriormente se calculó el índice FD_Q para cada nivel de la escala espacial (25 m² y 625 m²) en los cuadrantes muestreados, basándonos en la fórmula propuesta por Botta-Dukát (2005)

$$FD = \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^s dij PiPj$$

Donde: dij es la diferencia entre pares de especies (distancia de Gower), Pi es la proporción de la especie i del total de la comunidad, Pj indica la proporción de la especie j del total de la comunidad.

En este trabajo la diferencia entre pares de especies (dij) fue la disimilitud entre *M. arboreus* y las especies que florecieron en los cuadrantes en ambos niveles de la escala espacial (distancia de Gower), mientras que la proporción (Pi) fue calculada como la proporción de flores de *M. arboreus* multiplicada por la proporción de flores de cada especie (Pj) en los cuadrantes en ambos niveles. Para este trabajo los valores del índice FD_Q fueron interpretados de la siguiente forma: valores cercanos a 0 representan baja diversidad de rasgos respecto a los rasgos de *M. arboreus* (mayor similitud) y valores más altos mayor diversidad de rasgos respecto a los de *M. arboreus*.

2.4. NÚMERO DE VISITAS DE *DORICHA ELIZA*

Para determinar cuáles factores influyen en el número de visitas de *D. eliza* a *M. arboreus* se llevaron a cabo modelos lineales generalizados mixtos (GLMM). Se realizó una prueba de bondad de ajuste para verificar el ajuste de la variable de respuesta a una distribución Poisson. Aunque el ajuste a una distribución Poisson no fue óptimo ($\lambda = 5.9$, $\chi^2 = 556.6$, $d.f = 13$, $p = < 0.05$), se optó por continuar con esta distribución debido a que nuestros datos consistieron en conteos, manteniendo valores enteros y ausencia de valores negativos (Aho, 2013). Las variables explicativas consideradas fueron: índice FD_Q , abundancia floral y calorías totales (heteroespecíficas y conespecíficas), por cuadrante. Como variable aleatoria se consideró el mes de muestreo. A cada variable explicativa se le aplicó la estandarización por puntuación Z (restando la media y dividiendo por la desviación estándar). Posteriormente se construyeron dos modelos finales, uno para cada nivel de la escala espacial (25 m² y 625 m²) en las que se consideraron las variables explicativas. Para evitar sobre explicación del modelo por parte de una sola variable, se realizó una prueba de multicolinealidad entre las variables mediante el Factor de Inflación de la Varianza (VIF) donde 10 es el valor más alto, que indica una alta multicolinealidad entre las variables independientes; todas presentaron un VIF menor a 5, señalando una baja colinealidad (Alin, 2010). En todos los modelos se usó un valor de $P < 0.05$ para determinar un efecto significativo de cada una de las variables explicativas evaluadas.

Para cada nivel de la escala espacial (25 m² y 625 m²) se realizó la construcción de 32 posibles modelos a partir del modelo completo (Anexo 2 y 3). Para seleccionar el mejor modelo nos basamos en el valor ΔAIC , el cual indica las diferencias entre los valores del criterio de información de Akaike (AIC). ΔAIC es calculado como la diferencia entre los valores AIC de cada modelo y el AIC del mejor modelo en el conjunto de los modelos evaluados, por lo anterior un valor bajo de ΔAIC indican modelos con un mejor ajuste (Wagenmakers y Farrell, 2004). En este trabajo los modelos que presentaron un valor $\Delta AIC < 2$ (Anexo 2 y 3), fueron seleccionados para realizar un modelo final para cada nivel espacial (25 m² y 625 m²), lo que presenta los promedios ponderados de los parámetros β_i (Burnham y Anderson, 2002).

2.5. PRODUCCIÓN DE FRUTOS DE *MALVAVISCUS ARBOREUS*.

Se realizó otro GLMM donde la variable de respuesta fue el número de frutos maduros producidos por *M. arboreus* en el nivel espacial superior (625 m²). Se consideró una distribución Poisson debido al argumento expuesto en la sección 2.4, aunque la prueba de bondad de ajuste no indicó un ajuste óptimo de la variable de respuesta a dicha distribución ($\lambda = 22.4$, $\chi^2 = 867.3$, $d.f = 21$, $p = <0.05$). Como variables explicativas se usaron el índice FD_Q , abundancia floral conoespecífica y heteroespecífica en el vecindario de 625 m²; como variable aleatoria los meses de muestreo. Se realizó la construcción de ocho posibles modelos a partir del modelo completo, de los cuales solo uno tuvo un valor $\Delta AIC < 2$ (Anexo 4). Se realizó el análisis de multicolinealidad (VIF) el cuál mostró un valor menor a 2 para todas las variables independientes.

CAPÍTULO III

RESULTADOS

3. VECINDARIO DE *MALVAVISCUS ARBOREUS* Y FORRAJEO DE *DORICHA ELIZA* EN DOS SITIOS DE DUNA COSTERA.

En el vecindario de *M. arboreus* se registraron 26 especies de plantas pertenecientes a 20 familias (Tabla 2.2.). De estas especies, seis se encontraron floreciendo exclusivamente en Telchac (*Agave angustifolia* Haw., *Echites umbellatus* Jacq., *Metastelma schlechtendali* Decne., *Quadrella incana* (Kunth) Iltis. y Cornejo., *Tribulus cistoides* L. y *Gossypium hirsutum* L.); mientras que cuatro especies se encontraron únicamente floreciendo en Chuburná (*Cordia sebestena* L., *Hymenocallis littoralis* (Jacq.) Salisb., *Ipomea pes-caprae* All. y *Justicia cardinalis* Carnevali y Duno) y 16 especies se registraron produciendo flores en ambos sitios (Figura 3.1.).

En general, se registró una mayor abundancia floral total en Telchac (27,493 flores) en comparación con Chuburná (14,637 flores), el 3.2 % fueron flores de *M. arboreus* en Telchac y el 8.1% en Chuburná. Las especies con mayor abundancia floral fueron *M. schlechtendali* (18,346 flores) aunque esta solo se registró en Telchac, *Flaveria linearis* Lag. (8,927 flores), *Lanthona involucrata* L. (4306 flores) y *Waltheria indica* L. (1,599 flores), en ambos sitios *M. arboreus* fue la quinta especie con mayor abundancia floral (Figura 3.1.). La abundancia floral heteroespecífica (*i.e.* cantidad relativa de flores de especies diferentes a *M. arboreus*) fue mayor en ambos sitios y en ambos niveles espaciales en comparación con la abundancia conoespecífica (*i.e.* cantidad relativa de flores de *M. arboreus*).

Los resultados del índice de Simpson fueron: Telchac ($1/D=5.93\pm 2.2$), Chuburná ($1/D=5.43\pm 2.6$). La prueba U de Mann-Whitney ($W=203$, $P=0.36$) no mostró diferencia significativa en cuanto a la diversidad de especies registradas en ambos sitios. En cuanto al índice de Jaccard se obtuvo un valor de 0.32 lo cual indica una baja similitud en cuanto a la composición de especies entre sitios.

La actividad de forrajeo de *Doricha eliza* en los cuadrantes de muestreo se registró en ocho especies de plantas. El 83 % de las visitas fueron registradas en *M. arboreus*, el 7 % a *Ernodea littoralis*, 2 % *Scaevola plumieri* y 1.4 % a las siguientes especies: *Canavalia rosea* (Sw) DC., *Passiflora foetida* L. *Agave angustifolia*, *Quadrella incana* y *Justicia cardinalis*. Se registraron 262 flores visitadas de *M. arboreus* y la tasa promedio de visitas (No. visitas* tiempo de observación/ No. flores totales) fue 13.6.

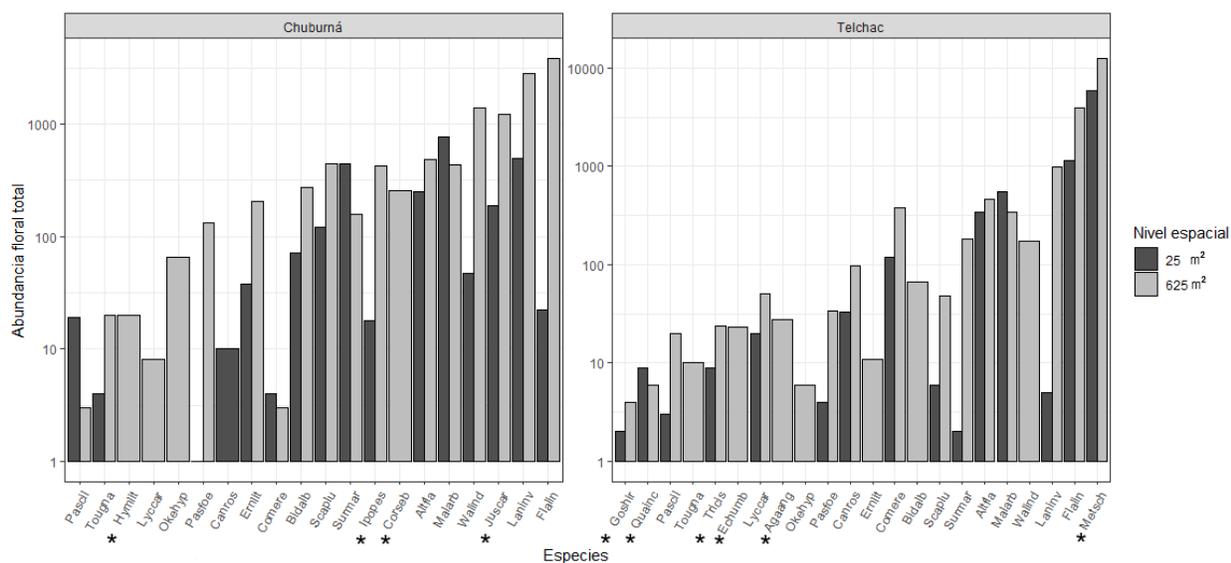


Figura 3.1. Abundancia floral total de las especies registradas en el vecindario de *M. arboreus* en dos niveles espaciales en Chuburná y Telchac, Yucatán, México. Las especies florales que se registraron exclusivamente en cada sitio de muestreo se indican con (*).

3.1. RASGOS FLORALES EN EL VECINDARIO DE *MALVAVISCUS ARBOREUS*

El número de flores calculadas por individuo de cada especie fue variable (1- 402 flores), por ejemplo, en *M. arboreus* fue de 17 ± 16.7 flores/individuo; en longitud varió entre 1-62 mm, siendo para *M. arboreus* 29 ± 2.0 mm. En cuanto a las características del néctar obtenidas para *M. arboreus*, el volumen tuvo un valor medio de 13.4 ± 10.7 (μ l) con una concentración de azúcar de $27.4 \pm 8.5^\circ$ brix, la cantidad de calorías por flor fue de 4.9 ± 5.4 calorías/flor. En el caso del vecindario heteroespecífico el volumen obtuvo valores entre 0.2 - 8 (μ l), la concentración de azúcar entre 6 - 45° brix y se calcularon valores de 0.5 - 6 calorías/flor/ especie.

En el caso del color, el 57 % de las especies se registraron en la categoría de color 1, mientras que en las categorías 2 y 3 se registró el 15 % de las especies para cada una, en la categoría 4, que es la representada por los colores relacionados con el síndrome ornitófilico, donde se incluyó a *M. arboreus*, se registraron el 11 % de las especies (Figura 3.2.).

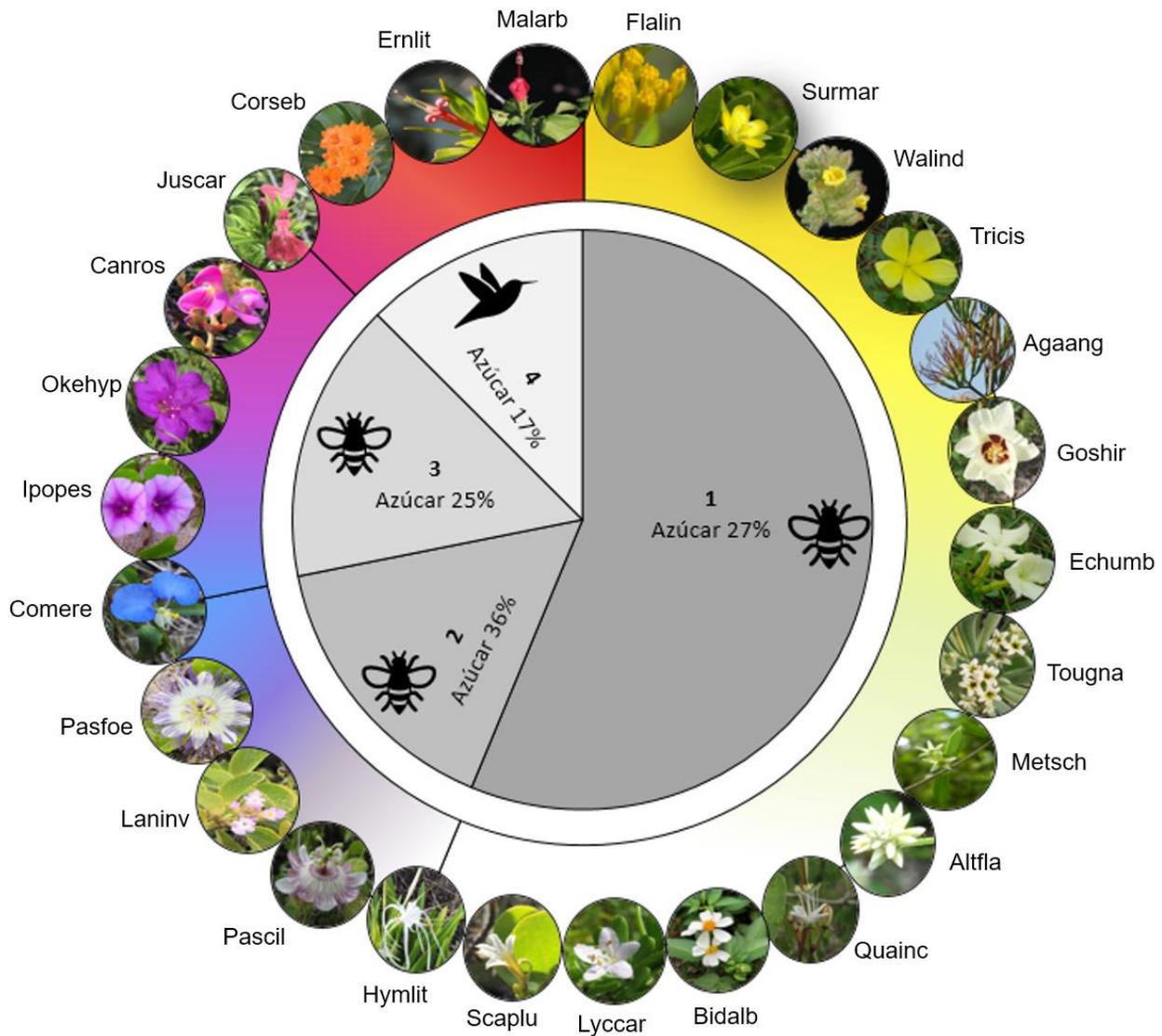


Figura 3.2. Clasificación de las 26 especies de plantas con flores registradas en la duna costera de Chuburná y Telchac, Yucatán, México, según las categorías de color propuestas por Wilson *et al.*, (2004). El número representa cada categoría; uno el síndrome de polinización por himenópteros; dos y tres síndrome usado por otros insectos y cuatro el síndrome ornitófilico. Se presenta la media de grados brix (porcentaje de azúcar) obtenida para cada categoría de color.

Ernodea littoralis y *Cordia sebestena* fueron las especies más cercanas a *M. arboreus* en el PCA en las dimensiones uno y dos (Figura 3.3.). Esto indica que ambas especies presentan mayor similitud respecto a *M. arboreus* que el resto de la comunidad de plantas con flores registradas en términos de los rasgos considerados. El porcentaje de varianza explicada la dimensión uno y dos en el PCA de Telchac fue 45.7 % y 20.3 % respectivamente (varianza acumulada: 65.9 %), mientras que en Chuburná fue de 48.9 % y 23.5 % (varianza acumulada: 72.3 %). En Chuburná, las calorías explicaron el 28.4 % de la variabilidad siendo el rasgo de mayor contribución en la dimensión uno, mientras que el color fue el rasgo de mayor contribución en la dimensión dos, explicando un 36% de la variabilidad. En Telchac se obtuvo un resultado similar, con las calorías explicando un 28.5% de la variabilidad en la dimensión uno y el color un 49.7% en la dimensión dos, siendo los rasgos de mayor contribución en ambas dimensiones (Figura 3.3.).

Por otra parte, los índices de diversidad floral (FD_Q) calculados para los cuadrantes de muestreo, mostraron variación en sus valores dependiendo del nivel espacial en que se calcularon. Por ejemplo, los cuadrantes pertenecientes al nivel espacial inferior (25 m²) presentaron valores de FD_Q en comparación con el nivel espacial superior (625 m²).

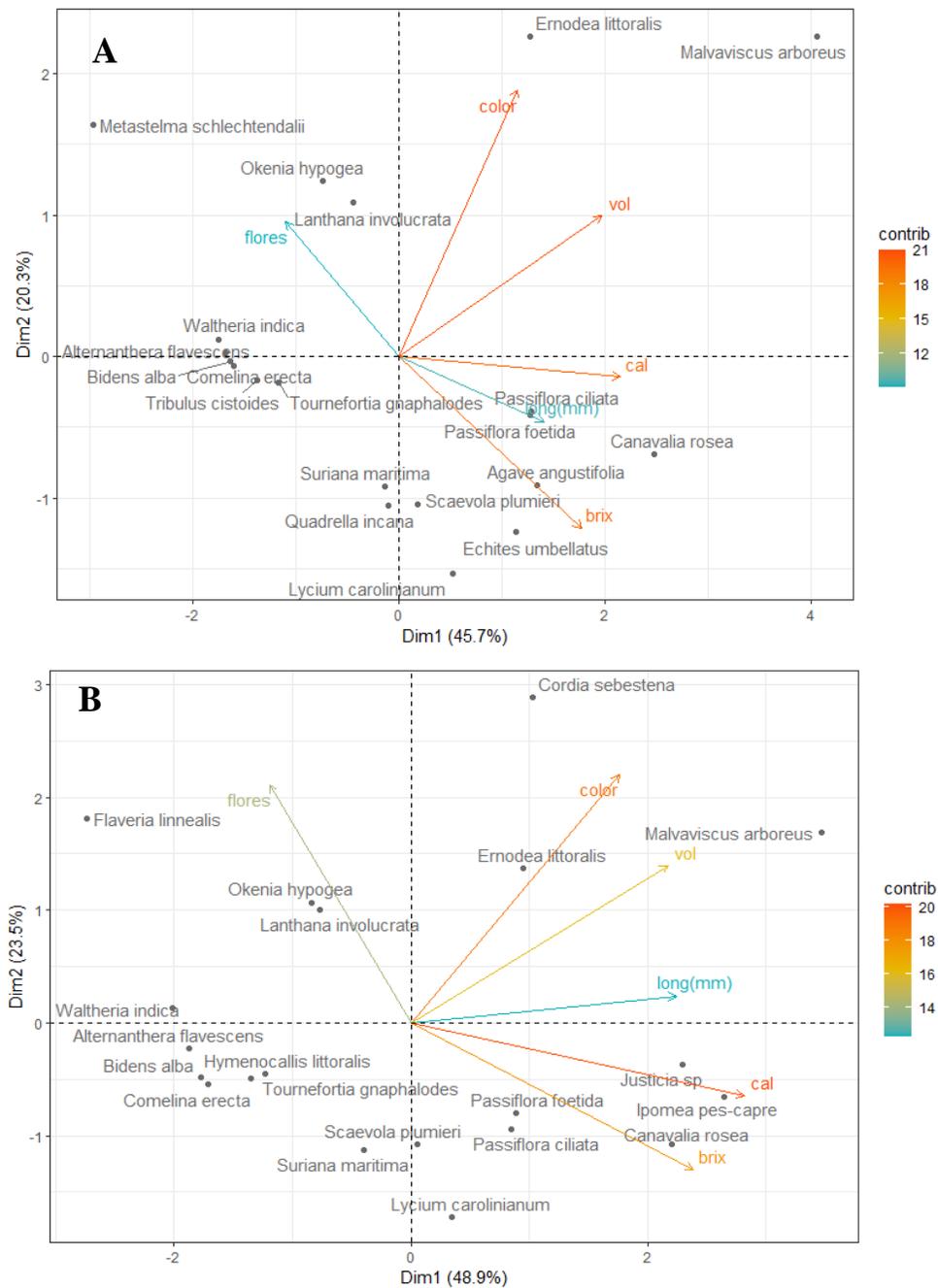


Figura 3.3. Representación gráfica del análisis de componentes principales (PCA), relacionando rasgos florales en el vecindario de *Malvaviscus arboreus* en Telchac (**A**) y Chuburná Puerto (**B**), Yucatán, México, y el valor de contribución representado con el gradiente color de cada rasgo (color, calorías (cal), porcentaje de azúcar (brix), volumen (vol), flores por individuo y longitud del tubo floral (long)).

3.2. EFECTO DE LOS RASGOS FLORALES DE LAS ESPECIES VECINAS EN EL NÚMERO DE VISITAS A *MALVAVISCUS ARBOREUS* EN DOS NIVELES DE LA ESCALA ESPACIAL.

Detectamos un efecto significativo de la abundancia floral y las calorías conespecíficas en ambos niveles espaciales del vecindario sobre el número de visitas de *D. eliza* a *M. arboreus* (Tabla 3.1.). El incremento de la abundancia conespecífica en el nivel espacial inferior del vecindario (25 m²) se relacionó negativamente con el número de visitas a *M. arboreus*, pero positivamente en el nivel superior del vecindario (625 m²) (Tabla 3.1.). Asimismo, el efecto de las calorías conespecíficas se relacionó positivamente con el número de visitas a *M. arboreus* en ambos niveles espaciales del vecindario, sin embargo, la intensidad de este efecto disminuyó con el incremento en el nivel espacial del vecindario (Tabla 3.1.). También, nuestros resultados indican que la diversidad floral (FD_Q) tuvo un efecto positivo en el nivel espacial inferior del vecindario (25 m²), pero uno negativo en el nivel superior (625 m²; Tabla 3.1.).

Tabla 3.1. Resultados del modelo lineal generalizado mixto (GLMM) usado para determinar cuáles variables afectan el número de visitas de *Doricha eliza* a *Malvaviscus arboreus*. Como variables explicativas se usaron abundancia floral, calorías conespecíficas y heteroespecíficas y el índice de diversidad de rasgos florales (FD_Q). Como variable aleatoria se designaron meses de muestreo (junio-diciembre).

Variables explicativas	Vecindario 25 m ²					Vecindario 625 m ²				
	Est.	Error estándar	Valor de P	Intervalo de confianza 95%		Est.	Error estándar	Valor de P	Intervalo de confianza 95%	
Intercepto	0.8	0.4	0.04	-0.05	1.6	0.8	0.3	0.03	0.05	1.5
Abundancia floral heteroespecífica	-1.3	0.4	<0.05	-2.2	-0.4	-1.9	0.3	<0.05	-2.4	-1.3
Abundancia floral conespecífica	-1.2	0.1	<0.05	-1.6	-1.0	0.6	0.07	<0.05	0.4	0.8
Calorías conespecíficas	1.5	0.1	<0.05	1.1	1.8	0.4	0.1	<0.05	0.2	0.6
Calorías heteroespecíficas	-0.05	0.1	0.7	-0.4	0.3	-0.3	0.4	0.4	-1.0	0.4
Índice FD_Q (Diversidad de rasgos)	0.5	0.08	<0.05	0.3	0.7	-0.4	0.7	<0.05	-0.6	-0.2

3.3. PRODUCCIÓN DE FRUTOS DE *MALVAVISCUS ARBOREUS*

Nuestros resultados indica una relación positiva entre el incremento de la diversidad de rasgos respecto a los rasgos de *M. arboreus* y la producción de frutos de esta. La abundancia floral heteroespecífica y el índice de diversidad (FD_Q) se asociaron positiva y significativamente con la producción de frutos (Tabla 3.2.),

Tabla 3.2. Resultados del modelo lineal generalizado mixto (GLMM) usado para determinar que variables del vecindario de *Malvaviscus arboreus* afectan su producción de frutos. Como variables explicativas se usaron la abundancia floral (conespecífica y heteroespecífica) e índice de diversidad de rasgos florales (FD_Q), medidas en el nivel superior del vecindario (625 m²). Como variable aleatoria se designaron meses de muestreo (junio-diciembre).

Variables	Coefficiente estimado	Error estándar	Valor de P	Intervalo de confianza 95%	
Intercepto	2.9	0.19	<0.05	2.51	3.31
Abundancia floral conespecífica	-0.07	0.04	0.12	-0.178	0.023
Abundancia floral heteroespecífica	0.13	0.03	<0.05	0.069	0.206
Índice FD_Q (Diversidad de rasgos)	0.11	0.04	0.01	0.023	0.207

CAPÍTULO IV

DISCUSIÓN

En términos generales, encontramos evidencia de procesos competitivos interespecíficos e intraespecíficos entre plantas en el sistema analizado. Estos procesos parecen determinar las visitas de *Doricha eliza* a *Malvaviscus arboreus* y ser dependientes del vecindario de la misma planta a distintos niveles de la escala espacial. El efecto de la abundancia conespecífica en un nivel de la escala pequeño (25 m²) sobre el número de visitas a *M. arboreus* fue negativo, lo que puede ser evidencia de competencia entre individuos de la misma especie; mientras que al cuantificarla en un nivel más grande (625 m²) el efecto fue positivo, lo que puede interpretarse como facilitación entre conespecíficos. En contraste, el incremento de la diversidad de rasgos se relacionó positivamente con el número de visitas a *M. arboreus* solo en el nivel de la escala pequeño, lo que podría ser evidencia de facilitación, al estar presentes otras especies, y; este efecto fue negativo en la escala espacial más grande, donde esto parece indicar que ocurrió competencia con otras especies.

4. PROCESOS COMPETITIVOS EN EL VECINDARIO DE *MALVAVISCUS ARBOREUS*

De las 26 especies de plantas con flores que se registraron en el vecindario de *M. arboreus*, de acuerdo con el PCA, dos especies (*Ernodea littoralis* y *Cordia sebestena*) presentaron rasgos similares (*i.e.* tuvieron baja diversidad en sus rasgos) asociados a la polinización por aves. Mientras que las especies restantes presentaron rasgos asociados a la polinización por insectos (p. ej. colores amarillos, ausencia de néctar, actinomorfas). La baja presencia de especies con rasgos asociados al síndrome ornitófilico en el vecindario de *M. arboreus* puede estar relacionado con la composición de polinizadores en la duna costera (*i.e.* mayor diversidad y abundancia de insectos; Suárez-Mariño *et al.*, 2022; Albor *et al.*, 2020; Parra-Tabla *et al.*, 2019). Por ejemplo, la diferencia en la composición de la comunidad de polinizadores más efectivos entre regiones pueden impulsar la divergencia floral (mayor diversidad de rasgos), por otra parte, se espera que si la especie polinizadora más efectiva es compartida por diferentes especies de planta (es decir, son especies generalista), la comunidad de plantas presente una mayor convergencia en cuanto a sus rasgos florales (lo que se reflejaría en una baja diversidad de rasgos) como es el caso de la duna costera con especies florales asociadas a la polinización por insectos (Suárez-Mariño *et*

al., 2022; Albor *et al.*, 2019; Wolowski *et al.*, 2017). En este trabajo se registraron pocas especies con rasgos florales similares a *M. arboreus* que se asocian a la ornitofilia.

En el caso de los ecosistemas de duna costera en Yucatán se ha reportado una actividad de polinizadores (insectos) limitada (*i.e.* baja tasa de visitas) y una alta competencia entre plantas por los servicios de polinización (Albor *et al.*, 2020; Parra-Tabla *et al.*, 2019). Para reducir la competencia por polinizadores, las plantas pueden sobrelapar su floración, exhibiendo, además, una alta similitud de rasgos florales conspicuos que terminarían atrayendo a la comunidad de polinizadores compartidos (Bergamo *et al.*, 2018). Sin embargo, nuestros resultados con un colibrí generalista (*D. eliza*) como polinizador, mostraron que la abundancia floral y las calorías aportadas por las plantas heteroespecíficas en el vecindario de *M. arboreus* medidas en los dos niveles de la escala espacial (25 m² y 625 m²) se relacionaron de manera negativa con el número de visitas de *D. eliza* a *M. arboreus*. Posiblemente estos resultados estén asociados con interacciones competitivas entre *M. arboreus* y las plantas heteroespecíficas.

Es probable que la abundancia heteroespecífica en el nivel espacial más grande (625 m²) cree un mosaico de recursos a través del paisaje que reducen el atractivo de *M. arboreus*. Los colibríes pueden responder a la configuración espacial de los recursos alimenticios, y la forma en la que responden depende del rango de forrajeo y sus requerimientos energéticos (Steffan- Dewenter *et al.*, 2002; Pyke, 1978). Además, los beneficios que una planta con flores pueda tener al compartir el mismo espacio con diferentes plantas depende de la proporción entre plantas conespecíficas y heteroespecíficas en el área, principalmente cuando comparten polinizadores generalistas (Almeida *et al.*, 2022). Se ha visto que en comunidades dominadas por especies con floración abundante y que interactúan con grupos de polinizadores generalistas densodependientes de los recursos alimenticios, éstas son mejores competidoras en comparación con aquellas especies que tienen menor abundancia floral o se encuentran aisladas en el paisaje (Bjerknes *et al.*, 2007). En general, en este trabajo la abundancia heteroespecífica fue mayor en los dos niveles de la escala espacial durante todos los meses de muestreo en relación con la abundancia conespecífica, lo que podría implicar que el forrajeo de *D. eliza* sobre *M. arboreus* se ve reducido por la oferta de recursos heteroespecíficos en el sitio creando una relación de competencia entre *M. arboreus* y las plantas heteroespecíficas en el vecindario.

Por otra parte, se pudo observar un efecto negativo de la abundancia conespecífica sobre el número de visitas a *M. arboreus* solo en el nivel más pequeño de la escala espacial. Se ha demostrado que el incremento de la abundancia floral conespecífica puede resultar en efectos

negativos (competencia) cuando los polinizadores experimentan una saturación a nivel local (Zimmerman, 1980). Algunos trabajos han encontrado resultados similares a nivel de visitas y producción de frutos, por ejemplo, Totland y Matthews (1998) encontraron una disminución de la tasa de visitas con el incremento de flores de *Crocus vernus* (L.) Hill. (familia Iridaceae). Por otra parte, Campbell y Husban (2007) registraron que la tasa de visita de polinizadores incrementó con la abundancia floral conespecífica, no obstante, se redujo el número de frutos producidos. De manera contrastante a los resultados antes mencionados y a los obtenidos en este trabajo, Hegland (2014) demostró un efecto positivo de la abundancia floral conespecífica sobre el número de visitas en escalas espaciales pequeñas (efectos facilitativos) (Hegland, 2014). Hay que considerar que *D. eliza* es una especie generalista por lo que no necesariamente el incremento de la abundancia conespecífica conduce a una saturación, sino más bien el incremento de los recursos florales en general (conespecíficos y heteroespecíficos) es lo que posiblemente lo ocasiona. Johnson *et al.* (2012) mencionan que cuando el polinizador principal es generalista, es importante considerar la composición de especies en el vecindario, ya que estas pueden incrementar la rentabilidad del parche y también pueden desencadenar procesos tanto facilitativos como competitivos.

4.1. INFLUENCIA DE LOS RASGOS FLORALES DEL VECINDARIO DE *MALVA VISCUS ARBOREUS* SOBRE EL NÚMERO DE VISITAS DE *DORICHA ELIZA* EN DOS NIVELES DE LA ESCALA ESPACIAL

En este trabajo encontramos que el número de visitas de *D. eliza* a *M. arboreus* se ve influenciado por la abundancia floral y la composición de los rasgos florales de las especies vecinas, esta influencia se encuentra asociada al nivel de la escala espacial en que se analiza. Particularmente al nivel espacial grande (625 m²) observamos que el número de visitas de *D. eliza* aumenta cuando el vecindario se encuentra conformado por una alta abundancia floral conespecífica y cuando la abundancia heteroespecífica y la diversidad de rasgos florales es baja. El resultado es esperado debido a que la abundancia floral y la composición de especies en un parche determinado (conespecíficas y heteroespecíficas) puede incrementar el atractivo visual y la detección a largas distancias para los colibríes (Almeida *et al.*, 2022). Los colibríes pueden concentrarse en forrajear parches de alta abundancia floral, y establecerlos como territorios o paradas de alimento según su rentabilidad energética y disponibilidad espacio-temporal (Sargent *et al.*, 2021; Kodric-Brown y Brown, 1978), principalmente porque la calidad del alimento se

relaciona con su estrategia de forrajeo que debería equilibrar el costo y beneficio de alimentarse de este (Justino *et al.*, 2012). Es probable que *D. eliza* pueda detectar con mayor facilidad estos parches cuando el vecindario de *M. arboreus* se encuentra conformado por mayor abundancia conespecífica y sea más conspicuo cuando las flores heteroespecíficas mantengan menor divergencia de rasgos, lo que resulta en mayor reclutamiento de individuos.

La abundancia floral y presencia de especies conspicuas podría generar un efecto de concentración de polinizadores (Hegland, 2014) y estos efectos pueden intensificarse con la cercanía del vecindario o atenuarse con la distancia de este (Stoll y Weiner, 2000). En nuestro caso, encontramos que en el vecindario cercano (25 m²) de *M. arboreus* cuando se incrementa la abundancia floral conespecífica, heteroespecífica y la similitud de rasgos florales el número de visitas de *D. eliza* a *M. arboreus* se ve reducido. Es probable que los efectos de un vecindario de mayor abundancia y similitud floral se intensifiquen con la cercanía a las flores focales de *M. arboreus*, lo que podría generar un incremento de visitas de *D. eliza* a otras flores (conespecíficas y heteroespecíficas) y un decremento del número de visitas a las flores focales de *M. arboreus*. Desde el punto de vista de la optimización de forrajeo, una forma de reducir el costo energético es recorriendo distancias cortas, por ejemplo, concentrarse en un área de alta calidad alimenticia forrajeando entre flores cercanas (Tello-Ramos *et al.*, 2014; Thomson, 1981). Aunque los polinizadores generalistas pueden discriminar entre flores y mostrar una tendencia por un recurso particular (Johnson *et al.*, 2023), es menos probable que muestren dicha preferencia cuando el vecindario cercano se compone por especies similares o igualmente rentables energéticamente (Ghazoul, 2006). Lo cual pudimos observar con el incremento de la diversidad de rasgos (FD_Q) y su asociación positiva con el número de visitas a las flores focales de *M. arboreus*.

Desde el punto de vista fitocéntrico, los movimientos de forrajeo de los polinizadores conlleva a limitar o promover el éxito reproductivo de las plantas, lo que se podría traducir en un efecto indirecto de promover o evitar la coexistencia de dos o más especies de plantas en el mismo espacio y tiempo (Nottebrock *et al.*, 2017; Waser, 1978). Si bien *D. eliza* muestra una aparente preferencia por flores de *M. arboreus*, parece que la composición de especies con rasgos florales similares y el incremento de la abundancia floral conespecífica y heteroespecífica en el vecindario en la escala pequeña y grande tienen un alto potencial de influir en el número de visitas (positiva o negativamente) a *M. arboreus*, como se ha demostrado experimentalmente en el vecindario de *Centaurea cyanus* L. perteneciente a la familia Asteraceae (Seifan *et al.*, 2014). En general, podría decirse que encontrarse en un vecindario con mayor abundancia conespecífica y mayor divergencia floral en un nivel más grande de la escala espacial podría tener efectos positivos en

el atractivo del parche generando mayor número de visitas. Sin embargo, este efecto para las flores focales de *M. arboreus* sólo resulta positivo cuando el vecindario cercano se compone de menor abundancia floral conoespecífica y heteroespecífica y cuando las especies heteroespecíficas muestran mayor divergencia de rasgos respecto a los rasgos ornitófilicos.

Por otra parte, cabe la posibilidad de que el decremento en el número de visitas a *M. arboreus* en el vecindario cercano y el incremento en el vecindario más grande pudiera estar relacionado con la conducta territorialista de los colibríes, lo que implica que el defensor del territorio excluya a otros individuos (interespecíficos o intraespecíficos) del área que defiende (Araújo-Silva y Bessa, 2010), o incluso que el territorio pueda cambiar su extensión dependiendo de la disponibilidad de alimento, lo que se ha visto relaciona con el incremento de intromisiones de otros individuos (Márquez- Luna *et al.*, 2014). Podría esperarse que, si estos vecindarios de alta abundancia y similitud floral se encuentren defendidos por individuos de *D. eliza*, el acceso de otros individuos a estos recursos sea limitado, y que al incrementar la extensión de estos vecindarios sea más difícil excluir a los intrusos, lo que resultaría en un efecto positivo en el número de visitas a *M. arboreus*. Sin embargo, aún no tenemos información detallada sobre la conducta de forrajeo de *D. eliza* y si establecen territorios, sería importante saber cuáles son las extensiones de área que pueden defender o incluso que pueden percibir.

Para entender la forma en la que un forrajeador toma decisiones alimenticias en el contexto espacial es necesario entender cómo se distribuye el recurso alimenticio espacial y temporalmente (Albor *et al.*, 2019; Menzel, 2001). Son escasos los trabajos que evalúan la respuesta de forrajeo de los colibríes a los recursos florales en diferentes niveles de la escala espacial (pero ver. Schmid *et al.*, 2016 con aves nectaríferas), las contradicciones entorno al efecto de la abundancia floral sobre el número de visitas (p. ej. Almeida *et al.*, 2022; Missagia y Alves, 2016; Maruyama *et al.*, 2014; Vizentin-Bugoni *et al.*, 2014) podrían relacionarse con el área en la que se muestrea esta interacción. En otros sistemas planta-polinizador se han explicado estas contradicciones por la percepción del espacio, comportamiento y amplitud de forrajeo del polinizador principal (p. ej. Peralta *et al.*, 2023; Albor *et al.*, 2019; Schmid *et al.*, 2016; Hegland, 2014; Nielsen *et al.*, 2012).

4.2. EFECTO DE LOS RASGOS FLORALES SOBRE EL ÉXITO REPRODUCTIVO DE *MALVA VISCUS ARBOREUS*

Las decisiones de forrajeo de los animales cambia dependiendo de la distribución de los recursos alimenticios a través del paisaje y del contexto local (Hersch y Roy, 2007; Bateson, 2002), influenciando el éxito reproductivo de las plantas y con ello la dinámica de la comunidad de plantas con flores (Sargent y Ackerly, 2008). Particularmente para las plantas el comportamiento de forrajeo de los polinizadores tiene dos mecanismos principales que influyen en el éxito reproductivo I) la frecuencia de visitas y II) la eficacia de la visita (*i.e.* la calidad y cantidad de polen transportado). Aunque medir la calidad del transporte de polen involucra diversos factores relacionados con la planta (ej. compatibilidad genética; periodo receptivo de la flor) (Leimberger *et al.*, 2022), un acercamiento a esto es mediante el conteo de frutos producidos (Santiago-Hernández *et al.*, 2019).

En nuestro trabajo la abundancia floral heteroespecífica mostró un efecto significativo y positivo en la producción de frutos de *M. arboreus*. Aunque las visitas incrementaron con la abundancia conoespecífica en el nivel espacial superior del vecindario no necesariamente se esperaba que el aumento de visitas resultara en un mayor éxito reproductivo, ya que este éxito también depende de las características de la planta, como la limitación en la transferencia de polen (Hegland, 2014). De hecho, estos efectos son esperados cuando la producción de frutos es limitada por la disponibilidad de polen conoespecífico (Nottebrock *et al.*, 2017).

El grado en que los polinizadores puedan especializarse en diferentes especies de plantas es importante para el éxito de polinización, ya que al compartir polinizadores se puede reducir la transferencia de polen conoespecífico y promover un aumento del polen heteroespecífico (Morales y Traveset, 2008). Entender el papel que juegan los polinizadores en el éxito reproductivo de las plantas podría brindar información clave para la conservación de las especies, sobre todo para aquellas que se encuentran en ambientes limitantes y con interacciones competitivas como *M. arboreus* (Leimberger *et al.*, 2022). Aunque somos conscientes de que la producción de frutos contados para *M. arboreus* no son producto exclusivo de las visitas de *D. eliza*, pareciera que *M. arboreus* podría ser altamente dependiente de *D. eliza*, y que los rasgos florales del vecindario tienen un efecto importante para la dinámica de interacciones planta-planta, promoviendo efectos competitivos entre *M. arboreus* y las plantas con flores en el vecindario. Aunque podría existir una competencia interespecífica en la población de *M. arboreus* distribuidas en estas zonas, en el presente estudio no se realizaron las acciones de muestreo necesarias para permitirnos

construir argumentos con mayor soporte, por ejemplo: no se marcaron plantas focales donde se observaron las visitas de *D. eliza* y se embolsaran las flores visitadas para así obtener una tasa visita/producción de frutos y relacionar el número de visitas observadas en niveles pequeños de la escala espacial (25 m²) con la producción de frutos de *M. arboreus* a niveles grandes de la escala espacial (625 m²). Además, para poder entender de manera más precisa el papel de *D. eliza* sobre la polinización de *M. arboreus*, es importante realizar estudios enfocados en la transferencia de polen (cantidad de granos de polen depositados en el estigma *M. arboreus* producto de una sola visita de *D. eliza*).

CAPÍTULO V**CONCLUSIONES**

- Durante los meses de monitoreo se registraron 26 especies floreciendo en el vecindario de *Malvaviscus arboreus*, y se encontró una baja similitud en cuanto a la composición de especies entre Telchac (6 especies exclusivas) y Chuburná (4 especies exclusivas).
- El 85 % de las especies registradas presentaron rasgos florales asociados a la polinización por insectos y cuatro especies (*Ernodea littoralis* Sw, *Justicia cardinalis* Carnevali & Duno., *Cordia sebestena* L. y *Canavalia rosea* (Sw.) DC.) presentaron rasgos florales asociados a la polinización por aves y mayor similitud con la especie focal (*i.e.* baja diversidad de rasgos). La diversidad de rasgos florales en ambos niveles espaciales mostró una variación debido a la adición de especies en el nivel espacial superior (625 m²) no registradas previamente en el nivel espacial inferior (25 m²).
- Se observó competencia tanto heteroespecífica como conespecífica, asociada a la abundancia floral, diversidad de rasgos y características de néctar en el vecindario de *M. arboreus*. Sin embargo, la dirección del efecto de la abundancia conespecífica y la diversidad de rasgos florales dependió del nivel de la escala espacial cuantificad

BIBLIOGRAFÍA

- Alin, A. (2010). Multicollinearity. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics*, 2, 370–374.
- Araújo-Silva, E., y Bessa, E. (2010). Territorial behaviour and dominance hierarchy of *Anthracothorax nigricollis* Vieillot (Aves: Trochilidae) on food resources. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 18, 89-96.
- Aho, K. (2013). Foundational and applied statistics for biologists using R. CRC Press. Idaho, USA, pp. 531.
- Abrahamczyk, S., Souto-Vilarós, D., y Renner, S. (2014). Escape from extreme specialization: passionflowers, bats, and the sword-billed hummingbird. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 281, 20140888.
- Arizmendi, M. y Berlanga, H. (2014). Colibríes de México y Norteamérica. CONABIO. México, pp. 70-71.
- Abrahamczyk, S., y Kessler, M. (2015). Morphological and behavioural adaptations to feed on nectar: how feeding ecology determines the diversity and composition of hummingbird assemblages. *Journal of Ornithology*, 156, 333- 347.
- Albor, C., García-Franco, G., Parra-Tabla, V., Díaz-Castelazo, C., y Arceo-Gómez, G. (2019). Taxonomic and functional diversity of the coflowering community differentially affect *Cakile edentula* pollination at different spatial scales. *Journal of Ecology*, 107, 2167-2181.
- Albor, C., Arceo-Gómez, G., y Parra-Tabla, V. (2020). Integrating floral trait and flowering time distribution patterns help reveal a more dynamic nature of co-flowering community assembly processes. *Journal of Ecology*, 108, 21- 2231.
- Almeida, M., Missagia, C., y Alves, M. (2022). Effects of the availability of floral resources and neighboring plants on nectar robbery in a specialized pollination system. *Current Zoology*, 68, 541-548.
- Baker, G. (1975). Sugar Concentrations in Nectars from Hummingbird Flowers. *Biotropica*, 7, 37-41.

- Baker, G. (1976). "Mistake" pollination as a reproductive system with special reference to the Caricaceae, en: Tropical trees: variation, breeding, and conservation, Burley, J, Styles, B. T. (Ed.). Academic Press, London, pp. 161-169.
- Bateson, M. (2002). Recent advances in our understanding of risk sensitive foraging preferences. *Proceedings of the Nutrition Society*, 61, 1–8.
- Burnham, K. y Anderson D. (2002). Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, Nueva York, USA. pp.70
- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of vegetation science*, 16, 533- 540.
- Bjerknes, A., Totland, O., Hegland, J., y Nielsen, A. (2007) Do alienplant invasions really affect pollination success in native plant species? *Biological Conservation*, 138, 1-12.
- Betts, G., Hadley, S. y Kress, J. (2015). Pollinator recognition by a keystone tropical plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, 3433- 3438.
- Bergamo, P., Wolowski, M., Maruyama, P., Vizentin-Bugoni, J., y Sazima, M. (2018). Trait patterns across space and time suggest an interplay of facilitation and competition acting on Neotropical hummingbird-pollinated plant communities. *Oikos*, 127, 1690–1700.
- Bergamo, P., Wolowski, M., Telles, J., Lourenço, V., de Brito, G., Galarda-Varassin, I., y Sazima, M. (2019). Bracts and long-tube flowers of hummingbird-pollinated plants are conspicuous to hummingbirds but not to bees. *Biological Journal of the Linnean Society*, 126, 533-544.
- Bergamo, P., Streher, S., Wolowski, M., y Sazima, M. (2020). Pollinator-mediated facilitation is associated with floral abundance, trait similarity and enhanced community-level fitness. *Journal of Ecology*, 108, 1334-1346.
- Chittka, L., y Thomson, D. (2001). Cognitive ecology of pollination: animal behavior and floral evolution. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 237-240.
- Campbell, G. y Husband, C. (2007). Small populations are mate poor but pollinator rich in a rare, self-incompatible plant, *Hymenoxys herbacea* (Asteraceae). *New Phytologist*, 174, 915–925.

- Casanoves, F., y Di Rienzo, A. (2011). Cuantificación de la diversidad funcional. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Serie técnica. Informe técnico.
- Dafni, A. (1992). Pollination ecology: a practical approach. Oxford University Press, pp. 169-173.
- Dafni, A., Lehrer, M., y Kevan, G. (1997). Spatial flower parameters and insect spatial vision. *Biological Reviews of Cambridge Philosophical Society*, 72, 239–282.
- Dalsgaard, B., Martín González, M., Olesen, M., Ollerton, J., Timmermann, A., Andersen, L. H., y Tossas, G. (2009). Plant-hummingbird interactions in the West Indies: Floral specialisation gradients associated with environment and hummingbird size. *Oecologia*, 159, 757–766.
- Díaz -Valenzuela, R, Lara-Rodríguez, N, Ortiz-Pulido, R, González- García, F, y Bautista, A. (2011). Some aspects of the reproductive biology of the Mexican sheartail (*Doricha eliza*) in Central Veracruz. *Condor*, 113, 177-182
- Dietzsch, C., Stanley, A., y Stout, J. C. (2011). Relative abundance of an invasive alien plant affects native pollination processes. *Oecologia*, 167, 469-479.
- Del Val, E., y Boege, K. (2012). Ecología y evolución de las interacciones bióticas. FCE-Fondo de Cultura Económica. Ciudad de México, pp. 175-198.
- Devaux, C., Lepers, C., y Porcher, E. (2014). Constraints imposed by pollinator behaviour on the ecology and evolution of plant mating systems. *Journal of Evolutionary Biology*, 27, 1413-1430.
- Dalsgaard, B., Kennedy, D., Simmons, I., Baquero, C., Martín González, M., Timmermann, A., y Rahbek, C. (2018). Trait evolution, resource specialization and vulnerability to plant extinctions among Antillean hummingbirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285, 175-189.
- de Camargo, G., Lunau, K., Batalha, A., Brings, S., de Brito, G., y Morellato, C. (2019). How flower colour signals allure bees and hummingbirds: a community-level test of the bee avoidance hypothesis. *New Phytologist*, 222, 1112-1122.
- Dalsgaard, B., Maruyama, P., Sonne, J., Hansen, K., Zanata, B., Abrahamczyk, S., Alarcon, R., Araujo, C., Araujo, P., Buzato, S., Chavez-Gonzalez, E., Coelho, A. G., Cotton, P. A., Díaz-

- Feinsinger, P. (1976). Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological monographs*, 46, 257-291.
- Feinsinger, P. y Colwell, R. K. (1978). Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist*, 18, 779–795.
- Faegri, K., y van der Pijl, L. (1979). The principles of pollination ecology (3rd ed.). Pergamon Press. Oxford, pp. 123-129.
- Flores-Guido, S., y Carvajal, E. (1994). Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán, México.
- Fornoff, F., Klein, M., Hartig, F., Benadi, G., Venjakob, C., Schaefer, M., y Ebeling, A. (2017). Functional flower traits and their diversity drive pollinator visitation. *Oikos*, 126, 1020-1030.
- Gower, C. (1971) A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, 27, 857-871.
- Gass, L. y Montgomerie, D. (1981). Hummingbird foraging behavior: decision-making and energy regulation, en: Kamil, C. y Sargent, D. (Ed.). Foraging behavior. Garland STPM Press, Nueva York, pp. 158-194.
- Garrison, E. (1995). Trapping foraging behaviour in tropical hummingbird species *Phaethornis superciliosus*. Tesis de Maestría. The university of British Columbia. Canada. pp. 29-64.
- García, D., y Ortiz-Pulido, R. (2004). Patterns of resource tracking by avian frugivores at multiple spatial scales: two case studies on discordance among scales. *Ecography*, 27, 187-196.
- Grindeland, M., Sletvold, N., y Ims, A. (2005). Effects of floral display size and plant density on pollinator visitation rate in a natural population of *Digitalis purpurea*. *Functional Ecology*, 89, 383-390.
- Ghazoul, J. (2006). Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology*, 94, 295–304.
- Guadarrama, P., Salinas-Peba, L., Ramos-Zapata, J., Castillo-Arguero, S., Bonilla-Valencia, L. y Chiappa-Carrar, X. (2016). Métodos de estudio en comunidades vegetales costeras de Yucatán y guía de campo. SIIES-UNAM. Mérida.

- Götzenberger, L., de Bello, F., Dias, T., Moretti, M., Berg, M., y Carmona, P. (2020). Trait-based ecology tools in R. https://digital.csic.es/bitstream/10261/221270/3/R_Material_traits.pdf [Acceso 16 de noviembre 2022].
- Husband, C., y Barrett, H. (1992). Effective population size and genetic drift in tristylous *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae). *Evolution*, 46, 1875–1890.
- Howell, N., y Webb, S. (1995). A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press. Oxford.
- Henderson, J., Hurly, T. A., Bateson, M., y Healy, D. (2006). Timing in free-living rufous hummingbirds, *Selasphorus rufus*. *Current Biology*, 16, 512–515
- Hersch, I., y Roy, A. (2007). Context-dependent pollinator behavior: an explanation for patterns of hybridization among three species of Indian paintbrush. *Evolution*, 61, 111-124.
- Harder, D., y Johnson, D. (2009). Darwin's beautiful contrivances: evolutionary and functional evidence for floral adaptation. *New Phytologist*, 183, 530-545.
- Hegland, J. (2009). How does climate warming affect plant–pollinator interactions?. *Ecology Letters*, 12, 184–195
- Hegland, J. (2014). Floral neighbourhood effects on pollination success in red clover are scale dependent. *Functional ecology*, 28, 561-568.
- Heystek, A., y Pauw, A. (2014). Does competition for pollinators contribute to structuring *Erica* communities?. *Journal of Vegetation Science*, 25, 648-656.
- Johnson, D., Peter, I., Nilsson, A., y Green, A. (2003). Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. *Ecology*, 84, 2919-2917.
- Johnson, D., Hollens, H., y Kuhlmann, M. (2012). Competition versus facilitation: conspecific effects on pollinator visitation and seed set in the iris *Lapeirousia oreogena*. *Oikos*, 121, 545-550.
- Justino, G., Maruyama, P., y Oliveira, E. (2012). Floral resource availability and hummingbird territorial behaviour on a Neotropical savanna shrub. *Journal of Ornithology*, 153, 189–197.

- Kodric-Brown, A., y Brown, H. (1978). Influence of economics, interspecific competition, and sexual dimorphism on territoriality of migrant Rufous hummingbirds. *Ecology*, 59, 285–96.
- Kotliar, B., y Wiens, A. (1990). Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, 253-260.
- Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Beonisch. (2011) TRY—a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17, 2905–2935
- Knauer, C., y Schiestl, P. (2015). Bees use honest floral signals as indicators of reward when visiting flowers. *Ecology Letters*, 18, 135–143.
- Leonard, S., Papaj, D., y Dornhaus, A. (2011). Why are floral signals complex? An outline of functional hypotheses, en: *Evolution of plant–pollinator relationships*, Patiny, S. (Ed.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 279-300.
- Lanna, L., Azevedo, S., Claudino, M., Oliveira, R., y Antonini, Y. (2017). Feeding behavior by hummingbirds (Aves: Trochilidae) in artificial food patches in an Atlantic Forest remnant in Southeastern Brazil. *Zoologia*, 34, 123-135.
- Lehmann, J., Maruyama, P., Bergamo, P., Maglianesi, A., Rahbek, C., y Dalsgaard, B. (2019). Relative effectiveness of insects versus hummingbirds as pollinators of Rubiaceae plants across elevation in Dominica, Caribbean. *Plant Biology*, 21, 738-744.
- Lázaro, A., Gómez-Martínez, C., Alomar, D., González-Estévez, M. A., y Traveset, A. (2020). Linking species-level network metrics to flower traits and plant fitness. *Journal of Ecology*, 108, 1287-1298.
- Laliberté, E., Pierre, L., y Bill, S. (2022). Measuring functional diversity (FD) from multiple traits, and other tools for functional ecology. <https://citeseerx.ist.psu.edu/document?repid=rep1&type=pdf&doi=c0123be0f0737359fa9303aece03fd500d2499b1>. [Acceso 16 agosto 2022]
- Leimberger, G., Dalsgaard, B., Tobias, A., Wolf, C., y Betts, G. (2022). The evolution, ecology, and conservation of hummingbirds and their interactions with flowering plants. *Biological Reviews*, 97, 923-959.

- Magurran, E. (1988). Ecological diversity and its measurement. Oxford University Press, Oxford, pp.55-62.
- Mitchell, A. (1989). Informational Constraints on Optimally Foraging Hummingbirds. *Wiley on behalf of Nordic Society Oikos Stable*, 55, 145–154.
- Menzel, R. (2001). Behavioral and neural mechanisms of learning and memory as determinants of flower constancy, en: Chittka, L. y Thomson, J. (Ed.). Cognitive ecology of pollination: Animal behaviour and floral evolution, Cambridge, UK: Cambridge University press, pp. 21–40.
- Machado, C., Lopes, V., y Sazima, M. (2006). Plant sexual systems and a review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany*, 97, 277-287.
- Maruyama, K., Oliveira, M., Ferreira, C., Dalsgaard, B., Oliveira, E. (2013). Pollination syndromes ignored: importance of non-ornithophilous flowers to Neotropical savanna hummingbirds. *Naturwissenschaften*, 100, 1061–1068.
- Márquez-Luna, U., Lara, C., y Ortiz-Pulido, R. (2014). La conducta territorial del Zafiro oreja blanca (*Hylocharis leucotis*) es afectada por la disponibilidad de energía. *Ornitología Neotropical*, 25, 433-43.
- Maruyama, K., Vizentin-Bugoni, J., Oliveira, M., Oliveira, E., y Dalsgaard, B. (2014). Morphological and spatio-temporal mismatches shape a neotropical savanna plant-hummingbird network. *Biotropica*, 46, 740-747.
- Medina-van Berkum, P., Parra-Tabla, V., y Leirana-Alcocer, J. L. (2016). Recursos florales y colibríes durante la época seca en la Reserva de la Biosfera Ría Lagartos, Yucatán, México. *Huitzil*, 17, 244-250.
- Missagia, C., y Alves, S. (2016). Territorial foraging behavior in the male Violet-capped Woodnymph is dependent on the density of patches of inflorescences of *Heliconia spathocircinata* Aristeg. (Heliconiaceae) in the Brazilian Atlantic Forest. *Revista Brasileira de Botânica*, 39, 1145–1150.
- Morjan, L., y Rieseberg, H. (2004). How species evolve collectively: implications of gene flow and selection for the spread of advantageous alleles. *Molecular Ecology*, 13, 1341–1356

- Morales, L., y Traveset, A. (2008). Interspecific pollen transfer: magnitude, prevalence, and consequences for plant fitness. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 27, 221-238.
- Nielsen, A., Dauber, J., Kunin, E., Lamborn, E., Jauker, B., Moora, M. y Petanidou, T. (2012). Pollinator community responses to the spatial population structure of wild plants: A pan-European approach. *Basic and Applied Ecology*, 13, 489–499.
- Nottebrock, H., Schmid, B., Mayer, K., Devaux, C., Esler, J., Böhning-Gaese, K., Schleuning, M., Pagel, J., y Schurr, M. (2017). Sugar landscapes and pollinator-mediated interactions in plant communities. *Ecography*, 40, 1129–1138.
- Ortiz-Pulido, R., Peterson, A. T., Robbins, M. B., Diaz, R., Navarro-Sigüenza, A. G., y Escalona-Segura, G. (2002). The Mexican Sheartail (*Doricha eliza*): morphology, behavior, distribution, and endangered status. *The Wilson Bulletin*, 114, 53-160
- Orellana, R., Espadas, C., Conde, C., y Gay, C. (2009). Atlas: escenarios de cambio climático en la Península de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán. Yucatán, México.
- Ortiz-Pulido, R., y Lara, C. (2012). Is energy in nectar a good predictor of hummingbird activity at landscape scale. *Italian Journal of Zoology*, 79, 100-104.
- Olito, C. y Fox, J. W. (2015). Species traits and abundances predict metrics of plant–pollinator network structure, but not pairwise interactions. *Oikos*, 124, 428–436.
- Ortiz, L., Fernández-Díaz, P., Pareja, D., Escudero, M., y Arista, M. (2021). Do visual traits honestly signal floral rewards at community level. *Functional Ecology*, 35, 369–383.
- Peterson, T., y Chalif, L. (1973). A field guide to Mexican birds. Houghton Mifflin Company, Boston, pp.94.
- Pyke, H. (1978). Optimal foraging in hummingbirds: Testing the marginal value theorem. *American Zoologist*, 18, 739–752.
- Patiny, S. (2011). Evolution of Plant-Pollinator Relationships. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 263-279.

- Pimienta, O. (2014). selección del sitio de anidación y éxito de anidación del colibrí cola hendida *Doricha eliza* en la península de Yucatán, México. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán.
- Parra-Tabla, V., Albor-Pinto, C., Tun-Garrido, J., Angulo-Pérez, D., Barajas, C., Silveira, R., y Arceo-Gómez, G. (2018). Spatial patterns of species diversity in sand dune plant communities in Yucatan, Mexico: importance of invasive species for species dominance patterns. *Plant Ecology & Diversity*, 11, 157-172.
- Parra-Tabla, V., Angulo-Pérez, D., Albor, C., Campos-Navarrete, J., Tun-Garrido, J., Sosenski, P., y Arceo-Gómez, G. (2019). The role of alien species on plant-floral visitor network structure in invaded communities. *PLoS One*, 14, 218-227.
- Peralta, G., Webber, C. J., Perry, G. L., Stouffer, D. B., Vázquez, D. P., y Tylianakis, J. M. (2023). Scale-dependent effects of landscape structure on pollinator traits, species interactions and pollination success. *Ecography*, 2023, 53-64.
- Ralph, C. (1997). Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres (Vol. 159). US Department of Agriculture, Forest Service, California, pp. 32.
- Stiles, G., y Wolf, L. (1970). Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. *The Auk*, 87, 467-491.
- Stoll, P., y Weiner, J. (2000). A neighborhood view of Interactions among individual plants, en: *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity*. (Ed). Dieckmann U, Law R y Metz JAJ, Cambridge University Press. Cambridge. pp. 11–27.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C., y Tschardtke, T. (2002). Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology*, 83, 1421–1432.
- Strauss, Y., e Irwin, E. (2004). Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant-animal interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 435–466.
- Silvertown, J., Servaes, C., Biss, P., y Macleod, D. (2005). Reinforcement of reproductive isolation between adjacent populations in the Park Grass Experiment. *Heredity*, 95, 198-205.
- Sargent, D., y Ackerly, D. (2008). Plant– pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 23–130.

- Sargent, D., Kembel, W., Emery, C., Forrestel, J., y Ackerly, D. (2011). Effect of local community phylogenetic structure on pollen limitation in an obligately insect-pollinated plant. *American journal of botany*, 98, 283-289.
- Seifan, M., Hoch, E., Hanoteaux, S., y Tielbörger, K. (2014). The outcome of shared pollination services is affected by the density and spatial pattern of an attractive neighbour. *Journal of Ecology*, 102, 953-962.
- Schmid, B., Nottebrock, H., Esler, J., Pagel, J., Pauw, A., Böhning-Gaese, K., y Schleuning, M. (2016). Responses of nectar-feeding birds to floral resources at multiple spatial scales. *Ecography*, 39, 619-629.
- Santiago-Hernández, H., Martén-Rodríguez, S., Lopezaraiza-Mikel, M., Oyama, K., González-Rodríguez, A., y Quesada, M. (2019). The role of pollination effectiveness on the attributes of interaction networks: from floral visitation to plant fitness. *Ecology*, 100, 245-63.
- Sanmiguel, R. (2021). "Colibrí endémico Doricha eliza y su interacción con las flores en un fragmento de duna costera en Chuburná Puerto, Yucatán, México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Yucatán. pp.23.
- Sargent, A., Groom, E., y Rico-Guevara, A. (2021). Locomotion and energetics of divergent foraging strategies in hummingbirds: a review. *Integrative and Comparative Biology*, 61, 736-748.
- Suárez-Mariño, A., Arceo-Gómez, G., Albor, C., y Parra-Tabla, V. (2022). Flowering overlap and floral trait similarity help explain the structure of pollination networks. *Journal of Ecology*, 110, 1790-1801.
- Thomson, J. (1981). Spatial and temporal components of resource assessment by flower-feeding insects. *The Journal of Animal Ecology*, 50, 49-59.
- Totland, Ø. y Matthews, I. (1998). Determinants of pollinator activity and flower preference in the early spring blooming *Crocus vernus*. *Acta Oecologica*, 19, 155–165
- Torres, W. (2007). Caracterización del matorral de duna costera a lo largo del litoral yucateco. Tesis de licenciatura. Instituto Tecnológico de Conkal. pp. 5-6.

- Torres, W., Méndez, M., Dorantes, A., y Durán, R. (2010). Estructura, composición y diversidad del matorral de duna costera en el litoral yucateco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 86, 37-51.
- Tello-Ramos, C., Hurly, A., y Healy, D. (2015). Traplining in hummingbirds: flying short-distance sequences among several locations. *Behavioral Ecology*, 26, 812-819.
- Valone, T. (1992). Information for patch assessment: a field investigation with Black-chinned Hummingbirds. *Behavioral Ecology*, 3, 211–222.
- Vorobyev, M., Osorio, D., Bennett, A.T.D., Marshall, J., Cuthill, I. (1998). Tetrachromacy, oil droplets and bird plumage colours. *Journal of Comparative Physiology*, 183, 621–633.
- Vazquez, P., Chacoff, P. y Cagnolo, L. (2009). Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology*, 90, 2039–2046.
- Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P.K., y Sazima, M. (2014). Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird–plant network. *Proceedings of the Royal Society. Biological Sciences*, 281, 20132397.
- Waser, M. (1978). Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. *Ecology*, 59, 934-944.
- Webb, J. (1981). Checklist of dicotyledons naturalised in New Zealand. Araliaceae, Buxaceae, Cornaceae, Casuarinaceae, Celastrales, Euphorbiaceae, Linaceae, Malvaceae, Polygalaceae, Urticales. *New Zealand journal of botany*, 19, 45-5.
- Waser, M. (1983). Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence, en: Handbook of experimental pollination biology. (Ed.). Jones and R.J Little, Nueva York, pp.277-293.
- Webb, J. (1984). Hummingbird pollination of *Malvaviscus arboreus* in Costa Rica. *New Zealand journal of botany*, 22, 575-581.
- Wagenmakers, E.J., y Farrell, S. (2004). AIC model selection using Akaike weights. *Psychonomic bulletin & review*, 11, 192-196.

- Wilson, P., Castellanos, C., Hogue, N., Thomson, D., y Armbruster, S. (2004). A multivariate search for pollination syndromes among penstemons. *Oikos*, 104, 345-361.
- Webb, O., Losos, B., y Agrawal, A. (2006). Integrating Phylogenies into Community ecology. *Ecology*, 87, S1-S2.
- Willmer, P. (2011). Pollination and floral ecology. Princeton University Press. Princeton, pp. 105-133.
- Wolowski, M., Carvalheiro, G., y Freitas, L. (2017). Influence of plant–pollinator interactions on the assembly of plant and hummingbird communities. *Journal of Ecology*, 105, 332-344.
- Wei, N., Kaczorowski, L., Arceo-Gómez, G., O’Neill, M., Hayes, A., y Ashman, L. (2021). Pollinators contribute to the maintenance of flowering plant diversity. *Nature*, 597, 688-692.
- Zimmerman, M. (1980). Reproduction in *Polemonium*: competition for pollinators. *Ecology*, 61, 497–501

ANEXOS

Anexo 1. Descripción de los valores de diversidad y abundancia obtenidos por cuadrante de estudio en dos sitios de duna costera en el Norte de Yucatán, México. Los valores indican la diversidad de rasgos (FDQ), la diversidad taxonómica (índice de Simpson 1/D), abundancia floral conoespecífica (CE) y heteroespecífico (HE) y la tasa de visitas de *D. eliza* (No. de visitas * tiempo de observación / No. de flores totales) en dos niveles de la escala espacial.

Sitio	Cuadrante	Diversidad de rasgos		Diversidad taxonómica	Abundancia floral (25 m ²)		Abundancia floral (625 m ²)		Tasa de visitas
		25 m ²	625 m ²	(1/D)	CE	HE	CE	HE	
Chuburná	Q1	0.11	0.056	8.28	0.52	0.48	0.17	0.83	0
	Q2	0.10	0.037	5.65	0.44	0.56	0.10	0.90	0
	Q3	0.10	0.024	4.05	0.65	0.35	0.12	0.88	0
	Q4	0.08	0.022	3.80	0.19	0.81	0.05	0.95	7.5
	Q5	0.00	0.001	9.24	0.04	0.96	0.01	0.99	0
	Q6	0.04	0.040	2.11	0.73	0.27	0.13	0.87	5.6
	Q7	0.05	0.013	2.23	0.41	0.59	0.04	0.96	0
	Q8	0.04	0.052	3.32	0.12	0.88	0.14	0.86	0
	Q9	0.02	0.017	3.87	0.80	0.20	0.05	0.95	0
	Q10	0.02	0.103	4.50	0.96	0.04	0.41	0.59	2.0
	Q11	0.04	0.020	13.61	0.12	0.88	0.04	0.96	7.5
	Q12	0.04	0.026	5.83	0.12	0.88	0.09	0.91	0
	Q13	0.02	0.092	5.47	0.23	0.77	0.20	0.80	2.3
	Q14	0.02	0.007	8.51	0.07	0.93	0.04	0.96	6.7
	Q15	0.00	0.034	3.21	1.00	0.00	0.08	0.92	0
	Q16	0.02	0.035	10.33	0.23	0.77	0.05	0.95	0.6
	Q17	0.08	0.039	6.08	0.41	0.59	0.06	0.94	2.8
	Q18	0.00	0.039	5.01	0.76	0.24	0.11	0.89	0
	Q19	0.00	0.056	3.98	0.28	0.72	0.08	0.92	2.3
	Q20	0.06	0.017	7.03	0.21	0.79	0.06	0.94	19.3
	Q21	0.02	0.079	4.66	0.04	0.96	0.18	0.82	100.0
	Q22	0.08	0.044	6.36	0.35	0.65	0.13	0.87	37.8
	Q23	0.01	0.007	2.02	0.04	0.96	0.02	0.98	0
	Q24	0.08	0.110	3.20	0.80	0.20	0.47	0.53	5.1
	Q25	0.10	0.089	3.82	0.46	0.54	0.35	0.65	16.4
	Q26	0.07	0.053	4.40	0.39	0.61	0.17	0.83	39.7
Telchac	Q27	0.04	0.149	6.11	0.91	0.09	0.41	0.59	0.4
	Q28	0.10	0.043	9.83	0.76	0.24	0.12	0.88	39.4
	Q29	0.02	0.008	3.10	0.03	0.97	0.01	0.99	9.0
	Q30	0.02	0.021	4.67	0.03	0.97	0.03	0.97	9.0
	Q31	0.04	0.015	3.14	0.06	0.94	0.02	0.98	6.7
	Q32	0.02	0.004	4.84	0.02	0.98	0.00	1.00	0
	Q33	0.02	0.009	5.71	0.04	0.96	0.01	0.99	0
	Q34	0.02	0.038	3.84	0.03	0.97	0.07	0.93	0
	Q35	0.03	0.030	7.98	0.08	0.92	0.03	0.97	4.3
	Q36	0.15	0.040	7.55	0.40	0.60	0.06	0.94	0
	Q37	0.10	0.089	8.40	0.24	0.76	0.12	0.88	0
	Q38	0.03	0.018	9.80	0.13	0.87	0.02	0.98	1.9
	Q39	0.09	0.037	3.82	0.66	0.34	0.05	0.95	0
	Q40	0.11	0.048	6.08	0.16	0.84	0.06	0.94	1.8
	Q41	0.02	0.008	7.06	0.02	0.98	0.01	0.99	0
	Q42	0.00	0.049	7.80	1.00	0.00	0.12	0.88	2.5
	Q43	0.00	0.058	5.02	0.02	0.98	0.05	0.95	0
	Q44	0.01	0.039	4.06	0.10	0.90	0.03	0.97	8.3

Anexo 2. Resultados de los modelos GLMM alternativos usados para determinar la influencia de diferentes variables en el número de visitas de *D. eliza* a *M. arboreus* en el nivel pequeño (25 m²) de la escala espacial. Se usaron como variables explicativas abundancia floral conoespecífica y heteroespecífica, calorías conoespecíficas y heteroespecíficas e índice FDQ de la escala espacial todas estas medidas en 25 m². HE Heteroespecíficos, CE conoespecíficos.

Modelo	Intercepto	Calorías HE	Calorías CE	Abundancia CE	Abundancia HE	Índice FD_Q	ΔAIC
31	0.8	NA	1.5	-1.3	-1.4	0.5	0.0
32	0.8	-0.1	1.5	-1.3	-1.4	0.5	1.9
23	1.0	NA	1.1	-1.2	NA	0.6	18.3
24	1.0	0.0	1.2	-1.2	NA	0.6	20.2
15	0.9	NA	1.3	-1.0	-1.7	NA	39.2
16	0.9	-0.2	1.3	-1.0	-1.7	NA	40.1
7	1.2	NA	0.9	-0.8	NA	NA	79.9
8	1.2	-0.1	0.8	-0.8	NA	NA	81.0
28	1.1	-0.3	0.5	NA	-0.6	0.1	109.8
27	1.1	NA	0.5	NA	-0.6	0.1	109.8
12	1.1	-0.3	0.5	NA	-0.6	NA	110.3
11	1.1	NA	0.5	NA	-0.6	NA	110.5
19	1.2	NA	0.3	NA	NA	0.2	147.4
30	1.0	-0.7	NA	-0.2	-0.2	0.2	148.4
20	1.2	-0.2	0.3	NA	NA	0.2	148.4
22	1.0	-0.7	NA	-0.3	NA	0.3	151.4
26	1.1	-0.6	NA	NA	-0.3	0.2	151.6
10	1.1	-0.6	NA	NA	-0.3	NA	157.2
3	1.2	NA	0.3	NA	NA	NA	158.4
14	1.1	-0.7	NA	-0.1	-0.3	NA	158.6
4	1.2	-0.2	0.3	NA	NA	NA	158.8
29	1.2	NA	NA	-0.2	-0.2	0.2	160.0
25	1.2	NA	NA	NA	-0.2	0.2	160.5
21	1.1	NA	NA	-0.3	NA	0.3	161.8
18	1.1	-0.5	NA	NA	NA	0.2	165.5
9	1.2	NA	NA	NA	-0.3	NA	167.5
13	1.2	NA	NA	0.0	-0.3	NA	169.5
17	1.2	NA	NA	NA	NA	0.2	170.0
6	1.2	-0.6	NA	-0.2	NA	NA	171.2
2	1.2	-0.4	NA	NA	NA	NA	176.8
5	1.2	NA	NA	-0.1	NA	NA	180.3
1	1.2	NA	NA	NA	NA	NA	182.3

Anexo 3. Resultados de los modelos GLMM alternativos para determinar la influencia de diferentes variables en el número de visitas de *D. eliza* a *M. arboreus* en el nivel grande de la escala espacial (625 m²). Se usaron como variables explicativas abundancia floral conoespecífica, heteroespecífica, calorías conoespecíficas y heteroespecíficas e índice FDQ medidas en el nivel 625 m² de la escala espacial. Términos HE= Heteroespecíficos CE= conoespecíficos.

modelo	intercepto	Calorías HE	Calorías CE	Abundancia CE	Abundancia HE	Índice FDQ	ΔAIC
31	0.8	NA	0.4	0.6	-1.9	-0.4	0.0
32	0.8	-0.3	0.4	0.6	-1.9	-0.4	1.0
23	0.8	-0.6	NA	0.7	-1.7	-0.4	10.9
24	0.9	NA	NA	0.7	-1.8	-0.4	12.0
15	0.9	NA	0.3	0.4	-1.2	NA	17.5
16	0.9	-0.1	0.3	0.4	-1.2	NA	19.4
7	1.0	NA	NA	0.6	-1.2	NA	26.6
8	1.0	-0.3	NA	0.6	-1.1	NA	27.6
28	1.0	NA	0.7	NA	-0.9	NA	63.6
27	1.0	NA	0.7	NA	-0.9	-0.1	64.2
12	1.0	-0.3	0.7	NA	-0.8	NA	64.5
11	0.9	-0.4	0.7	NA	-0.9	-0.1	64.6
19	1.2	-0.3	NA	0.4	NA	0.1	98.2
30	1.2	NA	NA	0.4	NA	0.2	98.8
20	1.2	-0.4	-0.1	0.4	NA	0.1	99.3
22	1.2	-0.6	-0.1	0.4	NA	NA	100.1
26	1.2	NA	0.0	0.4	NA	0.2	100.7
10	1.2	-0.4	NA	0.4	NA	NA	101.3
3	1.2	NA	NA	0.4	NA	NA	103.1
14	1.2	NA	-0.1	0.4	NA	NA	103.6
4	1.0	-1.4	NA	NA	-0.5	NA	120.9
29	1.0	-1.1	NA	NA	-0.4	0.1	121.6
25	1.2	NA	NA	NA	-0.4	0.2	127.3
21	1.2	NA	NA	NA	-0.5	NA	130.8
18	1.2	NA	0.2	NA	NA	0.3	133.8
9	1.2	-0.2	0.2	NA	NA	0.3	134.4
13	1.2	-0.5	NA	NA	NA	0.2	141.5
17	1.2	NA	NA	NA	NA	0.3	143.4
6	1.2	-0.5	0.1	NA	NA	NA	152.6
2	1.2	NA	0.2	NA	NA	NA	155.0
5	1.2	-0.8	NA	NA	NA	NA	155.1
1	1.2	NA	NA	NA	NA	NA	160.8

Anexo 4. Resultado de los modelos GLMM alternativos para determinar la influencia de diferentes variables en el número de frutos de *M. arboreus* en el nivel grande de la escala espacial (625 m²). Se usaron como variables explicativas abundancia floral conespecífica, heteroespecífica e índice FDQ en el nivel 625 m² de la escala espacial. Términos HE= Heteroespecíficos CE= conespecíficos.

Modelo	Intercepto	Abundancia floral CE	Abundancia floral HE	Índice FD_Q	ΔAIC
1	2.914	-0.07	0.145	0.128	0.00
2	2.920	NA	0.126	0.096	0.672
3	2.919	NA	0.110	NA	4.752
4	2.918	-0.01	0.113	NA	6.630
5	2.910	NA	NA	0.063	14.273
NULO	2.911	NA	NA	NA	15.086
6	2.909	-0.006	NA	0.065	16.24
7	2.912	0.019	NA	NA	16.844