



Ciencia y Tecnología

Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

REDES DE INTERACCIÓN: EFECTOS DE LA
SINANTROPÍA EN EL CONSUMO DE FRUTOS Y EL
FORRAJEО DE COLIBRÍES EN ÁREAS VERDES
URBANAS DE MÉRIDA, YUCATÁN, MÉXICO

Tesis que presenta

GERARDO IVAN LINARES HERNÁNDEZ

En opción al título de

DOCTOR EN CIENCIAS

(Ciencias Biológicas: OPCIÓN RECURSOS NATURALES)

Mérida, Yucatán, México

2025

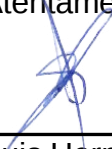
CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de Gerardo Iván Linares Hernández titulado **Redes de interacción: Efectos de la Sinantropía en el consumo de frutos y el forrajeo de colibríes en áreas verdes urbanas de Mérida, Yucatán México**, fue realizado en la Unidad de Recursos Naturales, en la línea de Investigación de Cambio Global en Sistemas Neo-Tropicales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección del Dr. Juan Manuel Dupuy Rada, dentro de la opción de Recursos Naturales perteneciente al programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro y la Codirección del Dr. Richard Evan Feldman de Ontario Ministry of Natural Resources.

Atentamente



Dr. José Luis Hernández Stefanoni
Director de Docencia

Mérida, Yucatán, México, a 12 de agosto de 2025

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en las secciones de: Materiales y Métodos, 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 Federal de Protección a 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 se regirán, en todo caso, por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley Federal de Protección a la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.

Firma: _____



Gerardo Iván Linares Hernández

Este trabajo se llevó a cabo en la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. bajo la dirección del Dr. Juan Manuel Dupuy Rada y la Codirección del Dr. Richard Evan Feldman de Ontario Ministry of Natural Resources.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por la beca otorgada para poder realizar mis estudios de posgrado.

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán por el apoyo y permitirme usar sus instalaciones para desarrollar mi doctorado.

A mis directores de Tesis el Dr. Juan Manuel Dupuy Rada y el Dr. Richard Evan Feldman por su invaluable apoyo durante todo el tiempo que estuve en el posgrado. Agradezco profundamente cada palabra de ánimo que me brindaron durante el doctorado y principalmente en la recta final del mismo. De todo corazón, mil gracias.

A los miembros del comité y evaluación de Tesis, el Dr. Víctor Parra-Tabla, el Dr. Rodrigo Duno de Stefano, la Dra. Azucena Canto Aguilar, el Dr. Luis Alexander Peña Peniche y el Dr. Lucas Matías Leveau por cada una de sus aportaciones y comentarios que ayudaron a fortalecer y mejorar cada aspecto de la tesis, así como sus comentarios de apoyo y ánimo durante el doctorado.

A mis padres y hermanos, por su apoyo incondicional en toda esta aventura que fue el doctorado, gracias por estar ahí siempre y ser un bálsamo cuando las cosas se ponían difíciles.

A mi nueva familia, llegaron justo en el momento en el que más lo necesitaba y gran parte de poder presentar este trabajo se lo debo a ustedes.

Al mejor equipo de trabajo y amigos que pude tener, Aldo Echeverría, Davira Palma, Sebastián Gay, Rebecca Sanmiguel, Ingrid Tello, Augusto Peña, Alfredo Dorantes, Beatriz Morales, Diego Garza, Pedro Ruiz, Marypaz Medina y Christian Tun gracias por todo el cariño y por los buenos momentos que sin duda hicieron divertida y amena toda esta experiencia.

A cada uno de mis amigos, compañeros, personal del CICY y a todas las personas con las cuales he tenido la dicha de cruzarme y compartir experiencias, todos, de

cierta forma, fueron parte de este camino y les agradezco infinitamente cada momento.

DEDICATORIA

A mi amada Elleny Geraldine: Espero que en estas palabras quede impreso el amor y cariño que te tengo y te agradezco por ser mi mayor inspiración y el motorcito que me impulsó a seguir adelante en cada momento. Cada página de este trabajo lleva un pedacito del esfuerzo que comparto contigo y espero que esta sea una cápsula en el tiempo para que, si algún día lees esto sepas que eres y serás mi mayor tesoro. También espero que este trabajo sea un ejemplo de que todo es posible cuando uno se esfuerza y que sepas que siempre estaré a tu lado durante todo tu camino.

LISTA DE PRODUCTOS OBTENIDOS

Linares-Hernández G, Dupuy-Rada JM, Parra-Tabla V., Feldman RE. (2025). Synanthropic birds increase their consumption of non-native plants and affect the structure of feeding networks in urban green areas of Mérida, Yucatán, México. Avian Biology Research.

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN.....	1
CAPÍTULO I	6
ANTECEDENTES	6
1. FACTORES QUE DETERMINAN LA DISTRIBUCIÓN DE LAS AVES.....	6
1.2. CARACTERÍSTICAS DEL HÁBITAT Y SU EFECTO EN LAS INTERACCIONES ECOLÓGICAS ENTRE AVES Y PLANTAS	7
1.3 CONDICIONES GENERALES DE LOS ENTORNOS URBANOS	8
1.4 URBANIZACIÓN Y SU IMPACTO EN LAS COMUNIDADES DE AVES.....	9
1.5 IMPORTANCIA DE LAS ÁREAS VERDES COMO HÁBITAT PARA LAS AVES.....	11
1.6 INTERACCIONES AVE-PLANTA EN AMBIENTES URBANOS	13
1.7 BALANCE TIEMPO-ACTIVIDAD DE LAS ESPECIES Y ESTRATEGIAS DE FORRAJEО DE COLIBRÍES	14
1.8 REDES ECOLÓGICAS PARA EL ESTUDIO DE LAS INTERACCIONES ECOLÓGICAS DE LAS AVES	16
1.9 MODELO DE ECUACIONES ESTRUCTURALES	19
1.10 CRECIMIENTO URBANO DE MÉRIDA Y AMENAZAS PARA LAS AVES DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN.....	20
JUSTIFICACIÓN	22
PREGUNTAS DE INVESTIGACION.....	25

Pregunta general	25
Preguntas específicas	25
OBJETIVO GENERAL	25
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	25
HIPÓTESIS	26
Hipótesis 1.....	26
Predicción 1	26
Hipotesis 2.....	26
Predicción 2	26
Hipótesis 3.....	26
Predicción 3	26
CAPÍTULO II	28
SYNANTHROPIC BIRDS INCREASE THE CONSUMPTION OF NON-NATIVE PLANTS AND AFFECT THE STRUCTURE OF FEEDING NETWORKS IN URBAN GREEN AREAS OF MÉRIDA, YUCATÁN, MÉXICO.	28
2.1. INTRODUCTION.....	28
2.2. MATERIALS AND METHODS	31
2.2.1 STUDY SITE.....	31
2.2.2 Data collection.....	32
2.3 RESULTS	35
2.4 DISCUSSION.....	39
CAPÍTULO III	43
3.1 INTRODUCCIÓN	43
3.2 MATERIALES Y MÉTODOS	47
3.2.1 SITIO DE ESTUDIO	47

3.2.2 COLECTA DE DATOS	47
3.2.3 ANÁLISIS DE DATOS	49
3.3 RESULTADOS	50
3.4 DISCUSIÓN.....	55
CAPÍTULO IV	61
DISCUSIÓN, CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS	61
4.1 DISCUSIÓN	61
4.2 CONCLUSIONES GENERALES	64
4.3 PERSPECTIVAS.....	66
BIBLIOGRAFIA.....	68
ANEXOS	101

LISTADO DE TABLAS

Table 1..	31
Tabla 2.	50
Anexo Tabla 1.	101
Anexo Tabla 2.	103
Anexo Tabla 3.	104
Anexo Tabla 4.	104
Anexo Tabla 5.	110

LISTADO FIGURAS

Figure 1.....	31
Figure 2.....	32
Figura 3.....	36
Figure 4.....	37
Figure 5.....	38
Figura 6.....	46
Figura 7.....	47
Figura 8.....	51
Figura 9.....	52
Figura 10.....	53
Figura 11.....	54
Anexo Figura 1.....	101
Anexo Figura 2.....	102
Anexo Figura 3	106
Anexo Figura 4.....	107
Anexo Figura 5.....	108
Anexo Figura 6.....	109
Anexo Figura 7.	109
Anexo Figura 8.....	110

RESUMEN

La urbanización transforma las poblaciones y comunidades de aves y plantas presentes en los paisajes urbanos, modificando la forma en la que relacionan entre sí y con el entorno. Los entornos urbanos tienden a favorecer la presencia de aves sinantrópicas con comportamientos territoriales, así como de plantas no nativas, mientras que reducen la abundancia de aves no sinantrópicas y plantas nativas. Además, el incremento en el número de individuos territoriales puede intensificar la competencia intraespecífica, afectando tanto su acceso a recursos como la distribución del tiempo destinado a sus actividades. Las áreas verdes urbanas albergan una alta diversidad de aves y plantas comparado con el resto de la ciudad, además de distribuirse dentro de gradientes urbanos, por lo que son sitios clave para el estudio de procesos ecológicos importantes como el uso de recursos alimenticios y la distribución del tiempo en actividades vitales como el forrajeo o descanso. En este trabajo, analizamos los efectos de la urbanización sobre el uso de recursos por parte de las aves dentro de las áreas verdes, tanto a nivel de comunidad como en la población de una especie de ave principalmente nectívora. El trabajo se llevó a cabo a lo largo de un año en 12 áreas verdes urbanas de la ciudad de Mérida, Yucatán, México.

En el primer estudio, evaluamos el impacto de los cambios en las abundancias de aves sinantrópicas y no sinantrópicas así como de plantas nativas y no nativas sobre el consumo de frutos de ambos tipos de plantas y la estructura a nivel comunidad de las redes de interacción ave-planta. Registramos las interacciones entre aves y plantas para calcular el consumo de frutos (nativos y no nativos) y tres métricas importantes de las redes a nivel comunidad: la especialización complementaria, el anidamiento ponderado y la uniformidad de las interacciones. Para analizar la relación entre las abundancias de aves (sinantrópicas y no sinantrópicas) y plantas (nativas y no nativas) con el consumo de frutos y las métricas de la red de interacción, empleamos modelos de ecuaciones estructurales (Structural Equation Models, SEM). Encontramos que el consumo de frutos no nativos está fuertemente asociado con la presencia de aves sinantrópicas, mientras que el consumo de frutos nativos depende sólo de la abundancia de plantas nativas. Además, las redes de interacción en áreas con mayor abundancia de aves sinantrópicas son menos especializadas y más anidadas, indicando una homogenización de interacciones en entornos urbanizados.

Para el segundo estudio, seleccionamos como modelo de estudio una población del Colibrí canelo (*Amazilia rutila*) al ser la especie de colibrí más abundante y con presencia constante en todos los sitios de muestreo. Mediante modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) analizamos el balance tiempo-actividad de los individuos “dueños” de los parches florales dentro de las áreas verdes, evaluando el efecto de la densidad floral y el número de individuos de esta especie sobre el tiempo que dedican a tres de sus actividades principales: el forrajeo, la defensa de territorio y el descanso. Los resultados indicaron que una mayor abundancia de *A. rutila* redujo significativamente el tiempo de forrajeo y descanso, al mismo tiempo que incrementó el tiempo dedicado a la defensa del territorio. Por el contrario, la densidad floral tuvo un efecto positivo sobre el tiempo de forrajeo y descanso, así como una reducción en el tiempo de defensa. La magnitud del efecto de la abundancia y densidad floral fue similar, pero en dirección opuesta para el forrajeo y descanso mientras que para el descanso la densidad floral tuvo una mayor magnitud en su efecto. Además, el descanso fue la actividad que presentó mayor variación entre sitios.

Los resultados de nuestro trabajo resaltan cómo la urbanización influye en los procesos ecológicos a nivel comunitario e individual. Además, sugiere que las especies introducidas tanto de aves como de plantas incrementan adquieren un rol central en las interacciones dentro de las áreas verdes urbanas. Por último, encontramos que la densidad floral tiene el potencial de reducir parcialmente la presión por la competencia intraespecífica favoreciendo un forrajeo óptimo y una vigilancia pasiva. En resumen, comprender estos procesos es fundamental para entender y conservar las interacciones ecológicas funcionales dentro de las áreas verdes y la estabilidad de las redes en ambientes urbanizados.

ABSTRACT

Urbanization transforms bird and plant populations and communities within urban landscapes, altering the way they interact with each other and with their environment. Urban environments tend to favor synanthropic birds with territorial behaviors and non-native plants, while reducing populations of non-synanthropic birds and native species. Additionally, increased densities of territorial individuals may intensify intraspecific competition, impacting both resource access and time allocation for essential activities. Urban green spaces, which host diverse bird and plant communities across urbanization gradients, serve as ideal systems for studying ecological processes like resource partitioning and time-activity budgets like foraging or rest. In this study, we analyzed the effects of urbanization on resource use by birds within urban green spaces, both at the community level and within the population of a primarily nectarivorous bird species. The study was conducted over the course of a year in 12 urban green areas in the city of Mérida, Yucatán, Mexico.

In our first study, we evaluated how changes in the abundance of synanthropic vs. non-synanthropic birds and native vs. non-native plants affect fruit consumption patterns and the community-level structure of bird-plant interaction networks. We recorded bird-plant interactions to quantify fruit consumption (both native and non-native) and three key network metrics: complementary specialization, weighted nestedness, and interaction evenness. Using structural equation modeling (SEM), we analyzed relationships between bird/plant abundances and both fruit consumption and network metrics. Our results revealed that non-native fruit consumption was strongly associated with synanthropic birds and non-native plants, whereas native fruit consumption depended solely on native plant abundance; and interaction networks in areas with higher synanthropic bird abundance showed reduced specialization and increased nestedness, indicating interaction homogenization in urbanized environments.

For the second study, we selected the Cinnamon Hummingbird (*Amazilia rutila*) as our focal species due to its high abundance and consistent presence across all sampling sites. Using generalized linear mixed models (GLMMs), we analyzed the time-activity budgets of floral patch owners within urban green spaces, evaluating how floral density and conspecific abundance influenced time allocation to three key activities: foraging, territorial defense, and resting. Our results indicated that a higher abundance of *A. rutila* significantly reduced

foraging and resting time, while increasing the time dedicated to territorial defense. In contrast, floral density had a positive effect on both foraging and resting time, and reduced the time spent on defense. The magnitude of the effects of *A. rutila* abundance and floral density was similar but in opposite directions for foraging and resting. Notably, floral density had a stronger influence on resting time. Additionally, resting was the activity that showed the greatest variation among sites.

Our findings highlight how urbanization influences ecological processes at both community and individual levels. They also suggest that introduced bird and plant species increasingly play a central role in interactions within urban green areas. Finally, we found that floral density has the potential to partially relax intraspecific competition pressure, promoting optimal foraging and passive vigilance. In summary, understanding these processes is essential for conserving functional ecological interactions within urban green spaces and for maintaining the stability of interaction networks in urbanized environments.

INTRODUCCIÓN

La urbanización y expansión de las ciudades son una de las mayores amenazas para la biodiversidad y el entender cómo las especies se distribuyen dentro de los hábitats urbanos es uno de los principales desafíos de la ecología urbana (Farrell, 2017; Mullu, 2016; McKinney, 2002). La urbanización fragmenta los hábitats originales, generando alteraciones en la biodiversidad y en las interacciones ecológicas que estructuran las comunidades biológicas (Seress y Liker, 2015). Si bien numerosos estudios han documentado la relación entre urbanización y pérdida de especies (Palacio et al., 2018; Aronson et al., 2014), su impacto sobre las interacciones ecológicas es un tema relativamente poco explorado y que ha ganado una mayor importancia en años recientes (Theodorou et al. 2022; Schneiberg, 2020). Las interacciones ecológicas son fundamentales para el funcionamiento de los ecosistemas, incluyendo los urbanos. Su importancia radica en que influyen en la composición y diversidad de sus especies (García-Jirón et al. 2020; Colorado, 2015; Gross et al. 2009). Las aves se consideran un grupo idóneo para evaluar el efecto de la urbanización sobre sus interacciones ecológicas, ya que son organismos sensibles a los cambios en las características de sus hábitats que impactan directamente sobre sus comunidades (Chávez, 2014; Faggi y Perepelizin, 2006).

En las ciudades, las áreas verdes son uno de los hábitats más importantes para especies animales como las aves (Prihandi and Nurvianto, 2022; Leveau et al. 2019), ya que estos espacios pueden mitigar las condiciones adversas del resto de la ciudad y proveen recursos alimenticios (Aouissi et al. 2017; Carbó-Ramírez and Zuria, 2011). En las áreas verdes, la vegetación nativa provee de recursos alimenticios como frutos (Burghardt et al. 2009). Además de la disponibilidad directa de frutos por parte de estas plantas, los recursos alimenticios pueden ser indirectos como el incrementando en la disponibilidad de insectos (Narango et al. 2017; Gray and Van Heezik, 2015). Sin embargo, la diversidad y abundancia de plantas nativas es baja en áreas verdes muy urbanizadas, mientras que la abundancia de especies no nativas suele ser alta (Ruas et al. 2022; Hasui et al. 2007). Aunque algunas plantas introducidas pueden proveer alimento para las aves (Guix, 2007), aún no está completamente determinado si las aves nativas también aprovechan los frutos de las plantas no nativas o si estos frutos son aprovechados principalmente por las aves introducidas en los hábitats urbanos (Aslan y Rejmánek, 2010). La urbanización favorece la presencia de un grupo reducido de aves altamente adaptables a estos entornos, denominadas especies sinantrópicas o explotadoras (Johnston, 2001; Blair, 1996). Estas

especies alcanzan densidades poblacionales más altas en las ciudades en comparación con los hábitats naturales (Callaghan et al., 2019; Ortega y MacGregor, 2010; Marzluff, 2000). El aumento en la presencia de aves con características sinantrópicas, junto con los cambios en la composición vegetal mencionados previamente, modifica el rol que desempeñan las especies dentro de las interacciones ecológicas dentro de las áreas verdes. Por ejemplo, en sitios urbanizados, las interacciones entre aves y plantas suelen ser menos numerosas y diversas que en los entornos naturales. Además, las interacciones tienden a ser dominadas por aves sinantrópicas y plantas no nativas (Schneiberg, 2020; Seress y Liker, 2015).

Una forma eficaz de comprender las relaciones entre especies y detectar cambios en sus interacciones dentro de entornos urbanos es mediante el uso de redes de interacción ecológica (Hamid y Tan, 2017). Estas redes son modelos estructurados que describen y cuantifican las relaciones bióticas entre especies dentro de una comunidad ecológica (Bascompte, 2009). Se representan mediante nodos (especies) y enlaces (interacciones), y permiten analizar sistemas ecológicos a partir de interacciones específicas como la polinización o la dispersión de semillas, entre otras (Bascompte y Jordano, 2014). Estas representaciones se analizan mediante métricas de red, que permiten cuantificar atributos clave de las interacciones. Por ejemplo, el anidamiento mide en qué grado las interacciones de especies especialistas están contenidas dentro de las de especies generalistas; la especialización de la red indica cuán específicas son las relaciones entre especies en todo el sistema y la uniformidad de las interacciones evalúa qué tan equitativamente se distribuyen estas relaciones entre los distintos miembros de la red (Dormann et al. 2008). El análisis de estas métricas permite evaluar cómo los cambios en la abundancia y composición de aves y plantas afectan la estabilidad de la red, la proporción de especies generalistas o especialistas, y el grado de dominancia de ciertas especies en las interacciones ecológicas (Martínez-Falcón et al., 2019; García, 2016). Su utilidad radica en que proporcionan una representación cuantitativa y estructural de las conexiones entre organismos, lo cual facilita la detección de cambios en la red de interacciones bajo distintos escenarios, como los provocados por la urbanización.

Estudios previos de las interacciones ave-planta en áreas verdes urbanas han sugerido que la reducción en la diversidad de plantas y aves genera redes de interacción más generalistas y anidadas, caracterizadas por una menor especialización de las especies y una menor equidad en la distribución de las interacciones (Schneiberg et al., 2020;

Maruyama et al., 2019). Sin embargo, no es completamente claro si la estructura de las redes es afectada de manera similar por la abundancia de aves y plantas o si los efectos son independientes de cada grupo, así como del tipo de especies. En algunas redes de interacción, las aves sinantrópicas adquieren un papel central al concentrar la mayoría de las interacciones con las plantas disponibles (Salazar-Rivera, 2020; García, 2016). En este sentido, si las interacciones son impulsadas por los cambios en la abundancia de aves sinantrópicas y no sinantrópicas independiente de los cambios en la comunidad de plantas, la generalización de las redes podría ocurrir incluso en ambientes urbanos con poca presencia de plantas no nativas.

Los ambientes urbanos no solo transforman las comunidades ecológicas, también influyen en las poblaciones y en el comportamiento de los individuos, modificando la manera en que los organismos distribuyen su tiempo entre actividades esenciales como el forrajeo, la defensa territorial y el descanso (Chipman et al. 2008). El aumento en la densidad de individuos, la disponibilidad irregular de recursos y la mayor frecuencia de perturbaciones humanas pueden provocar que las especies dediquen más tiempo a actividades defensivas o de vigilancia, y menos al forrajeo o al descanso (Mendiola-Islas et al. 2023). Este cambio en la asignación del tiempo puede ser especialmente notable en especies territoriales, como los colibríes, que incrementan su inversión en defensa para asegurar recursos limitados frente a una mayor competencia intraespecífica (Suárez y Welch, 2017). El concepto de balance tiempo-actividad es clave para entender cómo estas especies ajustan su comportamiento en respuesta a los cambios en la disponibilidad de recursos y la competencia (Breed y Moore, 2016). Diversos estudios han señalado la importancia de la distribución de los recursos florales en la cantidad de tiempo que los colibríes dedican a forrajear y defender sus territorios, observándose un aumento en el tiempo de forrajeo en sitios con alta densidad floral (Tavares-Brancher et al. 2023; Jiménez et al., 2012; Baum y Grant, 2001). Por el contrario, la reducción o limitación en la diversidad y abundancia de los recursos florales puede reducir el tiempo de forrajeo por cuestiones de calidad del alimento o gasto energético (Lynch et al. 2021). La abundancia de individuos también afecta el tiempo que los colibríes dedican a sus actividades. En entornos naturales, la jerarquía de dominio de los colibríes señala que las especies generalistas presentan una mayor agresividad por lo que dominan y defienden los parches florales de mayor calidad (López-Segoviano et al. 2017), condicionando a las demás especies a buscar recursos en parches con menor calidad o aislados. Sin embargo, en las ciudades existe un incremento en la

abundancia de individuos de colibríes con rasgos territoriales que excluyen a las demás especies, ocasionando un aumento en la competencia intraespecífica (Tsai, 2009), afectando el tiempo destinado a la defensa territorial y al forrajeo de recursos alimenticios. Los colibríes tienen cierta flexibilidad en su balance tiempo-actividad en función de la calidad y cantidad de los recursos disponibles (Shankar et al. 2019). Un aumento de los recursos disponibles puede relajar la competencia entre individuos y reducir el tiempo destinado a la defensa territorial y la persecución de individuos (Powers y Mckee, 1994, Ewald y Carpenter, 1978). Por otro lado, las especies dominantes de colibríes suelen destinar un mayor tiempo al forrajeo en comparación de las especies subordinadas para compensar el costo de defender los parches florales de mayor calidad (Lanna et al. 2017) por lo que es necesario determinar de qué manera el aumento en la abundancia de individuos con rasgos dominantes afecta el tiempo que los colibríes destinan al forrajeo y la defensa territorial. Junto con el forrajeo y la defensa territorial, el tiempo dedicado a percharse y descansar es parte importante en el metabolismo de los colibríes y permite la vigilancia del territorio (Wolf y Hainsworth, 1971). Sin embargo, no se ha estudiado a fondo si el tiempo destinado al descanso es afectado por el tiempo destinado a otras actividades como el forrajeo o defensa territorial. De igual forma, es importante determinar si la flexibilidad de los colibríes en el tiempo destinado a sus actividades es similar para los cambios en los recursos florales y la abundancia de conespecíficos o si, por el contrario, existe una gran diferencia en la respuesta para cada efecto.

Algunas especies territoriales que mejor se adaptan a los entornos urbanos en México son las pertenecientes al género *Amazilia* (Hadley et al., 2017). En la ciudad de Mérida, Yucatán, México, el colibrí canelo (*Amazilia rutila*) es la especie más abundante en áreas verdes urbanas, según registros de ciencia ciudadana en el Estado (Fink et al., 2022). Su alta tolerancia a la presencia humana y su marcada territorialidad la convierten en una especie ideal para el estudio del balance tiempo-actividad en entornos urbanos, donde la dinámica de competencia puede ser intensa y la presencia de colibríes son principalmente individuos territoriales.

En este estudio, integramos el análisis de interacciones ecológicas con el estudio del comportamiento para evaluar el impacto de la urbanización en aves y plantas dentro de 12 áreas verdes urbanas de Mérida, Yucatán, México. Registramos las interacciones de las especies y los cambios en sus abundancias a lo largo de un año. Luego, analizamos la estructura de las redes de interacción planta-ave, evaluando cómo la abundancia de

especies sinantrópicas y no sinantrópicas, así como la presencia de plantas nativas y no nativas, afectan el consumo de frutos. Por último, investigamos el balance tiempo-actividad de *A. rutila*, y evaluamos cómo la densidad floral y la abundancia relativa de individuos conespecíficos afectan el tiempo dedicado al forrajeo, la defensa territorial y el descanso.

Nuestra hipótesis fue que la abundancia de aves sinantrópicas presenta una asociación positiva con el consumo de frutos de plantas no nativas, mientras que la abundancia de aves no sinantrópicas se correlaciona positivamente con el consumo de frutos nativos. Además, se espera que la abundancia de ambos grupos de aves (sinantrópicas y no sinantrópicas) tenga un efecto más fuerte sobre el consumo de frutos que la abundancia de plantas disponibles en el entorno. Predecimos que, una mayor abundancia de aves sinantrópicas, incrementa la frecuencia en el número de frutos de especies no nativas consumidos. Por el contrario, una mayor abundancia de aves no sinantrópicas, incrementa el número de frutos de plantas nativas consumidos. Como segunda hipótesis esperamos que el cambio en las comunidades de aves y plantas de especies no sinantrópicas a sinantrópicas y de especies nativas a no nativas, respectivamente, afecta la estructura de las redes de interacción ave-planta en las áreas verdes mediante cambios en su anidamiento ponderado, la especialización y la uniformidad de sus interacciones. Predecimos que el incremento en la presencia de aves sinantrópicas y plantas no nativas en las redes de interacción, genera redes con un mayor anidamiento ponderado y disminuye la especialización complementaria y la uniformidad de las interacciones en las redes de interacción entre ave-planta. Nuestra tercera hipótesis fue que en los individuos de *A. rutila* “dueños” de los parches florales, el tiempo dedicado a sus actividades individuales está influenciado en mayor medida por la abundancia de conespecíficos que por la densidad floral. Esperamos que un aumento en la abundancia de *A. rutila* redujera el tiempo de forrajeo y aumentara el tiempo dedicado a la defensa territorial. Por el contrario, esperamos que una mayor densidad floral incrementara el tiempo de forrajeo y disminuyera la defensa territorial, aunque este efecto será menos marcado que el generado por la abundancia de individuos. Por último, esperamos que un mayor tiempo de defensa territorial redujera más el tiempo de forrajeo que el de descanso, dado que estas actividades suelen estar más estrechamente relacionadas. Comprender la dinámica de las interacciones ecológicas urbanas es fundamental para el manejo y conservación de las especies dentro de ambientes urbanos.

CAPÍTULO I

ANTECEDENTES

1. Factores que determinan la distribución de las aves

Entender los factores y procesos que determinan la distribución de las especies alrededor del mundo es uno de los mayores desafíos en la ecología y sigue siendo objeto de estudio en la actualidad (Winarni et al. 2022; Gaston, 2000). Se ha propuesto que la distribución y presencia de las especies en una región son producto de una mezcla de factores asociados a la geografía, el clima y el ambiente (Ashcroft et al. 2011; Berggren et al. 2009; Costa et al. 2008). Diversos estudios han encontrado que las especies se distribuyen a través de diferentes gradientes de altitud, temperatura y precipitación, los cuales limitan la presencia de las especies y dan forma a la estructura de las comunidades a través de diferentes regiones geográficas (Halbritter et al. 2013; Adrián et al. 2009). Aunque las respuestas de las especies a estos gradientes forman patrones globales de distribución de especies, estos gradientes pueden variar a través de múltiples escalas espaciales, por lo que un gradiente puede tener un mayor peso sobre los otros dependiendo de la escala en la que se estudien los procesos que afectan la distribución de las especies (Ricklefs, 2004). Además, se ha documentado que cuando se reduce la escala en la que estudiamos la distribución de las especies, la relación entre la distribución y estos gradientes es menos evidente y adquieren más importancia otros factores relacionados a la estructura del hábitat y las interacciones entre las especies (Gherghel et al. 2018; Pellissier et al. 2010) por lo que, para entender por qué las comunidades varían entre hábitats, es necesario considerar la importancia de estos factores a escalas locales.

Las aves son un grupo ideal para entender los factores que determinan la riqueza de sus comunidades ya que abarcan amplias regiones geográficas y están presentes en una gran cantidad de hábitats lo que permite estudiarlas a diferentes escalas (Schweizer y Liu, 2018; Calba et al. 2014). A escalas regionales, la riqueza de aves varía principalmente en función de la temperatura, la precipitación y la elevación. La riqueza y diversidad de aves es mayor en zonas de baja elevación (Kattan y Franco, 2004; Blake y Loiselle, 2000) así como en zonas húmedas y con mucha precipitación como en los bosques tropicales (Echeverri et al. 2019; Santillán et al. 2018). A escalas locales, la riqueza de aves responde principalmente a factores asociados con la vegetación como su cobertura, la diversidad de plantas y la abundancia de alimento que proveen a las especies (Gillings et al. 2008, Gillespie y Hartmut, 2001). Además de las variables asociadas al hábitat, las interacciones ecológicas

juegan un rol importante en la estructura de las comunidades de aves (Bascompte, 2009, Wisz et al. 2013). Por ejemplo, a escalas locales, la competencia interespecífica puede moldear la distribución de las especies al favorecer la exclusión competitiva de especies subordinadas por aquellas que son dominantes (Shochat et al. 2010).

1.2. Características del hábitat y su efecto en las interacciones ecológicas entre aves y plantas

La estructura y complejidad del hábitat están directamente relacionadas tanto con la diversidad de aves que pueden albergar como con la forma en que estas interactúan con sus recursos. (Rumeu, et al. 2020; Casas et al. 2016; Sánchez et al. 2013; Khanaposhtani et al. 2012). Hábitats más complejos en sus características vegetales como los estratos y la riqueza de especies incrementan la diversidad de aves de un sitio (Higgins y Grant, 2006). Eso se debe a que una vegetación más diversa se relaciona con un incremento en el número de hábitats, cantidad y diversidad de alimento disponible para las aves, ya sea de manera directa con el número y variedad de frutos o indirecta mediante el aumento en la abundancia y diversidad de insectos (Ferber et al. 2014). La disponibilidad de alimento también varía a lo largo del año debido a la estacionalidad y la fenología de las especies presentes (Chick et al. 2019; Seress et al. 2018; Nirmala, 2016; Karr, 1976). Dentro de un hábitat, las aves interactúan con una gran diversidad de recursos alimenticios siendo una de las interacciones más importantes la que tienen con las plantas (Sam et al. 2019; Karr y Brawn, 1990). Las aves han desarrollado diversas estrategias evolutivas que les permiten aprovechar una amplia gama de recursos alimenticios y preferencias dietéticas, lo que, en conjunto, se traduce en una dieta amplia que facilita su adaptación a distintos hábitats en diversas regiones (Kissling et al. 2011). Sin embargo, la amplitud de la dieta y su preferencia de las aves varía entre las especies, teniendo algunas con un rango alimenticio más amplio (generalistas) en comparación con otras (especialistas), lo cual afecta la coexistencia de las especies en un sitio (Julliard et al. 2006). Cuando los recursos alimenticios de un hábitat son estables y diversos, existe una partición en los recursos (Mohd-Azlan et al. 2014) que es un mecanismo que reduce la presión de la competencia interespecífica y favorece la coexistencia de las aves dentro de una comunidad (Collins 2015; Traba et al. 2015). Sin embargo, cuando ocurren perturbaciones naturales o antropogénicas en un hábitat que alteran la disponibilidad del alimento, como un remplazo de la cobertura natural o pérdida de la diversidad vegetal, ocurre un incremento en la presencia de aves generalistas que aumentan su abundancia en estos sitios perturbados (Nuorteva, 1971). Estas especies

aprovechan su dieta amplia para incorporar una mayor diversidad de recursos como plantas introducidas o alimentos de origen humano, desplazando la presencia de aves especialistas (Ducatez et al. 2015; Morante-Filho et al. 2015). Los cambios en las características de la vegetación y la disponibilidad de alimento afectan la competencia inter e intraespecífica de las aves (Tarjuelo et al. 2016; Wolfe et al. 2014). La limitación del alimento puede ocasionar un incremento en la competencia, particularmente en especies que comparten recursos alimenticios especializados, como ocurre con los colibríes (Rosenzweig y Mitchell, 1985). Los colibríes se alimentan principalmente del néctar de las flores y poseen una alta tasa metabólica, por lo que su alimentación depende de factores como la diversidad de plantas, la densidad floral o la calidad de los sitios de alimentación (Whittingham y Evans, 2004; López-Calleja et al. 1971). En hábitats donde el recurso floral es limitado, los colibríes territoriales dominan los parches florales de mayor calidad, excluyendo a parches de menor calidad o recursos aislados a las otras especies de colibríes que son menos eficaces competitivamente (Lanna et al. 2017). El aumento en la abundancia de individuos de la misma especie incrementa la presión en la competencia intraespecífica y los comportamientos agresivos (Justino et al. 2011) pero reduce la presión sobre las otras especies favoreciendo la coexistencia. Sin embargo, en entornos urbanos esta respuesta puede verse afectada por la disponibilidad de recursos y las condiciones ambientales de estos entornos (Rodríguez-Flores y Arizmendi, 2016; Rousseu et al. 2014). En resumen, los cambios en las características del hábitat tienen un fuerte efecto sobre las interacciones ecológicas de las aves, afectando a sus poblaciones y la interacción de sus comunidades con los recursos del hábitat (Nicoll y Norris, 2010; Forsman et al. 2001). Entender el impacto de los cambios del hábitat en las interacciones ecológicas es muy importante, sobre todo en hábitats donde ocurren alteraciones drásticas, como en los hábitats urbanos (Martin y Bonier, 2018; Ciach y Fröhlich, 2017; Stracey y Robinson, 2011).

1.3 Condiciones generales de los entornos urbanos

A diferencia de los entornos naturales, los entornos urbanos presentan cambios en muchos procesos ecológicos, ocasionados principalmente la fragmentación y el cambio en el uso del suelo, cuya intensidad varía de una ciudad a otra, así como dentro de una misma ciudad (Werner, 2011). Los ambientes urbanos presentan diferencias considerables en comparación con los naturales, dichas diferencias abarcan múltiples aspectos y escalas derivado del diseño, estructura y planeación de las ciudades junto con factores económicos y sociales (Childers et al. 2015). Estas diferencias entre hábitats naturales y urbanos

ocasionan cambios en diversos servicios ambientales como la calidad del aire, la regulación del microclima, el drenaje de aguas pluviales o valores recreativos y culturales (Kang et al. 2020; Bolund y Hunhammar, 1999). Otros efectos de la urbanización y los cambios en el uso del suelo son una distribución desigual de los nutrientes a lo largo de las ciudades (Enloe et al. 2015; Gu et al. 2012) y el aumento de gases producto de la contaminación que pueden alterar algunos ciclos biogeoquímicos como el del carbono (Churkina, 2016). La urbanización modifica las condiciones ambientales al incrementar la cobertura de superficies impermeables, como el concreto, y la emisión de gases de efecto invernadero, lo que eleva las temperaturas y altera las condiciones microambientales. Estas modificaciones pueden dar lugar a fenómenos como las islas de calor (Cui et al. 2016; Nuruzzaman, 2015; Cueto et al. 2009). La urbanización también afecta los atributos de la vegetación de los entornos urbanos (Threlfall et al. 2016; Williams et al. 2015).

La vegetación juega un rol importante para mitigar muchas de las condiciones urbanas ya descritas, como los cambios de temperatura y la contaminación, por lo que mantener una cobertura vegetal abundante es importante para contrarrestar muchos de los efectos de la urbanización (Ferrini et al. 2020). Sin embargo, en las ciudades tiene a ocurrir una reducción en la cobertura vegetal nativa por el cambio del suelo (Pearse et al. 2018). Además, el manejo humano y establecimiento de plantas con fines ornamentales promueve un aumento en la presencia de plantas no nativas aumentando el riesgo de invasiones biológicas (Dolan et al. 2011). Las invasiones biológicas de las plantas no nativas junto con la reducción en la vegetación nativa son una amenaza para las aves en estos entornos ya que afectan en el hábitat y alimento disponible para las aves (Grzędzicka y Reif, 2020; Gaertner et al. 2017), afectando las interacciones ecológicas y la dinámica comunitaria (Narango et al. 2018; Francis y Chadwick, 2015). Comprender cómo los cambios en las características de los hábitats urbanos afectan las interacciones ecológicas es fundamental para evaluar su impacto en la estructura de las comunidades de aves urbanas."

1.4 Urbanización y su impacto en las comunidades de aves

La naturaleza gregaria del ser humano lo ha llevado históricamente agruparse y asentarse en lugares que satisfagan sus necesidades (Torres, 2002). En la actualidad los mayores asentamientos humanos son las ciudades, cuyo diseño y planeación están enfocados en beneficio del ser humano y en satisfacer las múltiples demandas de la población, las cuales involucran aspectos económicos, sociales, recreacionales entre otros

(Soto, 2015). El proceso por el cual las ciudades crecen y se expanden es conocido como urbanización (Hussain y Imityaz, 2018). Sin embargo, la definición de urbanización engloba una gran diversidad de factores y variables, incluyendo factores ecológicos junto a variables asociadas a indicadores de la población humana (Moll et al., 2019). La urbanización crea paisajes donde el hábitat natural se ve modificado, fragmentándose en unidades pequeñas y aisladas (Collins et al. 2000) y donde gran parte de la cobertura natural de un sitio es reemplazada por coberturas de origen antropogénico como edificios, cultivos, carreteras entre otras (McKinney, 2002). La reducción del hábitat natural en las ciudades ocasiona una disminución generalizada de la riqueza de especies de múltiples taxones incluidas las aves (Mitrovich et al. 2018; Marzluff, 2000), mientras que, las especies que persisten en los entornos urbanos pueden ver afectados diferentes aspectos como su nutrición, metabolismo y reproducción debido a las condiciones estresantes que imperan en las ciudades (Birnie-Gauvin et al. 2016). Además, la pérdida de la diversidad de especies producto de la urbanización puede traer consigo una disminución general en los servicios ecosistémicos generando un riesgo para la biodiversidad (Wang et al. 2020). Estos servicios se definen como las contribuciones de la naturaleza a la sociedad y son contribuciones en su mayoría irremplazables que engloban los bienes y servicios de los ecosistemas vitales para la existencia humana y la buena calidad de vida (IPBES, 2019; Quijas et al. 2010). Existen varias contribuciones de la naturaleza relacionadas con las aves presentes en las ciudades como, por ejemplo, el control de plagas, la polinización o el mantenimiento de la fertilidad de los suelos junto con servicios intangibles como el enriquecimiento visual del paisaje (SEMARNAT 2021). Estas contribuciones ayudan al bienestar humano y a vivir en equilibrio con el ambiente que nos rodea.

Uno de los grupos más estudiados dentro de los entornos urbanos son las aves, ya que son organismos sensibles a los cambios en las características de sus hábitats que impactan directamente sobre sus comunidades (Chávez, 2014; Faggi y Perepelizin, 2006). Para sobrellevar los retos que generan los entornos urbanos, las aves han desarrollado diferentes estrategias y adaptaciones que ocasionan cambios en la abundancia de las especies (Moller et al. 2015; Yu y Guo, 2013; Croci et al. 2008). Dependiendo de su tolerancia a los hábitats urbanos y su historia de vida, algunas especies presentan una disminución en sus poblaciones mientras que otras tienen un incremento (Callaghan et al. 2019). En función a esta respuesta a las condiciones de la ciudad, las aves pueden ser clasificadas en tres grupos (Blair, 1996). El primer grupo es conocido como explotadores urbanos (especies que prosperan en los entornos urbanos y cuyas poblaciones no

dependen de los entornos naturales adyacentes a la ciudad). El segundo grupo son las adaptadoras (especies que utilizan los entornos urbanos pero cuyas poblaciones dependen de los individuos de las zonas naturales) y el último grupo son los evasores urbanos (especies que no pueden persistir en la ciudad). Actualmente, los explotadores urbanos son también conocidos como especies sinantrópicas (Johnston, 2001). En ecología, las especies sinantrópicas son especies que se caracterizan por tener hábitos gregarios y rasgos generalistas como un amplio rango en el consumo de alimentos, además de aprovechar recursos novedosos de las zonas altamente urbanizadas, como el uso de estructuras artificiales para anidar, lo que propicia un gran incremento en sus poblaciones (Palacio, 2019; Kark et al. 2007). Los evasores urbanos son un grupo especies que alcanzan sus densidades poblacionales más altas en los sitios altamente conservados y que no toleran los entornos urbanizados (Fischer et al. 2014). El grupo de adaptadoras urbanas se compone de un gran número de especies que también pueden ser encontradas en la ciudad, pero que dependen de las áreas de vegetación natural para mantener sus poblaciones y sobrevivir (Carvajal et al. 2019). Los evasores y adaptadores pueden ser considerados como especies no sinantrópicas, ya que sus poblaciones no dependen del factor antropogénico. Aunque el principal efecto de la sinantropía es el aumento en la abundancia de las especies que explotan dichos ambientes, no existe un único factor urbano que determine que una especie sea sinantrópica, por lo que una especie catalogada como sinantrópica no necesariamente explotaría de manera eficiente los recursos las ciudades (Guetté et al. 2017; Francis y Chadwik, 2012). Asimismo, las aves pueden distribuirse de manera diferente según el nivel de urbanización de un sitio (Leveau y Leveau, 2016). Conforme el nivel de urbanización de un sitio disminuye la comunidad de aves puede ser una mezcla de especies de ambientes urbanos junto con algunas que toleran niveles bajos de perturbación (Rivera, 2006) por lo que la capacidad de las aves para explotar o permanecer en las ciudades también depende de su ecología e historia de vida (Davis et al., 2013).

1.5 Importancia de las áreas verdes como hábitat para las aves

Las áreas verdes urbanas son cada vez más reconocidas como un hábitat importante para la conservación y mantenimiento de la diversidad de aves en los paisajes urbanos (Carbó-Ramírez y Zuria, 2011), ya que pueden amortiguar muchas de las condiciones estresantes de la ciudad y servir de refugio contra perturbaciones (Li et al. 2019, Partridge y Clark, 2018; Aouissi et al. 2017; Perrillo et al. 2017). Estas cualidades hacen que las áreas

verdes tengan el potencial de incrementar la riqueza de aves en comparación con el resto de la ciudad (Chaiyarat et al. 2019; Aouissi et al. 2017; Busse et al. 2013). La superficie de las áreas verdes se ha considerado una de las características principales que determina la cantidad de especies que estos sitios pueden mantener (Khera et al. 2009; Jokimäki, 1999). La riqueza de aves tiende a incrementarse conforme la superficie de las áreas verdes aumenta (Chamberlain et al. 2007, Juricic y Jokimäki, 2001). Este incremento en la riqueza de aves ocurre en diferentes escalas, por ejemplo, la suma del espacio de las áreas verdes dentro del paisaje urbano incrementa la diversidad de aves y favorece a la conectividad entre las áreas verdes de la ciudad (Lu et al. 2024; Melles et al. 2003). A escala local, las áreas verdes de gran tamaño albergan una gran diversidad de aves partiendo del principio de que, por efecto del área, los sitios más grandes pueden albergar más individuos y por ende un mayor número de especies (Melo y Piratelli, 2023). Sin embargo, se ha señalado que las áreas verdes pequeñas pueden albergar especies que no encontramos en áreas verdes grandes, por lo que también son importantes para la riqueza total de aves en la ciudad (Jasmani et al. 2016). Las áreas verdes pequeñas pueden tener una composición de especies diferente a las áreas verdes grandes por diversos factores como un mayor aislamiento o una reducción en la cobertura vegetal (Peris y Montelogo, 2013) aunque las causas que lo ocasionan no se han estudiado a fondo.

Otro factor importante dentro de las áreas verdes es la vegetación presente, en términos de su diversidad y composición de especies, variedad de estratos y cobertura arbórea (Callaghan et al. 2018; Paker et al. 2013). Estos atributos de la vegetación de las áreas verdes pueden reducir los efectos negativos de la urbanización y promover una mayor riqueza de aves (Castro et al. 2017). La vegetación de las áreas verdes puede ser utilizada de diferentes maneras, es una protección natural contra las condiciones microclimáticas de la ciudad (Barwise y Kumar, 2020; Dimoudi y Nikolopoulou, 2003) y como un refugio contra depredadores (Sulaiman, et al. 2013; Mörtberg, 2001). De igual forma, los diferentes estratos vegetales de las áreas verdes proporcionan espacios para la reproducción de las aves y mantienen una cantidad de alimento constante (Wang y Hung, 2019; Hindmarch y Elliot, 2015; Fuller et al. 2008). La capacidad de las áreas verdes de proveer alimento para las aves urbanas es uno de los beneficios más importantes de estos sitios (Rodewald y Shustack, 2008) y está relacionada directamente con la diversidad y composición de las plantas presente en las áreas verdes (Seress et al. 2020; Hasui et al. 2007). Aunque mantener la vegetación natural en las áreas verdes es lo ideal cuando pensamos en proveer de alimento a las aves urbanas, algunos estudios han encontrado que las plantas no nativas

(como especies exóticas e introducidas) pueden servir de alimento, aunque no necesariamente es aprovechado por todas las aves (Idilfitri y Nik, 2012). De igual manera, las áreas verdes varían entre sí respecto a la vegetación que poseen (Saura, 2020; Watling et al. 2020) su distribución y el manejo humano (Macías et al. 2017; Chamberlain et al. 2007). Estas características locales de cada área verde pueden tener más importancia sobre la riqueza de aves que podemos observar dentro de ellas, que otros factores como la cantidad de vegetación alrededor de los sitios (Clergeau et al. 2001) por lo que cada vez es más reconocida la importancia de las condiciones locales de las áreas verdes en el mantenimiento de las comunidades de aves en los ecosistemas urbanos (Prihandi y Nurvianto, 2022).

1.6 Interacciones ave-plantas en ambientes urbanos

Las interacciones entre las especies son procesos que dan forma a la estructura de las comunidades ecológicas, originando y manteniendo la diversidad de los ecosistemas además de modular la coexistencia entre las especies (Andresen et al. 2018). Una de las interacciones más importantes se relaciona con los recursos alimenticios, lo cual se relaciona con el flujo de energía en el ecosistema a través de las redes tróficas (Patten et al. 1990). Las aves explotan recursos alimenticios diversos que incluyen animales como artrópodos y partes de las plantas como las flores y frutos (Nirmala, 2016; Poulin et al. 1992). En el caso de las interacciones entre las aves y las plantas, las primeras aportan a las segundas al formar parte de procesos ecológicos como la polinización y la dispersión de semillas (Dalsgaard et al. 2017; Zanata et al. 2017) por lo que estas interacciones pueden tener roles fundamentales para el mantenimiento y regeneración de la vegetación (Corral, 2020; Andresen et al. 2018). Sin embargo, la acelerada pérdida de la biodiversidad ocasionada por la reducción del hábitat natural de las especies es una seria amenaza para estas interacciones, incrementando el riesgo de extinción de estas interacciones o modificando drásticamente las mismas (Valiente-Banuet et al. 2015).

La urbanización es considerada actualmente una de las causas principales de la pérdida de hábitat y biodiversidad, lo que impacta de manera directa en las interacciones aves-plantas en los hábitats urbanos (Faeth et al. 2005). El principal hábitat urbano para las aves son las áreas verdes. En estos sitios, el nivel de urbanización afecta la diversidad de aves presente y la cantidad de alimento disponible, alterando las interacciones, principalmente la frecuencia con que las aves interactúan con las plantas disponibles (Montoya et al. 2019; Solé y Montoya, 2006). El aumento en la cobertura de concreto en las ciudades y las áreas

verdes favorece a un grupo de aves consideradas especies sinantrópicas que se adaptan y prosperan en estos entornos, incrementando sus abundancias en dichos sitios en comparación con otras especies (Callaghan et al. 2019). Las aves sinantrópicas se caracterizan por tener una mayor amplitud en su dieta en comparación con las demás especies (Ducatez et al. 2015, Palacio, 2019), por lo que el aumento de sus abundancias les puede otorgar un mayor peso en las interacciones ecológicas en las áreas verdes urbanas. Además, la dominancia de las aves sinantrópicas en las interacciones ecológicas puede aumentar a medida que el nivel de urbanización incrementa (Schneiberg et al. 2020).

La urbanización también modifica las características del hábitat de las áreas verdes ya que estas áreas varían en su tamaño, origen, conectividad y en la cantidad de cobertura natural y antropogénica (Schneiberg et al. 2020; Zietsman et al. 2019). La urbanización reduce la presencia de vegetación nativa en las áreas verdes y puede propiciar el establecimiento de plantas no nativas alterando la dieta de las aves (Coux et al. 2021; Gaertner et al. 2017), principalmente para aves con una dieta amplia como los explotadores urbanos (Narango et al. 2018; Idilfitri y Nik, 2012). Por otro lado, para aves cuya dieta es más limitada como el caso de las adaptadoras urbanas, la pérdida de vegetación nativa junto con el aumento en la abundancia de las aves sinantrópicas reduce la cantidad de alimento disponible al no poder aprovechar el alimento disponible o tener menor habilidad competitiva que dichas aves (Narango et al. 2018; Nelson et al. 2017; Chupp y Battaglia, 2016). Además, el nivel de urbanización de las áreas verdes varía dentro de una misma ciudad como entre ciudades (Palacio, 2019; Schnitzler et al. 2011). En general, en las áreas verdes con alta urbanización ocurren cambios en la estructura de las redes, incrementando la presencia de aves con características sinantrópicas y plantas no nativas en las interacciones de las redes (Salazar-Rivera, et al. 2020; Schneiberg et al. 2020). Esto ocasiona que las redes urbanas sean menos diversas y con variabilidad en su estructura dependiendo del grado de urbanización y composición de sus especies (Beltrán y Traveset; 2017; Delmas et al. 2018; Lara et al. 2012).

1.7 Balance tiempo-actividad de las especies y estrategias de forrajeo de colibríes

Todas las especies animales distribuyen su tiempo y energía para llevar a cabo todas sus actividades. Esta distribución de su tiempo es conocida como balance tiempo-actividad (Bodkin et al. 2010, Pépin et al. 2006). La distribución del tiempo destinado a cada actividad puede estar influenciada por factores como la estacionalidad, temperatura, comportamiento

y la búsqueda de alimento (Bhattacharyya et al. 2019; Hötker et al 1999). El forrajeo es una de las actividades que más influye sobre la selección del hábitat y la distribución del tiempo destinado a las actividades de los individuos (Mukherjee et al. 2023). La teoría del forrajeo óptimo señala la importancia que tiene el maximizar la eficiencia en la búsqueda y consumo de recursos sobre el comportamiento de las especies e individuos. El concepto parte del teorema del valor marginal (Charnov, 1976), el cual predice que los individuos buscan el momento óptimo para abandonar un parche de alimento en función de la disminución del retorno energético y el tiempo para encontrar un nuevo parche de alimento. Esta teoría ha sido investigada en individuos de especies con un alto desgaste metabólico como los colibríes encontrado que estas especies buscan flores con alta concentración de néctar o mayor disponibilidad de flores (Pyke, 2016; Pyke, 1981). Debido a que todas las actividades conllevan un costo energético para los individuos, se crea la necesidad de realizar las actividades de manera óptima (Collins et al. 2016). Además, debido su alto desgaste metabólico, los colibríes son sensibles a los cambios en la disponibilidad de alimento, por lo que, para mantener su adecuación, los colibríes deben tener una flexibilidad en el tiempo que dedican a sus actividades diarias con el fin de optimizar el forrajeo y reponer la energía consumida (Sargent et al. 2021, Shankar et al. 2019; Suárez y Welch, 2017). El forrajeo y consumo de recursos puede ser afectado por las interacciones entre especies, siendo una de las más señaladas la competencia (Márquez-Luna et al. 2018; Tiebout, 1993). La competencia por recursos alimenticios puede ser directa (interferencia) cuando los organismos de una especie interfieren directamente impidiendo el acceso de otros individuos de la misma especie o de especies diferentes, mediante comportamientos territoriales o agresivos (Le Louarn et al. 2016). La competencia también puede ser indirecta (explotación), que se refiere a la disminución o limitación de un recurso disponible para un individuo debido al consumo de otro individuo aun cuando no haya una interacción directa entre ellos (DeLong y Vasseur, 2013). Las dinámicas de competencia se han estudiado en comunidades de colibríes de diferentes hábitats naturales (López-Segoviano et al. 2017; Rodríguez-Flores y Arizmendi, 2016), encontrando que las especies con una mayor habilidad competitiva por interferencia, generalmente son las especies más grandes y de mayor comportamiento territorial, lo que las lleva a dominar las zonas más óptimas en cuanto a la cantidad de recursos desplazando a las especies con menor habilidad competitiva a zonas menos óptimas (Martin et al. 2021). Por ejemplo, en los hábitats urbanos, se generan condiciones que favorecen el establecimiento principalmente de colibríes con rasgos generalistas en su consumo alimenticio, los cuales suelen ser de gran

tamaño y presentar un comportamiento más agresivo y territorial que los colibríes con una dieta más especializada (Brush et al. 2020; Maruyama et al. 2019). Varias especies de colibríes del género *Amazilia* suelen desplazar a otras especies (Crane, 2011; Tiebout, 1993), y se ha documentado que este comportamiento también ocurre en hábitats urbanos (Márquez-Luna y Arizmendi, 2023), lo que puede intensificar la competencia intraespecífica (Cestari et al., 2019). Aunque se ha señalado que en entornos naturales la competencia entre colibríes se reduce cuando los recursos alimenticios son abundantes (Weinstein y Graham, 2016), un aumento en la presencia de individuos territoriales en un espacio limitado como ocurren en ambientes urbanos puede aumentar los costos energéticos del forrajeo ya que los individuos gastan más tiempo y energía en defender recursos, reduciendo su ganancia energética incluso en los parches más óptimos en la calidad del recurso. Además, los recursos alimenticios varían dependiendo de las características de los sitios urbanos como las áreas verdes. El tamaño de las áreas verdes o su nivel de urbanización afectan el tamaño, densidad y distribución de los parches florales (He et al. 2022; Theodorou et al. 2020). Se ha propuesto que una alta densidad de flores y néctar puede reducir los efectos de la competencia y favorecer un mayor tiempo destinado al consumo alimenticio (Jiménez et al., 2012; Baum y Grant, 2001). No obstante, en el contexto de áreas verdes urbanas, aún es necesario determinar el efecto del aumento en la densidad floral y la abundancia de colibríes conespecíficos en la distribución de los tiempos de las actividades de los colibríes.

1.8 Redes ecológicas para el estudio de las interacciones ecológicas de las aves

Las redes ecológicas nos permiten describir las interacciones que ocurren entre las especies dentro de las comunidades ecológicas, como el mutualismo, la competencia, la depredación y el parasitismo (Ings y Hawes, 2018). Sin embargo, dada la complejidad de comprender los procesos de interacción que ocurren en comunidades de múltiples especies, los primeros estudios de las interacciones ecológicas se enfocaban al análisis de procesos sólo entre pares de especies o subconjuntos simplificados de las redes reales, lo que limitaba el entendimiento de las interacciones ecológicas de las especies (Martínez-Falcón et al. 2019; Bascompte y Jordano, 2014). Actualmente los avances en el estudio de las interacciones ecológicas nos permiten estudiar redes ecológicas complejas como interpretaciones matemáticas que representan las relaciones entre las especies mediante gráficos que constan de nodos (que representan a las especies) y enlaces (que describen

los vínculos entre las especies) (Dehling, 2018). Existen dos tipos principales de redes ecológicas: las redes unipartitas (uni-modales) donde las interacciones se pueden dar entre nodos de un mismo grupo de especies y las redes bipartitas (bi-modales) donde las interacciones se dan entre nodos de dos grupos separados y definidos (p. ej: las interacciones ave-planta) (Martínez-Falcón et al. 2019; Jordano y Vázquez, 2009). Las redes se consideran heterogéneas cuando las interacciones no se distribuyen de manera equitativa entre las especies, de modo que unas pocas especies centrales concentran múltiples interacciones, mientras que la mayoría de las especies son periféricas y presentan pocas conexiones (Martínez-Falcón et al. 2019; Bascompte et al. 2006).

Los métodos para el estudio de las redes ecológicas nos permiten calcular una serie de atributos y métricas para analizar la funcionalidad de las redes y su estructura, principalmente se dividen en métricas a nivel de red y a nivel de especie (Martínez-Falcón et al. 2019; Dehling, 2018; Beltrán y Traveset, 2017). Las métricas a nivel de red, se utilizan en las redes bipartitas y nos muestran características generales de la estructura de la red, los más utilizados son:

Conectancia (C): Mide la proporción de las interacciones observadas respecto al total de interacciones posibles en la red, utilizado para medir la complejidad de las redes. Un nivel alto de conectancia refleja una red estable y resistente a las perturbaciones.

Anidamiento ponderado (Weighed nestedness, WNODF por sus siglas en inglés): Mide el ordenamiento de las redes de interacción. Una red está anidada cuando las especies que tienen pocas interacciones interactúan las especies más generales, que, a su vez, tienen muchas interacciones. Las redes altamente anidadas son más resistentes a las perturbaciones y disturbios porque hay un núcleo de especies generalistas al que están conectadas con todas las especies.

Especialización de la red (H2'): Es una medida del grado de especialización de la red, sus valores varían de 0 a 1, donde valores cercanos a 0 indican que una red es poco especializada (compuesta por especies generalistas), mientras que valores cercanos a 1 indican que se trata de una red muy especializada (la red está compuesta mayoritariamente por especies especialistas). La especialización de la red se basa en la entropía de Shannon ajustándola para considerar la frecuencia de las interacciones bajo la hipótesis nula que asume interacciones proporcionales a la disponibilidad de cada especie (Blüthgen et al. 2006). Para calcular H2' se promedian los valores de especialización de cada especie de la red (d') los cuales se calculan con la fórmula: $d' = H_{\max} - H_{\text{obs}} / H_{\max}$ donde:

H_{max} = Entropía esperada si las interacciones de la especie son completamente generalistas (por ejemplo, si las interacciones de un ave se distribuyen proporcionalmente según la disponibilidad de las plantas con las que interactúa)

H_{obs} = La proporción real de las interacciones para cada especie.

Modularidad (M): Muestra la agrupación de las interacciones dentro de la red completa y cuantifica el grado de compartimentación o la formación de módulos entre especies que interactúan principalmente en estos módulos.

Uniformidad de la interacción (Interaction evenness, IE por sus siglas en inglés): Refleja la homogeneidad en la distribución de las interacciones entre las especies de la red. Se calcula como la diversidad de Shannon de las interacciones dividida entre el logaritmo natural de la riqueza de interacciones y sus valores van de 0 a 1, mientras más cercano a 1, la variación en la frecuencia de interacción es más homogénea (la mayoría de nodos interacciona entre sí). La Uniformidad se calcula dividiendo la diversidad de Shannon de todos los enlaces de la red entre el total de enlaces observados en la red (Blüthgen et al. 2008).

En el caso de las métricas a nivel de especie, los más utilizados son:

Índice de especialización (d'): Se deriva de la distancia de Kulback-Leiber y mide el grado de especialización de una especie dentro del sistema basada en una selección aleatoria de recursos. Va de 0 a 1, donde las especies con valores cercanos a 0 son las especies más generalistas y las que tienen valores cercanos a 1 más especialistas.

Fuerza de conexión de las especies (w_{ij}): Mide la relevancia de una especie de un nivel trófico para las especies del otro nivel trófico. Se utiliza para determinar las especies que tienen una gran importancia funcional, ya que su desaparición de la red podría tener efectos negativos para la comunidad. Se calcula como $Fuerza = \sum_j (a_{ij} / \sum_k a_{kj})$ donde a_{ij} representa la frecuencia de interacción entre la especie i y la especie j y $\sum_k a_{kj}$ corresponde al total de interacciones que la especie j recibe de las especies del otro nivel (Bascompte et al. 2006).

Índice de diferencias pareadas (Paired differences index, PDI por sus siglas en inglés): Este parámetro calcula el grado de especialización de la especie, va de 0 (generalista) a 1 (especialista). El PDI contrasta el enlace más fuerte de una especie con un recurso con el de todos los recursos y se calcula como $\sum (P_1 - P_i) / R - 1$ donde P_1 es la fuerza del enlace más alto, P_i es la fuerza del enlace con el i-ésimo recurso y R es el total de recursos (Poisot et al. 2012).

Las redes de interacción son útiles para medir los cambios en la estructura, dinámica y funcionamiento de las relaciones ecológicas entre múltiples especies, como las relaciones mutualistas entre aves y plantas (Tylianakis y Morris, 2017; García, 2016). Los estudios sobre redes frugívoras ave-planta han contribuido a identificar el papel funcional que desempeñan las especies dentro de estas interacciones, el efecto de la variación estacional y la disponibilidad de recursos en la dinámica de dichas relaciones y la manera en que la abundancia de las aves influye en la posición que ocupan las especies dentro de las redes (Li et al. 2020; Montoya-Arango et al. 2019; Ramos-Robles et al. 2016). En entornos urbanos, diversos estudios han señalado que las interacciones entre aves y plantas tienden a ser más generalistas en comparación con las observadas en entornos naturales (Schneiberg et al. 2020; Maruyama et al., 2019). Además, los frutos constituyen el recurso más común dentro de las redes de interacción, independientemente de si provienen de plantas nativas o introducidas (Díaz et al. 2024). Por otro lado, se ha evidenciado que la abundancia de aves y plantas, independientemente de si son nativas o introducidas, es un factor clave para explicar la frecuencia de consumo de frutos por parte de las aves (Quitán et al., 2019). Sin embargo, también se ha observado que las interacciones no son estáticas, sino que varían espacial y temporalmente, lo que resalta la necesidad de considerar múltiples escalas al analizar estos procesos (Donoso et al., 2017). Estos hallazgos son relevantes para comprender procesos ecológicos clave, como la reforestación en parches de vegetación urbana, al proporcionar información sobre la disponibilidad y el uso de recursos por parte de las aves en entornos modificados (Corral et al. 2020).

1.9 Modelo de Ecuaciones Estructurales

Dado que las relaciones entre aves y plantas implican múltiples procesos ecológicos, su análisis requiere de enfoques estadísticos que consideren diversas variables y puedan evaluar múltiples hipótesis simultáneamente (Westland, 2019). En este contexto, los modelos de ecuaciones estructurales (SEM, por sus siglas en inglés) son una herramienta útil, ya que permiten evaluar de forma simultánea múltiples relaciones causales entre variables, integrando tanto efectos directos como indirectos en la construcción de modelos explicativos y predictivos (Manzano, 2018). Dentro de los análisis con modelos SEM, existe una variante llamada modelos de ecuaciones estructurales por partes o de análisis de rutas (piecewise SEM), (Lefcheck, 2016). Este enfoque permite modelar cada relación del modelo general de manera separada mediante diferentes modelos, lo que lo hace ideal para analizar datos provenientes de estudios observacionales o de campo donde se presentan

estructuras jerárquicas o efectos aleatorios. Sin embargo, debido a que en estos modelos cada relación se modela por separado, no generan una prueba de significancia del modelo en su conjunto, por lo que se apoyan de una prueba de separación condicional para evaluar las relaciones implícitas del modelo (Lefcheck, 2016). Esta limitante ocasiona que sea más complicado comparar un modelo con otros modelos alternativos. Además, al igual que muchos otros modelos, la significancia y bondad de ajuste de los modelos es muy variable dependiendo del tamaño de la muestra o de cómo se construya el modelo, lo que puede afectar su correcta interpretación (Ruiz et al. 2010).

A pesar de sus limitaciones, los SEM han demostrado ser herramientas valiosas para estudiar las interacciones entre aves y plantas y comprender cómo la urbanización afecta estas relaciones (Grace et al., 2007). Estos modelos permiten evaluar simultáneamente efectos directos como la disminución en el número de especies e indirectos, derivados de la pérdida de complejidad estructural en la vegetación o de cambios en las condiciones ambientales (Vollstädt et al., 2017; Kissling et al., 2008). Además, han permitido incorporar variables menos exploradas, como el nivel socioeconómico de las zonas urbanas o la presencia de animales domésticos, revelando su influencia sobre la composición de aves y plantas en áreas verdes, y, por lo tanto, sobre las interacciones ecológicas entre estos grupos (Muñoz-Pacheco y Villaseñor, 2023). Por todo lo anterior, los modelos de ecuaciones estructurales pueden ser herramientas útiles que podemos aplicar para comprender las relaciones entre las aves y plantas en entornos urbanos como los presentes en la ciudad de Mérida.

1.10 Crecimiento urbano de Mérida y amenazas para las aves de la Península de Yucatán

La región neotropical es actualmente una de las regiones donde el proceso de urbanización ocurre de una manera más acelerada, con poco orden respecto al crecimiento de la mancha urbana (Daude et al. 2017) y la mayor parte de la población de esta región se concentra dentro de las ciudades acrecentando este fenómeno (Da Cunha y Rodríguez, 2009). En la península de Yucatán, Mérida es considerada una de las ciudades con un mayor proceso de urbanización y expansión de la mancha urbana (Navarro et al. 2018). El proceso de urbanización y cambio de uso de suelo en Mérida ha incrementado desde inicios de la década de 1980 hasta la actualidad (Ellis et al. 2017; López y Ramírez, 2014; García, 2000). Como en el resto de la región, la urbanización en Mérida ha propiciado una acelerada pérdida de la cobertura vegetal nativa, reduciendo también el arbolado urbano para dar

paso a coberturas antropogénicas, principalmente viviendas (López, 2008). La deforestación producto del cambio en el uso del suelo, afecta las condiciones ambientales de la ciudad como la temperatura (Carrillo et al. 2021; Navarro et al 2018). Estos cambios en el entorno urbano, representa una amenaza para las aves y la fauna presentes en Mérida y de la región en general. Sin embargo, la mayoría de estudios en Yucatán se han orientado a estudiar la comunidad de aves en las zonas naturales como selvas o costas (Cortés et al. 2012) con algunas excepciones de estudios dentro de las áreas verdes de Mérida (Nava et al. 2020). Los estudios de aves en ciudades tropicales se han enfocado principalmente en el impacto de las características de la ciudad sobre la diversidad de aves (Oropeza et al. 2025; Belcher et al. 2018), por lo que aún existe un vacío de información referente al impacto de la zona urbana en las relaciones entre las aves y plantas y el uso de recursos alimenticios en áreas verdes urbanas.

La falta de información sobre la estructura de la comunidad de aves y sus interacciones con los recursos alimenticios dentro de zonas urbanas es un hecho que debemos atender, sobre todo cuando consideramos la importancia de la península de Yucatán para las aves. La península es una región que sirve de cruce migratorio para una gran cantidad de aves que cruzan el golfo de México y donde la península de Yucatán es la primera porción de tierra continental que las aves encuentran después de cruzar el mar, lo que convierte a la región en un importante corredor migratorio (Islebe et al. 2015). Además, la zona posee una alta diversidad de especies migratorias y residentes con más de 550 especies (MacKinnon, 2017) por lo que es necesario realizar más estudios en el ámbito de las interacciones ecológicas, para entender cómo las especies están respondiendo a los drásticos cambios en su hábitat producto de la urbanización.

JUSTIFICACIÓN

Las ciudades neotropicales presentan la mayor tasa de expansión urbana del continente americano (Daude et al., 2017), y este acelerado proceso constituye una de las principales amenazas para la biodiversidad de numerosos taxones, incluidas las aves (Aronson et al., 2014). Si bien existen numerosos estudios que documentan la pérdida de diversidad de aves en entornos urbanos (Amaya-Espinel et al., 2019; Leveau, 2013; MacGregor y Schondube, 2012), aún se ha explorado poco cómo la urbanización afecta las interacciones ecológicas y el comportamiento de las especies, particularmente en regiones tropicales (Bonebrake et al., 2025; Theodorou, 2022). Comprender el impacto del entorno urbano sobre las interacciones ecológicas resulta fundamental, dado que la urbanización involucra múltiples factores ecológicos y sociales que pueden alterar procesos clave como la competencia entre inter e intraespecífica y el consumo de recursos (Schneiberg et al., 2020; Moll et al., 2019; Shochat et al., 2010). En ese sentido, las áreas verdes urbanas ofrecen una gran oportunidad para profundizar en el estudio dichas interacciones en el contexto urbano ya que estos sitios albergan una gran cantidad de especies en comparación con el resto del paisaje urbano (Callaghan et al. 2019). En ese sentido, las áreas verdes urbanas representan una oportunidad clave para profundizar en el estudio de las interacciones ecológicas en contextos urbanos, ya que estos espacios suelen albergar una mayor diversidad de especies en comparación con otras partes del paisaje urbano (Callaghan et al., 2019).

El presente estudio pretende aportar una aproximación integradora que combina el análisis de redes ecológicas de interacción, modelos de ecuaciones estructurales y observaciones de comportamiento, con el objetivo de examinar dentro de las áreas verdes urbanas dos tipos de interacciones ecológicas fundamentales para la dinámica de las comunidades de aves: la interacción entre aves y plantas y el balance en el tiempo-actividad de los colibríes (Pauw, 2019; Jankowski et al., 2012; González-Gómez et al., 2011). Ambas interacciones están fuertemente influenciadas por factores que varían considerablemente entre áreas verdes urbanas como la composición vegetal, la disponibilidad de alimento, (Ciach y Fröhlich, 2017; Threlfall et al. 2016) y la estructura de la comunidad de aves (Ortega y MacGregor, 2009).

Respecto a las interacciones ave-planta, nuestro estudio pretende determinar el impacto que tienen los cambios en la abundancia y estructura de las comunidades de aves y plantas dentro de las áreas verdes. Particularmente, se ha explorado poco cómo la presencia de plantas no nativas y la disponibilidad de sus frutos afecta las interacciones entre las plantas

y las aves dentro de las áreas verdes, lo que puede impactar en procesos como la regeneración vegetal nativa y la funcionalidad de los hábitats urbanos (Chupp and Battaglia, 2016). Además, nuestro estudio aporta información relevante sobre el papel que desempeñan las aves sinantrópicas dentro de las redes de interacción en ambientes urbanos. Determinar si estas especies participan activamente en el consumo de frutos, y en qué medida, es fundamental para evaluar su contribución a procesos ecológicos clave (Sullivan et al. 2015; Simberloff y Von Holle, 1999). Esta información resulta particularmente valiosa para estimar la resiliencia y funcionalidad ecológica de las áreas verdes urbanas, ya que la dominancia de especies sinantrópicas podría modificar la estructura y estabilidad de las redes tróficas, afectando así la capacidad de estos sistemas para mantener servicios ecosistémicos esenciales (Fricke y Svenning, 2020; De Montis et al., 2019). El estudio del balance tiempo-actividad en colibríes permite analizar cómo las condiciones urbanas modifican el comportamiento de las aves, particularmente en entornos donde la perturbación ambiental o las características físicas del hábitat pueden restringir la disponibilidad de recursos alimenticios o favorecer la concentración de individuos con comportamientos generalistas y agresivos (Bustamante-Castillo et al., 2018). Este enfoque resulta clave para comprender las adaptaciones conductuales que permiten a ciertas especies persistir en paisajes altamente transformados. Un aumento en la abundancia de individuos o una disminución en la densidad floral puede generar una mayor competencia por los recursos, lo que podría forzar a los colibríes a redistribuir su tiempo entre las distintas actividades diarias. En este escenario, es probable que prioricen la defensa territorial como estrategia para asegurar el acceso a fuentes de alimento, incluso si ello implica reducir el tiempo destinado al forrajeo o al descanso. Estos cambios en la asignación del tiempo pueden tener implicaciones directas en la eficiencia energética, el estado fisiológico y la capacidad reproductiva de los individuos, afectando así la viabilidad de las poblaciones en entornos urbanos (Shankar et al. 2019; Hixon et al. 1983)

Nuestro estudio adquiere especial relevancia en regiones como la península de Yucatán que posee una importancia ecológica para las aves, ya que alberga alrededor de 550 especies de aves y es un corredor biológico para el cruce migratorio de más de 200 especies de aves Néarticas (Islebe et al. 2015).

Para nuestro trabajo seleccionamos las áreas verdes de la ciudad de Mérida, Yucatán. Mérida ofrece una importante oportunidad para comprender los efectos de la urbanización en las interacciones ecológicas de las aves al ser la ciudad cuyo proceso de urbanización es el más acelerado de la península de Yucatán (Iracheta y Bolio 2012; IMPLAN, 2016). En

las áreas verdes de Mérida podemos encontrar un gran número de especies de aves, y en algunas áreas verdes hay muchos individuos de especies con rasgos sinantrópicos como el zanate mayor (*Quiscalus mexicanus*), el Tirano cuír (*Tyrannus couchii*), Paloma de Collar (*Streptopelia decaocto*) entre otras (Gay y Feldman, 2022; Barrientos et al. 2018). De igual manera, las áreas verdes cuentan con diversas especies de plantas nativas y no nativas como el Chaká (*Bursera simaruba* (L.) Sarg.), Jabín (*Piscidia piscipula* (L.) Sarg.), Makulis rosa (*Tabebuia rosea* (Bertol.) DC) etc. (Secretaría de Desarrollo Sustentable, 2024). Además, en la ciudad de Mérida, Yucatán, el colibrí canelo (*A. rutila*) es la especie más abundante y la que domina la mayoría de áreas verdes según registros de ciencia ciudadana (Fink et al., 2022). La coexistencia de aves sinantrópicas y no sinantrópicas, así como de plantas nativas y no nativas, junto con la alta abundancia de *Amazilia rutila* en las áreas verdes de Mérida, hacen de estos espacios escenarios ideales para poner a prueba las hipótesis planteadas en este estudio.

Los resultados de nuestra investigación pretenden aportar al avance de en el campo de la ecología de comunidades y del comportamiento animal en hábitats urbanos, además de servir de punto de partida para futuras investigaciones orientadas a la formulación de estrategias de conservación urbana que promuevan la resiliencia ecológica y la preservación de servicios ecosistémicos para las áreas verdes de Mérida y para los hábitats urbanos en general.

PREGUNTAS DE INVESTIGACION

Pregunta general

¿Cómo influye el nivel de urbanización en el consumo de frutos, la estructura de las redes de interacción ave-planta y las estrategias de balance tiempo-actividad del colibrí territorial *Amazilia rutila* en áreas verdes urbanas de Mérida, Yucatán, México?

Preguntas específicas

1. ¿De qué manera la abundancia de aves sinantrópicas y no sinantrópicas, junto con la presencia de plantas nativas y no nativas, afectan el consumo de frutos y la estructura de las redes de interacción ave-planta?
2. ¿Cómo la densidad floral y la abundancia relativa de *A. rutila* influyen en la distribución del tiempo destinado a forrajeo, defensa territorial y descanso?
3. ¿El tiempo destinado a las conductas territoriales por parte *A. rutila* afecta en mayor medida al tiempo destinado al forrajeo o al descanso?

OBJETIVO GENERAL

Evaluar los efectos del nivel de urbanización en el consumo de frutos, la estructura de las redes de interacción ave-planta y el balance tiempo-actividad de *Amazilia rutila* en áreas verdes urbanas de Mérida, Yucatán.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Analizar cómo la abundancia de aves sinantrópicas y no sinantrópicas, así como la abundancia de plantas nativas y no nativas, afectan el consumo de frutos de ambos tipos de plantas y la estructura de las redes de interacción ave-planta en áreas verdes urbanas.
2. Evaluar la influencia de la densidad floral y la abundancia relativa de *A. rutila* en la distribución del tiempo destinado a forrajeo, defensa territorial y descanso de los individuos en las áreas verdes urbanas.

3. Determinar si el tiempo destinado a la defensa territorial de *A. rutila* afecta en mayor medida al tiempo destinado al forrajeo o al descanso.

HIPÓTESIS

Hipótesis 1

La abundancia de aves sinantrópicas presenta una asociación positiva con el consumo de frutos de plantas no nativas, mientras que la abundancia de aves no sinantrópicas se correlaciona positivamente con el consumo de frutos nativos. Además, se espera que la abundancia de ambos grupos de aves (sinantrópicas y no sinantrópicas) tenga un efecto más fuerte sobre el consumo de frutos que la abundancia de plantas disponibles en el entorno.

Predicción 1

Una mayor abundancia de aves sinantrópicas, incrementa la frecuencia en el número de frutos de especies no nativas consumidos. Por el contrario, una mayor abundancia de aves no sinantrópicas, incrementa el número de frutos de plantas nativas consumidos.

Hipotesis 2

El cambio en las comunidades de aves y plantas de especies no sinantrópicas a sinantrópicas y de especies nativas a no nativas, respectivamente, modifica la estructura de las redes de interacción ave-planta en las áreas verdes mediante cambios en su anidamiento ponderado, la especialización y la uniformidad de sus interacciones.

Predicción 2

El incremento en la presencia de aves sinantrópicas y plantas no nativas en las redes de interacción, generará redes con un mayor anidamiento ponderado y disminuirá la especialización complementaria y la uniformidad de las interacciones en las redes de interacción entre ave-planta.

Hipótesis 3

En los individuos de *A. rutila* “dueños” de los parches florales, el tiempo dedicado a sus actividades individuales estará influenciado en mayor medida por la abundancia de individuos conespecíficos que por la densidad floral debido a la naturaleza territorial de *A. rutila* y su alta abundancia.

Predicción 3

Predecimos que un aumento en la abundancia de conspecíficos intensifica la presión competitiva sobre los “dueños”, forzándolos a dedicar más tiempo a la defensa territorial, lo

que reduce el tiempo disponible para el forrajeo y el descanso. Por otro lado, una mayor densidad floral reducirá la intrusión en los parches, ya que los individuos intrusos podrían satisfacer sus necesidades energéticas mediante recursos alternativos disponibles. Esta reducción en la presión competitiva permitirá a los “dueños” reasignar el tiempo de defensa en el forrajeo y descanso. Sin embargo, aunque una mayor disponibilidad floral puede aliviar la competencia intraespecífica, predecimos que este efecto será menos determinante que el generado por la abundancia de individuos conespecíficos ya que, debido al carácter territorial de *A. rutila*, es probable que los “dueños” de los parches mantengan una estrategia de defensa preventiva para asegurar el control de los parches de mayor calidad, incluso cuando los recursos son abundantes. Por último, esperamos que el incremento en el tiempo de defensa territorial afecte más al tiempo de forrajeo que al de descanso, debido a la mayor interdependencia entre estas dos actividades.

CAPÍTULO II

SYNANTHROPIC BIRDS INCREASE THE CONSUMPTION OF NON-NATIVE PLANTS AND AFFECT THE STRUCTURE OF FEEDING NETWORKS IN URBAN GREEN AREAS OF MÉRIDA, YUCATÁN, MÉXICO.

2.1. INTRODUCTION

Urbanization drastically alters the landscape by fragmenting natural habitats creating urban environments with isolated remnants of vegetation and reduced resource availability (Mullu, 2016; Seress and Liker, 2015; McKinney, 2008). Although a clear relationship between urbanization and species loss has been established (Palacio et al. 2018; Aronson et al. 2014), there are also some emerging patterns of the effects of urbanization on species interactions. For example, in urban environments, bird species with a generalist diet have been found to function as connectors of multiple nodes in feeding networks (Fisogni et al. 2022). Similarly, some bird species may be able to incorporate resources from the non-native plants that may be abundant in cities. However, native plants maintain essential connections with birds such as species with specialist diets, preserving the complexity and specialization of feeding networks (Marín-Gómez et al. 2022; Zietsman et al. 2019). Measuring changes in interaction networks along urbanization gradients is important since interactions represent a fundamental process in community dynamics and provide a deeper understanding of species composition in urban habitats (García-Jirón et al. 2020; Colorado, 2015).

In cities, green areas are important habitats for many animal species such as birds (Prihandi and Nurvianto, 2022; Leveau et al. 2019) because they may mitigate against adverse conditions present in the rest of the city and provide more constant food resources (Aouissi et al. 2017). However, the availability of food resources in green areas can also vary due to the influence of urbanization on bird and plant species composition and abundances (Schneiberg et al. 2020). For example, it is common for the diversity and abundance of native plants to be low in highly urbanized green areas, having been replaced with non-native species (Ruas et al. 2022; Hasui et al. 2007). In addition, urbanization reduces the diversity and abundance of many bird species while promoting an increase in the abundance of a small group of “synanthropic” species, those that are able to adapt to urbanized environments and possibly attain greater population sizes compared to natural habitats (Merriam, 2025; Johnston, 2001). The term “synanthropic” encompasses both

urban “exploiters” and “adapters” (Johnston, 2001; Blair, 1996) and it is broader than simply “urban”, which refers to those species exclusively found in urbanized environments. In contrast, species that have smaller populations or avoid urbanized environments are classified as “non-synanthropic” (Callaghan et al. 2019; Ortega-Álvarez and MacGregor-Fors, 2010; Marzluff, 2000) . However, synanthropic responses can vary depending on the urban context. While some species, such as pigeons and sparrows, show a consistently positive response to urbanization, in many others the synanthropic response depends on the specific characteristics of each city, such as resource availability, landscape structure, or the degree of disturbance (Blair, 1996). It has been suggested that, despite declining in highly urbanized areas, the presence of native vegetation remains essential for non-synanthropic birds because their fruits are an important part of their diet (Guix, 2000). Non-synanthropic species may not be adapted to consume the fruits of non-native plants (Nelson et al. 2017; Chupp and Battaglia, 2016), so they may interact more frequently with native than with non-native plants (Coux et al. 2021; Idilfitri and Nik, 2012). On the other hand, synanthropic birds tend to have a broader dietary niche compared to non-synanthropic birds (Palacio, 2019), so they can take advantage of novel food resources in green areas (Callaghan et al. 2019). Furthermore, non-native plants can produce a greater number of fruits more frequently than native plants (Gleditsch, 2017), so synanthropic birds may consume non-native plants more frequently than native plants. Understanding whether the influence of bird abundance on fruit consumption varies depending on bird species can provide valuable insights for predicting the impact of species turnover on ecological – particularly feeding– interactions within urban green spaces.

Ecological interaction networks are a useful tool to characterize bird-plant interactions in green areas and detect changes therein (Ings and Hawes, 2018). These visual tools represent the relationships and connections between species. They are composed of nodes that represent the species involved, and links that symbolize the interactions between them (Bascompte and Jordano, 2014). Metrics describing interaction network structure provide indicators of species function and the resilience or vulnerability of interactions to disturbances (Martínez-Falcón et al. 2019; García, 2016), making interaction networks useful for species conservation in heavily disturbed environment such as cities. Some studies suggest that variation in the abundances of plants and birds in urban green areas lead to more generalist and nested feeding networks (networks formed primarily by species with several interactions, where species with few interactions are nested within the interactions of generalist species) with fewer interactions compared to networks in natural

environments (Ruas et al. 2022; Maruyama et al. 2019). However, it remains unclear whether the structure of feeding networks is affected by variation in the abundance of birds and plants together or is independent for each group of species. If interactions are driven by changes from non-synanthropic to synanthropic birds irrespective of changes in the plant community, then the generalization of networks may occur even in urban environments with few non-native plants. Conversely, if interactions are driven by changes from native to non-native plant species irrespective of changes in the bird community, then the generalization of networks might occur even in scarcely urbanized systems.

The purpose of our study was to evaluate the degree to which changes in bird (synanthropic and non-synanthropic) and plant (native and non-native) abundances affect the consumption of fruits and the structure of bird-plant feeding networks. We used 12 green areas in the city of Mérida a rapidly growing city on the Yucatan Peninsula of Mexico. Our hypothesis is that the changes in bird and plant abundances similarly affect native and non-native fruit consumption and the structure of bird-plant feeding networks in green areas. We predict that urban green areas with higher abundances of synanthropic birds and non-native plants will show higher consumption of non-native fruits and lower consumption of native fruits, while sites dominated by non-synanthropic birds and native plants will exhibit the opposite pattern. (Fig. 1a). In addition, we expect the shift in the bird and plant communities from non-synanthropic to synanthropic species and from native to non-native species, respectively to increase nestedness, decrease specialization, and decrease interaction evenness in bird-plant interaction networks (Fig. 1b).

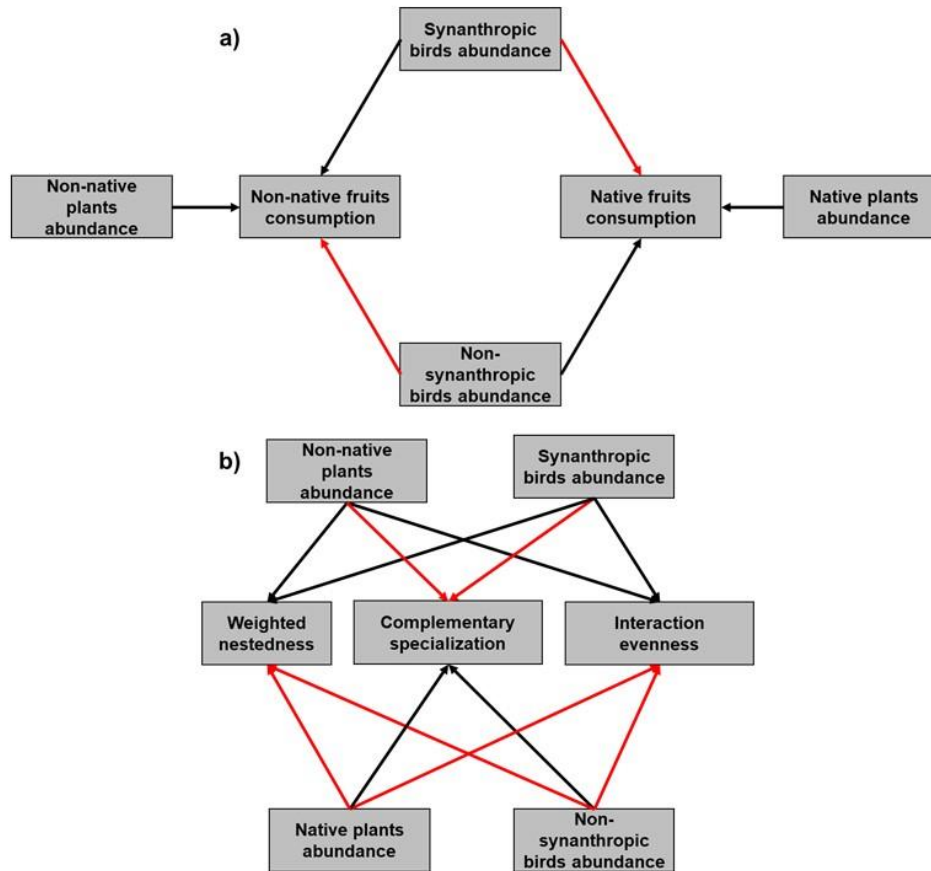


Figure 1. Conceptual model about the effects of the abundance of birds and plants on the consumption of native and non-native fruit consumption (a) and the structure of interaction networks (b). The black lines and red lines represent positive and negative relationships, respectively.

2.2. MATERIALS AND METHODS

2.2.1 STUDY SITE

We recorded interactions between birds and plants in 12 green areas located in the city of Mérida (Fig. 2, Supplementary Figure 1), located on the Yucatán Peninsula, southeastern Mexico (20°58' N, 89°37' O; population 995,129 (INEGI, 2020). The selected green areas varied in size and land use (Table 1, Supplementary Table 1).

Table 1. Characteristics of 12 green areas in Mérida, México. Cover was calculated using Google Earth images processed using i-Tree Eco V program (USFS, 2016).

Site	Abbreviation	Size (m ²)	Tree cover (%)	Herbs and grasses (%)	Concrete (%)	Water bodies (%)
Parque Arqueoecológico del Poniente	Arqueo	379,183	57	27	14	0
Parque Ecológico Kai Luum	Kailuum	259,329	36	45	13	6
Parque Ecológico del Poniente	Ecológico	168,776	34	29	32	4
Acuaparque de Vergel	Acuaparque	135,817	28	33	15	24

Parque "Fraccionamiento del parque"	Fracc	105,350	24	34	42	0
Parque La Joya	La joya	79,594	53	23	24	0
Reserva Arqueológica Villa Magna Sur	Villa magna	71,157	30	40	30	0
Parque de las Américas	Américas	33,742	44	17	37	2
Parque Japonés	Japonés	27,642	25	35	39	1
Parque Hundido San José Tecoh Sur	San José	13,955	32	24	44	0
Parque Hundido de Brisas	Brisas	12,626	29	32	39	0
Parque Pista Roja	Pista R	10,428	41	20	37	0



Figure 2. Greater Mérida is the blue polygon embedded in the green polygon indicating Yucatan state, Mexico. Within the city limits, 12 green areas were chosen as study sites, indicated by the green markers. The images were obtained from Google Earth and modified using shapefiles from CONABIO (2021) and the Geographic Metadata Catalog of the Territorial Ecological Planning Program of Yucatán State.

2.2.2 Data collection

We visited each site twice a month from August 2, 2021 to September 30, 2022, (28 visits per site, 336 in total). We measured the abundance of all visually-identified bird species by establishing circles of 12 m radius (452 m² in area), with each point separated by a distance of 100 m. The point size was selected following a previous study in Merida (Nava et al. 2020).

The number of points per site varied from three to eight depending on the size of each green area and we averaged abundance across the points. We excluded aquatic species from the analysis because they respond to different factors than terrestrial birds. We classified land birds into two groups: “synanthropic” and “non-synanthropic” (Blair, 1996). Since there is no specific classification of synanthropic birds for the city of Mérida, we relied on a previous study conducted in the city’s urban green areas (Linares, 2020). The study characterized seven sites using an urbanization index (UI) calculating the concrete cover of the sites using high-resolution satellite images and using demographic variables from Mexico’s Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI) such human population density, total number of buildings and homes. All variables were standardized to a 0–1 scale to ensure equal contribution. Once standardized, these variables were subjected to a principal component analysis (PCA) to determine the weight of each variable within the index. After determining the weight of each variable, the UI for each site was calculated as: $UI = (V1 \cdot wV1) + (V2 \cdot wV2) + (V3 \cdot wV3) + (V4 \cdot wV4)$. Where each variable was multiplied by its respective weight in the PCA. The resulting index ranges from 0 to 1, with values closer to 1 indicating higher levels of urbanization. The study measured bird diversity and abundance in each site based on weekly visits from March 2016 to February 2018 over which a trained observer recorded all birds seen and heard while walking a 1 km transect. For our current analysis, we selected the sites with the highest and lowest levels of urbanization and classified species as “synanthropic” if their total abundance at the highly urbanized site was at least double that recorded at the least urbanized site. All other species were considered “non-synanthropic”. (Supplementary Table 2).

To measure bird-plant interactions, we generated an event matrix that registered the interactions between birds and plants in each green area. Over a 10-min period at each point, we documented each time we observed a bird feeding on a specific plant. Using these data, we created an interaction matrix that recorded the species of bird that initiated the interaction, whether or not it was synanthropic, the species of plant with which it interacted, the origin of the plant (native or non-native), and the number of fruits consumed. We classified plants as 'native' or 'non-native' based on whether or not they are native to the Biotic Province of the Yucatán Peninsula, which encompasses the Mexican states of Campeche, Yucatán, and Quintana Roo and parts of northern Belize and Guatemala (Espadas et al. 2003). To verify plant distribution, we consulted the catalog of the native flora of the Biotic Province of the Yucatán Peninsula (Duno et al. 2010). We calculated the abundance of plants for the species that interacted with birds by adding the number of

individuals in each 452 m² circle. We subsequently determined the total consumption of both native and non-native plants, considering the total number of interactions for each type of plant in each of the study sites throughout the 14 month-long study period. To check whether the samples obtained were able to adequately capture the interactions present in the green areas, we generated rarefaction curves with a 95% confidence interval of the total numbers of interactions recorded between birds and plants and the days sampled. To do this, we used the “iNEXT” package (Hsieh et al. 2022) version 3.0.0.37 of the R program version 3.3.1 (R development Core Team, 2021).

Feeding networks

Using the “bipartite” package version (Dormann, 2008). 2.18 in R program version. 3.3.1 (R development Core Team, 2021) we calculated three metrics indicative of the level of specialization in ecological interaction networks. We calculated Complementary Specialization (H2) to measure the extent to which a node is specialized in interacting with a particular subset of nodes in the other set, compared to a random distribution of interactions⁴². The index ranges between 0 and 1 with higher values indicating more specialized nodes (species). We calculated Weighted Nestedness (WNODF) to indicate the degree to which nodes with few connections connect to more highly connected nodes (Jordano and Vázquez, 2008; Bascompte et al. 2003). We calculated Interaction Evenness (IE) to quantify the level of homogeneity in the distribution of interactions between nodes in the network⁴². IE is calculated by dividing Shannon’s diversity index of interactions by the total number of species in the network. We used igraph package (Csardi and Nepusz, 2006) version 1.2.6 in R program version. 3.3.1 (R development Core Team, 2021) to visualize the interaction networks of each green area.

Data analysis

To test the proposed conceptual model of fruit consumption (Fig.1), we used piecewise structural equation models (SEMs). SEMs test hypotheses with multiple variables using path diagrams. Piecewise SEMs extend traditional SEM models by separating the model into parts or pieces using linear or multiple regressions for each response variable, evaluating them separately and then combining them to generate information about the entire SEM model. In addition, they allow detecting significant relationships between the selected variables that were not considered in the original model called “tests of directed separation” (Lefcheck, 2016). First, we ran a piecewise SEM model for native and non-native fruit consumption using linear mixed-effect models with the abundance of birds (synanthropic or non-synanthropic) and plants (native or non-native) as independent variables and site as a

random factor. We also compared the standardized parameter estimates of each variable in the model and the test of directed separation to assess whether there were important relationships in the model path that we did not include in our original conceptual model (Supplemental Table 3).

Second, we ran piecewise SEM models for interaction network metrics using linear mixed-effect models, with the abundance of birds (synanthropic or non-synanthropic) and plants (native or non-native) as independent variables and site as a random factor. We used the PiecewiseSEM package (Lefcheck, 2016) v. 2.3.0 in R v. 3.3.1(R development Core Team, 2021). We evaluated the fit of the fruit consumption and interaction network models using the Fisher C statistic under the null hypothesis of no difference between the model developed and the observed data when comparing their covariance matrices (Lefcheck, 2016).

2.3 RESULTS

We recorded 1,090 interactions between 27 bird species and 23 plant species across all study sites. Of these, 11 bird species were classified as synanthropic and 16 as non-synanthropic. For plants, six species were classified as non-native and 17 as native (Supplementary Tables 2,4). The most frequently observed bird species were all synanthropic: Hooded Oriole (*Icterus cucullatus*) with 150 interactions, Great-tailed Grackle (*Quiscalus mexicanus*) with 124 interactions, Social Flycatcher (*Myiozetetes similis*) with 115 interactions, Cinnamon-bellied Saltator (*Saltator grandis*) with 111 interactions and Clay-colored Thrush (*Turdus grayi*) with 110 interactions. Together they accounted for 56% of the total interactions. For native plants, Alamo tree (*Ficus cotinifolia*) and Strawberry tree (*Muntingia calabura*) had the greatest number of interactions with 125 and 111, respectively. For non-native plants, the species with the highest number of interactions (148) was Weeping fig (*Ficus benjamina*).

For each of our sites, the rarefaction curves describing the relationship between the number of bird-plant interactions and the number of sampling events reached an asymptote indicating that additional site visits would yield few new interactions. More specifically, the observed interaction richness represented more than 85% of the estimated asymptotic richness. The confidence intervals of the rarefaction curves were narrow. (Supplementary Figure 2).

Across urban green areas of Mérida, we expected that sites with higher abundances of synanthropic birds and non-native plants would show increased consumption of non-native

fruits. We found that both variables were significantly associated with consumption, though the effect was stronger for bird than for plant abundance (Fig. 3). We also found that the consumption of non-native fruits was weakly and non-significantly associated with the abundance of non-synanthropic birds. We also expected that sites with lower abundances of non-synanthropic birds and native plants would decrease the consumption of fruits of native plants. We found that the consumption of native fruits was strongly and significantly related only to the abundance of native plants and was not significantly associated with the abundance of either bird group. (Fig. 3). In terms of feeding networks, we found that their structure varied across sites. Generally, more urbanized sites had fewer interacting species and were composed mainly of synanthropic birds and non-native plant species (Fig. 4, Supplementary Figures 3,4). As expected, networks in sites with greater synanthropic bird abundance were more nested, less specialized, and more even than feeding networks with fewer synanthropic birds (Fig. 5). Contrary to expectations, the abundance of non-synanthropic birds was not significantly associated with feeding network structure. Surprisingly, the abundance of native plants was not significantly associated with feeding network structure (Fig. 5). On the other hand, we found that non-native plant abundance was negatively associated with complementary specialization and positively associated with interaction evenness. The relationship with nestedness was not significant.

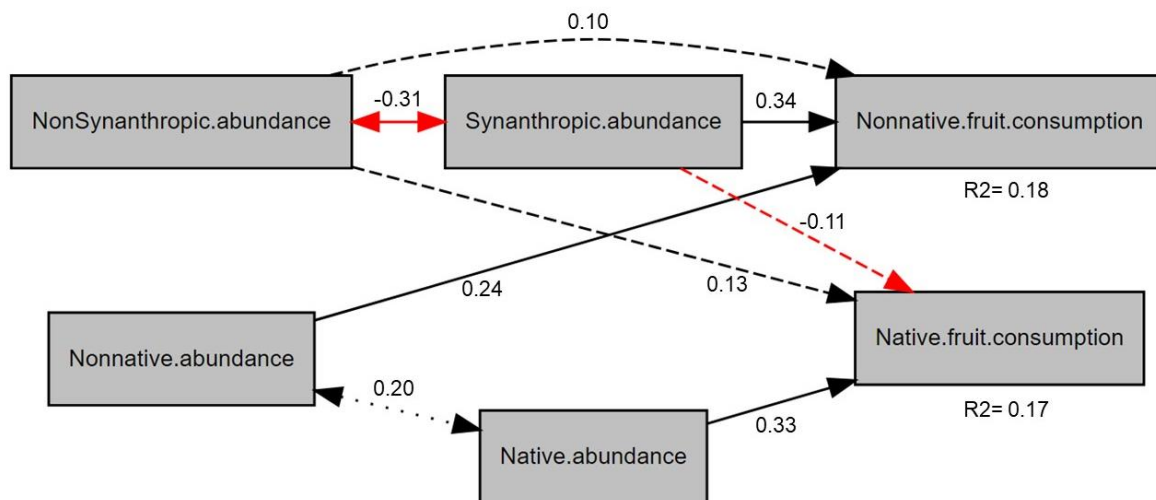
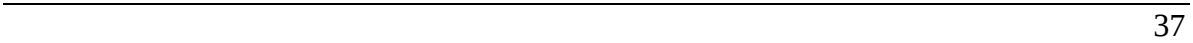


Figura 3. Piecewise SEM results for the effects of bird and plant abundance on native and non-native fruit consumption. The rectangles represent the measured variables. Solid lines represent significant relationships between variables ($p \leq 0.05$) while non-significant relationships ($p > 0.05$) are represented with dotted lines. Positive relationships are marked in black and negative relationships in red. Two-way lines represent the covariances. The numbers represent the values of the standardized coefficients of the regressions between variables.



37

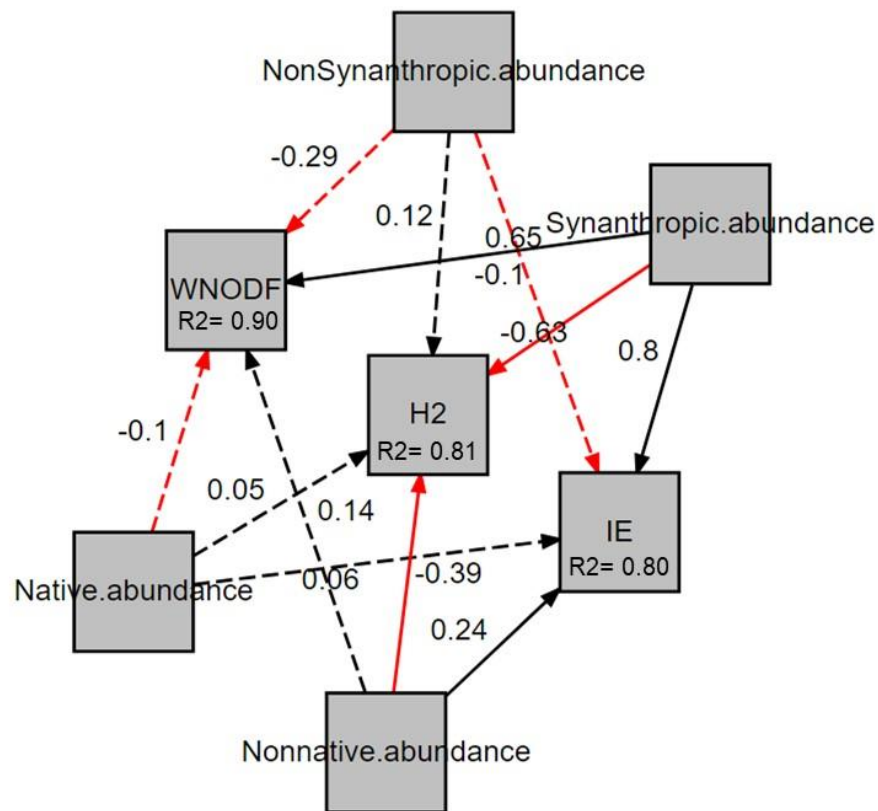


Figure 5. Piecewise SEM results for the effects of bird and plant abundance on interaction network metrics in green areas of Mérida. The rectangles represent the measured variables. Solid lines represent significant relationships between variables ($p \leq 0.05$) while non-significant relationships ($p > 0.05$) are represented with dotted lines. Positive relationships are marked in black and negative relationships in red. The numbers represent the values of the standardized coefficients of the regressions between variables. WNOD= Weighted nestedness, H2= Complementary specialization, IE= Interaction evenness.

2.4 DISCUSSION

We proposed that the consumption of fruits of native and non-native plants by birds in green areas of Mérida, Mexico would vary as a function of a shift in the bird and the plant communities from being dominated by non-synanthropic bird species and native plants to synanthropic bird species and non-native plants. We also expected that variation in bird and plant abundances would affect the structure of bird-plant feeding networks. As expected, non-native fruit consumption in green areas was associated with changes in synanthropic bird and non-native plant abundance. Contrary to expectations, native fruit consumption was not strongly associated with bird abundance, whether non-synanthropic or synanthropic species. Instead, native fruit consumption was associated primarily with changes in plant abundance. While other studies have shown that non-synanthropic birds prefer fruits from native plants even when non-native fruits are present (Smallwood and Wood, 2023; Gallinat et al. 2020), we did not find evidence for a similar pattern in our system.

The weak association between bird abundance and native fruit consumption could occur because consumption rates are dictated by fruit nutritional content. If fruits have a low energy content, many birds may prefer to feed on other resources (Teodosio-Faustino et al. 2021). In general, many bird species may forage on fruit only opportunistically (Duca and Barros, 2023) and focus most of their foraging effort on consuming insects or seeds (Sainz-Borgo, 2016). In our study, none of our species are exclusively frugivorous, so fruit consumption rates in a particular urban green area may be a byproduct of how often birds are finding and foraging on other resources. As well, native fruit production tends to be seasonal, peaking at only a few points during the year (Maruyama et al. 2019; Valdéz-Hernández, 2015). While bird abundance may be associated with fruits during those peaks, the relationship may be diluted by our analysis that did not take into account temporally varying bird-fruit relationships. Finally, bird species forage within breeding territories established around native trees (Dale, 2018; Narango et al. 2017). If the territory holder successfully excludes competitors, then just one individual might be responsible for the majority of fruit consumption. Furthermore, differences in average territory size and movement patterns between synanthropic and non-synanthropic birds are important determinants of birds' ability to utilize fragmented or spatially distributed resources (Shochat et al. 2006). Although we did not directly measure territory size or spatial use by birds, we recognize that incorporating this dimension into future research will provide a more comprehensive understanding of resource use and interaction network dynamics in urban landscapes.

Unlike native fruits, we did find a strong relationship between non-native fruit consumption and synanthropic bird abundance. The finding that synanthropic bird species dominate highly urbanized areas facilitating the consumption of non-native fruits is known from studies of other tropical cities (Pena et al. 2023; Thaweevoradej and Evans, 2021). Synanthropic birds take advantage of the novel resources provided by non-native plants and incorporate them into their diet more readily than non-synanthropic birds (Mardiasuti et al. 2021; Gray and Van Heezik, 2015). Moreover, synanthropic birds may favor non-native over native fruits because even though we only registered a few individuals of non-native plants, they tended to produce a large number of fruits, especially when summed over the 14 month-long study period. Thus, birds can exploit a high-energy resource without having to expend a lot of energy searching or competing for the resource. These results are consistent with other studies indicating that dietary preferences may have a greater influence on fruit selection by frugivorous birds (Spotswood et al. 2013). Synanthropic birds may exploit non-native plants more intensively, due to their higher quality or accessibility in urban environments (Mokotjomela et al. 2013; Drummond, 2005). None of the non-native plants recorded in this study are classified as invasive species. Rather, their presence in urban green areas is primarily due to their ornamental value.

We found that the structure of bird-plant feeding networks was associated more strongly with synanthropic bird and non-native plant abundance compared to non-synanthropic birds and native plants. Sites with higher synanthropic bird and non-native plant abundance exhibited less specialized and more nested networks with more uniform interactions. The shift in structure we observed has been reported in various studies documenting more homogeneous bird-plant feeding networks in highly urbanized sites (Ruas et al 2022; García et al. 2014). Networks in green areas with high levels of urbanization are usually composed of a low number of generalist birds that interact with all or most of the plants in the network (Ruas et al 2022, Oliveira et al. 2015). Networks tend to be more nested with interactions more evenly distributed compared to networks present in natural environments (Hussain et al. 2022; Chen and Cheng, 2002; Sebastián-González et al. 2015). The positive association between synanthropic bird abundance and network evenness that we observed indicates that networks with a higher abundance of synanthropic birds may be more resilient to disturbance compared to those with low interaction evenness (Plein et al. 2013; Schleuning et al. 2013).

Interestingly, we found only weak and non-significant relationships between feeding network structure and the abundance of non-synanthropic birds and native plants. Some studies suggest that, in fragmented forests, abundant and small-sized birds like non-synanthropic birds are central to interaction networks (Montoya-Arango et al. 2019). However, both local and landscape factors, such as area size and the presence of native forest (Callaghan et al. 2013; Dale, 2018) influence the presence of non-synanthropic birds in green areas. Small green areas or areas with little native vegetation cover reduce the abundance of non-synanthropic birds and their role in the networks. Furthermore, a higher abundance of synanthropic birds may directly or indirectly reduce the presence of non-synanthropic birds and limit their participation in feeding networks (Kath et al. 2009). Although it was not an objective of our study, we further explored the influence of bird and plant species richness on network metrics. Interestingly, and in contrast with abundance-based models, we observed that non-synanthropic bird species richness had a significant and opposite effect on network metrics compared to synanthropic bird abundance (Supplementary Figure 5). These results are consistent with other studies suggesting that, although the abundance of non-synanthropic birds is limited, their diversity increases the specialization and complexity of networks (Buitrón-Jurado and Sanz, 2021). This finding underscores the importance of preserving the diversity of non-synanthropic birds in urban landscapes, as their presence can contribute to maintaining more structured and less homogenized feeding networks, even when they are not numerically dominant.

The relationship between native plants and bird-plant feeding networks may depend on the characteristics of each urban environment, making it difficult to find general patterns. In some cities, the presence of native plants in feeding networks remains constant. On the other hand, some cities have networks where native plants are replaced by non-native species (Díaz et al. 2024; Coux et al. 2021). In addition, the phenology of native and non-native plants are different, so their role in urban interaction networks differs. Native plants are more important at times of peak fruit production, which is limited to certain months of the year. Meanwhile, the presence of non-native plants in the networks is constant, likely reflecting a more constant fruit productions throughout the year (Zaninotto et al. 2023). In our study, we considered the feeding networks of green areas for the whole year and not by season, which may explain the dominance of non-native plant species in urban interaction networks. Moreover, it is possible that plant size has a stronger influence on fruit consumption than abundance, especially for the native plant species recorded in this study, since they were highly dominated by trees and large palms (15 out of 17 plant species),

compared to non-native plants (3 out of 6 species; see Supplementary Table 3). However, we recognize that temporal variation in fruit availability (e.g., phenology or seasonality) could play an important role in shaping consumption patterns. We suggest that future research incorporate direct measurement of fruit abundance and seasonality to understand more accurately how temporal heterogeneity influences feeding networks in urban green spaces.

Our study only assessed the effects of bird and plant abundance in a single city and at a local scale, such as in well-defined green areas. Considering the landscape effect and comparing interactions between different cities can help to understand the effect of changes in bird and plant abundance on fruit consumption and interaction networks. The study of bird-plant interaction dynamics in urban environments points to the importance of habitat characteristics, bird community composition, and the diversity of food resources present in the frequency and structure of feeding networks (Maruyama et al. 2019; García et al. 2014). Our study is a first approach to understand how shifts in bird and plant communities in urban areas of the Yucatan Peninsula, particularly the city of Mérida, influences food preferences and the structure of bird-plant interactions. In this regard, our results highlight the increasingly dominant role of synanthropic bird and non-native plant species and their homogenizing effect on bird-plant feeding networks in urban green areas with higher levels of urbanization. Determining whether these changes may pose a risk to the ecological functioning of bird and plant communities in cities will allow us to take actions aimed at conserving the ecological processes of urban green areas and maintaining the biodiversity immersed in our cities.

CAPÍTULO III

EFFECTO DE LA ABUNDANCIA DE COLIBRÍES Y LA DENSIDAD FLORAL EN EL BALANCE TIEMPO-ACTIVIDAD DE *AMAZILIA RUTILA* EN ÁREAS VERDES URBANAS DE MÉRIDA, YUCATÁN.

3.1 INTRODUCCIÓN

El balance en el tiempo-actividad es un concepto relacionado con el comportamiento de las especies (Breed y Moore, 2016). Este concepto se ha empleado en el estudio de diversos aspectos de las especies como su reproducción, forrajeo y territorialidad (Rose et al. 2022; Collins et al. 2016). La territorialidad afecta la distribución del tiempo que los individuos destinan a sus actividades como la defensa y forrajeo, relacionados estrechamente con el consumo y desgaste energético. Dentro de los vertebrados, uno de los organismos que más energía requiere para sus actividades son los colibríes (Suárez y Welch, 2017). Las altas tasas metabólicas de estas especies requieren un consumo constante de recursos, por lo que están relacionados con los cambios en la abundancia y competencia intraespecífica por los recursos que afectan sus estrategias de forrajeo y defensa (Sargent et al. 2021, Shankar et al. 2020). Junto al forrajeo y la defensa territorial, el descanso en perchas es una actividad importante en el comportamiento de los colibríes, ya que esta actividad sirve para reponer energía y vigilar el territorio (Hutto, 2014). Para mantener su adecuación, los colibríes deben optimizar la asignación de tiempo a sus actividades, equilibrando el forrajeo, la defensa territorial y el descanso para compensar su alto gasto energético (Shankar et al., 2019).

La asignación temporal en las actividades de los individuos es producto de la energía disponible y el costo metabólico de las actividades, por lo que está estrechamente relacionada con la cantidad de alimento disponible (Calder, 1975). El tiempo dedicado al forrajeo, la defensa territorial o el descanso cambian en función de la densidad floral, lo que señala que los individuos ajustan el tiempo de sus actividades en respuesta a variaciones en la disponibilidad de néctar (Hixon et al. 1983). La distribución de los recursos florales también afecta el tiempo que los colibríes destinan para sus diversas actividades, por ejemplo, destinando un mayor tiempo al forrajeo cuando el tamaño o la densidad floral de los parches aumenta (Jiménez et al. 2012; Baum y Grant, 2001). Sin embargo, el aumento en la cantidad de recurso floral disponible también puede ocasionar una mayor intrusión de colibríes, por lo que podría aumentar el tiempo destinado a la defensa del territorio en detrimento de otras actividades como el forrajeo o descanso (Justino et al. 2011; Temeles et al. 2004).

Las dinámicas territoriales de los colibríes hacen que las especies más territoriales y agresivas tiendan a dominar los parches florales “óptimos”, condicionando a las especies con menor capacidad competitiva a utilizar recursos florales menos “óptimos” o cambiar sus estrategias de forrajeo (Márquez-Luna et al. 2019; Briana, 2016; Wolf et al. 1976). Controlar los parches con mayor disponibilidad de alimento puede compensar el costo energético asociado al incremento de interacciones agresivas bajo una alta presión competitiva (Tamm, 1985). Se ha sugerido que la dominancia determina el éxito energético de los individuos; los individuos territoriales pueden llegar a excluir a las otras especies de colibríes, por lo que las dinámicas energéticas individuales pueden escalar hasta afectar la abundancia relativa de especies en la comunidad (Tiebout, 1993). No obstante, es importante señalar que los colibríes territoriales suelen defender sus territorios de manera más directa y agresiva frente a individuos conespecíficos comparado con individuos heteroespecíficos, lo que sugiere que la competencia intraespecífica está regulada de forma más estricta que la competencia interespecífica (Powers y Mckee, 1994). El aumento en la competencia intraespecífica puede ocasionar un balance energético negativo en los individuos comprometiendo el tiempo para otras actividades como el descanso (López-Calleja y Bozinovic, 2003). Además, la abundancia de colibríes y la densidad floral suelen estar relacionadas entre sí (Cotton, 2007), por lo que es complicado separar el efecto de cada variable sobre el balance tiempo-actividad de los individuos. Sin embargo, en algunos casos, aspectos como la competencia intraespecífica o la perturbación del hábitat pueden modificar dicha relación (Cotton, 2001; Stiles, 1975).

Los ambientes urbanos pueden constituir sistemas de estudio especialmente valiosos para analizar los cambios en la asignación temporal de actividades en los colibríes en relación con los cambios en la abundancia de recursos y competidores conespecíficos (Márquez-Luna y Arizmendi, 2023; Vargas y Parra-Tabla, 2002) , ya que estos ambientes presentan variaciones marcadas en la densidad floral y la abundancia de los colibríes, tanto a nivel de paisaje como en escalas locales, como ocurre en las áreas verdes urbanas (Matteson et al. 2012). En las áreas verdes, los cambios en la disponibilidad floral son influenciados por diversos factores como el tamaño del sitio, el grado de urbanización o la composición de la vegetación (Andrada et al. 2024; Lynch et al. 2021). Esta heterogeneidad en las áreas verdes ocasiona una distribución irregular de los recursos florales, dando como resultado sitios con mayores recursos que otros, afectando la asignación temporal de las diferentes actividades de los colibríes (Tew, et al. 2022; Matteson et al. 2012). Los procesos de urbanización y fragmentación del hábitat también influyen significativamente en la

abundancia de colibríes, generando diferentes respuestas entre especies: mientras algunas experimentan declives poblacionales, otras incrementan en su abundancia en estos ambientes modificados (English et al. 2024). Las ciudades favorecen el establecimiento de individuos de colibríes grandes y con rasgos territoriales, lo que aumenta su abundancia (Márquez-Luna y Arizmendi, 2023; Brush et al. 2020). Estas especies suelen tener comportamientos más agresivos y dedicar gran parte de su tiempo a la defensa y vigilancia de su territorio (Márquez-Luna y Arizmendi, 2023). Algunas especies territoriales que mejor se adaptan a los entornos urbanos en México son las pertenecientes al género *Amazilia* (Hadley et al., 2017). En Mérida, Yucatán, México, la especie más abundante y con presencia constante en las áreas verdes de la ciudad es el Colibrí canelo (*Amazilia rutila*) siendo la especie dominante según los datos de ciencia ciudadana (Fink et al., 2022). La variabilidad espacial de los recursos florales en Mérida, junto con el marcado aumento en la abundancia de *A. rutila*, brindan una oportunidad ideal para analizar el efecto combinado de la densidad floral y la abundancia de individuos territoriales sobre el balance tiempo-actividad en las áreas verdes urbanas de la ciudad. Este escenario, caracterizado por una alta abundancia de colibríes conespecíficos y una disponibilidad floral heterogénea, podría generar cambios en el tiempo dedicado a la defensa territorial, lo que a su vez podría comprometer la distribución del tiempo destinado a otras actividades esenciales, como el forrajeo o el descanso.

En este trabajo tomamos como modelo de estudio poblaciones de *A. rutila* y evaluamos el efecto de la densidad floral y la abundancia conespecíficos sobre el balance tiempo-actividad en 12 áreas verdes de Mérida, Yucatán, México). La alta abundancia de esta especie en la ciudad indica una notable tolerancia a la presencia humana, lo que, combinado con su marcada territorialidad, la convierte en una especie ideal para estudios observacionales en las áreas verdes urbanas. Analizamos el balance tiempo-actividad de los individuos “dueños” de los parches florales dentro de las áreas verdes, evaluando el efecto de la densidad floral y el número de individuos de esta especie sobre el tiempo que dedican a tres de sus actividades principales: el forrajeo, la defensa de territorio y el descanso.

Nuestra hipótesis es que, en los individuos de *A. rutila* “dueños” de los parches florales, el tiempo dedicado a sus actividades individuales está influenciado en mayor medida por la abundancia de individuos conespecíficos que por la densidad floral. Al ser una especie territorial y agresiva, predecimos que un aumento en la abundancia de conspecíficos intensifica los intentos de intrusión y la presión competitiva sobre los “dueños”, forzándolos

a dedicar más tiempo a la defensa territorial, lo que reduce el tiempo disponible para el forrajeo y el descanso. Por otro lado, planteamos las siguientes predicciones: 1) que la densidad floral se relacionará positivamente con el tiempo dedicado al forrajeo y el descanso y negativamente con el tiempo dedicado a la defensa. Esto se debe a que una mayor densidad floral reducirá la intrusión en los parches, ya que los individuos intrusos podrían satisfacer sus necesidades energéticas mediante recursos alternativos disponibles. Esta reducción en la presión competitiva permitiría a los “dueños” reasignar el tiempo de defensa al forrajeo y el descanso. 2) Predecimos que el efecto del aumento en la densidad floral será menos fuerte que el generado por el aumento en la abundancia de individuos conespecíficos. Si bien una mayor disponibilidad floral puede aliviar parcialmente la competencia intraespecífica, dado el carácter territorial y la alta abundancia de *A. rutila* en los entornos urbanos, es probable que los “dueños” de los parches mantengan una estrategia de defensa preventiva para asegurar el control de los parches de mayor calidad, incluso cuando los recursos son abundantes. 3) Por último, esperamos que el incremento en el tiempo de defensa territorial reduzca más el tiempo de forrajeo que el de descanso, debido a la mayor interdependencia entre estas dos actividades (Fig. 6).

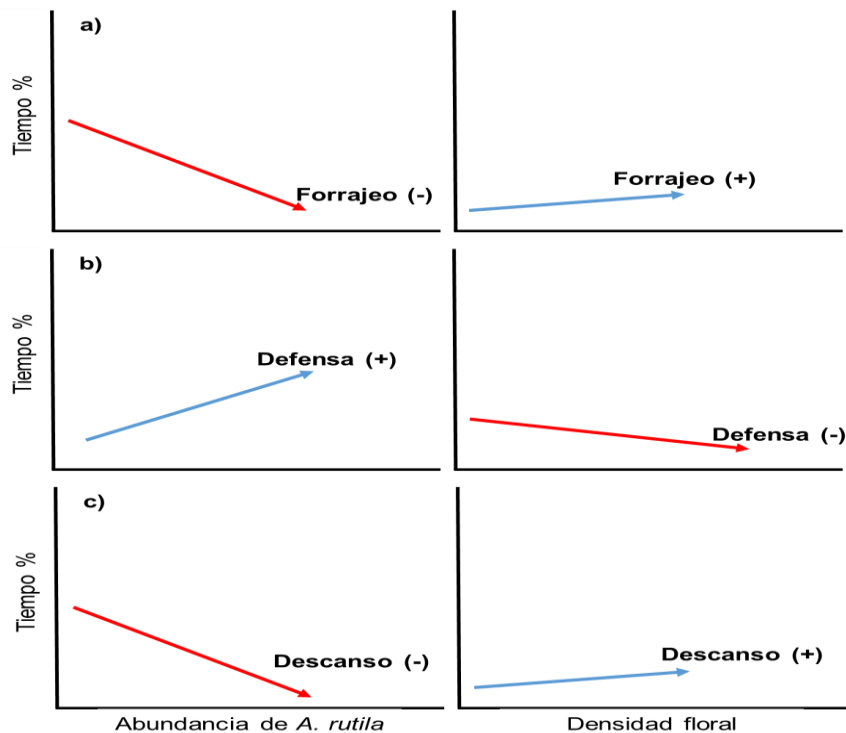


Figura 6. Relación entre la abundancia de *A. rutila* y la densidad floral sobre el porcentaje de tiempo dedicado al forrajeo (a), defensa territorial (b) y descanso (c) en los “dueños” de parches florales. Las líneas rojas representan las relaciones negativas y las azules las positivas. La pendiente de las líneas refleja la magnitud del efecto de las variables.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1 Sitio de estudio

Realizamos el estudio en 12 áreas verdes localizadas en la ciudad de Mérida (Fig. 7) localizada en la península de Yucatán en el sureste de México ($20^{\circ}58' \text{ N}$, $89^{\circ}37' \text{ O}$; población: 995,129 habitantes (INEGI, 2021). Las áreas seleccionadas se encuentran distribuidas a lo largo de la ciudad y varían en términos de tamaño, porcentaje de cobertura vegetal y de concreto (Anexos, Fig. 1, Tabla 1). La vegetación presente en los sitios es una mezcla de especies nativas en remanentes de vegetación y especies introducidas.

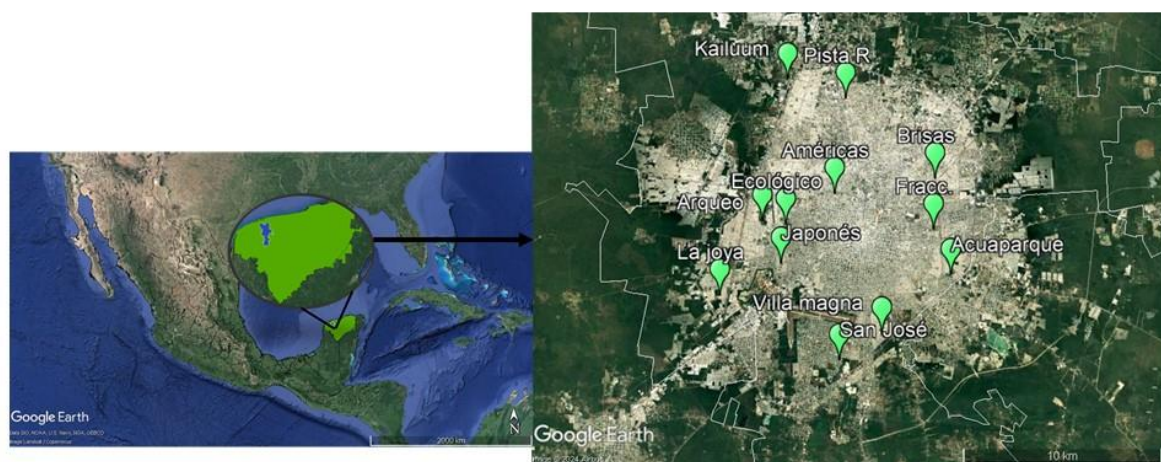


Figura 7. El polígono azul indica la ciudad de Mérida dentro del polígono verde que muestra el estado de Yucatán, México. Seleccionamos 12 áreas verdes dentro de la ciudad como sitios de estudio (señaladas con los marcadores verdes). Las imágenes se obtuvieron de Google Earth y se modificaron utilizando shapefiles de CONABIO (2011) y el Catálogo de Metadatos Geográficos del Programa de Ordenamiento Ecológico Territorial del Estado de Yucatán.

3.2.2 Colecta de datos

Para estimar la asignación del tiempo-actividad de *A. rutila*, realizamos visitas cada dos semanas a todos los sitios entre agosto de 2021 y agosto de 2022, sumando un total de 24 visitas por sitio. Establecimos tres puntos de conteo para cada uno de los sitios con un radio

de 12 metros (452m² de superficie), separados entre sí por una distancia de al menos 100 metros, siguiendo metodologías previas aplicadas en estudios de aves en parques de Mérida (Nava et al., 2020). Registramos y cronometramos las actividades de los individuos de *Amazilia rutila* que eran “dueños” de los parches florales presentes en los puntos de conteo durante intervalos de 10 minutos, entre las 8:00 y las 10:00 a.m. Los individuos observados fueron clasificados en dos categorías: “dueño del parche” y “visitante ocasional”, con base en criterios conductuales. Se identificó como dueño del parche al individuo que mostraba permanencia continua en el sitio, utilizaba repetidamente perchas cercanas a los parches florales, realizaba vigilancia activa (vuelos cortos sobre las flores y movimientos de cabeza), iniciaba la mayoría de los encuentros agresivos o vocalizaciones y presentaba un patrón constante de alimentación en las flores del área. Por otro lado, se consideraron visitantes ocasionales a los individuos que permanecían poco tiempo en el área, cedían espacio o huían ante encuentros agresivos, y/o se alimentaban en los márgenes del parche o lo abandonaban rápidamente. Esta clasificación se fundamentó en estudios previos sobre comportamiento territorial y patrones de forrajeo en colibríes (Justino et al. 2011; Tiebout, 1993; Wolf y Hainsworth, 1971). Aunque no se realizó un marcaje individual de los colibríes, la identificación de visitantes distintos se determinó usando criterios conductuales tales como la dirección de llegada, frecuencia de ingreso al parche y respuesta del individuo territorial. Estas metodologías han sido empleadas en estudios similares para inferir la cantidad relativa de individuos visitantes en contextos naturales y semiurbanos (Kodric-Brown y Brown, 1978; Powers y Conley, 1994).

Las actividades observadas en los “dueños” de parches florales se clasificaron en tres categorías: actividades de forrajeo (incluyendo la alimentación exclusivamente de flores y la exploración de los parches florales), actividades de defensa territorial (eventos de agresión y persecución por el punto de conteo entre individuos) y descanso (el tiempo perchado en ramas o superficies) y determinamos el total de minutos destinados a cada tipo de actividad durante los 10 minutos de conteo por punto. Las actividades que no pudieron ser clasificadas o que no pertenecían a las ya descritas (por ejemplo: las que por su rapidez o corto tiempo no se identificaron) fueron clasificadas como “otras” y no se consideraron para el estudio ya que el porcentaje de tiempo que registraron fue menor al 10% del total. Para estimar el efecto de la abundancia de *A. rutila* sobre el tiempo destinado a las diferentes actividades (forrajeo, defensa territorial y descanso), se utilizó la abundancia absoluta de individuos observados en cada punto de conteo como variable predictora. Esta medida refleja el número total de individuos registrados durante cada sesión de

observación, y se consideró adecuada para evaluar directamente el nivel de presión intraespecífica que enfrentan los individuos en cada sitio. Para estimar la densidad floral, realizamos submuestreos utilizando cuadrantes de 1 m² dentro de cada punto de conteo. En total, contabilizamos el número de flores presentes con rasgos morfológicos asociados a la polinización por colibríes, en nuestro caso, flores con colores brillantes, tubos florales largos o que presentaran un consumo constante por parte de individuos de colibríes. En 10 cuadrantes por punto calculamos la densidad floral dividiendo el total de flores registradas entre el número de cuadrantes evaluados por visita. Las plantas de las que se alimentaron los individuos de *A. rutila* se clasificaron en árboles, arbustos y hierbas/trepadoras. Se contabilizaron árboles con floración evidente en los que registramos colibríes alimentándose y estimamos el total de flores del árbol. Los cuadrantes se rotaron dentro de toda la superficie del punto de conteo en caso de que de una visita a otra los cuadrantes no presentaran flores.

3.2.3 Análisis de datos

Para evaluar el efecto de la densidad floral, la abundancia de *A. rutila* y el tiempo dedicado a la defensa sobre el balance tiempo-actividad de colibríes territoriales y dado que utilizamos la proporción de tiempo destinado a cada actividad entre el total de tiempo disponible, se construyeron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) con distribución binomial, utilizando la función `glmer()` del paquete `lme4` versión 1.1.31 (Bates et al. 2015) dentro del programa R versión 3.3.1. (R Development Core Team, 2016). Analizamos que no hubiera multicolinealidad entre las variables en ninguno de los modelos mediante el Factor de Inflación de la Varianza (VIF) encontrando valores cercanos a 1 lo que sugiere que no existe un problema de colinealidad entre las variables. Estimamos la sobredispersión de los modelos para determinar si la variabilidad observada en los datos excede la esperada bajo el supuesto de una distribución binomial. Encontramos una sobredispersión de 1.4 en el modelo de forrajeo, 1.5 en el modelo de defensa y 0.89 en el modelo de descanso. Valores cercanos a 1 indican un ajuste adecuado mientras que valores entre 1.1 a 1.5 señalan una sobredispersión leve. En muestras grandes (> 500 observaciones) valores de 1.5 son aceptables por lo que consideramos que en nuestro estudio (864 observaciones) los modelos presentaron un ajuste adecuado. Las proporciones de tiempo dedicadas a forrajeo, defensa y descanso se modelaron como variables dependientes por separado mientras que los puntos de conteo y los sitios se consideraron como efectos aleatorios con el fin de controlar la variabilidad no observada entre sitios. La formulación de cada modelo fue la siguiente:

Modelo 1 Tiempo de forrajeo

$$\text{Log}(p/1-p) = \beta_0 + \beta_1 \cdot \text{Densidad_floral} + \beta_2 \cdot \text{Abundancia_A_rutila} + u_{\text{Parque}} + u_{\text{Punto}(\text{parque})}$$

Donde p = Tiempo de forrajeo/ Tiempo Total

VIF Densidad floral y abundancia de *A. rutila*: 1.012

Modelo 2 Tiempo de defensa territorial

$$\text{Log}(p/1-p) = \beta_0 + \beta_1 \cdot \text{Densidad_floral} + \beta_2 \cdot \text{Abundancia_A_rutila} + u_{\text{Parque}} + u_{\text{Punto}(\text{parque})}$$

Donde p = Tiempo de defensa/ Tiempo Total

VIF Densidad floral y abundancia de *A. rutila*: 1.029

Modelo 3 Tiempo de descanso

$$\text{Log}(p/1-p) = \beta_0 + \beta_1 \cdot \text{Densidad_floral} + \beta_2 \cdot \text{Abundancia_A_rutila} + u_{\text{Parque}} + u_{\text{Punto}(\text{parque})}$$

Donde p = Tiempo de descanso/ Tiempo Total

VIF Densidad floral y abundancia de *A. rutila*: 1.008

3.3 RESULTADOS

Registramos un total de 8640 minutos de observación (720 minutos para cada sitio y 240 minutos para cada punto de conteo) y un total de 864 observaciones. La abundancia de *A. rutila* tuvo una media de 3 individuos por punto de conteo, mientras que la media de la densidad floral fue de 30.52 m². La actividad que presentó una mayor media en el total de minutos fue el tiempo de forrajeo (Tabla 2).

Tabla 2. Valores de la media y rangos registrados para cada variable dentro de las áreas verdes. Los valores se calcularon tomando los datos de todas las visitas a los tres puntos de conteo de cada sitio.

Variable	Media	Rango (Mínimo-Máximo)	Número de observaciones
Abundancia <i>A. rutila</i>	3	1-7	288
densidad floral (flores/m ²)	30.52 m ²	10.5-79.1 m ²	288
Tiempo de forrajeo (%)	37.3%	12-62%	288
Tiempo de defensa (%)	28.5%	2-51%	288
Tiempo de descanso (%)	19.5.%	4-46%	288

Los individuos de *A. rutila* visitaron con mayor frecuencia las flores de los árboles (56%) que las hierbas/trepadoras (31%) o arbustos (13%) (Anexos, Tabla 5) siendo *Cordia dodecandra* y *Senna racemosa* las especies con mayor número de interacciones con el 18% y 13% del total de interacciones respectivamente. El consumo de flores de plantas nativas (58%) fue ligeramente superior al de especies introducidas (42%) (Anexos, Fig. 6,7,8).

Modelo de forrajeo

Encontramos que la abundancia de *A. rutila* tuvo un efecto negativo significativo sobre el tiempo de forrajeo ($\beta = -0.14$, IC95%: [-0.160, -0.121], $p < 0.05$) (Fig. 8a), lo que sugiere que, en contextos con mayor competencia intraespecífica, los individuos dedican menos tiempo a alimentarse. La densidad floral presentó una relación similar pero positiva sobre el tiempo de forrajeo ($\beta = 0.15$, IC95%: [0.087, 0.210], $p < 0.05$) (Fig. 8b), lo sugiere que una mayor disponibilidad de recursos florales favorece el tiempo de forrajeo en nuestros sitios. En este modelo el valor del R^2 marginal fue de 0.54 y el R^2 condicional fue de 0.71.

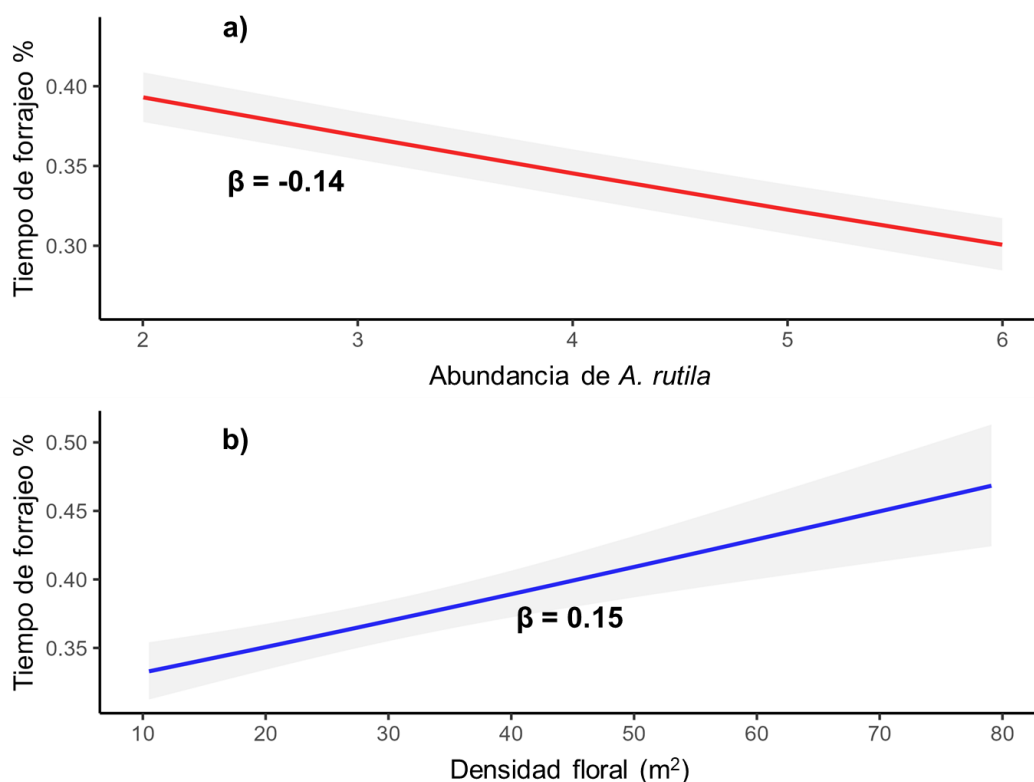


Figura 8. Resultados del modelo del efecto de la abundancia de *A. rutila* (a) y densidad floral (b) sobre el tiempo dedicado al forrajeo dentro de las áreas verdes de estudio. Las relaciones positivas se representan en color azul y las negativas en color rojo.

Modelo de defensa

El análisis indicó que tanto la abundancia de *A. rutila* como la densidad floral influyeron significativamente sobre el tiempo que los individuos dedican a la defensa territorial. La abundancia de *A. rutila* mostró un efecto positivo significativo sobre la defensa ($\beta = 0.16$, IC95%: [0.135, 0.176], $p < 0.05$), indicando que los colibríes invierten más tiempo en la defensa cuando hay más individuos. La densidad floral tuvo un efecto negativo significativo ($\beta = -0.19$, IC95%: [-0.239, -0.133], $p < 0.05$) (Fig. 9b), lo que sugiere que, en sitios con mayor disponibilidad de recursos florales, los individuos pueden reducir el tiempo dedicado a la defensa territorial. El valor del R^2 marginal fue de 0.62 y el R^2 condicional fue de 0.76.

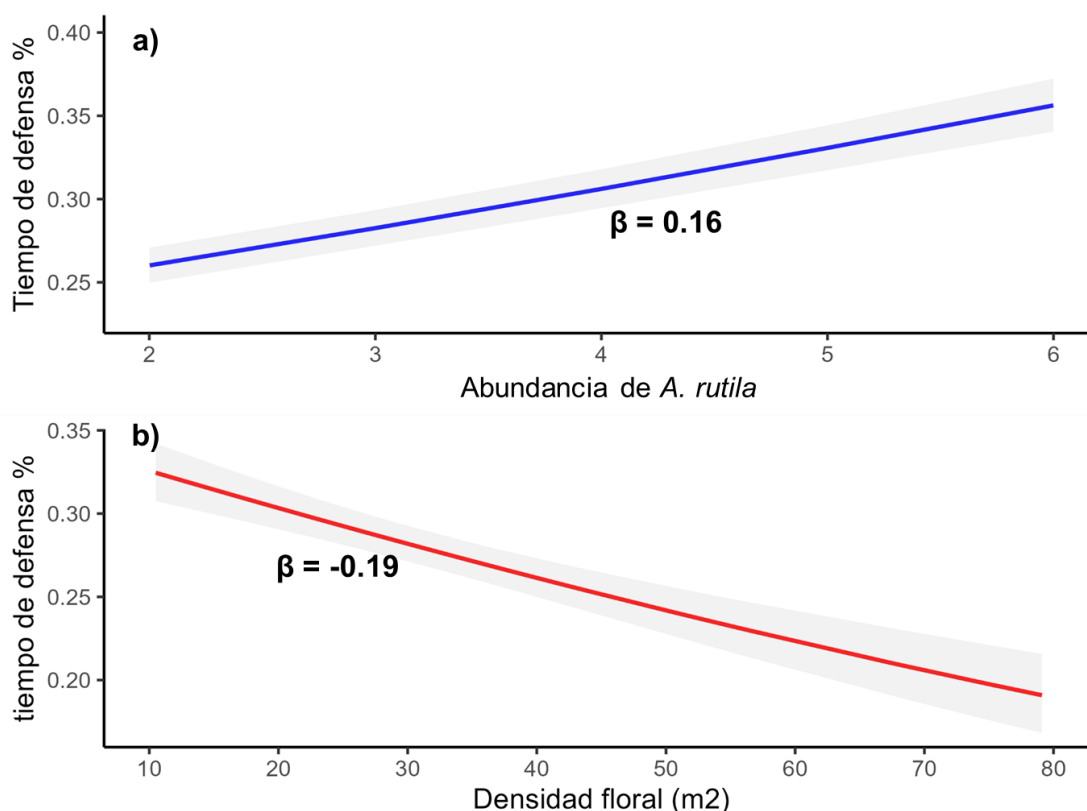


Figura 9. Resultados del modelo del efecto de la abundancia de *A. rutila* (a) y densidad floral (b) sobre el tiempo dedicado a la defensa territorial dentro de las áreas verdes de estudio. Las relaciones positivas se representan en color azul y las negativas en color rojo.

Modelo de descanso

La abundancia de *A. rutila* tuvo un efecto negativo significativo ($\beta = -0.04$, IC95%: [-0.064, -0.015], $p < 0.05$) (Fig. 10a), indicando que con un aumento en el número de individuos se reduce el tiempo dedicado al descanso. Por el contrario, la densidad floral tuvo un efecto positivo significativo sobre el descanso ($\beta = 0.22$, IC95%: [0.132, 0.312], $p < 0.05$) (Fig. 10b). El valor del R^2 marginal fue de 0.46 y el R^2 condicional fue de 0.75.

Por último, con base en la magnitud de los coeficientes de los modelos, encontramos que el forrajeo fue la actividad más afectada por el aumento en el tiempo dedicado a la defensa territorial (Fig. 11). El tiempo de defensa tuvo un efecto negativo fuerte sobre el forrajeo (-0.26). Además, la abundancia de *A. rutila*, que puede interpretarse como un indicador general de mayor presión competitiva, también redujo significativamente el tiempo de forrajeo (-0.14) y, en menor medida, el tiempo de descanso (-0.04). No obstante, el efecto de la abundancia sobre el tiempo de defensa fue positivo pero moderado (0.16), por lo que no debe considerarse como un indicador directo del tiempo invertido en esta actividad, sino como un posible factor que contribuye, junto con otros, al aumento de la competencia en el sitio.

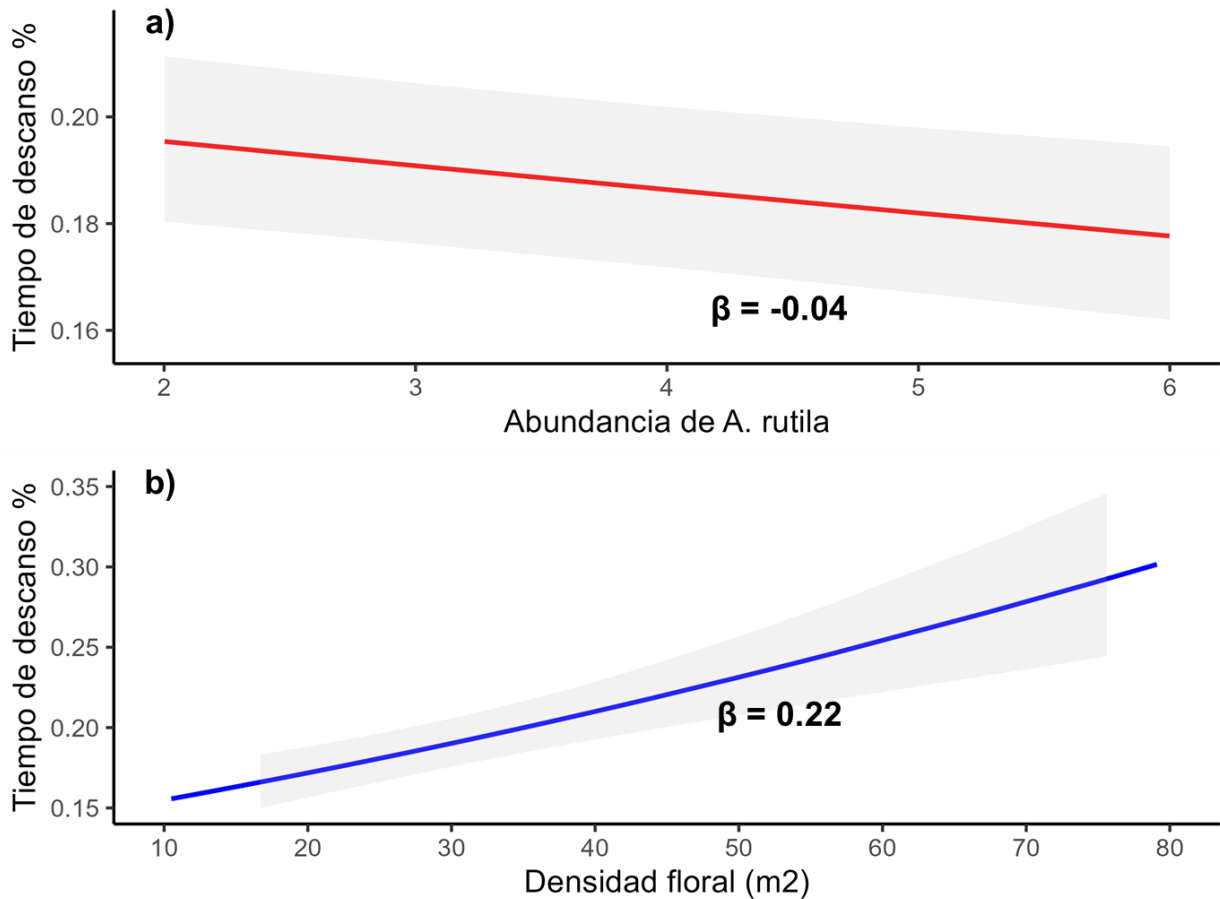


Figura 10. Resultados del modelo del efecto de la abundancia de *A. rutila* (a) y densidad floral (b) sobre el tiempo dedicado a la defensa territorial dentro de las áreas verdes de estudio. Las relaciones positivas se representan en color azul y las negativas en color rojo.

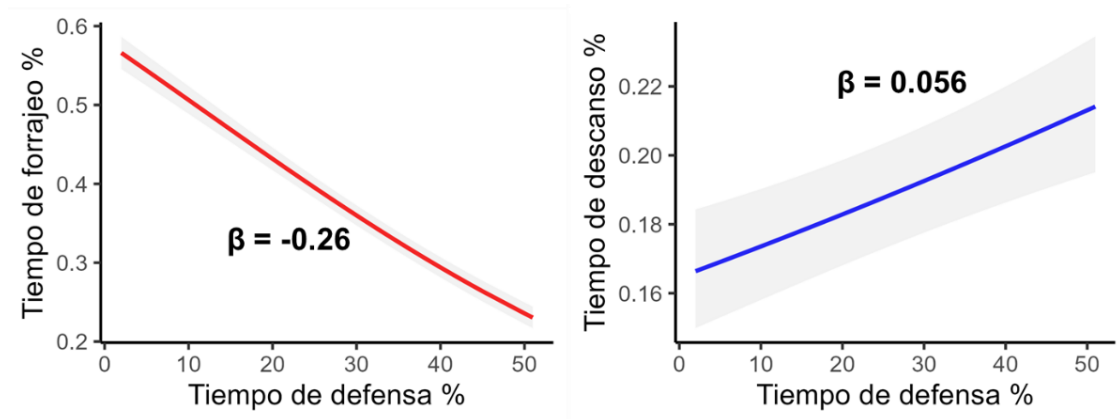


Figura 11. Relación entre el tiempo dedicado a la defensa territorial y el tiempo dedicado al forrajeo y el descanso en los individuos de *A. rutila* dueños de parches florales en áreas verdes de Mérida. Las relaciones positivas se muestran en azul y las relaciones negativas en rojo.

3.4 DISCUSIÓN

Los hallazgos del estudio sugieren que la densidad floral y la abundancia de *A. rutila* en las áreas verdes de Mérida afectaron la asignación del tiempo dedicado a las actividades en los individuos de *A. rutila* “dueños” de los parches florales. La abundancia de *A. rutila* y la densidad floral tuvieron efectos opuestos sobre el forrajeo y la defensa, con magnitudes similares en ambas actividades. En el caso del descanso, la densidad floral tuvo un efecto positivo más fuerte que el efecto negativo de la abundancia de *A. rutila*. A continuación, discutimos en detalle estos resultados a la luz de las hipótesis y predicciones planteadas.

Nuestros resultados apoyan nuestra primera predicción y coinciden con los de estudios previos que indican que un aumento en la densidad floral aumenta el tiempo que los colibríes dedican al forrajeo. Por ejemplo, se ha observado que, cuando la disponibilidad de recursos florales es alta, los colibríes incrementan su actividad de forrajeo para aprovechar esta abundancia (Hixon, 1983). Asimismo, en parches florales densos, los individuos territoriales concentran su actividad en estos sitios, lo que mejora su eficiencia de forrajeo y se traduce en un mayor tiempo dedicado a esta actividad (Baum y Grant, 2001). Este incremento en el tiempo de forrajeo podría estar relacionado con la calidad del recurso floral. Por ejemplo, Wolf y Hainsworth (1971) encontraron que, en parches con alto contenido de polen, el forrajeo resulta más rentable desde el punto de vista energético para los colibríes territoriales, lo cual favorece una mayor inversión de tiempo en esta actividad. Aunque en nuestro estudio no se midió directamente, la calidad de las flores influye en el forrajeo de los colibríes. Los rasgos morfológicos de las plantas son clave para los colibríes a la hora de seleccionar sus territorios (Maruyama et al., 2019; Weinstein y Graham, 2016). Por ejemplo, *A. rutila* utiliza señales visuales, como la tonalidad vistosa de las flores, para evaluar la calidad de un parche floral (Hixon, 1983; Schemske, 1975). En las áreas verdes incluidas en nuestro estudio, los individuos se alimentaron principalmente de especies con flores de colores vistosos: naranja en el caso del Ciricote (*Cordia dodecandra*) y amarillo en el de la Retama peninsular (*Senna racemosa*), las cuales representaron el 18 % y 13 % del consumo total, respectivamente. Además, cuatro especies del género *Ipomoea* (*I. carnea*, *I. tricolor*, *I. hederifolia* e *I. purpurea*), que también tienen flores de colores vistosos, contribuyeron en conjunto con otro 18 % del consumo registrado (Anexo, Fig. 5). Todas estas especies presentan rasgos ornitófilos, especialmente en cuanto a la coloración de sus flores, lo que sugiere que los individuos dominantes priorizan el forrajeo en estas plantas. Por ello, un aumento en la densidad de estas flores podría favorecer el forrajeo activo. Esta interpretación coincide con estudios previos que han identificado a *C.*

dodecandra y *S. racemosa* como especies clave en las redes de interacción de los bosques tropicales secos de la Península de Yucatán (Martínez-García et al. 2020). Asimismo, se ha documentado que diversas especies del género *Ipomoea* son utilizadas por los colibríes no solo por su contenido energético, sino también por sus rasgos morfológicos, como el color y la forma de la corola, que facilitan la detección y acceso al néctar (Queiroz et al. 2015; Des Marais y Rausher, 2010). Cabe destacar que, en nuestro estudio, los individuos de *A. rutila* se alimentaron tanto de plantas nativas como introducidas (Anexo, Fig. 6). Este patrón coincide con estudios previos que indican que, en entornos urbanos, la identidad biogeográfica de las plantas (nativa o no nativa) no determina de forma significativa su consumo por parte de los colibríes. Por ejemplo, Díaz y colaboradores (2020) encontraron que las redes de interacción entre colibríes y plantas en ambientes urbanos incluyen tanto especies nativas como introducidas en proporciones similares.

En concordancia con nuestra primera predicción, también encontramos que, un aumento en la densidad floral en los parches defendidos por *A. rutila*, redujo el tiempo dedicado a la defensa territorial. La relación entre la densidad floral y la defensa territorial en colibríes no es uniforme y varía entre estudios. Algunos estudios, encontraron que una mayor densidad floral puede intensificar el comportamiento territorial, incluyendo la persecución de intrusos (Justino et al., 2011; Temeles et al., 2004). Esto también se ha reportado en áreas urbanas donde la densidad floral incrementó el total de interacciones agonísticas (Lima-Passos et al. 2024). Por otro lado, otros trabajos sugieren que un incremento en la disponibilidad de flores favorece la coexistencia entre individuos, al reducir la necesidad de exclusión agresiva e incrementar cierta tolerancia a otros individuos (Tiebout, 1991; Feinsinger, 1976). Asimismo, la relación entre la densidad del recurso floral y la intensidad de la competencia puede variar según los rasgos territoriales de los colibríes (Márquez-Luna et al., 2018). Nuestros resultados parecen apoyar la idea de que un aumento en la densidad floral puede favorecer la coexistencia entre individuos de *A. rutila* en las áreas verdes de Mérida y reducir la defensa territorial. Trabajos como el de Mendonça y colaboradores (2021) mostraron que, los parches más densos y con una abundancia floral alta, son menos susceptibles al robo de néctar y a la intrusión de otros individuos, lo que propicia una menor presión por competencia. La calidad del néctar y el contenido de polen también influyen en la intensidad de la defensa territorial por parte de los colibríes. Cuando el volumen de néctar o su concentración de azúcares es bajo, la defensa de los parches florales puede no ser viable energéticamente (López-Segoviano et al., 2017; Chalcoff et al., 2008). Una baja calidad en el polen puede ocasionar una reducción en la defensa del recurso, ya que la recompensa

por defenderlos supera el costo de la defensa (Sawtelle, 2011; Camfield, 2006). Sugerimos para próximos estudios analizar a detalle el contenido de azúcar y la calidad del polen de las especies de plantas que frecuentaron los “dueños” de los parches florales en las áreas verdes estudiadas. Por otro lado, nuestros resultados podrían no reflejar completa y adecuadamente el efecto de la densidad floral sobre la defensa territorial. Por ejemplo, estudios como el de Jiménez y colaboradores (2012) señalan que la relación entre la abundancia floral y el comportamiento agresivo puede variar entre años en un mismo sitio, debido a factores como la fluctuación en la producción floral. Esto sugiere que nuestros hallazgos también podrían presentar variaciones interanuales o estacionales en las áreas verdes analizadas por lo que debería considerarse en estudios futuros. Cabe resaltar que, el hecho de que los “dueños” de los parches se alimentaron de plantas nativas y no nativas, sugiere que el aumento en el total de recursos independiente del origen de la planta puede reducir la presión de la competencia. Por ejemplo, el aumento en la abundancia y densidad de los recursos florales dentro a los alrededores de los parches florales favorece una mejor dispersión espacial de posibles intrusos (Roeleke et al. 2018).

Acorde con nuestra primera predicción, el tiempo dedicado al descanso también incrementó con en aumento en la densidad floral; sin embargo, contrario a nuestra hipótesis general y nuestra segunda predicción, su efecto fue más fuerte que el efecto de la abundancia de *A. rutila*. Nuestros resultados son similares a los de otros estudios que señalan que la densidad floral incrementa el tiempo que los “dueños” de los parches dedican al descanso. Por ejemplo, algunos estudios señalan que un aumento en la disponibilidad de los recursos alimenticios facilita una flexibilidad en la estrategia de forrajeo y la distribución del tiempo de otras actividades para no comprometer la adecuación de los individuos (González-Gómez et al. 2011; Grant, 1993). Además, un aumento en la densidad floral puede mejorar la distribución espacial de los individuos (Jiménez et al. 2012), facilitando la coexistencia y relajando la presión por la competencia por lo que los “dueños” pueden asignar más tiempo al descanso (Suárez y Gass, 2002). Cabe destacar que, entre las tres actividades analizadas, el tiempo dedicado al descanso mostró la mayor variación entre sitios, en comparación con el forrajeo y la defensa. Esta variación probablemente se relacione con diferencias en las características estructurales de las áreas verdes estudiadas. Por ejemplo, la disponibilidad y diversidad de perchas cercanas a los parches florales resulta clave para la vigilancia y el descanso de los individuos territoriales (Lanna et al., 2016). Por lo tanto, las diferencias en la estructura vegetal entre los sitios podrían explicar las variaciones observadas en el tiempo destinado al descanso. Esto es importante

si consideramos que cuando la densidad floral es alta, los “dueños” del parche pueden ser flexibles en su tipo de vuelo, optando por percharse en vez de un vuelo suspendido lo que reduce su costo energético (Pyke, 1981).

En cuanto al efecto de la abundancia de *A. rutila* sobre la asignación del tiempo por parte de los individuos “dueños” de los parches, acorde con nuestra primera predicción, un incremento en la abundancia de conespecíficos se asoció con una reducción en el tiempo destinado al forrajeo y al descanso, así como con un aumento en el tiempo dedicado a la defensa territorial. Nuestros resultados coinciden con estudios previos que encontraron que los individuos “dueños” de parches florales pueden intensificar el tiempo dedicado a la defensa a medida que aumenta el número de intrusos potenciales (Justino et al. 2011; Eberhard y Wald, 1994). De manera similar, Powers y McKee (1994) reportaron que los comportamientos agresivos destinados a la defensa del territorio se intensifican particularmente frente a individuos conespecíficos, aumentando el tiempo de defensa de su territorio comparado con el tiempo dedicado a defender frente a individuos de otras especies. En este sentido, nuestros hallazgos apoyan que el aumento de individuos conespecíficos incrementa el tiempo invertido a la defensa por parte de los “dueños” de los parches florales.

Un resultado interesante de nuestro estudio fue que, contrario a nuestra hipótesis y nuestra tercera predicción, que planteaba que la abundancia de conespecíficos sería el principal factor que influye sobre la asignación temporal de los dueños entre sus actividades, encontramos que la densidad floral tuvo un efecto de magnitud similar, e incluso mayor en algunos casos, como en el tiempo de descanso. (*A. rutila* $\beta = -0.04$, densidad floral $\beta = 0.22$). Las diferencias observadas en la magnitud de los efectos sugieren que una alta densidad floral en las áreas verdes podría favorecer el descanso y una defensa territorial más pasiva, lo cual permitiría a los “dueños” compensar el posible estrés en su adecuación provocado por el aumento en la presencia de conespecíficos. Además, este resultado sugiere que la organización del tiempo de actividad no parece depender principalmente de la competencia directa, sino también de la estructura espacial y la abundancia de los recursos, lo que podría tener implicaciones en la coexistencia de especies y en la dinámica de las interacciones en ambientes urbanos como las áreas verdes (Baum y Grant, 2001; Wolf y Hainsworth, 1971).

Acorde con nuestra tercera predicción, los resultados también sugieren que el aumento en el tiempo de la defensa territorial afecta en mayor medida al tiempo de forrajeo

comparado con el tiempo de descanso. Esto concuerda con otros estudios que han encontrado que un aumento en el número de individuos dificulta mantener el control exclusivo en los parches florales (Rousseu et al. 2014). No obstante, se ha señalado que, incluso cuando aumenta la abundancia de individuos conespecíficos, los colibríes “dueños” de los parches florales mantienen su preferencia por estos sitios debido a su alta calidad. Esto sugiere que, aunque el tiempo disponible para forrajear se vea reducido por el incremento en el tiempo de defensa, el beneficio energético de conservar el acceso exclusivo a estos parches supera el costo asociado a su defensa (Justino et al., 2011; Sandlin, 2000). Por ejemplo, Boyden (1978) encontró que los colibríes propietarios de parches florales incrementaban su tiempo dedicado a la defensa cuando la cantidad de néctar disponible triplicaba el costo energético que implicaba dicha defensa. El aumento en la defensa territorial por parte de los “dueños” en las áreas verdes, sugiere que la calidad de las flores defendidas compensa el tiempo dedicado a la defensa en lugar de al forrajeo. El tiempo que los individuos dedican a la defensa territorial y al forrajeo no depende únicamente de la cantidad de recurso floral disponible, sino también de la constante presión ejercida por el robo de néctar por parte de otros individuos (Jacobi y Antonini, 2008). Esto podría explicar por qué, en nuestros sitios de estudio, la abundancia de conespecíficos y la densidad floral influyeron, aunque de manera opuesta en la asignación de tiempo por parte de los “dueños” de los parches.

En cuanto al tiempo dedicado al descanso y la abundancia de *A. rutila*, nuestros resultados apoyan nuestra primera predicción y coinciden con estudios previos que han documentado una disminución de esta actividad en contextos de alta competencia. Por ejemplo, Copenhaver y Ewald (1980) observaron que un incremento de individuos intrusos conduce a una mayor inversión de tiempo en conductas defensivas activas y menos tiempo en descanso, implicando un elevado gasto energético debido al alto costo metabólico asociado con la defensa del territorio. Esto es importante si consideramos que el descanso es otra de las actividades clave de los colibríes, ya que en algunos casos ocupa más de la mitad de su tiempo diario (Hutto, 2014). Si bien se ha sugerido que los colibríes incrementan su tiempo de descanso o permanencia en perchas en parches con baja densidad floral (Tiebout, 1993), nuestros hallazgos indican una tendencia opuesta, con un mayor tiempo de descanso registrado en parches de mayor densidad floral. Nuestros resultados apoyan la idea de que el tiempo de descanso cumple varias funciones para los colibríes. Por ejemplo, Un aumento en el tiempo dedicado a descansar en perchas puede servir como

una vigilancia pasiva en los parches ante posibles intrusos (Calviño-Cancela, 2006; Woods y Ramsay, 2001).

Por último, los resultados obtenidos también pueden tener implicaciones importantes en la gestión de entornos urbanos. Por ejemplo, estudios como el de Wang y colaboradores (2024) señalan que incrementar la diversidad y complejidad floral en las áreas verdes incrementa la presencia y la frecuencia de consumo por parte de polinizadores. Considerando lo anterior, en las áreas verdes de Mérida pueden realizarse esfuerzos enfocados a la conservación de las especies de plantas en las que más tiempo forrajó *A. rutila*, como *Cordia dodecandra*, *Senna racemosa*, y las especies del género *Ipomea*. Además, una distribución espacial y temporal bien planificada de los parches florales dentro de las áreas verdes puede disminuir la presión de la competencia con individuos conespecíficos. Por ejemplo, un aumento en la distribución espacial de los recursos florales, favorece la adopción de diversas estrategias de forrajeo por parte de colibríes intrusos lo que puede reducir la intensidad de la competencia (Essenberg et al. 2013). Si existen parches florales junto a flores más dispersas dentro de áreas verdes, se favorecería un aumento de colibríes intrusos que pueden acceder a recursos sin provocar interacciones agresivas frecuentes con los dueños de los parches, disminuyendo el gasto energético de todos los individuos y permitiendo que coexistan más especies en un mismo espacio.

CAPÍTULO IV

DISCUSIÓN, CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS

4.1 Discusión

Los resultados de este estudio contribuyen al entendimiento de las interacciones ecológicas entre aves y plantas en las áreas verdes de Mérida. Abordamos dos aspectos clave dentro de este campo: la influencia de la abundancia de aves y plantas en el consumo de frutos en áreas verdes urbanas y la forma en la que la abundancia de *Amazilia rutila* y la densidad floral afectan el comportamiento de los “dueños” de parches florales en cuanto al tiempo dedicado al forrajeo, la defensa y el descanso.

Encontramos que el consumo de frutos nativos y no nativos responde de manera diferente a los cambios en la abundancia de aves y plantas que conlleva la urbanización. La abundancia de aves sinantrópicas fue el factor más importante para el consumo de frutos no nativos, por encima de la abundancia de plantas no nativas. Esto concuerda con otros estudios (Chan et al. 2021; Mandon-Dalger et al. 2004) que han encontrado un consumo frecuente de plantas no nativas dentro de la dieta de las especies sinantrópicas. Otros trabajos sugieren que, junto al consumo de sus frutos, las plantas no nativas son utilizadas por aves sinantrópicas para anidar, percharse u obtener alimento adicional como insectos (Aslan y Rejmánek, 2010) lo que sugiere que estas plantas son activamente utilizadas por aves en diversos contextos ecológicos lo que puede acrecentar su establecimiento en los sitios urbanos. En el caso de los frutos nativos, su consumo solo fue afectado significativamente por el aumento en la abundancia de las plantas y no por la abundancia de ninguno de los dos tipos de aves. Nuestros resultados sugieren que, aunque incrementa la abundancia de aves nativas, el consumo de frutos nativos puede estar limitado por otros factores más que por su abundancia. Por ejemplo, Tellería y Pérez-Tris (2006) encontraron que el rastreo y consumo de recursos está limitado por factores locales como la estructura vegetal de los hábitats o la edad de las aves. Otros factores que no tomamos en cuenta, pero pueden estar condicionando el consumo de frutos nativos es que las aves no sinantrópicas pueden basar el consumo de frutos en rasgos como el tamaño o calidad más que la abundancia (Jordano, 1995). Además, las especies presentes pueden estar complementando su dieta con otros recursos alimenticios dentro de las áreas verdes como los insectos (Sainz-Borgo, 2016), por lo que también sería relevante considerar otros recursos y los cambios en las dietas de las aves dentro de las áreas verdes urbanas. En resumen, nuestros hallazgos sugieren que las aves sinantrópicas aprovechan una dieta más amplia y responden principalmente a la abundancia de recursos, mientras que las aves

no sinantrópicas son más selectivas y dependen en mayor medida de adaptaciones coevolutivas con las plantas, más que su disponibilidad.

La estructura y las métricas de las redes de interacción entre aves y plantas variaron entre las distintas áreas verdes estudiadas. En los sitios más urbanizados, es decir, con mayor cobertura de concreto, las redes mostraron una mayor presencia de aves sinantrópicas y plantas no nativas, en comparación con los sitios con menor cobertura, donde se observó una mayor diversidad de especies tanto de aves como de plantas, incluyendo especies sinantrópicas y no sinantrópicas. Nuestros resultados coinciden con estudios previos que indican que, en áreas con alto grado de urbanización, las redes de interacción tienden a incluir en mayor medida a especies introducidas y adaptadas al entorno urbano. Por ejemplo, Schneiberg y colaboradores (2020) señalan que, en ambientes urbanos, las redes de interacción tienden a ser menos especializadas y presentan un aumento en las interacciones entre aves sinantrópicas y una amplia variedad de plantas, tanto nativas como introducidas. Esto da lugar a una distribución más homogénea de las interacciones dentro de la red. Ante la disminución de interacciones que involucran tanto a plantas nativas como a aves no sinantrópicas, nuestros resultados sugieren que las especies generalistas asumen un papel central en las redes de interacción ave-plantas dentro de las áreas verdes urbanas en las zonas más urbanizadas. Este patrón concuerda con lo reportado por Darío-Palacio y colaboradores (2016), quienes señalan que, en entornos urbanos, las especies generalistas pueden desempeñar un rol clave en la resiliencia de las redes ecológicas en las que participan. Comprender el papel de las especies introducidas en las interacciones ecológicas de los ambientes urbanos resulta fundamental, especialmente si se considera que estas especies suelen ser percibidas como nocivas o invasoras (Dipineto et al., 2013). En este contexto, futuros estudios en las áreas verdes urbanas de Mérida podrían enfocarse en evaluar si las interacciones entre aves sinantrópicas y plantas no nativas contribuyen al mantenimiento de funciones ecosistémicas clave, como la dispersión de semillas o la polinización (Carlo y Morales, 2016). Esto es importante porque otros trabajos sugieren que el incremento de especies introducidas en las redes ave-plantas puede ocasionar extinciones locales de plantas nativas ante una pérdida de interacciones (Díaz et al. 2020; García et al. 2014; Aizen et al. 2008).

Es importante señalar, que las relaciones encontradas deben ser tomadas con cautela, ya que se ha encontrado que la manera en que se analizan los datos puede afectar los resultados y su interpretación. Por ejemplo, analizar las interacciones por temporadas o a escala de paisaje podría revelar otras relaciones o patrones diferentes a las encontradas

en nuestro estudio (Carnicer et al. 2009). Además, aunque se ha sugerido que estas especies cumplen un rol en la dispersión de plantas no nativas dentro de zonas urbanas (Buckley et al. 2006) el rol de las especies como dispersores puede estar sobrestimado ya que pueden dispersarlos en zonas inadecuadas. Además, el éxito de colonización de las plantas invasoras depende de otros factores urbanos independientes de su dispersión por parte de las aves (Nievas et al. 2019).

En el segundo estudio analizamos cómo la abundancia de *Amazilia rutila* y la densidad floral influyen en el tiempo que los “dueños” de parches florales en áreas verdes urbanas dedican al forrajeo, la defensa territorial y el descanso. Tanto la abundancia de individuos como la densidad floral ejercieron efectos de magnitud similar, pero en direcciones opuestas sobre el tiempo destinado al forrajeo, defensa y descanso. En cuanto al tiempo de descanso, la densidad floral tuvo un impacto positivo mayor que el impacto negativo de la abundancia de *A. rutila*.

El aumento del tiempo dedicado a la defensa territorial, acompañado de una reducción en el tiempo de forrajeo, podría representar una fuente de estrés para los colibríes en las áreas verdes urbanas de Mérida. Diversos estudios indican que, durante eventos de competencia o agresión, los individuos que dominan los parches florales experimentan cambios en su velocidad de vuelo y mantienen un patrullaje constante (Sholtis et al., 2015). No obstante, la exposición frecuente a vuelos intermitentes puede alterar las tasas metabólicas (Chen y Welch, 2013), lo que representa un riesgo para su adecuación biológica y la supervivencia. El aumento en la densidad floral, que a su vez incrementó el tiempo dedicado al forrajeo y al descanso, sugiere que una mayor disponibilidad de recursos reduce parcialmente la presión de competencia intraespecífica. Por ejemplo, una mayor abundancia floral se asocia con patrones de forrajeo más eficientes y una vigilancia menos activa por parte de los “dueños” de los parches (Justino et al., 2011; Woods y Ramsay, 2001). No obstante, es importante señalar que el forrajeo parece depender de ciertas especies clave que favorecen dicha actividad. En nuestro estudio, el árbol de Ciricote (*Cordia dodecandra*) fue la especie más usada por *A. rutila*, esta especie ya había sido previamente reportada como una especie central en las redes polinizador-planta de diversas especies de colibríes en bosques tropicales secos de la península de Yucatán (Martínez-García et al. 2020). Considerando lo anterior, mantener estas especies en las áreas verdes urbanas es fundamental ya que una pérdida de estas especies podría reducir los beneficios de la densidad floral para los “dueños” de los parches florales.

Debemos considerar que el tiempo que los individuos de *A. rutila* destinan a sus actividades puede ser influenciado por diversos factores, que, aunque no se consideraron en este trabajo, es importante señalarlos. Las características físicas como el tamaño o el sexo de los individuos ocasionan cambios en las estrategias de defensa o forrajeo. Por ejemplo, se ha reportado que los individuos machos suelen ser más agresivos que las hembras (Feinsinger y Swarm, 1982; Florkowski et al. 2015; Nuñez-Rosas et al. 2019). Los cambios en los tiempos de las actividades de colibríes también pueden ser influenciados por factores como la estacionalidad, ya que se ha señalado que los comportamientos agresivos pueden incrementar durante la temporada de reproducción (Simpson, 2017). Evaluar si el aumento en el tiempo de defensa es mayor durante la temporada reproductiva en nuestros sitios de estudio ayudaría a determinar si la relación encontrada depende de la estacionalidad o es una tendencia constante a lo largo del año. Sugerimos que próximos estudios consideren la captura y marcaje de individuos para estimar la proporción de machos y hembras junto con la detección de nidos. Por último, estudios recientes han señalado una influencia negativa del ruido urbano y la temperatura de las áreas urbanas sobre los tiempos de forrajeo de los colibríes (Brancaccio-Pérez y Ortiz-Pulido, 2024; Powers et al. 2017). Por lo que las características ambientales de las áreas verdes pueden ser factor importante que afecte el balance de tiempo dedicado a diversas actividades en las áreas verdes urbanas.

En resumen, nuestros estudios resaltan la complejidad de las interacciones ecológicas en entornos urbanos y cómo la composición de las comunidades de aves, y la disponibilidad del recurso alimenticio moldean dichas interacciones. En futuros estudios, sería relevante explorar cómo la variabilidad estacional, la calidad de los recursos y la estructura del paisaje urbano influyen en estas interacciones, con el fin de desarrollar estrategias de manejo que favorezcan la coexistencia de especies nativas y la funcionalidad de los ecosistemas urbanos.

4.2 Conclusiones generales

La abundancia de aves sinantrópicas promueve el consumo de frutos no nativos dentro de las áreas verdes de Mérida.

El aumento en la abundancia de aves sinantrópicas en áreas urbanas favorece el consumo de frutos de plantas no nativas más que el incremento en la abundancia de dichas plantas. Este mayor consumo de frutos no nativos puede facilitar el establecimiento de estas

especies vegetales en la ciudad, impulsando cambios en la composición de los recursos alimenticios disponibles.

El consumo de frutos nativos en las áreas verdes responde sólo a la abundancia de estas especies de plantas en las áreas verdes de Mérida.

A diferencia de los frutos no nativos, el consumo de frutos de plantas nativas no mostró relación con la abundancia de ninguno de los dos tipos de aves analizados. Esto sugiere que la disminución de plantas nativas en entornos urbanos podría comprometer el consumo de sus frutos, afectando procesos ecológicos clave como la dispersión de semillas y la regeneración vegetal. Además, el consumo de estos frutos por parte de las aves podría estar determinado por factores morfológicos o coevolutivos, más que por su disponibilidad en el entorno.

La presencia de aves sinantrópicas y plantas no nativas afecta la estructura de las redes de interacción ave-plantas en las áreas verdes de Mérida.

Los cambios en la composición de las comunidades de aves y plantas en entornos urbanos afectan la estructura de las redes de interacción. En particular, la mayor abundancia de aves sinantrópicas y plantas no nativas promueve redes más homogéneas y menos especializadas, lo que podría tener implicaciones en la funcionalidad ecológica de estos sistemas. Por ejemplo, redes generalistas pueden facilitar la entrada y establecimiento de especies invasoras en estos hábitats.

La competencia intraespecífica en colibríes afecta la distribución del tiempo de sus actividades

Los “dueños” de los parches florales reducen su tiempo de forrajeo y descanso, mientras incrementan la defensa territorial ante un aumento en la presencia de individuos conespecíficos. Esto sugiere que la competencia intraespecífica influye en la asignación de tiempo entre actividades, llevando a una priorización de la defensa que podría alterar el balance energético de la especie en las áreas verdes urbanas.

El aumento de la densidad floral reduce el tiempo dedicado a la defensa

Un incremento en la disponibilidad de recursos florales disminuyó el tiempo dedicado a la defensa y aumentó el tiempo dedicado al forrajeo y descanso en *A. rutila*, lo que indica que una mayor abundancia floral puede reducir la presión competitiva y facilitar el consumo

de alimento y el descanso. Esto resalta la importancia de la planificación de áreas verdes urbanas con alta diversidad y abundancia floral.

La conservación de la biodiversidad en ciudades requiere estrategias de manejo basadas en la estructura y función de las redes de interacción

Los resultados sugieren las especies sinantrópicas toman un rol importante dentro de las interacciones ecológicas de los entornos urbanos ante la reducción de las especies nativas. Sin embargo, se requieren más estudios para evaluar si dichos cambios se están reflejando en procesos ecológicos como la polinización o dispersión de semillas. Considerando esto, la gestión de áreas verdes urbanas debe favorecer la presencia de plantas nativas y la regulación de la abundancia de especies introducidas que pueden afectar las interacciones ecológicas funcionales originales. Comprender cómo las especies responden a la urbanización permitirá diseñar estrategias para conservar la biodiversidad y promover la estabilidad y funcionalidad de los ecosistemas urbanos.

Nuestro trabajo ofrece un avance en el estudio de las redes ecológicas urbanas en la Península de Yucatán

Este estudio representa una primera aproximación para comprender cómo los cambios en la composición de especies de aves y plantas influye en las interacciones ecológicas en los ambientes urbanizados de la región y puede servir de base para futuros estudios de la ecología urbana en ciudades neotropicales.

4.3 Perspectivas

Aunque los resultados obtenidos fueron informativos y explicaron aspectos importantes de las interacciones ecológicas dentro de entornos urbanos como las áreas verdes, estos hallazgos pueden ser complementados considerando diferentes enfoques de estudio y experimentos. Algunas sugerencias en ese sentido son las siguientes:

Efectos a largo plazo de la urbanización en las redes ecológicas

Se requiere un monitoreo continuo para evaluar cómo la urbanización afecta la composición de especies a través de los años, ya que el tiempo de urbanización puede afectar la estructura de las redes de interacción y la estructura y composición biótica de las áreas verdes.

Impacto de la calidad y fenología de los recursos frutales y florales

Sería importante considerar cómo la variación estacional y la calidad de los frutos y flores influyen en el comportamiento de forrajeo y defensa territorial de los colibríes, así como en la dinámica de las interacciones de las aves con plantas nativas y no nativas.

Impacto de otros recursos alimenticios en las interacciones aves-plantas

Futuras investigaciones deben considerar la disponibilidad y el uso de otros recursos, como invertebrados, para determinar su efecto en la preferencia y frecuencia de consumo de frutos y el impacto de la amplitud del nicho alimenticio en el consumo de recursos por parte de las aves en las áreas verdes.

Influencia de la competencia interespecífica en la estructuración de las interacciones

Sería relevante analizar cómo la competencia entre *A. rutila* y otras especies nectarívoras afecta la distribución del tiempo de forrajeo y defensa, así como la especialización de las interacciones en diferentes niveles de urbanización.

Comparación entre diferentes ciudades

Finalmente, sería de gran utilidad comparar nuestros resultados con la dinámica de otras ciudades, para determinar si los patrones observados en Mérida son consistentes en otros entornos urbanos y así como comparar dichos resultados entre hábitats naturales y urbanos con el fin de evaluar los cambios clave en cada hábitat. Además, futuros estudios en las áreas verdes urbanas de Mérida podrían incorporar variables a escalas más amplias como a nivel del paisaje. Estudiar la conectividad entre áreas verdes, los porcentajes de coberturas alrededor de los parques o la fragmentación nos puede dar una visión más precisa de las interacciones entre aves y plantas en todo el paisaje urbano.

BIBLIOGRAFIA

Adrián, M. et al. (2009). Latitudinal patterns of species richness distribution in South American carnivores. *Mastozoología Neotropical*, 1, 95-108.

Aizan, M., Morales, C., Morales, J. (2008). Invasive Mutualists Erode Native Pollination Webs. *PLOS Biology*, 6, e31.

Amaya-Espinel, J. et al. (2019). The influence of building density on Neotropical bird communities found in small urban parks. *Landscape and Urban Planning*, 190, 1-10.

Andrada, F., Chacoff, N., Lomáscolo, S. (2024). Effect of green spaces and floral composition on the community of flower visitors in a piedmont city in Argentina. *Ecología Austral*, 34, 563-574.

Andresen, E., Arroyo-Rodríguez, V., Escobar, F. (2018). Tropical Biodiversity: The Importance of Biotic Interactions for Its Origin, Maintenance, Function, and Conservation. En: Dáttilo, W. y Rico-Gray, V. (Eds). *Ecological Networks in the Tropics*. Springer International Publishing AG.

Aouissi, H. et al. (2017). Impact of greenspaces in city on avian species richness and abundance in Northern Africa. *Comptes Rendus Biologies*, 340, 394-400.

Aronson, M. et al. (2014). A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proceedings of The Royal Society B*, 281, 20133330

Ashcroft, M. et al. (2011). An evaluation of environmental factors affecting species distributions. *Ecological Modelling*, 3, 524-531.

Aslan, C., Rejmánek, M. (2010). Native fruit traits may mediate dispersal competition between native and non-native plants. *NeoBiota*, 12, 1-24.

Barrientos, R., Cobos, V., Gómez, E. (2018). Avifauna del parque poniente Paseo Verde de Mérida, Yucatán. *Bioagrocencias*, 11, 24-33.

Barwise, Y., Kumar, P. (2020). Designing vegetation barriers for urban air pollution abatement: a practical review for appropriate plant species selection. *Climate and Atmospheric Science*, 3, 1-19.

Bascompte, J. (2009). Mutualistic networks. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7, 429-436.

Bascompte, J., Jordano, P. (2014). *Mutualistic Networks*. Princeton University Press, pp.292.

Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C., Olesen, J. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100, 9383-9387.

Bascompte, J., Jordano, P., Olesen, J. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312, 431-433.

Bates, D. et al. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48

Baum, K., Grant, W. (2001). Hummingbird foraging behavior in different patch types: simulation of alternative strategies. *Ecological Modelling*, 137, 201-209.

Béla, C., Magura, T., Lövei, G. (2018). A meta-analysis indicates reduced predation pressure with increasing urbanization. *Landscape and Urban Planning*, 180, 54-59.

Belcher, R. et al. (2018). Vegetation on and around large-scale buildings positively influences native tropical bird abundance and bird species richness. *Urban Ecosystems*, 22, 213-225.

Beltrán, R., Traveset, A. (2017). Redes de interacción entre flores e himenópteros en dos comunidades costeras. Efectos de la pérdida de hábitat. *Ecosistemas*, 2, 102-114.

Berggren, A. et al. (2009). The distribution and abundance of animal populations in a climate of uncertainty. *OIKOS*, 118, 1121-1126.

Bhattacharyya, S., Singh B., Singh, G., (2019). Seasonal variations in the time–activity budget of Royle's pika in the Western Himalaya, India. *Journal of Natural History*, 53, 31-32.

Birnie-Gauvin, K. et al. (2016). Sublethal consequences of urban life for wild vertebrates. *Environmental Reviews*, 4, 416-425.

Blair, R. (1996). Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological Applications*, 6, 506-519.

Blake, J., Loiselle, B. (2000). Diversity of birds along an elevational gradient in the Cordillera Central, Costa Rica. *The Auk*, 3, 663-686.

Blüthgen, N. et al. (2008). What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits?. *Ecology*, 89, 3387-3399.

Blüthgen, N., Menzel, F., Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks, *BMC Ecology*, 6, 1-12.

Bodkin, J., Monson, D., Esslinger, G. (2010). Activity Budgets Derived From Time-Depth Recorders in a Diving Mammal. *Wildlife Management*, 71, 2034-2044.

Bolund, P., Hunhammar, S. (1999). Ecosystem services in urban areas. *Ecological Economics*, 29, 293-301.

Bonebrake, T. et al. (2025). Tropical cities as windows into the ecosystems of our present and future. *BIOTROPICA*, 57, 1-17.

Bonier, F., Martin, P., Wingfield, J. (2017). Urban birds have broader environmental tolerance. *Biology Letters*, 6, 670-673.

Boyden, T. (1978). Territorial Defense against Hummingbirds and Insects by Tropical Hummingbirds. *The Condor*, 80, 216-221.

Brancaccio-Pérez, E., Ortiz-Pulido, R. (2024). Urban noise effects on foraging activity of a hummingbird community. *The Wilson Journal of Ornithology*, 136, 254-261.

Breed, M., Moore, J. (2016). Homeostasis and Time Budgets. In: Breed, M., Moore, J. (Eds). *Animal Behavior*, Academic Press.

Briana, G. (2016). "Resource Quality and Defense: Feeding Behaviors and Female Territoriality in Two Species of Tropical Hummingbird" (2016). Independent Study Project (ISP) Collection. 2473.

Brush, J., Brush, T., Racelis, A. (2020). Effects of Urbanization on Buff-bellied Hummingbirds in Subtropical South Texas. *Cities and the Environment*, 13, 1-11.

Buckley, Y. et al. (2006). Management of plant invasions mediated by frugivore interactions. *Journal of Applied Ecology*, 43, 848-857.

Burghardt, K., Tallamy, D., Shriver, G. (2009). Impact of Native Plants on Bird and Butterfly Biodiversity in Suburban Landscapes. *Conservation Ecology*, 23, 219-224.

Busse, A. et al. (2013). Species richness in urban parks and its drivers: A review of empirical evidence. *Urban Ecosystems*, 17, 305-327.

Bustamante-Castillo, M., Hernández, B., Arizmendi, M., (2018). Hummingbird Diversity and Assemblage Composition in a Disturbed Tropical Dry Forest of Guatemala. 11, 1-15.

Calba, S., Maris, V., Devictor, V. (2014). Measuring and explaining large-scale distribution of functional and phylogenetic diversity in birds: separating ecological drivers from methodological choices. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 669-678.

Calder, W. (1975). Daylength and the Hummingbirds' Use of Time. *The Auk*, 92, 81-97.

Callaghan, C. et al (2019). Generalists are the most urban-tolerant of birds: a phylogenetically controlled analysis of ecological and life history traits using a novel continuous measure of bird responses to urbanization. *OIKOS*, 128, 845-858.

Callaghan, C. et al. (2018). The effects of local and landscape habitat attributes on bird diversity in urban greenspaces. *Ecosphere*, 9, e02347.

Callaghan, C. et al. (2019). Heterogeneous urban green areas are bird diversity hotspots: insights using continental-scale citizen science data. *Landscape Ecology*, 34, 1231-1246.

Calviño-Cancela, M. (2006). Time-activity budgets and behaviour of the Amazilia hummingbird, *Amazilia amazilia* (Apodiformes: Trochilidae) in an urban environment. *Revista de Biología Tropical*. 54, 873-878.

Camfield, A. (2006). Resource value affects territorial defense by Broad-tailed and Rufous hummingbirds. *Journal of Field Ornithology*, 77, 120-125.

Carbó-Ramírez, P., Zuria, I. (2011). The value of small urban green spaces for birds in a Mexican city. *Landscape and Urban Planning*, 100, 213-222.

Carlo, T., Morales, J. (2016). Generalist birds promote tropical forest regeneration and increase plant diversity via rare-biased seed dispersal. *Ecology*, 97, 1819-1831.

Carnicer, J., Jordano, P., Melián, C. (2009). The temporal dynamics of resource use by frugivorous birds: a network approach. *Ecology*, 90, 1958-1970.

Carvajal, J. (2019). Birds vs bricks: Patterns of species diversity in response to urbanization in a Neotropical Andean city. *PLOS ONE*, 6, 1-20.

Casas, G. et al. (2016). Habitat Structure Influences the Diversity, Richness and Composition of Bird Assemblages in Successional Atlantic Rain Forests. *Tropical Conservation Science*, 1, 503-524.

Castro, J. et al. (2017). Street trees reduce the negative effects of urbanization on birds. *PLOS ONE*, 3, 1-19.

Cestari, C., da Silva, C., de Melo, C. (2019). Keeping safe and fed: large heterospecific shorebird flocks to decrease intraspecific competition. *Journal of Avian Biology*, 1, 1-8.

Chaiyarat, R. et al. (2009). Relationships between urban parks and bird diversity in the Bangkok metropolitan area, Thailand. *Urban Ecosystems*, 22, 201-212.

Chalcoff, V., Aizen, M., Galetto, L. (2008). Sugar Preferences of the Green-Backed Firecrown Hummingbird (*Sephanoides sephaniodes*): A Field Experiment. *The Auk*, 125, 60-66.

Chamberlain, D. et al. (2007). Determinants of bird species richness in public green spaces. *British Trust for Ornithology*, 1, 87-97.

Chan, A. et al. (2021). Diet, ecological role and potential ecosystem services of the fruit bat, *Cynopterus brachyotis*, in a tropical city. *Urban Ecosystem*, 24, 251–263.

Charnov, E. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9, 129-136.

Chávez, C. (2014). Relación entre la avifauna, la vegetación y las construcciones en plazas y parques de la Ciudad de Valdivia. Universidad Austral de Chile. pp. 45.

Chen, C., Welch, K. (2013). Hummingbirds can fuel expensive hovering flight completely with either exogenous glucose or fructose. *Functional Ecology*, 28, 589–600.

Chen, R., Cheng, S. (2022). Detecting nestedness in city parks for urban biodiversity conservation. *Urban Ecosystems*, 25, 1839-1850.

Chick, L. et al. (2019). Urban heat islands advance the timing of reproduction in a social insect. *Journal of Thermal Biology*, 80, 119-125.

Childers, D. et al. (2015). An Ecology for Cities: A Transformational Nexus of Design and Ecology to Advance Climate Change Resilience and Urban Sustainability. *Sustainability*, 7, 3774-3791.

Chipman, E. et al. (2008). Effects of Human Land Use on Western Burrowing Owl Foraging and Activity Budgets. *Journal of Raptor Research*, 42, 87-98.

Chupp, A., Battaglia, L. (2016). Bird-Plant Interactions and Vulnerability to Biological Invasions. *Journal of Plant Ecology*, 9, 692-702.

Churkina, G. (2016). The Role of Urbanization in the Global Carbon Cycle. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3, 1-9.

Ciach, M., Fröhlich, A. (2017). Habitat type, food resources, noise and light pollution explain the species composition, abundance and stability of a winter bird assemblage in an urban environment. *Urban Ecosystems*, 20, 547-559.

Collins, C. (2016). Food habits and resource partitioning in a guild of Neotropical swifts. *The Wilson Journal of Ornithology*, 2, 239-248.

Collins, J. et al. (2000). A new urban ecology. *American Scientist*, 88, 416-425.

Collins, P. et al. (2016). Energetic consequences of time-activity budgets for a breeding seabird. *Journal of Zoology*, 300, 153-162.

Colorado, G. (2015). How ecological communities are structured: A review on ecological assembly rules. *Revista EIA*, 24, 27-53.

CONABIO. (2021). Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. In: <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>.

Copenhaver, C., Ewald, P. (1980). Cost of territory establishment in hummingbirds. *Oecologia*, 46, 155-160.

Corral, A. et al. (2020). Plant-bird mutualistic interactions can contribute to the regeneration of forest and non-forest urban patches in the Brazilian Cerrado. *Urban Ecosystems*, 24, 205-213.

Cortés, G., Gordillo A., Navarro A. (2012). Biogeographical patterns of the Yucatan Peninsula birds. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 2, 530-542.

Costa, G. et al. (2008). Detecting the influence of climatic variables on species distributions: a test using GIS niche-based models along a steep longitudinal environmental gradient. *Journal of Biogeography*, 35, 637-646.

Cotton, P. (2007). Seasonal resource tracking by Amazonian hummingbirds. *IBIS*, 149, 135-142.

Cotton, P. (2001). The Behavior and Interactions of Birds Visiting *Erythrina fusca* Flowers in the Colombian Amazon. *BIOTROPICA*, 33, 662-669.

Coux, C. et al. (2021). Tricky partners: native plants show stronger interaction preferences than their exotic counterparts. *Ecology*, 102, e03239.

Crane, H. (2011). Effect of resource manipulation on aggression in the Steely-vented hummingbird (*Amazilia saucerrottei*), May 2011. Monteverde Institute: Tropical Ecology and Conservation, 78, 1-7.

Croci, S. et al. (2008). Does urbanization filter birds on the basis of their biological traits?. *The Condor*, 2, 223-240.

Csardi, G., Nepusz, T. (2006). The igraph software package for complex network research. *InterJournal, Complex Systems*, 1695, 1-9.

Cueto, O. et al. (2009). Urbanization effects upon the air temperature in Mexicali, B. C., México. *Atmósfera*, 4, 349-365.

Cui, Y. et al. (2016). Influence of Urbanization Factors on Surface Urban Heat Island Intensity: A Comparison of Countries at Different Developmental Phases. *Sustainability*, 8, 1-14.

Da Cunha, J., Rodríguez, J. (2009). Crecimiento urbano y movilidad en América Latina. *Revista Latinoamericana de Población*, 3, 27-64.

Dale, S. (2018). Urban bird community composition influenced by size of urban green spaces, presence of native forest, and urbanization. *Urban Ecosystems*, 21, 1-14.

Dalsgaard, B. et al. (2017). Opposed latitudinal patterns of network-derived and dietary specialization in avian plant–frugivore interaction systems. *Ecography*, 40, 1395-1401.

Darío-Palacio, R., Valderrama-Ardila, C., Kattan, G. (2016). Generalist Species Have a Central Role In a Highly Diverse Plant–Frugivore Network. *BIOTROPICA*, 48, 349-355.

Daude, C. et al. (2017). Crecimiento urbano y acceso a oportunidades: un desafío para América Latina. (Ed) Banco de Desarrollo de América Latina. pp. 264.

Davis, R. et al. (2013). Impacts of urbanization on the native avifauna of Perth, Western Australia. *Urban Ecosystem*, 16, 427–452.

De Montis, A. et al. (2019). Resilient ecological networks: A comparative approach. *Land Use Policy*, 89, 1-10.

Dehling, M. (2018). The Structure of ecological Networks, En: Pascual, M. y Dunne, J. (Eds), *Ecological Networks in the Tropics: An Integrative Overview of Species Interactions from Some of the Most Species-Rich Habitats on Earth*. Springer International Publishing AG. pp. 15-28.

Delmas, E. et al. (2018). Analysis ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, 1, 16-36.

Delong, J., Vasseur, D. (2013). Linked exploitation and interference competition drives the variable behavior of a classic predator–prey system. *OIKOS*, 10, 1393-1400.

Des Marais, D., Rausher, M. (2010). Parallel evolution at multiple levels in the origin of hummingbird pollinated flowers in Ipomoea. *Evolution*, 64, 2044-2054.

Díaz, A. et al. (2024). Diet and bird-plant interaction networks based on citizen science data in Lima, Peru: exotic and native species are important. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 59, 1-16.

Díaz, S., Lara, C., Arizmendi, M. (2020). Land-Use Change in a Mexican Dry Forest Promotes Species Turnover and Increases Nestedness in Plant-Hummingbird Networks: Are Exotic Plants Taking Over?. *Tropical Conservation Science*, 13, 1-15.

Dimoudi, A., Nikolopoulou, M. (2003). Vegetation in the urban environment: microclimatic analysis and benefits. *Energy and Buildings*, 35, 69-76.

Dipineto, L. et al. (2013). Synanthropic Birds and Parasites. *Avian Diseases*, 57, 756-758.

Dolan, R., Moore, M., Stephens, J. (2011). Documenting effects of urbanization on flora using herbarium records. *Journal of Ecology*, 99, 1055-1062.

Donoso, I. et al. (2017). Complementary Effects of Species Abundances and Ecological Neighborhood on the Occurrence of Fruit-Frugivore Interactions. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5, 1-12.

Doral, F., Rodríguez, I. Meseguer, A. Modelos de ecuaciones estructurales en investigaciones de ciencias sociales: Experiencia de uso en Facebook. *Revista de Ciencias Sociales*, 1, 22-40.

Dormann, C., Gruber, B., Fruend, J. (2008). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R news*, 2, 8-11.

Duca, C., Nilton, J., Barros, F. (2023). Diet of birds: assessing the stomach contents of some Neotropical species. *Ornithology Research*, 31, 298-301.

Ducatez, S.†, Clavel, J., Lefebvre, L. (2015). Ecological generalism and behavioural innovation in birds: technical intelligence or the simple incorporation of new foods?. *Journal of Animal Ecology*, 84, 79-89.

Duno, R. et al. (2010). Flora de la Península de Yucatán. en: <http://cicy.mx/sitios/flora%20digital/>. [Acceso diciembre 2024].

Eberhard, J., Ewald, P. (1994). Food availability, intrusion pressure and territory size: an experimental study of Anna's hummingbirds (*Calypte anna*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 34, 11-18.

Echeverri, A., et al. (2019). Precipitation and tree cover gradients structure avian alpha diversity in North-western Costa Rica. Diversity and distributions, 8, 1222-1233.

Ellis, E., Hernández, I., Romero, J. (2017). Los procesos y causas del cambio en la cobertura forestal de la Península Yucatán, México. Ecosistemas, 1, 101-111.

English, S. et al. (2024). Demographic mechanisms and anthropogenic drivers of contrasting population dynamics of hummingbirds. Biological Conservation, 289, 110415.

Enloe, H. et al. (2015). Urbanization effects on soil nitrogen transformations and microbial biomass in the subtropics. Urban Ecosystems, 18, 963-976.

Espadas, C., Durán, R., Argáez, J. (2003). Phytogeographic analysis of taxa endemic to the Yucatán Peninsula using geographic information systems, the domain heuristic method and parsimony analysis of endemism. Diversity and Distributions, 9, 313–330.

Essenberg, C., Elle, E., Day, T. (2013). Explaining the Effects of Floral Density on Flower Visitor Species Composition. The American Naturalist, 181, 344-356.

Ewald, P., Carpenter, L. (1978). Territorial responses to energy manipulations in the Anna hummingbird. Oecologia, 31, 277-292.

Faeth, S. et al. (2005). Trophic dynamics in urban communities. BioScience, 5, 399-407.

Faggi, A., Perepelizin, P. (2006). Riqueza de aves a lo largo de un gradiente de urbanización en la ciudad de Buenos Aires. Rev. Mus. Argentino Ciencias. Naturales., 2, 289-297.

Farrell, K. (2017). The Rapid Urban Growth Triad: A New Conceptual Framework for Examining the Urban Transition in Developing Countries. Sustainability, 9, 1-19.

Feinsinger, P. (1976). Organization of a Tropical Guild of Nectarivorous Birds. *Ecological Monographs*, 46, 257-291.

Feinsinger, P., Swarm, L. (1982). "Ecological Release," Seasonal Variation in Food Supply, and the Hummingbird *Amazilia Tobaci* on Trinidad and Tobago. *Ecology*, 63, 1574-1587.

Ferger, S. et al. (2014). Food resources and vegetation structure mediate climatic effects on species richness of birds. *Global Ecology and Biogeography*, 5, 541-549.

Ferrini, F. et al. (2020). Role of Vegetation as a Mitigating Factor in the Urban Context. *Sustainability*, 12, 1-22.

Fink, D. et al. (2022). Estado y tendencias de eBird, versión de datos: 2022; Publicado: 2023. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, Nueva York.

Fischer, J. et al. (2014). Categorizing wildlife responses to urbanization and conservation implications of terminology. *Conservation Biology*, 1, 1-4.

Fisogni, A. et al. (2022). Seasonal trajectories of plant-pollinator interaction networks differ following phenological mismatches along urbanization gradient. *Landscape and Urban Planning*, 226, 104512.

Florkowski, M. et al. (2015). Resource defense and territorial behavior of male and female Ruby-throated Hummingbirds (*Archilochus colubris*). University of Michigan Biological Station.

Forsman, J., Mönkkönen, M., Hukkanen, M. (2001). Effects of predation on community assembly and spatial dispersion of breeding forest birds. *Ecology*, 1, 232-244.

Francis, R., Chadwick, M. (2012). What makes a species synurbic?. *Applied Geography*, 32, 514-521.

Fricke, E., Svenning, J. (2020) Accelerating homogenization of the global plant-frugivore meta-network. *Nature*, 585, 74-78.

Fuller, R. et al. (2008). Garden bird feeding predicts the structure of urban avian assemblages. *Diversity and Distributions*, 14, 131-137.

Gaertner, M. et al. (2017). Non-native species in urban environments: patterns, processes, impacts and challenges. *Biological Invasions*, 19, 3461-3469.

Gallinat, A., Primack, R., Lloyd-Evans, T. (2020). Can invasive species replace native species as a resource for birds under climate change? A case study on bird-fruit interactions. *Biological Conservation*, 241, 108268.

García, C. (2000). Un diagnóstico de los niveles de consolidación de vivienda en la periferia de Mérida. *Cuadernos Arquitectura de Yucatán* 13, Facultad de Arquitectura, Universidad Autónoma de Yucatán. pp. 19-29.

García, D. (2016). Birds in ecological networks: insights from bird-plant mutualistic interactions. *Ardeloa*, 63, 151-180.

García, D. et al. (2014). Exotic birds increase generalization and compensate for native bird decline in plant–frugivore assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 83, 1441-1450

García-Jirón, J. et al. (2020). Biotic interactions hold the key to understanding metacommunity organization. *Ecography*, 43, 1180-190.

Gaston, K. (2000). Global patterns in biodiversity. *NATURE*, 405, 220-227.

Gay, S., Feldman, R. (2022). A cada palabra su peso: No-nativos e invasores. Desde el Herbario CICY, 14, 1-4.

Gherghel, J., Brischoux, F., Papes, M. (2018). Using biotic interactions in broad-scale estimates of species' distributions. *Journal of Biogeography*, 9, 2216-2225.

Gillespie, T., Hartmut, W. (2001). Distribution of bird species richness at a regional scale in tropical dry forest of Central America, *Journal of Biogeography*, 28, 651-662.

Gillings, S. et al. (2008). Distribution and abundance of birds and their habitats within the lowland farmland of Britain in winter. *Bird study*, 55, 8-22.

Gleditsch, J. (2017). The Role of Invasive Plant Species in Urban Avian Conservation. En: Murgui E., Hedblom M., editores. *Ecology and Conservation of Birds in Urban Environments*. Springer International Publishing AG.

González-Gómez, P. et al. (2011). Flexibility of foraging behavior in hummingbirds: The role of energy constraints and cognitive abilities. *The Auk*, 128, 36-42.

González-Gómez, P. et al. (2011). Thermoregulatory cost affects territorial behavior in hummingbirds: a model and its application. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 2141-2148.

Google maps. (2021) Imagen satelital de la Ciudad de Mérida, Yucatán. [Acceso febrero 2022].

Grace, B. et al. (2007). Does species diversity limit productivity in natural grassland communities?. *Ecology Letters*, 10, 680-689.

Grant, J. (1993). Whether or not to defend? The influence of resource distribution. *Marine Behaviour and Physiology*, 23, 137-153.

Gray, E., Van Heezik, Y. (2015). Exotic trees can sustain native birds in urban woodlands. *Urban Ecosystems*, 19, 315-329.

Gross, N. et al. (2009). Linking individual response to biotic interactions with community structure: a trait-based framework. *Functional Ecology*, 6, 1167-1178.

Grzędzicka, E., Reif, J. (2020). Impacts of an invasive plant on bird communities differ along a habitat gradient. *Global Ecology and Conservation*, 23, 1-12.

Gu, B. et al. (2012). The long-term impact of urbanization on nitrogen patterns and dynamics in Shanghai, China. *Environmental Pollution*, 171, 30-37.

Guetté, A. et al. (2017). Measuring the synanthropy of species and communities to monitor the effects of urbanization on biodiversity. *Ecological Indicators*, 79, 139-154.

Guix, J.C. (2007). The role of alien plants in the composition of fruit-eating bird assemblages in Brazilian urban ecosystems. *Orsis*, 22, 87-104.

Hadley, A. et al. (2017). Forest fragmentation and loss reduce richness, availability, and specialization in tropical hummingbird communities. *BIOTROPICA*, 50, 74-83.

Halbritter, A. et al. (2013). How comparable are species distributions along elevational and latitudinal climate gradients?. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 1228-1237.

Hamid, A., Tan, P. (2017). Urban Ecological Networks for Biodiversity Conservation in Cities. En: Tan, P., Jim, P. (eds). Greening Cities. Advances in 21st Century Human Settlements. Springer, Singapore. pp. 251-277.

Hasui, E., Souza, V., Rodrigues, W. (2007). Effects of Vegetation Traits on Habitat Preferences of Frugivorous Birds in Atlantic Rain Forest. BIOTROPICA, 39, 502-509.

He, M. et al. (2022). Effects of Landscape and Local Factors on the Diversity of Flower-Visitor Groups under an Urbanization Gradient, a Case Study in Wuhan, China. Diversity, 3, 208-229.

Higgins, J., Grant, M. (2006). Relationships between bird abundance and the composition and structure of moorland vegetation. Bird study, 53, 112-125.

Hindmarch, S., Elliot, J. (2015). When owls go town: the diet of urban barred owls. Journal of Raptor Research, 1, 66-74.

Hixon, M., Carpenter, F., Paton, D., (1983). Territory Area, Flower Density, and Time Budgeting in Hummingbirds: An Experimental and Theoretical Analysis. The American Naturalist, 122, 366-391.

Hötker, H., (1999). What determines the time-activity budgets of Avocets (*Recurvirostra avosetta*) ?. Journal of Ornithology. 140, 57-71.

Hsieh, T., Ma, K., Chao, A. (2022). iNEXT: Interpolation and Extrapolation for Species Diversity. <https://cran.r-project.org/web/packages/iNEXT/index.html>

Hussain, M. Jackson, J., Ollerton, J. (2022). Plant–bee interactions and resource utilisation in an urban landscape. Urban Ecosystems, 25, 1913-1924.

Hussain, M., Imityaz, I. (2018). Urbanization concepts, dimensions and factors, International Journal of Recent Scientific Research, 1, 23513-23523.

Hutto, R. (2014). Time Budgets of Male Calliope Hummingbirds on a Dispersed Lek. The Wilson Journal of Ornithology, 126, 121-128.

Idilfitri, S., Nik, N. (2012). Role of Ornamental Vegetation for Birds Habitats in Urban Parks: Case Study FRIM, Malaysia. Procedia-Social and Behavioral Sciences, 68, 894-909.

Ings, T., Hawes, J. (2018). The History of ecological Networks, En: Pascual, M. y Dunne, J. (Eds), Ecological Networks in the Tropics: An Integrative Overview of Species Interactions from Some of the Most Species-Rich Habitats on Earth. .Springer International Publishing AG. pp. 15-28.

Instituto Municipal de Planeación de Mérida (2016). Programa Municipal de Desarrollo Urbano Visión 2040. Disponible en: <http://merida.gob.mx/municipio/portal/especiales/pmdu> [Acceso enero 2020].

Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI) (2021). Censo de Población y Vivienda 2020. Principales resultados por AGEB y manzana urbana. Disponible en: <https://www.inegi.org.mx/app/scitel/Default?ev=10> [Acceso agosto, 2021].

IPBES (2019): Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. E. S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, and H. T. Ngo (editors). IPBES secretariat, Bonn, Germany. 1148 pages.

Iracheta, A., Bolio, J. (2012). Mérida Metropolitana, Propuesta Integral de Desarrollo. 1ª Edición. FPEYucatán, A.C. pp. 193.

Islebe, G. et al. (2015). Biodiversity and Conservation of the Yucatan Peninsula. Editorial Springer. pp. 401.

Jacobi, C., Antonini, Y. (2008). Pollinators and defence of *Stachytarpheta glabra* (Verbenaceae) nectar resources by the hummingbird *Colibri serrirostris* (Trochilidae) on ironstone outcrops in south-east Brazil. Journal of Tropical Ecology, 24, 301-308.

Jankowski, J. et al. (2012). The role of competition in structuring tropical bird communities. Ornitología Neotropical, 23, 97-106.

Jasmani, Z. et al. (2017). The influence of small urban parks characteristics on bird diversity: A case study of Petaling Jaya, Malaysia. Urban Ecosystems, 20, 227-243.

Jiménez, L., Negrete-Yankelevich, S., Macías-Ordoñez, R. (2012). Spatial association between floral resources and hummingbird activity in a Mexican tropical montane cloud forest. Journal of Tropical Ecology, 28, 497-506.

Johnston, R. (2001). Synanthropic birds of North America. En: Marzluff, J., Bowman R., Donnelly, R. (eds). *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Springer, Boston, MA.

Jokimäki, J. (1999). Occurrence of breeding bird species in urban parks: Effects of park structure and broad-scale variables. *Urban Ecosystems*, 3, 21-34.

Jordano, P. (1995). Frugivore-Mediated Selection on Fruit and Seed Size: Birds and St. Lucie's Cherry, *Prunus Mahaleb*. *Ecology*, 76, 2627-2639.

Jordano, P., Vázquez, D. (2008). Redes complejas de interacciones planta-animal. En: Medel, R., Aizen, M. y Zamora, R. (Eds) *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.

Julliard, R. et al. (2006). Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters*, 9, 1237-1244.

Juricic, E., Jokimäki, J. (2001). A habitat island approach to conserving birds in urban landscape: case studies from southern and northern Europe. *Biodiversity and Conservation*, 10, 2023-2043.

Justino, D., Maruyama, P., Oliveira, P. (2011). Floral resource availability and hummingbird territorial behaviour on a Neotropical savanna shrub. *Journal of Ornithology*, 153, 189-197.

Kang, W., Chon, J., Kim, G. (2020). Urban Ecosystem Services: A Review of the Knowledge Components and Evolution in the 2010s. *Sustainability*, 12, 1-12.

Kark, S. et al. (2007). Living in the city: can anyone become an 'urban exploiter'?. *Journal of Biogeography*, 34, 638-651.

Karr, J. (1976). Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical bird communities. *The American Naturalist*, 976, 973-994.

Karr, J., Brawn, J. (1990). Food resources of understory birds in Central Panama: Quantification and effects on avian populations. *Studies in Avian Biology*, 13, 58-64.

Kath, J., Maron, M., Dunn, P. (2009). Interspecific competition and small bird diversity in an urbanizing landscape. *Landscape and Urban Planning*, 92, 72-79.

Kattan, G., Franco, P. (2004). Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: area and mass effects. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 451-458.

Khanaposhtani, M. et al. (2012). Effect of Habitat Complexity on Richness, Abundance and Distributional Pattern of Forest Birds. *Environmental Management*, 2, 296-303.

Khera, N. et al. (2009). Interrelationship of birds and habitat features in urban greenspaces in Delhi, India. *Urban Forestry and Urban Greening*, 8, 187-196.

Kissling, W., Field, R., Böhning-Gaese, K. (2008). Spatial patterns of woody plant and bird diversity: functional relationships or environmental effects?. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 327-339.

Kodric-Brown, A., Brown, J. (1978). Influence of Economics, Interspecific Competition, and Sexual Dimorphism on Territoriality of Migrant Rufous Hummingbirds. *Ecology*, 59, 285-296.

Lanna, L. et al. (2017). Feeding behavior by hummingbirds (Aves: Trochilidae) in artificial food patches in an Atlantic Forest remnant in southeastern Brazil. *Zoologia*, 34, 1-9.

Lanna, L. et al. (2016). Perch Usage by Hummingbirds in a Fragment of Atlantic Forest in Brazil. *The Wilson Journal of Ornithology*, 128, 453-459.

Lara, N. et al. (2012). Hummingbird–plant mutualistic networks in central–eastern Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83, 569-577.

Le Louarn, M. et al. (2016). Interference competition between an invasive parakeet and native bird species at feeding sites. *Journal of Ethology*, 3, 291-298.

Lefcheck, J. (2016). PiecewiseSEM: Piecewise structural equation modeling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 573-579.

Leveau, L. (2013). Relaciones aves-hábitat en el sector suburbano de Mar de Plata, Argentina. *Ornitología Neotropical*, 24, 201-2012.

Leveau, L. et al. (2019). A global consistent positive effect of urban green area size on bird richness. *Avian Research*, 1-14.

Leveau, L. et al. (2019). A global consistent positive effect of urban green area size on bird richness. *Avian Research*, 10, <https://doi.org/10.1186/s40657-019-0168-3>.

Leveau, L., Leveau, C. (2016). Does urbanization affect the seasonal dynamics of bird communities in urban parks?. *Urban Ecosystems*, 19, 631-647.

Li, H. et al. (2020). The functional roles of species in metacommunities, as revealed by metanetwork analyses of bird–plant frugivory networks. *Ecology Letters*, 23, 1252-1262.

Li, F. et al. (2019). Urban green space fragmentation and urbanization: A spatiotemporal perspective. *Forest*, 10, 333-353.

Lima-Passos, J., Cardoso, A., Graco, C. (2024). Plant–hummingbird interaction networks in an urban area: a generalist species as the protagonist in mutualistic and agonistic interactions. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 59, 1103-1113.

Linares, G. (2020). “Relaciones especie-área-energía” para la comunidad de aves de la Ciudad de Mérida. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán. México.

López, I. (2008). Arbolado urbano en Mérida, Yucatán y su relación con aspectos socioeconómicos, culturales y de la estructura urbana de la Ciudad. Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional, Unidad Mérida. pp. 161.

López, R., Ramírez, L. (2014). Crecimiento urbano y cambio social: escenarios de transformación de la zona metropolitana de Mérida. Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 476.

López-Calleja, M., Bozinovic, F. (2003). Dynamic energy and time budgets in hummingbirds: a study in *Sephanoides sephaniodes*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 134, 283-295.

López-Calleja, M., Bozinovic, F., Martínez del Rio, C. (1997). Effects of sugar concentration on hummingbird feeding and energy use. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 118, 1291-1299.

López-Segoviano, G., Bribiesca, R., Arizmendi, M. (2017). The role of size and dominance in the feeding behaviour of coexisting hummingbirds. *IBIS: International Journal of Avian Science*, 2, 283-292.

Lu, X., Jia, Y., Wang, Y. (2024). The effect of landscape composition, complexity, and heterogeneity on bird richness: a systematic review and meta-analysis on a global scale. *Landscape Ecology*, 39, 1-21.

Lynch, L. et al. (2021). Changes in Land Use and Land Cover Along an Urban-Rural Gradient Influence Floral Resource Availability. *Urban Landscape Ecology*, 6, 46-70.

MacGregor-Fors, I., Schondube, J. (2012). Urbanizing the wild: shifts in bird communities associated to small human settlements. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83, 477-486.

Macías C., Suárez M., López I. 2017. Becoming citizens: avian adaptations to urban life. En: Murgui E., Hedblom M., editores. *Ecology and Conservation of Birds in Urban Environments*. Springer International Publishing AG.

MacKinnon, B. (2017). *Sal a pajarear Yucatán* 2da Ed. Editorial La vaca independiente. pp. 287.

Mandon-Dalger et al. (2004). Relationships between alien plants and an alien bird species on Reunion Island. *Journal of Tropical Ecology*, 20, 635-642.

Manzano, A. (2018). Introducción a los modelos de ecuaciones estructurales. *Investigación en educación médica*, 25, 67-72.

Manzano, P. (2018). Introducción a los modelos de ecuaciones estructurales. *Metodología de investigación en educación médica*, 7, 67-72.

Mardiastuti, A., Mulyami, Y., Kusriani, M. (2021). Bird visit to *Ficus benjamina* in two urbanization gradients in the tropics. *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 948 012061.

Marín-Gómez, O., Rodríguez, C., Arizmendi, M. (2022). Assessing ecological interactions in urban áreas using citizen data: Insights from hummingbird-plant meta-networks in a tropical megacity. *Urban Forestry and Urban Greening*, 74, 127658.

Márquez-Luna, U. et al. (2018). Factors affecting the dominance hierarchy dynamics in a hummingbird assemblage. *Current Zoology*, 3, 261-268.

Márquez-Luna, U., Arizmendi, M. (2023). Assessment of increase in the abundance of two hummingbird species in the last decade in Mexico City. *Journal of Urban Ecology*, 9, 2-8.

Martin, P., Bonier, F. (2018). Species interactions limit the occurrence of urban-adapted birds in cities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 49, 495-504.

Martin, P., Burke, K., Bonier, F. (2021). Plasticity versus Evolutionary Divergence: What Causes Habitat Partitioning in Urban-Adapted Birds?. *The American Naturalist*, 1, 1-37.

Martínez-Falcón, A., Martínez-Adriano, C., Wesley, D. (2019). Redes complejas como herramientas para estudiar la diversidad de las interacciones ecológicas, En: Moreno, C. (Ed), *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex, Ciudad de México, pp. 265-283.

Martínez-García, V., González, O., Ortiz-Pulido, R. (2020). Hummingbird-Plant Network in a Lowland Dry Forest in Yucatan, Mexico. *Tropical Conservation Science*, 13, 1-12.

Maruyama, P. et al. (2019). Plant-hummingbird interaction networks in urban areas: Generalization and the importance of trees with specialized flowers as a nectar resource for pollinator conservation. *Biological Conservation*, 230, 187-194.

Maruyama, P. et al. (2019). What is on the menu for frugivorous birds in the Cerrado? Fruiting phenology and nutritional traits highlight the importance of habitat complementarity. *Acta Botanica Brasilica*, 33, 572-583.

Matteson, k., Grace, J., Minor, E. (2012). Direct and indirect effects of land use on floral resources and flower-visiting insects across an urban landscape. *OIKOS*, 122, 682-694.

Marzluff, J. (2000). Worldwide urbanization and its effects on birds. En: Marzluff, J., Bowman, R., Donnelly, R. (Eds). *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Springer International Publishing AG.

McKinney, M. (2002). Urbanization, Biodiversity and Conservation. *BioScience*, 10, 883-890.

McKinney, M. (2008). Effects of urbanization on species richness: A review of plants and animals. *Urban Ecosystems*, 11, 161-176.

Melo, M., Piratelli, A. (2023). Increase in size and shrub cover improves bird functional diversity in Neotropical urban green spaces. *Austral Ecology*, 48, 440-460.

Melles, S., Glenn, S., Martin, K., (2003). Urban Bird Diversity and Landscape Complexity: Species–environment Associations Along a Multiscale Habitat Gradient. *Conservation Ecology*, 7, 1-22.

Mendiola-Islas, V. et al. (2023). The behavior of Broad-tailed hummingbirds is altered by cycles of human activity in a forested area converted into agricultural land. *Zoological Science*, 11, 1-18.

Mendonça, J., Corrêa, C., Santos, M. (2021). Effects of the availability of floral resources and neighboring plants on nectar robbery in a specialized pollination system. *Current Zoology*, 68, 541-548.

Merriam-Webster.com Dictionary, S.V. “Synanthrope”, Accessed June 29, 2025, <https://www.merriam-webster.com/dictionary/Synanthrope>.

Mitrovich, M. et al. (2018). Effects of urbanization and habitat composition on site occupancy of two snake species using regional monitoring data from southern California. *Global Ecology and Conservation*, 15, 1-10.

Mohd-Azlan, J., Noske, R., Lawes, M. (2014). Resource Partitioning by Mangrove Bird Communities in North Australia. *BIOTROPICA*, 3, 331-340.

Moll, R. et al. (2019). What does urbanization actually mean? a review and framework for urban metrics in wildlife research. *Journal of Applied Ecology*, 56, 1289-1300.

Moller, A. et al. (2015). Effects of urbanization on bird phenology: a continental study of paired urban and rural populations. *Climate Research*, 66, 185-199.

Moller, A., Díaz, M. (2019). Niche segregation, competition, and urbanization. *Current Zoology*, 2, 145-152.

Montoya-Arango, S., Acevedo-Quintero, J., Parra, J. (2019). Abundance and size of birds determine the position of the species in plant-frugivore interaction networks in fragmented forests. *Community Ecology*. 20, 75-82.

Moore, F. (2000). Stopover ecology of Nearctic-Neotropical landbird migrants: Habitat relations and conservation implications. The Cooper Ornithological Society. Allen Press, Inc., Lawrence, Kansas, pp. 133.

Morante-Filho, J. et al. (2015). Birds in Anthropogenic Landscapes: The Responses of Ecological Groups to Forest Loss in the Brazilian Atlantic Forest, PLOS ONE, 6, 1-1-8.

Mörtberg, U. (2001). Resident bird species in urban forest remnants; landscape and habitat perspectives. Landscape Ecology, 16, 193-203.

Mukherjee et al. (2023). Time activity budget and foraging behavior: important determinants of resource sharing and guild structure in wintering waterbirds. European Journal of Wildlife Research. 69, 30.

Mullu, D. (2016). A Review on the Effect of Habitat Fragmentation on Ecosystem. Journal of Natural Sciences Research, 15, 1-15.

Muñoz-Pacheco, C., Villaseñor, N. (2023). Is there a relationship between socioeconomic level, vegetation cover, free-roaming cats and dogs, and the diversity of native birds? A study in a Latin American capital city. Science of the Total Environment, 891, 164378.

Narango, D., Tallamy, D., Marra, P. (2018). Nonnative plants reduce population growth of an insectivorous bird. Proceedings of the National Academy of Sciences, 115, 1-6.

Narango, D., Tallamy, D., Marra, P. (2017). Native plants improve breeding and foraging habitat for an insectivorous bird. Biological conservation, 213, 42-50.

Nava, R., Pineda-López, R., Dorantes, A. (2020). Drivers of Functional Composition of Bird Assemblages in Green Spaces of a Neotropical City: A Case Study from Merida, Mexico. Tropical Conservation Science, 13, 1-13.

Navarro, S., et al. (2018). Análisis del crecimiento urbano y su relación con el incremento de temperaturas en la ciudad de Mérida utilizando imágenes satelitales. Research in Computing Science, 7, 285-294.

Nelson, S. et al. (2017). Patterns and mechanisms of invasive plant impacts on North American birds: a systematic review. Biological Invasions, 19, 1547-1563.

Nicoll, M., Norris, K. (2010). Detecting an impact of predation on bird populations depends on the methods used to assess the predators. *Methods in Ecology and Evolution*, 1, 300-310.

Nievas, R., Calderon, M., Moglia, M. (2019). Environmental factors affecting the success of exotic plant invasion in a wildland-urban ecotone in temperate South America. *Neotropical Biology and Conservation*, 14, 257-274.

Nirmala, T. (2016). Food availability influences the seasonality of bird community in tropical forest, Western ghats. *International Journal of Current Research and Review*, 2, 74-83.

Núñez-Rosas, L. et al. (2019). Mating system, male territoriality and agility as predictors of the evolution of sexual size dimorphism in hummingbirds (Aves: Trochilidae). *Behaviour*, 154, 13-15.

Nuruzzaman, M. (2015). Urban Heat Island: Causes, Effects and Mitigation Measures - A Review. *International Journal of Environmental Monitoring and Analysis*, 2, 67-73.

Nuorteva, P. (1971). The synanthropy of birds as an expression of the ecological cycle disorder caused by urbanization. *Annales Zoologici Fennici*, 8, 547-553.

Oliveira, D., Franchin, A., Marçal Júnior, O. (2015). Bird-plant interaction networks: a study on frugivory in Brazilian urban areas. *Biotemas*, 28, 83-97

Oropeza, M. et al. (2025). Urban green spaces with high connectivity and complex vegetation promote occupancy and richness of birds in a tropical megacity. *Urban Ecosystems*, 50,1-18.

Ortega, R., MacGregor-Fors, I. (2010). What matters most? Relative effect of urban habitat traits and hazards on urban park birds. *Ornitología Neotropical*, 21, 519-533.

Ortega, R., MacGregor-Fors, I. (2009). Living in the big city: Effects of urban land-use on bird community structure, diversity, and composition. *Landscape and Urban Planning*, 90, 189-195.

Paker, Y. et al. (2013). The effect of plant richness and urban garden structure on bird species richness, diversity and community structure. *Landscape and urban planning*, 122, 186-195.

Palacio, F. (2019). Urban exploiters have broader dietary niches than urban avoiders. *IBIS: International Journal of Avian Science*, 162, 42-49.

Palacio, F. et al. (2018). Urbanization as a driver of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity losses in bird communities. *Canadian Journal of Zoology*, 10, 1-37.

Partridge, D., Clark, A. (2018). Urban green roofs provide habitat for migrating and breeding birds and their arthropod prey. *PLOS ONE*, 8, 1-23.

Patten, B., Higashi, M., Burns, T. (1990). Trophic dynamics in ecosystem networks: significance of cycles and storage. *Ecological modelling*, 51, 1-28.

Pauw, A. (2019). A Bird's-Eye View of Pollination: Biotic Interactions as Drivers of Adaptation and Community Change. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*, 50, 477-502.

Pearse, W. et al. (2018). Homogenization of plant diversity, composition, and structure in North American urban yards, *Ecosphere*, 2, 1-17.

Pellissier, L. et al. (2010). Species distribution models reveal apparent competitive and facilitative effects of a dominant species on the distribution of tundra plants.

Pena, J. et al. (2023). The relationships between urbanization and bird functional traits across the streetscape. *Landscape and Urban Planning*, 232, 1-12.

Pena, J. et al. (2023). The relationships between urbanization and bird functional traits across the streetscape. *Landscape and Urban Planning*, 232, 1-12.

Pépin, D. et al. (2006). Time budget and 24-h temporal rest–activity patterns of captive red deer hinds. *Applied Animal Behaviour Science*, 103, 339-354.

Peris, S., Montelogo, T. (2013). Birds and small urban parks: A study in a high plateau city. *Turkish Journal of Zoology*, 38, 316-325.

Plein, M. et al. (2013). Constant properties of plant–frugivore networks despite fluctuations in fruit and bird communities in space and time. *Ecology*, 94, 1296-1306.

Poisot, T. et al. (2012). A comparative study of ecological specialization estimators. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 537-544.

Poulin, B., Lefebvre, G., McNeil, R. (1992). Tropical Avian Phenology in Relation to Abundance and Exploitation of Food Resources. *Ecology*, 6, 2295-2309.

Powers, D. et al. (2017). Hovering in the heat: effects of environmental temperature on heat regulation in foraging hummingbirds. *Royal Society Open Science*, 4, 1-14.

Powers, D., Conley, T. (1994). Field metabolic rate and food consumption of two sympatric hummingbird species in Southeastern Arizona. *The Condor: Ornithological Applications*, 96, 141-150.

Powers, D., McKee, T. (1994). The Effect of Food Availability on Time and Energy Expenditures of Territorial and Non-Territorial Hummingbirds. *The Condor*, 96, 1064-1075.

Prihandi, D., Nurvianto, S., (2022). The role of urban green space design to support bird community in the urban ecosystem. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*, 23, 2137-2145.

Pyke, G. (2016). Plant–pollinator co-evolution: It's time to reconnect with Optimal Foraging Theory and Evolutionarily Stable Strategies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 19, 70-76.

Pyke, G. (1981). Optimal foraging in hummingbirds: Rule of movement between inflorescences. *Animal Behaviour*, 29, 889-896.

Pyke, G. (1981). Why hummingbirds hover and honeyeaters perch. *Animal Behaviour*, 29, 861-867.

Queiroz, J. et al. (2015). Floral traits driving reproductive isolation of two co-flowering taxa that share vertebrate pollinators. *AoB Plants*, 7, plv 127.

Quijas, S., Schmid, B., Balvanera, P. (2010). Plant diversity enhances provision of ecosystem services: a new synthesis. *Basic and Applied Ecology*, 11, 582-593.

Qutián, M. et al. (2019). Direct and indirect effects of plant and frugivore diversity on structural and functional components of fruit removal by birds. *Oecología*, 189, 435-445.

R Development Core Team. (2021). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org/>.

Ramos-Robles, M., Andresen, E., Díaz-Castelazo, C. (2016). Temporal changes in the structure of a plant-frugivore network are influenced by bird migration and fruit availability. *PeerJ*, 4, e2048.

Ricklefs, R. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology letters*, 7, 1-15.

Rodewald, A., Shustack, D. (2008). Consumer resource matching in urbanizing landscapes: Are synanthropic species over-matching?. *Ecology*, 2, 515-521.

Rodríguez-Flores, C., Arizmendi, M. (2016). The dynamics of hummingbird dominance and foraging strategies during the winter season in a highland community in Western Mexico. *Journal of Zoology*, 299, 262-274.

Roeleke, M., Johannsen, L., Voigt, C. (2023). How Bats Escape the Competitive Exclusion Principle—Seasonal Shift From Intraspecific to Interspecific Competition Drives Space Use in a Bat Ensemble. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, 1-11.

Rose, P. et al. (2022). Evaluation of the time-activity budgets of captive ducks (Anatidae) compared to wild counterparts. *Applied Animal Behaviour Sciences*, 251, 1-11.

Rosenzweig, M., Mitchell, W. (1985). Competition and food selection: Field test of a theory. *Ecology*, 3, 798-807.

Rousseu, F., Charette, Y., Bélisle, M. (2014). Resource defense and monopolization in a marked population of ruby-throated hummingbirds (*Archilochus colubris*). *Ecology and Evolution*, 4, 776-793.

Ruas, R., Santana, L., Bered, F. (2022). Urbanization driving changes in plant species and communities – A global view. *Global Ecology and Conservation*, 38, e02243.

Ruiz, M., Pardo, A., San Martín, R. (2010). Modelos de Ecuaciones Estructurales. *Papeles del Psicólogo*, 31, 34-45.

Rumeu, B. et al. (2020). Frugivore species maintain their structural role in the trophic and spatial networks of seed dispersal interactions. *Journal of Animal Ecology*, 89, 2168-2180.

Sainz-Borgo, C. (2016). Diet composition of birds associated to an urban forest patch in northern Venezuela. *Interciencia*, 41, 119-126.

Salazar-Rivera, G. et al. (2020). The frugivory network properties of a simplified ecosystem: Birds and plants in a Neotropical periurban park. *Ecology and Evolution*, 10, 8579-8591.

Sam, K. et al. (2019). Species richness of birds along a complete rain forest elevational gradient in the tropics: Habitat complexity and food resources matter. *Journal of Biogeography*, 2, 1-12.

Sánchez, J., Benayas, J., Carrascal, L. (2013). Differential effects of local habitat and landscape characteristics on bird communities in Mediterranean afforestations motivated by the EU Common Agrarian Policy. *European Journal of Wildlife Research*, 60, 135-143.

Sandlin, E. (2000). Cue use affects resource subdivision among three coexisting hummingbird species. *Behavioral Ecology*, 11, 550-559.

Santillán, V. et al. (2018). Spatio-temporal variation in bird assemblages is associated with fluctuations in temperature and precipitation along a tropical elevational gradient. *PLOS ONE*, 5, 1-15.

Sargent, A., Groom, D., Rico-Guevara, A. (2021). Locomotion and Energetics of Divergent Foraging Strategies in Hummingbirds: A Review. *Integrative & Comparative Biology*, 61, 736-748.

Saura, S. (2020). The Habitat Amount Hypothesis implies negative effects of habitat fragmentation on species richness. *Journal of Biogeography*, 1, 1-12.

Sawtelle, S. (2011). Food resource density and territorial behavior of Monteverde Cloud Forest hummingbirds, May 2011 Cloud Forest hummingbirds. *Tropical Ecology and Conservation*, 331, 1-9.

Shankar, A. et al. (2019). Hummingbirds budget energy flexibly in response to changing resources. *Functional Ecology*, 33, 1904-1916.

Shankar, A. et al. (2020). The allometry of daily energy expenditure in hummingbirds: An energy budget approach. *Journal of Animal Ecology*, 89, 1254-1261.

Schemske, D. (1975). Time Budget and Foraging Site Preference of the Cinnamon Hummingbird in Costa Rica. *Ornithological Applications*, 77, 216-217.

Scherber, C. (2010). Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature*, 468, 553-556.

Schleuning, M. et al. (2013). At a loss for birds: insularity increases asymmetry in seed-dispersal networks. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 385-394.

Schneibelrg, I. et al. (2020). Urbanization homogenizes the interactions of plant-frugivore bird networks. *Urban Ecosystems*, 23, 457-470.

Schnitzler, F. et al. (2011). Trophic-level responses differ at plant, plot and fragment levels in urban native forest fragments: a hierarchical analysis. *Ecological Entomology*, 36, 241-250.

Schweizer, M., Liu, Y. (2018). Avian diversity and distributions and their evolution through space and time. En: *Bird species: How They Arise, Modify and Vanish*, Tietze, D. (eds). Springer International Publishing AG, pp. 129-145.

Sebastián-González, E., et al. (2015). Macroecological trends in nestedness and modularity of seed-dispersal networks: human impact matters. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 293-303.

Secretaría de Desarrollo Sustentable (2024). Fichas técnicas de Flora nativa. [Online] Disponible en: <http://www.sds.yucatan.gob.mx/flora/fichas-flora.php>. [Acceso enero 2025].

Secretaría de Medio ambiente y Recursos Naturales (2021). Servicios ambientales o ecosistémicos, esenciales para la vida. [Online] Disponible en: <https://www.gob.mx/semarnat/es/articulos>. [Acceso febrero 2022].

Seress, G. et al. (2018). Impact of urbanization on abundance and phenology of caterpillars and consequences for breeding in an insectivorous bird. *Ecological Applications*, 5, 1143-1156.

Seress, G. et al. (2020). Food availability limits avian reproduction in the city: An experimental study on great tits *Parus major*. *Journal of Animal Ecology*, 7, 1570-1580.

Seress, G., Liker, A. (2015). Habitat urbanization and its effects on birds. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 6, 373-408.

Servicio Forestal de Estados Unidos (USFS) (2017). "i-Tree Streets User's Manual v6.0". Disponible en: https://www.itreetools.org/documents/196/EcoV6_UsersManual.es. [Acceso abril, 2023].

Shochat, E. et al. (2010). Invasion, competition, and biodiversity loss in urban ecosystems. *BioScience*, 3, 199-208.

Shochat, E., Warren, P., Faeth, S. (2006). From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 186-191.

Sholtis, K., Shelton, R., Hedrick, T. (2015). Field Flight Dynamics of Hummingbirds during Territory Encroachment and Defense. *PLOS ONE*, 10, e0125659.

Simberloff, D., Von Holle, B., (1999). Positive Interactions of Nonindigenous Species: Invasional Meltdown?. *Biological Invasions*, 1, 21-32.

Simpson, R. (2017) "Courtship and Territorial Behaviors of Three Hummingbird Species in Arizona," *Arizona Birds*, 1, 1-7.

Smallwood, N., Wood, E. (2023). The ecological role of native-plant landscaping in residential yards to birds during the nonbreeding period. *Ecosphere*, 14, e4360.

Solé, R., Montoya, J. (2006). Ecological network meltdown from habitat loss and fragmentation, En: Pascual, M. y Dunne, J. (Eds), *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford University Press, New York, pp. 305–323.

Soto, J. (2015). El crecimiento urbano de las ciudades: enfoques desarrollista, autoritario, neoliberal y sustentable. *Paradigma económico*, 1, 127-149.

Stiles, F. (1975). Ecology, Flowering Phenology, and Hummingbird Pollination of Some Costa Rican *Heliconia* Species. *Ecology*, 56, 285-301.

Stracey, C., Robinson, S. (2011). Does nest predation shape urban bird communities?. En: Lepczyk, C. y Warren, P. (Eds) *Urban Bird Ecology and Conservation*. Studies in Avian Biology. University of California Press.

Suárez, R., Welch, K. (2017). Sugar Metabolism in Hummingbirds and Nectar Bats. *Nutrients*, 9, 1-16.

Suárez, R., Gass, C. (2002). Hummingbird foraging and the relation between bioenergetics and behavior. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 133, 335-343.

Sulaiman, S. et al. (2013). Contribution of Vegetation in Urban Parks as Habitat for Selective Bird Community. *Procedia-Social and Behavioral Sciences*, 85, 267-281.

Sullivan, M. et al. (2015). An Anthropogenic Habitat Facilitates the Establishment of Non-Native Birds by Providing Underexploited Resources. *PLOS ONE*, 10, e0135833.

Tamm, S. (1985). Breeding territory quality and agonistic behavior: effects of energy availability and intruder pressure in hummingbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 16, 203-207.

Tarjuelo, R. et al. (2016). Intraspecific and interspecific competition induces density-dependent habitat niche shifts in an endangered steppe bird. *Ecology and Evolution*, 22, 9720-9730.

Tavares-Brancher, K. et al. (2023). Urbanization and abundance of floral resources affect bee communities in medium-sized neotropical cities. *Austral Ecology*, 49, e13299.

Temeles, E. et al. (2004). Effect of Food Reductions on Territorial Behavior of Purple-Throated Caribs. *Ornithological applications*, 106, 691-695.

Tellería, J., Pérez-Tris, J. (2006). Habitat effects on resource tracking ability: do wintering Blackcaps *Sylvia atricapilla* track fruit availability?. *IBIS: International Journal of Avian Science*, 149, 18-25.

Teodosio-Faustino, I., Chávez-González, E., Ruelas, E. (2021). In a Neotropical Periurban Park, Fruit Consumption by Birds Seems to Be a Random Process. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 1-13.

Tew, N. et al. (2022). Turnover in floral composition explains species diversity and temporal stability in the nectar supply of urban residential gardens. *Journal of Applied Ecology*, 59, 801-811.

Thaweeppworadej, P., Evans, K. (2021). Avian species richness and tropical urbanization gradients: Effects of woodland retention and human disturbance. *Ecological Applications*, 32, e2586.

Theodorou, P. (2022). The effects of urbanisation on ecological interactions. *Current Opinion in Insect Science*, 52, 1-9.

Theodorou, P. et al. (2020). Urban fragmentation lead to lower foral diversity, with knock-on impacts on bee biodiversity. *Scientific Reports*, 10, 1-11.

Threlfall, C. et al. (2016). Variation in vegetation structure and composition across urban green space types. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4, 1-12.

Tiebout, H. (1991). Daytime Energy Management by Tropical Hummingbirds: Responses to Foraging Constraint. 72, 839-851.

Tiebout, H. (1993). Mechanisms of Competition in Tropical Hummingbirds: Metabolic Costs for Losers and Winners. *Ecology*, 74, 405-418.

Torres, C. et al. (2002). La ciudad: hábitat de diversidad y complejidad, Universidad Nacional de Colombia, 349 pp.

Traba, J. et al. (2015). Resource partitioning and niche segregation in a steppe bird assemblage. *Community Ecology*, 2, 178-188.

Tsai, W. (2009). Impact of intraspecific and interspecific competition on aggression and foraging of hummingbirds (family Trochilidae). *Tropical Ecology and Conservation*. 362.

Tylianakis, J., Morris, R. (2017). Ecological Networks Across Environmental Gradients. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 25-48.

United States Forest Service (USFS) (2017). "i-Tree Streets User's Manual v6.0". In: https://www.itreetools.org/documents/196/EcoV6_UsersManual.es.

Valdez-Hernández, M. (2015). Vegetative and Reproductive Plant Phenology. In: Islebe, G., Calmé, S., León-Cortés, J., Schmook, B. (eds) *Biodiversity and Conservation of the Yucatán Peninsula*. Springer, pp. 57-96.

- Valiente-Banuet, A. et al. (2015). Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, 29, 299-307.
- Vargas, C., Parra-Tabla, V. (2002). Floral Abundance, Territoriality, and the Importance of *Echeveria gibbiflora* to *Cynanthus latirostris* (Apodiformes: Trochilidae) during Winter. *The Southwestern Naturalist*, 47, 623-626.
- Vollstädt, M., et al. (2017). Direct and indirect effects of climate, human disturbance and plant traits on avian functional diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 963-972.
- Walter, S. et al. (2017). Landscape-level tree cover predicts species richness of large-bodied frugivorous birds in forest fragments. *BIOTROPICA*, 49, 838-847.
- Wang, H. et al. (2024). Complex floral traits shape pollinator attraction to flowering plants in urban greenspaces. *Urban Forestry & Urban Greening*, 91, 128165.
- Wang, W. et al. (2020). Urbanization Impacts on Natural Habitat and Ecosystem Services in the Guangdong-Hong Kong-Macao "Megacity". *Sustainability*, 12, 1-17.
- Watling, J. et al. (2020). Support for the habitat amount hypothesis from a global synthesis of species density studies. *Ecology Letters*, 4, 674-681.
- Weinstein, B., Graham, C. (2019). Persistent bill and corolla matching despite shifting temporal resources in tropical hummingbird-plant interactions. *Ecology Letters*, 20, 326-335.
- Weinstein, B., Graham, C. (2016). Evaluating broad scale patterns among related species using resource experiments in tropical hummingbirds. *Ecology*, 97, 2085-2093.
- Werner, P. (2011). The ecology of urban areas and their functions for species diversity. *Landscape and Ecological Engineering*, 7, 231-240.
- Westland, J.C. (2019). Structural Equation Models. *Studies in Systems, Decision and Control*. Springer International Publishing AG. pp. 155.
- Whittingham, M., Evans, K. (2004). The effects of habitat structure on predation risk of birds in agricultural landscapes. *IBIS: International Journal of Avian Science*, 146, 210-220.
- Williams, N., Hahs, A., Vesk, P. (2015). Urbanisation, plant traits and the composition of urban floras. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1, 78-86.

Winarni, N. et al. (2022). Potential Ecological Distributions of Urban Adapters and Urban Exploiters for the Sustainability of the Urban Bird Network. *International Journal of Geo-Information*, 9, 474-489.

Wisz, M. et al. (2013). The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological reviews*, 88, 15-30.

Wolf, L., Stiles, G. Hainsworth, F. (1976). Ecological Organization of a Tropical, Highland Hummingbird Community. *Journal of Animal Ecology*, 45, 349-379.

Wolf, L., Hainsworth, F. (1971). Time and Energy Budgets of Territorial Hummingbirds. *Ecology*, 52, 980-988.

Wolfe, J. et al. (2014). Do Birds Select Habitat or Food Resources? Nearctic-Neotropical Migrants in Northeastern Costa Rica. *PLOS ONE*, 1, 1-9.

Woods, S., Ramsay, P. M. (2001). Variability in nectar supply: implications for high-altitude hummingbirds. The ecology of volcán Chiles: high-altitude ecosystems on the Ecuador-Colombia border, 209-217.

Yu, T., Guo, Y. (2013). Effects of Urbanization on Bird Species Richness and Community Composition. *Pakistan Journal of Zoology*, 1, 59-69.

Zanata, T. et al. (2017). Global patterns of interaction specialization in bird–flower networks. *Journal of Biogeography*, 44, 1891-1910.

Zaninotto, V., Thebault, E., Dajoz, I. (2023). Native and exotic plants play different roles in urban pollination networks across seasons. *Oecologia*, 201, 525-536.

Zietsman, M., Montaldo, N., Devoto, M. (2019). Plant–frugivore interactions in an urban nature reserve and its nearby gardens. *Journal of Urban Ecology*, 5, 1-9.

ANEXOS

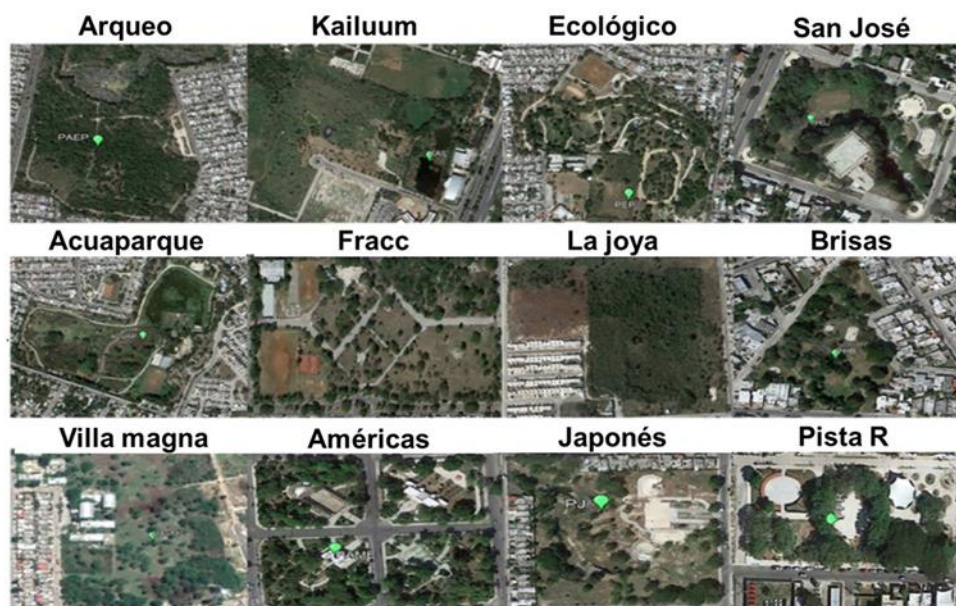


Figura 1. Vista aérea de las áreas verdes de estudio en Mérida.

Tabla 1 Puntos de conteo para cada tipo de cobertura en las áreas verdes, mostrando el valor de p, q y SE de todos los sitios de estudio. Para determinar el porcentaje de cobertura de cada clase de uso de suelo en cada área creamos polígonos que cubrieran todo el sitio. Definimos cuatro categorías principales basados en observaciones en campo: cobertura vegetal (árboles > 2m de altura, pasto y herbáceas (plantas <1m) cobertura de concreto (incluido construcciones y calles) y cuerpos de agua. Usamos el programa i-Tree Canopy tool from i-Tree Eco v. 6.069 para asignar 100 puntos de conteo aleatorio que clasificamos según su tipo de cobertura para calcular la proporción de cada clase de cobertura. Calculamos el error estándar (SE) para determinar la precisión de la clasificación: $SE = \sqrt{(pq/N)}$, donde n es el número de puntos por clase de cobertura, N es el total de puntos muestreados, p es n/N and y q es $1-p$. Valores bajos de SE indican una buena precisión en la clasificación. Nosotros consideramos un valor de SE menor a 0.05 como un buen ajuste.

Site	Tree cover points	p	q	SE	Herbs and grasses points	p	q	SE
Arqueo	57	0.57	0.43	0.050	28	0.28	0.72	0.045
Kailuum	36	0.36	0.64	0.048	45	0.45	0.55	0.050
Ecológico	34	0.34	0.66	0.047	29	0.29	0.71	0.045
Acuaparque	28	0.28	0.72	0.045	33	0.33	0.67	0.047
Fracc.	24	0.24	0.76	0.043	34	0.34	0.66	0.047
La joya	68	0.68	0.32	0.047	23	0.23	0.77	0.042
Villa magna	24	0.24	0.76	0.043	40	0.4	0.6	0.049
Américas	44	0.44	0.56	0.050	17	0.17	0.83	0.038
Japonés	25	0.25	0.75	0.043	35	0.35	0.65	0.048
San José	32	0.32	0.68	0.047	24	0.24	0.76	0.043
Brisas	29	0.29	0.71	0.045	42	0.42	0.58	0.049

Pista R	41	0.41	0.59	0.049	21	0.21	0.79	0.041
Site	Concrete cover points	p	q	SE	Water bodies	p	q	SE
Arqueo	15	0.15	0.85	0.0357	0	0	1	0.000
Kailuum	13	0.13	0.87	0.0336	6	0.06	0.94	0.024
Ecológico	33	0.33	0.67	0.0470	4	0.04	0.96	0.020
Acuaparque	15	0.15	0.85	0.0357	24	0.24	0.76	0.043
Fracc.	42	0.42	0.58	0.0494	0	0	1	0.000
La joya	9	0.09	0.91	0.0286	0	0	1	0.000
Villa magna	36	0.36	0.64	0.0480	0	0	1	0.000
Américas	37	0.37	0.63	0.0483	2	0.02	0.98	0.014
Japonés	39	0.39	0.61	0.0488	1	0.01	0.99	0.010
San José	44	0.44	0.56	0.0496	0	0	1	0.000
Brisas	29	0.29	0.71	0.0454	0	0	1	0.000
Pista R	38	0.38	0.62	0.0485	0	0	1	0.000

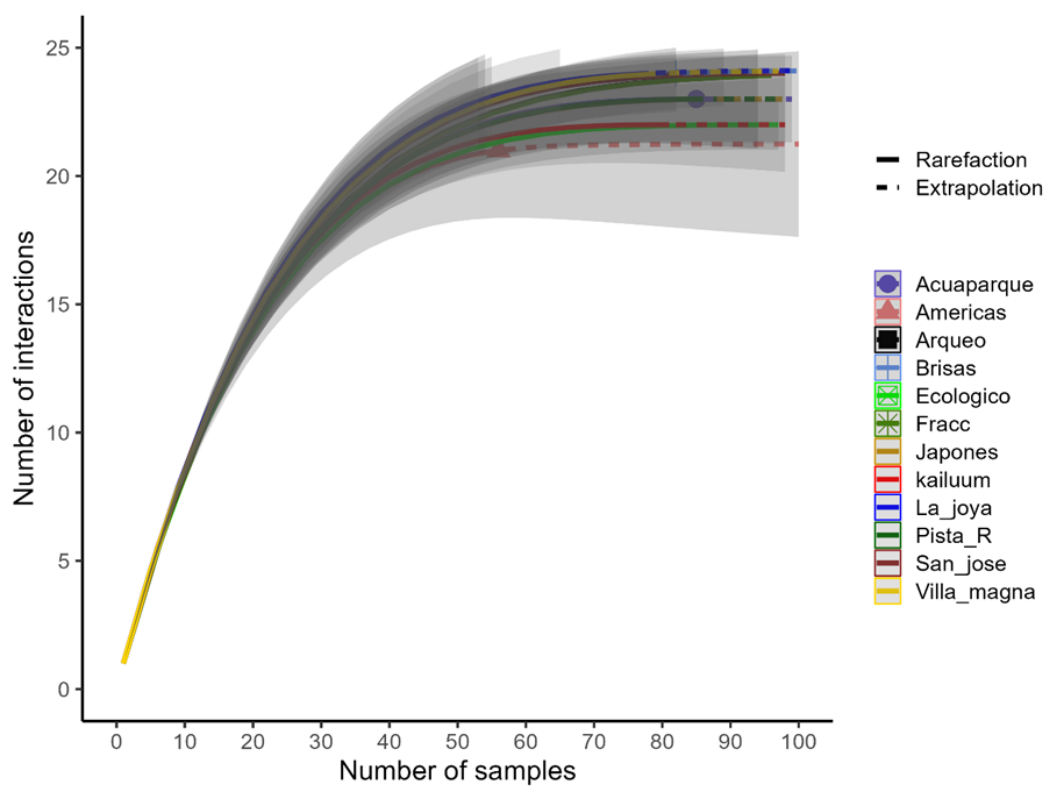


Figura 2. Curva de rarefacción entre el esfuerzo de muestreo y el total de interacciones registradas en las áreas verdes de Mérida. El sombreado gris representa un intervalo de confianza del 95%.

Tabla 2. Abundancia de especies de aves registradas en nuestras redes de alimentación de aves y plantas en dos áreas verdes de Mérida con diferentes niveles de urbanización. JBR es el sitio con alta urbanización y Mapsa es el sitio con baja urbanización.

American Ornithological Society Code	Species	JBR_Abundance	Mapsa_Abundance	Category
WFPA	<i>Amazona albifrons</i>	1	14	Non-Synanthropic
GREJ	<i>Cyanocorax luxuosus</i> (<i>Cyanocorax yncas</i>)	52	18	Synanthropic
YUJA	<i>Cyanocorax yucatanicus</i>	3	41	Non-Synanthropic
MEBL	<i>Dives Dives</i>	50	21	Synanthropic
OTPA	<i>Eupsittula nana</i>	2	18	Non-Synanthropic
ORAO	<i>Icterus auratus</i>	41	16	Synanthropic
HOOR	<i>Icterus cucullatus</i>	33	11	Synanthropic
OROR	<i>Icterus spurius</i>	14	3	Synanthropic
GFWO	<i>Melanerpes aurifrons</i>	68	31	Synanthropic
TRMO	<i>Mimus gilvus</i>	29	10	Synanthropic
SOFL	<i>Myiozetetes similis</i>	44	16	Synanthropic
GTGR	<i>Quiscalus mexicanus</i>	85	10	Synanthropic
CCTH	<i>Turdus grayi</i>	621	219	Synanthropic
RTBE	<i>Pachyramphus aglaiae</i>	2	21	Non-Synanthropic
BLGR	<i>Passerina caerulea</i>	2	6	Non-Synanthropic
INBU	<i>Passerina cyanea</i>	4	17	Non-Synanthropic
BGGN	<i>Polioptila caerulea</i>	15	55	Non-Synanthropic
VEFL	<i>Pyrocephalus rubinus</i>	0	4	Non-Synanthropic
CBSA	<i>Saltator grandis</i>	38	10	Synanthropic
NOPA	<i>Setophaga americana</i>	3	21	Non-Synanthropic
YRWA	<i>Setophaga coronata</i>	3	11	Non-Synanthropic
MAWA	<i>Setophaga magnolia</i>	1	9	Non-Synanthropic
BTNG	<i>Setophaga virens</i>	1	6	Non-Synanthropic
LEGO	<i>Spinus psaltria</i>	3	25	Non-Synanthropic
BGTA	<i>Thraupis episcopus</i>	0	10	Non-Synanthropic
SAVS	<i>Passerculus sandwichensis</i>	0	8	Non-Synanthropic

WEVI	<i>vireo griseus</i>	16	34	Non-Synanthropic
------	----------------------	----	----	------------------

Tabla 3. Resultados de la prueba de separación dirigida (d-separación) en el modelo SEM de consumo de frutos. Un valor $p > 0,05$ indica que no hay relación significativa entre las variables

Tests of directed separation	Crit. Value	p-value	Covariance
Native Abundance~Non Native Abundance	1.81	0.07	0.20
Native Abundance~Synanthropic Abundance	-0.75	0.45	-
Native Abundance~Non Synanthropic Abundance	1.78	0.07	-
Native Fruit Consumption~Non Native Abundance	0.05	0.95	-
Non Native Fruit Consumption~Native Abundance	1.79	0.08	-
Native Fruit Consumption~Non Native Fruit Consumption	0.94	0.34	-
Non Synanthropic Abundance~Synanthropic Abundance	-4.34	0.001	-0.31

Tabla 4. Lista de especies de plantas registradas en la red de alimentación de aves y plantas en las áreas verdes. Los códigos de las plantas se crearon utilizando las dos primeras letras del género y el epíteto específico.

Plant Code	Plant species	Origin	Growth habit
BOPU	<i>Bouyeria pulchra</i>	Native	Tree
BRAL	<i>Brosimum alicastrum</i>	Native	Tree
BUSI	<i>Bursera simaruba</i>	Native	Tree
CAEG	<i>Caesalpinia gaumeri</i>	Native	Shrub
CODO	<i>Cordia dodecandra</i>	Native	Tree
COUV	<i>Coccoloba uvifera</i>	Native	Shrub
EHTI	<i>Ehretia tinifolia</i>	Native	Tree
FICO	<i>Ficus cotinifolia</i>	Native	Tree
GYFL	<i>Gymnopodium floribundum</i>	Native	Tree
LELE	<i>Leucaena leucocephala</i>	Native	Tree
MUCA	<i>Muntingia calabura</i>	Native	Tree
PIPI	<i>Piscidia piscipula</i>	Native	Tree
RORE	<i>Roystonea regia</i>	Native	Palm

SAYA	<i>Sabal yapa</i>	Native	Palm
SASA	<i>Sapindus saponaria</i>	Native	Tree
TARO	<i>Tabebuia rosea</i>	Native	Tree
THRA	<i>Thrinax radiata</i>	Native	Palm
CAPU	<i>Caesalpinia pulcherrima</i>	Non-native	Shrub
DERE	<i>Delonix regia</i>	Non-native	Tree
FIBE	<i>Ficus benjamina</i>	Non-native	Tree
MERE	<i>Melinis repens</i>	Non-native	Herb
MOOL	<i>Moringa oleifera</i>	Non-native	Tree
SAME	<i>Sambucus mexicana</i>	Non-native	Tree

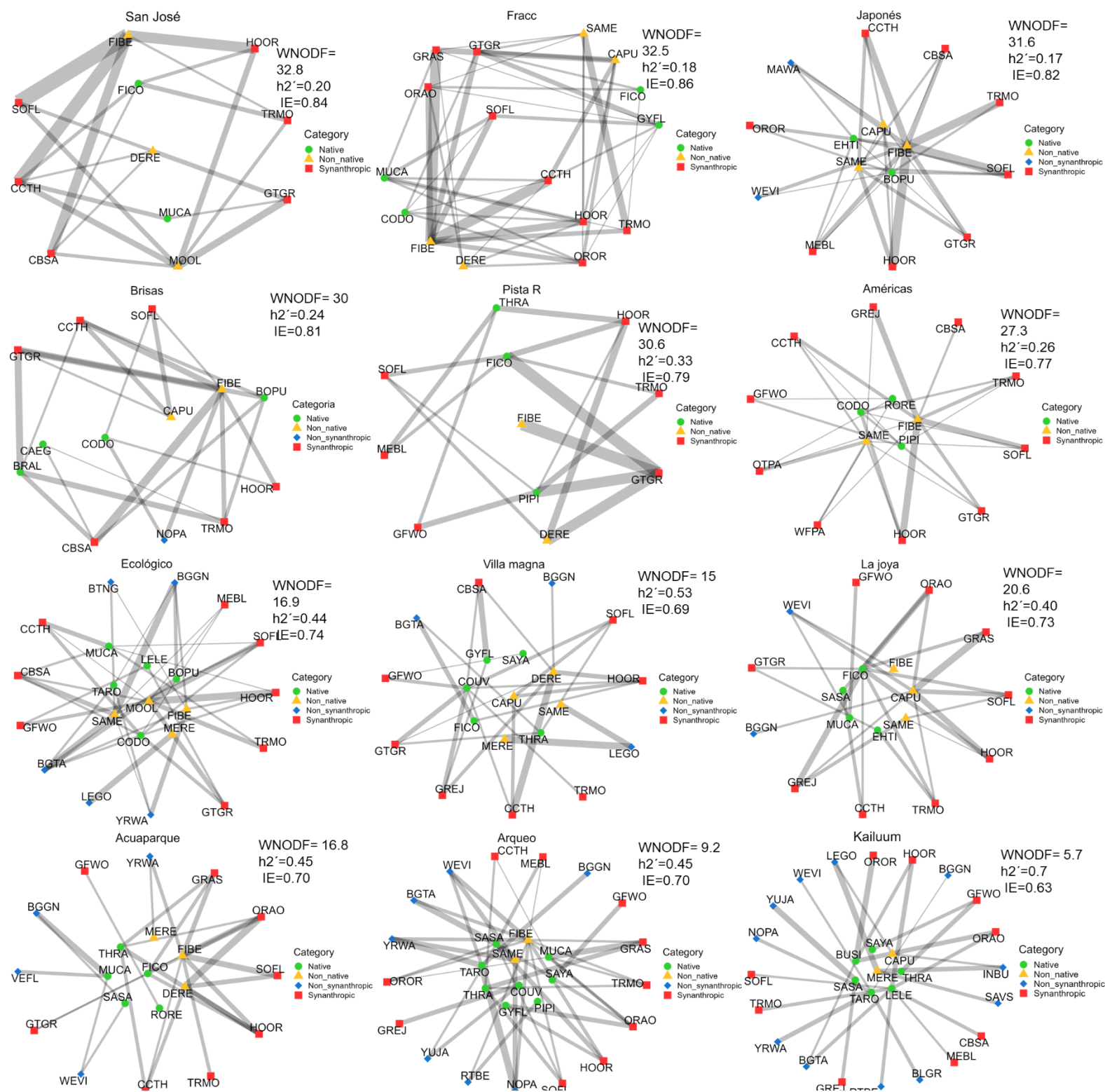


Figura 3 Redes de interacción entre aves y plantas en 12 áreas verdes de Mérida. Los cuadrados rojos y los diamantes azules representan aves sinantrópicas y no sinantrópicas, respectivamente, nombradas según su código de la Sociedad Americana de Ornitología. Las plantas se representan con círculos verdes para las nativas y triángulos amarillos para las no nativas, utilizando las dos primeras letras del género y epíteto específico de cada planta.

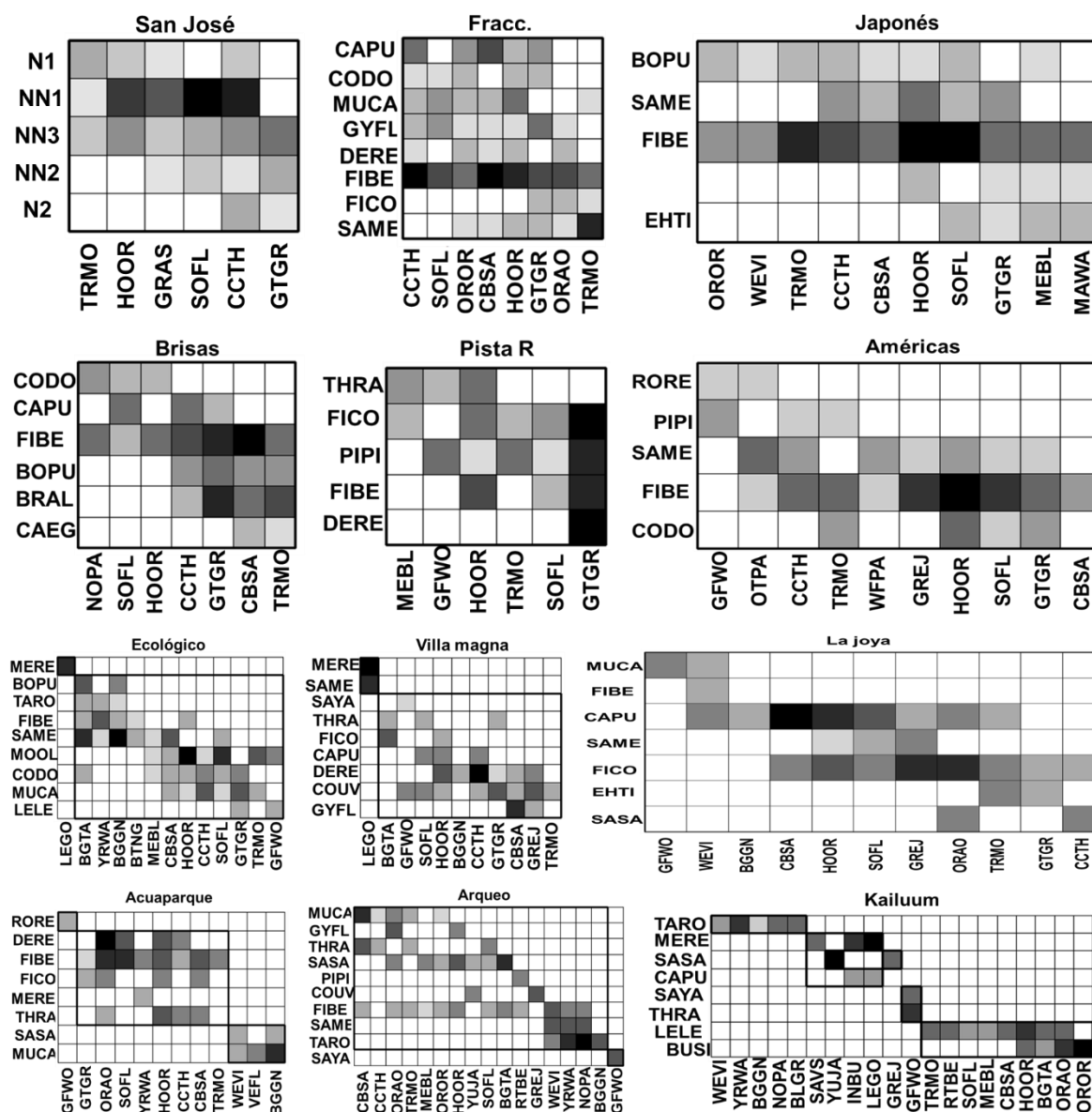


Figura 4. Matrices de las redes de interacción entre aves y plantas en 12 áreas verdes de Mérida. El eje x corresponde a las aves representadas con sus códigos y el eje y corresponde a las plantas. Cada casilla de la matriz representa una interacción entre un ave y una planta mientras que la escala de grises representa la frecuencia de las interacciones, siendo el color más oscuro cuanto mayor es la interacción de esas especies.

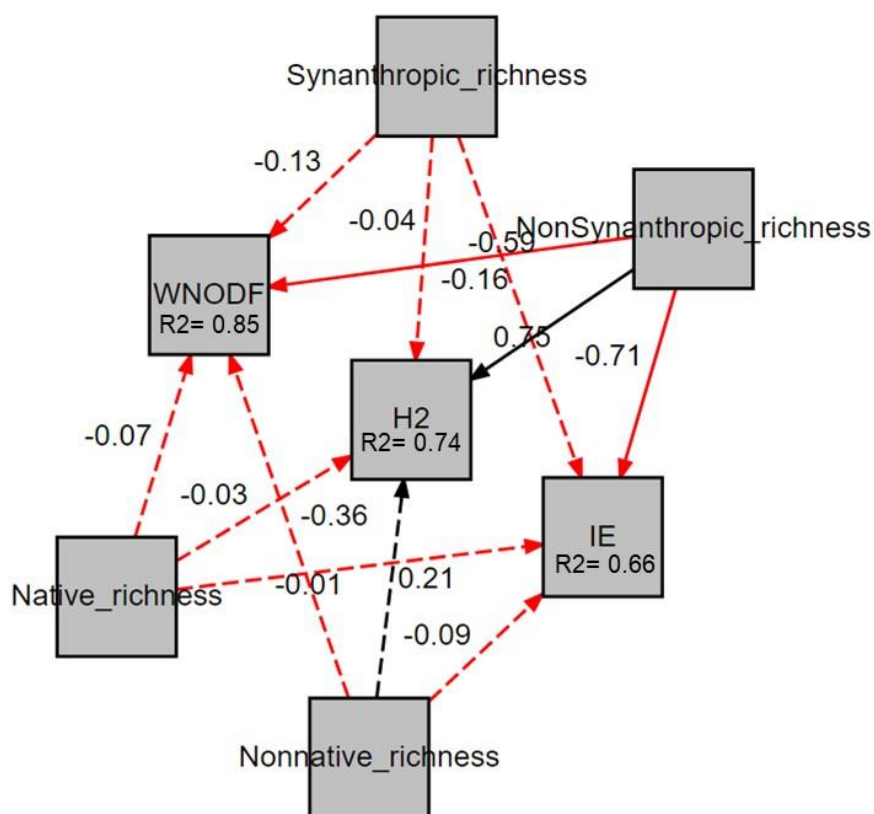


Figura 5. Resultados de SEM por partes para los efectos de la riqueza de aves y plantas en las métricas de la red de alimentación en áreas verdes de Mérida. Los rectángulos representan las variables medidas. Las líneas continuas representan relaciones significativas entre variables ($p \leq 0.05$), mientras que las relaciones no significativas ($p > 0.05$) se representan con líneas punteadas. Las relaciones positivas se marcan en negro y las negativas en rojo. Los números representan los valores de los coeficientes estandarizados de las regresiones entre variables. WNOD = Anidamiento ponderado, H2 = Especialización complementaria, IE = Equidad de interacción.

Consumo de plantas por *A. rutila* en las áreas verdes

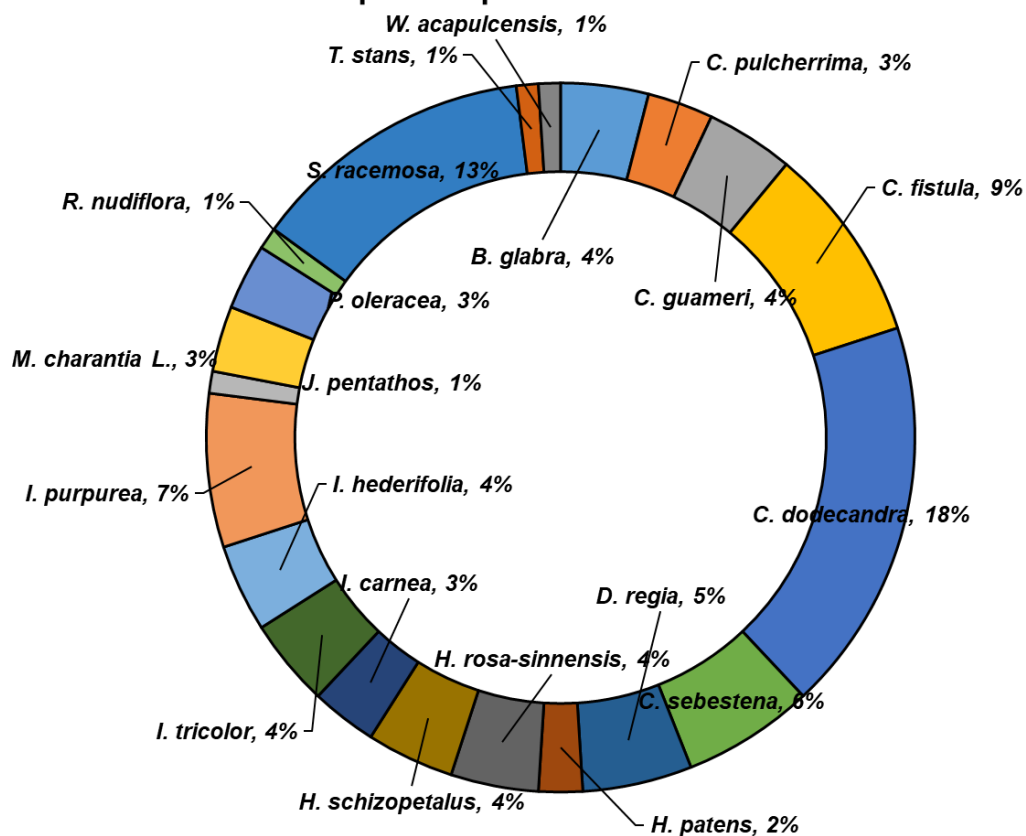


Figura 6. Porcentaje de consumo de las plantas por parte de *Amazilia rutila* respecto al origen de las plantas.

Consumo de plantas por *A. rutila* respecto a su origen

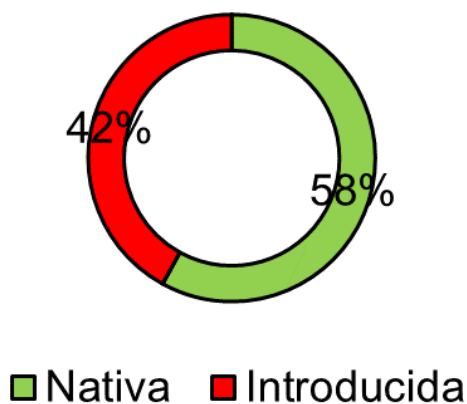
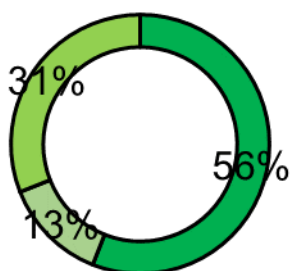


Figura 7. Porcentaje de consumo de las diferentes plantas según su origen por parte de *Amazilia rutila* en las áreas verdes de estudio.

Consumo de plantas por *A. rutila* respecto a su tipo



■ Árbol ■ Arbusto ■ Hierba/trepadora

Figura 8. Porcentaje de consumo de las diferentes plantas según su tipo por parte de *Amazilia rutila* en las áreas verdes de estudio.

Tabla 5. Listado de plantas utilizadas por *Amazilia rutila* en las 12 áreas verdes de Mérida.

Especie	Nombre común	Tipo	Categoría
<i>Bougainvillea glabra</i>	Bugambilia mamey	Hierba/trepadora	Introducida
<i>Caesalpinia pulcherrima</i>	Bigotillo	Arbusto	Introducida
<i>Cascabela guameri</i>	Campanilla	Árbol	Nativa
<i>Cassia fistula</i>	Lluvia de oro	Árbol	Introducida
<i>Cordia dodecandra</i>	Ciricote	Árbol	Nativa
<i>Cordia sebestena</i>	Anacahuite	Árbol	Nativa
<i>Delonix regia</i>	Framboyán	Árbol	Introducida
<i>Hamelia patens</i>	Coralillo	Arbusto	Nativa
<i>Hibiscus rosa-sinnensis</i> L.	Tulipán moteado	Arbusto	Introducida
<i>Hibiscus schizopetalus</i>	Canastita	Arbusto	Introducida
<i>Ipomea carnea</i>	Amapola rosa	Hierba/trepadora	Nativa
<i>Ipomea tricolor</i>	Manto	Hierba/trepadora	Nativa
<i>Ipomoea hederifolia</i>	Frijolillo	Hierba/trepadora	Nativa
<i>Ipomoea purpurea</i>	Campanilla morada	Hierba/trepadora	Introducida
<i>Jacquemontia pentathos</i>	Bejuco	Hierba/trepadora	Nativa
<i>Momordica charantia</i> L.	Pepino cimarrón	Hierba/trepadora	Introducida
<i>Portulaca oleracea</i>	Verdolaga	Hierba/trepadora	Introducida
<i>Ruellia nudiflora</i>	Hierba de la calentura	Hierba/trepadora	Nativa
<i>Senna racemosa</i>	Retama peninsular	Árbol	Nativa
<i>Tecoma stans</i>	Tronadora	Árbol	Nativa
<i>Wedelia acapulcensis</i>	Clemolillo	Hierba/trepadora	Nativa