

UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Maestría en Ciencias en Biodiversidad y
Conservación de Ecosistemas Tropicales

Tesis

Interacciones flores-insectos de arbustos del
Bosque Tropical Caducifolio “La Cañada” Villa
Allende, de la Depresión Central de Chiapas

PRESENTA

YURIDIA ESMERALDA LLAVEN ALBORES

Director

Dra. Marisol Castro Moreno

Asesores

Dr. Alejandro Zaldívar Riverón
M. en C. Eduardo Rafael Chamé Vázquez

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas

Octubre de 2024



UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

AUTÓNOMA

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas a 16 de octubre de 2024
Oficio No. SA/DIP/0719/2024
Asunto: Autorización de Impresión de Tesis

C. Yuridia Esmeralda Llaven Albores

CVU: 1177831

Candidata al Grado de Maestra en Ciencias en Biodiversidad y
Conservación de Ecosistemas Tropicales

Instituto de Ciencias Biológicas

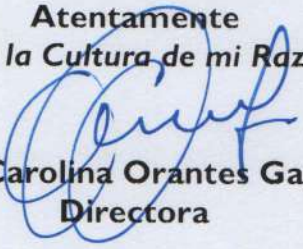
UNICACH

Presente

Con fundamento en la opinión favorable emitida por escrito por la Comisión Revisora que analizó el trabajo terminal presentado por usted, denominado Interacciones flores-insectos de arbustos del Bosque Tropical Caducifolio "La Cañada" Villa Allende, de la Depresión Central de Chiapas cuya Directora de tesis es la Dra. Marisol Castro Moreno (CVU: 205070) quien avala el cumplimiento de los criterios metodológicos y de contenido; esta Dirección a mi cargo autoriza la impresión del documento en cita, para la defensa oral del mismo, en el examen que habrá de sustentar para obtener el Grado de Maestra en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales.

Es imprescindible observar las características normativas que debe guardar el documento impreso, así como realizar la entrega en esta Dirección de un ejemplar empastado.

Atentamente
"Por la Cultura de mi Raza"


Dra. Carolina Orantes García
Directora



C.c.p. Dra. Alma Gabriela Verdugo Valdez, Directora del Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH. Para su conocimiento.
Dr. José Antonio De Fuentes Vicente, Coordinador del Posgrado, Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH. Para su conocimiento
Archivo/minutario.

RJAG/COG/hyb/igp/gtr

2024 Año de Felipe Carrillo Puerto
BENEMÉRITO DEL PROLETARIADO,
REVOLUCIONARIO Y DEFENSOR DEL MAYAB.



Secretaría Académica
Dirección de Investigación y Posgrado
Libramiento Norte Poniente No. 1150
Colonia Lajas Maciel C.P. 29039
Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México
Tel:(961)6170440 EXT.4360
investigacionyposgrado@unicach.mx

AGRADECIMIENTOS

A la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales del Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH. Por la oportunidad de realizar un posgrado.

A la Dra. Marisol Castro Moreno por de nuevo confiar en mi desempeño para realizar un trabajo de investigación. Siempre es un gusto trabajar con docentes que son verdaderos maestros.

Al Dr. Alejandro Zaldívar Riverón y el Mtro. Eduardo Rafael Chame Vázquez por las revisiones y consejos para llevar a cabo la realización de este escrito. Así también por el apoyo en la identificación de los insectos.

A la Bióloga Imelda Iveth Méndez Fernández y el Biol. José Carlos Franco Jiménez por el apoyo en campo a lo largo de todo el año de muestreo. Muchas gracias por todo.

A los docentes que conforman el laboratorio de Fisiología y Química Vegetal, que de nuevo me recibieron a lo largo de esta investigación para trabajar con ellos.

Finalmente, quiero agradecer al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencia y Tecnologías por el apoyo recibido, a través de una beca nacional (no. apoyo 814027) y a las personas que hasta el día de hoy siguen luchando para que estos programas de becas sigan activos. Por brindarnos la oportunidad a estudiantes como yo de seguir fortaleciendo nuestra formación académica bajo la posibilidad de dedicar el tiempo completo a la investigación. Gracias a cada una/o de las/os trabajadoras/es, que, con sus impuestos, sostienen esta beca. Por una educación de calidad y con conciencia social.

DEDICATORIA

A mi querida madre, por apoyarme una vez más en esta aventura que fue un momento de luz después de todo el caos. Te amo, gracias por todo.

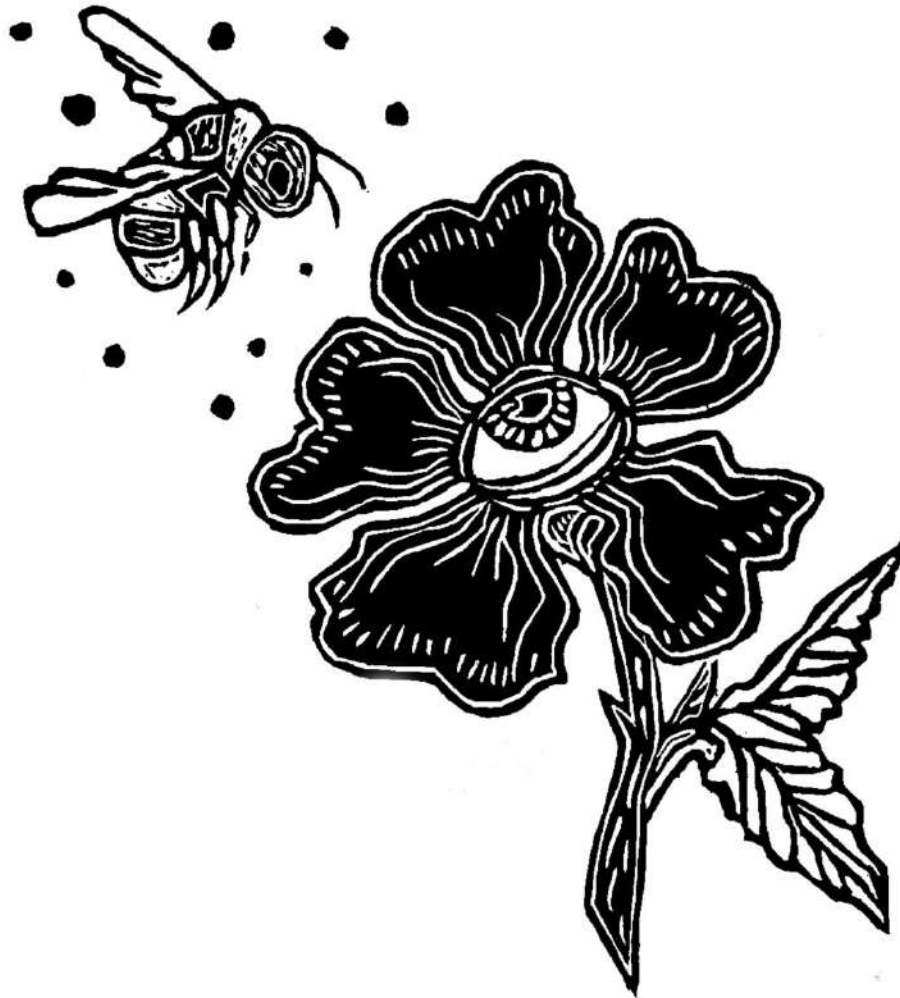
A mi amada hermana (†), sé que estás conmigo en todo momento, gracias. Te amo y te extraño siempre.

A la Ingeniera en electrónica Alondra Salazar Mendoza, por estar y escucharme a lo largo de la realización de este proyecto. Ojalá que en otro universo volvamos a coincidir.

A la Bióloga Nancy Nallely Moctezuma Hernández, quien si no tú, que sin notarlo eres parte fundamental y base importante para mantenerme en este plano. Te agradezco infinitamente.

Si escuchas con atención a todos los seres vivientes respirando juntos, sentirás como crecen las cosas. Todos estamos viviendo juntos, aunque la mayoría no actúe de esa forma. Todos tenemos las mismas raíces y todos somos ramas del mismo árbol.

Huu, Avatar: la leyenda de Aang.



2/2 Convergencia yurin

Índice

1. Capítulo 1: INTRODUCCIÓN	1
1.1 OBJETIVO GENERAL	4
1.1.1 Objetivos particulares.....	5
1.2 HIPÓTESIS.....	5
1.3 MÉTODO	5
2 Capítulo 2 “Biología floral de arbustos del Bosque Tropical Caducifolio “La Cañada”, Chiapas.....	7
2.1 RESUMEN.....	7
2.2 INTRODUCCIÓN	8
2.3 ÁREA DE ESTUDIO.....	10
2.4 MÉTODO	11
2.4.1 Diseño del estudio	11
2.4.2 Salidas de observación	12
2.4.3 Caracterización floral:.....	12
2.4.4 Descripción de los insectos visitantes florales.....	14
2.4.5 Análisis estadístico	14
2.5 RESULTADOS.....	17
2.5.1 Registro de las especies arbustivas.....	17
2.5.2 Caracterización floral y síndromes de polinización	22
2.5.3 Síndromes de polinización y su relación con las características morfológicas.	24
2.5.4 Fenología floral de arbustos.....	25
2.5.5 Diversidad de insectos	29
2.5.5.1 Interacciones mutualistas	35
2.5.5.2 Visitantes florales.....	38
2.6 DISCUSIÓN.....	41
2.6.1 Interacciones mutualistas	42
2.6.2 Visitantes florales.....	46
2.6.2.1 Depredadores.....	47
2.6.2.2 Posadas sobre pétalos.....	48
2.6.2.3 Refugio	50

2.7	CONCLUSIONES	50
2.8	BIBLIOGRAFÍA DEL ARTÍCULO	52
3	BIBLIOGRAFÍA TESIS.....	64

Índice de cuadros

Cuadro 1	Listado taxonómico de las especies de arbustos presente en “La Cañada” Villa Allende, Chiapas.	18
Cuadro 2	Valores de probabilidad del test PERMANOVA, arrojadas por el PCA para las variables de morfología floral (color y forma) respecto a los síndromes florales.....	25
Cuadro 3	Especies de arbustos que florecen en ambas temporadas.....	26
Cuadro 4	Especies de arbustos con floración larga y especies ráfaga.	28
Cuadro 5	Listado de las especies de insectos que polinizan a los arbustos presente en “La Cañada” Villa Allende	30
Cuadro 6	Visitantes florales de los arbustos presentes en “La Cañada” Villa Allende.	38
Cuadro 7	Especies de arbustos e insectos con mayor número de interacciones en la red.....	41

Índice de figuras

Figura 1	Diagrama del método utilizado en la realización del estudio	6
Figura 2	Ubicación de parcelas de muestreo de arbustos en floración y visitantes florales en “La Cañada” Villa Allende, municipio de San Fernando, Chiapas.....	11
Figura 3	Especies de arbustos presentes en “La Cañada” Villa Allende, Chiapas.	23
Figura 4	Frecuencia de los síndromes de polinización observados en las flores de las especies de arbustos presentes en “La Cañada” Villa Allende.	24
Figura 5	Espacio de fase de los componentes principales de seis variables relevantes a la interacción de los visitantes florales en 26 especies de arbustos en floración.....	25
Figura 6	Escalado multidimensional no métrico (NMDS) de la fenología de floración de las especies de arbustos presentes en “La cañada” Villa Allende.	26
Figura 7	Especies de arbustos en floración por mes del año presente en “La Cañada” Villa Allende.....	27
Figura 8	Índice de valor indicador (IndVal) que señala el tiempo de floración de cada especie de arbusto en las dos temporadas estudiadas.....	29
Figura 9	Órdenes de insectos que interactúan con los arbustos presentes en “La Cañada” Villa Allende.....	33
Figura 10	Diversidad basada en números de Hill para los insectos visitantes de los arbustos. .	34
Figura 11	Red de interacción del tipo anidada entre los insectos polinizadores y las especies de arbustos en floración presente en la temporada de lluvia en “La Cañada” Villa Allende.	36
Figura 12	Red de interacción del tipo anidada entre los insectos polinizadores y las especies de arbustos en floración presentes en la temporada de seca.....	37

Figura 13 Red de interacción de tipo compartimentada entre los insectos visitantes y las especies de arbustos en floración presentes en “La Cañada” Villa Allende en la temporada de lluvia.	39
Figura 14 Red de interacción de tipo compartimentada entre los insectos visitantes y las especies de arbustos en floración presente en “La Cañada” Villa Allende en la temporada de seca.	40
Figura 15 Chinche del género <i>Phymata</i> posada sobre la flor de <i>Perymenium grande</i>	47
Figura 16 Hormiga del género <i>Ectatomma</i> alimentándose de líquido azucarado secretado por los áfidos.	49

Resumen y palabras clave.

Los Bosques Tropicales Caducifolios son ecosistemas que albergan una gran biodiversidad y dentro de la vegetación presente en estos ecosistemas, los arbustos cumplen funciones como el efecto nodriza, proveyendo protección a las plántulas de otras especies. En las flores se llevan a cabo varios tipos de interacciones bióticas, como la competencia por el recurso que las flores ofertan y la polinización. El objetivo de este trabajo fue analizar la dinámica espacio-temporal de las interacciones flores-insectos en arbustos del Bosque Tropical Caducifolio “La Cañada” Villa Allende (Chiapas) con el fin de responder a las preguntas de ¿Cómo varía la composición de especies durante un ciclo anual? Y en función a eso ¿Cómo son las interacciones flores-insectos en arbustos del bosque tropical caducifolio? Así pues, mediante un estudio observacional se caracterizó la dinámica de la floración y la polinización por medio de insectos, mediante recorridos diurnos de 7:00 a 12:00 hrs a lo largo de un año (de abril 2022 a abril 2023). En cada salida se detectaron las plantas en floración y se realizó la caracterización floral, la temporalidad y fenología floral; además se utilizó el índice de Fournier (1974) para la intensidad de la floración. Para el caso de los visitantes florales, las observaciones se hicieron directamente sobre los arbustos estudiados, con la cual se construyeron redes de interacción; en total se registraron 55 especies de arbustos, de éstos sólo 29 especies tuvieron interacción con 85 especies de insectos. Las especies de visitantes florales que componen el núcleo de la red de interacción para ambas temporadas fue *Apis mellifera* y *Urbanus viterboana*; las plantas núcleo de la red de interacción para lluvia fueron las especies *Croton flavens* y *Psychotria erythrocarpa*; mientras que en la temporada de seca fueron *Lasianthea fruticosa* y *Trixis inula*.

Palabras clave: arbustos, red de interacción, insectos, fenología.

PRESENTACIÓN

Este trabajo cuenta con dos capítulos, en el primero se describen los antecedentes y generalidades de los arbustos y también sobre las interacciones entre las plantas y los insectos, lo que lleva a cuestionarse la importancia de las interacciones biológicas para el Bosque Tropical Caducifolio y su funcionamiento ecológico; así mismo, de manera breve se presenta los objetivos y el método que se utilizó para realizar el trabajo de investigación. Dicho trabajo se presenta en el capítulo dos a manera de artículo; encontrando los métodos ampliamente explicados y los resultados del muestreo realizado en la zona de estudio (Villa Allende), los cuales están presentados en dos partes; lo que es la fenología floral de las flores de los arbustos y los insectos que interactuaron con las flores a lo largo del año de muestreo.

A través de este trabajo se busca mostrar la importancia de las interacciones biológicas entre plantas e insectos y el uso de las redes de interacción para considerar aquellas especies núcleo, como especies prioritarias para otros trabajos de investigación, como lo puede ser la reforestación de ambientes similares, introducción de especies benéficas y restauración de áreas perturbadas.

1. Capítulo 1: INTRODUCCIÓN

La biodiversidad se puede describir de varias formas, incluyendo la diversidad taxonómica, genética, fenotípica, funcional, filogenética y de interacciones (Andresen *et al.*, 2018). A pesar de la importancia que estos tipos de biodiversidad conllevan, apenas en décadas pasadas se ha empezado a poner atención en la diversidad de las interacciones ecológicas que ocurren entre las especies (Valiente-Banuet *et al.*, 2015; Andresen *et al.*, 2018). Estas interacciones bióticas juegan un papel fundamental en los procesos de evolución (como lo es la especiación) y son parte fundamental en determinar y moldear el ensamblaje de las comunidades y los ecosistemas (Thompson, 1999; Vellend, 2016; Martínez-Adriano, 2017). De este modo, la interacción de un organismo no solo puede cambiar el medio físico donde vive, sino que también puede afectar (positiva o negativamente) a los organismos con los que habita (Begon *et al.*, 2006).

Las especies que forman parte de las comunidades establecen redes complejas de interacciones que definen el funcionamiento de la comunidad (Medel, Aizen y Zamora, 2009). Se reconocen categorías generales de las interacciones bióticas, entre ellas, la competencia, la depredación, el parasitismo y el mutualismo. La diversidad de interacciones mantiene el equilibrio de la comunidad (Begon *et al.*, 2006), a las interacciones entre múltiples especies se les ha llamado interacciones multitróficas y pueden ocurrir de manera sinérgica o antagónica e influyen en los resultados ecológicos y evolutivos de éstas (Boege y Carmona, 2012).

En las flores se llevan a cabo varios tipos de interacciones bióticas, entre ellas la herbivoría floral, la competencia por el recurso que las flores ofertan y la polinización que las hace un sistema ecológico del que depende la reproducción de la planta y de los varios organismos que en ella interactúan (Elzinga *et al.*, 2007). A este conjunto de interacciones bióticas se les llama interacciones multitróficas, y su equilibrio entre sí permite que se mantenga la diversidad de las comunidades (Gardarin *et al.*, 2018).

Las diversas especies de plantas que habitan en una comunidad a menudo son visitadas por los mismos animales para su proceso de reproducción y presentan eventos

fenológicos sincrónicos, lo que las lleva a recurrir a mecanismos que dividan la oferta del recurso y permitan un aprovechamiento por parte de los polinizadores de manera exitosa, evitando o disminuyendo la competencia (Levin y Anderson, 1970). Las especies de plantas que coexisten se caracterizan por tener una separación en el nicho, es decir, exhiben patrones y estrategias de explotación de los visitantes florales como recursos que les permiten coexistir en una comunidad (Dudgeon *et al.*, 1999; Silvertown, 2004; Leibold y McPeck, 2006). Algunos mecanismos de coexistencia son las diferencias en la morfología, fisiología, rasgos de historia de vida, y en el comportamiento (Dudgeon *et al.*, 1999).

Muchas plantas han desarrollado ciertas características florales que funcionan como atractivos para los agentes polinizadores (Willmer, 2011). Aun con recompensas florales abundantes y de calidad, éstas suelen pasar inadvertidas de forma directa por los polinizadores, y la selección se dará con base en las señales que reciban de manera indirecta cuando visiten a las flores (Knauer y Schiestl, 2014). En estudios realizados se observa que ciertas características florales son indicadoras de la calidad de la recompensa.

Algunas de las características que indican la calidad de la recompensa encontramos flores grandes, de colores llamativos o con la presencia de patrones ultravioleta visibles para algunos polinizadores (Figueroa, 2024) y, algunos compuestos volátiles que atraen a los polinizadores y se liberan en las horas y temperaturas específicas que coinciden con la mayor actividad de sus polinizadores (Raguso, 2008). De esta manera, en las comunidades de plantas con flor, distintas especies cuentan con características específicas para atraer grupos particulares de agentes polinizadores, lo que a fin de cuentas favorece el éxito de la polinización.

Los Bosques Tropicales Caducifolios (BTC) son ecosistemas presentes en gran parte del territorio Chiapaneco y albergan una gran biodiversidad, sin embargo, están amenazados debido a que su tasa de deforestación es alta (Bullock, 1995; Maass *et al.*, 2010). Dentro de la vegetación presente en estos ecosistemas, los arbustos nativos cumplen funciones importantes contribuyendo en la disminución del desgaste del relieve ya que el follaje y la hojarasca ayudan a reducir el impacto de las gotas de lluvia y en

ecosistemas áridos al reducir el levantamiento hidráulico. (Espinoza *et al.*, 1988). Los arbustos proveen protección a las plántulas debido a que las condiciones bajo éstos son menos abruptas a los que presentarían los espacios abiertos. El efecto nodriza, junto con el hecho de que las especies de arbustos adultos son menos propensas a sufrir los estragos de la sequía y herbivoría, revelando por qué los árboles adultos pueden mantenerse y rejuvenecer donde el establecimiento de plántulas en la ausencia de arbustos nodriza es imposible (Gutiérrez y Squeo, 2004).

Respecto a la fenología floral en los BTC, se ha observado que existe una marcada variación durante los distintos años, la cual puede estar asociada con la disponibilidad de agua. En México, en la Reserva de la Biosfera de Chamela Cuixmala la floración de 108 especies de árboles mostró dos periodos máximos de presencia de flores: el primero a finales de la época seca e inicios de la época húmeda y el segundo periodo en el último mes de la época húmeda (Bullock *et al.*, 1990). En los bosques de montaña, las plantas y los animales pueden estar activos durante todo el año, en los cuales se ha observado con frecuencia una fuerte relación altitudinal y temporal en la distribución de las especies, lo que lleva a un marcado patrón de recambio de especies tanto de plantas como de visitantes florales en el espacio y el tiempo (Kessler, 2000; Nates-Parra, 2001; Pyrcz *et al.*, 2002; Jacquemyn *et al.*, 2005; Basilio *et al.*, 2006; Petanidou *et al.*, 2008; Cuesta *et al.*, 2009).

La topología de redes de interacción planta-visitantes florales (refiriéndose a insectos) se ha analizado con diversos enfoques, desde el traslape de nichos, los patrones estructurales de la red de interacción, los efectos del deterioro del hábitat en la pérdida de especies, y también el análisis de la red en diferentes tipos de vegetación. Albornoz en 2009 analizó, mediante teoría de redes, la estructura de interacciones planta-polinizador de un bosque templado localizado en Ancud (Chile), en donde los resultados muestran que la red planta-polinizador del bosque templado presenta una estructura de interacciones anidada pero también modular. Dentro de los grupos de especies de plantas y polinizadores, los árboles, arbustos y los himenópteros son los que mantienen el núcleo de interacciones de la red de polinización y éstos podrían garantizar la persistencia de la mayoría de las especies.

También se han observado dinámicas temporales complejas sobre el número y la identidad de las especies involucradas en las interacciones de la polinización (Lundgren *et al.*, 2005; Basilio *et al.*, 2006; Alarcón *et al.*, 2008; Petanidou *et al.*, 2008), lo que está relacionado con la fenología y abundancia de las plantas, entre otros factores (Krishna *et al.*, 2008; Olesen *et al.*, 2008; Kallimanis *et al.*, 2009). Además, esta complejidad puede ocurrir incluso dentro de una temporada, lo que sugiere que, para comprender los efectos de la variación ambiental en la estructura de las redes mutualistas, se necesitan estudios con el mayor número de años muestreados posible de las comunidades con una resolución temporal y espacial (Devoto *et al.*, 2005). Hasta la fecha, casi todos los estudios de redes ecológicas son descripciones instantáneas de las redes, con extensión temporal limitada (es decir, unos pocos años) que carecen de una resolución temporal más precisa (Olesen *et al.*, 2011).

Las diferencias fenológicas florales entre ambientes de los bosques secos permiten el incremento de la diversidad de polinizadores y conocer su dinámica es prioritario para la conservación y manejo de los BTC por tanto, se plantea el estudio de los procesos ecosistémicos como la floración y la polinización de arbustos por insectos del BTC de “La Cañada” Villa Allende, Chiapas (corredor biológico del cañón del Sumidero y zona de protección hidráulica para Tuxtla Gutiérrez), lo que permite plantear las siguientes preguntas: ¿Cómo varía la composición de especies durante un ciclo anual? ¿Cómo se desarrollan las interacciones flores-insectos en arbustos del bosque tropical caducifolio? ¿Existe correspondencia entre los polinizadores observados y los síndromes de polinización? ¿Las especies de polinizadores son generalistas o especialistas con las flores de los arbustos?

1.1 OBJETIVO GENERAL

Analizar la dinámica espacio-temporal de las interacciones flores-insectos en arbustos del Bosque Tropical Caducifolio “La Cañada” Villa Allende, Chiapas.

1.1.1 Objetivos particulares

Describir la temporalidad y las características morfológicas de las flores de las distintas especies de arbustos durante un ciclo anual.

Analizar la diversidad de insectos polinizadores de las especies de arbustos.

Describir el tipo de interacciones de los insectos con las flores.

Analizar si existen especies generalistas o especialistas de arbustos y si estas características se relacionan con la estacionalidad.

1.2 HIPÓTESIS

Debido a que las especies de arbustos de la BTC se han adaptado a las condiciones estacionales de lluvia y sequía se encontrarán distintas estrategias tanto en el tiempo de floración, el tipo de flores, así como el cambio en la diversidad de polinizadores que llegan en las diferentes épocas del año. Las especies que florecen en temporada de secas tendrán una diversidad mayor de polinizadores debido a que la baja disponibilidad de recursos en el hábitat hace de las flores un recurso más valioso. Mientras que las especies que florecen en la temporada de lluvias tenderán a la especialización o al menos serán visitadas por un grupo menor de polinizadores porque los recursos se multiplicarán para los insectos.

1.3 MÉTODO

Se realizó un estudio observacional en las flores de los arbustos para caracterizar la dinámica de la floración y la polinización por medio de insectos, se trabajó en un transecto lineal de medida variable dividido en siete parcelas de observación. Se realizaron recorridos diurnos de 7:00 a 12:00 hr, dos veces por semana a lo largo de un año abarcando de abril del 2022 y hasta abril de 2023. Donde se detectó las plantas en floración y se documentaron la temporalidad y fenología floral, así como las características florales. Además de realizar observaciones directas para registrar a los

insectos visitantes florales. Para después realizar los análisis estadísticos pertinentes para cada variable.

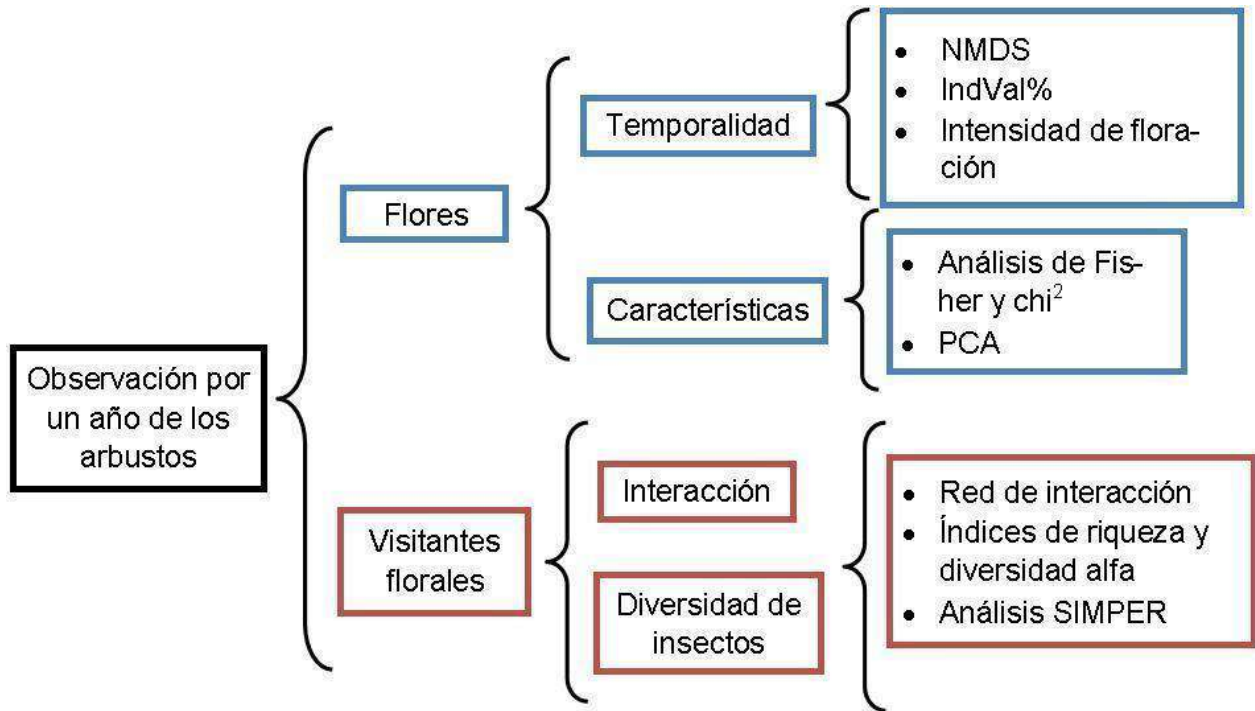


Figura 1 Diagrama del método utilizado en la realización del estudio

2 Capítulo 2 “Biología floral de arbustos del Bosque Tropical Caducifolio “La Cañada”, Chiapas

2.1 RESUMEN

Los bosques tropicales caducifolios son importantes debido a los atributos ecosistémicos que poseen al proporcionar bienes y servicios a la población, y por su biodiversidad (Bocanegra-González *et al.*, 2019; FAO, 2020). Se tuvo como objetivo analizar la dinámica espacio-temporal de las interacciones flores-insectos en arbustos del Bosque Tropical Caducifolio “La Cañada” Villa Allende (Chiapas) para responder a las preguntas de ¿Cómo varía la composición de la floración de las especies arbustivas durante un ciclo anual? y a partir de eso ¿Cómo son las interacciones flores-insectos en arbustos del bosque tropical caducifolio? Por tal motivo, se realizó un estudio observacional para caracterizar la dinámica de la floración y la polinización por medio de insectos, mediante recorridos diurnos de 7:00 a 12:00 hrs a lo largo de un año (de abril 2022 a abril 2023). En cada salida se detectaron las plantas en floración y se realizó la caracterización floral, la temporalidad y fenología floral; además se utilizó el índice de Fournier (1974) para la intensidad de la floración. Para el caso de los visitantes florales, se realizaron observaciones directas sobre los arbustos estudiados. En total se registraron 55 especies de arbustos, de los cuales solo 29 especies tuvieron interacción con 85 especies de insectos. Las especies de visitantes florales que componen el núcleo de la red de interacción para ambas temporadas fue *Apis mellifera* y *Urbanus viterboana*; las plantas núcleo de la red de interacción para lluvia fueron las especies *Croton flavens* y *Psychotria erythrocarpa*; mientras que en la temporada de seca fueron *Lasianthea fruticosa* y *Trixis inula*.

Palabras clave: arbustos, fenología, red de interacción, insectos.

2.2 INTRODUCCIÓN

La polinización por medio de insectos es una interacción mutualista que contribuye a mantener la biodiversidad de los ecosistemas debido a que promueve la reproducción de las plantas y para los polinizadores es benéfica debido a que obtienen recompensas como alimento, feromonas y refugio, por lo que contribuye al sano funcionamiento del ecosistema (Klein *et al.*, 2004; Garibaldi *et al.*, 2011; Cortés-Flores *et al.*, 2023). Sin embargo, los aspectos reproductivos de las plantas pueden variar a escalas microespaciales y temporales debido a los cambios en la disponibilidad de los recursos y a las condiciones ambientales, lo que puede influir localmente en la interacción entre plantas y sus polinizadores (Galarda y Sazima, 2012).

Existen mecanismos a nivel espacial, tales como la abundancia y distribución de las flores, y a nivel temporal, la época de floración y los horarios de producción de recompensas (néctar, polen), o las condiciones ambientales que favorecen o no las visitas de polinizadores (Stiles, 1975; Kessler y Krömer, 2000; Gutiérrez, 2005; Tschapka y von Helversen, 2007; Sargent y Ackerly, 2008; Pauw, 2013).

Las interacciones positivas se presentan a la par de las interacciones negativas, por lo que el resultado final (efectividad de la reproducción y presencia de insectos) dependerá del conjunto de todas ellas y del ambiente determinado (Callaway y Walker, 1997; Holmgren *et al.*, 1997; Pugnaire, 2001). Por esta razón, hay un reciente interés en analizar las interacciones florales a partir de la comunidad o el ensamble de visitantes y no solo por los polinizadores (Soper-Gorden y Adler, 2018).

Los visitantes florales pueden experimentar una intensa competencia por el néctar (Pyke, 1982). Y cuando el néctar es limitado en las plantas, se espera que las visitas de polinizadores sean escasas, generando presión de selección hacia una mayor producción de néctar (Ratnieks y Balfour, 2021). Frente a la competencia por los recursos, los insectos que visitan las flores, como en el caso de las abejas, pueden aumentar su alimentación a través de agujeros en la base de las flores (Pyke, 1982). Lo que se conoce como herbivoría floral cuando causan un daño por el consumo de las estructuras florales que incluye cualquier consumo de tejidos florales como brácteas, sépalos, pétalos,

estambres, pistilos, así como óvulos y granos de polen (McCall & Irwin, 2006). Sin embargo, los insectos que roban néctar también suelen ser capaces de visitar esas mismas flores "legítimamente", a través de la apertura floral (Barker *et al.*, 2018; Lichtenberg *et al.*, 2018).

La polinización juega un papel relevante para la conservación de los ecosistemas, dado que este proceso es un servicio ecosistémico comparable a la preservación de cuencas hídricas (Medel, Aizen y Zamora, 2009). La polinización involucra tanto la transferencia de polen entre flores que puede estar dada por un agente abiótico como el aire; sin embargo, una proporción alta de plantas de un ecosistema son polinizadas por animales y de éstos casi el 90% son insectos (Medel, Aizen y Zamora, 2009; Pires y Maués, 2020). La polinización biótica es la más importante por la cantidad de plantas angiospermas que dependen de ella. El 85% del total de las angiospermas en el mundo son polinizadas por vectores bióticos (Ollerton *et al.*, 2011).

En los bosques tropical caducifolio en México, el agua es un recurso escaso en la temporada de seca, por lo que producir flores se vuelve muy costoso; sin embargo, hay varios grupos de plantas que invierten sus recursos en la floración en temporada de seca, por lo que estas floraciones suelen ser dependientes de la radiación y del fotoperiodo (Borchert, 2004; Zimmerman *et al.*, 2007; Cortes-Flores *et al.*, 2017). La temporalidad de la fenología floral de los bosques afecta a los ensambles de polinizadores, porque que al menos el 83% de las especies de todas las flores son polinizadas por insectos, el 12% por vertebrados y el 3.5% de las plantas por el viento (Quesada *et al.*, 2011). En parte, la especialización y generalización dependerá de las recompensas florales, estas interacciones son fundamentales en las comunidades terrestres porque determina el éxito reproductivo de las plantas y con ellos el estado del ecosistema (Bullock, 1995; Murcia, 2002).

Las especies de arbustos del BTC se han adaptado a las condiciones estacionales de lluvia y sequía, se hipotetiza que se encontrarán distintas estrategias tanto en la floración como en la diversidad espacio-temporal de polinizadores. Teniendo en la temporada de seca una diversidad mayor de polinizadores, al contrario de la temporada de lluvias donde tenderán a la especialización o al menos serán visitadas por un grupo

menor de polinizadores porque los recursos se multiplicarán para los insectos. Por ello, se tiene el objetivo de analizar la dinámica espacio-temporal de las interacciones flores-insectos en arbustos del Bosque Tropical Caducifolio “La Cañada” Villa Allende; para responder a las preguntas de ¿Cómo varía la composición de especies florales durante un ciclo anual? Y a partir de eso ¿Cómo se desarrollan las interacciones flores-insectos diurnos en arbustos del bosque tropical caducifolio?

2.3 ÁREA DE ESTUDIO

La Zona Protectora Forestal Vedada Villa Allende Municipio de San Fernando, Chiapas; forma parte del Complejo Cañón del Sumidero-Selva El Ocote, constituyen un corredor biológico interconectado entre sí por ecosistemas de selvas secas y húmedas, que proveen servicios ecosistémicos a las comunidades cercanas (CONANP, 2019). En el área persiste el Bosque Tropical Seco, donde las especies se han adaptado a las condiciones estacionales de lluvia y sequía presentes en el año; estableciendo redes complejas de interacciones que posiblemente se modifican debido al patrón de precipitaciones (Rzedowski, 2006). Presenta una temperatura media anual de 17.9 °C y la precipitación anual es de 1,746 mm (González Espinosa *et al.*, 2005) (Figura 2).

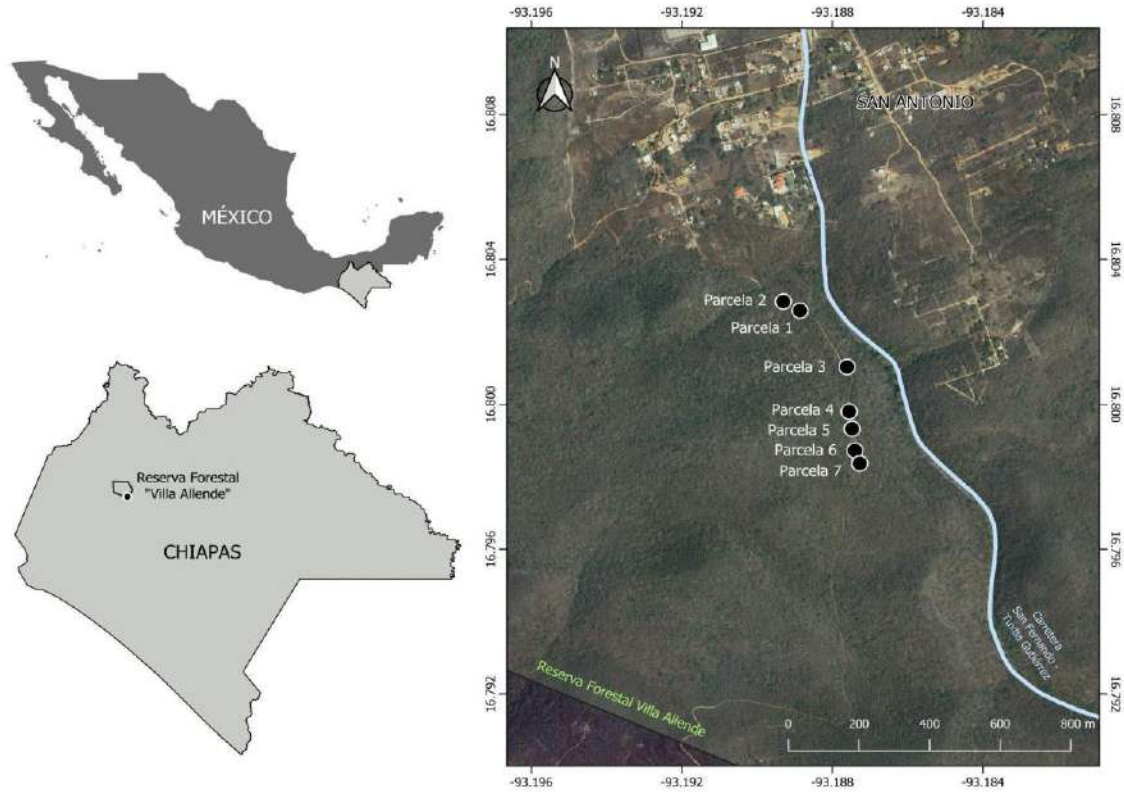


Figura 2 Ubicación de parcelas de muestreo de arbustos en floración y visitantes florales en “La Cañada” Villa Allende, municipio de San Fernando, Chiapas

2.4 MÉTODO

2.4.1 Diseño del estudio

Se realizó un estudio observacional para caracterizar la dinámica de la floración y los insectos visitantes florales que tuvieron interacción con las especies arbustivas del Bosque Tropical Caducifolio “La Cañada” Villa Allende. Se trabajó en un transecto lineal de medida variable (20 x 40 metros) y 7 parcelas de observación que permitió evaluar a la mayor cantidad de especies de arbustos de la zona. Previamente, Espinosa Jiménez *et al.* (2014) documentaron la flora de la zona de estudio y se contabilizaron 70 especies de arbustos, de ellas se seleccionarán a algunas especies de acuerdo a dos criterios: 1) que habiten el Bosque Tropical Caducifolio y 2) que sean visitadas por insectos diurnos.

2.4.2 Salidas de observación

Se realizaron recorridos diurnos de 7:00 a 12:00 dos veces por semana, en los meses que abarcaban los periodos de lluvia (Junio a Octubre 2022), transición lluvia-sequía (Noviembre 2022), sequía (Diciembre 2022 a Abril 2023) y transición sequía-lluvia (Mayo 2022). Cada salida fue realizada por tres personas, que detectaron las plantas en floración o con yemas florales próximas a desarrollar flores, y se realizaron observaciones directas de las flores y de visitas florales. Cada planta se tomó como una repetición y el tiempo de observación fue de 15 minutos, en un horario variable por las condiciones climáticas: días soleados de 7:00 a 11:00 hrs y en días nublados de 8:00 a 12:00 hrs (tiempos en los que se observó mayor actividad).

Las identificaciones de los arbustos se realizaron consultando diversos listados florísticos. Considerando como arbustos a una planta perenne, de tallo lignificado, que se ramifica generalmente por encima de la base y de más de 3 m de altura, diámetro normal (DAP) a la altura de 1.3m sobre la superficie del suelo, sea igual o mayor a 7.5 cm (Villaseñor y Espinosa, 1998; Villegas et al., 2002; Pennington y Sarukhán, 2005; CONAFOR, 2010; Farrera-Sarmiento y Gallegos-Ramos, 2013; Flores-Hernández et al., 2014; Miranda, 2015; Martínez-Camilo et al., 2017) y para obtener más información se visitaron las páginas en línea de The Field Museum (<https://plantidtools.fieldmuseum.org/es/rrc/5581>), EncicloVida (<https://enciclovida.mx/>) y del Centro de Investigación Científica de Yucatán (cicy.mx/sitios/flora%20digital/). Todos los datos fueron corroborados por el Biol. Luis Enrique Flores Hernández, Jefe del Departamento de Recursos Naturales y Evaluación Ambiental de la empresa Tecnología Urbana y Ambiental de México (Tuxtla Gutiérrez, Chiapas).

2.4.3 Caracterización floral:

Unidad de polinización (UP): las unidades de polinización fueron caracterizadas de acuerdo con la organización de las flores y el comportamiento de los polinizadores (Ramírez *et al.*, 1990). Cuando las flores formaban grupos densos y presentaban anthesis relativamente sincrónica, la inflorescencia fue considerada la UP. En este caso, los

polinizadores podrían visitar muchas flores simultáneamente sin moverse a otra inflorescencia (UP colectiva). En el caso de las flores solitarias o integrantes de inflorescencias laxas y/o asincrónicas en la antesis de las flores, las UP fueron individuales (Ramírez *et al.*, 1990).

- *Temporalidad y fenología floral*: se registró la fecha de inicio de la floración y el tiempo en el que duran los individuos en floración; la intensidad de la floración se midió por medio del índice de Fournier (1974), que consistió en dividir cada individuo en cuatro cuadrantes, observarlo y categorizarlo de 0 al 4, donde 0 = 0%, 1 = 25%, 2 = 50%, 3 = 75% y 4 = 100% de la cubierta del arbusto. El 25% correspondió al inicio de la fase, el 50% a la fase media o plena fase y el fin de la fase cuando se observó el 100%.

- *Morfología floral*: forma, simetría y orientación de las flores. La forma floral fue descrita de acuerdo con los tipos morfológicos de Faegri y van der Pijl (1979), quienes discriminaron entre plato a tazón, cepillo, bandera, campana o embudo, garganta, tubo, trampa y flores inconspicuas. En cuanto a la simetría, se diferenció entre flores actinomorfas (simetría radial), zigomorfas (simetría bilateral) e irregulares (asimétricas). Con relación a la orientación de las flores, se describió el patrón principal distinguiendo entre flores orientadas verticalmente hacia arriba y hacia abajo. Las flores dispuestas horizontalmente se denotaron más precisamente de acuerdo con la variación angular (hacia abajo o hacia arriba) respecto a un plano horizontal (Ramírez *et al.*, 1990).

- *Atrayentes y recompensas florales*: el color principal y secundario de las flores (guías florales, estambres llamativos, brácteas) fue establecido de acuerdo con las categorías propuestas por Ramírez *et al.* (1990), quienes distinguieron entre: (1) blanco, flores blancas y blanco amarillentas; (2) rojo-rosado, flores rojas, rosadas y fucsia; (3) pardo, flores marrones; (4) morado, flores azules, morado claro e intenso; (5) amarillo, flores amarillas y anaranjadas; (6) verde. La oferta de recompensas (néctar, polen, partes florales, etc.) se determinó mediante observación directa en un mínimo de 10 flores de diferentes individuos por especie. En base al comportamiento de los visitantes florales se observó con la ayuda de una lupa la presencia de nectarios, la oferta de polen y de partes florales. Se contabilizaron los frutos cuajados de las flores que fueron observadas con el fin de conocer la eficiencia de la polinización.

2.4.4 Descripción de los insectos visitantes florales

Los síndromes de polinización fueron establecidos de acuerdo con el criterio de Faegri y van der Pijl (1979). En este sentido, se distinguió principalmente entre especies cantaridófilas, falenófilas, melitofilias, miófilas y psicófilas.

Para registrar los insectos polinizadores de las especies de arbustos, se realizaron observaciones directas de los visitantes florales durante toda la antesis y cuando fue posible en diferentes momentos del día y del período de floración. Se realizaron capturas con redes aéreas, aspiradores y captura directa introduciendo las flores y sacudiéndolas levemente dentro de los frascos para su posterior identificación en el laboratorio. Aquellas morfoespecies de visitantes que mostraron más de un registro, es decir, que sean fieles a la interacción, y cuya forma, tamaño y/o comportamiento les permitieron hacer contacto con las estructuras sexuales de la flor durante la visita, fueron consideradas polinizadoras. Las identificaciones se realizaron con base a literatura especializada y consultando material de referencia en la Colección Entomológica (ECO-TAP-E) de El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Tapachula.

2.4.5 Análisis estadístico

Para corroborar la relación entre la unidad de polinización (UP) y las características florales, con la ayuda del programa PAST se realizaron análisis de diversidad de Fisher y chi cuadrada. Tomando en consideración el criterio de Faegri y van der Pijl (1979), se creó una matriz de datos a partir de los síndromes de polinización, de los cuales pueden solo estar presentes un tipo o más de tres en la misma especie de arbusto y se analizó mediante un análisis de componentes principales (PCA) y PERMANOVA para agrupar las características de color y forma con los síndromes de polinización.

Utilizando el programa PAST se analizó la floración anual por géneros de arbustos mediante un Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS), para observar la distribución de las especies en las temporadas de lluvia y seca. Por medio de estadística circular se analizó la floración de los arbustos a lo largo del año y la presencia de los órdenes de insectos polinizadores, usando para ello los paquetes Directional (Tsagris *et al.*, 2020), CircStats (Agostinelli y Lund, 2018) y Circular (Agostinelli y Lund, 2017),

además de ggplot2 (Wickham, 2016) en el programa R versión 4.3.3 (R Core Team, 2024).

Para analizar la intensidad de floración de cada especie de arbusto, se utilizó el Índice de Valor Indicador (IndVal) (Dufrene y Legendre, 1997) incluido en el programa PAST, con el cual determinamos las especies que presentaron menos tiempo de floración y que especies florecen en cada temporada (lluvia y seca).

Se determinó la diversidad de los insectos polinizadores que se encontraron en ambas temporadas (secas y lluvias) a través de un análisis de los números de Hill, utilizando la versión en línea de iNext (Chao *et al.*, 2016). Los números de Hill incluyen las tres medidas de diversidad de especies más utilizadas que son la riqueza de especies ($q = 0$), diversidad de Shannon ($q = 1$) y diversidad de Simpson ($q = 2$) (Chao *et al.*, 2014).

Las interacciones planta-insecto se analizaron mediante una red de interacción (Bascompte y Jordano, 2006), para lo cual se construyó una red por temporada que incluía las especies de insectos que interactuaban con las especies de arbustos. Se calculó el número de especies de arbustos (A), el número de insectos (P) y el tamaño de la red (S). Seguidamente se determinaron las interacciones potenciales ($A \times P$) y el número observado de interacciones (L). Estos datos fueron usados para describir la conectancia, interpretada como la proporción de interacciones registradas del total de interacciones potenciales; y la especialización (H_2) que es un parámetro con valores que van de 0 a 1, donde valores cercanos a 0 indican que una red está poco especializada, mientras que valores cercanos a 1 indican que se trata de una red muy especializada (Bluthgen *et al.*, 2008; Villa *et al.*, 2012; López *et al.*, 2014). Además de calcular las especies que comprenden el núcleo y la periferia de la red de interacción (Dáttilo, *et al.*, 2013). Los análisis se hicieron utilizando el paquete Bipartite 2.02 (Dormann *et al.*, 2008) implementado en el software R.

Para el análisis de la diversidad de los visitantes florales, con el programa PAST, se calcularon los índices de riqueza y diversidad alfa (Margalef, Shannon-Weiner y Simpson) y finalmente el análisis de similitud porcentual (SIMPER) (Clarke, 1993) para identificar

las especies mejor representadas en el muestreo; para ello se usó el paquete Diversity del software R (Oksanen *et al.*, 2019).

2.5 RESULTADOS

2.5.1 Registro de las especies arbustivas

Se registraron 55 especies de arbustos, correspondiente a 47 géneros, 17 familias y 12 órdenes. Las familias que más especies representativas tuvieron fueron Asteraceae (13 sp), Fabaceae (8 sp), Euphorbiaceae (7 sp), Malvaceae (4 sp), y Solanaceae (4 sp) (Cuadro 1).

Cuadro 1 Listado taxonómico de las especies de arbustos presente en “La Cañada” Villa Allende, Chiapas, con las características florales (forma, simetría, color, UP) y su temporada de floración.

Orden	Familia	Género	Especie	Forma	Simetría	Color	UP	Temporada
Fabales	Fabaceae	<i>Vachellia</i>	<i>Vachellia cornigera</i> (L.) Seigler & Ebinger	Cepillo	Zigomorfa	Amarilla	Individual	Seca
		<i>Bauhinia</i>	<i>Bauhinia divaricata</i> L.	Cepillo	Actinomorfa	Rosa	Colectiva	Seca
		<i>Calliandra</i>	<i>Calliandra tergemina</i> (L.) Benth.	Cepillo	Actinomorfa	Roja	Individual	Seca
		<i>Havardia</i>	<i>Havardia platyloba</i> Bertero ex DC.	Cepillo	Actinomorfa	Blanca	Individual	Lluvia
			<i>Senna holwayana</i> (Rose) H. S. Irwin & Barneby	Plato	Zigomorfa	Amarilla	Colectiva	Seca
		<i>Senna</i>	<i>Senna pallida</i> (Vahl) Irwin & Barneby	Plato	Zigomorfa	Amarilla	Colectiva	Seca
			<i>Senna tonduzii</i> (Standl.) H.S.Irwin & Barneby	Plato	Zigomorfa	Amarilla	Colectiva	Seca
	nd	<i>Fabaceae</i> sp	Cepillo	Zigomorfa	Roja	Individual	Lluvia	
Malpighiales	Euphorbiaceae	<i>Cnidoscopus</i>	<i>Cnidoscopus aconitifolius</i> (Mill.) I.M. Johnst.	Plato	Actinomorfa	Blanca	Colectiva	Seca
		<i>Croton</i>	<i>Croton cortesianus</i> Kunth	Cepillo	Actinomorfa	Blanca	Colectiva	Lluvia
			<i>Croton flavens</i> L.	Cepillo	Actinomorfa	Blanca	Colectiva	Lluvia
		<i>Croton soliman</i> Cham. & Schltld.	Cepillo	Actinomorfa	Blanca	Colectiva	Lluvia	

		<i>Euphorbia</i>	<i>Euphorbia calcarata</i> (Schtdl.) V.W. Steinm.	Tubo	Zigomorfa	Roja	Colectiva	Seca
		<i>Acalypha</i>	<i>Acalypha alopecuroides</i> Jacq.	Cepillo	Zigomorfa	Roja	Colectiva	Lluvia
		<i>Manihot</i>	<i>Manihot</i> sp	Campana	Actinomorfa	Verde	Individual	Lluvia
	Malpigiaceae	<i>Malpighia</i>	<i>Malpighia glabra</i> L.	Plato	Actinomorfa	Rosa	Individual	Lluvia
		<i>Byrsonima</i>	<i>Byrsonima</i> sp1	Plato	Actinomorfa	Naranja	Colectiva	Seca
			<i>Byrsonima</i> sp2	Plato	Actinomorfa	Amarilla	Colectiva	Seca
Gentianales	Rubiaceae	<i>Psychotria</i>	<i>Psychotria erythrocarpa</i> Schtdl.	Tubo	Actinomorfa	Blanca	Colectiva	Lluvia
		<i>Randia</i>	<i>Randia aculeata</i> L.	Plato	Actinomorfa	Blanca	Individual	Lluvia
		<i>Chiococca</i>	<i>Chiococca alba</i> (L.) Hitchc.	Campana	Zigomorfa	Amarilla	Colectiva	Lluvia
	Apocynaceae	<i>Stemmadenia</i>	<i>Stemmadenia pubescens</i> Benth	Campana	Zigomorfa	Amarilla	Individual	Seca
		<i>Haplophyton</i>	<i>Haplophyton cimicidum</i> A.DC.	Plato	Actinomorfa	Amarilla	Individual	Lluvia
Lamiales	Bignoniaceae	<i>Tecoma</i>	<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth	Campana	Actinomorfa	Amarilla	Colectiva	Seca
	Verbenaceae	<i>Lantana</i>	<i>Lantana</i> sp	Tubo	Actinomorfa	Naranja	Colectiva	Lluvia
		<i>Lippia</i>	<i>Lippia gentryi</i> Standl.	Tubo	Actinomorfa	Amarilla	Colectiva	Lluvia
			<i>Lippia</i> sp	Tubo	Actinomorfa	Blanca	Colectiva	Lluvia
Asterales	Asteraceae	<i>Chromolaena</i>	<i>Chromolaena odorata</i> (L.) R.M. King & H. Rob.	Cepillo	Actinomorfa	Morada	Colectiva	Seca
			<i>Chromolaena laevigata</i> (Lam.) R.M. King & H. Rob.	Cepillo	Actinomorfa	Blanca	Colectiva	Seca

		<i>Gymnolaena</i>	<i>Gymnolaena chiapasana</i> Strother	Plato	Actinomorfa	Naranja	Individual	Seca
		<i>Lasianthea</i>	<i>Lasianthea fruticosa</i> (L.) K.M. Becker	Plato	Actinomorfa	Amarilla	Colectiva	Seca
		<i>Montanoa</i>	<i>Montanoa tomentosa</i> Cerv.	Plato	Actinomorfa	Blanca	Colectiva	Seca
		<i>Perymenium</i>	<i>Perymenium grande</i> var. <i>nelsonii</i> (B.L. Rob. & Greenm.) J. J. Fay	Plato	Actinomorfa	Amarilla	Individual	Seca
		<i>Sinclairia</i>	<i>Sinclairia andrieuxii</i> (DC.) H. Rob. & Brettell	Cepillo	Actinomorfa	Amarilla	Individual	Lluvia
		<i>Trixis</i>	<i>Trixis inula</i> Crantz	Plato	Actinomorfa	Amarilla	Colectiva	Seca
		<i>Vernonia</i>	<i>Vernonia arborescens</i> (L.) Sw.	Cepillo	Actinomorfa	Morada	Colectiva	Seca
		<i>Viguiera</i>	<i>Viguiera dentata</i> (Cav.) Spreng.	Plato	Actinomorfa	Amarilla	Colectiva	Lluvia
		<i>Adenophyllum</i>	<i>Adenophyllum aurantium</i> (Cass.) Villareal	Plato	Actinomorfa	Naranja	Individual	Seca
		<i>Vernonia</i>	<i>Vernonia</i> sp	Cepillo	Actinomorfa	Morada	Colectiva	Seca
		<i>Eupatorium</i>	<i>Eupatorium</i> sp	Cepillo	Actinomorfa	Morada	Colectiva	Seca
		<i>Briquetia</i>	<i>Briquetia spicata</i> (Kunth) Fryxell	Plato	Actinomorfa	Amarilla	Individual	Seca
		<i>Hibiscus</i>	<i>Hibiscus phoeniceus</i> Jacq.	Plato	Actinomorfa	Morada	Individual	Lluvia
Malvales	Malvaceae	<i>Helicteres</i>	<i>Helicteres baruensis</i> Jacq.	Tubo	Zigomorfa	Verde	Individual	Seca
		<i>Dendrosida</i>	<i>Dendrosida sharpiana</i> (Miranda) J. E. Fryxell	Plato	Actinomorfa	Amarilla	Individual	Seca

Ericales	Primulaceae	<i>Bonellia</i>	<i>Bonellia macrocarpa</i> (Cav.) B. Stähl & Källersjö	Campana	Actinomorfa	Naranja	Individual	Seca
	Ericaceae	<i>Vaccinium</i>	<i>Vaccinium parvifolium</i> Sm.	Campana	Zigomorfa	Blanca	Individual	Lluvia
Solanales	Solanaceae	<i>Solanum</i>	<i>Solanum umbellatum</i> Mill.	Plato	Actinomorfa	Blanca	Individual	Seca
			<i>Solanum</i> sp	Plato	Actinomorfa	Morada	Individual	Seca
		<i>Capsicum</i>	<i>Capsicum</i> aff. <i>annuum</i> L	Plato	Actinomorfa	Blanca	Individual	Lluvia
		<i>Physalis</i>	<i>Physalis melanocystis</i> (B.L. Rob.) Bitter	Plato	Actinomorfa	Morada	Individual	Lluvia
Caryopgyllales	Polygonaceae	<i>Gymnopodium</i>	<i>Gymnopodium antigonoides</i> S.F. Blake	Plato	Actinomorfa	Blanca	Individual	Seca
	Phytolaccaceae	<i>Phytolacca</i>	<i>Phytolacca</i> sp	Plato	Actinomorfa	Blanca	Colectiva	Lluvia
Piperales	Piperaceae	<i>Piper</i>	<i>Piper amalago</i> L.	Espiga	Zigomorfa	Blanca	Colectiva	Lluvia
Rosales	Rosaceae	<i>Prunus</i>	<i>Prunus mahaleb</i> L.	Plato	Actinomorfa	Blanca	Colectiva	Lluvia
Boraginales	Boraginaceae	<i>Tournefortia</i>	<i>Tournefortia</i> sp	Tubo	Actinomorfa	Blanca	Colectiva	Seca

2.5.2 Caracterización floral y síndromes de polinización

De las especies estudiadas, 31 presentaron inflorescencias (UP colectiva) y los 24 restantes flores individuales. La mayoría fueron actinomorfas (43 sp) y solo 12 de ellas fueron zigomorfas. Las formas florales de plato (45.45%) fueron las más frecuentes, y el tipo espiga fue la menos representada con una sola especie. Las flores fueron principalmente blancas (19 sp, 34.55%) y solo dos en tono rosa (3.64%) (Cuadro 1, Figura 3).

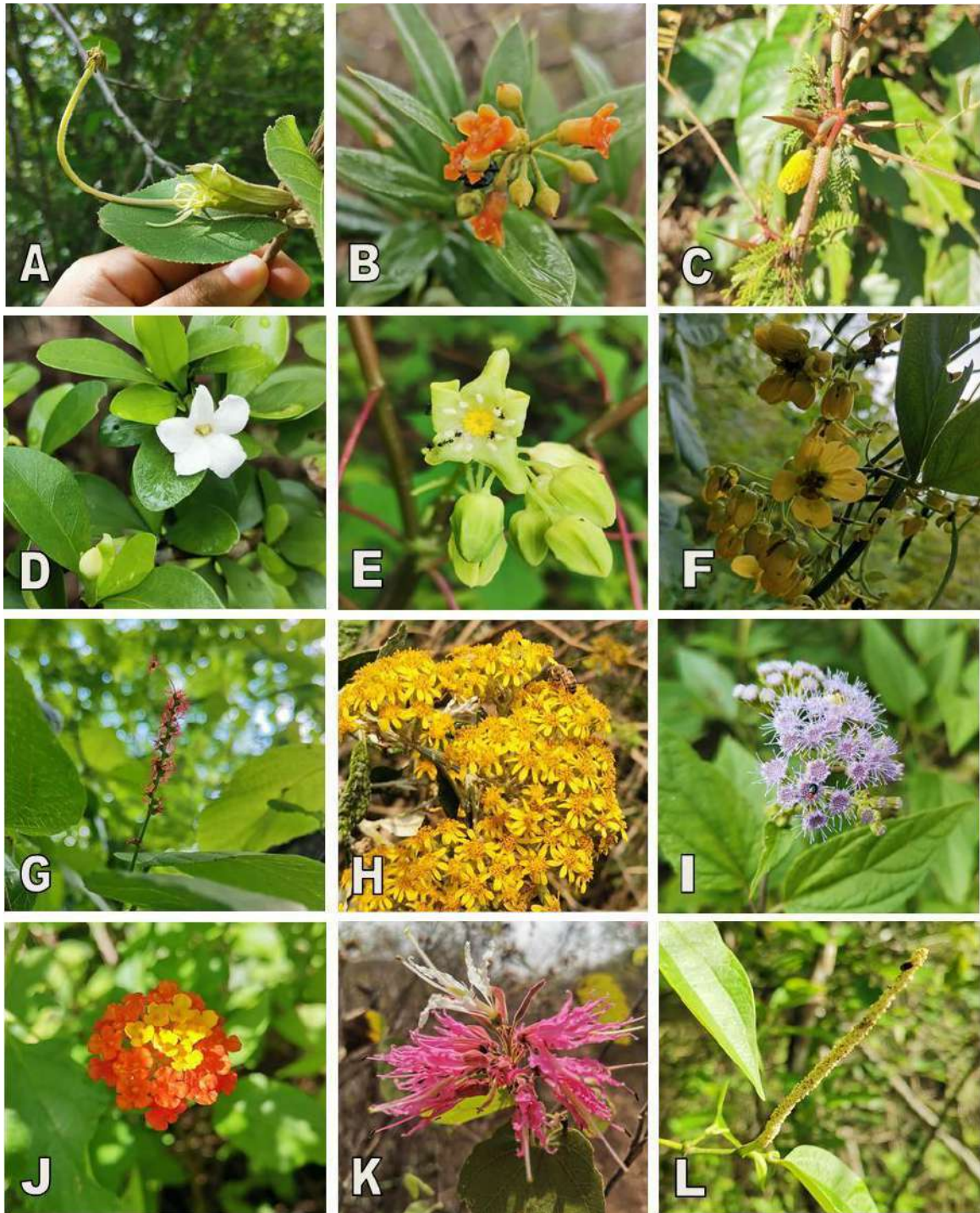


Figura 3 Especies de arbustos presentes en “La Cañada” Villa Allende, Chiapas. (**Up: Individuales**) A) *Helicteres baruensis*, B) *Bonellia macrocarpa*, C) *Vachellia cornigera*, D) *Randia aculeata*, E) *Manihot* sp; (**Up: inflorescencia**) F) *Senna holwayana*, G) *Acalypha macrostachya*, H) *Perymenium grande*, I) *Chromolaena odorata*, J) *Lantana* sp, K) *Bauhinia divaricata*, L) *Piper amalago*.

El síndrome de polinización predominante fue la melitofilia (33%) presente en 17 especies de arbustos, de los cuales 11 florecieron en la temporada de seca (Figura 4).

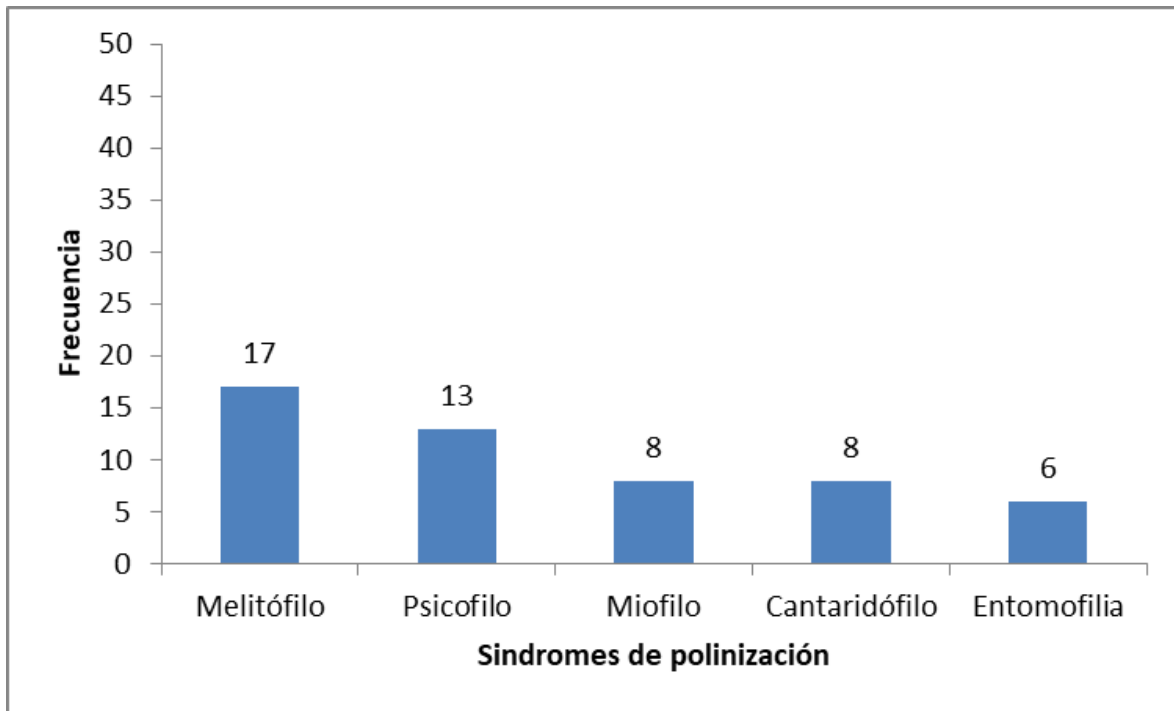


Figura 4 Frecuencia de los síndromes de polinización observados en las flores de las especies de arbustos presentes en “La Cañada” Villa Allende.

2.5.3 Síndromes de polinización y su relación con las características morfológicas.

De los síndromes florales observados, dos de ellos presentaron diferencias significativas, cantaridófila (0.026) y melitofilia (0.008) (Cuadro 2). Así mismo, se pudo observar que las características florales (color y forma) se agruparon con los síndromes de polinización; donde se destaca que el color blanco esta negativamente relacionado con la forma de tubo y cepillo, mientras que el color amarillo está positivamente relacionado con la forma de plato y campana. (Figura 5).

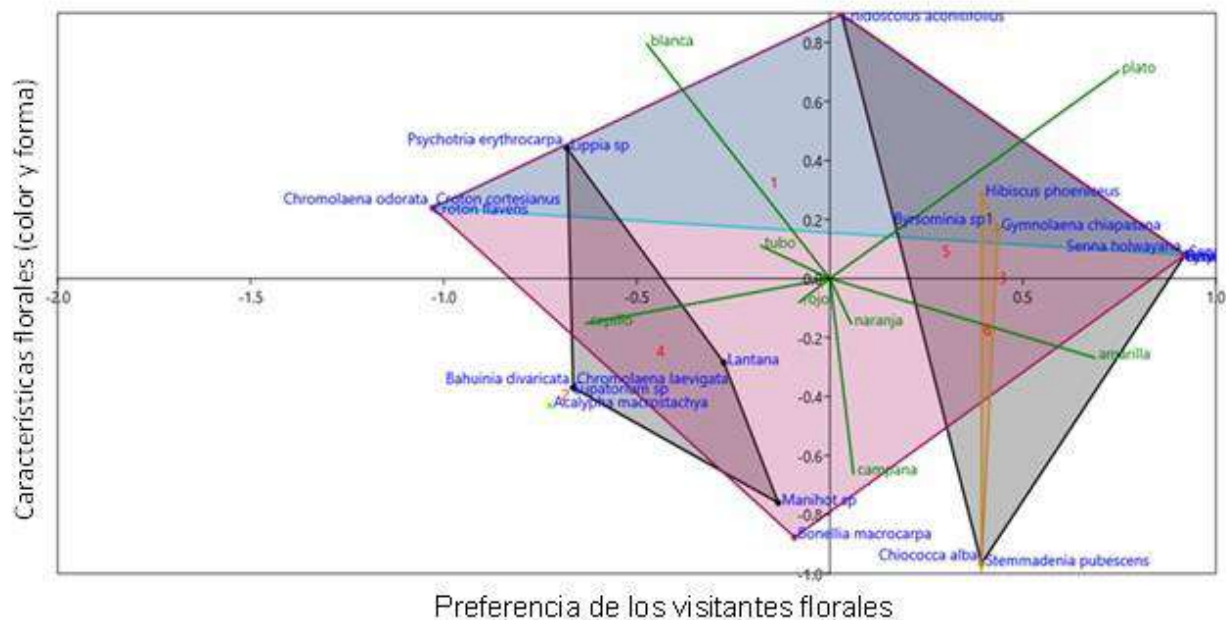


Figura 5 Espacio de fase de los componentes principales de seis variables relevantes a la interacción de los visitantes florales en 26 especies de arbustos en floración (PERMANOVA: $P = 0.0313$, $F = 2.002$).

Cuadro 2 Valores de probabilidad del test PERMANOVA, arrojadas por el PCA para las variables de morfología floral (color y forma) respecto a los síndromes florales.

SÍNDROMES FLORALES	Ca/en/me/mi/psi	Cantaridófila	Melitofilia+	Psicófila+	Melitofilia	Psicófila
Ca/en/me/mi/psi		0.0257	0.3572	0.2167	0.2463	0.2558
Cantaridófila	0.0257		0.1019	0.1392	0.008	0.0978
Melitofilia+	0.3572	0.1019		0.1744	0.9006	1
Psicófila+	0.2167	0.1392	0.1744		0.0961	0.3424
Melitofilia	0.2463	0.008	0.9006	0.0961		0.9499
Psicófila	0.2558	0.0978	1	0.3424	0.9499	

(Ca/en/me/mi/psi= melitofilia, cantaridófila/entomofilia/miófila/psicófila; Melitofilia+ = entomofilia/miófila/melitofilia; Psicófila+ = entomofilia/melitofilia/ miófila/psicófila). Valores significativos señalados en negritas.

2.5.4 Fenología floral de arbustos

La floración anual de las plantas se agrupó por un gradiente de precipitaciones, mostrando especies que florecen típicamente en la temporada de sequía (23) y otras únicamente en el periodo de lluvia (32) (Cuadro 1); sin embargo, hay especies que

temporadas y meses. A lo largo del año se observó que algunos arbustos tuvieron porcentajes de floración bajo, las cuales se denominaron especies ráfaga, muchas de ellas florecieron durante pocas semanas, además de arbustos con floración larga que abarcaron varios meses, incluidas en ambas temporadas (Cuadro 4). Los arbustos florecieron de manera uniforme no sincrónica a lo largo del año ($r= 0.05$, $Z= 0.05$). Con los datos obtenidos, se estimó que el auge de la floración es en el mes de marzo ($\mu=81.61^\circ$), mostrando una mayor presencia de arbustos en floración en los meses de junio (20 sp) y diciembre (18 sp) (Figura 7).

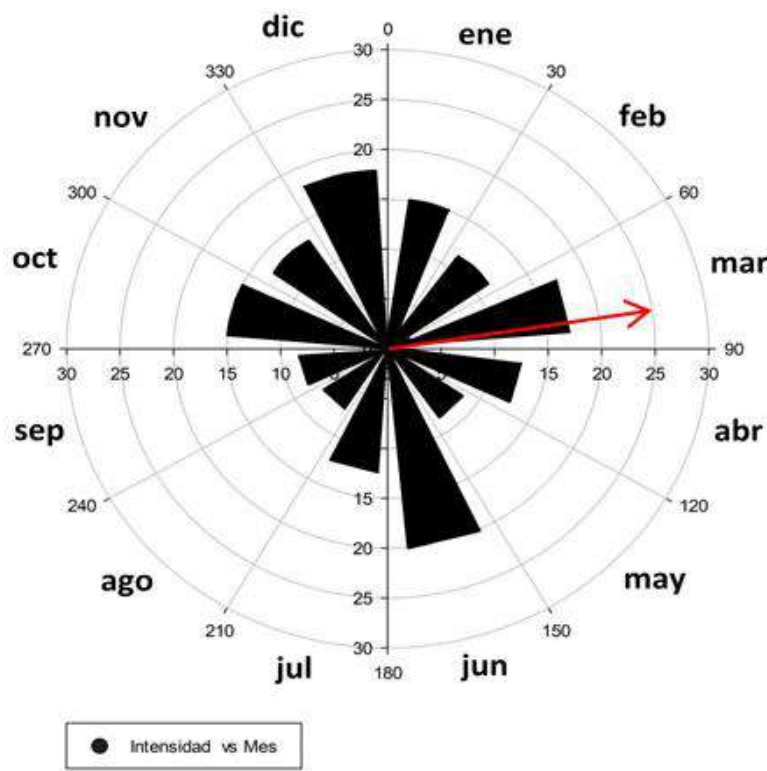


Figura 7 Especies de arbustos en floración por mes del año presente en “La Cañada” Villa Allende. Se representa la intensidad de floración en cada mes (barras negras) y el vector promedio r ($\mu=81.61^\circ$) (flecha roja).

El Índice de valor indicador (IndVal) indicó que 9 especies en temporada de lluvia y 6 de seca presentaron un menor tiempo de floración (especies ráfaga). En los meses de seca las especies de arbustos con mayor porcentaje de floración fueron *Senna pallida* (85.71%) y *Adenophyllum aurantium* (83.05%), mientras que para la temporada de lluvia fue *Acalypha alopecuroides* (80%) y *Lantana sp* (61.25%) (Cuadro 4, Figura 8).

Cuadro 4 Especies de arbustos con floración larga y especies ráfaga.

Especies con floración larga		Especies ráfaga	
Lluvia	Sequía	Lluvia	Sequía
<i>Acalypha alopecuroides</i>	<i>Senna pallida</i>	<i>Havardia platyloba</i>	<i>Calliandra tergemina</i>
<i>Haplophyton cimidum</i>	<i>Adenophyllum aurantium</i>	<i>Croton flavens</i>	<i>Dendrosida sharpiana</i>
<i>Lantana sp</i>	<i>Acacia cornigera</i>	<i>Croton soliman</i>	<i>Byrsonima sp2</i>
<i>Chiococca alba</i>	<i>Bauhinia divaricata</i>	<i>Viguiera dentata</i>	<i>Trixis inula</i>
<i>Fabaceae</i>	<i>Lasianthea fruticosa</i>	<i>Prunus mahaleb</i>	<i>Vernonia arborescens</i>
	<i>Tecoma stans</i>	<i>Capsicum annum</i>	<i>Tournefortia sp.</i>
	<i>Chromolaena odorata</i>	<i>Physalis melanocystis</i>	
	<i>Chromolaena laevigata</i>	<i>Phytolacca sp</i>	
		<i>Hibiscus phoeniceus</i>	

Cuadro 5 Listado de las especies de insectos que polinizan a los arbustos presente en “La Cañada” Villa Allende

Orden	Familia	Género	Especie	
Coleoptera	Buprestidae	<i>Acmaeodera</i>	<i>Acmaeodera</i> sp	
	Cantharidae	<i>Chauliognathus</i>	<i>Chauliognathus</i> sp	
	Cerambycidae	<i>Ameriphoderes</i>		<i>Ameriphoderes yucateca</i> Bates, 1892
				<i>Ameriphoderes magna</i> Giesbert, 1991
				<i>Ameriphoderes amoena</i> Chemsak & Linsley, 1979
		<i>Stenobatyle</i>		<i>Stenobatyle eburata</i> Chevrolat, 1862
		<i>Metaleptus</i>		<i>Metaleptus pyrrhulus</i> Bates, 1880
		<i>Chrysoprasis</i>		<i>Chrysoprasis guerrerensis</i> Bates, 1892
		<i>Cosmisoma</i>		<i>Cosmisoma reticulatum</i> Bates, 1885
	<i>Rhopalophora</i>		<i>Rhopalophora lineicollis</i> Chevrolat, 1859	
	<i>Strangalia</i>		<i>Strangalia</i> sp	
	<i>Choriolaus</i>		<i>Choriolaus</i> sp	
	Chrysomelidae	<i>Chalcophana</i>	<i>Chalcophana</i> sp	
	Curculionidae		Curculionidae sp1	
			Curculionidae sp2	
			Curculionidae sp3	
	Mordellidae		Mordellidae sp	
Melyridae	<i>Melyrodes</i>	<i>Melyrodes</i> sp		
Scarabaeidae	<i>Trigonopeltastes</i>		<i>Trigonopeltastes glabellus</i> Howden, 1988	
			<i>Trigonopeltastes sallaei</i> Bates, 1889	
			<i>Cnemida aterrima</i> Bates, 1888	
	<i>Apeltastes</i>		<i>Apeltastes chiapasensis</i> Howden, 1994	
	<i>Euphoria</i>		<i>Euphoria pulchella</i> Bates, 1888	
Bombyliidae	<i>Geron</i>		<i>Geron rufipes</i> Macquart, 1846	
			Bombyliidae sp	
	<i>Nyia</i>		<i>Nyia</i> sp	
Diptera	<i>Ocyptamus</i>		<i>Ocyptamus</i> sp	
	<i>Ornidia</i>		<i>Ornidia obesa</i> Fabricius, 1775	
	Syrphidae	<i>Palpada</i>		<i>Palpada</i> sp
		<i>Toxomerus</i>		<i>Toxomerus watsoni</i> Curran, 1930
		<i>Copestylum</i>		<i>Copestylum</i> sp

	Tachinidae	<i>Juriniopsis</i>	<i>Juriniopsis</i> sp
	Alydidae	<i>Hyalymenus</i>	<i>Hyalymenus tarsatus</i> Fabricius, 1803
		<i>Hypselonotus</i>	<i>Hypselonotus</i> sp
Hemiptera	Coreidae	<i>Cebrenis</i>	<i>Cebrenis</i> sp
		<i>Madura</i>	<i>Madura perfida</i> Stål, 1862
	Miridae		<i>Miridae</i> sp
		<i>Taedia</i>	<i>Taedia</i> sp
	Pentatomidae	<i>Mormidea</i>	<i>Mormidea notulata</i> Herrich-Schäffer, 1844
		<i>Amblyscirtes</i>	<i>Amblyscirtes tolteca</i> Scudder, 1872
		<i>Telegonus</i>	<i>Telegonus azul</i> Reakirt, 1867
		<i>Aguna</i>	<i>Aguna asander asander</i> Hewitson, 1867
Lepidoptera	Hesperiidae	<i>Urbanus</i>	<i>Urbanus viterboana</i> Ehrmann, 1907
		<i>Spicauda</i>	<i>Spicauda simplicius</i> Stoll, 1790
		<i>Polyctor</i>	<i>Polyctor cleta</i> Evans, 1953
		<i>Aguna</i>	<i>Aguna</i> sp
		<i>Polygonus</i>	<i>Polygonus</i> sp
	Lycaenidae	<i>Electrostrymon</i>	<i>Electrostrymon</i> sp
		<i>Mesene</i>	<i>Mesene leucopus</i> Godman & Salvin, 1886
		<i>Dryas</i>	<i>Dryas alcionea</i> <i>moderata</i> N. Riley, 1926
	Nymphalidae	<i>Marpesia</i>	<i>Marpesia petreus</i> Cramer, 1776
		<i>Heliconius</i>	<i>Heliconius charitonia</i> <i>vazquezae</i> W.P. Comstock & F.M. Brown, 1950
Pieridae	<i>Pyrisitia</i>	<i>Pyrisitia nise nelphe</i> R. Felder, 1869	
Riodinidae			<i>Calephelis</i> sp1
		<i>Calephelis</i>	<i>Calephelis</i> sp2
			<i>Calephelis</i> sp3
Thyrididae	<i>Dysodia</i>	<i>Dysodia</i> sp	
Hymenoptera		<i>Apis</i>	<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758
		<i>Bombus</i>	<i>Bombus</i> sp1
			<i>Bombus</i> sp2
	Apidae	<i>Xylocopa</i>	<i>Xylocopa muscaria</i> Fabricius, 1775
		<i>Trigona</i>	<i>Trigona fulviventris</i> Guérin, 1845
		<i>Partamona</i>	<i>Partamona bilineata</i> Say, 1837

	<i>Lophopedia</i>	<i>Lophopedia apicalis</i> Cresson, 1878
	<i>Plebeia</i>	<i>Plebeia melanica</i> Ayala, R. 1999
	<i>Paratetrapedia</i>	<i>Paratetrapedia</i> sp
	<i>Tetrapedia</i>	<i>Tetrapedia</i> aff. <i>Maura</i> Cresson, 1878
	<i>Ceratina</i>	<i>Ceratina capitosa</i> Smith, 1879
Braconidae		Braconidae sp
	<i>Ectatomma</i>	<i>Ectatomma</i> sp
Formicidae	<i>Camponotus</i>	<i>Camponotus</i> <i>chromaiodes</i> Bolton, 1995
	<i>Monomorium</i>	<i>Monomorium minimun</i> Buckley, 1867
	<i>Pseudaugochlora</i>	<i>Pseudaugochlora</i> aff <i>graminea</i> Fabricius, 1804
	<i>Augochlora</i>	<i>Augochlora</i> sp <i>Augochlora</i> <i>nigrocyanea</i> Cockerell, 1897
Halictidae	<i>Augochloropsis</i>	<i>Augochloropsis</i> sp
	<i>Pachyceble</i>	<i>Pachyceble</i> sp
	<i>Halictus</i>	<i>Halictus</i> sp
Megachilidae	<i>Coelioxys</i>	<i>Coelioxys otomita</i> Cresson, 1878
	<i>Pseudocentron</i>	<i>Pseudocentron</i> sp
	<i>Polistes</i>	<i>Polistes carnifex</i> Fabricius, 1775
Vespidae	<i>Monobia</i>	<i>Monobia biangulata</i> Saussure, 1875
	<i>Polybia</i>	<i>Polybia plebeja</i> Saussure, 1867
	<i>Pseudodynerus</i>	<i>Pseudodynerus</i> sp
Eumininae	<i>Zethus</i>	<i>Zethus matzicatzin</i> Saussure, 1857

Durante el año de muestreo se identificó un total de 85 especies que interactúan con 29 especies de arbustos. La presencia de los 5 órdenes de insectos no fue uniforme a lo largo de los meses ($r= 0.1574$, $z= 0.3911$), teniendo mayor auge ($\mu=0.5853^\circ$) en el mes de junio/julio (34/39 sp) (Figura 9).

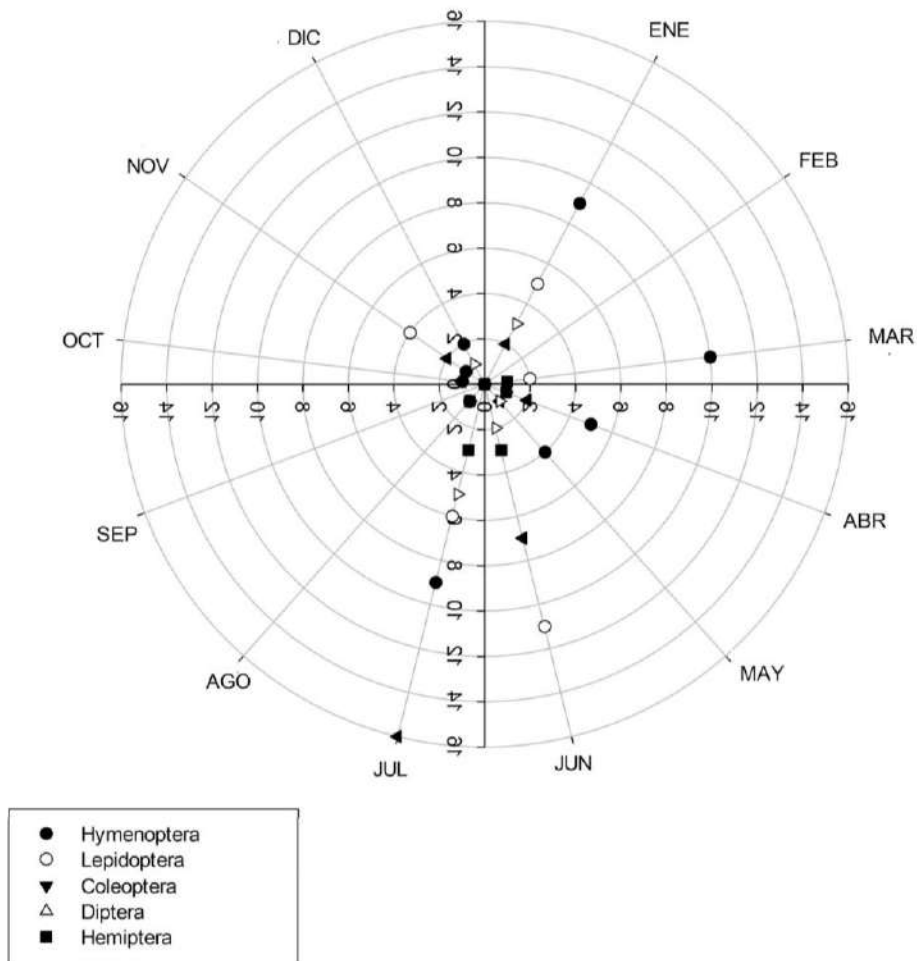


Figura 9 Órdenes de insectos que interactúan con los arbustos presentes en “La Cañada” Villa Allende. Se representa la intensidad de floración y el vector promedio r ($\mu=0.5853^\circ$).

En la temporada de lluvia se presentó el 73% de los registros de insectos, correspondiente a 25 familias y 62 especies. La diversidad entre las temporadas no fue diferente si consideramos su riqueza (orden 0) y abundancia (orden 1), pero no así en el caso de la dominancia (orden 2), donde la temporada de lluvia fue más diversa (Figura 10). En la temporada lluviosa se registraron 62 especies, de las cuales 41 fueron exclusivas de esa estación; en el periodo de seca fueron 44 especies las registradas, siendo 23 de ellas exclusivas; solo 21 especies fueron compartidas en ambas temporadas.

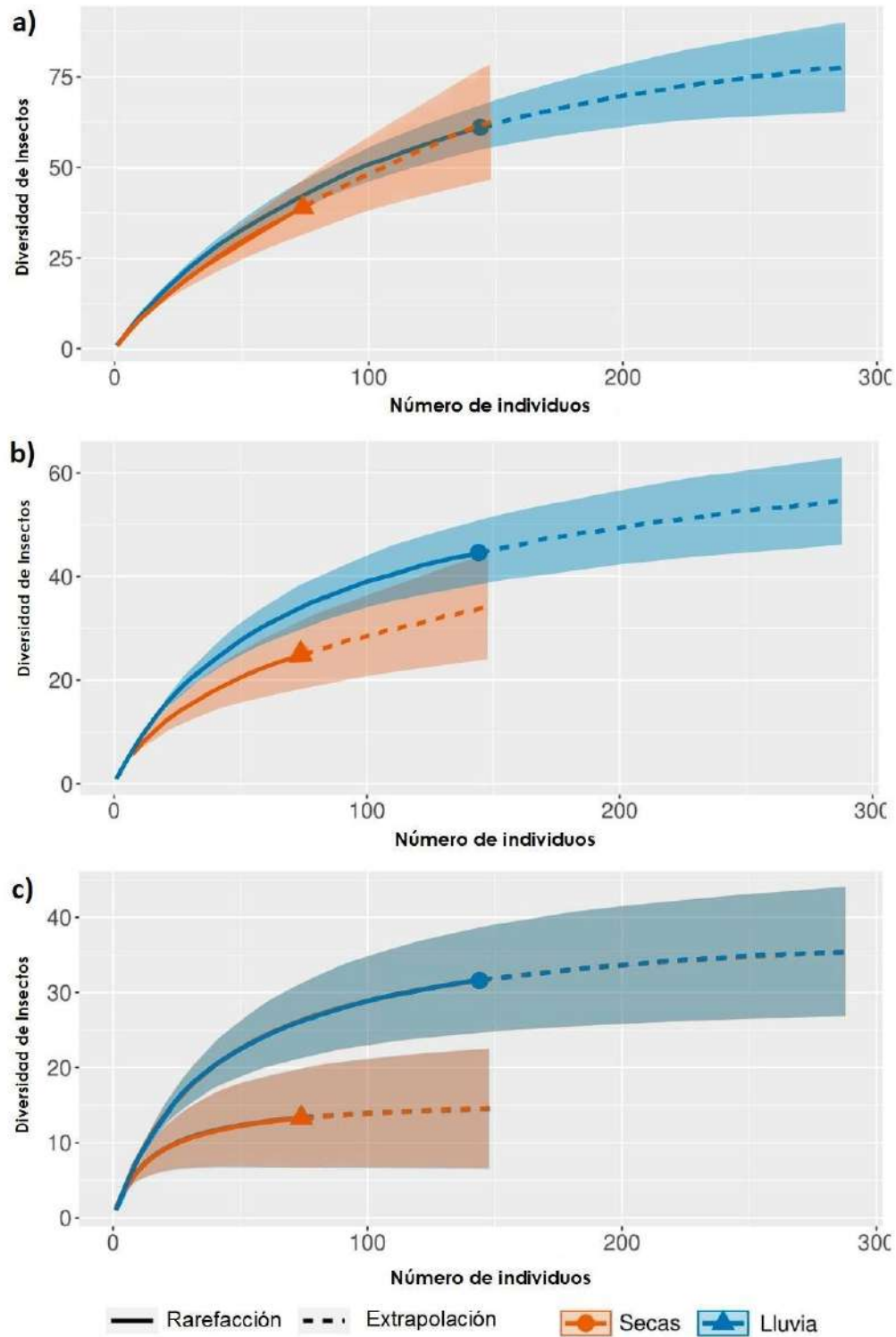


Figura 10 Diversidad basada en números de Hill para los insectos visitantes de los arbustos. a) orden 0 = riqueza; b) orden 1 = exponencial de Shannon; c) orden 2 = inverso de Simpson.

2.5.5.1 Interacciones mutualistas

Durante la temporada de lluvia, se registraron 65 especies de insectos que interactuaron con flores de 13 especies de arbustos. El tamaño de red de tipo anidada fue de 78 especies, el número de interacciones potenciales fue de 845 y el número observado de interacciones fue de 105.625 con el 12.5 % conectancia y una especialización de 0.4274 (Figura 11).

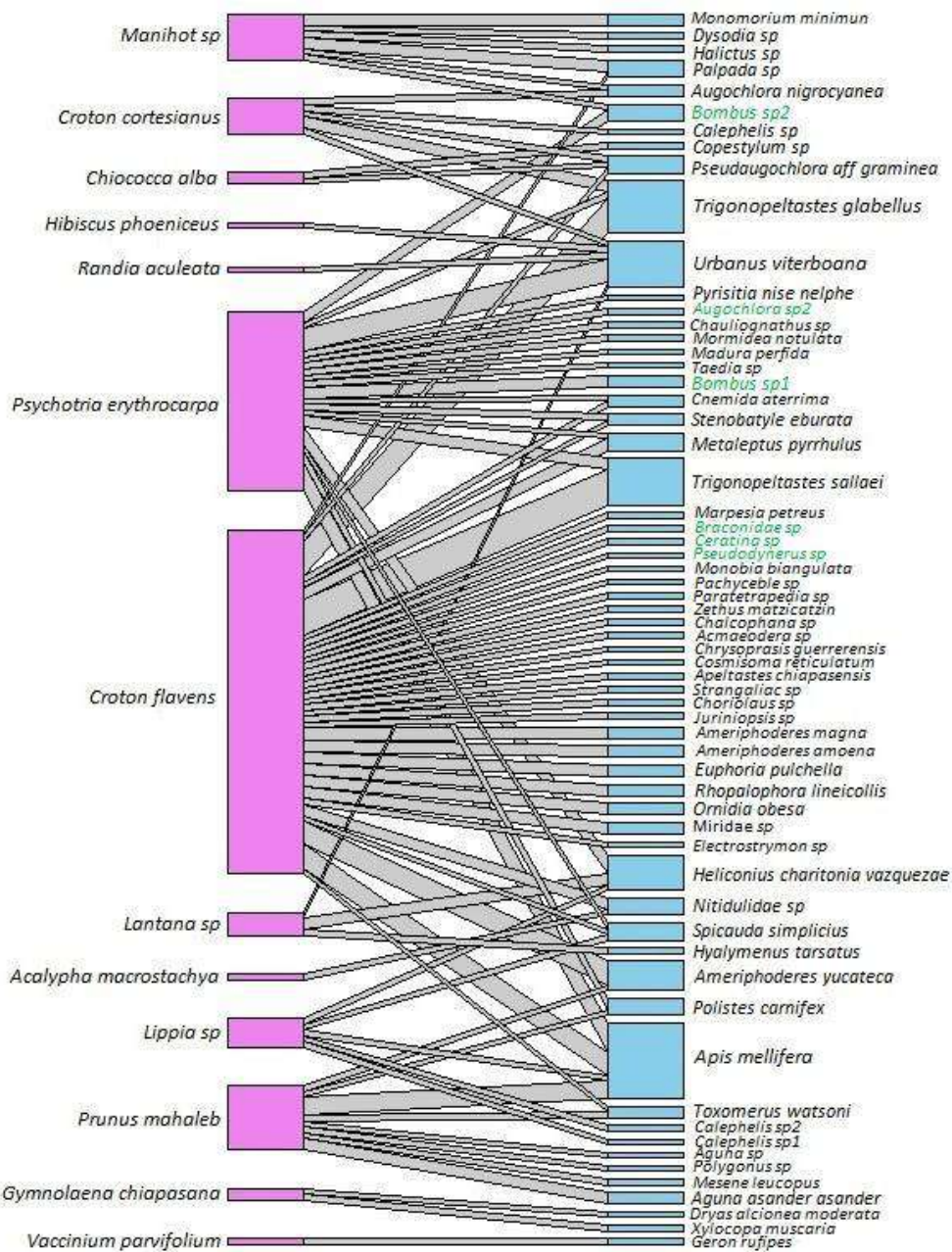


Figura 11 Red de interacción del tipo anidada entre los insectos polinizadores (Azul) y las especies de arbustos (rosa) en floración presente en la temporada de lluvia en “La Cañada” Villa Allende. El grosor de las cajas de colores representa la cantidad de interacciones detectadas, el grosor de las líneas grises representa la repetición de las interacciones en ambas especies.

Para los meses de la temporada de seca, se registraron 45 especies de insectos que interactuaron con las flores de 16 especies de arbustos. El tamaño de red de tipo anidada fue de 61 especies, el número de interacciones potenciales fue de 720 y el número observado de interacciones fue de 57.6 con el 8% conectancia y una especialización de 0.2979 (Figura 12).

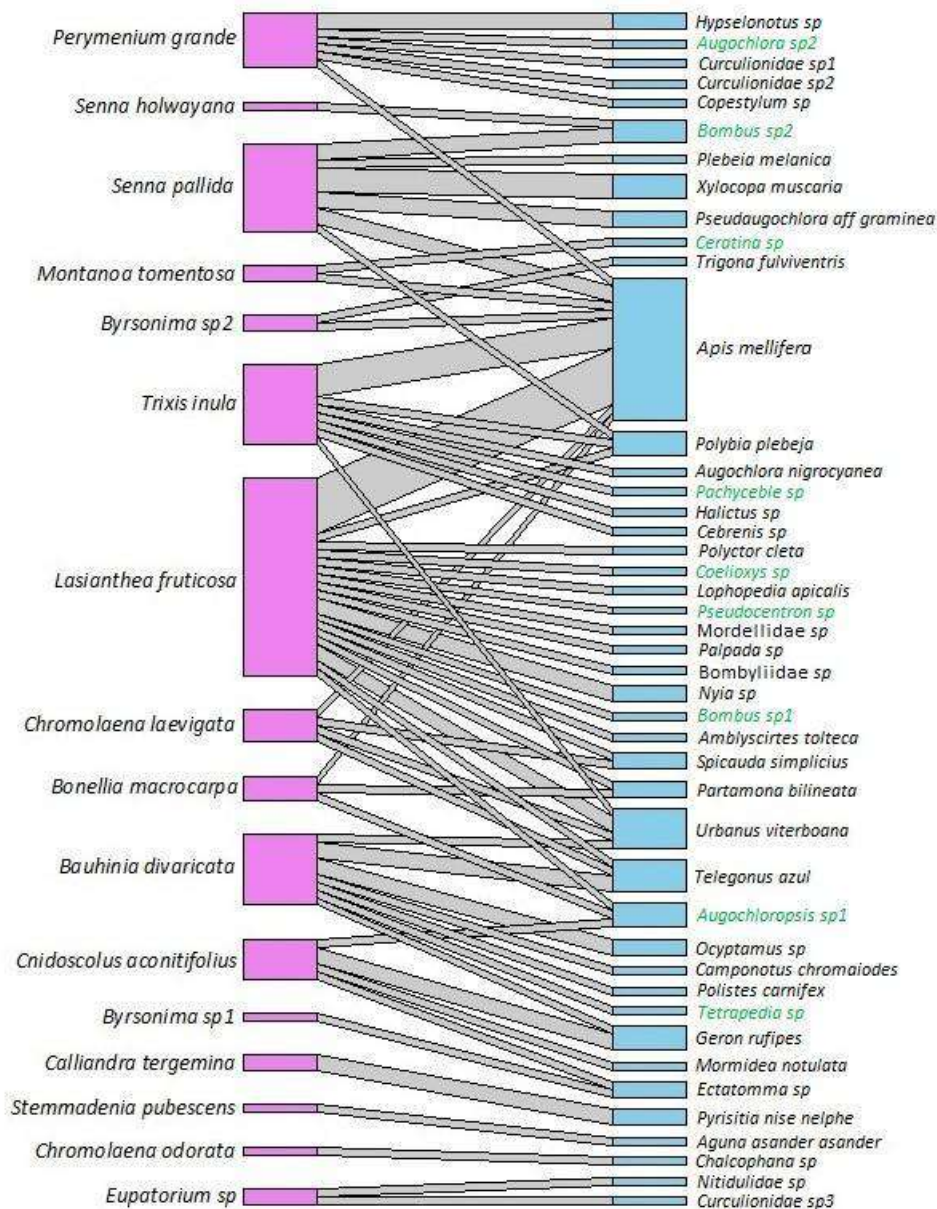


Figura 12 Red de interacción del tipo anidada entre los insectos polinizadores (celeste) y las especies de arbustos en floración (rosa) presentes en la temporada de seca. El grosor de las cajas representa la cantidad de interacciones detectadas y el grosor de las líneas representan la repetición de las interacciones en ambas especies.

2.5.5.2 Visitantes florales

Se registraron 10 especies de insectos de 8 familias y 10 géneros con actividades distintas a la polinización. La gran mayoría de las especies observadas fueron del orden Coleoptera (50%) y Hemiptera (25%) (Cuadro 6). Se registraron al menos tres tipos de interacciones que fueron agrupadas de la siguiente forma: posada (el visitante se encontraba sobre los pétalos), refugio (el visitante se colocaba dentro de la flor, sin tocar las partes reproductivas) y depredación (cuando el visitante usaba las flores para acechar y cazar a su presa).

Cuadro 6 Visitantes florales de los arbustos presentes en “La Cañada” Villa Allende.

Orden	Familia	Género	Especie	Tipo de interacción
Coleoptera	Chrysomelidae		Chrysomelidae sp	Refugio
	Nitidulidae		Nitidulidae sp1	Refugio
			Nitidulidae sp2	Refugio
			Nitidulidae sp3	Refugio
	Carabidae	<i>Cicindela</i>	<i>Cicindela</i> sp	Depredación
Diptera	Syrphidae	<i>Copestylum</i>	<i>Copestylum</i> sp	Posada
Hemiptera	Alydidae	<i>Hyalymenus</i>	<i>Hyalymenus tarsatus</i>	Posada
	Pentatomidae	<i>Mormidea</i>	<i>Mormidea</i> sp	Posada
	Reduviidae	<i>Phymata</i>	<i>Phymata</i> sp	Depredación
Hymenoptera	Formicidae	<i>Ectatomma</i>	<i>Ectatomma</i> sp	Posada

Se observaron visitantes florales, obteniendo una red de interacción compartimentada. Para la temporada de lluvia se observó a 8 especies de insectos que interactuaron con las flores de tres especies de arbustos, el tamaño de red fue de 11 especies. El número de interacciones potenciales fue 24 y el número observado de interacciones fue 4.66 con el 19.4% conectancia y una especialización de 0.70 (Figura 13).

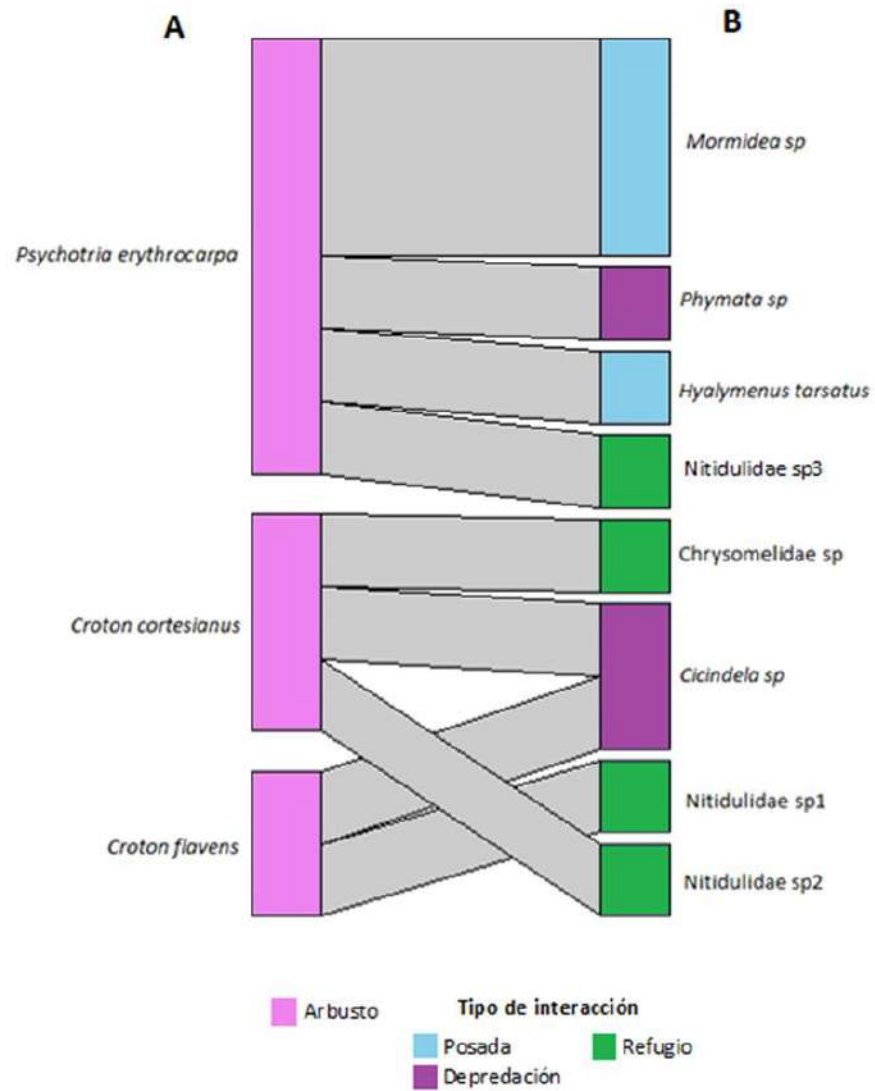


Figura 13 Red de interacción de tipo compartimentada entre los insectos visitantes (B) y las especies de arbustos en floración (A) presentes en “La Cañada” Villa Allende en la temporada de lluvia.

Para la temporada de seca se registraron 4 especies de insectos que interactuaron con flores de cinco especies de arbustos, el tamaño de red fue de 9 especies. El número de interacciones potenciales fue 20 y el número observado de interacciones fue 3.7 con el 18.51% de conectancia siendo una red sin especialización (Figura 14).

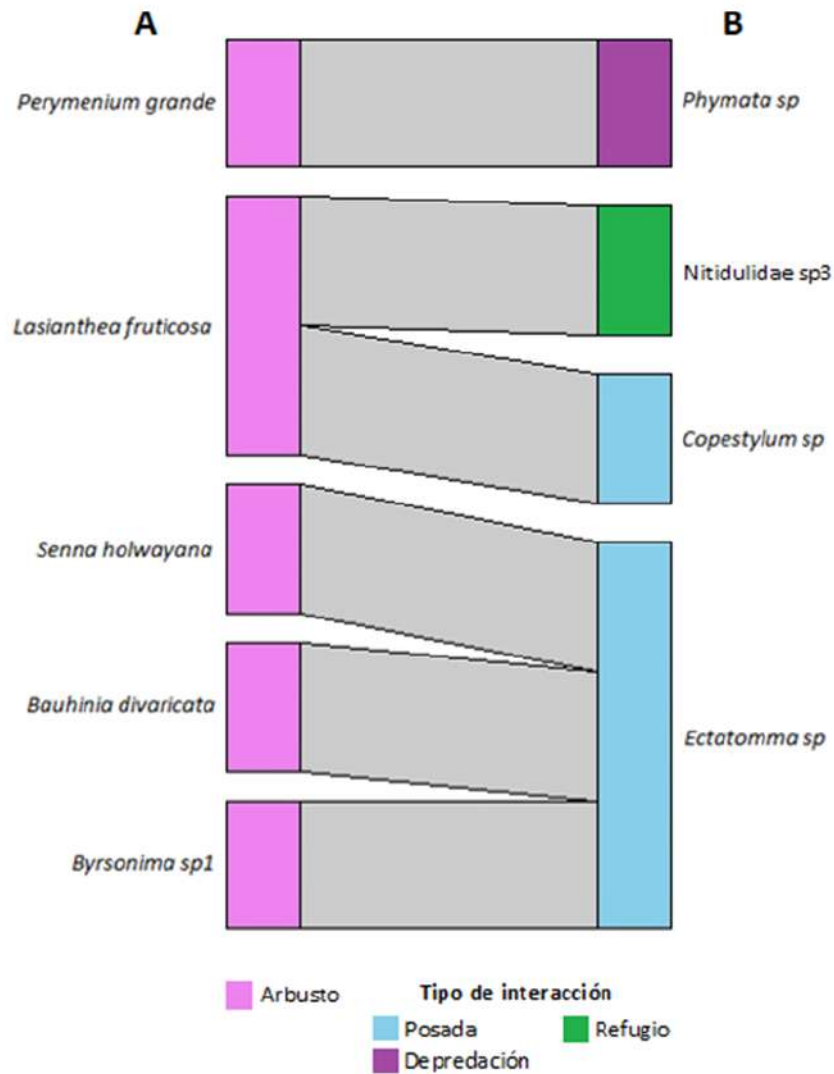


Figura 14 Red de interacción de tipo compartimentada entre los insectos visitantes (B) y las especies de arbustos (A) en floración presente en “La Cañada” Villa Allende.

Las especies de arbustos más abundantes (con mayor intensidad de interacción) y más generalistas en función de la red fueron *Psychotria erythrocarpa*, *Croton flavens* y *Croton cortesianus*; mientras que *Mormidea* sp, *Ectatomma* sp y *Cicindela* sp lo fueron para el grupo de los insectos (Cuadro 7).

Cuadro 7 Especies de arbustos e insectos con mayor número de interacciones en la red.

Arbustos		Insectos	
Especie	Interacciones	Especie	Interacciones
<i>Psychotria erythrocarpa</i>	6	<i>Mormidea</i> sp	3
<i>Croton cortesianus</i>	3	<i>Ectatomma</i> sp	3
<i>Croton flavens</i>	2	<i>Cicindela</i> sp	2

2.6 DISCUSIÓN

Este estudio se realizó durante un año para abarcar las dos temporadas (lluvia y seca) presentes en los bosques tropicales caducifolios (Trejo-Vázquez, 1999). Se han realizado muchos estudios sobre redes de interacción, los cuales en su mayoría cubren una temporada o partes de una temporada; o bien, se centran sólo en especies seleccionadas tanto de plantas como de animales visitantes de flores (Kratochwil, 1984; Memmott, 1999; Olesen *et al.*, 2002; Jordano *et al.*, 2003; Philipp *et al.*, 2006; Forup *et al.*, 2008). Existen trabajos, como el de Campos-Navarrete *et al.* (2017), que abarcó diversas temporadas de estudio, revelando que las redes de interacción presentan una gran variabilidad en la diversidad de insectos visitantes y sus plantas. En este estudio, realizado en una localidad de Ría Lagartos (Yucatán), se siguió integralmente la fenología floral de todas las especies arbustivas y las interacciones que tenían con polinizadores diurnos, utilizando redes de polinización para documentar la dinámica temporal de los visitantes con las flores.

En este trabajo los resultados detectaron tres picos de floración en el año, dos en temporada de seca (diciembre y marzo) y uno en lluvias (junio), lo que contrasta con lo obtenido por Cortes-Flores *et al.* (2023), que observaron un pico de floración al final de la temporada lluviosa; así mismo, Bullock and Solis-Magallanes (1990), Silva *et al.* (2011)

y Carvalho y Sartori (2015) reportaron que los picos de floración se presentaron al inicio de la temporada de lluvias. Estos cambios podrían ser explicados por las distintas condiciones climáticas de cada sitio, así como la alta diversidad beta que presentan las selvas secas.

Por otro lado, el tamaño de las poblaciones de las flores es otro factor que determina la diversidad de los visitantes florales, ya que plantas con poblaciones grandes suelen atraer a una mayor diversidad de visitantes florales porque presentan un recurso más atractivo, en contraste con las poblaciones pequeñas de otras especies (Bosch y Waser, 2001; Hegland y Boeke, 2006).

2.6.1 Interacciones mutualistas

Se pueden registrar diferentes especies que interactúan a través de gradientes espacio-temporales, de las cuales una misma especie puede interactuar de diferentes formas sobre los gradientes (Poisot *et al.*, 2015; Olesen y Jordano, 2002). En el presente estudio se registraron 85 especies de insectos polinizadores agrupados en cinco órdenes. La mayoría de los insectos observados pertenecen a los órdenes Hymenoptera, Lepidoptera y Coleoptera, los cuales pertenecen a los grupos de visitantes florales registrados en diferentes ecosistemas de México (Janzen, 1971; Gottsberger, 1970, Corbet, 1980; Armstrong y Irvine, 1989).

En la diversidad beta no se encontraron diferencias significativas entre temporadas. 21 de las 85 especies registradas estuvieron presentes durante todo el año de muestreo. Es posible que ésto ocurra debido a las variables climáticas como lo son la humedad y la temperatura, fotoperiodo y la intensidad de la radiación. Un estudio realizado por Campos-Navarrete *et al.* (2017) en la Reserva de la Biósfera Ría Lagartos de Yucatán las especies de plantas fueron igual para la temporada de nortes y secas, mientras que para los visitantes florales se encontró un mayor número de especies sólo en la época de nortes; esto último permitió que durante los nortes se presentara el mayor registro de interacciones, seguido por secas y lluvias. Por lo tanto, el cambio de temporadas y de redes de interacción llega a influir en los grupos de insectos, lo que corrobora los resultados obtenidos en las redes de interacción de “La Cañada”. La red obtenida de tipo

anidada, muy común dentro de los estudios de interacciones mutualistas, conlleva una especialización (tanto de las plantas como de los polinizadores) con las otras partes generalistas, y también permite que algunos generalistas interactúen con otros generalistas (Bascompte *et al.*, 2003). Algunos autores sugieren que las redes anidadas entre plantas y animales son más robustas a las perturbaciones ambientales (Fortuna y Bascompte, 2006), implicando que las especies raras en las redes anidadas y las especies especializadas se encontrarán poco amenazadas.

El intercambio de las especies de plantas dentro del núcleo de una red de interacción está sujeta mayormente a los periodos de floración que presentan (Rico-Gray y Castro, 1996; Moreno-Casasola, 2006). Algo que indica que las especies consiguen alimentarse de diversas plantas, es que las especies de visitantes florales llegan a ser más constantes con respecto a su presencia en el núcleo de la red de interacción y estos responderán a la disponibilidad de las flores (Martínez-Falcón *et al.*, 2010). Por ello, aunque la temporada de secas tiene un mayor número de arbustos (16 sp), incluso con un gran porcentaje de intensidad de floración (*Lasianthea fruticosa* y *Senna pallida*), la mayor interacción entre los arbustos y los visitantes se observó en la temporada de lluvia (*Croton flavens* en esta temporada presentó 59 interacciones). Por su parte, las especies de visitantes florales que componen el núcleo y la periferia de la red de interacción fueron *Apis mellifera* y *Urbanus viterboana* en ambas temporadas.

Los himenópteros son considerados los polinizadores más importantes de las Angiospermas y comprenden el grupo más diverso de los visitantes florales, de allí su importancia en los ecosistemas porque pueden alimentarse de diversas plantas con características biológicas diferentes, tanto naturales como agrícolas (Mariano, 2011). La presencia de *Apis mellifera* en ambas temporadas puede relacionarse con una alta densidad de colonias feroces (Quezada-Euán, 2000), lo cual es de resaltar porque la apicultura en esta parte de la reserva no es una actividad primaria (CONANP, 2019). Con la introducción de especies invasoras como *A. mellifera*, la estructura de la red de interacciones puede tener cambios difíciles de predecir, el cual podría afectar el anidamiento de la misma (Bartomeus *et al.*, 2008), puesto que puede desplazar a las

especies nativas modificando los patrones de interacción en la red (Goulson, 2003; Traveset *et al.*, 2006; Aizen *et al.*, 2008).

Los lepidópteros proporcionan datos relevantes sobre la riqueza de las especies vegetales, ya que se encuentran estrechamente relacionados con la diversidad de éstas (Silva, 2011). También son importantes en la interacción planta-polinizador ya que contribuye al balance y la ecología de los ecosistemas (Ollerton, 1999; Henao *et al.*, 2018). Dentro de los resultados obtenidos, los lepidópteros presentaron una mayor riqueza en la temporada de lluvia (11 sp), mientras que en secas solo se registraron 2 especies. Esto mismo registraron Yoshimoto *et al.* (2019) en un bosque seco de Guatemala, donde se observó un patrón estacional en la riqueza de especies, alcanzando un máximo al final de la temporada de lluvias y disminuyendo considerablemente en la estación seca.

Lepidoptera fue uno de los órdenes que mayor interacción tuvo con los arbustos, poniendo a *Urbanus viterboana* como uno de los componen del núcleo y la periferia de la red de interacción. Las mariposas de la familia HesperIIDae constituye el 40% de la totalidad de especies presentes en México, encontrándose indiscriminadamente en cualquier ambiente o época donde se recolecte (Warren, 2009). El género *Urbanus* se distribuye predominantemente la región Neotropical (Warren, 2017). Shapiro (1974) menciona que *Urbanus*, además de otros géneros, puede tener presencia tanto en la época de seca como la húmeda; dada su capacidad de adaptarse a una amplia variedad de condiciones ambientales, se les considera especies polífagas puesto que no tienen requerimientos específicos para sobrevivir, además que emergen en la época donde los recursos alimenticios están presentes en cantidad y calidad.

El orden Coleoptera tuvo el mayor número de familias con interacciones en la red, lo cual era de esperarse porque son polinizadores y muchos de ellos se alimentan de las flores que visitan (Viejo, 1996; Ollerton, 1999). Suelen buscar flores abiertas, grandes, de colores claros u opacos, lo que permite que el polen se adhiera a su cuerpo y pueda ser traspasado a otras flores (Viejo, 1996; Kite *et al.*, 1998; Ollerton, 1999).

Otro orden de importancia para la red de interacción fue el orden Diptera, el cual es considerado el segundo grupo de insectos visitantes florales más importantes a nivel mundial (Gordón *et al.*, 2002), destacando la familia Syrphidae dentro de las observaciones en “La Cañada”. Zumbado en 2006 realizó un estudio que concluye que los adultos de esta familia se alimentan principalmente del néctar de las flores y a menudo también de polen, ya que sus piezas bucales chupadoras les permiten la ingesta de néctar y polen en flores pequeñas, tanto de corola abierta como tubular.

Por último, el orden Hemiptera también tuvo presencia en la red de interacción, aunque sus especies no son propiamente polinizadores de las plantas con flores; no obstante, en Europa originalmente se ha usado a este grupo de insectos para el control de plagas, pero se ha visto que pueden incluir polen en sus dieta (Rader *et al.*, 2016).

Corbet (2000) resalta la importancia de varios parámetros, por ejemplo tipo de flor, tamaño de flor, tamaño del cuerpo, adaptación a la absorción de néctar, recolección de polen y longitud de la trompa de las abejas, para revelar la compartimentación de una red planta-flor-visitante (Kratochwil, 1988), por ejemplo en las especies de plantas estudiadas, la mayoría fueron actinomorfas (43 sp) y la principal forma floral encontrada fue de plato (45.45%) la mayoría fueron blancas (19 sp) y solo dos en tono rosa, sin embargo no se encontró una correlación estadística de las características con los tipos de polinizadores.

La red de interacción indica cómo se llevaron a cabo las interacciones entre las plantas y los insectos, por ejemplo, las especies más visitadas por polinizadores fueron *Croton flavens*, *Psychotria erythrocarpa* y *Prunus mahaleb*, mientras que en la temporada de seca fueron *Lasianthea fruticosa*, *Trixis inula*, *Senna pallida*, *Bauhinia divaricata* y *Perymenium grande*, por tanto, son consideradas como especies núcleo de cada red.

La familia que tuvo mayor visitas de insectos polinizadores fue la familia Asteraceae (27.6%), considerada una de las familias más diversas en el mundo que llegan a estar presente en diferentes tipos de ecosistemas, tanto de especies nativas como exóticas (Pysek, 1997). Esta familia presenta características que le da ventajas en los diferentes procesos de adaptación a nuevos hábitats, resultando en una gran diversificación en

todos los tipos de ecosistemas terrestres, principalmente relacionada a la eficiencia en los procesos como la polinización, la dispersión y germinación de semillas (Mani y Saravanan, 1999). Algunas de las especies registradas en la zona de estudio, considerada zona conservada de Bosque Tropical Caducifolio; también habitan en zonas perturbadas; lo cual es un indicador del incremento de asentamientos humanos y de zonas para aprovechamiento ganadero y de cultivo.

Algunos estudios señalan que la abundancia de visitantes florales aumenta en sitios perturbados, aunque depende del tamaño poblacional y la especialización que tienen los visitantes a determinados hábitats (Tscharntke *et al.*, 2002; Driscoll y Weir, 2005; Quintero *et al.*, 2010; Bello-Cervantes, 2011; Kambach *et al.*, 2013). De esta manera se compensa el impacto de las perturbaciones sobre la vegetación y, en última instancia, sobre el número de visitantes.

2.6.2 Visitantes florales

Distintos autores coinciden al definir a los visitantes florales como aquellos insectos que principalmente llegan a las plantas, interactúan y aprovechan un recurso o varios de las partes florales. De acuerdo con Alves-Dos-Santos *et al.* (2016), los visitantes buscan recursos en las flores de distintas forma, pudiendo ser esporádicos, frecuentes, oportunistas, saqueadores o expertos. No obstante, clasificar las interacciones basándose en efectos positivos y/o negativos ignorando las inconsistencias lógicas, puede ocasionar problemas al momento de su interpretación; como por ejemplo, cuando la herbivoría o depredación (consideradas interacciones antagonistas), aumentan la aptitud de las plantas y el número de presas (Ramula *et al.*, 2019; Abrams, 2009), o cuando los polinizadores documentados como mutualistas parasitan las plantas robándoles sus recompensas florales sin transferir polen (Bronstein, 2015). Para resolver estos conflictos, es necesario modelar mecanismos mediante los cuales los organismos que interactúan se les permita tener interacciones más amplias, en lugar de afirmar tales efectos *a priori*. Basándonos en eso y para este estudio clasificamos a los visitantes florales dependiendo de la interacción que realizaban al momento de la observación.

2.6.2.1 Depredadores

Los depredadores juegan un papel importante en cualquier ecosistema, porque ayudan a regular las poblaciones de otros organismos, y al mismo tiempo, determinan las poblaciones de los depredadores al aumentar o disminuir la abundancia de las presas (Margalef, 1974). Guzmán (2014) menciona que la técnica que asume el depredador entomofágico *Phymata* es sencilla; utiliza su coloración para mimetizarse con el color de la flor donde este posada, ésto aunado a que permanece inmóvil durante el acecho, por lo que hace difícil distinguirla. La chinche inmóvil y bien sujeta a la flor mantiene las patas delanteras listas para tomar a su presa, las cuales tienen estructuras que dificultan que la presa se libere fácilmente. En las observaciones realizadas en este estudio, no se logró captar el momento de la depredación, pero sí de cuando la chinche se encontraba al acecho (Figura 15).



Figura 15 Chinche del género *Phymata* posada sobre la flor de *Perymenium grande*.

Durante el estudio también se observó a una especie del género *Cicindela* transportando una presa que obtuvo sobre las flores de dos especies de *Croton* (*C. cortesianus* y *C. flavens*). Los carábidos adultos se alimentan tanto a ras de suelo como a nivel de follaje, y en el caso del género *Cicindela*, es un depredador que suele verse a las horas de mayor calor, realizando vuelos rápidos entre las plantas y alimentándose de cualquier tipo de artrópodo que puedan atrapar con sus mandíbulas, siendo los más comunes los isópodos, dípteros, hormigas y larvas de otros insectos (Pearson y Vogler, 2001).

2.6.2.2 Posadas sobre pétalos

Hay distintas especies de moscas que pueden visitar las flores en la búsqueda de alimento, refugio o un lugar de oviposición. (Baker *et al.*; 1983; Dobson, 2006). Los adultos del género *Copestylum* son insectos voladores, heliófilos y frecuentan las flores de un amplio rango de familias botánicas (Marcos-García y Pérez-Bañón, 2002). En el estudio se le observó interactuando con la flor de *Lasianthea fruticosa*, en la cual solo estaba posada sobre los pétalos; sin embargo, esta misma especie fue observada como polinizador de la especie *Chiococca alba* y *Perymenium grande*.

Los adultos y ninfas de *Hyalymenus tarsatus* se alimentan mayormente de tallos jóvenes, causando decoloración, pudrición y esterilidad de las semillas; las ninfas son rojas a pardas grises, tomando en alguno de los estadios la apariencia de hormigas (Coto y Saunders, 2004). Durante el estudio se le observó posada sobre las flores de *Psychotria erythrocarpa* sin presentar mayor interacción, para luego acercarse a hormigas del género *Ectatomma* que recorrían el tallo del arbusto.

Los hábitos alimenticios del género *Ectatomma* son variados y son consideradas hormigas depredadoras generalistas, ya que consumen desde isópteros, dictiópteros, dípteros e himenópteros (Lattke, 2003; Oliveira y Freitas, 2004); así también, diversos estudios reportan que algunos miembros de este género consumen sustancias azucaradas, tanto de origen animal como de origen vegetal (Oliveira y Freitas, 2004; Serna y Vergara-Navarro, 2007). Estas hormigas forrajean en los estratos epigeo y arbustivo en busca de artrópodos, frutas caídas, líquidos azucarados, nectarios extraflorales y secreciones de homópteros (Fernández, 1991). Se observó que durante

el estudio se posaban sobre las flores de *Bauhinia divaricata*, *Senna holwayana* y *Byrsonima* sp; en esta última se encontraban extrayendo el líquido azucarado de los nectarios extraflorales y de los áfidos (Figura 16).



Figura 16 Hormiga del género *Ectatomma* alimentándose de líquido azucarado secretado por los áfidos.

Los integrantes de la familia Pentatomidae son de hábito fitófago. La mayoría de las especies se alimentan de diferentes partes de las plantas hospedadoras, flores, frutos o incluso de semillas (Schuh y Slater, 1995; Grazia y Schwertner, 2008). Algunas especies del género *Mormidea* son consideradas plagas de cultivos de arroz, también asociadas al cultivo de la soya y consideradas plagas potenciales del maíz y sorgo (Burdyn *et al.*, 2016). En el estudio se le encontró posada sobre la flor de *Psychotria erythrocarpa*, estando inmóvil durante un tiempo largo, para luego emprender el vuelo.

2.6.2.3 Refugio

Los adultos de Chrysomelidae comen plántulas, hojas y flores (Coto y Saunders, 1998). Durante observaciones a las flores del arbusto *Croton cortesianus*, se registró que la especie de Chrysomelidae solo se refugiaba en la flor, pero por su tamaño pequeño, éste solo se refugiaba dentro de la flor sin tocar los órganos reproductivos. Algunos nitidúlidos también se pueden alimentar de estambres o la base de los pétalos de las flores, causando daño a las plantas pero que de manera indirecta participan en la polinización de estas mismas plantas (Nadel y Peña, 1994). Esta familia se caracteriza por poseer un cuerpo ovalado, algunos son elongados y su tamaño varía entre 1.5 a 12 mm (Habeck, 2002). La forma de las flores de *C. cortesianus*, *C. flavens* y *Psychotria erythrocarpa*, donde se encontraron nitidúlidos, permitió que estos coleópteros se refugiaran en la base sin intervenir en la polinización, ya que las anteras sobresalen y dan espacio para una salida fácil a los nitidúlidos.

2.7 CONCLUSIONES

- Se registraron un total de 55 especies de arbustos, siendo la temporada de lluvia donde más especies se encontraron en floración. Las flores en su mayoría presentaron una UP colectiva, de simetría actinomorfa de forma de plato y con coloraciones blancas. Aunque durante todos los meses se encontraron arbustos en floración, los arbustos florecieron de manera uniforme no sincrónica a lo largo del año ($r= 0.05$, $Z= 0.05$). El auge de la floración se presentó en el mes de marzo ($\mu=81.61^\circ$), mostrando una mayor presencia de arbustos en floración en los meses de junio (20 sp) y diciembre (18 sp).
- Se registró un total de 85 especies de insectos, agrupados en 80 géneros, 28 familias y cinco órdenes. El orden Hymenoptera tuvo mayor abundancia (40%), mientras que el orden Coleoptera presentó la mayor cantidad de familias (9). La diversidad entre las temporadas, en cuanto riqueza, no fue diferente, pero en el caso de la dominancia la temporada de lluvia fue más diverso. Solamente 21 especies fueron compartidas, siendo la temporada de lluvias donde se presentó el mayor número de especies exclusivas (44).

- Se obtuvieron redes de interacción del tipo anidada, la temporada de lluvia tuvo un número observado de interacciones de 105.625 con el 12.5 % conectancia y una especialización de 0.4274; para la temporada de secas el número observado de interacciones fue de 57.6 con el 8% conectancia y una especialización de 0.2979.
- Las especies de visitantes florales que componen el núcleo y la periferia de la red de interacción para ambas temporadas fue *Apis mellifera* y *Urbanus viterboana*. Las plantas núcleo de la red de interacción para lluvia fueron las especies *Croton flavens*, *Psychotria erythrocarpa* y *Prunus mahaleb*; en la temporada de seca fueron las especies *Lasianthea fruticosa*, *Trixis inula*, *Senna pallida*, *Bauhinia divaricata* y *Perymenium grande*.
- Este tipo de estudios, donde las especies generalistas contribuyen a mantener la estructura de la red en el tiempo, podrían ser utilizados para establecer estrategias para la recuperación de ecosistemas vulnerados en futuros proyectos de conservación.
- La cañada a pesar de estar en una zona de constante paso urbano y cambios en el uso de suelo, y que ha sido sometida a severos procesos de deforestación; encontramos especies pertenecientes al btc, que, al cubrir estos espacios de crecimiento permite que el ecosistema tenga una capacidad de resiliencia, en el cual si se llevan a cabo actividades sustentables que eviten la pérdida de especies y el deterioro de los servicios ambientales, después podrá proporcionar mejores condiciones de vida de los pobladores de la zona.

2.8 BIBLIOGRAFÍA DEL ARTÍCULO

- Abrams, P. A. (2009). *When does greater mortality increase population size? The long history and diverse mechanisms underlying the hydra effect*. Ecology Letters. 12, 462–474.
- Agostinelli, C., Lund, U. (2017). *R package circular: Circular Statistics* (version 0.4-93). <https://CRAN.R-project.org/package=circular>
- Agostinelli, C., Lund, U. (2018). *CircStats: Circular Statistics, from Topics in Circular Statistics*. <https://CRAN.R-project.org/package=CircStats>
- Aizen M. A., Morales C. L. and Morales J. M. (2008). *Invasive mutualists erode native pollination webs*. PLOS Biology 6:396-403.
- Alves-Dos-Santos, I, Da Silva, C. I, Pinheiro, M., and De Matos Peixoto Kleinert, A. (2016). *Artigo de Opinião / Point of View Paper: Quando um visitante floral é um polinizador?* Rodriguesia, 67(2), 295–307. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201667202>
- Armstrong, J.E e Irvine, A.K. (1989). *Floral biology of Myristica insipida (Myristicaceae) a distinctive beetle pollination syndrome*. American Journal of Botany, 76, 86-94.
- Baker, H.G., Bawa, K.S., Frankie, G.W., and Opler, P.A. (1983). *Reproductive biology of plants in tropical forests*. In F.B., Golley (Ed.). Ecosystems of the world, Vol. 14^a. Tropical rain forest ecosystems: Structure and function. Elsevier. 183-215 pp.
- Barker, J.L., Dornhaus, A., Bronstein, J.L. & Muth, F. (2018). *Learning about larceny: experience can bias bumble bees to rob nectar*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 72, 68.
- Bartomeusl Villa, M. y Santamaría, L. (2008). *Contrasting effects of invasive plants in pollinator networks*. Oecologia 155:761-770.
- Bascompte J., Jordano P. (2006). *The structure of plant-animal mutualistic networks*. En: Pascual M., Dunne J, editors. Ecological networks. Oxford, US: Oxford University Press. 143-159 p.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., y Olesen, J. M. (2003). *The nested assembly of plant–animal mutualistic networks*. Proceedings of the National Academy of Sciences. 100(16), 93-97.
- Bello-Cervantes E. (2011). *Efectos de la perturbación antropogénica sobre la comunidad de visitantes florales de Bursera copallifera*. [Tesis de Licenciatura]. B.U.A.P., Puebla.

- Bezaury C., J. (2010). *Las selvas secas del Pacífico mexicano en el contexto mundial*. In: Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury y R. Dirzo (eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*. Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Cd. Mx., México. Pp. 21-40.
- Blüthgen, N., Menzel, F., y Blüthgen, N. (2008). *Measuring specialization in species interaction networks*. *BMC Ecology*, 6(1), 9.
- Bocanegra-González, K. T., Thomas, E., Guillemin, M. L., Alcázar Caicedo, C., Moscoso Higueta, L. G., González, M., De Carvalho, D. (2019). *Diversidad y estructura genética de cuatro especies arbóreas clave del Bosque Seco Tropical en Colombia*. *Caldasia*, 41(1), 78-91. doi:10.15446/caldasia.v41n1.71327
- Bosch, M. & N.M. Waser. (2001). *Experimental manipulation of plant density and its effect on pollination and reproduction of two confamilial montane herbs*. *Oecologia*, 126, 76-83.
- Bronstein, J. L. (2015) *Mutualism* (Oxford University Press).
- Bullock S.H. (1995). *Plant reproduction in Neotropical dry forests*. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds.) *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press. Cambridge, U.S.A. pp 203– 277
- Burdyn, L., Kruger, R., y Gutierrez, S. (2016). *Protección de cultivos*. Guía de buenas prácticas agrícolas, No. 2 capítulo X pp 63.
- Callaway R. M. (2007). *Positive interactions and interdependence in plant communities*. Springer, Dordrecht
- Callaway R.M, Walker L. R. (1997). *Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities*. *Ecology* 78:1958-1965
- Campos-Navarrete, M. J., Moo Aldana, R., Ramos-Zapata, J., Parra-Tabla, V. (2017). *Visitantes florales y redes de interacción planta-polinizador*. En: *Ecología funcional de la Reserva de la Biósfera de Río Lagartos* (p. 231-248). Mérida, Yucatán.
- Ceballos, G. y D. Valenzuela. (2010). *Diversidad, ecología y conservación de los vertebrados de Latinoamérica*. En: Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury y R. Dirzo (eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*. Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Cd. Mx., México. Pp. 93-118.
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K. & Ellison, A.M. (2014) *Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies*. *Ecological Monographs*, 84, 45-67.

- Chao, A., Ma, K. H., and Hsieh, T.C. (2016) *iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity*. Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/inext-online/.
- Clarke, K. R. (1993). *Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure*. Australian Journal of Ecology 18:117-143.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). (2019). *Proyecto Resiliencia. Áreas Naturales Protegidas. Soluciones naturales a retos globales*. México. SEMARNAT.
- Comisión Nacional Forestal. (2010). *Manual y procedimientos para el muestreo de campo Re-muestreo*. INVENTARIO NACIONAL FORESTAL Y DE SUELOS, 140 p.
- Corbet S. (2000) *Conserving compartments in pollination webs*. Conservation Biology. 14, 1229–1231.
- Corbet, S.A. y Willmer, P.G. (1980). *Pollination of the yellow passion fruit: nectar, pollen and carpenter bees*. Journal of Agricultural Science, 95, 655-666.
- Costa A, Villa S, Alonso P, García-Rodríguez JA, Martín FJ, Martínez-Ruiz C, Fernández-Santos B. (2017). *Can native shrubs facilitate the early establishment of contrasted co-occurring oaks in Mediterranean grazed areas?* Journal of Vegetation Science 28:1047-1056
- Coto, D. (1998). *Estados inmaduros de insectos de los órdenes Coleóptera, Díptera y Lepidóptera: Manual de Reconocimiento*. Turrialba, Costa Rica. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. P. 20- 28; 70
- Coto, D.; Saunders, J. L. (2004). *Insectos plaga de Cultivos perennes con énfasis en América Central, EART. CATIE*. Turrialba, Costa Rica. P. 100,106; 155- 158; 165-166; 200- 214; 218- 239; 247- 248; 289- 290.
- Dáttilo, W.; Guimarães, P.R.; Izzo, T.J. (2013). *Spatial structure of ant-plant mutualistic networks*. Oikos 122: 1643-1648.
- Dobson H. E. M. (2006). *Relationship between floral fragrance composition and type of pollinator*. Biology of floral scent, 147-198.
- Dormann, C.F., Gruber, B., Fründ, J. (2008). *Introducing the bipartite package: Analyzing ecological networks*. R News 8: 8–11.
- Driscoll D.A. y T. Weir. (2005). *Beetle responses to habitat fragmentation depend on ecological traits, habitat condition, and remnant size*. Conservation Biology. 19: 182-194.

- DRYFLOR. (2016). *Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications*. *Science* 353(6306): 1383-1387. <https://doi.org/10.1126/science.aaf5080>
- Dufrene, M. & P. Legendre. (1997). *Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach*. *Ecological Monographs* 67:345-366.
- Duno de Stefano, R., Carnevali Fernández-Concha, G., Ramírez Morillo, I. M., Tapia Muñoz, J. L., Can Itzá, L. L., Hernández-Aguilar, S. y Embray, T. (2010) en adelante. *Flora de la Península de Yucatán*. cicy.mx/sitios/flora%20digital/
- Enciclovida. (2023). <https://enciclovida.mx/>
- Espinosa-Jiménez, Josefa Anahí, López-Cruz, Angelita, Pérez-Farrera, Miguel Ángel, & López, Sergio. (2014). *Inventario florístico de la cañada La Chacona-Juan Crispín y zonas adyacentes, Depresión Central de Chiapas, México*. *Botanical Sciences*, 92(2), 205-241.
- Faegri, K. y L. van der Pijl. (1979). *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press. New York, USA. 244 pp.
- FAO. (2020). *Food and Agriculture Organization of the United Nations*. doi:<https://doi.org/10.4060/ca8753es>
- Farrera-Sarmiento, O y Gallegos-Ramos, R.E. (2013). *Inventario florístico del Parque Nacional Cañón del Sumidero, parte occidental y de la cañada La Chacona, Chiapas, México*. *Lacandonia*. 7(7), 25-42.
- Fernández, F. (1991). *Las hormigas cazadoras del género Ectatomma (Formicidae: ponerinae) en Colombia*. *Caldasia*, 16(79), 551–564. <http://www.jstor.org/stable/23641395>
- Fiel Museum. (2023). *Neotropical herbarium specimens*. <https://plantidtools.fieldmuseum.org/es/rrc/5581>
- Flores-Hernández, L.E., Farrera-Sarmiento, O y Bravo-Gil, B. (2014). *Estudio de vegetación asociada a zonas extractoras de material pétreo al suroeste de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México*. *Lacandonia*. 8(8), 21-38.
- Fortuna M.A., Bascompte J. (2006). *Habitat loss and the structure of plant animal mutualistic networks*, *Ecology Letters*. 9, 281–286.
- Forup M.L., Henson K.S.E., Craze P.G., Memmott J. (2008) *The restoration of ecological interactions: plant-pollinator networks on ancient and restored heathlands*, *Journal of Applied Ecology* 45, 742–752.
- Fournier, L.A. (1974). *Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles*. *Turrialba*. 24(4):422-423.

- Galarda, I. y Sazima, M. (2012). *Spatial heterogeneity and the distribution of bromeliad pollinators in the Atlantic forest*. *Acta Oecologica*, 43, 104–112.
- García Moya E, McKell CM. (1970). *Contribution of shrub to the nitrogen economy of a desert-wash plant community*. *Ecology* 51:81-88
- Garibaldi, L. A., Aizen M. A., Klein A. M., Cunningam S. A., y Harder L. D. (2011). *Global growth and stability of agricultural yield decrease with pollinator dependence*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 108: 5909-5914
- Gentry, A. H. (1995). *Diversity and floristic composition of Neotropical dry forests*. In: Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally dry forests*. Cambridge University Press. Pp. 146-194.
- Gómez-Aparicio L, Zamora R, Castro J, Hódar J. A. (2008). *Facilitation of tree saplings by nurse plants: Microhabitat amelioration or protection against herbivores?* *Journal of Vegetation Science* 19:161-172
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Méndez-Dewar G., Galindo-Jaimes L. y Golicher D. (2005). *Riqueza de especies de árboles en Chiapas: variación espacial y dimensiones ambientales asociadas al nivel regional*. En: González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N. y Ruiz-Montoya L. Eds. *Diversidad Biológica en Chiapas*, pp. 81-125, El Colegio de la Frontera Sur, COCYTECH, Plaza y Valdes Editores, México, D.F.
- Gordón M.Á.R. y C. Ornosá. (2002). *Polinizadores y biodiversidad*. Asociación Española de Entomología, Jardín Botánico Atlántico y Centro Iberoamericano de la Biodiversidad, Madrid, España.
- Gottsberger, G. (1970). *Beitrag zur Biologie von Annonaceae Blüten*. *Osterreichische Botanische Zeitschrift*, 118, 237-279.
- Goulson, D. (2003). *Effects of Introduced Bees on Native Ecosystems*. *Annual Reviews of Ecology Evolution and Systematics* 34:1.26.
- Grazia, J.; Schuh, R.T. & Wheeler, W.C., (2008). *Phylogenetic relationships of family groups in Pentatomoidea based on morphology and DNA sequences (Insecta: Heteroptera)*. *Cladistics*, 24: 932-976.
- Gutiérrez, A. (2005). *Ecología de la interacción entre colibríes (Aves: Trochilidae) y plantas que polinizan en el bosque alto-andino de Torca*. Bogotá (Tesis de maestría). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Guzmán Guillermo, J. (2014). *Interacción depredador-presa entre Phymata fasciata y Anartia fatima, mariposa indicadora de ecosistemas alterados*. *Revista de Zoología*, (25), 18-21.

- Habeck DH. (2002). *Nitidulidae* (Latreille 1802). En: Arnett R, Thomas M, Skelley P, Frank J, editores. *American Beetles: Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea*. Florida: CRC Press. p. 311– 315 (vol. 2).
- Hegland, S.J. y L. Boeke. (2006). *Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community*. *Ecological Entomology*. 31, 532-538.
- Henao Bañol, E., Páez, A., y Rodríguez, J. (2018). *Inventario de mariposas diurnas (LEPIDOPTERA: HESPERIOIDEA-PAPILIONOIDEA) de la reserva forestal productora protectora de la cuenca alta del río Bogotá (RFPPCARB)*. *Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural*, 22(2), 144-171. <https://doi.org/10.17151/bccm.2018.22.2.11>
- Holmgren M, Scheffer M, Huston M. A. (1997). *The interplay of facilitation and competition in plant communities*. *Ecology* 78:1966-1975
- Janzen, D.A. (1971). *Euglossine bees as long distance pollinators of tropical plants*. *Science* .171, 203- 205.
- Jordano P., Bascompte J., Olesen J.M. (2003) *Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions*, *Ecology Letters*. 6, 69–81.
- Kambach S., F. Guerra, S.G. Beck, I. Hensen y M. Schleuning. (2013). *Human induced disturbance alters pollinator communities in tropical mountain forests*. *Diversity*. 5,1-14.
- Kessler, M. and Krömer, T. (2000). *Patterns and ecological correlates of pollination modes among bromeliad communities of Andean forest in Bolivia*. *Plant Biology*, 2, 659–669.
- Kite G.C., W.L. Hetterscheid, M.J. Lewis, P.C. Boyce, J. Ollerton, E. Cocklin y M.S.J. Simmonds. (1998). *Inflorescence odours and pollinators of Arum and Amorphophallus (Araceae)*. En: Owens S.J. y P.J. Rudall (eds.). Pp. 295-315. *Reproductive Biology*. Royal Botanical Gardens, Kew
- Klein, A. M., B. E. Vaissière, J. H. Cane, I. Steffan-Dewenter, S. A. Cunningham, C. Kremen, y T. Kremen, C., N. M. Williams, R. L. Bugg, J. P., y R. W. Thorp. (2004). *The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California*. *Ecology Letters*. 7: 1109-1119.
- Kratochwil A. (1984) *Pflanzengesellschaften und Blütenbesuchergemeinschaften: bioökologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (Mesobrometum) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland)*, *Phytocoenologia* 11, 455–669.
- Kratochwil A. (1988) *Co-phenology of plants and entomophilous insects: a historical area- geographical interpretation*, *Entomologia Generalis*. 13, 67–80.

- Lattke, J.E. (2003). *Subfamilia Ponerinae*. Pp. 261- 276 in: F. FERNÁNDEZ (ed.): Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (Bogotá D. C., Colombia).
- Lichtenberg, E.M., Irwin, R.E. & Bronstein, J.L. (2018). *Costs and benefits of alternative food handling tactics help explain facultative exploitation of pollination mutualisms*. Ecology, 99, 1815–1824.
- López-Carretero, A., Díaz-Castelazo, C., Boege, K., & Rico-Gray, V. (2014). *Evaluating the spatio-temporal factors that structure network parameters of plant-herbivore interactions*. PLOS one. 9(10), 12-15.
- Mani, M.S. y Saravanan, J.M. (1999). *Pollination ecology and evolution in Compositae (Asteraceae)*. Science Publishers, Inc., Enfield.
- Marcos-García, M.A. & Pérez-Bañón C. (2002). *Life cycle, adult and immature stage of a new species of Copestylum (Diptera:Syrphidae) from Mexico reared from Cactaceae*. Annals of the Entomological Society of America, 95(4):432- 440.
- Margalef, R. (1974). *Ecología*. Ediciones Omega, S.A. Casanova 220, Barcelona-11. 641-654 pp.
- Mariano, L. (2011). *Estudio biosistemático de las abejas de la tribu Xylocopini (Hymenoptera: apidae) de interés agronómico en Argentina. [Tesis Doctor en ciencias naturales]*. Universidad Nacional de la Plata. Argentina.
- Martínez-Camilo, R., Pérez-Farrera, M. A., Martínez-Meléndez N. y Martínez-Meléndez M. (2017). Flora y vegetación de la Región Terrestre Prioritaria Tacaná-Boquerón, Chiapas, México. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Informe Final SNIB-CONABIO, Proyecto No. JF092. Ciudad de México.
- Martínez-Falcón AP, Marcos-García A, Díaz-Castelazo C y Rico-Gray V. (2010). *Seasonal changes in cactus-hoverfly (Diptera:Syrphidae) network*. Ecological Entomology, 35, 754-759.
- McCall, A.C. & Irwin, RE. (2006). *Florivory: the intersection of pollination and herbivory*. Ecology Letters 9:1351-1365.
- Medel, R., Aizen, M. A y Zamora, Regino. (2009). *Ecología y Evolución de Interacciones planta-animal: Conceptos y aplicaciones*. Editorial Universitaria, S.A. Santiago de Chile. CAPITULO 3 Diversidad de polinizadores, generalización ecológica y conservación de plantas. 61 p.
- Memmott J. (1999) *The structure of a plant-pollinator food web*, Ecology Letters. 2, 276–280.
- Miranda, F. (2015). *La vegetación de Chiapas*. UNICACH

- Miranda, F. y E. Hernández-X. (1963). *Los tipos de vegetación de México y su clasificación*. Chapingo. Boletín de la Sociedad Botánica de México 28: 29-179. <https://doi.org/10.17129/botsci.1084>
- Moreno-Casasola, P. (2006). *Entornos Veracruzanos: la costa de La Mancha*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México.
- Moro MJ, Pugnaire FI, Haase P, Puigdefábregas J. (1997). *Effect of the canopy of Retama sphaerocarpa on its understorey in a semiarid environment*. Functional Ecology 11:425-431
- Murcia C. (2002). *Ecología de la polinización*. En: Guaniguata MR, Catan G (eds.) *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Ediciones LUR, Costa Rica. Pp 493-521.
- Nadel H, Peña J. (1994). *Identity, Behavior, and Efficacy of Nitidulid Beetles (Coleoptera: Nitidulidae) Pollinating Commercial Annona Species in Florida*. Environmental Entomology. 23(4):878–886. doi:10.1093/ee/23.4.878.
- Oksanen, J. *et al.*, 2019. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-5. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olesen J.M., Eskildsen L.I., Venkatasamy S. (2002) *Invasion of oceanic island-pollination networks: importance of invader complexes and endemic super generalists*, Diversity and Distribution 8, 181–192.
- Olesen, J.M. y P. Jordano. (2002). *Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks*. Ecology, 83,2416-2424.
- Oliveira, P.S. & A.V.L. Freitas. (2004). *Ant-plant-herbivore interactions in the Neotropical Cerrado Savanna*. Naturwissenschaften, 91: 557–570.
- Ollerton Jeff, Winfree Rachael and Tarrant Sam. (2011). *How many flowering plants are pollinated by animals?* Nordic Society Oikos. Volume 120, Issue3. 321-326 pp. <http://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Ollerton, J. (1999). *The evolution of pollinator – plant relationships within the arthropods*. In: Melic, A. (eds.), *Evolution and phylogeny of the Arthropoda*. Entomol. Zaragoza, Soc. Aragon, 741-758.
- Pauw, A. (2013). *Can pollination niche facilitate plant coexistence?* Trends in Ecology and Evolution, 28, 30–37.
- Pearson, D. L., Vogler, A. P. (2001). *Tiger beetles: the evolution, ecology and diversity of the cicindelids*. Cornell University Press. Ithaca and London, 333pp.
- Pennington, T y Sarukhán, J. (2005). *Árboles tropicales de México: Manual para la identificación de las principales especies*. FCE-UNAM.

- Philipp M., Böcher J., Siegismund H.R., Nielsen L.R. (2006) *Structure of a plant-pollinator network on a pahoehoe lava desert of the Galápagos Islands*, *Ecography* 29, 531–540.
- Pires, C. S. S., & Maués, M. M. (2020). *Insect Pollinators, Major Threats and Mitigation Measures*. *Neotropical entomology*, 49(4), 469–471. <https://doi.org/10.1007/s13744-020-00805-7>
- Poisot, T., Stouffer, D.B., Gravel, D. (2015). *Beyond species: Why ecological interaction networks vary through space and time*. *Oikos*, 124, 243–251.
- Prieto I, Padilla FM, Armas C, Pugnaire FI. (2011). *The role of hydraulic lift on seedling establishment under a nurse plant species in a semi-arid environment*. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13:181-187
- Pugnaire FI, Armas C, Valladares F. (2004). *Soil a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community*. *Journal of Vegetation Science* 15:85-92
- Pugnaire FI. (2001). *Balance de las interacciones entre plantas en ambientes mediterráneos*. In: Zamora R, Pugnaire FI (eds) *Ecosistemas mediterráneos: análisis funcional*. CSIC-AEET, Granada, pp 213-236
- Pyke, G.H. (1982). *Local geographic distributions of bumblebees near Crested Butte, Colorado: competition and community structure*. *Ecology*, 63, 555–573.
- Pysek, P. (1997). *Compositae as invaders: better than the others?* *Preslia Praha*, 69, 9-22.
- Quesada, M., Rosas, F., Aguilar, R., Ashworth, L., Rosas-Gerrero, V. M., Sayago, R., Sánchez-Montoya, G. (2011). *Human impacts on pollination, reproduction and breeding systems in tropical forest plants*. In R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney, & G. Ceballos (Eds.), *Seasonally dry tropical forests*. Ecology and conservation (pp. 173–194). USA: Islandpress. <http://doi.org/10.1017/CBO9780511753398>.
- Quezada-Euán, J. J. (2000). *Hybridization between European and Africanized honeybees in tropical Yucatán, México. II Morphometric, allozymic and mitochondrial DNA variability in feral colonies*. *Apidologie* 31:443-453.
- Quintero C., C.L. Morales y M.A. Aizen. (2010). *Effects of anthropogenic habitat disturbance on local pollinator diversity and species turnover across a precipitation gradient*. *Biodiversity and Conservation* 19, 257-274.
- R Core Team. (2019). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rader, R., Bartomeus, I., Garibaldi, L.A., Garratt, M.P.D., Howlett, B.G., Winfree, R., Cunningham, S.A. (2016). *Non-bee insects are important contributors to global crop pollination*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, 117-120.

- Ramírez, N., C. Gil, O. Hokche, A. Seres y Brito Y. (1990). *Biología floral de una comunidad arbustiva tropical en la Guayana Venezolana*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77: 383-397. <https://doi.org/10.2307/2399554>
- Ramula, S., Paige, K. N., Lennartsson, T. & Tuomi, J. (2019) *Overcompensation: a 30-year perspective*. *Ecology* 100, 1–6.
- Ratnieks, F. L. W. and Balfour, N. J. (2021). *Plants and pollinators: will natural selection cause an imbalance between nectar supply and demand?* – *Ecology Letters*. 24: 1741–1749.
- Rico-Gray, V. y Castro, G. (1996). *Effect of ant-aphid interaction on the reproductive fitness of Paullinia fuscencens (Sapindaceae)*. *Southwestern Naturalist* 41: 434-440.
- Rzedowski J. (2006). *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 504 pp.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México, D.F., México. 432 pp.
- Rzedowski, J. y R. McVaugh. (1966). *La Vegetación de Nueva Galicia*. *Contributions of the University of Michigan Herbarium* 9: 1-123.
- Sargent, R. y Ackerly, D. (2008). *Plant-pollinator interactions and the assembly of plant communities*. *Trends in Ecology and Evolution*, 23, 123–130.
- Schuh, R.T. & Slater, J.A., (1995). *True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera)*. Classification and natural history. Ithaca: Cornell University.
- Serna, F. & E.V. Vergara Navarro. (2007). *Historia natural de las hormigas cazadoras del departamento de Antioquia (Colombia)*. Capítulo 18. Pp. 573-591 en Jiménez, E., F. Fernández, T.M. Arias & F. Lozano-Zambrano (eds.). *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (Bogotá D. C., Colombia), xiv + 609 pp.
- Shapiro, M.A. (1974). *The butterfly fauna of the Sacramento Valley, California*. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 13: 73-82.
- Silva, X. (2011). *Ecología de Mariposas de Ecuador*. Universidad San Francisco de Quito.
- Soper Gorden, N. L., & Adler, L. S. (2018). *Consequences of multiple flower–insect interactions for subsequent plant–insect interactions and plant reproduction*. *American Journal of Botany*, 105(11), 1835-1846.
- Stiles, F. G. (1975). *Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican Heliconia species*. *Ecology*, 56, 285–301.

- Traveset, A. y Richardson, D. M. (2006). *Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms*. *Trends in Ecology and Evolution* 4:208-216.
- Trejo, I. (2010). *Las selvas secas del Pacífico mexicano*. In: Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury y R. Dirzo (eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*. Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Cd. Mx., México. Pp. 41-51.
- Trejo-Vázquez I. (1999). *El clima de la selva baja caducifolia en México*. *Investigaciones Geográficas, Boletín*, 39: 40-52. <http://www.scielo.org.mx/pdf/igeo/n39/n39a3.pdf>.
- Tsagris, M., Athineou, G., Sajib, A., Amson, E., Waldstein, M.J. (2020). *Directional: Directional Statistics*. <https://CRAN.R-project.org/package=>
- Tschapka, M. and von Helversen, O. (2007). *Phenology, nectar production and visitation behavior of bats on the flowers of the bromeliad Werahúia gladioliflora in a Costa Rican lowland rainforest*. *Journal of Tropical Ecology*, 23, 385–395.
- Tscharntke T., I. Steffan-Dewenter, A. Kruess, y C. Thies. (2002). *Contribution of small habitat fragmentation to conservation of insect communities on grassland/cropland landscapes*. *Ecological Applications* 12: 354-363.
- Viejo M.J.L. (1996). *Coevolución de plantas e insectos*. *Boletín SEA* 13: 13-19
- Villaseñor Ríos, J. L y Espinosa García, F. J. (1998). *Catálogo de malezas de México*. FCE-UNAM.
- Villegas Durán, G., Bolaños Medina, A., Miranda Sánchez, J. A., Zenón Abarca A. J. (2002). *Flora nectarífera y polinífera en el estado de Chiapas*. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación.
- Warren, A. D., Davis, K. J., Stangeland, E. M., Pelham, J. P. y Grishin, N. V. (2017). *Illustrated lists of American butterflies (North and South America)*. <http://www.butterfliesofamerica.com/>
- Warren, A.D., J.R. Ogawa y A.Z. Brower. (2009). *Revised classification of the family Hesperiidae (Lepidoptera: Hesperioidea) based on combined molecular and morphological data*. *Systematic Entomology*, 34: 467-523.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer International Publishing
- Yoshimoto, J., Salinas-Gutiérrez, J. L. y Barrios, M. (2019). *Butterfly fauna and phenology in a dry forest of the Motagua Valley, Guatemala*. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 73, 191–202. <https://doi.org/10.18473/lepi.73i3.a8>

Zumbado Arrieta, M.A. (2006). *Dípteros de Costa Rica y la América Tropical*. Heredia:
Instituto Nacional de Biodiversidad.

3 BIBLIOGRAFÍA TESIS

- Alarcón R., Waser N. M., Ollerton J. (2008). *Year-to-year variation in the topology of a plant-pollinator interaction network*. *Oikos*. 117: 1796–1807.
- Albornoz Donoso Abraham Antonio. (2009). *Análisis de interacciones planta - polinizador mediante teoría de redes de un Bosque Siempre Verde en Ancud, Región de Los Lagos*. Universidad De Chile Facultad De Ciencias Forestales y Conservación De La Naturaleza, Escuela De Ciencias Forestales, Departamento De Silvicultura. Santiago, Chile.
- 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., Rico-Gray V. (eds) *Ecological networks* International Publishing AG, Switzerland, pp. 1-13.
- Basilio A. M., Medan D., Torretta J. P., Bartoloni N. J. (2006). *A year-long plant–pollinator network*. *Australian Journal of Ecology* 31: 975–983.
- Begon, Michael, Townsend Colin R. and Harper John L. (2006). *ECOLOGY: From Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing. 4th ed. 754 pag.
- Boege, K. y Carmona, D. (2012). *Interacciones multiespecíficas*. En del-Val E. y K. Boege (eds), *Ecología de las interacciones Bióticas*. Fondo de Cultura Económica.
- Bullock SH. (1995). *Plant reproduction in neotropical dry forests*. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds.) *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press. Cambridge, U.S.A. pp 203– 277
- Bullock, S. H., and Solís-Magallanes, J. A. (1990). *Phenology of Canopy Trees of a Tropical Deciduous Forest in Mexico*. *BIOTROPICA*, 22(1), 22–35. <http://www.jstor.org/stable/2388716>

- Cuesta F., Peralvo M., Valarezo N. (2009). *Los bosques montanos de los Andes Tropicales: una evaluación regional de su estado de conservación y de su vulnerabilidad a efectos del cambio climático*. Imprenta-Mariscal, Quito, Ecuador.
- Devoto M., Medan D., Montaldo N. H. (2005). *Patterns of interaction between plants and pollinators along an environmental gradient*. *Oikos*. 109: 461–472.
- Elzinga, J.A., Atlan, A., Biere, A., Gigord, L., Weis, A.E. & Bernasconi, G. (2007). *Time after time: flowering phenology and biotic interactions*. *Trends in Ecology & Evolution*., 22, 432–439.
- Espinoza, G. A., E. R. Fuentes y J. D. Molina. (1988). *La erosión: fenómenos naturales y acción del hombre*. En: Fuentes, E. R. y S. Prenafeta (eds.). *Ecología del Paisaje en Chile Central*. Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. Pp. 53-64.
- Figueroa Castro D. M. (2024). *La polinización, los polinizadores, y su importancia en los ecosistemas*. *Elementos* 133. 85-90.
- Gardarin, A., Plantegenest, M., Bischoff, A., Valantin-Morison, M. (2018). *Understanding plant–arthropod interactions in multitrophic communities to improve conservation biological control: useful traits and metrics*. *Journal of Pest Science*, Springer Verlag, 2018, pp.1-13.
- Gutiérrez, J. R. y F. A. Squeo. (2004). *Importancia de los arbustos en los ecosistemas semiáridos de Chile*. *Ecosistemas* 13: 36-45.
- Jacquemyn H., Micheneau C., Roberts D. L., Paille T. (2005). *Elevational gradients of species diversity, breeding system and floral traits of orchid species on Reunion Island*. *Journal of Biogeography*. 32: 1751–1761.
- Kallimanis A. S., Petanidou T., Zanolopoulos J. T., Pantis J. D., Sgardelis S. P. (2009). *Do plant-pollinator interaction networks result from stochastic processes?* *Ecological Modelling*. 220: 684–693.

- Kessler, M. and Krömer, T. (2000). *Patterns and ecological correlates of pollination modes among bromeliad communities of Andean forest in Bolivia*. *Plant Biology*, 2, 659–669.
- Knauer A. C. and F. P. Schiestl. (2014). *Bees use honest floral signals as indicators of reward when visiting flowers*. *Ecology Letters* 18:135-43. <https://doi.org/10.1111/ele.12386>.
- Krishna A., Guimarães P. R. Jr., Jordano P., Bascompte J. (2008). *A neutral-niche theory of nestedness in mutualistic networks*. *Oikos*. 117: 1609–1618.
- Levin, D. and Anderson, W. (1970). *Competition for pollinators between simultaneously flowering species*. *The American Naturalist*, 104, 455–467.
- Lundgren R., Olesen J. M. (2005). *The dense and highly connected world of Greenland plants and their pollinators*. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 37: 514–520.
- Maass, M., Búrquez A., Trejo I., Valenzuela D., González M. A., Rodríguez M. y Arias H. (2010). *Amenazas*. In *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*, G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury y R. Dirzo (eds.). Fondo de Cultura Económica, México, D. F. p. 321-346.
- Martínez-Adriano C. A. (2017). *Enmarañada tela de interacciones ecológicas*. *Ecofronteras* 21: 30-33.
- Medel, R., Aizen, M. A y Zamora, Regino. (2009). *Ecología y Evolución de Interacciones planta-animal: Conceptos y aplicaciones*. Editorial Universitaria, S.A. Santiago de Chile. CAPITULO 3 Diversidad de polinizadores, generalización ecológica y conservación de plantas. 61 p.
- Nates-Parra G. (2001). *Las abejas sin aguijón (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) de Colombia*. *Biota Colombiana*. 2: 233–248.
- Olesen J. M., Bascompte J., Elberling H., Jordano P. (2008). *Temporal dynamics in a pollination network*. *Ecology*. 89: 1573–1582. PMID: 18589522

- Olesen J. M., Stefanescu C., Traveset A. (2011). *Strong, long-term temporal dynamics of an ecological network*. PLoS ONE 6, e26455. 10.1371/journal.pone.0026455 PMID: 22125597.
- Petanidou T., Kallimanis A. S., Tzanopoulos J., Sgardelis S. P., Pantis J. D. (2008). *Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization*. Ecology Letters. 11: 564–575. Doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01170.x PMID: 18363716.
- Pyrz T. W., Wojtusiak J. (2002). *The vertical distribution of pronophiline butterflies (Nymphalidae, Satyrinae) along an elevational transect in Monte Zerpa (Cordillera de Mérida, Venezuela) with remarks on their diversity and parapatric distribution*. Global Ecol Biogeography. 11: 211–221.
- Raguso, R. A. (2008). *Wake up and smell the roses: The ecology and evolution of floral scent*. Annual Review in Ecology, Evolution and Systematics. 39:549–569.
- Thompson J. N. (1999). *The evolution of species interactions*. Science 284: 2116-2118.
- Valiente-Banuet A., Aizen M. A., Alcántara J. M., Arroyo J., Cocucci A., Galetti M., García M. B., García D, Gómez JM, Jordano P, Medel R, Navarro L., Obeso J. R., Oviedo R., Ramírez N., Rey P. J., Traveset A., Verdú M., Zamora R. (2015). *Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world*. Functional Ecology 29:299-307.
- Vellend M. (2016). *The theory of ecological communities*. Princeton University Press, Princeton.
- Willmer P. (2011). *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press, Princeton y Oxford.