

Universidad de Costa Rica

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Influencia de la variación morfológica y aerodinámica en las estrategias de forrajeo de los colibríes del Bosque Nuboso de Monteverde, Costa Rica.

Tesis sometida a la consideración de la Comisión de Trabajos Finales de Graduación de la Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, para optar por el grado académico de Licenciada en Biología con énfasis en Zoología.

Gloria Elena Peralta Lobo

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

2014

MIEMBROS DEL TRIBUNAL

Ph.D. Gerardo Ávalos Rodríguez

Director de Tesis

Ph.D. Gilbert Barrantes Montero

Integrante del Comité Asesor

Ph.D. Bernal Rodríguez Herrera

Integrante del Comité Asesor

Ph.D. Luis Sandoval

Miembro del Tribunal

Ph.D. Monika Springer

Presidente del Tribunal

Gloria Elena Peralta Lobo

Postulante

DEDICATORIA

A los nobles luceros que han iluminado mi camino con su acogedora luz y me han acompañado; mis padres, mis hermanos, mi esposo y mis hijos.

AGRADECIMIENTOS

A mi profesor tutor por todo su apoyo, paciencia, sugerencias, comentarios y dedicación para el desarrollo y culminación de este proyecto. A Luis Sandoval, Gilbert Barrantes y Bernal Rodríguez, un destacado reconocimiento por sus valiosos aportes. A los profesores de la Escuela de Biología que me acogieron cuando reinicié mis estudios, me tuvieron paciencia, me dieron consejos y me ayudaron a perseverar; a Francisco Diestefano, Daniel Briceño, Manuel Campos, Edgardo Arévalo, Gustavo Gutiérrez, Ingo Wehrtmann, Mauricio Fernández y Gerardo Avalos.

A José Hernández, Alan Pounds y personal de la Reserva Bosque Nuboso Monteverde del Centro Científico Tropical y Parque Selvatura, por recibirme cordialmente y permitirme desarrollar este proyecto. Un agradecimiento especial a mi familia por su apoyo y ayuda incondicional. Estoy muy agradecida con Gloriana Osborne, Marco Osborne, Patricia Peralta, Francisco Peralta, Max Peralta y Julieta Lobo.

Este proyecto fue financiado por The School for Field Studies, a quienes les estoy profundamente agradecida por ayudarme a materializar este trabajo.

PREFACIO

Al colibrí volante, chispa de agua, incandescente gota de fuego americano, resumen encendido de la selva, arcoíris de precisión celeste: al picaflor un arco, un hilo de oro una fogata verde! Oh mínimo relámpago viviente... giras como luz en la luz, aire en el aire y entras volando en el estuche húmedo de una flor temblorosa... eres fuego emplumado minúscula bandera voladora...

En la “Oda al Picaflor”, de Pablo Neruda, el poeta amante de las aves y la botánica, expresa su asombro por lo bello, lo extraño, e interroga a lo largo del poema el origen de tal maravilla. Así, con esa misma visión, empecé a identificarme y a interesarme en conocer a estas pequeñas e inquietas aves. El primer estudio que realicé sobre los colibríes en una zona urbana, durante el curso de ecología tropical, me introdujo en mis primeros pasos, empecé a involucrarme en el tema, y a entrenarme en el delicado manejo de los comederos con solución azucarada.

La magnífica posibilidad de incursionar en el bosque nuboso de Monteverde, ubicado en las bellas montañas de la cordillera de Tilarán, con el fin de conocer la morfología, los comportamientos de forrajeo y competitivos de un subconjunto de estas criaturas etéreas, me cautivó y me condujo a la escritura de este texto.

INDICE GENERAL

Contenido	Página
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Prefacio	v
Índice de figuras	ix
Resumen	1
1. Introducción	2
1.1 Características de los colibríes: dieta, evolución y habilidad de vuelo	2
1.2 Características morfológicas	3
1.3 Parámetros aerodinámicos	4
1.4 Implicaciones ecológicas	5
1.5 Uso de los comederos	6
1.5 Interacciones competitivas.....	8
2. Objetivos	9
3. Métodos	10
3.1 Sitio de estudio:	10
3.2 Especies de estudio:	10
3.3 Captura y medición de los colibríes:.....	10

3.4	Uso del Comedero:	11
3.5	Medición de las interacciones competitivas:	12
3.6	Análisis estadístico:	12
4.	Resultados	13
4.1	Similitud en el uso de los comederos entre especies de colibríes.....	13
4.2	Variación estacional en el uso de comederos	14
4.3	Interacciones agresivas alrededor de los comederos	15
4.4	Variables morfológicas y aerodinámicas más representativas.....	16
4.5	Tendencias generales en el uso de los comederos y en las variables morfológicas ...	16
5.	Discusión	17
5.1	Variación estacional en el uso de los comederos e interacciones competitivas	17
5.2	Capacidad de vuelo e interacciones	21
5.3	Variación morfológica y aerodinámica del ensamble de colibríes	21
6.	Conclusiones	24
Apéndice 1.	42
7.	Referencias	43

ÍNDICE DE CUADROS

Contenido	Página
Cuadro 1. Lista de nueve especies de colibríes con los meses de los periodos aproximados de reproducción y movimientos migratorios.....	25
Cuadro 2. Valores promedio del tamaño y peso en gramos de nueve especies de colibríes.	26
Cuadro 3. Interacciones más frecuentes entre las especies de colibríes, ocurridas en las estaciones seca y lluviosa.....	27
Cuadro 4. Jerarquías de dominancia en las épocas seca y lluviosa basadas en interacciones. Se incluyen los machos y las hembras.....	28
Cuadro 5. Jerarquías de dominancia en la época seca. Jerarquía 1 en base a las interacciones ganadas y perdidas. La jerarquía 2 está basada en el uso de los comederos.....	29
Cuadro 6. Jerarquías de dominancia en la época lluviosa. La jerarquía 1 realizada en base a las interacciones ganadas y perdidas. La jerarquía 2 está realizada en base al uso de los comederos	30
Cuadro 7. Valores promedio del ancho (cm), largo (cm) y área (cm ²) de las alas de los machos y de las hembras.	31
Cuadro 8. Valores promedios del ancho (cm), largo (cm), área (cm ²) y envergadura de las alas de nueve especies de colibríes.	31
Cuadro 9. Valores promedio de parámetros aerodinámicos; Relación de forma (Rf), Relación de aspecto (Ra), Conicidad del ala (Co), Carga de disco alar (CDA) y Poder de vuelo (Pv).....	32
Cuadro 10. Coeficientes asociados a dos PCA obtenidos a partir de 12 variables morfológicas. En el primer PCA, las variables morfológicas pertenecen a 8 especies de colibríes, machos y hembras. En el segundo PCA, las variables morfológicas son de 9 especies de colibríes.....	33

ÍNDICE DE FIGURAS

Contenido	Página
Figura 1. Comparación de la actividad de las nueve especies de colibríes alrededor de los comederos artificiales de acuerdo a su permanencia, alimentación y visitas, en Monteverde. Épocas seca y lluviosa.	34
Figura 2. Comparación de la actividad de las ocho especies de colibríes que presentan dimorfismo sexual en el color del plumaje, alrededor de los comederos artificiales de acuerdo a su permanencia, alimentación y visitas, en Monteverde. Épocas seca y lluviosa.....	35
Figura 3. Permanencia, alimentación y visitas de las especies de colibríes que frecuentaron los comederos en Monteverde. Épocas seca y lluviosa	36
Figura 4. Permanencia, alimentación y visitas en porcentajes, de las especies de colibríes que presentan dicromismo sexual, en Monteverde. Épocas seca y lluviosa.....	37
Figura 5. Interacciones competitivas de los individuos ganadores y perdedores, machos y hembras de las especies de colibríes que frecuentaron los comederos en Monteverde. Épocas seca y lluviosa	39
Figura 6. Relación entre permanencia y alimentación. En Monteverde en las épocas seca y lluviosa, de acuerdo al uso de comederos	39
Figura 7. Componente principal 1 vs el componente principal 2, de la variación de 12 características morfológicas en 8 especies de colibríes con dicromismo sexual, en los comederos en Monteverde	40
Figura 8. Componente principal 1 vs el componente principal 2, de la variación de 12 características morfológicas en 9 especies de colibríes que frecuentaron los comederos en Monteverde	41
Figura 9. Forma en que se tomaron las medidas del largo del ala, del ancho del ala y del largo del pico (apéndice 1).....	43

Resumen

Los colibríes poseen caracteres morfológicos y aerodinámicos que les permiten realizar maniobras de vuelo muy complejas y únicas entre los vertebrados, se han adaptado con éxito a diversas condiciones ambientales a lo largo de gradientes altitudinales mostrando una significativa variación inter-específica en el tamaño corporal, así como en la forma y tamaño del ala. En esta investigación evalué la variación morfológica y aerodinámica de nueve especies de colibríes; con mayor proporción de capturas de la especie *Heliodoxa jacula* (55%). Relacioné éstas variaciones morfológicas con interacciones de acceso a la solución de comederos artificiales en dos sitios en Monteverde, Puntarenas, Costa Rica. Para recabar los datos, se grabaron 80 videos de 1 min que registran interacciones (48 videos) y uso de comederos. Datos morfológicos fueron obtenidos a partir de mediciones directas en 208 individuos capturados usando redes de niebla, en la Reserva Bosque Nuboso de Monteverde y en Parque Selvatura, en abril y noviembre del 2013. Las actividades de forrajeo para medir uso de los comederos se denominaron permanencia (P), alimentación (A) y visitas (V). En general, los colibríes machos ganan en las interacciones (95% de 232 observaciones), siendo *Campylopterus hemileucurus* la especie alfa en la jerarquía de dominancia obtenida a partir de la clasificación de una especie dominante que desplaza del comedero a otra subordinada. Durante la época seca *Lampornis calolaema* domina en P (46%), A (35%) y V (38,6%), mientras que en la época lluviosa *Elvira cupreiceps* es la especie dominante con P (35%), A (35%) y V (51%), pues utilizan con más intensidad los comederos, siendo los machos de ambas especies los más abundantes. Los análisis de conglomerados muestran que hay dos patrones diferentes en la conducta de forrajeo en cuanto al uso en los comederos de las diferentes especies, separados por época seca y lluviosa, en concordancia con el final de la temporada reproductiva en la mayoría de especies de colibríes en la época seca, y movimientos migratorios e inicio de la época reproductiva, en la época lluviosa, y de acuerdo con la disponibilidad floral. Los resultados de la similitud en el uso de comederos revelaron dos patrones de acuerdo al tamaño corporal; uno durante la época seca, cuando las especies se agrupan por orden de tamaño (las más grandes dominan a las pequeñas), y el otro durante la estación lluviosa, cuando las

especies tienden a distribuirse en grupos más homogéneos en cuanto a tamaño, aunque los machos son los que dominan. El peso y cinco características aerodinámicas del ala fueron las variables que explicaron mejor las características morfológicas en las especies grandes (9-13g). La carga del disco alar y el poder de vuelo son las variables que mejor explicaron las características morfológicas en las especies pequeñas (3-5g), mientras que las de tamaño mediano (6-7g) tienden a definirse por variables intermedias entre las dos anteriores. Las interacciones están asociadas con las variables morfológicas que determinan aerodinámica pero condicionadas por el tamaño corporal; las especies más grandes dominan a las más pequeñas. El uso de recursos en Monteverde está determinado por la competitividad, la composición y abundancia de las especies de colibríes en diferentes épocas del año, de acuerdo a la reproducción y a las migraciones, y por consiguiente, las jerarquías de dominancia van a variar en el tiempo. El comportamiento oportunista también influye en el uso de recursos.

1. Introducción

1.1 Características de los colibríes: alimentación, evolución y habilidad de vuelo

Los colibríes (familia Trochilidae) tienen una dieta muy especializada, al depender del consumo del néctar. Para alimentarse son capaces de permanecer suspendidos en el aire mientras visitan las flores. De manera que, para obtener el néctar floral, deben batir enérgicamente las alas, lo que conlleva costos metabólicos muy altos (Eduardo *et al.* 1998). Esto ha influenciado la evolución de caracteres morfológicos y aerodinámicos particulares, que en combinación con unos sistemas muscular, esquelético y metabólico también únicos entre las aves, les permiten tener la capacidad de realizar el vuelo suspendido (Altshuler y Dudley, 2002; Gittleman y Stephens, 2012; Sapir y Dudley, 2012; Reiser et al., 2013). El consumo de artrópodos también es esencial en la dieta de los colibríes como fuente de proteínas y lípidos, sobretodo en la época de la crianza. Los colibríes capturan artrópodos, que deben consumir diariamente, y que les sirven para mantenerse, sin embargo, acostumbran realizar movimientos estacionales en búsqueda de las plantas que les ofrecen néctar, ya que no todas florecen en el mismo momento durante el año. Pueden atrapar artrópodos en el aire, en las telas de araña, en hojas, y en las flores. (Arizmendi y Berlanga,

2014; Germer, 2012; Wagner, 1946). Para ello utilizan varias tácticas de captura y modos de vuelo que varían con la época del año, la especie y el sexo (Lara y Ornelas, 1998).

1.2 Características morfológicas

Los colibríes son los únicos vertebrados que realizan vuelo suspendido, y que además son capaces de cambiar súbitamente la dirección del desplazamiento. Pueden volar de repente hacia atrás cuando se alejan de las flores, mostrando maniobras de vuelo altamente especializadas (Alexander, 1997). Realizar vuelo suspendido y generar fuerza vertical, es una característica relevante, pero en general, los colibríes pueden cambiar rápidamente la velocidad, la trayectoria y la orientación del cuerpo durante este vuelo (Altshuler y Dudley, 2002). Los colibríes se han adaptado con éxito a diversas condiciones ambientales a lo largo de gradientes altitudinales mostrando una significativa variación inter-específica en el tamaño corporal, así como en la forma y tamaño del ala (Bleiweiss, 1998; Stiles 2004; Stiles et al., 2005). Las morfologías que caracterizan a los diferentes clados de colibríes, influyen en el uso de recursos y en la capacidad de vuelo. Así, por ejemplo, los ermitaños (subfamilia Phaethornithinae) son un grupo que tiene preferencias de forrajeo a un nivel bajo de la vegetación, pues están más relacionados con plantas del Orden Zingiberales y hacen mayor uso del sotobosque. Son pocos los ermitaños que forrajean más alto en el dosel y en los claros del bosque. Los colibríes de las subfamilias Florisuginae y Trochilinae, pueden utilizar varios niveles de la vegetación, ocupan el dosel, forrajean en los claros del bosque y en zonas más abiertas, y además visitan una amplia diversidad de plantas (Stiles, 1995, Stiles, 2008; McGuire, 2014). Sin embargo, la subfamilia Trochilinae es un grupo polifilético, heterogéneo en su morfología y muy diverso.

Los colibríes han desarrollado, en general, unas alas muy largas en relación con un tamaño corporal pequeño, en comparación con otras especies de aves pequeñas que no presentan vuelo suspendido, probablemente en relación a las altas demandas energéticas que implica este tipo de vuelo (Hainsworth y Wolf, 1975). Otras aves que también son pequeñas, tienen alas mucho más pequeñas, comparadas con las alas grandes que poseen los colibríes; tanto en el largo como en el área del ala (Chai y Millard, 1997). En los colibríes las diferencias en el vuelo con otras aves se basan, además del tamaño del cuerpo

y de las alas, en la alta frecuencia del batido del ala, y un conjunto de características anatómicas que incluyen grandes músculos de vuelo con muchas mitocondrias (el pectoral y el supracoracoides). Un colibrí puede extender las alas y levantarlas mientras las abre hasta colocarlas en posición dorsal (Tobalske, 2010). Los colibríes, tienen el húmero acortado en posición casi perpendicular al ángulo de ataque, que al ser palanqueado por los músculos, gira como una pequeña hélice desde el hombro, a alta velocidad. Las plumas primarias alargadas, forman el 75% o más del área del ala, mientras que en otras aves, estas plumas comprenden el 50% del área del ala. En los colibríes las plumas primarias, tienen un rango de movimiento de torsión más amplio por parte de la mano del ala (Warrick, 2012).

1.3 Parámetros aerodinámicos

Cuando un colibrí impulsa sus alas hacia abajo, ejerce una presión equivalente a su propio peso en el aire circundante (Altshuler et al., 2004). Ésta presión actúa horizontalmente sobre el disco alar, el cual se define como el área circular barrida por las alas del colibrí con una amplitud de 180° (Stiles et al., 2005). La proporción de la masa corporal dividida entre el área del disco alar, se conoce como carga del disco alar ($CDA = mc/ad$, donde mc es la masa corporal y ad es el área de disco alar). La CDA explica el impulso de presión necesario para el vuelo suspendido, y representa empíricamente el gasto energético asociado al poder del vuelo suspendido.

Stiles (2004) menciona cuatro parámetros que describen las capacidades aerodinámicas de los colibríes: la relación de forma (Rf), la relación de aspecto (Ra), la conicidad del ala (Co), y la carga alar (Ca). La relación de forma es una medida estandarizada de la forma del ala; es la proporción del largo al ancho del ala ($Rf = La/Aa$, donde La es el largo y Aa el ancho del ala). La relación de aspecto proporciona una medida de los efectos de la envergadura de las alas con respecto al peso, y por lo tanto refleja la potencia de elevación o suspensión; es un parámetro que considera la relación de la longitud de las dos alas al peso corporal ($Ra = 2La/peso$, donde La es el largo). La conicidad del ala, que generalmente oscila entre ~ 0.1 para especies con alas poco puntiagudas, y 0.4 para especies con alas más puntiagudas, refleja la variabilidad en la energía inicial del vuelo; se define como la relación de forma a la relación de aspecto ($Co = Rf/Ra$). La proporción de carga alar

determina la distribución de peso por unidad de área del ala, y puede variar con la velocidad de vuelo debido a cambios en la energía usada para el vuelo suspendido. Es la relación del peso corporal al área alar ($Ca = \text{Peso} / \text{área del ala}$). Estas características covarían alométricamente facilitando que haya amplia diversidad morfológica entre especies, pero a la vez, permite que especies morfológicamente diferentes tengan desempeños aerodinámicos similares.

1.4 Implicaciones ecológicas

El forrajeo de néctar y consumo de artrópodos demanda adaptaciones particulares a nivel morfológico, fisiológico y de comportamiento. La capacidad de carga de disco alar se ha propuesto como un estimador de la conducta y estrategias de forrajeo (Feisinger y Connell, 1978; Stiles, 1995; Altshuler y Dudley, 2002). Asimismo esta variable se ha tratado de asociar con la capacidad competitiva del colibrí. En especies que presentan dimorfismo sexual en el tamaño, como sucede en las especies más grandes de colibríes, los machos tienen una mayor CDA que las hembras. Sin embargo, no todas las especies de colibríes siguen este patrón, esto es, hay especies que presentan dimorfismo sexual invertido en tamaño, es decir, las hembras son más grandes que los machos. En las especies más pequeñas tiende a producirse este patrón, en que los machos son más pequeños que las hembras, como por ejemplo, en *Selasphorus flammula* y *Amazilia saucerrottei* (Colwell, 2000). En estas especies las hembras presentan comportamiento territorial, y al igual que los machos, ellas también defienden grupos de flores (Stiles y Wolf 1970; Stiles et al., 1989; Clark et al., 2011). En relación a las estrategias de alimentación, se prevé que las especies de colibríes territoriales tengan valores de CDA altos, ya que una defensa aérea eficaz, exigiría alas más cortas y mayor maniobrabilidad, en contraste con las especies menos territoriales o ruterías (Altshuler y Dudley, 2002).

Los parámetros aerodinámicos pueden explicar el desempeño funcional de un colibrí. Altshuler (2006), analizó el rendimiento del vuelo, el comportamiento territorial y la capacidad competitiva de diferentes especies de colibríes. Este estudio se desarrolló a lo largo de gradientes altitudinales, en donde las limitaciones fisiológicas y aerodinámicas para el vuelo de los colibríes se vuelven más importantes al aumentar la altitud, debido a la disminución en la disponibilidad de oxígeno y de la densidad del aire. Altshuler encontró,

que la CDA no tuvo efecto significativo sobre la territorialidad, pero que el poder de vuelo sí lo tuvo, demostrando que el rendimiento de vuelo de un ave y la capacidad para modular el batido del ala, pueden afectar su capacidad de competir por recursos con otras especies. Altshuler et al. (2010), en su estudio sobre potencia física del vuelo en gradientes altitudinales, señalan que el éxito en los comportamientos competitivos de acuerdo a la capacidad de vuelo, en teoría, podría estar determinado exclusivamente por el tamaño del cuerpo, si solo se tomara en cuenta la potencia muscular. Sin embargo, en la realidad influyen otros factores además de la potencia muscular, como por ejemplo, la capacidad fisiológica y las habilidades de vuelo de los competidores. Otros requisitos para el control de vuelo estacionario en colibríes, que pueden relacionarse con competitividad, están asociados con la especialización aerodinámica, la cinemática y la energética, así como con la ultraestructura y la morfología de los músculos del vuelo (Altshuler et al., 2012; Donovan et al., 2013).

La evaluación de la capacidad competitiva con métodos cuantitativos, en ensambles de especies, en combinación con datos sobre comportamiento y variables morfológicas, puede ayudar a mejorar la comprensión ecológica de la capacidad del vuelo del colibrí (Altshuler y Dudley, 2002). Lo anterior, podría aclarar la importancia relativa que tienen algunos parámetros aerodinámicos como predictores de la capacidad competitiva y de la eficiencia de forrajeo entre las especies, como lo son; el peso como equivalente del tamaño corporal, el poder de vuelo, y la CDA.

1.5 Uso de los comederos

La colocación de comederos es una forma de atraer a los colibríes y analizar las interacciones entre las especies que llegan a alimentarse. También, es posible estudiar la influencia de los parámetros aerodinámicos sobre el desempeño y estrategias de alimentación de los colibríes, y evaluar la variación en la abundancia de las poblaciones (Inouye et al., 1991). Como un método de muestreo, los comederos tienen muchas ventajas, como por ejemplo la generación de muestras estadísticamente robustas, ya que son capturados más colibríes alrededor de los comederos que utilizando solamente redes de niebla en puntos sin comederos (Avalos et al., 2012). Como toda técnica de muestreo el uso de comederos también tiene sus limitaciones, ya que no todas las especies muestran una

afinidad suficiente hacia ellos, y por lo tanto tienden a estar sub-representadas en las redes de niebla. Los comederos son eficaces para atraer especies territoriales, especialmente de las subfamilias Trochilinae y Florisuginae. Los colibríes ermitaños (subfamilia Phaetornithinae), utilizan los comederos con menos frecuencia.

La morfología de las especies, refleja la capacidad de forrajeo en el uso de los comederos, ya que las especies con ciertas características aerodinámicas en el tamaño corporal y en las medidas de las alas, deben competir entre ellas por espacio en los comederos. Las estrategias de forrajeo están relacionadas con características morfológicas y fisiológicas de los colibríes, y además con la disponibilidad del recurso. La disponibilidad de recursos impulsa cambios en las estrategias de forrajeo en el conjunto de especies de colibríes visitantes (Justino et al., 2012). La preferencia y gran atracción que ejercen los comederos artificiales versus los recursos florales es notoria en algunas especies, ya que los comederos representan una fuente casi inagotable de néctar, y de ahí su escogencia al incluirlos en sus rutas de forrajeo y su tendencia a quedarse perchados más tiempo cerca de éstos. Los colibríes al tener una tasa metabólica muy alta deben mantener un comportamiento de forrajeo cercano al óptimo (Miller y Gass, 1985).

En los bosques tropicales existe una gran diversidad de especies florales, pero en densidades muy bajas (Peters, 1994), por eso, encontrar un recurso agregado y abundante, es un gran beneficio, no sólo por encontrar alimento predecible aunque sea por periodos cortos, sino también por ahorrarse la energía que necesitaría para buscar nuevos parches (Samper, 2003). Los colibríes que visitan los comederos, interactúan entre sí con más frecuencia, defienden con más intensidad el territorio alrededor de los comederos, que cuando forrajean en flores aisladas en el bosque, y los machos suelen utilizar mucho más los comederos que las hembras (observación personal). El uso de comederos es una práctica común que además de afectar el comportamiento de los colibríes al alejarlos de las flores, también puede estar interfiriendo con las redes de polinización (Avalos et al., 2012).

Una vez que los colibríes son capturados en las redes de niebla, es posible medir fácilmente las variables morfológicas para el cálculo de los parámetros aerodinámicos, necesarios para el entendimiento de funciones ecológicas y ciclos anuales de los colibríes, tales como cambios en el peso, condición del plumaje, y la carga de polen. Esta última variable permite obtener información de las plantas que son visitadas por los colibríes

(Stiles, 1980; Chai y Dudley, 1999; Borgella et al., 2001; Avalos et al. 2012). Muchas flores de plantas epifitas en Monteverde son polinizadas por colibríes (Nadkarni y Wheelwright, 2000). En elevaciones medias en Monteverde (1.460 msnm); se combinan especies de colibríes de tierras altas y bajas (Fraser et al., 2010), resultando en un ensamble de mayor diversidad en esta zona del país (Cuadro 1).

El término ensamble de una comunidad, comúnmente se emplea para referirse a cualquier compensación en la coexistencia de las especies que lo forman, las cuales se consideran un subconjunto de la comunidad; comparten la estructura del medio ambiente, la morfología corporal, economía de su comportamiento, dispersión y procesos evolutivos. Los diferentes procesos que intervienen en un ensamble son esenciales para la ecología predictiva (McArthur, 1972; Diamond, 1975; Vellend, 2010).

1.5 Interacciones competitivas

La presión competitiva intra e interespecífica es favorecida por la similitud en la estructura corporal, pero a la vez es atenuada entre las especies e incluso entre sexos por variaciones en el comportamiento de forrajeo (Rodríguez - Flores y Stiles, 2005). Los comportamientos de forrajeo de las especies de colibríes varían según los niveles de competencia, la disponibilidad de recursos, y la elevación (Altshuler, 2006; Justino et al., 2012). Las repuestas a cambios en las condiciones ambientales de las especies de colibríes territoriales, que defienden grupos de flores, pueden verse más afectadas por los cambios en su recurso que los rutereros (trapliners), que visitan flores dispersas en un ruta fija y evitan las presiones de la competencia (Feinsinger, 1976; Sandlin, 2000). Sin embargo, estas respuestas pueden variar de acuerdo a las épocas de floración y a los periodos reproductivos. El comportamiento territorial de las especies de colibríes no es necesariamente fijo, sino que aumenta a medida que las diferentes especies de plantas entran en floración. Así también, es influenciado por las demandas energéticas asociadas con las épocas de apareamiento (Wolf, 1970).

Algunos colibríes sólo muestran comportamiento territorial en los períodos de abundancia de la floración de una planta, cuando el recurso floral cumple con un umbral mínimo necesario, para que el costo de la defensa sea rentable. Este umbral varía dependiendo de las diferentes especies de colibríes (Wolf et al., 1976; Justino et al., 2012).

En la época reproductiva, lo típico es que los colibríes mantengan territorios para apareamiento y alimentación, intentando excluir a todos los otros colibríes (Wolf y Stiles, 1970). La cantidad de intrusos y la disponibilidad de néctar son factores que determinan sitios de jerarquía de dominancia en las especies de un ensamble. El comportamiento agresivo puede resultar en el monopolio del recurso por parte de una especie dominante y la exclusión de una especie subordinada (Justino et al., 2012). Dado que las especies bajo la presión de la competencia, requieren de un mayor gasto de energía, las que no pueden mantener reservas adecuadas de energía, podrían disminuir su abundancia local (Tiebout, 1993).

Los cambios en las variables ambientales afectan la intensidad y la calidad de la floración. El cambio climático es un proceso, que está afectando los bosques en su fenología (Zhu et al., 2014; Clark et al., 2014), sus efectos climáticos extremos ya han generado impactos en el Pacífico Norte y Zona norte del país, y se suman a la variabilidad climática temporal de El Niño (Retana, 2012; PNUD, 2008). Estos procesos se asocian con la sobre-explotación de los recursos naturales, especialmente, la deforestación, el sobrepastoreo y la alta extracción del agua. Esta tendencia en las variables climáticas incluidas la precipitación, la temperatura y la cobertura nubosa, afectan la producción de néctar, amenazando potencialmente a las poblaciones de colibríes de Monteverde, en su distribución y abundancia. Ya han empezado a manifestarse cambios temporales y espaciales en los movimientos de los colibríes, que podrían estar perturbando redes alimentarias. Al producirse asincronías entre algunas aves y los recursos alimentarios, se modificarían los servicios que éstas prestan a los ecosistemas (por ejemplo, la polinización y la supresión de plagas) (Delisso, 2008; Courter, 2013).

2. Objetivos

Los objetivos de esta investigación son:

- a) medir la variación morfológica y aerodinámica del ensamble de colibríes de la Reserva del Bosque Nuboso de Monteverde en Costa Rica (Cuadro 1), y cuantificar esta variación entre machos y hembras.
- b) entender cómo la variación en la morfología afecta las interacciones agresivas y otras actividades de forrajeo, y cuantificar las diferencias entre machos y hembras.

Debido a sus altos requerimientos metabólicos y a su dependencia del néctar, los colibríes responden de forma inmediata a la variación espacial y temporal del recurso alimentario (Cotton, 2007, Buermann et al., 2011), esto los convierte en un grupo que reacciona rápidamente al cambio climático. El análisis de la relación entre la morfología y el desempeño aerodinámico en relación a la capacidad competitiva es crucial para entender mejor los cambios en la composición de la fauna de colibríes residentes, y eventualmente, ayudar a identificar especies vulnerables.

3. Métodos

3.1 Sitio de estudio:

La investigación se llevó a cabo en dos sitios de Monteverde en la Cordillera de Tilarán; en Parque Selvatura 10 ° 17' Lat. N, 84 ° 46' Long. O y en la Reserva Bosque Nuboso Monteverde, del Centro Científico Tropical, 10 ° 15' Lat. N, 84 ° 46' Long. O, a 1.460 m snm. Estos lugares tienen una precipitación media anual de 2.519 mm y una temperatura media de 18.8°C (datos propiedad del Centro Científico Tropical, 2013). La toma de datos se realizó en abril y en noviembre de 2013, por un periodo de una semana de trabajo en el campo, en cada mes, con el fin de documentar la variación estacional entre las épocas seca y lluviosa.

3.2 Especies de estudio:

Las especies de colibríes en la zona de Monteverde, varían en abundancia y preferencias de hábitat a lo largo del año (Nadkarni y Wheelwright, 2000). Se tomaron datos morfológicos detallados de las nueve especies más abundantes alrededor de los comederos ubicados en los sitios de colecta de datos (Cuadro 1).

3.3 Captura y medición de los colibríes:

Se utilizaron los comederos artificiales que se encuentran dispuestos en los Jardines de Colibríes del Parque Selvatura, y en la Reserva Bosque Nuboso Monteverde, se colocaron comederos con solución de sacarosa al 14%. Los colibríes fueron capturados con 4 redes de niebla de 2.5x6 m, colocadas alrededor de los comederos. El muestreo se realizó durante 3 horas en las mañanas y 3 horas en las tardes, cinco días consecutivos en cada época del año.

Los colibríes fueron extraídos de las redes y pesados utilizando una balanza portátil Ohaus, proc. USA, modelo SP602, mientras que la longitud del pico, y la longitud y ancho del ala se midieron con un calibrador vernier. Se trazó sobre papel la forma de una de las dos alas de cada individuo, y el área fue medida utilizando un medidor de área foliar Licor LI3100. Una de las uñas del ave fue pintada con esmalte, para controlar la incidencia de recapturas. Los parámetros y métodos calculados para analizar la aerodinámica del colibrí fueron: largo del pico, ancho del ala, largo del ala, envergadura del ala, relación de forma, área alar, relación de aspecto, proporción de carga alar, conicidad del ala, envergadura del ala, carga de disco alar y poder de vuelo suspendido, descritos en Stiles (2004) y Stiles et al. (2005). La forma en que se tomaron las medidas de los colibríes y las fórmulas de los parámetros aerocinamicos, están presentadas en el apéndice 1.

3.4 Uso del Comedero:

Se tomaron datos de la permanencia (P) (tiempo en segundos que se queda un colibrí alrededor de los comederos durante un período de observación de 1 min). Se tomaron datos de la alimentación (A) (número de veces que un colibrí inserta su pico para alimentarse de la solución del comedero durante un período de observación de 1 min. También se tomaron datos del número de visitas (V) (se registra el número de veces que un colibrí llega y se percha en el comedero, ya sea que se alimente o no, sin anotar el tiempo que se queda, durante una observación de 1 min). Se realizaron observaciones supervisando en forma visual, en intervalos de 1 min, pero la mayoría de observaciones se grabaron en videos, para luego ser analizados. Estas observaciones se realizaron lo suficientemente lejos de los comederos, para evitar interferir con el comportamiento de los colibríes (no más cerca de 3 metros) y las observaciones se distribuyeron alternándose los comederos cada 10 min. Se grabaron 105 videos de 1 min, durante 1 hora en las mañanas y/o las tardes durante cinco días consecutivos en cada estación del año. Luego, se seleccionó el material de utilidad para ser analizado, se eliminaron los videos con imágenes que tuvieran interrupciones (paso de personas), poca actividad, mala resolución etc. Finalmente se analizaron 80 videos de 1 min, en forma detallada, donde se identificaron los machos y las hembras de cada especie, excepto *C. thalassinus* (CT no presenta dicromatismo sexual). Se le dio seguimiento a cada individuo utilizando la herramienta de pausa, y repitiendo la escena varias veces si era

necesario, y en caso de dudas no se cuantificó ningún resultado, además de que la observación en intervalos pequeños de tiempo permite garantizar que la probabilidad de replica sea muy baja, ya que los colibríes luego que se alimentan se alejan o pasan tiempo perchados mientras vacían el contenido del tubo digestivo.

3.5 Medición de las interacciones competitivas:

Se utilizaron los 80 videos de 1 min que fueron seleccionados como útiles, que fueron grabados en los comederos, y se revisó cuáles de ellos contenían interacciones agresivas. Al ocurrir una interacción (contacto físico o maniobra para desplazar a otro individuo del comedero), se registró la especie y el sexo de cada individuo, así como, cuál individuo ganó la interacción. El individuo ganador es aquél que permanece en el comedero después de la interacción.

3.6 Análisis estadístico:

Por medio de un Análisis de Conglomerados se agrupó a las especies de acuerdo a sus semejanzas en permanencia (P), alimentación (A) y visitas (V). Se utilizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) para transformar las variables aerodinámicas en componentes que luego fueron usados como variables respuesta en relación con las variables predictoras de morfología (tamaño corporal), para explicar la variación en permanencia, alimentación y visitas. Se utilizó la morfología como variable predictora, y el comportamiento competitivo de las especies como variable respuesta.

Las variables que emergieron de los componentes principales, fueron siete (Largo del ala, ancho del ala, área del ala, envergadura, poder de vuelo y CDA), y se usaron para agrupar a las especies de acuerdo con su semejanza morfológica en tamaño corporal, así como en su similitud de estrategia de forrajeo. El análisis tomó en cuenta como variable respuesta la intensidad de uso de comederos (P), (A) y (V) en función de las variables predictoras; morfología y aerodinámica (consolidadas mediante el PCA).

4. Resultados

4.1 Similitud en el uso de los comederos entre especies de colibríes

4.1a) **Similitud en la época seca.** Las especies más pequeñas *E. cupreiseps*, *D. coversii* y *C. bryantae*, muestran mayor similitud en sus actividades de forrajeo durante la estación seca (Fig. 1a, b, c). Este patrón tiende a cambiar en la época lluviosa pues las especies se distribuyen de forma más homogénea (Fig. 1d, e, f). En la época seca, las especies medianas y grandes (*H. jacula*, *C. thalasinuss*, *C. hemileucurus*, *L. calolaema*) tienden a comportarse similar (Fig. 1a, b, c).

4.1b) **Similitud en la época seca comparando entre sexos.** Se aprecian dos grupos, en el primero están *E. cupreiseps* M, *C. bryantae* F, *E. eximia* F, *D. coversii* M, *C. bryantae* M, *C. hemileucurus* F, *E. cupreiseps* F y *D. coversii* F, lo forman las especies más pequeñas (3-5g) y una hembra de especie grande. El segundo grupo está constituido por *H. jacula* M, *E. eximia* M, *H. jacula* F, *L. calolaema* F, *C. Hemileucurus* M y *L. calolaema* M, son en su mayoría especies grandes y medianas (6-13g) excepto *E. eximia* M (Fig. 1a, b, c). De forma general, el tamaño segrega a las especies en un grupo formado por especies pequeñas, y el otro por especies medianas y grandes (Fig. 2a, b, c, Cuadro 2).

4.1c) **Similitud en la época lluviosa.** En la época lluviosa se presentaron dos grupos principales de P y V, uno tiende a estar formado por especies más grandes; *E. cupreiseps*, *H. jacula*, *C. thalasinuss* y *C. hemileucurus*, y el otro por especies pequeñas y medianas (*P. guy*, *E. eximia*, *C. bryantae*, *D. coversii* y *L. calolaema*). En cuanto a la alimentación se observaron dos grupos formados por *E. cupreiseps*, *L. calolaema*, *H. jacula* y *C. thalasinuss*, (donde *L. calolaema* y *E. cupreiseps* tienen un patrón muy parecido, siendo estas las especies más comunes). El otro grupo formado por *P. guy*, *E. eximia*, *C. hemileucurus* y *D. coversii*, fue heterogéneo en el tamaño de las especies (Fig. 1d, e, f, cuadro 2).

4.1d) **Similitud en la época lluviosa separando entre sexos.** Se formaron grupos heterogéneos, uno (*E. cupreiseps* M, *E. cupreiseps* F, *C. bryantae* F, *P. guy* F, *E. eximia* F, *L. calolaema* F y *C. hemileucurus* F) contiene principalmente hembras, excepto por *E.*

cupreiseps M, que se aparta del patrón en general. El segundo grupo (*P. guy* M, *H. jacula* M, *D. coversii* M, *D. Coversii* F, *C. bryantae* M, *H. jacula* F, *C. hemileucurus* M, y *L. calolaema* M) en permanencia y visitas, estuvo formado en su mayoría por machos. (Fig. 2 d, e, f, cuadro 2).

4.2 Variación estacional en el uso de comederos

4.2a) **Permanencia en la época seca.** La especie que permanece más tiempo alrededor de los comederos durante la época seca, es *L. calolaema*, con una permanencia de 46% en comparación con las otras especies. Luego le siguen *C. thalasinuss* (12.1%) y *C. hemileucurus* (12%) (Fig. 3a). Los machos de las especies *L. calolaema* (38%) y *C. hemileucurus* (12%) son los que predominan (Fig. 4a). Las hembras *H. jacula* (9.6%) tienen la particularidad de permanecer más tiempo alrededor de los comederos que los machos *H. jacula* (6,7%) (Fig. 4.a).

4.2b) **Permanencia en la época lluviosa.** Durante la época lluviosa las especies que predominan en permanencia son: *E. cupreiseps* (35%), seguida por *L. calolaema* (22%), *D. coversii* (11%) y *H. jacula* (10.6%) (Fig. 3a), siendo los machos predominantes *E. cupreiseps* (36%), *L. calolaema* (21%) y *H. jacula* (8%) (Fig. 4a). En general, los machos predominan, pero cuando se compara a las hembras con los machos de la misma especie, *D. coversii* presenta los valores de permanencia más similares entre macho y hembra para esta actividad de forrajeo (6.6% y 5.6 % respectivamente) (Fig. 4 a).

4.2c) **Alimentación en la época seca.** En la época seca, *L. calolaema* es la especie que presenta mayor porcentaje en alimentación (35%), le siguen *H. jacula* (32%) y *C. thalasinuss* (10%) (Fig. 3b). Son los machos *L. calolaema* los que presentan los porcentajes más altos en alimentación (37%), le siguen las hembras *L. calolaema* (12%), las hembras *H. jacula* (10.5%), los machos *H. jacula* (9.5%) y los machos *C. hemileucurus* (9%). En la época seca algunas hembras tienen mayores porcentajes de alimentación que los machos (*H. jacula*, *E. cupreiseps*, *D. coversii* y *C. bryantae*) de la misma especie (Fig. 4b).

4.2d) **Alimentación en la época lluviosa.** Durante la época lluviosa, las especies de colibríes en orden de dominancia en alimentación son *E. cupreiseps* 32%, *L. calolaema* 25%, *D. coversii* 10.6% y *H. jacula* 9.9% (Fig. 3b). Los machos *E. cupreiseps* (33.4%) y *L.*

calolaema (24%) son los que predominan en alimentación, y en general en la época lluviosa, los machos tienen porcentajes de alimentación mayores que las hembras (Fig. 4b).

4.2e) **Frecuencia de visitas en la época seca.** Las especies que dominan en visitación en la época seca son *L. calolaema* (38.6%), *H. jacula* (20%) y *C. thalasinuss* (12%). Al discriminar entre machos y hembras, los machos *L. calolaema* realizan más visitas (38.5%) que el resto, le siguen las hembras *H. jacula* (13.2%), los machos *C. hemileucurus* (11%) y los machos *H. jacula* (10%) (Fig. 3c, Fig. 4c.).

4.2f) **Frecuencia de visitas en la época lluviosa.** En la época lluviosa, *E. cupreiceps* con 51% y *L. calolaema* con 19%, son las especies de colibríes que dominan ampliamente las visitas, siendo los machos de estas especies los dominantes en arribar a los comederos (Fig. 3c). Los machos *H. jacula* con 6% y las hembras *H. jacula* con 4% de visitación, le siguen en dominancia a las especies antes citadas (Fig. 4c).

4.3 Interacciones agresivas alrededor de los comederos

4.3a) **Época seca.** Las tres interacciones más frecuentes en esta época se dan entre las especies *C. hemileucurus* M versus *L. calolaema* M, *L. calolaema* M versus *L. calolaema* M y *C. hemileucurus* M versus *H. jacula* F, donde *C. hemileucurus* M es el ganador (Cuadro 5). *C. hemileucurus* M es dominante en interacciones ganadas, seguido por *C. thalasinuss*. Las interacciones entre *C. thalasinuss* vs *L. calolaema* son las que le dan a *C. thalasinuss* el segundo lugar en dominancia. El resto de las especies pierden con frecuencia en las agresiones y tienden a ser subordinadas. Algunas hembras tienen lugares de dominancia en esta época (*E. cupreiceps* F y *E. jacula*) (Fig. 5, cuadros 3, 4, y 5).

4.3b) **Época lluviosa.** Las interacciones competitivas más frecuentes tuvieron lugar entre *E. cupreiceps* M versus *E. cupreiceps* M, *C. hemileucurus* M versus *L. calolaema* M, y *L. calolaema* M versus *E. cupreiceps* M (Cuadro.4). El ganador de las interacciones durante la época lluviosa, al igual que lo fue durante la época seca, resultó ser *C. hemileucurus* M. Otros individuos que tienden a ganar interacciones durante la época lluviosa fueron *H. jacula* M y *L. calolaema* M. El resto de las especies tienden a perder en las interacciones y ser subordinadas. Las hembras *L. calolaema* dominan en esta época por encima de algunos machos (*C. thalasinuss*, *E. cupreiceps* y *E. eximia*) (Fig. 5, Cuadros 3, 4, y 6).

4.4 Variables morfológicas y aerodinámicas más representativas

El análisis de componentes principales consolidó la variación de 12 caracteres morfológicos y aerodinámicos en dos componentes. El primer componente explicó el 57,85% de la variación, estando dominado por el peso y cinco características del ala (ancho, largo, área, conicidad y envergadura) siendo las variables que más explicaron la variación en la estructura aerodinámica de las especies, sobre todo en las más grandes (*C. hemileucurus* y *H. jacula*). El segundo componente explicó un 19,4% de la variación, estando dominado por la carga de disco y el poder de vuelo, los cuales explicaron la variación en las especies más pequeñas (*D. coversii*, *C. bryantae*, *E. cupreiceps* y *E. eximia*). Las especies medianas muestran una tendencia intermedia (*C. thalasinuss*, *P. guy*, *L. calolaema*). En general los machos y las hembras mostraron un patrón similar en estructura, siendo *D. coversii*, *H. jacula* y *C. hemileucurus* las especies más disimiles entre machos y hembras en cuanto a las variables morfológicas (Cuadro10, Fig.7).

Cuando se analizó la variación morfológica sin hacer la separación entre machos y hembras, los resultados mantuvieron un patrón similar al anterior, con la excepción de que a las cinco características del ala (ancho, largo, área, conicidad y envergadura), se añadió una característica más, la relación de aspecto, de influencia para las especies grandes y medianas (*C. hemileucurus*, *H. jacula*, *P. guy*, y *L. calolaema*). Las otras dos variables la carga de disco y el poder de vuelo, también influyeron en las especies más pequeñas (*E. eximia*, *E. cupreiceps*, *D. coversii* y *C. bryantae*), (Cuadro 10, Fig.8). Los promedios de los parámetros aerodinámicos y variables morfológicas aparecen en los Cuadros 7, 8 y 9.

4.5 Tendencias generales en el uso de los comederos y en las variables morfológicas

En la época seca las especies tienden a agruparse por su tamaño de acuerdo a la similitud en el uso de los comederos en especies grandes (9-13g), medianas (6-7g) y pequeñas (3-5g), mientras que en la estación lluviosa las especies tienden a distribuirse en grupos heterogéneos en cuanto al tamaño corporal, los cuales más bien tienden a estar conformados por un sexo en particular, ya sea por machos o por hembras, siendo los machos los que predominan (Fig. 1, Fig. 2 y Fig. 4). Los machos *L. calolaema* en la época seca y los machos *E. cupreiceps* en la época lluviosa, predominan en porcentajes de permanencia, alimentación y visitas (Fig. 4a, b, c). En general los machos vencen en las

interacciones, siendo *C. hemileucurus* M el de mayor frecuencia de interacciones ganadas, posicionado en el primer lugar durante todo el año, por amplio margen (97%). En la estación seca le secunda *C. thalasinuss*, mientras que en la estación lluviosa otros competidores (*H. jacula* M, *L. calolaema* M y *C. bryantae* M) toman los puestos de segundo, tercero y cuarto lugar en la jerarquía de dominancia por interacciones ganadas. El resto de las especies tienden a estar subordinadas. Sin embargo, en la época seca algunas hembras tienden a tener más actividad en los comederos y a ser más competitivas. En tres de las nueve especies, los machos se involucran en interacciones intraespecíficas, éstas son: *C. hemileucurus*, *L. calolaema* y *E. cupreiceps* (Cuadros 3, 5, 6 y Fig. 5). De las doce variables morfológicas aerodinámicas analizadas; el peso y cinco características del ala son las variables que explican mejor a las especies grandes de colibríes. La carga de disco y el poder de vuelo son las variables que mejor explican a las especies pequeñas, y las especies de tamaño mediano, tienden a definirse por variables intermedias entre los dos grupos antes mencionados (Cuadro 10, Fig. 7, Fig. 8).

5. Discusión

5.1 Variación estacional en el uso de los comederos e interacciones competitivas

En la defensa de los recursos, los colibríes tienen gastos metabólicos altos, de tal forma, que los encuentros agresivos entre las especies alrededor de los comederos, pueden impactar el forrajeo. Las especies ya sean territoriales o ruterías disminuyen su ingesta de alimentos cuando se mezclan en interacciones agresivas (Tiebout, 1993). Los machos dominan el uso de los comederos durante todo el año, sin embargo, cuando los machos entran en persecuciones y descuidan los comederos, las hembras pueden beneficiarse al usar recursos alimentarios oportunísticamente. En algunas especies de colibríes, las hembras tienen una actividad importante alrededor de los comederos, ya sea en la época seca (*E. cupreiceps* y *H. jacula*) o en la época lluviosa (*D. coversii*, *H. jacula* y *L. calolaema*). La mayoría de las especies de colibríes alrededor de los comederos en Monteverde, muestran una conducta subordinada y abandonan los comederos ante los ataques de la especie más grande (*C. hemileucurus*). Las hembras de la especie *Heliodytes jacula*, son las que más utilizan los comederos, y también son desplazadas por *C. hemileucurus*.

La especie alfa, o de más rango en la jerarquía de dominancia en el ensamble de colibríes de Monteverde, es *C. hemileucurus*, este colibrí, desplaza a todas las otras especies, se mezcla en persecuciones inter e intra específicas, realiza despliegues enfrente de otros machos y posiblemente se muestra ante las hembras. La otra especie, que sigue en tamaño, es *H. jacula*, cuyos machos ocupan el segundo lugar en la jerarquía de dominancia en las interacciones agresivas durante la época lluviosa. Sin embargo en la época seca, estos machos tienen un balance negativo, o sea, que pierden más veces de las que ganan en las interacciones agresivas, mientras que las hembras, hacen mayor uso del comedero, posiblemente en relación con la migración altitudinal en la cual, parte de la población desciende desde las montañas hasta los 100 m de altitud (Stiles y Skutch, 1989).

El uso de los comederos y las interacciones no necesariamente están relacionados. *Lampornis calolaema* macho, es una especie mediana que domina el uso de los comederos tanto en la época seca como en la lluviosa, pero en las interacciones competitivas en la época seca, al igual que *H. jacula*, tiene un balance negativo, al perder en la mayoría de las interacciones, posiblemente relacionado con las fechas finales de su periodo reproductivo (enero-febrero). En la época lluviosa, *L. calolaema* macho evidencia un balance positivo, lo que concuerda con el inicio de la época reproductiva (octubre a abril) (Stiles y Skutch, 1989). *Lampornis calolaema* se involucra en interacciones competitivas intra e inter específicas, en las que generalmente pierde contra especies más grandes. Sin embargo, en las interacciones más frecuentes, *L. calolaema* predomina, ya que además de ser endémico en la zona, es una especie común y abundante, lo que refleja su buen desempeño en el uso de los comederos. La abundancia tiene un papel importante en la frecuencia de las interacciones, sin embargo, al igual que en otros estudios, la dominancia puede basarse en el peso corporal, así que, el tamaño del cuerpo y una predisposición para el comportamiento territorial puede definir la jerarquía de uso de los recursos dentro de las comunidades (Justino et al., 2012; Maruyama et al., 2014).

Elvira cupreiceps es un colibrí pequeño, entre los colibríes medianos, cuyos machos durante la época seca tienen balance negativo, en la suma de interacciones ganadas y perdidas, además de que también hacen poco uso de los comederos en esa época, lo que concuerda con el periodo de movimiento migratorio después de la época reproductiva, mientras que en la época lluviosa, más bien dominan el uso de comederos, y también se

mezclan en interacciones muy agresivas a nivel intraespecífico alrededor de los comederos. Su época reproductiva, concuerda con la de la mayoría de colibríes en Monteverde (Stiles, 1985; Stiles y Skutch, 1989). La época reproductiva de la mayoría de los colibríes en esta zona, transcurre aproximadamente de octubre a enero, y coincide con el periodo en que muchas plantas polinizadas por los colibríes (*Hansteinia* sp., *Razisea* sp., *Drymonia* sp., *Cavendishia* sp., *Kohleria* sp., *Cuphea* sp., *Malvaviscus* sp. e *Inga* sp.) tienen su pico de floración. Sin embargo, la estacionalidad de algunos colibríes en Monteverde se produce por razones más complejas que solamente la atracción por una o dos especies de plantas. Es muy posible que también influyan las floraciones producidas en otras zonas aledañas (Nadkarni y Wheelwright, 2000).

Los comportamientos de forrajeo e interacciones en los comederos, probablemente se relacionan con la época reproductiva, los picos de floración y los movimientos migratorios. Estos últimos ocurren después de la época reproductiva, o en ocasiones, poco después de la muda (Wolf y Stiles, 1970; Stiles, 1985). Los periodos de baja abundancia de muchas especies de colibríes residentes son el resultado de migraciones parciales o completas, hacia elevaciones más bajas. Las migraciones, la reproducción y la muda, han demostrado estar fuertemente influenciadas por los patrones de floración (Skutch 1950; Stiles, 1978; Stiles, 1980). Los cambios estacionales y los recursos requeridos por las aves, se relacionan en gran parte con los patrones de las precipitaciones y su variabilidad durante el año (Stiles y Skutch, 1998).

El comportamiento competitivo en los colibríes machos es casi siempre más territorial y dominante que el de las hembras de la misma especie (Altshuler, 2006). En la época seca las hembras utilizan con mayor intensidad los comederos. Algunas hembras, tienen mayor uso de los comederos en esta época, que los machos de la misma especie, como por ejemplo *H. jacula*, *E. cupreiceps*, *D. coversii* y *C. bryantae*, probablemente, porque en los periodos reproductivos, los machos tienen menores demandas energéticas que las hembras, las cuales, se dedican a la reproducción (Stiles, 1985). Otros motivos que podrían explicar un mayor uso de recursos por parte de las hembras en la época seca, es porque los machos se vuelven menos territoriales al final del periodo reproductivo, o también porque migran primero que las hembras; ya que los machos de muchas especies,

mudan uno o dos meses antes que las hembras, lo cual coincide con el inicio de las migraciones (Stiles, 1985).

Por lo general, el tamaño es buen indicador de jerarquía de dominancia (Altshuler y Dudley, 2002). El peso es una medida equivalente al tamaño, el cual influye en el comportamiento de forrajeo. Pero en general, son un conjunto de características, incluyendo el peso, las que van a caracterizar a las especies grandes y medianas de colibríes y que van a influir en su capacidad competitiva. El peso, junto con las variables de las medidas morfológicas de las alas (el largo, el ancho, el área, la envergadura y la conicidad del ala), van a tener una influencia importante en el desempeño funcional del vuelo de las especies de colibríes de mayor tamaño, mientras que al disminuir el tamaño, es decir, entre más pequeña la especie, van a depender en mayor medida de los parámetros tales como el poder de vuelo (Pv) y la carga de disco alar (CDA). En cuanto a comportamientos competitivos el peso, influye en la competitividad, pero las especies de menor tamaño perciben la conducta de las especies más territoriales, y esperan los momentos más apropiados para alimentarse, cuando estas especies dejan solos los comederos.

Comúnmente, el tiempo de permanencia (P) se correlaciona con la alimentación (A), y el número de (V), nos da una idea de la abundancia de esa especie. Los comederos difieren de una interacción planta-colibrí, ya que las características de tamaño y forma de los picos de los colibríes, se asocian en forma generalizada con la estructura de las flores, la cual estaría diseñada para determinar al polinizador que prefiere que la visite, así que, se presume un ajuste entre el polinizador y el polinizado (Johnsgard, 1983; Justino et al., 2012; Maruyama et al., 2014). Sin embargo, los comederos son escenarios en que no se dan las restricciones que se presentan con las estructuras florales, sino que, las especies deben competir por un único recurso. Así que, las interacciones agresivas alrededor de los comederos, podrían aproximar lo que sucedería si los recursos florales preferidos por algunas especies de colibríes, escasearan en la región. Por ejemplo, una asimetría en la capacidad competitiva puede forzar a una especie subordinada a alejarse de su hábitat primario al ser desplazada por una especie dominante (Sandlin, 2000). En tal caso, las especies más afectadas serían las más subordinadas. El grado de afectación dependería principalmente de la intensidad de dependencia con el recurso que sufre una reducción, la disponibilidad de otros recursos florales en la región, el nivel en la jerarquía de dominancia

con otras especies con las que compite por los recursos, densidad o calidad de los recursos, y abundancia de la especie del colibrí (Maruyama et al., 2014; Vizentin-Bugoni et al., 2014).

5.2 Capacidad de vuelo e interacciones

En general, los machos se mezclan en persecuciones muy veloces defendiendo los comederos, y también pueden ser notados por las hembras (Hurly y Healy, 2001). El más grande de los colibríes medianos es *Colibri thalasinuss* el cual, ocupa el segundo puesto en la jerarquía de dominancia en la época seca, compite especialmente con *Lampornis calolaema*, contra quien gana en las interacciones, ya que tiene ventaja en tamaño, aunque la capacidad de vuelo de ambos, es semejante. Los colibríes de alas más grandes, no pueden realizar las maniobras de vuelo de subida y de aceleración rápida, con la misma destreza que los colibríes de alas más pequeñas. Las diferencias en estas capacidades, podrían afectar su desempeño evasivo, sin embargo, en las agresiones, el peso es muy influyente. Esto podría jugar un papel importante en las agresiones intraespecíficas, que son comunes entre los machos altamente territoriales, así como afectar la capacidad para capturar presas de insectos aéreos, o evitar ser ellos mismos la presa (Warrick et al., 2012).

En los comederos interactúan tanto especies ruteras como territoriales para reducir sus esfuerzos de forrajeo. Los colibríes machos de las especies *C. hemileucururs*, *L. calolaema* y *E. cupreiseps* tienden a competir intraespecíficamente. Sin embargo, mientras un colibrí persigue intrusos, otros individuos obtienen oportunidades para alimentarse, y de cierta manera, se promueve la coexistencia en los comederos. Pero, la territorialidad es un comportamiento circunstancial y difícil de medir, por lo cual las jerarquías de dominancia y medidas de uso de recursos suelen ser más descriptivas. Hacen falta estudios sobre los territorios defendidos, los cuales pueden ser implementados por medio de marcaje, seguimiento de individuos, y definición de tamaño y calidad de los territorios.

5.3 Variación morfológica y aerodinámica del ensamble de colibríes

El rendimiento de vuelo durante las interacciones competitivas, tiene relación con comportamientos complementarios al vuelo suspendido (Altshuler et al., 2010). Pero, otros factores además del desempeño aéreo, influyen sobre las estrategias de alimentación, tales

como la edad, el sexo, abundancia y distribución de los recursos, la presencia y dominancia relativa de competidores, e incluso la hora del día (Altshuler et al, 2010).

Las especies de colibríes grandes y medianas, en general, se asocian con comportamientos territoriales. En nuestro caso los parámetros de morfología del ala; el ancho, el largo, la envergadura y la conicidad, se asocian con este comportamiento. Aunque el comportamiento territorial varía con los periodos reproductivos, la disponibilidad de recursos, la agregación de los recursos y la presencia de competidores. En los comederos, el tamaño del cuerpo y la predisposición para el comportamiento territorial van a ser determinantes en las interacciones y en el establecimiento de la jerarquía. Sin embargo, la abundancia de la especie tiene gran influencia en el uso de los comederos, pues las especies más abundantes son las que hacen mayor uso de los comederos, ya que, no existen las restricciones impuestas por el ajuste de los picos, y la corola de las flores (Johnsgard, 1983; Justino et al., 2012; Maruyama et al., 2014).

El único colibrí ermitaño en los comederos, fue *P. guy*, se distinguió por ser poco frecuente y porque se aproximaba a los comederos con cautela desde abajo. Los ruteros son menos frecuentes, y están asociados al sotobosque, donde se esconden posiblemente para no ser atacados por los colibríes territoriales (Arizmendi y Berlanga, 2014), aunque podrían estar solamente forrajeando flores o artrópodos.

En las interacciones en los comederos, pierden generalmente las especies más pequeñas, pero logran alimentarse más a menudo en comederos dispersos, aunque, este no fue el caso en Monteverde, donde los comederos se encontraban agregados. Las especies pequeñas dependen más del control del vuelo, del intenso y rápido aleteo, de generación de fuerza vertical, agilidad en espacios reducidos y velocidad de escape para poder competir con las especies grandes y medianas (Altshuler y Dudley, 2002; Altshuler, 2006) esto se refuerza con el resultado del PCA, donde las variables más significativas para las especies pequeñas fueron la CDA y el PV, que son parámetros que están relacionados con capacidades para el vuelo suspendido. Las especies más pequeñas en el ensamble de colibríes de Monteverde *C. bryantae* y *D. coversii*, muestran ciertas diferencias en sus morfologías de vuelo. A pesar de su tamaño pequeño, *C. bryantae* macho, tiene un resultado más alto de lo esperado en la jerarquía de dominancia en la época lluviosa. Esta especie en la jerarquía de dominancia obtuvo un puesto alto, al ser comparado con otros

machos más grandes, lo que indica que puede competir con algunas especies que son más pesadas, como por ejemplo, *C. thalasinuss*, *E. eximia* y *E. cupreiceps*. El arribo de *C. bryantae* a Monteverde, se asocia con los picos de floración de *Lobelia laxiflora* e *Inga brenesii* de setiembre a abril (Nadkarni y Wheelwright, 2000).

La abundancia de *D. coversii* es mayor cuando *Inga oerstediana* se encuentra en floración, de marzo a junio (Nadkarni y Wheelwright, 2000). *Discosura coversii* presenta un nivel bajo en las interacciones, pero tiene un puesto alto en el uso de los comederos durante la época lluviosa, a pesar de ser una especie pequeña. Sin embargo, las especies pequeñas tuvieron una concurrencia baja en los comederos, así que, sería importante comparar estos resultados con estudios más robustos.

La estacionalidad es un factor importante para determinar la jerarquía de dominancia y el uso de los comederos, ya que en la época lluviosa, algunas especies de colibríes se vuelven más competitivas, o algunas varían en su abundancia local, debido a que en la mayoría de las especies comienza el periodo de reproducción, y también por la llegada de las especies que realizan movimientos estacionales altitudinales (Stiles y Skutch, 1989). Los comportamientos de forrajeo en colibríes, y en general en aves tropicales nectarívoras y frugívoras, son influenciados por las épocas de reproducción, con patrones definidos, y movimientos poblacionales estrechamente relacionados con la fenología de las especies vegetales (Stiles, 1980; Cotton, 2007).

Existen muchos estudios ecomorfológicos sobre rendimiento de vuelo, relacionándolo al forrajeo de néctar floral, sin embargo, el consumo de artrópodos, es otro aspecto a tomar en cuenta. Según un estudio en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica, sobre el comportamiento del vuelo en colibríes (Stiles, 1995), la carga de disco alar y el largo del ala, se correlacionaron más estrechamente con el forrajeo de artrópodos, que con el forrajeo de néctar. Stiles (1995), propone como hipótesis alternativa, que la fuerza selectiva primaria en la morfología del ala ha sido por búsqueda de artrópodos, y que, junto con otras conductas, como la evasión de depredadores y despliegues de apareamiento, pudieron influir en la evolución de la capacidad de vuelo y morfología del colibrí (Altshuler y Dudley, 2002). Sin embargo, en este estudio al igual que en otros estudios se confirma la influencia del peso en la competitividad por néctar y que las especies más pequeñas se rigen por parámetros diferentes que las especies más grandes. La CDA se relaciona con la

habilidad de competir de las especies pequeñas y el largo del ala con la estrategia de competir de las especies más grandes, ya sea para obtener el néctar o para capturar artrópodos.

6. Conclusiones

En este estudio se midió la variación morfológica y aerodinámica del ensamble de colibríes de la Reserva del Bosque Nuboso de Monteverde en Costa Rica, para entender su influencia en la capacidad competitiva y en otras actividades de forrajeo, entre las especies, así como entre machos y hembras, por medio del uso de comederos artificiales. Se destaca la importancia de la estacionalidad en las jerarquías de dominancia, en concordancia con las épocas de reproducción, picos de floración y movimientos migratorios. Las interacciones agresivas, permiten distinguir jerarquías de dominancia en las épocas seca y lluviosa. Es importante señalar que las características para medir capacidad de vuelo y comportamientos de forrajeo, tales como intensidad en el uso de comederos, cantidad de visitas, y capacidad competitiva en las especies de colibríes, varían de acuerdo al tamaño corporal de las diferentes especies de colibríes, aunque influyen otros factores ya mencionados, especialmente la abundancia poblacional. En los comederos los tamaños pueden separar los comportamientos de las especies de colibríes, y probablemente también en los bosques, de manera que si los recursos florales escasean, las especies más subordinadas serían las más afectadas, pues serían desplazadas por las especies dominantes. De doce características aerodinámicas comúnmente utilizadas para evaluar habilidades de vuelo en colibríes, se puede concluir que no todas tienen la misma equivalencia o relevancia, según el tamaño y la especie. Las variables más importantes para evaluar capacidad de vuelo en especies grandes son: peso, largo, ancho, área y envergadura del ala. En las especies pequeñas las variables para este fin son el Pv y la CDA. La capacidad competitiva, en un ensamble de colibríes está asociada con las morfologías de vuelo, y condicionada por el tamaño corporal de los colibríes, pero la composición y abundancia de las especies no va a ser siempre la misma, pues depende de las épocas reproductivas y de los movimientos migratorios. Entonces, el uso de recursos en una región está determinado en parte por la capacidad competitiva, que se asocia con el tamaño corporal, pero también por la abundancia de cada especie, la agregación y calidad de los recursos, y los comportamientos ya sea competitivo

u oportunista que adopten las especies de colibríes de acuerdo a la época reproductiva y a los movimientos estacionales. Tanto el comportamiento competitivo como el oportunista, van a intensificarse en la temporada reproductiva, la cual inicia a finales de la época lluviosa.

Cuadro 1. Lista de nueve especies de colibríes y abreviatura, los meses de los periodos aproximados de reproducción y movimientos migratorios, en base a Stiles y Skutch (1989). Los meses sombreados (abril y noviembre), indican las fechas en que se realizó el muestreo, en Monteverde 2013. El asterisco indica fecha presumible en que se produce el suceso; migración (M) y reproducción (R). La letra (P) indica la presencia de la especie en ese mes.

Especie y Abreviatura	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Elvira cupreiceps</i> (EC)	R	R	R	M	M	M	M	M	M	R	R	R
<i>Heliodoxa jacula</i> (HJ)	R	R*	M	M	M	M	R*	R	R	R	R	R
<i>Phaethornis guy</i> (PG)	M	R	R	R	R	R	R	R	R	M	M	M
<i>Discosura conversii</i> (DC)	R *	R *	R*	R*		M	M	M			R*	R *
<i>Colibri thalassinus</i> (CT)	R	R	R	M	M	M	M	M	M	R	R	R
<i>Calliphlox bryantae</i> (CB)	P	P	P	P					P	P	P	P
<i>Lampornis calolaema</i> (LC)	R	R	R	R	M	M*	M	M	M	R	R	R
<i>Eupherusa eximia</i> (EE)	R	R	R	R*	M	M	M	M	R*	R	R	R
<i>Campylopterus</i> (CH) <i>hemileucurus</i>	M	M	M	M	R	R	R	R	R	R	M	M

Cuadro 2. Valores promedio (\pm desviación estándar) del tamaño y peso corporal en gramos, de nueve especies de colibríes. Datos tomados en Monteverde en el 2013.

Especie	Tamaño	Peso Machos(g)	n	Peso Hembras(g)	n
<i>Campylopterus hemileucurus</i>	Grande	12.75 \pm 1.1	6	9.6	1
<i>Heliodoxa jacula</i>	Grande	9.25 \pm 0.75	33	8.69 \pm 0.64	71
<i>Colibri thalassinus</i>	Mediano	6.39 \pm 0.37	7		
<i>Phaethornis guy</i>	Mediano	6.3 \pm 0.08	1		0
<i>Lampornis calolaema</i>	Mediano	6.07 \pm 0.38	28	5.34 \pm 0.91	25
<i>Eupherusa eximia</i>	Pequeño	4.79 \pm 0.5	15	4.46 \pm 0.83	5
<i>Elvira cupreiseps</i>	Pequeño	4.7 \pm 1.1	3	3.9 \pm 1.1	3
<i>Calliphlox bryantae</i>	Pequeño	3.3	1		0
<i>Discosura coversii</i>	Pequeño	3.1	1	2.9	1

Cuadro 3. Interacciones más frecuentes entre las especies de colibríes, ocurridas en las estaciones seca y lluviosa, en Monteverde del 2013. Se incluyeron las interacciones ocurridas entre las especies, que tenían un umbral mínimo de 4 interacciones en total, durante ambas estaciones. El contrincante ubicado a mano izquierda, es el ganador de la interacción. Las especies fueron: EC (*Elvira cupreiceps*), HJ (*Heliodoxa jacula*), PG (*Phaethornis guy*), DC (*Discosura coversii*), CB (*Calliphox bryantae*), LC (*Lampornis calolaema*), EE (*Eupherusa eximia*) y CH (*Campylopterus hemileucurus*). La letra M= macho.

Interacción competitiva	Estación seca	Estación lluviosa
ECM vs. ECM	0	42
CHM vs. LCM	13	6
LCM vs. LCM	9	3
CHM vs. CT	6	4
LCM vs. ECM	3	5
CHM vs. HJF	7	1
CHM vs. CHM	3	5
CHM vs HJM	5	2
CHM vs. EEM	6	1
LCM vs. CT	5	1
CT vs. LCM	5	0
LCM vs.EEM	3	2
CT vs. CT	2	2
LCM vs. HJM	2	2
Total	n=23	n=25

Cuadro 4. Jerarquía de mayor a menor dominancia, en base a la jerarquía de interacciones de los cuadros 6 y 7. Se incluyen los machos y las hembras de nueve especies de colibríes, alrededor de los comederos, en las épocas seca y lluviosa en Monteverde en el 2013.

Nivel	Jerarquía de dominancia: época seca	Nivel	Jerarquía de dominancia: época lluviosa
1°	<i>Campylopterus hemileucurus</i> M	1°	<i>Campylopterus hemileucurus</i> M
2°	<i>Colibri thalassinus</i>	2°	<i>Heliodoxa jacula</i> M <i>Lampornis calolaema</i> M
3°	<i>Elvira cupreiceps</i> M	3°	<i>Calliphlox bryantae</i> M
4°	<i>Lampornis calolaema</i> M	4°	<i>Lampornis calolaema</i> F
5°	<i>Elvira cupreiceps</i> F	5°	<i>Colibri thalassinus</i>
6°	<i>Heliodoxa jacula</i> F	6°	<i>Elvira cupreiceps</i> M
7°	<i>Heliodoxa jacula</i> M	7°	<i>Eupherusa eximia</i> M
8°	<i>Eupherusa eximia</i> M	8°	<i>Eupherusa eximia</i> F
9°	<i>Lampornis calolaema</i> F	9°	<i>Discosura coversii</i> M <i>Heliodoxa jacula</i> F, <i>Elvira cupreiceps</i> F
10°	<i>Eupherusa eximia</i> F, <i>Calliphlox bryantae</i> F	10°	<i>Discosura coversii</i> F, <i>Campylopterus hemileucurus</i> F
11°	<i>Discosura coversii</i> M, <i>Discosura coversii</i> F, <i>Calliphlox bryantae</i> M, <i>Campylopterus hemileucurus</i> F	11°	<i>Calliphlox bryantae</i> F

Cuadro 5. Jerarquías de dominancia en la época seca. La jerarquía 1 está realizada de acuerdo a la suma de las interacciones ganadas (números positivos) y perdidas (números negativos). Las especies poco representadas y que no ganaron interacciones van al final de la lista. La jerarquía 2 está realizada de acuerdo al uso de los comederos (sumatoria de los valores de permanencia (P), alimentación (A) y visitas (V)).

Nivel	Interacciones agresivas			Uso del comedero		
	Jerarquía 1	Ganado	Perdido	Total	Jerarquía 2	PAV
1°	CHM	43	-1	42	LCM	1168
2°	CT	15	-11	4	CHM	362
3°	ECM	2	-4	-2	HJF	340
4°	LCM	18	-21	-3	LCF	337
5°	ECF	2	-6	-4	HJM	256
6°	HJF	7	-15	-8	EEM	219
7°	HJM	6	-15	-9	ECF	141
8°	EEM	4	-14	-10	ECM	102
9°	LCF	0	-8	-8	DCF	97
10°	EEF*	1, 0	-2, 2	-1, -2	CBF	40
	CBF*					
11°	DCM*	0	0	0		27
	CBM*				EEF	
	DCF*					
	CHF*					
12°					PGM*	0
					PGF*	
					DCM*	
					CHF*	
	N=23				N=40	

*Especies poco representadas en los comederos

Cuadro 6. Jerarquías de dominancia en la época lluviosa. La jerarquía 1 está realizada de acuerdo a la suma de las interacciones ganadas (números positivos) y perdidas (números negativos). Las especies poco representadas y que no ganaron interacciones van al final de la lista. La jerarquía 2 está realizada de acuerdo al uso de los comederos (sumatoria de los valores de permanencia (P), alimentación(A) y visitas (V)).

Nivel	Interacciones agresivas				Uso del comedero	
	Jerarquía 1	Ganado	Perdido	Total	Jerarquía 2	PAV
1°	CHM	18	-1	17	ECM	1300
2°	HJM	11	-4	7	LCM	734
3°	CBM	2	-2	0	HJM	258
4°	LCF	1	-3	-2	DCM	208
5°	CT	5	-8	-3	CHM	193
6°	ECM	8	-12	-4	DCF	176
7°	EEM	2	-8	-6	CBM	129
8°	EEF*	1	-2	-1	HJF	124
9°	DCM*	0	-3	-3	LCF	102
10°	DCF*	0	-1	-1	EEM	76
11°	CBF*	0	0	0	CHF	61
12°					ECF	53
13°					EEF	26
14°					PGM	17
15°					PGF*, CBF*	0
	N=25				N=40	

*Especies poco representadas en los comederos

Cuadro 7. Valores promedio (\pm desviación estándar), de las medidas del ancho (cm), largo (cm) y área (cm²) de las alas de los machos y hembras de nueve especies de colibríes. Datos tomados en Monteverde en 2013. Ver los nombres científicos en el cuadro 1.

Alas		Machos					Hembras					
Especies	Ancho	n	Largo	n	Área	n	Ancho	n	Largo	n	Área	n
<i>EC</i>	2.08 \pm 0.12	3	5.61 \pm 0.4	4	7.7 \pm 2.17	4	1.62 \pm 0.51	3	4.78 \pm 0.56	4	6. \pm 2.25	4
<i>HJ</i>	2.59 \pm 0.41	34	7.62 \pm 0.59	35	11.88 \pm 1.9	33	2.3 \pm 0.38	74	6.76 \pm 0.46	80	9.76 \pm 1.77	73
<i>PG</i>	2.15	1	6.8	1	7.95	1		0		0		0
<i>DC</i>	1.1	1	4.5	1	2.95	1	1.2	1	4	1	2.72	1
<i>CB</i>	1.47	1	3.78	1	3.94	1		0		0		0
<i>LC</i>	2.35 \pm 0.33	29	6.24 \pm 0.34	29	8.34 \pm 1.19	29	2.03 \pm 0.22	27	5.75 \pm 0.42	30	7.01 \pm 0.92	27
<i>EE</i>	2.25 \pm 0.36	15	6.15 \pm 0.48	16	8.23 \pm 1.06	14	1.79 \pm 0.34	6	5.69 \pm 0.57	8	6.38 \pm 1.62	6
<i>CH</i>	2.82 \pm 0.37	6	8.39 \pm 0.63	6	15.6 \pm 1.28	6	3.09	1	7.97	1	13.93	1
<i>CT</i>	2.39 \pm 0.14	7	6.46 \pm 0.48	7	9.13 \pm 0.77	7		0		0		0

Cuadro 8. Valores promedio (\pm desviación estándar) de las medidas del ancho (cm), largo (cm), área (cm²) y envergadura de las alas de 9 especies de colibríes. Datos tomados en Monteverde en el año 2013. Ver el nombre científico de las especies en el cuadro 1.

Especie	Ancho	n	Largo	Área	Envergadura	n
<i>EC</i>	1,85 \pm 0,44	6	5,19 \pm 0,64	8	7,3 \pm 2,25	8
<i>HJ</i>	2,41 \pm 0,41	108	7,02 \pm 0,64	115	10,43 \pm 2,06	105
<i>PG</i>	2,15	1	6,8	1	7,95	1
<i>DC</i>	1,15 \pm 0,05	2	4,25 \pm 0,25	2	2,84 \pm 0,12	2
<i>CT</i>	2,4 \pm 0,14	7	6,46 \pm 0,48	7	9,13 \pm 0,77	7
<i>CB</i>	1,47	1	3,78	1	3,94	1
<i>LC</i>	2,2 \pm 0,32	56	5,99 \pm 0,45	59	7,7 \pm 1,26	56
<i>EE</i>	2,1 \pm 0,41	20	6 \pm 0,55	24	7,67 \pm 1,51	20
<i>CH</i>	2,86 \pm 0,35	7	8,33 \pm 0,6	7	15,32 \pm 1,31	7

Cuadro 9. Valores promedio (\pm desviación estándar) de 5 parámetros aerodinámicos; Relación de forma (Rf), Relación de aspecto (Ra), Conicidad del ala (Co), Carga de disco alar (CDA) y Poder de vuelo (Pv). Los datos corresponden a 9 especies de colibríes. Ver el nombre científico de las especies en el cuadro 1.

Espe cies	Rf	n	Ra	n	Co	n	CDA	n	Pv	n
EC	3,01 \pm 0,82	7	1,49 \pm 0,45	6	3,58 \pm 0,75	6	0,0077 \pm 0,0008	6	0,79 \pm 0,022	6
HJ	2,91 \pm 0,73	112	0,71 \pm 0,14	101	4,3 \pm 0,76	105	0,0093 \pm 0,0017	110	0,83 \pm 0,037	105
PG	3,16	1	0,86	1	3,54 \pm 0,57	55	0,007 \pm 0,0007	1	0,77	1
DC	3,71 \pm 0,38	2	1,5 \pm 0,03	2	2,47 \pm 0,21	2	0,0085 \pm 1	2	0,84 \pm 0,018	2
CT	2,70 \pm 0,26	7	0,71 \pm 0,1	7	3,81 \pm 0,2	7	0,0079 \pm 0,0012	7	0,8 \pm 0,033	7
CB	2,57	1	0,96	1	2,68	1	0,012	1	0,88	1
LC	2,8 \pm 0,48	56	0,8 \pm 0,11	55	3,5 4 \pm 0,57	55	0,008 \pm 0,001	53	0,80 \pm 0,03	52
EE	2,9 \pm 0,56	21	0,8 \pm 0,16	20	3,62 \pm 0,52	20	0,0069 \pm 0,0012	20	0,77 \pm 0,039	20
CH	2,96 \pm 0,45	7	0,55 \pm 0,03	7	5,42 \pm 0,65	7	0,0092 \pm 0,0018	7	0,83 \pm 0,04	7

Cuadro 10. Coeficientes asociados a dos PCA obtenidos a partir de 12 variables morfológicas. En el primer PCA, las variables morfológicas pertenecen a 8 especies de colibríes, machos y hembras. En el segundo PCA, las variables morfológicas son de 9 especies de colibríes sin separar los machos de las hembras. Los datos fueron tomados en la Reserva Bosque Nuboso Monteverde en el 2013. Los valores de los coeficientes dominantes aparecen en negrita.

Eigenvalue	Primer PCA		Segundo PCA	
	PC 1 (57,85%) 6,94	PC 2 (19,30%) 2,32	PC 1 (60,54%) 7,27	PC 2 (19,4%) 2,33
Largo del pico	0,29	-0,03	0,26	-0,12
Ancho del ala	0,37	0,02	0,37	0,04
Largo del ala	0,37	-0,02	0,36	-0,05
Peso Corporal	0,35	0,20	0,33	0,17
Relación de forma	-0,18	-0,18	-0,12	-0,35
Área alar (cm ²)	0,37	0,08	0,36	0,1
Relación de aspecto	-0,21	-0,17	-0,33	-0,15
Proporción de carga alar	-0,16	0,33	-0,17	0,16
Conicidad del ala	0,35	0,06	0,36	0,09
Envergadura	0,37	-0,02	0,36	-0,05
Carga de disco	-0,09	0,63	-0,11	0,62
Poder de Vuelo	-0,09	0,63	-0,11	0,62

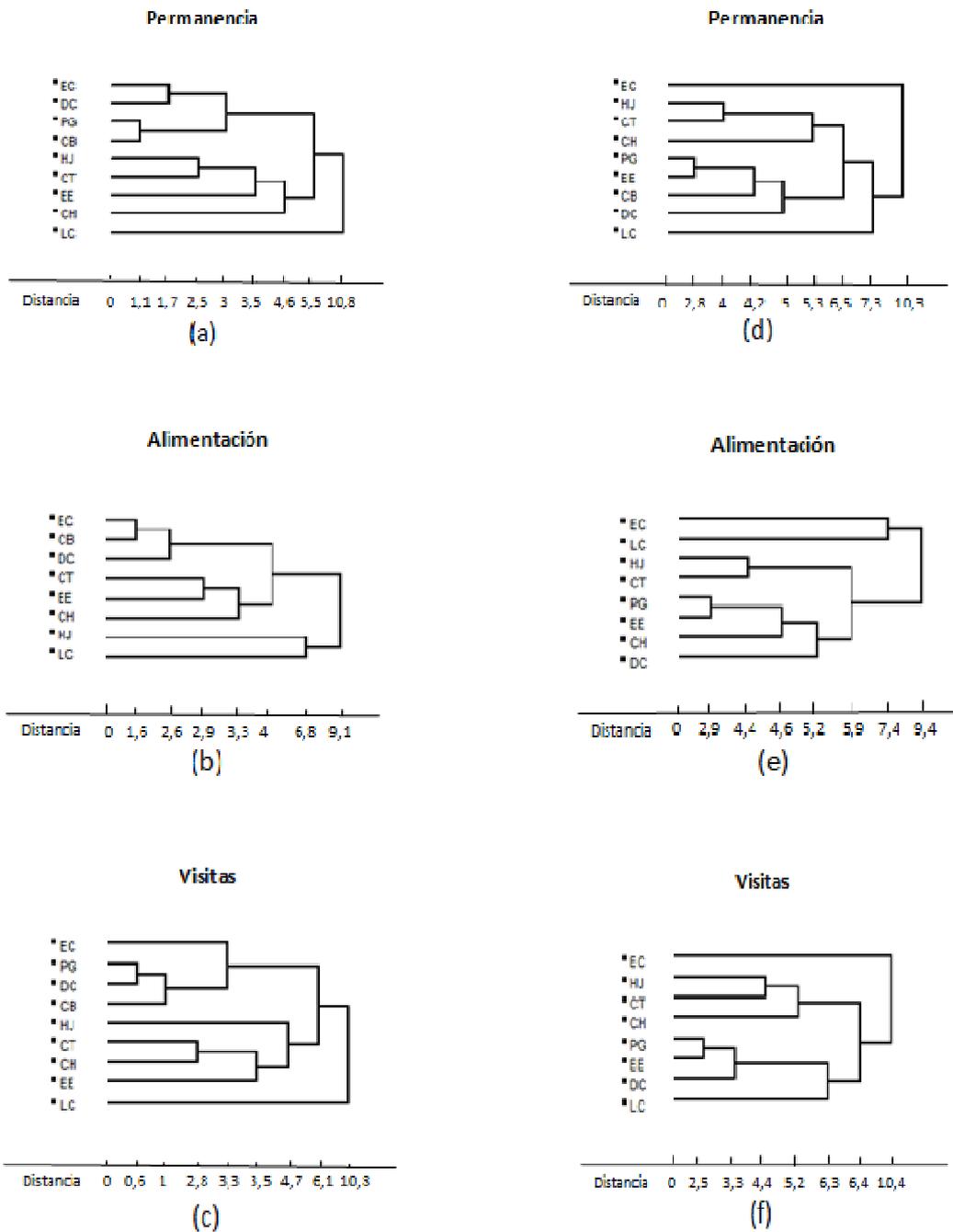


Figura 1. Comparación de la actividad de nueve especies de colibríes alrededor de los comederos, de acuerdo a su permanencia, alimentación y visitas, en las épocas; seca (a, b, c) y lluviosa (d, e, f), en Monteverde, en el 2013. La clasificación es jerárquica, y se aplicó el método de Ward. El nombre científico de las especies aparece en el Cuadro 1.

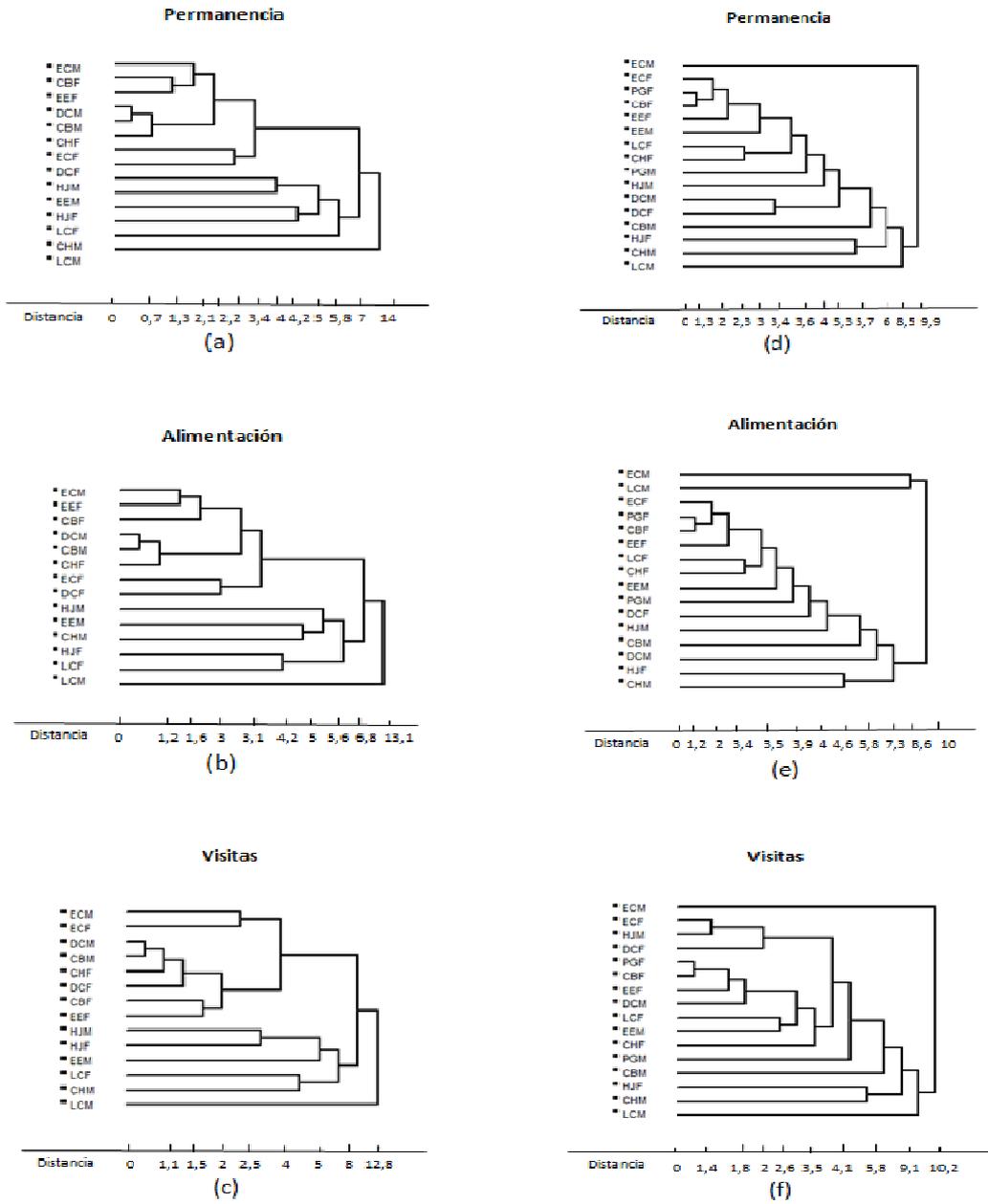


Figura 2. Comparación de la actividad de ocho especies de colibríes que presentan dicromismo sexual, alrededor de los comederos artificiales de acuerdo a su permanencia, alimentación y visitas, en las épocas seca y lluviosa, en Monteverde de 2013. Los nombres científicos de las especies aparecen en el Cuadro 1.

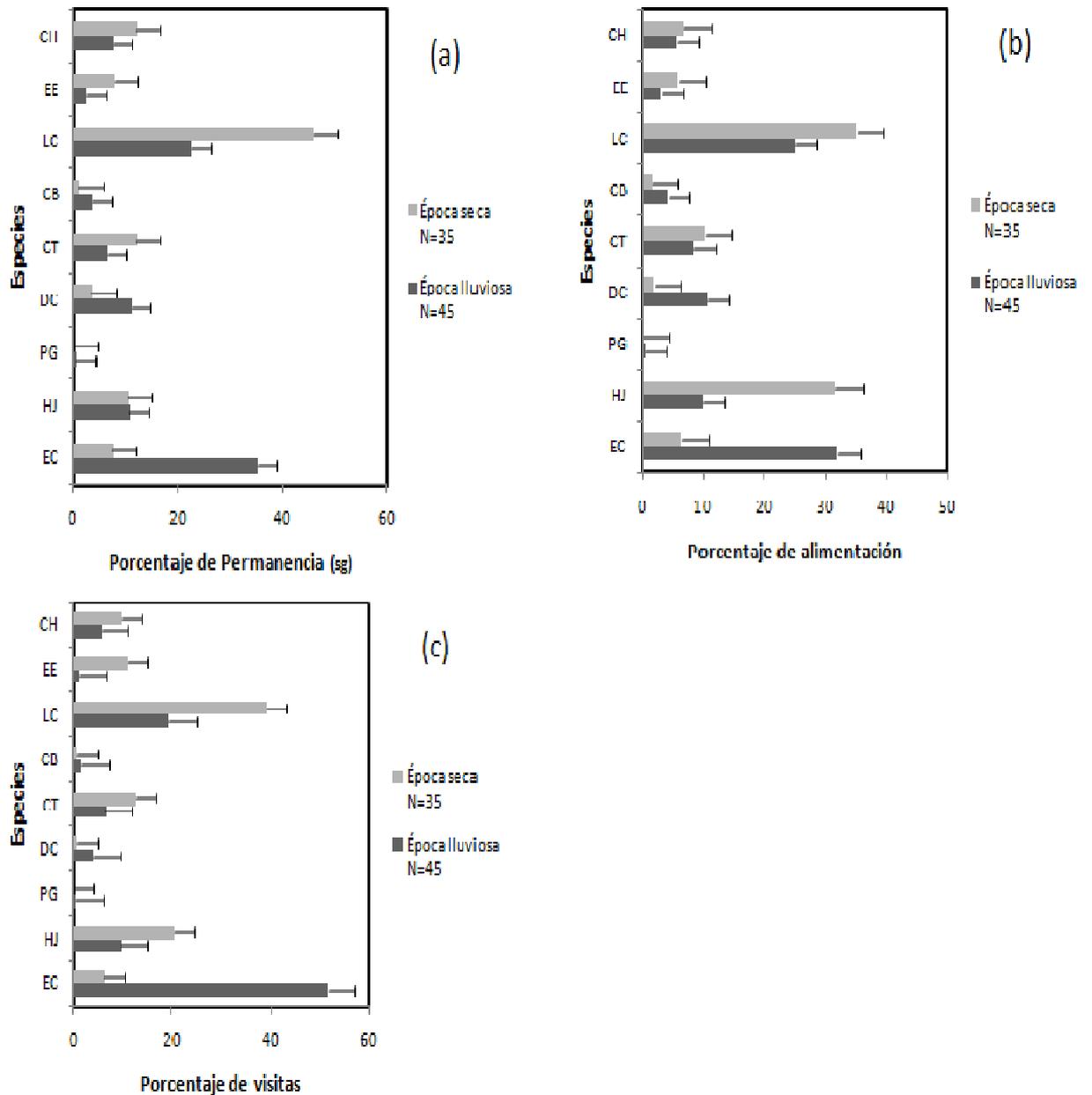
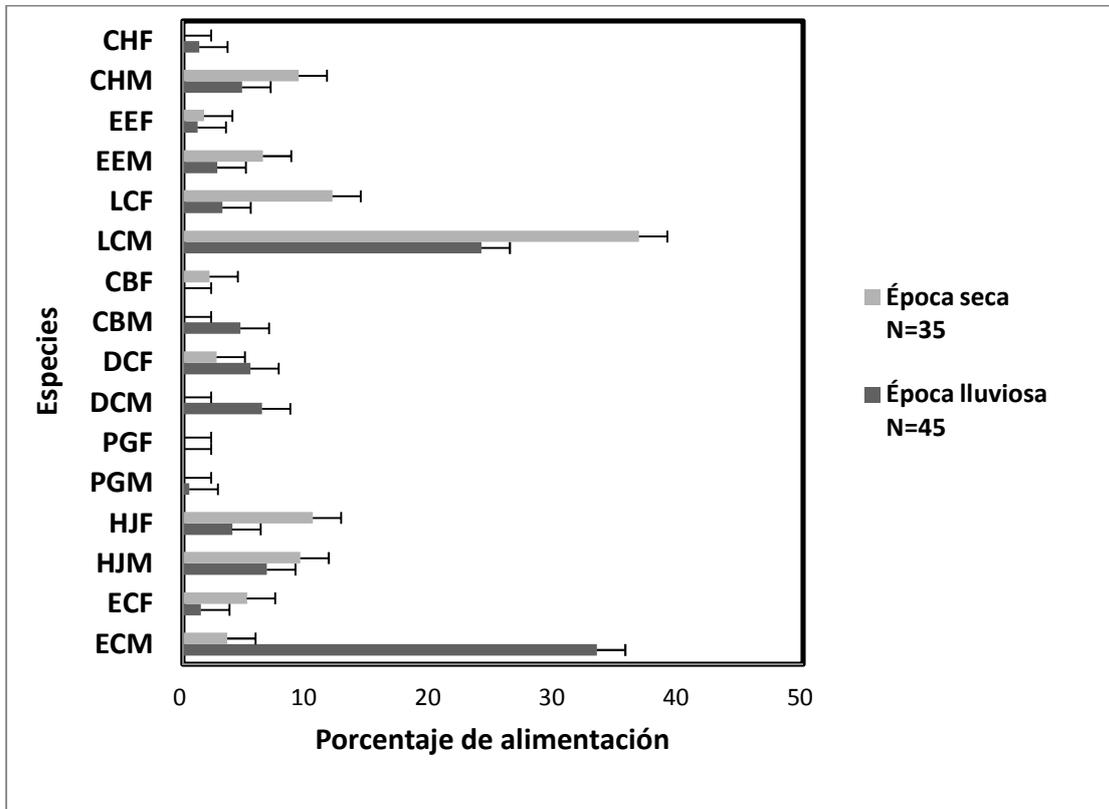
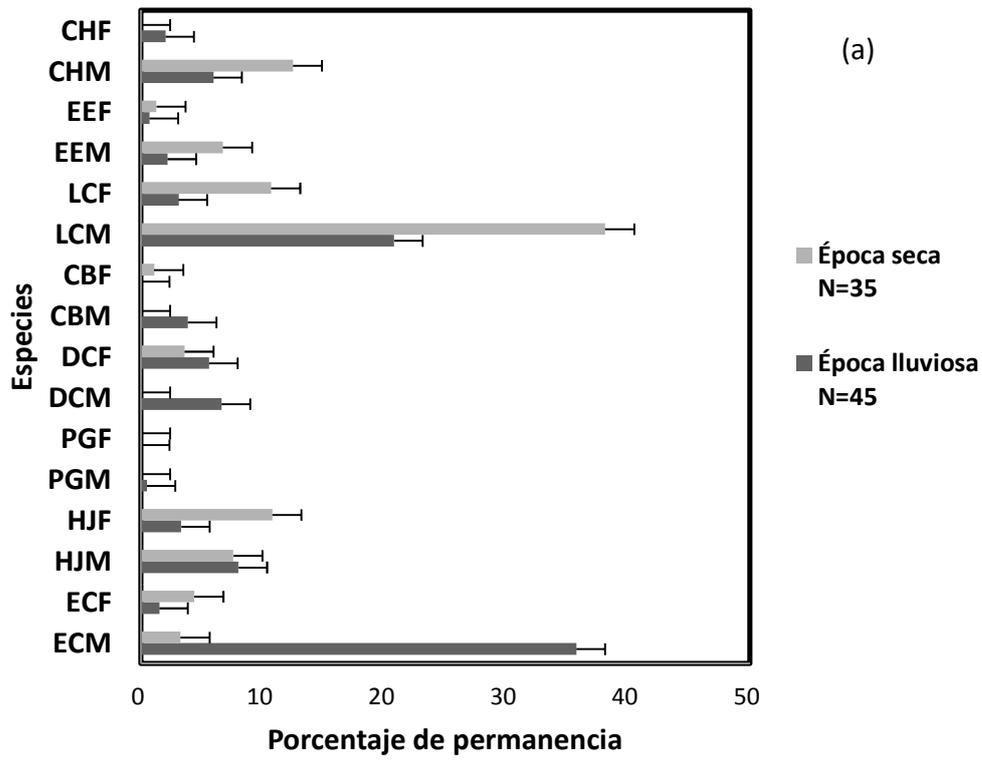


Figura 3. (a) Permanencia, (b) alimentación y (c) visitas de las especies de colibríes que frecuentaron los comederos en La Reserva Bosque Nuboso Monteverde en las épocas seca y lluviosa, en 2013. Las abreviaturas del nombre científico están indicadas en el Cuadro 1. Las barras de error corresponden a 1 ES.



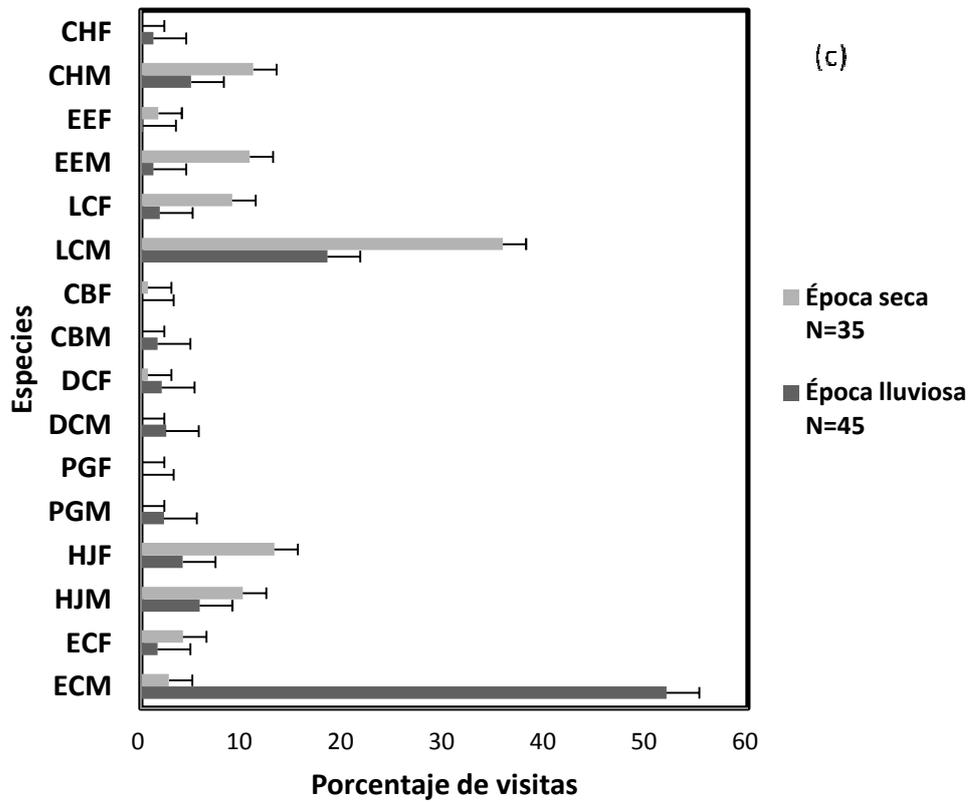


Figura 4. (a) Permanencia, (b) alimentación y (c) visitas en porcentajes, de las especies de colibríes que presentan dimorfismo sexual en color del plumaje, las cuales frecuentaron los comederos en La Reserva Bosque Nuboso Monteverde en las épocas seca y lluviosa, en 2013. Las abreviaturas del nombre científico están indicadas en el Cuadro 1. Las barras de error corresponden a 1 ES.

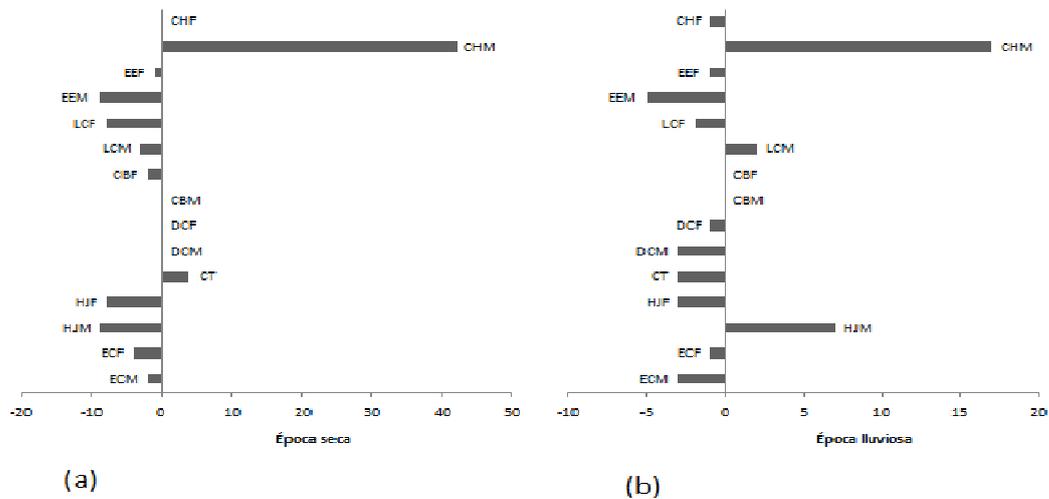


Fig. 5 Interacciones competitivas de los individuos ganadores y perdedores, machos y hembras de las especies de colibríes que frecuentaron los comederos durante (a) la época seca y durante (b) la época lluviosa, en Monteverde en el 2013. Las interacciones de los individuos perdedores aparecen representadas sobre la escala del eje horizontal con números negativos.

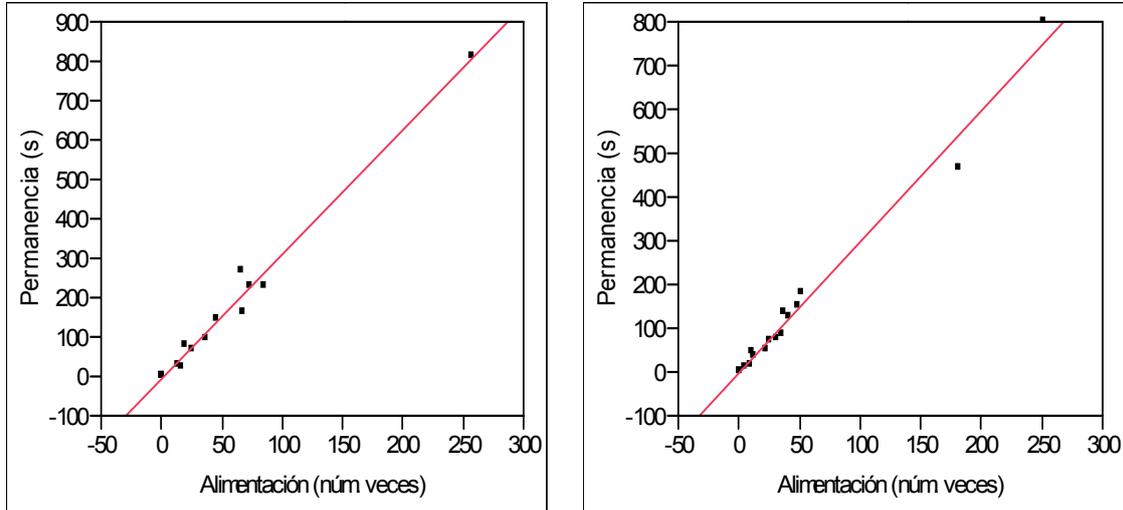


Fig. 6 La relación entre Permanencia y Alimentación es positiva y estadísticamente significativa (a) en la época seca y (b) en la época lluviosa, de acuerdo al uso de comederos artificiales por nueve especies de colibríes, en Monteverde en el 2013. Los resultados de las regresiones son: $r^2 = 0.99$ ($F_{1,15} = 1007$, $p \leq 0,005$) y $r^2 = 0.98$ ($F_{1,15} = 838$, $p \leq 0,005$), para (a) y (b) respectivamente.

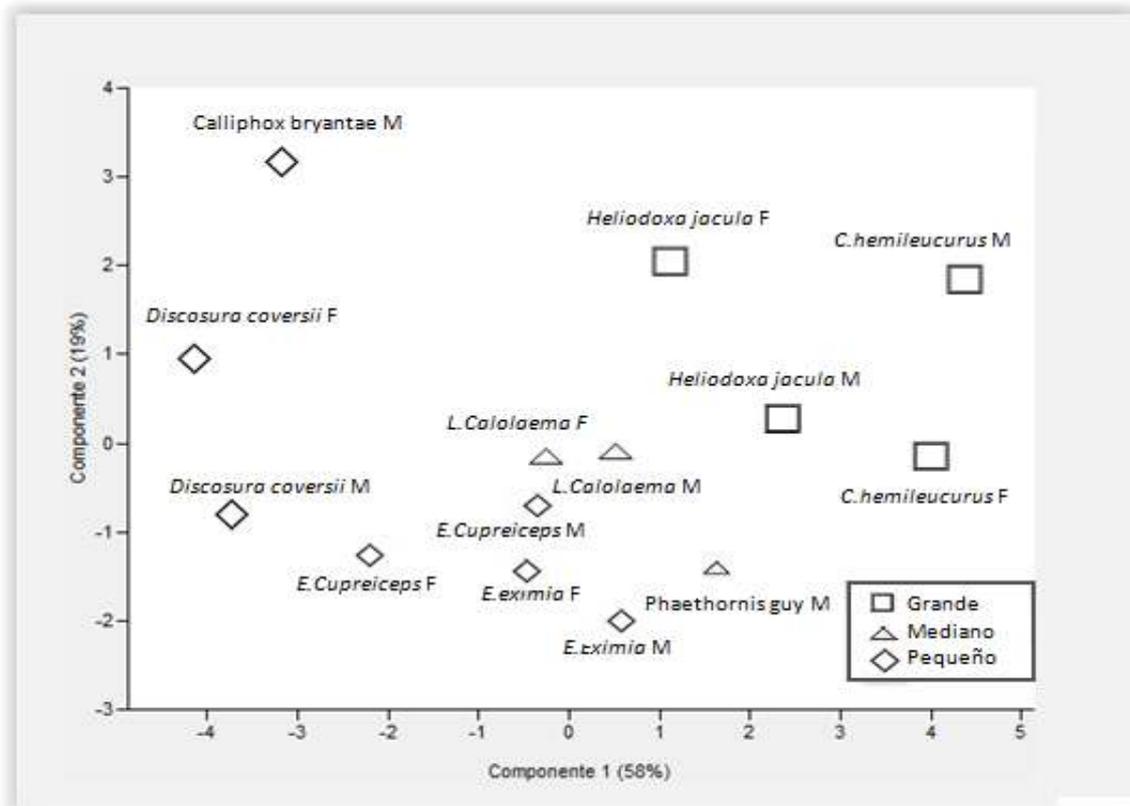


Fig. 7 Componente principal 1 vs. el componente principal 2, los cuales resumen la variación de 12 características morfológicas en 8 especies de colibríes con dicromismo sexual, que frecuentaron los comederos en Monteverde en el 2013. El ordenamiento está basado en matrices de correlación tanto de machos como de hembras de cada especie. Las letras M y F, se refieren a machos y hembras respectivamente. Los símbolos de los tamaños (grande, mediano y pequeño), representan valores promedio de la especie.

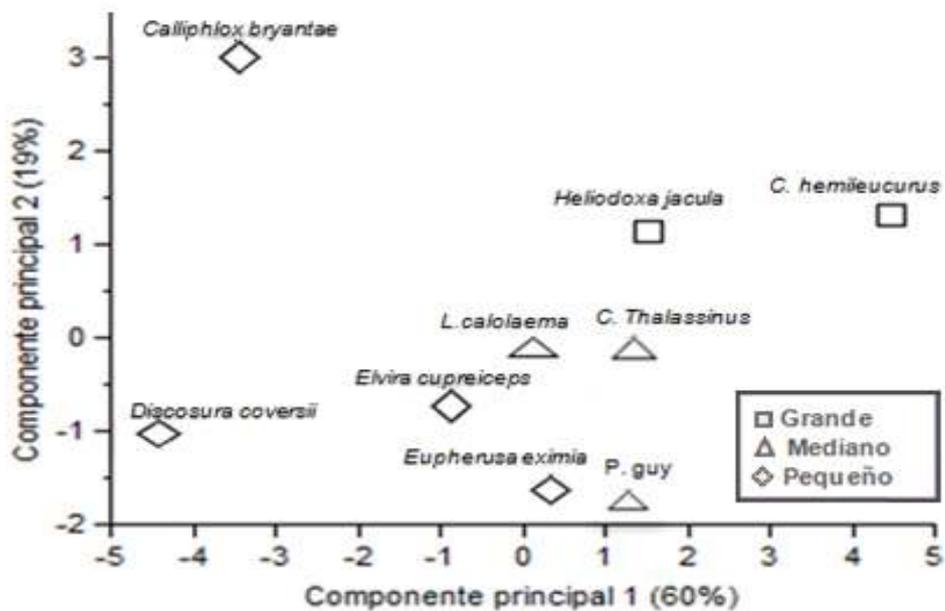


Fig. 8 Componente principal 1 vs. el componente principal 2, los cuales resumen la variación de 12 características morfológicas en 9 especies de colibríes que frecuentaron los comederos en Monteverde en el 2013. Aquí se muestra el ordenamiento de las especies basado en matrices de correlación. Los símbolos de los tamaños (grande, mediano y pequeño), representan valores promedio de la especie.

Apéndice 1.

Glosario de parámetros aerodinámicos

Ancho del ala (Aa): Anchura media del ala (máximo de cuerda), medida con el ala abierta.

Área del Ala (Área en cm²): Área del ala extendida en ángulo recto con respecto al cuerpo del ave.

Carga de disco alar (CDA): Es la relación del peso del colibrí al área de disco alar.

$$CDA = \text{Peso} / (E)^2$$

Conicidad del ala (Co): Es la relación de; la relación de forma a la relación de aspecto.

$$Co = Rf/Ra$$

Disco Alar (Da): Aérea del barrido de las dos alas, a partir de la envergadura del ala.

$$Da = (E)^2$$

Envergadura (E): Largo del ala, multiplicado por dos. $E = 2 (La)$

Largo del ala (La): Largo del ala, con el ala abierta en ángulo recto con respecto al cuerpo, desde la articulación del hombro hasta la punta del ala.

Largo del pico: Longitud del pico, desde la comisura hasta la punta.

Poder de vuelo (Pv): $Pv = \text{Log}_{10}(CDA) 0.49 + 1.83$

Proporción de carga alar (Ca): Es la relación del peso corporal al área alar.

$$Ca = \text{Peso} / \text{área del ala}$$

Relación de aspecto (Ra): Es la relación del largo del ala (La), al área del ala.

$$Ra = La / \text{Área cm}^2$$

Relación de forma (Rf): Es la relación del largo del ala (La) al ancho del ala (Aa).

$$Rf = La / Aa$$

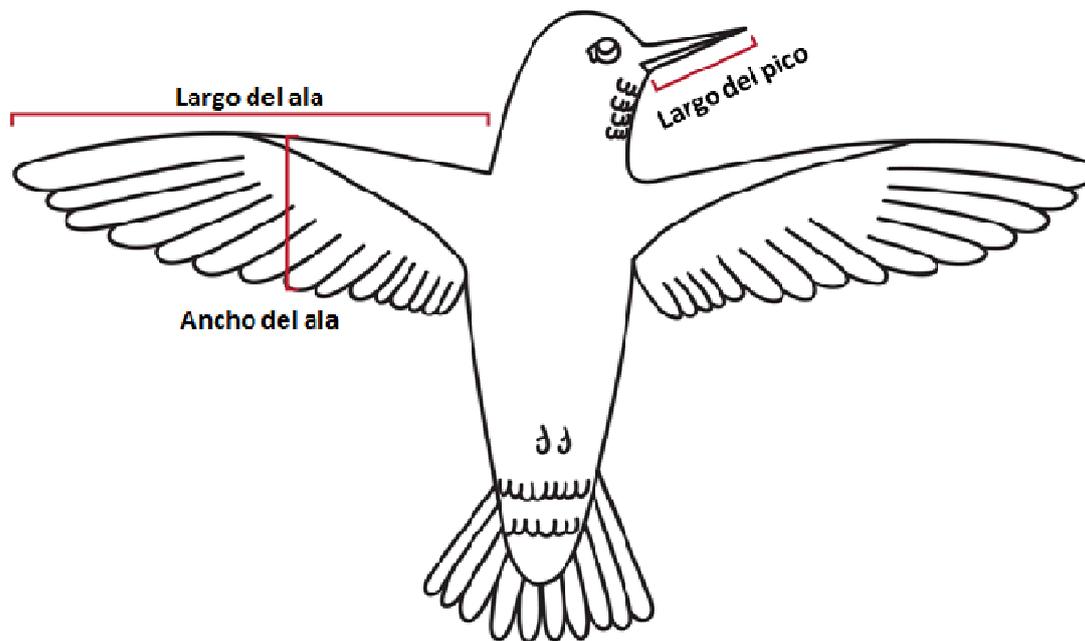


Fig. 9 Forma en que se tomaron las medidas del largo del ala, del ancho del ala y del largo del pico.

7. Referencias

- Alexander, R. M. (1997). The U, J and L of bird flight. *Nature*, 390(6655), 13-13.
- Altshuler, D. L., & Dudley, R. (2002). The ecological and evolutionary interface of hummingbird flight physiology. *Journal of Experimental Biology*, 205(16), 2325-2336.
- Altshuler, D. L., Dudley, R., & McGuire, J. A. (2004). Resolution of a paradox: hummingbird flight at high elevation does not come without a cost. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(51), 17731-17736.
- Altshuler, D. L., Stiles, F. G., & Dudley, R. (2004). Of hummingbirds and helicopters: hovering costs, competitive ability, and foraging strategies. *The American Naturalist*, 163(1), 16-25.
- Altshuler, D. L. (2006). Flight performance and competitive displacement of hummingbirds across elevational gradients. *The American Naturalist*, 167(2), 216-229.
- Altshuler, D. L., Dudley, R., Heredia, S. M., & McGuire, J. A. (2010). Allometry of hummingbird lifting performance. *The Journal of experimental biology*, 213(5), 725-734.

- Altshuler, D. L., Quicazán-Rubio, E. M., Segre, P. S., & Middleton, K. M. (2012). Wingbeat kinematics and motor control of yaw turns in Anna's hummingbirds (*Calypte anna*). *The Journal of experimental biology*, 215(23), 4070-4084.
- Arizmendi, M. C. & Berlanga, H. (2014). Colibríes de México y Norteamérica. Humingbirds of Mexico and North America. CONABIO. México. pp 18.
- Avalos, G. (2012). Highest elevational record of Long-billed Hermit *Phaethornis longirostris*, in Costa Rica. *Cotinga* (in press).
- Avalos, G., Soto, A., & Alfaro, W. (2012). Effect of artificial feeders on pollen loads of the hummingbirds of Cerro de La Muerte, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 60(1), 65-73.
- Bleiweiss, R. (1998). Origin of hummingbird faunas. *Biological Journal of the Linnean Society*, 65(1), 77-97.
- Borgella, R., Snow, A. A., & Gavin, T. A. (2001). Species Richness and Pollen Loads of Hummingbirds Using Forest Fragments in Southern Costa Rica. *Biotropica*, 33(1), 90-109.
- Brown, J. H., & Bowers, M. A. (1985). Community organization in hummingbirds: relationships between morphology and ecology. *The Auk*, 251-269.
- Buermann, W., Chaves, J. A., Dudley, R., McGuire, J. A., Smith, T. B. & Altshuler, D. L. (2011). Projected changes in elevational distribution and flight performance of montane Neotropical hummingbirds in response to climate change. *Global change biology*, 17(4), 1671-1680.
- Chai, P., & Millard, D. (1997). Flight and size constraints: hovering performance of large hummingbirds under maximal loading. *Journal of Experimental Biology*, 200 (21), 2757-2763.
- Chai, P., & Dudley, R. (1999). Maximum Flight Performance of Hummingbirds: Capacities, Constraints, and Trade-Offs. *The American Naturalist*, 153(4), 398-411.
- Clark, C. J., Feo, T. J., & Escalante, I. (2011). Courtship displays and natural history of Scintillant (*Selasphorus scintilla*) and Volcano (*S. flammula*) hummingbirds. *The Wilson Journal of Ornithology*, 123(2), 218-228.
- Clark, J. S., Melillo, J., Mohan, J., & Salk, C. (2014). The seasonal timing of warming that controls onset of the growing season. *Global change biology*, 20(4), 1136-1145.

- Colwell, R. K. (2000). Rensch's rule crosses the line: convergent allometry of sexual size dimorphism in hummingbirds and flower mites. *The American Naturalist*, 156(5), 495-510.
- Cotton, P. A. (2007). Seasonal resource tracking by Amazonian hummingbirds. *Ibis*, 149(1), 135-142.
- Courter, J. R., Johnson, R. J., Bridges, W. C., & Hubbard, K. G. (2013). Assessing migration of Ruby-throated Hummingbirds (*Archilochus colubris*) at broad spatial and temporal scales. *The Auk*, 130(1), 107-117.
- Deliso, E. 2008. Climate Change and the Hummingbirds of the Monteverde Cloud Forest, Costa Rica. Centro Científico Tropical. San José, Costa Rica. 42p.
- Diamond, J. M. (1975). Assembly of species communities. *Ecology and evolution of communities*, 342, 444.
- Donovan, E. R., Keeney, B. K., Kung, E., Makan, S., Wild, J. M., & Altshuler, D. L. (2013). Muscle activation patterns and motor anatomy of Anna's Hummingbirds *Calypte anna* and Zebra Finches *Taeniopygia guttata*. *Physiological and biochemical zoology*, 86(1), 27-46.
- Eduardo, J., Bicudo, P. W., & Chaui-Berlinck, J. G. (1998). Locomotion and thermogenesis in hummingbirds. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 120(1), 27-33.
- Feinsinger, P. (1976). Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological monographs*, 257-291.
- Feinsinger, P., & Colwell, R. K. (1978). Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist*, 18(4), 779-795.
- Fraser, K. C., Diamond, A. W., & Chavarría, L. (2010). Evidence of altitudinal moulting-migration in a Central American hummingbird, *Amazilia cyanura*. *Journal of Tropical Ecology*. 26(06), 645-648.
- Germer, L. D. (2012). Observaciones puntuales de *Amazilia luciae* (Trochilidae) en el bosque seco intermontano del departamento de Santa Bárbara durante los meses de Abril y Mayo del año 2011. *El Esmeralda*, 1, 52-64.
- Gittleman, J. L., & Stephens, P. R. (2012). Rates of metabolism and evolution. *Metabolic ecology: a scaling approach*, 112.

- Hainsworth, F. R., & Wolf, L. L. (1975). Wing disc loading: implications and importance for hummingbird energetics. *American Naturalist*, 229-233.
- Hurly, T. A., Scott, R. D., & Healy, S. D. (2001). The function of displays of male rufous hummingbirds. *The Condor*, 103(3), 647-651.
- Inouye, D. W., Calder, W. A., & Waser, N. M. (1991). The effect of floral abundance on feeder censuses of hummingbird populations. *Condor*, 279-285.
- Kodric-Brown, A., Brown, J. H., Byers, G. S., & Gori, D. F. (1984). Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. *Ecology*, 1358-1368.
- Lara, C., & Ornelas, J. F. (1998). Forrajeo de artrópodos por dos colibríes mexicanos en condiciones de aviario. *Ornitología Neotropical*, 9, 41-50.
- Johnsgard, P. A. (1983). *The hummingbirds of North America* (pp. 1-303). Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Maruyama, P. K., Vizentin-Bugoni, J., Oliveira, G. M., Oliveira, P. E., & Dalsgaard, B. (2014). Morphological and Spatio-Temporal Mismatches Shape a Neotropical Savanna Plant-Hummingbird Network. *Biotropica*, 46(6), 740-747.
- Memmott, J., Craze, P. G., Waser, N. M., & Price, M. V. (2007). Global warming and the disruption of plant–pollinator interactions. *Ecology letters*, 10(8), 710-717.
- McArthur, R. H. (1972). *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. NY: Harper and Rowe.
- McGuire, J. A., Witt, C. C., Remsen Jr, J. V., Corl, A., Rabosky, D. L., Altshuler, D. L., & Dudley, R. (2014). Molecular phylogenetics and the diversification of hummingbirds. *Current Biology*, 24(8), 910-916.
- Moreno, Luis L. (2003). El efecto de los comederos artificiales para colibríes en el comportamiento,visitación de flores e interacciones de diferentes especies de colibríes en la Reserva BosqueNuboso de Monteverde. Centro Científico Tropical, unpublished report.
- Nadkarni, N. M., & Wheelwright, N. T. (Eds.). (2000). *Monteverde: ecology and conservation of a tropical cloud forest*. Oxford University Press.
- Peters C.M., (1994). *Sustainable Harvest of Non-timber Plant Resources in Tropical Moist Forest: An Ecological primer*. Washington, D.C., USA: Biodiversity Support Program Publication Series.

- Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD). 2008. Costa Rica: Segunda Comunicación Nacional ante la Convención Marco de las Naciones Unidas Sobre Cambio Climático. Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo, Instituto Meteorológico Nacional. San José, Costa Rica. 42p
- Reiser, P. J., Welch, K. C., Suarez, R. K., & Altshuler, D. L. (2013). Very low force-generating ability and unusually high temperature dependency in hummingbird flight muscle fibers. *The Journal of experimental biology*, 216(12), 2247-2256.
- Retana, J. A. (2012). Determinación de índices de extremos climáticos para detectar un cambio en el clima de la zona norte de Costa Rica. Departamento de Climatología e Investigación Aplicada. Instituto Meteorológico Nacional. Nota técnica.IMN.
- Rodríguez-Flores, C. I., & Stiles, F. G. (2005). Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la amazonía colombiana. *Ornitología Colombiana*, 3, 7-27.
- Sandlin, E. A. (2000). Cue use affects resource subdivision among three coexisting hummingbird species. *Behavioral Ecology*, 11(5), 550-559.
- Samper R. (2003). *Uso de un parche de Costus arabicus por parte de la comunidad de Colibríes de la Reserva Natural Palmari*. Tesis de licenciatura no publicada. Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia.
- Sapir, N., & Dudley, R. (2012). Backward flight in hummingbirds employs unique kinematic adjustments and entails low metabolic cost. *The Journal of experimental biology*, 215(20), 3603-3611.
- Snow, D. W. & Snow B. K. (1980). Relationships between hummingbirds and their flowers in the Andes of Colombia. *Bulletin of the British Museum, Zoological Series*, 38, 105–109.
- Stiles, F. G. (1980). The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis*, 122(3), 322-343.
- Stiles, F. G. (1985). Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornithological Monographs*, 757-787.
- Stiles, F. G., y Skutch, A. F. (1989). *Guide to the birds of Costa Rica*.
- Stiles, F. G. (1995). Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *Condor*, 853-878.

- Stiles, F. G. (2004). Phylogenetic constraints upon morphological and ecological adaptation in hummingbirds (Trochilidae): Why are there no hermits in the paramo. *Ornitologia Neotropical*, 15, 191-198.
- Stiles, F. G., Altshuler, D. L., & Dudley, R. (2005). Wing morphology and flight behavior of some North American hummingbird species. *The Auk*, 122(3), 872-886.
- Stiles, F. G. (2008). Ecomorphology and phylogeny of hummingbirds: Divergence and convergence in adaptations to high elevations. *Ornitologia Neotropical*, 19, 511-519.
- Stiles, F. G. (1980). The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis*, 122(3), 322-343.
- Tiebout, H. M. (1996). Costs and benefits of interspecific dominance rank: are subordinates better at finding novel food locations?. *Animal Behaviour*, 51(6), 1375-1381.
- Tobalske, B. W. (2010). Hovering and intermittent flight in birds. *Bioinspiration & Biomimetics*, 5(4), 045004
- Vasconcelos, M. F. & J. A. Lombardi. (2001). Hummingbirds and their flowers in the campos rupestres of Southern Espinhaço Range, Brazil. *Melopsittacus*, 4, 3-30.
- Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85(2), 183-206.
- Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P. K., & Sazima, M. (2014). Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird–plant network. *Proceedings of the Royal Society B*, 281, 2013-2397.
- Warrick, D., Hedrick, T., Fernández, M. J., Tobalske, B., & Biewener, A. (2012). Hummingbird flight. *Current Biology*, 22(12), R472-R477.
- Wolf, L. L. (1970). The impact of seasonal flowering on the biology of some tropical hummingbirds. *Condor*, 1-14.
- Wolf, L. L. (1975). Energy intake and expenditures in a nectar-feeding sunbird. *Ecology*, 92-104.
- Wolf, L. L., & Stiles, F. G. (1970). Evolution of pair cooperation in a tropical hummingbird. *Evolution*, 759-773.
- Zhu, K., Woodall, C. W., Ghosh, S., Gelfand, A. E., & Clark, J. S. (2014). Dual impacts of climate change: forest migration and turnover through life history. *Global change biology*, 20(1), 251-264.

