

**UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA**

**Tesis presentada para optar al grado de
Licenciatura en Biología con énfasis en Botánica**

**Disponibilidad y uso de recursos florales en colibríes del Cerro
de La Muerte, Costa Rica**

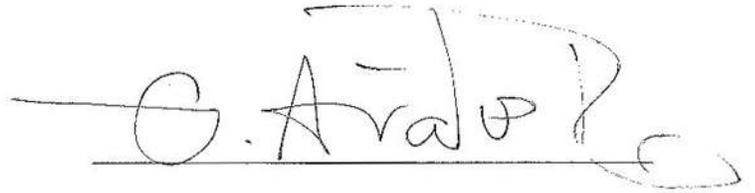
**Grettel Salguero Hernández
B05792**

**Ciudad Universitaria Rodrigo Facio
2019**

Miembros del Tribunal

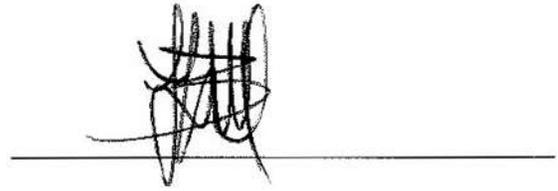
Dr. Gerardo Ávalos Rodríguez

Director del Trabajo Final de Graduación



Dr. Gilbert Barrantes Montero

Miembro del comité asesor



Dr. Mauricio Fernández Otárola

Miembro del comité asesor



M.Sc. Daniel Briceño Lobo

Miembro del Tribunal



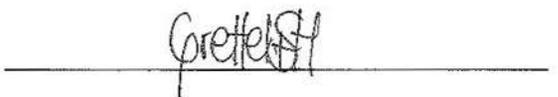
Dr. Javier Trejos Zelaya

Decano, Presidente del Tribunal



Bach. Grettel Salguero Hernández

Postulante



A mis padres.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco enormemente a mi familia por su confianza, amor y apoyo incondicional en este largo proceso. Principalmente a mis padres y mis abuelos.

A mi tutor Gerardo Ávalos, primero por la oportunidad de participar en el proyecto y por su ayuda con el diseño experimental, trabajo de campo, y por su disposición para ayudarme siempre. Además, a los profesores Gilbert Barrantes y Mauricio Fernández por sus valiosos comentarios y correcciones, y a los profesores Eduardo Chacón y Jeffrey Sibaja por su ayuda con el análisis estadístico.

Agradezco a Federico Valverde, Miguel Esquivel Rojas y Nidia Corrales de la Estación Biológica Los Nimbos por su hospitalidad.

A las personas que me ayudaron con el trabajo de campo: Memén, Jordán, mis padres. Con la identificación de especies de plantas, Isler Chinchilla, Marco Cedeño y Christian Trejos. A Diego Ocampo por enseñarme a poner redes de niebla y manipular los colibríes y Daniela Gómez por su ayuda con la presentación para la defensa pública.

A Sebas, gracias por escucharme siempre y apoyarme en los momentos más difíciles.

A todos mis compañeros de trabajo en el Jardín Botánico Lankester, quienes de alguna u otra forma me han motivado e impulsado a mejorar.

Finalmente, al Consejo Nacional de Rectores (CONARE) por la aprobación del proyecto FEES (B5661) y la Asociación Ornitológica de Costa Rica por la beca “Alexander Skutch” que permitieron la realización de esta investigación.

ÍNDICE GENERAL

I. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Marco Teórico	1
1.1.1. Generalidades de la familia Trochilidae	1
1.1.2. Interacción planta-colibrí	2
1.1.3. Ecosistemas de alta montaña	3
1.1.3.1. Bosque montano alto	4
1.1.3.2. Páramo	5
1.1.4. Redes complejas de interacción planta-animal	6
1.2. Antecedentes	9
1.2.1. Estudios de la ecología de interacción planta-colibrí	9
1.2.2. Redes complejas de interacción planta-colibrí	11
1.3. Justificación	12
II. OBJETIVOS	14
2.1 Objetivo general	14
2.2. Objetivos específicos	14
III. MATERIALES Y MÉTODOS.....	15
3.1. Sitio de estudio	15
3.2. Especies de estudio	17
3.3. Métodos	21
3.3.1. Recursos florales.....	21
3.3.2. Captura y medición morfológica de colibríes	21
3.3.3. Observaciones de visitación y caracterización de las visitas	24

3.3.4. Análisis de datos	25
IV. RESULTADOS	30
4.1. Disponibilidad de recursos florales	30
4.2. Observaciones de visitación y caracterización de las visitas	33
4.2.1. Tasa de visitación	33
4.2.2. Caracterización de las visitas	35
4.2.3. Índice de sobreposición en el uso de recursos.....	40
4.2.4. Índice de valor de importancia (IVIR).....	41
4.2.5. Análisis palinológico	41
4.3. Características morfológicas y Aerodinámicas	45
4.3.1. Patrones generales	45
4.3.2. Desplazamiento competitivo (V de Williams)	49
4.3.3. Relación con las tasas de visitación.....	50
4.4. Estructura de la red de interacciones	52
V. DISCUSIÓN	57
5.1. Disponibilidad de recursos.....	57
5.2. Patrón de uso de los recursos	58
5.2.1. Tasas de visitación.....	58
5.2.2. Especies de plantas más utilizadas (IVIR).....	62
5.2.3. Territorialismo y cortejo	64
5.2.4. Patrón de actividad diaria.....	65
5.2.5. Comportamiento de forrajeo	66
5.2.6. Duración de las visitas	67
5.2.7. Cantidad de flores visitadas (<i>Bomarea hirsuta</i>).....	68
5.2.8. Sobreposición en el uso de recursos.....	68
5.2.9. Análisis palinológico	70

5.3. Caracterización morfológica y aerodinámica	71
5.3.1. Peso.....	71
5.3.2. Morfología del pico	72
5.3.3. Morfología del ala	74
5.3.4. Desplazamiento competitivo	76
5.3.5. Efecto de la morfología en las tasas de visitación.....	76
5.4. Estructura de la red de interacción	77
5.4.1. Conectividad.....	77
5.4.2. Anidación	79
5.4.3. Traslape de nicho.....	79
5.4.4. Modularidad	80
5.4.5. Especialización.....	80
5.4.6. Robustez	83
VI. CONCLUSIONES	85
VII. REFERENCIAS	87
VIII. ANEXOS	116

ÍNDICE DE CUADROS

- Cuadro 1.** Definición de las métricas usadas para describir las redes de interacción utilizando el paquete estadístico de R, Bipartite28
- Cuadro 2.** Período de floración de las plantas ornitófilas en el Cerro de La Muerte desde febrero del 2017 a enero del 2018. Los datos corresponden a observaciones directas. Negro= especies en floración solo en el páramo (Cerro Buenavista), gris claro= especies en floración solo en el bosque de roble (Los Nímbulos), gris oscuro= especies en floración en ambos sitios.....31
- Cuadro 3.** Índice de sobreposición porcentual entre 4 especies de colibrí del Cerro de La Muerte según las frecuencias de visitación a cada planta, utilizando la fórmula propuesta por Feinsinger (1976). CC= *Colibri cyanotus*, ES= *Eugenes spectabilis*, PI= *Panterpe insignis*, SF=*Selasphorus flammula*40
- Cuadro 4.** Índice del valor de importancia de los recursos florales (IVIR) para la comunidad de colibríes del Cerro Buenavista (páramo) y Los Nímbulos (bosque de roble). En negrita las intensidades de uso que más aportan al IVIR43
- Cuadro 5.** Morfotipos encontrados en las muestras de polen de la comunidad de colibríes del Cerro de La Muerte. SF= *S. flammula*, PI= *Panterpe insignis*, H= hembra, M= macho, P= páramo, BR= bosque de roble, A= abundante, I= intermedio, R= raro. Se señala con un asterisco (*) las muestras en las que no se encontró polen.....44
- Cuadro 6.** Autovalores y autovectores obtenidos en el análisis de componentes principales para las medidas morfológicas y aerodinámicas de la comunidad de colibríes del Cerro de La Muerte discriminando por sexo. Se señala con un asterisco (*) las variables dominantes para cada componente.....49

Cuadro 7. Valores calculados del estadístico V descrito por Williams (1995), para detectar desplazamiento competitivo en seis variables morfológicas de la comunidad de colibríes del Cerro de La Muerte.....49

Cuadro 8. Prueba de significancia para cada una de las variables del Análisis de Correspondencia Canónica50

Cuadro 9. Autovalores y autovectores obtenidos en el Análisis de Componentes Principales para 3 medidas morfológicas y 1 aerodinámica, utilizado para realizar el Análisis de Correspondencia Canónica51

Cuadro 10. Parámetros obtenidos para cada una de las redes de interacción observadas en el bosque de roble (Los Nimburos), el páramo (Cerro Buenavista) y ambos sitios en conjunto (febrero 2017-enero 2018)55

Cuadro 11. Índice de especialización “d” para una comunidad de colibríes del Cerro de La Muerte, en el bosque de roble (Los Nimburos), el páramo (Cerro Buenavista) y ambos sitios en conjunto (febrero 2017-enero 2018)55

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Localización geográfica del área de estudio incluyendo transectos utilizados para la caracterización y cuantificación de recursos florales y puntos de colecta de colibríes. Proyección: CRTM05, Datum: WGS84, Atlas digital de Costa Rica 2014, Fuente: elaboración propia16
- Figura 2.** Variación anual del promedio mensual (\pm E.E.) de temperatura (C°), precipitación (mm), humedad relativa (%), radiación lumínica (MJ/m²) y viento (m/s) desde enero del 2015 hasta febrero del 2018 en Estación Meteorológica Cerro Buena Vista. Fuente: Instituto Meteorológico Nacional (IMN), marzo 201817
- Figura 3.** Especies de estudio. A y B. *Selasphorus flammula*, C. *Panterpe insignis*, D. detalle de la garganta de *P. insignis*, E. *Colibri cyanotus*, F y G. *Eugenes spectabilis*. (Fotografías:Gerardo Avalos)20
- Figura 4.** Forma en que se tomaron las medidas morfométricas. A. Valores utilizados para obtener la curvatura del pico, L=largo del pico, d=ángulo de declinación. B. Medidas del ala utilizadas, L=largo del ala, h= ancho del ala, a=área del ala23
- Figura 5.** Número de especies en floración por mes en cada sitio de estudio, bosque de roble (Los Nímbulos) y páramo (Cerro Buenavista), de febrero del 2017 a enero del 201833
- Figura 6.** Tasa de visitación según especie de planta en el bosque de roble (Los Nímbulos) y el páramo (Cerro Buenavista), desde febrero 2017 hasta enero 201834
- Figura 7.** Tasa de visitación (visitas/hora) por mes observadas desde febrero 2017 hasta enero 2018, en el bosque de roble (Los Nímbulos y páramo (Cerro Buenavista), del Cerro de La Muerte36

Figura 8. Tasa de visitación (visitas/hora) por mes, según especie de colibrí observadas por mes en el bosque de roble (Los Nimburos) y páramo (Cerro Buenavista), desde marzo 2016 hasta enero 2018. CC= *Colibri cyanotus*, ES= *Eugenes spectabilis*, PI= *Panterpe insignis*, SF= *Selasphorus flammula*37

Figura 9. Regresión lineal entre el número de visitas/hora y el número de especies en floración por mes en el páramo (Cerro Buenavista), febrero 2017 - enero 2018.....37

Figura 10. Tasa de visitación (número de visitas observadas por hora/min de grabación) en el bosque de Roble (Los Nimburos) y el páramo (Cerro Buenavista) según la hora del día (marzo 2016-enero 2018)38

Figura 11. Comportamiento de perchado según especie de planta visitada. Si= se percha en la planta en algún momento durante la visita, no= no se percha en la planta. El número que se muestra en cada barra es el número total de visitas observadas39

Figura 12. Duración de las visitas según especie de colibrí y especie de planta. Arriba de cada barra se muestra la cantidad de observaciones por especie. CC= *Colibri cyanotus*, ES= *Eugenes spectabilis*, PI= *Panterpe insignis*, SF= *Selasphorus flammula*40

Figura 13. Distribución de valores de las medidas morfométricas de los colibríes del Cerro de la muerte. CC= *Colibri cyanotus* (n=38), ESM= *Eugenes spectabilis* ♂ (n=69), ESH= *Eugenes spectabilis* ♀ (n=17), PI= *Panterpe insignis* (n=112), SFM= *Selasphorus flammula* ♂ (n=8), SFH= *Selasphorus flammula* ♀ (n=48). Las especies que comparten la misma letra no presentan diferencias significativas46

Figura 14. Distribución de valores de las medidas aerodinámicas de los colibríes del Cerro de la muerte. CC= *Colibri cyanotus* (n=38), ESM= *Eugenes spectabilis* ♂ (n=69), ESH= *Eugenes spectabilis* ♀ (n=17), PI= *Panterpe insignis* (n=112), SFM= *Selasphorus flammula* ♂ (n=8), SFH= *Selasphorus flammula* ♀ (n=48). Las especies que comparten la misma letra no presentan diferencias significativas47

Figura 15. Patrón general de dispersión de los colibríes en el espacio morfológico definido por la interacción de dos factores o componentes principales. Los dos factores con valor propio mayor a 1 resumen el 66 % de la variabilidad para once variables morfológicas y aerodinámicas de 4 especies del Cerro de la Muerte. CC= *Colibri cyanotus* (n=38), ESM= *Eugenes spectabilis* ♂ (n=69), ESH= *Eugenes spectabilis* ♀ (n=17), PI= *Panterpe insignis* (n=112), SFM= *Selasphorus flammula* ♂ (n=8), SFH= *Selasphorus flammula* ♀ (n=48)...48

Figura 16. Análisis de Correspondencia Canónica obtenido a partir de los valores de largo de pico, curvatura y poder de vuelo obtenidos para cada especie de colibrí en el PCA y las tasas de visitación a 12 especies de plantas. Azul= componentes principales (variables morfológicas), rojo= plantas, verde= colibríes51

Figura 17. Curvas de rarefacción del tipo de interacciones colibrí-planta (riqueza de interacciones) observadas para cada sitio, utilizando el método “Hill numbers” (Chao et al. 2014), con intervalos de confianza del 95% (la curva del páramo se cortó en 450 por lo que no se muestra completamente)53

Figura 18. Red de interacción colibrí-planta en el Cerro de la Muerte. A=bosque de roble, B=páramo, C=bosque de roble y páramo. BI= *Bomarea hirsuta*, CE= *Centropogon talamancensis*, CS= *Cirsium subcoriaceum*, CT= *Castilleja talamancensis*, CV= *Centropogon valerii*, FM= *Fuchsia microphylla*, FS= *Fuchsia splendens*, MC= *Monnina crepinii*, MR= *Macleania rupestris*, RG= *Rubus glaucus*, SC= *Salvia carnea*, VC= *Vaccinium consanguineum*, WO= *Werauhia ororiensis*54

Figura 19. Distribución de matrices aleatorias generadas con el modelo nulo propuesto por Vázquez & Aizen (2003), \bar{X} = media, IC_s= Intervalo de confianza superior, IC_i= Intervalo de confianza inferior. Las líneas representan los valores observados (azul= comunidad, rojo=colibríes, verde=plantas). A= Coeficiente de anidación, B= Especialización “H2”, C= Traslape de nicho, D= Robustez56

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Mapa de distribución de las especies de estudio. A) <i>Selasphorus flammula</i> (endémico), B) <i>Panterpe insignis</i> (endémico), C) <i>Colibri cyanotus</i> , D) <i>Eugenes spectabilis</i> (endémico). Los mapas se obtuvieron con el paquete ggmap de R, a partir de los puntos de ocurrencia para cada especie obtenidos de GBIF	116
Anexo 2. Guía de polen de plantas ornitófilas del Cerro de la Muerte	117
Anexo 3. Imágenes mostrando las diferencias en el número de corrugaciones en el pico de juveniles (abajo) y adultos (arriba). Las superficies laterales del culmen de los juveniles presentan diminutas corrugaciones oblicuas, que se extienden desde la parte superior del culmen distalmente, alcanzando el borde en un ángulo aproximadamente de 30°. A. <i>Selasphorus flammula</i> , B. <i>Colibri cyanotus</i> , C. <i>Panterpe insignis</i> y D. <i>Eugenes spectabilis</i>	126
Anexo 4. Glosario de parámetros aerodinámicos	127
Anexo 5. Autovalores obtenidos para cada especie a partir del Análisis de Componentes Principales de las características morfológicas (peso, largo de pico, curvatura y carga de disco alar)	127
Anexo 6. Tasas de visitación para cada especie de colibrí (columna 1) según especie de planta (fila 1)	127
Anexo 7. Tiempo de grabación y tasa de visitación (visitas/min) por mes durante el periodo de estudio (marzo 2016-enero 2018)	128
Anexo 8. Medidas morfométricas y aerodinámicas de los colibríes del Cerro de la Muerte. Se muestra el promedio \pm E.E	129
Anexo 9. Lista de otras especies de aves capturadas durante el muestreo en el Cerro Buenavista y Los Nimburos (febrero 2017-enero 2018). *Aves capturadas solo en el páramo, †Aves capturadas solo en el bosque de roble	130

ABREVIATURAS

PCA: Análisis de Componentes Principales

CDA: Carga de disco alar

CCA: Análisis de Correspondencia Canónica

BI: *Bomarea hirsuta*

CC: *Colibri cyanotus*

CE: *Centropogon talamancensis*

Co: Conicidad del ala

CS: *Cirsium subcoriaceum*

CT: *Castilleja talamancensis*

CV: *Centropogon valerii*

ES: *Eugenes spectabilis*

FM: *Fuchsia microphylla*

FS: *Fuchsia splendens*

MC: *Monnina crepinii*

MR: *Macleania rupestris*

PI: *Pantherpe insignis*

Pv: Poder de vuelo

Rf: Relación de forma

RG: *Rubus glaucus*

Rs: Relación de aspecto

SC: *Salvia carnea*

SF: *Selasphorus flammula*

VC: *Vaccinium consanguineum*

WO: *Werauhia ororiensis*

RESUMEN

Los colibríes son de gran importancia en zonas altas en las cuales la actividad de otros grupos de polinizadores es disminuida por las bajas temperaturas. Dentro de los ecosistemas de altura, los páramos representan sistemas vulnerables al cambio climático. Caracterizar la disponibilidad y el uso de recursos es determinante para explicar la variación en la abundancia poblacional y generar estrategias de conservación para los colibríes y las especies de plantas con las que interactúan. Mi objetivo fue medir la variación en la disponibilidad y uso de recursos florales de cuatro especies de colibríes en el Cerro de La Muerte, Costa Rica, en los ecosistemas de bosque de roble y páramo. Para esto medí la cantidad de recursos disponibles y determiné su uso mediante observaciones directas, grabaciones con cámaras trampa, y registros de polen, durante un ciclo anual. Además, analicé la variación morfológica y aerodinámica de cada especie y su relación con el patrón de uso de recursos. Finalmente, analicé diferentes parámetros de la estructura de la red de interacción.

La cantidad de recursos florales disponibles para los colibríes es baja en comparación con zonas altas de Suramérica. Esta diferencia refleja el grado de aislamiento del Cerro de La Muerte de los páramos y bosques Altoandinos, que tienen comunidades planta-colibrí muy diversas. La diversidad de recursos disponibles en cada hábitat fue un factor determinante en las tasas de visitación. Las especies de plantas más visitadas en ambos hábitats fueron *Vaccinium consanguineum* y *Bomarea hirsuta*. La especie de colibrí más común fue *Selasphorus flammula*, seguido de *Panterpe insignis*, mientras que *Colibri cyanotus* y *Eugenes spectabilis* se observaron solamente en el bosque de roble y registraron menos del 10% de las visitas. Es probable que el comportamiento y morfología de *S. flammula* le confieran una mayor capacidad para permanecer en el páramo y aprovechar recursos florales con menor producción de néctar que son principalmente polinizados por insectos, sin afectar su ganancia energética. El patrón de distribución de las variables morfológicas y aerodinámicas sugiere que las diferencias morfológicas permite a los colibríes llenar diferentes nichos ecológicos. La carga de disco alar, peso y largo de pico son los parámetros más fuertemente asociados a la elección de recursos.

El análisis de las redes de interacción mostró una baja conectividad para ambos hábitats, lo que podría significar una mayor vulnerabilidad a perturbaciones. Aunque también pudo deberse a limitaciones morfológicas y ecológicas de los colibríes para aprovechar estos recursos. Por otro lado, se obtuvieron niveles bajos de especialización, lo que podría funcionar como ventaja en contra de estas perturbaciones. El mayor grado de traslape en el uso de recursos se dio entre *S. flammula* y *P. insignis* mostrando que el traslape no siempre se da entre especies similares morfológicamente. Ambos hábitats obtuvieron un índice alto de robustez frente a extinciones secundarias, sin embargo este es menor en el páramo. Esto concuerda con la mayor vulnerabilidad de estos hábitats a perturbaciones o extinciones secundarias.

Palabras clave: interacción planta-colibrí, redes de interacción, páramo, bosque de roble, aerodinámica, *Selasphorus flammula*, *Panterpe insignis*, *Colibri cyanotus*, *Eugenes spectabilis*.

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Marco Teórico

1.1.1 Generalidades de la Familia Trochilidae

Las aves juegan un papel ecológico clave al participar en interacciones con las plantas, tales como la polinización y la dispersión de semillas. De interacciones mutualistas como estas depende el éxito reproductivo de muchas especies de plantas, así como la estructura general (diversidad y abundancia) de las comunidades tropicales (Lundberg & Moberg 2003, Blüthgen et al. 2004, Jordano et al. 2009). Los colibríes (familia Trochilidae) representan uno de los grupos de aves más diversos (Arizmendi & Berlanga 2004), y corresponden al 90% de las aves nectarívoras del Neotrópico (Stiles 1981). Debido a que estas aves ocupan nichos muy especializados al alimentarse casi exclusivamente de néctar (Mendoza & Dos Anjos 2006, Gutiérrez & Rojas 2001), ha existido una presión selectiva hacia la evolución de caracteres morfológicos y aerodinámicos que faciliten el uso eficiente del néctar en el ave; así como cambios en la morfología de las plantas principalmente polinizadas por colibríes que causan la exclusión de otros grupos de polinizadores como insectos (Altshuler & Dudley 2002, Gutiérrez et al. 2004, León & Rangel 2015). Además, los colibríes son capaces de maniobras de vuelo muy especializadas como vuelo suspendido, cambios rápidos de dirección de desplazamiento, e incluso volar hacia atrás. Estas requieren un alto nivel de energía y, por tanto, un alimento altamente energético como el néctar (Alexander 1997).

Las comunidades planta-colibrí más diversas son andinas, especialmente en elevaciones medias de la vertiente del pacífico de Suramérica (Stiles 1981). Esto es consistente con el origen amazónico de la familia Trochilidae y el patrón sugerido de posterior colonización de nuevos hábitats y diversificación evolutiva, siendo las elevaciones medias y bosques nubosos de la Cordillera de los Andes fundamentales para este proceso (Bleiweiss 1998). Según sus características morfológicas y ecológicas los colibríes se han separado taxonómica y ecológicamente en dos grandes grupos: a) Subfamilia Phaetorninae o “colibríes ermitaños”, los cuales presentan picos largos y curvos, tienen plumajes poco coloridos, se encuentran generalmente en tierras bajas y establecen rutas de forrajeo, b) Subfamilia Trochilinae o “colibríes no ermitaños”, los cuales corresponden al 90% de las

especies de la familia. Estos últimos presentan una mayor variación morfológica, dimorfismo sexual más marcado, plumajes iridiscentes y comportamiento territorial (Stiles 2004, Gutiérrez & Rojas 2001). La mayor variación en morfología les ha permitido ocupar un amplio rango altitudinal, e incluir a la mayoría de las especies especialistas de zonas altas (Stiles 2004).

Al contrario de otros grupos de animales, en la mayoría de especies de aves, los machos suelen ser de mayor tamaño que las hembras. En colibríes se ha demostrado que en la mayoría de los casos se sigue un patrón llamado “regla de Rensch” en el cual, en especies de tamaño pequeño las hembras son más grandes que los machos y en especies de gran tamaño los machos son más grandes que las hembras (Rensch 1960, Colwell 2000). Existen estudios que sugieren que esta regla está determinada por una combinación de factores que incluyen la competencia sexual y capacidad competitiva de los machos (Székely et al. 2004, Dale et al. 2007). Sin embargo, su generalidad ha sido cuestionada principalmente en los casos en los que el macho es más grande que la hembra (Webb et al. 2007).

1.1.2 Interacción planta-colibrí

La interacción planta-colibrí es un mutualismo que implica adaptaciones para la polinización efectiva en el caso de las plantas y la disponibilidad de una fuente de alimento para los colibríes (León & Rangel 2015). La restricción del número de visitantes florales (mediante la modificación de las estructuras morfológicas y calidad de las recompensas florales) a unas pocas especies de colibríes, puede favorecer la eficiencia de polinización reduciendo la interferencia de granos de polen interespecíficos y la acción de visitantes florales poco eficientes (Stiles 1981, Feinsinger 1990). Del mismo modo, en los colibríes la variación en las estructuras bucales (longitud, forma y ornamentación del pico) puede aumentar la eficiencia de forrajeo y reducir la competencia interespecífica (Palmer et al. 2003).

Las especies de plantas que normalmente son visitadas por colibríes presentan el síndrome *de ornitofilia*, las cuáles en su mayoría presentan flores de colores naranja, rojo o amarillo, a menudo tubulares, con antesis diurna y néctar diluido (Faegri & Van der Pijl 1979, Cronk & Ojeda 2008). Sin embargo, a pesar de la fuerte relación entre colibríes y flores ornitófilas, los colibríes pueden utilizar un rango más amplio de recursos florales que en

algunos casos no coinciden con este síndrome, dependiendo de factores ambientales o ecológicos (Maruyama et al. 2013).

Debido a que el 85-90% de las necesidades energéticas de los colibríes dependen del néctar (Montgomerie & Gass 1981), la organización espacial y temporal, así como las relaciones intra e interespecíficas y la estrategia de forrajeo están principalmente determinadas por la oferta (cantidad, calidad y distribución) y demanda de recursos energéticos (Feinsinger 1990, Johnson 1993, Gutiérrez 2005, Abrahamczyk & Kessler 2015). Además, el ciclo de vida de los polinizadores se encuentra directamente asociado con los ciclos fenológicos de los recursos que utilizan (Wolf 1970, Stiles 1975, Stiles 1979, Cotton 2006).

Los rasgos morfológicos de los colibríes también tienen implicaciones ecológicas importantes (Brown & Bowers 1985). Entre ellos se encuentran: 1) el largo del pico, que está asociado con los tipos de flores que pueden forrajear, 2) el peso corporal, el cual es un indicador de los requerimientos energéticos y 3) la forma del ala, que junto con el peso afecta la aerodinámica del vuelo (Brown & Bowers 1985). La variación morfológica y aerodinámica de los colibríes se correlaciona a su vez con gradientes altitudinales, existiendo diferencias marcadas entre las especies de tierras bajas y las especies de tierras altas (Stiles 2004). Sin embargo, se sabe poco acerca de la variación morfológica y aerodinámica de colibríes a una misma altitud (Buermann et al. 2011), especialmente en ecosistemas de alta montaña.

La variación morfológica inter e intra- específica puede ser el resultado de procesos de coevolución con las especies de plantas visitadas (Temeles & Kress 2003), selección sexual (Bleiweiss 1985), y en el caso de especies simpátricas también puede ser el resultado de procesos de selección natural para evitar la competencia, lo que se conoce como desplazamiento de caracteres (Brown & Wilson 1956, Ayala 1986, Palmer et al 2003). Esta variación morfológica puede ser suficiente para influir en la eficiencia de forrajeo y la selección de las flores (Wolf et al. 1976, Ebenman & Nilson 1982, Gutiérrez & Rojas 2001).

1.1.3 Ecosistemas de alta montaña

Los ecosistemas de alta montaña se definen como aquellos situados por encima del límite altitudinal superior del bosque e incluyen los bosques altoandinos y el páramo (Korner 1999). En Costa Rica, la representación más importante de estos ecosistemas se da tanto en

la vertiente pacífica como en la vertiente atlántica de la Cordillera de Talamanca, la cordillera más alta y más grande del sur de Centroamérica. Estos bosques de altura se sitúan entre los 1500 y 3.500 m.s.n.m (Kappelle 2016).

La conservación de estos ecosistemas es fundamental ya que cumplen un papel ecológico importante al suministrar agua dulce para las tierras bajas, participar en el secuestro de carbono, reciclado de nutrientes, mantenimiento de la biodiversidad, además de brindar beneficios socioculturales y recreacionales (Kappelle & Brown 2001, Hofstede 2008, Doornbos 2015). Por otro lado, las condiciones ambientales de estos tipos de ecosistema hacen que se encuentren numerosos grupos de organismos endémicos, por lo que muchos se consideran centros de diversidad (Myers et al. 2000, Madriñán et al. 2013). Este es el caso de las tierras altas de Costa Rica, las cuales presentan el mayor número de especies endémicas de Centroamérica (Barrantes 2005). La avifauna de estas zonas consiste de ~85 especies, de las cuales 37 son endémicas de la región, con el mayor grado de endemismo en la Cordillera de Talamanca (Barrantes 2009, Barrantes et al. 2011), en cuanto a colibríes 4 son endémicas de Costa Rica y el oeste de Panamá. Este alto endemismo es provocado por su aislamiento de los Andes Suramericanos y su pasado geológico como Archipiélago Insular (Barrantes 2009, Kappelle 2016).

1.1.3.1 Bosque montano alto

Los Bosques montanos de Costa Rica, también llamados *robledales de altura* ya que son dominados por el género *Quercus*, se encuentran principalmente en la Cordillera de Talamanca con algunos parches dispersos en las cadenas montañosas volcánicas del noroeste. (Kappelle 1996, Camacho & Orozco 1998). Estos bosques presentan nubosidad y niebla constante con temperaturas promedio de 15 a 6°C, alta precipitación (mayor a 2500mm), baja presión atmosférica y escasa densidad del aire. El factor característico de estos bosques es la alta humedad atmosférica (75-90%), por su ubicación en zonas donde el aire caliente y saturado de vapor de las zonas bajas se condensa y produce nubosidad y precipitaciones (Kappelle 1996, Cavelier 1997, Kappelle & Brown 2001, Kappelle 2006, Kappelle 2016).

En los bosques montanos altos de Costa Rica, los patrones de lluvia, suelos volcánicos ricos en minerales, materia orgánica, y la influencia de las glaciaciones, ha contribuido a que se presente una florística diversa (Kappelle 1996). En Costa Rica, estos ecosistemas son

extraordinariamente ricos en especies de plantas vasculares, principalmente de las familias: Asteraceae, Ericaceae, Lauraceae, Melastomataceae, Myrsinaceae, Piperaceae, Poaceae, Rosaceae, Rubiaceae y Solanaceae (Kappelle 1996). Un análisis fitogeográfico comparativo demuestra una gran afinidad florística de los bosques de robles de montaña costarricenses con equivalentes en los Andes colombianos (Kappelle 1996). Por otro lado, la depresión topográfica de Nicaragua funciona como una barrera que impide la migración de especies desde el norte de Centroamérica (Kappelle 1996).

1.1.3.2 Páramo

El ecosistema de páramo pertenece a la zona de vida pantropical alpino-subalpino húmedo (Holdrige 1967, Kappelle 2005a). Las condiciones climáticas generales de este ecosistema se caracterizan por presentar cambios diurnos bruscos de temperatura (20- 30 °C), y temperaturas bajas hasta (<0°C), humedad relativa alta (>70%) y precipitaciones abundantes (>2000 mm) (Kappelle 2005a, Kappelle & Horn 2016). A pesar de que existen diferentes definiciones de páramo, en general todas coinciden en que este tipo de vegetación aparece en las montañas tropicales arriba de la línea de los árboles entre los 2800 y 4800 msnm. Se caracteriza por estar constituido principalmente por arbustos, hierbas, zacates en macolla y plantas acojinadas. (Vargas & Sánchez 2005). Además, este ecosistema presenta una serie de factores geográficos, geomorfológicos, climáticos, fisonómicos y florísticos muy particulares (Kappelle & Horn 2005, Vargas 2012).

Los páramos se distribuyen de forma discontinua en el trópico americano y Costa Rica es el límite occidental de este ecosistema (Luteyn 1999), funcionando como un límite de distribución para ciertas especies de plantas suramericanas. En el país, el páramo se presenta principalmente en los puntos más altos de la cordillera de Talamanca por arriba de los 3,000 msnm. A pesar de que este ecosistema representa sólo el 0.2% del área terrestre de Costa Rica (15 205ha), esto corresponde al 90% de este ecosistema en América Central (Bernard 2005). Vargas (2012), considera a la flora de este ecosistema ubicada en Panamá y Costa Rica como una sola unidad ecológica bajo el concepto de “páramo ístmico”, la cual presenta un 35% de especies endémicas (Vargas 2012).

El páramo se puede subdividir en tres pisos altitudinales: 1) subpáramo arbustivo transicional, 2) páramo y 3) superpáramo. La diferencia se basa principalmente en el tipo de

vegetación que presentan. El subpáramo corresponde a la vegetación cercana al límite superior del bosque la cual en su mayoría es flora leñosa de 2 a 10 m de alto, mientras que el páramo corresponde principalmente a gramíneas y arbustos no mayores a 3m y finalmente el superpáramo corresponde a la vegetación no mayor a 0.5 m de alto justo por debajo del límite con nieve permanente (Kappelle 2005a). En Costa Rica y Panamá no se presenta el último piso altitudinal (superpáramo) (Chaverri & Cleef 1996, Kappelle 2005b, Kappelle 2016).

Los páramos son ecosistemas de gran importancia ya que se han denominado “puntos calientes” de biodiversidad y endemismo (Myers et al. 2000, Madriñán et al. 2013). Aunque el páramo se ve afectado por la pérdida de hábitat, la expansión del pastoreo, agricultura, quemadas, y cacería a escala global, es el cambio climático la principal amenaza (Morales-Betancourt & Estévez-Varón 2006, Aguirre et al. 2011), ya que este proceso ha afectado principalmente a los ecosistemas de altura (Aguirre et al. 2011). En Costa Rica las áreas más grandes de páramo se encuentran protegidas por ley, sin embargo, existe una grave amenaza por incendios accidentales o provocados (Vargas & Sánchez 2005).

Debido a la alta complejidad de las interacciones planta-colibrí (Feinsinger 1990), y a su alto grado de dependencia, estas pueden ser especialmente vulnerables al cambio climático debido al desacople entre la fenología de las plantas y los ciclos biológicos de los colibríes (McKinney et al. 2012), incluyendo los patrones migratorios. En Costa Rica, la pequeña extensión de este ecosistema y su aislamiento con respecto a los páramos de Suramérica podría amplificar el efecto de todas estas presiones (Gutiérrez & Rojas 2001, Kappelle 2016).

1.1.4 Redes complejas de interacción planta-animal

En una comunidad cada especie interactúa de diferentes maneras con una o varias especies, formando una compleja red de interacciones (Jordano 1987, Jordano et al. 2009). Estas redes están compuestas por nodos (cada una de las especies) y enlaces (interacciones entre las especies). Existen dos tipos de redes: a) redes unipartitas o unimodales (las que se pueden establecer entre cualquiera de los nodos de la red), como las resultantes de interacciones antagonistas, y b) las redes bipartitas o bimodales que se establecen solamente entre dos niveles tróficos o grupos de organismos, donde no existen relaciones entre nodos del mismo grupo, como las resultantes por procesos de polinización o dispersión (Jordano et al. 2009). Por otro lado, la red puede ser cualitativa si se basa solamente en datos de presencia

y ausencia, o cuantitativa si contiene información sobre el número o intensidad de estos enlaces, lo que se conoce como fuerza de interacción y se representa usualmente como el número de visitas o tasa de visitación en el caso de redes de interacción planta-polinizador (Jordano et al. 2009).

La diversidad biológica no sólo se refiere a la cantidad de especies, sino también a las interacciones entre estas. Aunque se conoce la importancia de las interacciones en los ecosistemas, su estudio ha mostrado un importante avance en las últimas dos décadas, utilizándose también como una herramienta con motivos de conservación (Kearns et al. 1998, Santamaría & Méndez 2013, Dáttilo & Rico-Gray 2018). Las interacciones planta-animal son de gran interés en ecosistemas de alta montaña ya que debido a las condiciones ambientales particulares de estos sitios la principal limitante para la polinización es la escasez e impredecibilidad de algunos grupos de polinizadores (Santamaría & Méndez 2013). Además, puesto que las interacciones no son aisladas, el fortalecimiento, debilitamiento o desaparición de una de estas interacciones puede afectar a toda la red (Santamaría & Méndez 2013).

Los patrones de interacción dentro de las comunidades dependen en gran medida de los rasgos funcionales de las especies que las conforman (Mouillot et al. 2013). Estos rasgos funcionales constituyen propiedades cuantificables que afectan la supervivencia y reproducción de los individuos (Dias et al. 2013). Por ejemplo, el vuelo suspendido de los colibríes corresponde a una estrategia de vuelo especializada, que permite el acceso y el uso de ciertas flores, no disponibles para otros organismos. Sin embargo, este tipo de vuelo implica un gran gasto energético, por lo que los parámetros morfológicos los cuáles definen los parámetros aerodinámicos de cada especie, afectan directamente la capacidad de vuelo, la eficiencia de forrajeo, y la capacidad competitiva de los organismos (Altshuler et al. 2004b, Peralta 2014). Las limitaciones fisiológicas y aerodinámicas se vuelven más determinantes al aumentar la altitud, ya que disminuye la disponibilidad de oxígeno y la densidad del aire (Altshuler et al. 2004a, Altshuler 2006).

Las redes de interacción bipartitas se pueden caracterizar según diferentes propiedades que son determinantes de su estructura y permiten la comparación entre diferentes comunidades. Entre las propiedades más importantes se encuentran: conectividad, modularidad, anidamiento, especialización y robustez (Jordano et al. 2009). Pueden existir

diferentes tipos de índices para medir cada una de estas propiedades; estos pueden ser a nivel de comunidad, nivel de grupo (ej., polinizadores vs plantas), o a nivel de especie.

La conectividad es la proporción entre las interacciones observadas y todas las posibles interacciones en la comunidad (Bosch et al. 2009). Cuando la conectividad es baja la red muestra un alto grado de especialización. En la mayoría de las comunidades existen pocos generalistas extremos y un alto número de especialistas (Bosch et al. 2009). A pesar de que el número de interacciones de una red (conectividad) puede reflejar el grado de especialización de una especie, este parámetro se basa solamente en datos cualitativos. Para una mejor aproximación del grado de especialización existen diferentes índices que utilizan datos de frecuencias de interacción, entre ellos: el índice de especialización “d” (a nivel de especie) y “H2” (a nivel de comunidad) propuestos por Menzel & Blüthgen (2006).

Las redes de interacción planta-polinizador tienden además a organizarse en módulos (Olesen et al. 2007), los cuales son grupos de especies que interactúan mucho más entre sí que con miembros fuera del módulo. El anidamiento se refiere a que las especies generalistas interactúan tanto con especialistas como con generalistas, mientras que existen pocas interacciones entre las especies especialistas (Bascompte et al. 2003). Un sistema altamente anidado es vulnerable a la extinción de especies con muchas interacciones, pero es robusto a la extinción de especies con pocas interacciones (Memmott et al. 2004). La anidación y la compartimentalización no son mutuamente excluyentes, ya que las interacciones dentro de los compartimentos pueden ser anidadas (Lewinsohn et al. 2006).

La conservación usualmente tiene como objetivo preservar la diversidad de especies en general, o se puede concentrar a su vez en especies endémicas o amenazadas o especies carismáticas (Tylianakis et al. 2010). Para lograr esto, se habla de mantener la estabilidad de la estructura de las redes de interacción, y esto puede ser medido en términos de la vulnerabilidad de la red a extinciones secundarias ocasionadas por la extinción de una especie en el otro nivel de la red, lo que se conoce como “robustez” (Memmott et al. 2004, Tylianakis et al. 2010). Todas estas medidas que caracterizan la estructura de la red, se ven afectados por factores biogeográficos, ecológicos y coevolutivos (Bascompte et al. 2006).

1.2. Antecedentes

1.2.1. Estudios de la ecología de interacción planta-colibrí

La estructura espacial y temporal, así como la organización de las comunidades de colibríes en zonas altas ha sido ampliamente estudiada en las regiones de Suramérica, principalmente en Ecuador y Colombia. En las zonas altas de estos países existe una mayor diversidad de colibríes y una mayor complejidad en las interacciones colibrí-planta en comparación con las zonas altas de Costa Rica (Gutiérrez & Rojas 2001, Gutiérrez et al. 2004). Se han realizado estudios ecomorfológicos que demuestran que las características morfológicas del colibrí (largo del pico, ala) están altamente relacionadas con la morfología floral de los recursos visitados, la estructura de las comunidades y el comportamiento de alimentación (Miles & Ricklefs 1984, Rodríguez-Flores & Stiles 2005).

En Costa Rica se han reportado un total de 70 especies de aves en el páramo, de las cuales solamente 12 se consideran residentes, 34 usan el borde del páramo y las restantes 24 son visitantes ocasionales (Barrantes 2005). De los colibríes presentes en el páramo, solo *Selasphorus flammula* se considera residente. Las restantes tres especies de zonas altas, *Panterpe inignis*, *Colibri cyanotus* y *Eugenes spectabilis*, se consideran visitantes ocasionales en el páramo, aunque son relativamente abundantes en el área del Cerro de la Muerte (Wolf et al. 1976). Muchas especies de aves en esta zona se desplazan altitudinalmente siguiendo los cambios en abundancia y disponibilidad de flores y frutos (Wolf et al. 1976, Barrantes 2005).

Las especies que se observan frecuentemente en el ecotono páramo-bosque de robles son aves típicas de bosque subalpino o montano alto que utilizan el borde de bosque y vuelan ocasionalmente hacia el interior del páramo cuando el recurso alimentario es abundante (Barrantes 2005). Estas zonas de transición, o ecotonos, son particularmente importantes debido al traslape de condiciones ambientales las cuales repercuten en la flora y por ende en las interacciones ecológicas (Teneb et al. 2004). El efecto de borde y las características de este provocan cambios que afectan los patrones de comportamiento y movimiento de los individuos (López-Barrera 2004). El uso de estas zonas ofrece un mejor acceso a los recursos de ambos ambientes (Ries & Sisk 2004), favoreciendo el mantenimiento de este grupo de aves.

Uno de los estudios pioneros sobre la interacción planta-colibrí en la zona del Cerro de La Muerte, ha sido el de Wolf et al. (1976), quién analizó la organización espacial y temporal de la comunidad de colibríes en el área de Villa Mills. En este estudio se observó que existe una alta correspondencia en la morfología pico-corola en determinadas especies y que existe por esta razón, sumado a diferencias en la eficiencia de extracción y patrones de comportamiento poco traslape en el uso de recursos florales entre especies. Además, se observó que especies de colibríes de tamaño pequeño son comúnmente desplazadas por especies de mayor tamaño.

Los estudios en la ecología de polinización por colibríes y comportamiento en las zonas altas de Costa Rica, han sido realizados principalmente en zonas dominadas principalmente por bosque de roble con algunos elementos típicos de páramo (Wolf 1969, Colwell 1973, Colwell et al. 1974, Wolf et al. 1976, Farji 1991). Los resultados de estos estudios han sido comúnmente generalizados a toda el área del Cerro de la Muerte. Recientemente Leija (2016) estudió la comunidad de colibríes como polinizadores en el páramo del Cerro de la Muerte (Cerro Vueltas, Cerro Buenavista, y Cerro Sákira). Las especies de colibríes observadas en el páramo concuerda con el estudio realizado por Wolf et al. (1976) en el bosque de roble. Sin embargo, se reportaron registros ocasionales de *Campylopterus hemileucurus* y *Doryfera ludovicae* y un único registro de *Lampornis castaneovenstris*. Muchos de los patrones de interacción observados en este estudio concuerdan con los observados por Wolf et al. (1976), entre ellos, que existe un desplazamiento altitudinal de los colibríes a zonas más bajas en relación con la disponibilidad de recursos, que *S. flammula* es la especie más generalista de la comunidad y que *P. insignis* es la especie dominante, entre otros. Sin embargo, el estudio de Lejía (2016) abarcó solamente 7 meses (julio 2015-enero 2016).

En cuanto a las plantas con flores presentes en el páramo de Costa Rica, Vargas (2005) realizó un inventario exhaustivo de la flora del páramo ístmico, el cual incluyó las zonas altas de Costa Rica y Panamá, así como el Cerro Buenavista, el cual es el punto más alto (3400 m) dentro del área del Cerro de la Muerte. Concluye que esta flora contiene un gran número de elementos endémicos y determinó, basado en colecciones de herbario, que para 416 especies del páramo ístmico existen dos periodos de floración, el primero de enero

a principios de abril y el segundo de julio a principios de setiembre, con picos en marzo y agosto.

1.2.2. Redes Complejas de Interacción Planta-Colibrí

En las últimas décadas la comprensión de las interacciones mutualistas entre plantas y animales a nivel comunitario ha avanzado significativamente debido al uso de enfoques a nivel de redes complejas de interacción (Jordano 1987, Blüthgen et al. 2007, Bascompte 2009, Dormann et al. 2009, Vázquez et al. 2009a, 2009b, Maglianesi et al. 2015, Dáttilo & Rico-Gray 2018). Se han dilucidado diferentes patrones que se mantienen constantes en la mayoría de redes de interacción mutualista (Jordano et al. 2003). Entre estos patrones, se encuentra que se presentan solamente una pequeña cantidad de todas las interacciones posibles, resultando en una baja conectividad (Jordano 1987), y que por lo general son modulares y anidadas (Bascompte et al. 2003, Olesen et al. 2007). Además, se han realizado diversos estudios sobre la importancia de factores climáticos, geográficos, ecológicos y evolutivos en la estructuración de las redes de interacción (Dalsgaard et al. 2011, Dalsgaard et al. 2013, Olesen & Jordano 2002, Maruyama et al. 2014, Martín-González et al. 2015). Es importante recalcar que las redes de interacción planta-colibrí han servido durante mucho tiempo como un sistema modelo para examinar procesos ecológicos y evolutivos que funcionan para estructurar comunidades (Sonne et al. 2016).

En Costa Rica, Maglianesi et al. (2014) estudiaron el efecto de los rasgos morfológicos en la determinación del grado de especialización en el uso de recursos en la red de interacción planta-colibrí a través de un gradiente altitudinal de la vertiente del Caribe de la Cordillera Volcánica Central. En este estudio se obtuvieron niveles altos de especialización en todas las elevaciones y concluyeron que existe una mayor fuerza de interacción en las redes con una alta correspondencia en los rasgos morfológicos entre colibríes y plantas. Sin embargo, en un gradiente altitudinal más amplio Maglianesi et al. (2015), determinan que las especies de colibríes en elevaciones altas son más especializadas comparadas con especies de elevaciones más bajas. A pesar de esto, otros factores como la disponibilidad de recursos podrían afectar este grado de especialización (Maglianesi et al. 2015, Tinoco et al. 2017). Aunque existe una extensa información de diferentes factores que pueden afectar la

estructura de las redes de interacción planta-colibrí a nivel mundial, en Costa Rica no existen estudios a largo plazo que se centren o incluyan el ecosistema de páramo, así como otros parámetros diferentes de la especialización.

1.3 Justificación

La manera en que los colibríes usan sus recursos florales, y cómo se distribuye el recurso floral intra e interespecíficamente, puede tener consecuencias ecológicas e implicaciones evolutivas importantes (Ornelas 1996). Por ello, caracterizar la disponibilidad de recursos y entender cómo estos son utilizados es determinante para explicar la variación en la abundancia poblacional y generar estrategias de conservación para los colibríes y las especies de plantas con las que interactúan (Partida et al. 2012).

El cambio climático representa una de las principales amenazas que enfrentan las comunidades tropicales. Se han realizado estudios que sugieren que zonas localizadas en elevaciones altas podrían ser más frágiles a los incrementos en la temperatura y otros parámetros climáticos producidos por el cambio climático (Beniston et al. 1997, Enquist 2002, Nogués-Bravo et al. 2007). Por esto, los páramos son considerados uno de los ecosistemas terrestres del Neotrópico más vulnerables al cambio climático (Castaño-Uribe 2002, Morales-Betancourt & Estévez-Varón 2006).

En aves se ha demostrado que algunas especies se han desplazado a tierras más altas en donde previamente estaban ausentes, mientras que las especies de tierras altas han declinado en abundancia (Buermann et al. 2011, Feeley et al. 2011), debido a que estas no pueden moverse a elevaciones más altas y pueden llegar a ser desplazadas por especies de elevaciones menores. En Costa Rica ya se ha comenzado a notar el movimiento de algunas especies a elevaciones más altas (Şekercioğlu 2012).

También se ha demostrado que estos cambios pueden tener un fuerte efecto en las comunidades de plantas (Guisan & Theurillat 2000, Walther 2003, Walther et al. 2005). Uno de los problemas a los que podrían enfrentarse estas especies de páramo por el cambio climático es el desacople fenológico. En este proceso, las plantas modifican sus épocas de floración como consecuencia de los cambios ambientales y esto puede provocar una desincronización de los recursos con el ciclo de actividades de los polinizadores (Memmot et al. 2007, Hegland et al. 2009, McKinney et al. 2012). Por otro lado, el cambio climático

puede afectar la abundancia, rango geográfico o comportamiento de los polinizadores, perjudicando las interacciones entre ellos (Hegland et al. 2009).

El estudio de los ecosistemas de altura y especialmente del páramo ha estado relegado en Costa Rica, principalmente por las condiciones climáticas hostiles y la dificultad que conlleva la implementación de monitoreos a través del tiempo (Ávalos 2007). Sin embargo, es de gran importancia ya que la avifauna de las tierras altas de Costa Rica y el este de Panamá, posee el número más alto de especies endémicas de América Central, incluyendo los colibríes *P. insignis*, *S. flammula* y *L. castaneoventris* (Barrantes 2005, Barrantes 2009).

El estudio de las comunidades analizadas desde la perspectiva de redes de interacción mutualista, permite la descripción de parámetros clave y una mejor comprensión de los factores ecológicos que determinan la estructura y la estabilidad de los ecosistemas (Ramírez 2013). Pueden considerarse herramientas útiles en casos en los que interactúan especies vulnerables o en peligro de extinción y pueden brindar resultados claros que pueden ser utilizados en su conservación (Ramírez-Burbano 2013). Se sabe que la pérdida de un elemento de la red podría ocasionar la inestabilidad del sistema o aumentar su vulnerabilidad ante el cambio climático y perturbaciones antropogénicas (Bascompte & Jordano 2007, Montoya et al. 2006, Rezende et al. 2007, Bascompte et al. 2009).

Los estudios en conservación han ignorado por un largo tiempo la estructura de las redes de interacción, y se ha concentrado principalmente en especies aisladas o pequeños grupos de especies. Enfocarse en un solo grupo de organismos no considera el hecho de que la persistencia de ciertos grupos influye en la presencia de otros grupos de especies y esto puede ocasionar serios errores de manejo de las especies (Tylianakis et al. 2010). Por lo que, el estudio de las redes de interacción es de fundamental importancia tanto para el conocimiento ecológico de las especies como para su manejo y conservación (Vázquez et al. 2009a, Tylianakis et al. 2010).

II. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

Medir la variación temporal en la disponibilidad y uso de recursos florales de cuatro especies de colibríes en el Cerro de la Muerte, Costa Rica.

2.2 Objetivos específicos

- Medir la variación temporal en la oferta de recursos florales para colibríes en los ecosistemas de bosque de roble y páramo durante un ciclo anual.
- Analizar la frecuencia de visitación a las diferentes especies y las cargas de polen transportadas por los colibríes para determinar cuáles recursos florales son los más utilizados y si existen diferencias entre el bosque de roble y el páramo.
- Describir las características morfológicas y aerodinámicas de cada especie de colibrí y determinar cómo influyen en la elección de recursos y el comportamiento de forrajeo.
- Describir la red de interacción entre colibríes y plantas ornitófilas para el páramo y bosque de roble y analizar sus características.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Sitios de estudio

El estudio se realizó principalmente en dos puntos del área del Cerro de la Muerte en la Cordillera de Talamanca en Costa Rica: a) Estación Biológica Reserva los Nímbulos, 09°33'N - 83°44'W, 3150 m, ubicado en el kilómetro 92 de la Carretera Interamericana Sur. Esta zona cubre un área de 50 ha aproximadamente y está dominada principalmente por bosque de roble, con gran cantidad de arbustos y plantas epífitas (Calderón 2016). De acuerdo con la clasificación de zonas de vida de Holdridge (1967), el sitio pertenece al Bosque Pluvial Montano Alto. Una parte del bosque es primaria, pero la mayor parte corresponde a bosque secundario producto de la regeneración que tuvo lugar después de la severa degradación y explotación de madera de roble durante la construcción de la Carretera Interamericana (Horn 1989, Calderón 2016); y b) Cerro Buenavista (09°33'N- 83°45'W), 3380m, cerca del kilómetro 89 de la Carretera Interamericana Sur, dominado principalmente por páramo (Fig.1). En esta zona existe cierto grado de intervención ya que muchas áreas se cortan para mantener senderos de acceso a las antenas del Instituto Costarricense de Electricidad (ICE).

A pesar de que el estudio se centró en los dos sitios anteriormente mencionados, los datos morfológicos de los colibríes fueron obtenidos en el Restaurante y Cabinas “La Georgina” 09°33'N- 83°43'W, 3086 m, a tan solo 3 km de la estación biológica Los Nímbulos. Este sitio es ideal para capturar una gran cantidad de individuos y aumentar el tamaño de muestra debido a la amplia cantidad de recursos florales en el jardín y la presencia de comederos. Este sitio también está dominado por bosque de roble. Se capturaron colibríes con redes de niebla para obtener medidas morfológicas. Estas redes se colocaron en 5 fechas (diciembre, enero, febrero, mayo, julio) desde las 08:00 hasta las 17:00 horas, para un total de 45 horas red.

Según las condiciones climáticas de los últimos años en la zona del Cerro Buenavista, la temperatura promedio mensual varía entre 6°C-8°C y alcanza su mínimo durante la época seca (noviembre-abril), siendo el mes más frío enero, en el cual se pueden alcanzar temperaturas de 1°C durante la madrugada. La precipitación varía entre 3 mm mensuales durante la época seca hasta casi 500 mm durante la época lluviosa, y alcanza su máximo durante los meses de septiembre y octubre. La humedad relativa mensual se mantiene entre 70 y 95%, aunque puede llegar a bajar hasta 60% durante los meses más secos. La radiación

solar varía entre 12 y 22 MJ/m², alcanzando su máximo durante la época seca, principalmente durante los meses de diciembre y enero. Por último, el viento varía entre 3 y 10 m/s, alcanzando las mayores velocidades durante la época seca (Figura 2).



Figura.1. Localización geográfica del área de estudio incluyendo transectos utilizados para la caracterización y cuantificación de recursos florales y puntos de colecta de colibríes. Proyección: CRTM05, Datum: WGS84, Atlas digital de Costa Rica 2014, Fuente: elaboración propia.

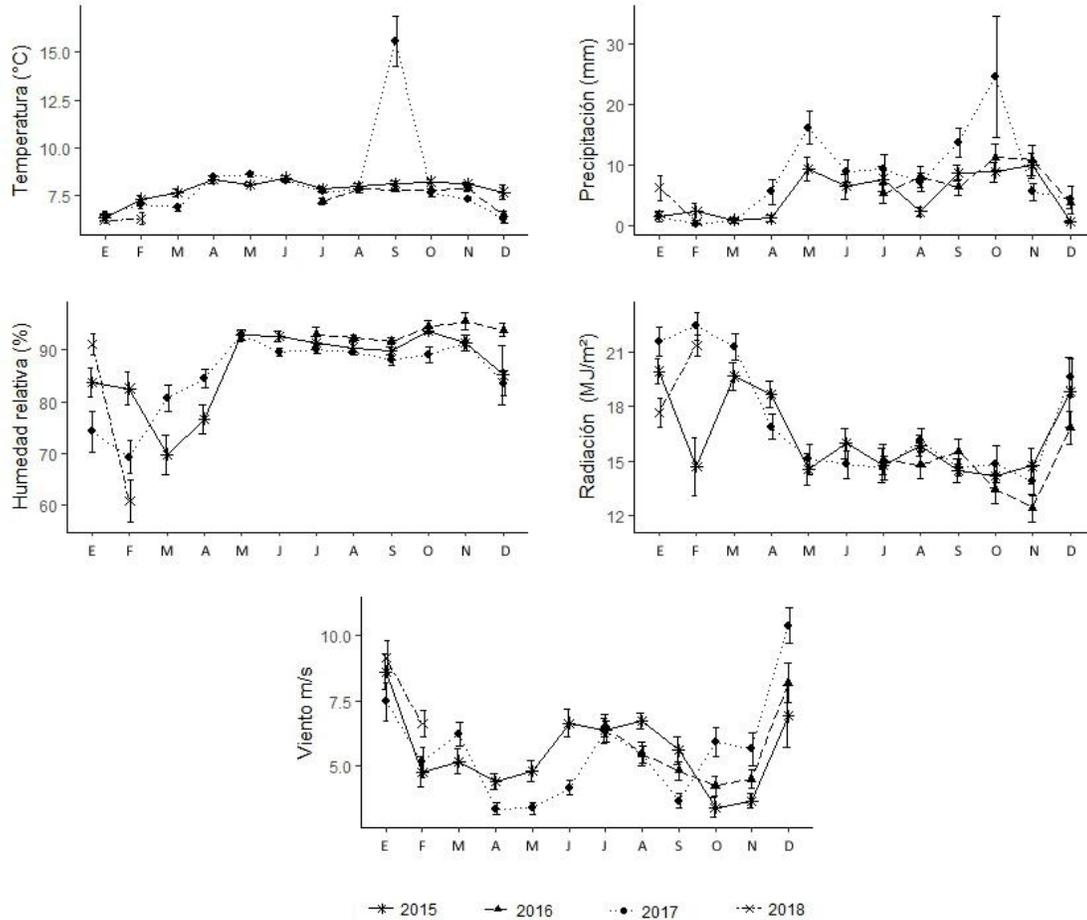


Figura.2. Variación anual del promedio mensual (\pm E.E.) de temperatura (C°), precipitación (mm), humedad relativa (%), radiación lumínica (MJ/m²) y viento (m/s) desde enero del 2015 hasta febrero del 2018 en Estación Meteorológica Cerro Buena Vista. Fuente: Instituto Metereológico Nacional (IMN), marzo 2018.

3.2. Especies de estudio

El estudio se concentró en cuatro especies de colibríes presentes regularmente en el Cerro de la Muerte: El colibrí chispita volcanera (*S. flammula*), el colibrí garganta de fuego (*P. insignis*), y el colibrí de talamanca (*E. spectabilis*) los cuáles son endémicos de las tierras altas de Costa Rica y Panamá. Además, el colibrí oreji-violáceo menor (*C. cyanotus*) la cual es la única de las cuatro especies con una amplia distribución, desde Costa Rica hasta Suramérica (Slud 1964, Wolf et al. 1976, Anexo 1). *Selasphorus flammula* y *E. spectabilis* presentan dimorfismo sexual en el plumaje y todas las especies son dimórficas en tamaño, especialmente en el peso y la longitud del ala (Wolf et al. 1976). Estas cuatro especies

presentan movimientos altitudinales siguiendo cambios las floraciones (Wolf et al. 1976, Stiles & Skutch 1989). Las relaciones ecológicas y la dominancia de jerarquía entre las cuatro especies fueron descritas por Colwell (1973) y Wolf et al. (1976).

Selasphorus flammula — Es el colibrí más pequeño de las zonas altas de Costa Rica (2.6 – 2.8 g). Cuenta con tres subespecies reconocidas: *S.f. flammula*, *S.f. torridus*, y *S. f. simoni* (Stiles 1983). En Costa Rica estas subespecies pueden coexistir, aunque su reproducción es enteramente alopátrica. En este estudio se trabajó con *S.f. torridus*, la cual es residente y se reproduce a lo largo de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica y Panamá (Stiles 1983). El macho de esta especie es de color verde, con la garganta púrpura grisáceo o verde purpúreo, ventralmente es principalmente blanco; la hembra presenta la garganta blancuzca salpicada con bronce fusco (Stiles & Skutch 1989, Fig 3A, B). Es el único de las cuatro especies de colibrí comunes en la zona del Cerro de La Muerte, que es un habitante regular del área de subpáramo en los puntos más altos del Cerro (Wolf 1976, Wolf et al. 1976, Stiles & Skutch 1989). Se sabe que esta especie realiza movimientos altitudinales regulares asociados a la disponibilidad de recursos (Wolf et al. 1976, Stiles 1983), migrando a elevaciones más bajas durante la época no reproductiva, presentándose una menor cantidad de abril a julio y siendo bastante común desde agosto o septiembre hasta marzo (Hainsworth & Wolf 1972a). Los machos de esta especie presentan un despliegue característico similar al de sus congéneres en Norte América, *S. Rufus* y *S. sasin*, en el cual ascienden verticalmente hasta alcanzar alturas de casi 25m y después descienden rápidamente en frente de la hembra (Clark et al. 2011). Este despliegue se utiliza para la protección de territorios en defensa de recursos o accesibilidad a hembras (Wolf 1976, Clark et al. 2011).

Panterpe insignis — Es la única especie dentro de este género. Es de tamaño mediano (5.3-6.2 g), su apariencia general es de color verde oscuro brillante con cola azul, mancha postocular blanca pequeña, pico delgado, la coronilla y garganta presenta colores amarillo-anaranjado metálico (Stiles & Skutch 1989, Fig.3.C, D). Es endémico de las tierras altas de Costa Rica y se distribuye generalmente en alturas superiores a los 2000 m.s.n.m. (Wolf 1969, Janzen 1991). Se observa principalmente en el dosel y borde del bosque, aunque también utiliza claros de bosque de sucesión secundaria (Wolf 1969, Stiles & Skutch 1989, Wolf et al. 1976). Con frecuencia defiende parches florales, inclusive las hembras durante periodos no reproductivos (Wolf 1969).

Colibri cyanotus — Esta especie fue considerada como una subespecie de *C. thalassinus*, durante los últimos 75 años. Sin embargo, la subespecie *C. thalassinus cabanidis* es actualmente aceptada como *C. cyanotus*. A pesar de este cambio, la separación de estas especies en el campo no es un problema, ya que son completamente alopátricas. *C. thalassinus* se encuentra desde México a Nicaragua, mientras que *C. cyanotus* se encuentra en las tierras altas de Costa Rica y el oeste de Panamá y luego otra vez en los Andes desde Colombia hasta Bolivia (Remsen et al. 2015).

Es una especie de tamaño mediano (5.0- 5.7 g), de color verde resplandeciente casi por completo, pico fino, ligeramente curvado hacia abajo. Presenta una mancha distintiva violeta ancha desde debajo del ojo a través de los auriculares (Stiles & Skutch 1989, Fig.3E). Puede encontrarse entre los 1600 y 3000 m.s.n.m., aunque puede bajar a los 1000m en época no reproductiva. Prefiere áreas despejadas con matorrales y árboles dispersos, generalmente áreas de crecimiento secundario y en borde del bosque. A veces es territorial, pero es desplazado por colibríes más agresivos (*P. insignis* y *E. spectabilis*) (Stiles & Skutch 1989, Wolf et al.1976). Este colibrí protege parches de *Centropogon valerii* (Wolf 1976). Esta especie no presenta despliegues visuales para atracción de las hembras como en el caso de *S. flammula*, sin embargo, los machos realizan vocalizaciones casi continuamente durante el cortejo (setiembre hasta finales de marzo), invirtiendo hasta un 84% de su tiempo en esta actividad (Slud 1964, Wolf 1976).

Eugenes spectabilis— Esta especie ha sido anteriormente considerada como una subespecie de *Eugenes fulgens*, sin embargo, las dos subespecies son ahora consideradas fue dos especies diferentes, *E. fulgens*, desde el suroeste de Estados Unidos hasta el norte de Nicaragua y *E. spectabilis* en Costa Rica y oeste de Panamá (Zamudio- Beltrán & Hernández-Baños 2015). Es el Colibrí más grande (8.2-9.8 g) y con el pico más largo de las zonas altas de Costa Rica. Los machos tienen una garganta entre verde y azulada metálica y la coronilla morada, mientras que las hembras tienen la garganta, pecho y vientre de color gris blancuzco (Stiles & Skutch 1989, Fig.3 F, G). Se encuentra en alturas superiores a los 2000 m.s.n.m., aunque su abundancia es mayor en alturas superiores a los 2500 m. Forrajea en los márgenes o claros del dosel del bosque de roble o en áreas adyacentes de bosque secundario. Solamente los machos mantienen territorios alrededor de plantas en floración (Wolf 1976, Stiles & Skutch 1989).

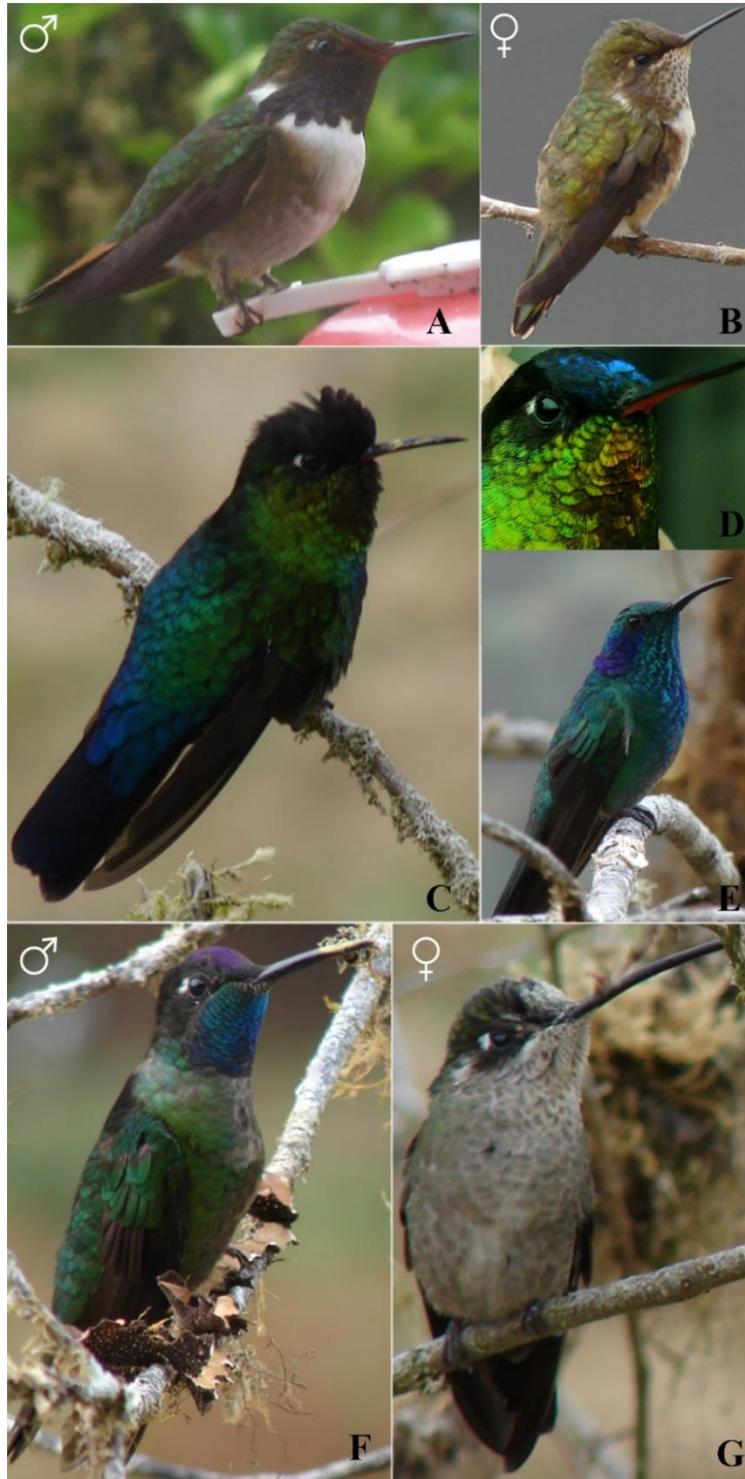


Figura.3. Especies de estudio. A y B. *Selasphorus flammula*, C. *Panterpe insignis*, D. detalle de la garganta de *P. insignis*, E. *Colibri cyanotus*, F y G. *Eugenes spectabilis* (Fotografías: Gerardo Avalos).

3.3. Métodos

3.3.1 Recursos florales

Se establecieron cuatro transectos permanentes de 50 x 4 m, separados por al menos 100 m, dos de ellos en el páramo del Cerro Buenavista y los otros dos cerca de la Estación Biológica Los Nimbos. Para establecer los transectos se utilizaron los senderos, caminos o veredas existentes en ambos sitios. En cada uno de estos transectos se identificó mensualmente todas las especies de plantas ornitófilas, y en las cuáles se ha documentado anteriormente la visita por parte de colibríes, y además se anotó el número de plantas por especie. Los muestreos en cada transecto se realizaron entre las 8:00 a.m y las 5:00 p.m entre 2-3 días por mes.

Se depositaron especímenes de referencia para la mayoría de las especies en el Herbario de la Universidad de Costa Rica (USJ). Estos ejemplares fueron determinados hasta especie con ayuda del Manual de Plantas de Costa Rica.

3.3.2. Captura y medición morfológica de colibríes

Las capturas se realizaron una vez por mes, por un periodo de 2-3 días usando redes de niebla. Las redes se colocaron tanto en el Cerro Buenavista como en la Estación Biológica Los Nimbos. Además, se realizaron tres visitas al Restaurante y Cabinas La Georgina, en donde se obtuvieron únicamente los datos de morfología.

Los colibríes fueron atrapados empleando (2-3) redes de niebla de (12 x 2.5 m). Para cada captura se determinó la especie y se recolectaron las cargas de polen de acuerdo con la técnica descrita por Ávalos et al. (2012), la cual consiste en pasar una pieza de cinta transparente Scotch™ suavemente, contra la garganta, pecho, nuca y pico del pájaro y luego colocarla en un portaobjetos para su posterior identificación mediante microscopio de luz. En cada muestra se registró la presencia de polen (frecuencia) de cada especie, y la abundancia de polen se estimó utilizando las siguientes categorías: rara (≤ 50 granos de polen), intermedia (50-100 granos de polen), abundante (≥ 100 granos de polen).

Para la identificación de los granos de polen encontrados en los picos de los colibríes se realizó una colección de referencia (Anexo 2). Para esto se obtuvieron granos de polen de cada especie de planta directamente de las anteras. El polen se colocó sobre pequeños cuadros (2-3 cm²) de gelatina con glicerina sobre los portaobjetos. Se realizaron láminas tanto con

gelatina coloreada con Fuchsin (Beattie 1971), como sin teñir. La gelatina se disolvió colocando una fuente de calor debajo de la lámina, posteriormente se colocó el cubreobjetos y éste se selló con barniz de uñas para su conservación. Las muestras no fueron acetolizadas. Las fotografías se realizaron en un microscopio de luz marca LEICA DM750, con cámara digital incorporada LEICA ICC50 HD. Se tomaron en cuenta todas las especies de plantas con síndrome de ornitofilia o que se consideraran posibles recursos para los colibríes y que se encontraban en floración durante el periodo de muestreo. Las muestras de polen se obtuvieron de ambos sitios de estudio, así como de la turbera La Chonta (09°41'N, 83°57'W), localizada en la Cordillera de Talamanca a una elevación de 2300 m (Hooghiemstra *et al.* 1992). Se depositaron para la mayoría de las especies muestras de referencia en el Herbario de la Universidad de Costa Rica (USJ). Además, para la identificación se consultaron catálogos palinológicos de la literatura (Velásquez & Rangel 1995, Herrera & Urrego 1996, Gutiérrez & Rojas 2001, Vargas 2012), así como la Colección de Referencia de “The Global Pollen Project” (Martin & Harvey 2017).

Para cada especie de colibrí capturada, se tomaron datos de sexo (en el caso de *S. flammula* y *E. spectabilis*), peso (con una balanza de resorte de 10 ± 0.5 g), edad (mediante el método propuesto por Ortiz-Crespo (1972) (Anexo 3), y las siguientes medidas morfométricas: longitud del pico, longitud del ala, curvatura del pico y ancho del ala. Para obtener estas medidas se tomaron fotografías en el campo y se analizaron posteriormente mediante el software Image J. La curvatura se midió como “d”, el ángulo de declinación en radianes (Temeles *et al.* 2009). Este ángulo se calcula con respecto a la base del pico en ángulo cero y la punta del pico (Fig. 4). Una de las uñas del ave se pintó utilizando esmalte de uñas como control de recapturas. Una vez tomados los datos anteriores, los individuos fueron liberados.

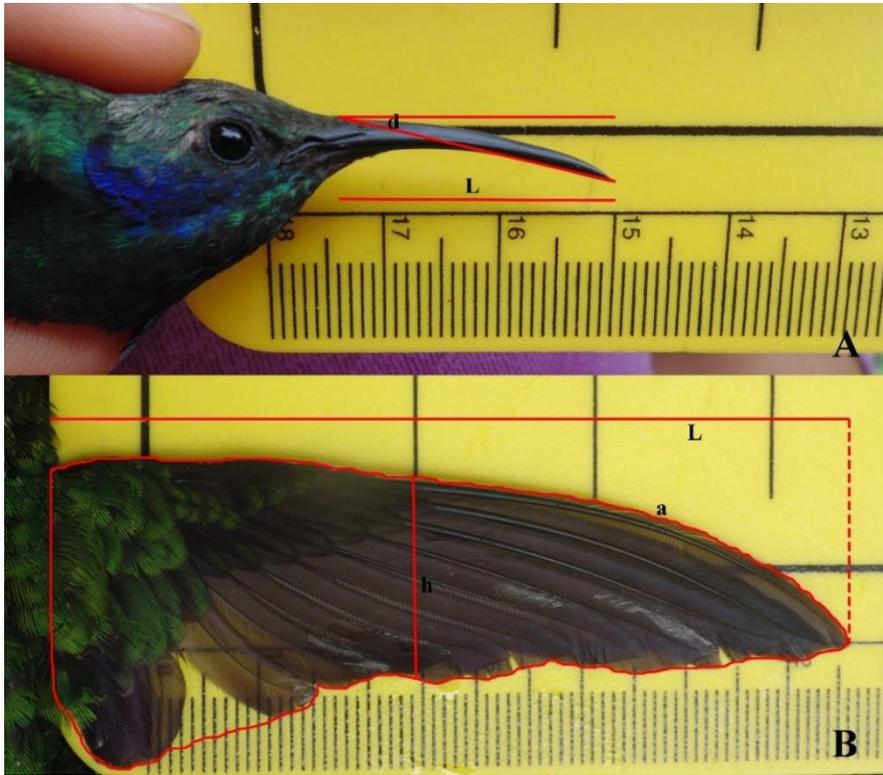


Figura 4. Forma en que se tomaron las medidas morfométricas. A. Valores utilizados para obtener la curvatura del pico, L=largo del pico, d=ángulo de declinación. B. Medidas del ala utilizadas, L=largo del ala, h= ancho del ala, a=área del ala.

Con los datos morfológicos de cada especie se obtuvieron los siguientes parámetros que describen las capacidades aerodinámicas de los colibríes: la relación de forma (R_s), y la relación de aspecto (R_a) (Stiles 1995, Stiles et al. 2005), la forma cónica del ala (Co) (Stiles et al. 2005), el poder de vuelo (P_v) Feinsinger & Chaplin (1975) y la carga de disco alar (CDA) (Stiles et al. 2005) (Anexo 4). La relación de forma es una medida de la forma relativa del ala, valores altos denotan alas angostas y valores bajos alas anchas. La relación de aspecto proporciona una medida del efecto de la envergadura (largo de ambas alas) con respecto al área. La forma cónica del ala, es la relación entre R_s y R_a y provee una medida de qué tan abruptamente el ala se estrecha hacia la punta, en relación con un ala rectangular. Generalmente oscila entre ~ 0.1 para las menos puntiagudas y ~ 0.4 para las más puntiagudas. La carga de disco ala es la relación entre el peso corporal y el área de las alas, y finalmente el poder de vuelo es la potencia necesaria para el vuelo. Este parámetro refleja variaciones en el poder de vuelo ya que la relación de forma, relación de aspecto, y conicidad definen la

forma y dimensiones alares afectando finalmente el área del ala y con esto la carga de disco alar. La carga del disco alar explica el impulso de presión necesario para el vuelo suspendido y por lo tanto representa el gasto energético asociado a este tipo de vuelo (Stiles 1995, Altshuler et al. 2004b, Stiles et al. 2005, Stiles 2008, Peralta 2014).

Es importante dejar en claro, que en la literatura existen diferentes formas de calcular el CDA. La primera definición de CDA fue introducida por Epting & Casey (1973) y fue definida como el peso del ave dividido entre el área del disco alar, esta última definida como $\pi(b/2)^2$, en donde “b” se refiere a la envergadura del ala, estimada como 2.5 veces el largo del ala por Hainsworth & Wolf (1972b). Sin embargo, Altshuler et al. (2004b), determinaron que esta forma de calcular la CDA tiende a sobreestimar el área del disco y subestimar la verdadera CDA así como los requerimientos de energía, y propusieron utilizar el largo del ala, en vez de la envergadura. Esta última forma de estimar la CDA fue la utilizada en este estudio.

3.3.3 Observaciones de visitación y caracterización de las visitas

Para el conteo y caracterización de las visitas se utilizaron dos métodos: i. observación directa y ii) videos. Ambos métodos se realizaron en los mismos transectos establecidos para los censos de fenología de plantas. Las observaciones directas se realizaron mediante el método de “transecto en franjas” descrito por Ralph et al. (1996), el cual consiste en anotar las especies de aves observadas mientras se camina por los transectos (con ayuda de binoculares Nikon™ Monarch 12x42) durante 20 min. En este caso se anotó la especie y sexo (en el caso de *S. flammula* y *E. spectabilis*) del colibrí, hora del avistamiento, especie de plantas visitadas, hora de la visita, y comportamiento (“perchado”, “persecuciones”, “despliegues”). Para el segundo método se colocaron entre 8 y 9 cámaras digitales de acción (SJ4000 HD Action Camera) frente a plantas de diferente especie por aproximadamente 2 horas (videos de 10 o 30 min). Se trató de colocar las cámaras frente a diferentes plantas en cada muestreo con el fin de incluir una muestra representativa de la población de plantas de cada especie. Para este método se incluyeron plantas tanto dentro del transecto como fuera de ellos. El estudio se enfocó solamente en especies de plantas nativas. Las especies de plantas incluidas fueron especies consideradas representativas de la comunidad de plantas en el Cerro de la Muerte, las cuales también fueron consideradas en estudios anteriores de la

zona. Estas especies fueron *Centropogon talamancensis*, *C. valerii*, *M. rupestris*, *Salvia carnea*, *B. hirsuta*, *Castilleja talamancensis*, *Cirsium subcoriaceum*, *Werauhia ororiensis*, *Fuchsia splendens*, *F. microphylla* y *Vaccinium consanguineum*.

En los videos se tomaron los mismos datos que en las observaciones directas, pero en este caso se incluyó, además: duración de la visita (desde el momento en que prueba la primera flor hasta el momento en que prueba la última flor y se va), número de flores visitadas y técnica de forrajeo (se percha o no durante la visita). Ambos métodos se realizaron entre las 0600 y 1000 y entre las 1500 y 1700. Con base en las observaciones, se construyeron matrices con la frecuencia total de interacción entre cada especie de planta y polinizador considerando tanto el muestreo con las cámaras como las observaciones directas.

3.3.4. Análisis de datos

Inicialmente se realizó una prueba de Mann-Whitney-Wilcoxon para determinar si existían diferencias en el número de especies y cantidad de individuos en floración por mes entre ambos sitios de estudio. Se realizó una regresión lineal para determinar si existe una relación entre la cantidad de individuos en floración y la cantidad de especies en floración por mes con el número de visitas observadas.

Para determinar la importancia de cada uno de los recursos se usó el Índice de Valor de Importancia de los Recursos (IVIR) según Amaya-Márquez et al. (2001) utilizando tanto las observaciones directas como las cargas de polen:

$$IVIR = \frac{\sum_x^n (P_{ix} \times F_{ix})}{N},$$

donde:

P_{ix} = Frecuencia de uso del recurso floral i por parte de la especie x de colibrí/ frecuencia total de recursos utilizados por la especie x de colibrí*,

F_{ix} =Número de individuos de la especie x de colibrí que hicieron uso del recurso i / número total de individuos de la especie x evaluados,

N = Número total de especies de colibrí.

Se asume que cada una de las visitas es un individuo diferente.

*Se define utilizando la frecuencia de visitación de la especie de colibrí x en la planta i , en relación con la frecuencia total de visitas realizadas. El producto de P_{ix} (porcentaje de uso

del recurso i por parte de la especie x) por Fix (porcentaje de individuos de la especie que usan el recurso), se define como la intensidad de uso del recurso. El valor máximo de intensidad de uso del recurso por cada especie de colibrí es 1).

Para examinar el grado de traslape en el uso de recursos florales entre las cuatro especies de colibríes se utilizó el índice de sobreposición de recursos comparando por pares de especies de colibríes, propuesto por Feinsinger (1976):

$$\sum_{r=1}^R \min(P_{ir}, P_{jr}),$$

en el cual se calculan las frecuencias de observación de cada especie de colibrí en cada especie de planta, en relación con el total de registros (P_{ir}, P_{jr}). Posteriormente se eligen los valores mínimos y se suman los valores del total de recursos (R). El índice varía de 0 (colibríes que no comparten ninguna planta) a 1 (colibríes que comparten todas las especies de plantas). Para la comparación entre especies en el tiempo invertido en la visita se realizó un Análisis de Varianza Multivariado tomando en cuenta como variables explicativas tanto la especie de planta como la especie de colibrí, y posteriormente se realizaron comparaciones múltiples de Tukey (Temeles & Kress 2003).

Para explorar las características morfológicas y aerodinámicas, inicialmente se obtuvieron los promedios y error estándar de cada una. Posteriormente se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis para determinar si existían diferencias entre las especies y de existir diferencias se realizaron comparaciones múltiples utilizando el análisis de “prueba de Nemenyi”. Se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) para reducir el número de características morfológicas y aerodinámicas y observar su patrón de distribución. Las variables fueron transformadas a logaritmo natural debido a que las variables morfológicas incluidas en el análisis tuvieron diferentes unidades (Rodríguez-Flores & Stiles 2005).

Posteriormente se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) para establecer la relación entre las variables morfológicas y el patrón de utilización de los recursos (tasas de visitación a cada especie) (Rodríguez-Flores & Stiles 2005). Como variables morfológicas se utilizaron los “autovalores” obtenidos a partir de un PCA de las variables: peso, largo de pico, curvatura y carga del disco alar para cada especie (se consideraron los cuatro componentes principales) y como variable ecológica la tasa de visitación a cada especie de planta, las tablas utilizadas en el análisis se muestran en los

Anexos 5 y 6. La significancia de este análisis se comprobó realizando una prueba de permutación de tipo ANOVA, para el modelo general como para cada una de las variables canónicas independientemente. Se utilizó el estadístico V de Williams (1995) para evaluar desplazamiento de caracteres por competencia interespecífica en la morfología de los colibríes.

Para todos los análisis se comprobó la normalidad de los datos y la homogeneidad de las varianzas con las pruebas de Shapiro-Wilks (W) y de Bartlett respectivamente, con un valor de significancia de 0.05 (Gotelli & Ellison 2004). Para determinar el grado de representatividad del muestreo de interacciones colibrí-planta, se obtuvieron curvas de rarefacción tanto para el bosque de roble como para el páramo, utilizando el método de “Hill numbers” (Chao et al. 2014), mediante el paquete “iNEXT” de R (Hsieh et al. 2016).

Para explorar la estructura de las redes de interacción colibrí-planta se utilizó el paquete de R, Bipartite (Dormann et al. 2008, Dormann et al. 2009), el cual provee funciones para visualizar gráficamente las redes y calcular una serie de índices comúnmente usados para describir los patrones ecológicos en las redes de interacción. Este programa se concentra en redes que involucran dos niveles tróficos como lo son las redes de polinización. Se construyó una red de interacción para cada sitio por separado (páramo y bosque de roble) y una red conjunta de ambos sitios. Estas redes cuantitativas estuvieron basadas solamente en las visitas observadas en las grabaciones. Ya que por efectos de muestreo y ecológicos (fenología y abundancia) las especies de plantas no se pudieron observar la misma cantidad de tiempo, se utilizó el número de visitas observadas por unidad de tiempo (min). El análisis y caracterización de cada red se realizó a nivel de comunidad, a nivel de grupo (colibríes vs plantas) y a nivel de especie (colibríes) (Cuadro 1).

Se utilizaron modelos nulos para determinar que los patrones observados no fueran un artefacto de la distribución de las especies y las dimensiones de la red. El modelo nulo utilizado fue el segundo modelo propuesto por Vázquez & Aizen (2003). El algoritmo consiste en aleatorizar el número total de interacciones individuales observado en la matriz de interacción original. Para esto, el algoritmo primero crea una matriz binaria, asignando interacciones interespecíficas según las probabilidades específicas de cada especie, requiriendo que cada especie tenga al menos una interacción. Al igual que en Vázquez et al. (2005), las probabilidades fueron proporcionales a las abundancias relativas de cada especie.

Una vez que se alcanza el mismo número de celdas llenas que en la matriz original, las interacciones restantes se distribuyen entre las celdas llenas, de forma que la conectividad en las matrices originales y aleatorias es la misma. Para cada métrica se generaron 1000 matrices aleatorias. Se construyeron gráficos de la distribución de los valores observados en las matrices aleatorias generadas por el modelo y los valores observados. Se consideró que los valores observados se desviaron significativamente de la distribución de matrices generada por el modelo nulo de Vázquez & Aizen (2003), cuando el valor se encontró fuera de los intervalos de confianza obtenidos para la distribución de modelos nulos generada.

Cuadro 1. Definición de las métricas usadas para describir las redes de interacción utilizando el paquete estadístico de R, Bipartite.

Métrica	Definición
A. Nivel de comunidad	
<i>Enlaces por especie</i>	Número promedio de interacciones por especie. Suma de interacciones divididas por el número de especies.
<i>Conectividad (C)</i>	Proporción observada de todas las posibles interacciones. Suma de interacciones observadas divididas por el número de celdas en la matriz (Dunne et al. 2002).
<i>Número de compartimentos</i>	Los compartimentos o módulos son grupos bien definidos de especies que se encuentran más relacionados con otras especies del mismo grupo y en menor grado con especies de otros compartimentos (Dicks et al. 2002, Olesen et al. 2007, Guimarães et al. 2007).
<i>Coefficiente de anidación (NODF)</i>	Los valores altos indican anidamiento (especies especialistas interactúan con un subconjunto de las especies con las que interactúan las especies generalistas). El índice varía de 0 a 100. De acuerdo con el análisis de Almeida-Neto et al. (2007, 2008), NODF es más consistente y más adecuado que las medidas habituales de anidación (Almeida-Neto & Ulrich 2011).
<i>Especialización (H2)</i>	La especialización o generalización de las interacciones se refiere a la diversidad de interacciones para una especie, por ejemplo, el número de plantas de las que se alimenta un polinizador. Si la especie en cuestión

interactúa con una gran diversidad de especies se considera generalista, mientras que si interactúa con una o pocas especies se considera especialista. Existen diferentes formas de medir especialización. En este caso se utilizó la propuesta por Blüthgen et al. 2006. El índice “H2” que mide especialización a nivel de comunidad. Varía entre 0 (sin especialización) y 1 (especialización completa). Este índice es una extensión del índice de especialización “d” a nivel de especie (ver más adelante).

B. Nivel de grupo

Traslape de nicho Similitud promedio en el patrón de interacción entre especies del mismo nivel, calculado por defecto como el índice de Horn. Los valores cercanos a 0 indican que no hay uso común de recursos, 1 indica una superposición de nicho perfecta, es decir, que los organismos involucrados usan los mismos recursos (Horn 1966).

Robustez Calcula el área bajo la curva de “extinción secundaria”. Esta curva corresponde a la respuesta de extinciones secundarias en un nivel trófico, ocasionadas por la extinción de especies en el nivel opuesto. Se utilizó el método de extinción “abundancia”, en el que se elimina primero la especie menos abundante (con menos interacciones) del nivel contrario. El índice de robustez varía de 0 a 100, cuanto mayor es el índice, más tarde la extinción afecta al otro nivel trófico (Memmott et al. 2004).

C. Nivel de especie

Índice de especialización “d” Mide la especialización a nivel de especie de polinizador como discriminación de las expectativas en función de la cantidad de interacciones que tiene una planta. Una especie que usa todos los recursos en la misma proporción que su disponibilidad en el ambiente es considerada más oportunista (generalista) que una especie que utiliza recursos “raros” o que estén en una baja frecuencia, desproporcionadamente más que otros recursos (Blüthgen et al. 2006, Dormann 2011). Al igual que el índice “H2” varía de 0 a 1.

IV. RESULTADOS

4.1 Disponibilidad de recursos florales

Durante el periodo de estudio se observaron un total de 20 especies de plantas en floración que se asocian al síndrome de ornitofilia, o que se conoce por la literatura que son visitadas por colibríes (Cuadro 2). Sin embargo, se observaron visitas solamente en 11 de estas especies. La familia mejor representada fue Ericaceae con 5 especies, el resto de las familias presentaron entre 1 y 2 especies. Todas las especies observadas en el páramo pueden encontrarse también en el bosque de roble (*B. hirsuta*, *C. talamancensis*, *V. consanguineum*, *C. subcoriaceum* y *F. microphylla*). Sin embargo, existen especies propias del bosque de roble que no se encuentran en el páramo (*W. ororiensis*, *M. rupestris*, *F. splendens*, *S. carnea*, *C. valerii*, *C. talamancensis* y el híbrido *Crocsmia x crocosmiflora*).

La especie con el periodo de floración más amplio fue *C. talamancensis*, la cual floreció durante 10 meses y el cual probablemente se extiende durante todo el año. Seguido de *Monnina crepinii*, la cual floreció siete meses y *B. hirsuta* y *F. splendens* durante seis meses. Todas las especies mostraron un periodo de floración continuo (Cuadro 2).

Según la información obtenida de los transectos realizados en ambos sitios, el periodo entre enero y mayo es cuando se presenta mayor cantidad de plantas en floración en ambos sitios. Mientras que entre junio y diciembre se observó un menor número de especies en floración (Fig. 5). El máximo de especies en floración por mes fue de ocho en ambos sitios. Sin embargo, vale la pena recalcar que algunas de las especies ornitófilas que se observaron no se encontraban dentro de estos transectos, por lo que el número total de especies en floración posiblemente fue subestimado.

No se observaron diferencias en el número de especies en floración entre ambos sitios ($W=69$, $p=0.159$), tampoco en el número total de individuos en floración ($W=48$, $p=0.910$). Por lo que se puede concluir que no existen diferencias en la cantidad de recursos disponibles por mes entre ambos sitios (Fig. 5).

Cuadro 2. Período de floración de las plantas ornitófilas en el Cerro de La Muerte desde febrero del 2017 a enero del 2018. Los datos corresponden a observaciones directas. Negro= especies en floración solo en el páramo (Cerro Buenavista), gris claro= especies en floración solo en el bosque de roble (Los Nimburos), gris oscuro= especies en floración en ambos sitios.

Plantas ornitófilas	Feb	Mar	may	jun	jul	agos	sept	nov	dic	en
Adoxaceae										
<i>Viburnum costaricanum</i>										
Alstroemeriaceae										
<i>Bomarea hirsuta</i>										
Asteraceae										
<i>Cirsium subcoriaceum</i>										
Bromeliaceae										
<i>Werahuia ororiensis</i>										
Campanulaceae										
<i>Centropogon talamancensis</i>										
<i>Centropogon valerii</i>										
Ericaceae										
<i>Comarostaphyllis arbutoides</i>										
<i>Disterigma humboldtii</i>										
<i>Macleania rupestris</i>										
<i>Pernettya prostrata</i>										
<i>Vaccinium consanguineum</i>										

Plantas ornitófilas	Feb	mar	may	Jun	Jul	agos	sept	nov	dic	en
Escalloniaceae										
<i>Escallonia myrtilloides</i>	█									█
Iridaceae										
<i>Crocsmia x crocosmiflora</i>						█				
Lamiaceae										
<i>Salvia carnea</i>								█		
Onagraceae										
<i>Fuchsia microphylla</i>						█				
<i>Fuchsia splendens</i>		█								
Orobanchaceae										
<i>Castilleja talamancensis</i>	█									
Polygalaceae										
<i>Monnina crepinii</i>	█						█			
<i>Monnina xalapensis</i>	█									█
Rosaceae										
<i>Rubus glaucus</i>	█									█

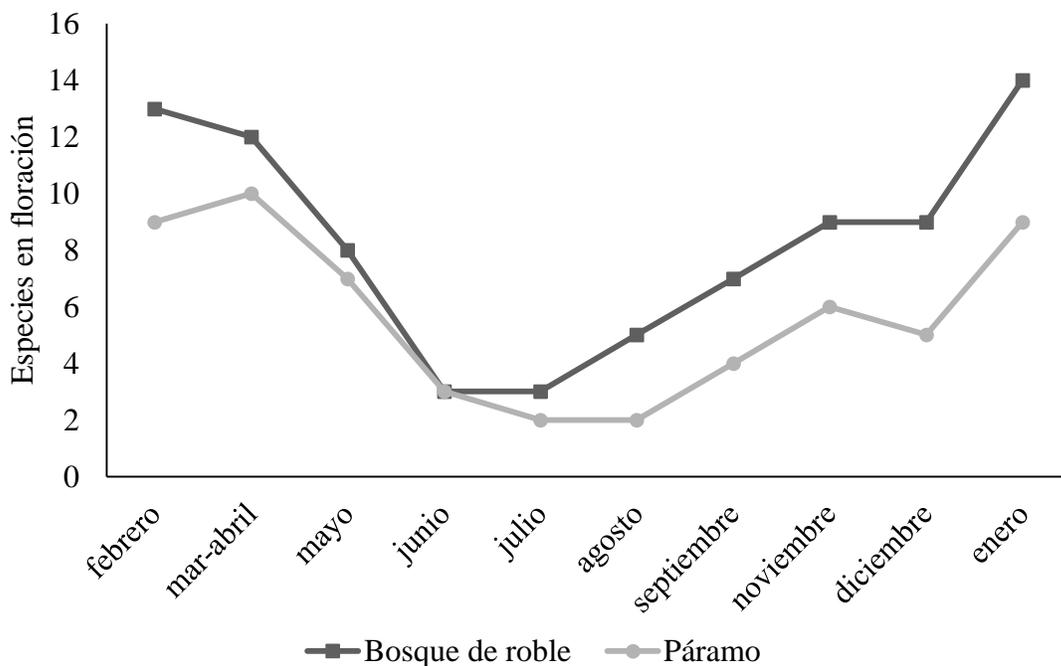


Figura.5. Número de especies en floración por mes en cada sitio de estudio, bosque de roble (Los Nimburos) y páramo (Cerro Buenavista), de febrero del 2017 a enero del 2018.

4.2. Observaciones de visitación y caracterización de las visitas

4.2.1. Tasa de visitación

Con un esfuerzo de muestreo de 272.6 horas de video en el páramo y 178,1 horas en el bosque de roble, se logró registrar un total de 457 visitas de colibríes a diferentes plantas. De estas 365 se registraron en el páramo y se distribuyeron en cinco especies de plantas, mientras que en el bosque de roble se registraron 94 visitas distribuidas en 10 especies de plantas. El tiempo de grabación fue mucho mayor en el páramo debido a que los cinco meses de muestreo del año 2016, se realizaron únicamente en esta zona. Los tiempos de grabación por sitio de cada mes se muestran en el Anexo 7.

Las plantas más visitadas en el páramo fueron: *V. consanguineum* (2.74 visitas/hora) y *B. hirsuta* (2.23 visitas/hora), mientras que el resto de las especies presentaron menos de 1 visita por hora. En el bosque de roble las plantas más visitadas también fueron: *V. consanguineum* (1.6 visitas/hora) y *B. hirsuta* (1.43 visitas/hora), mientras que el resto de las especies presentaron menos de 1 visita por hora (Fig. 6). A pesar de que se registró una visita

en *F. microphylla* en el páramo, esta especie no es común en esta zona y solamente se observó un individuo en todo el muestreo. De igual forma, en *C. subcoriaceum* se observaron 3 visitas en el páramo, sin embargo, también es una planta poco común en este sitio y de igual forma solo se observó un individuo de esta planta en todo el muestreo.

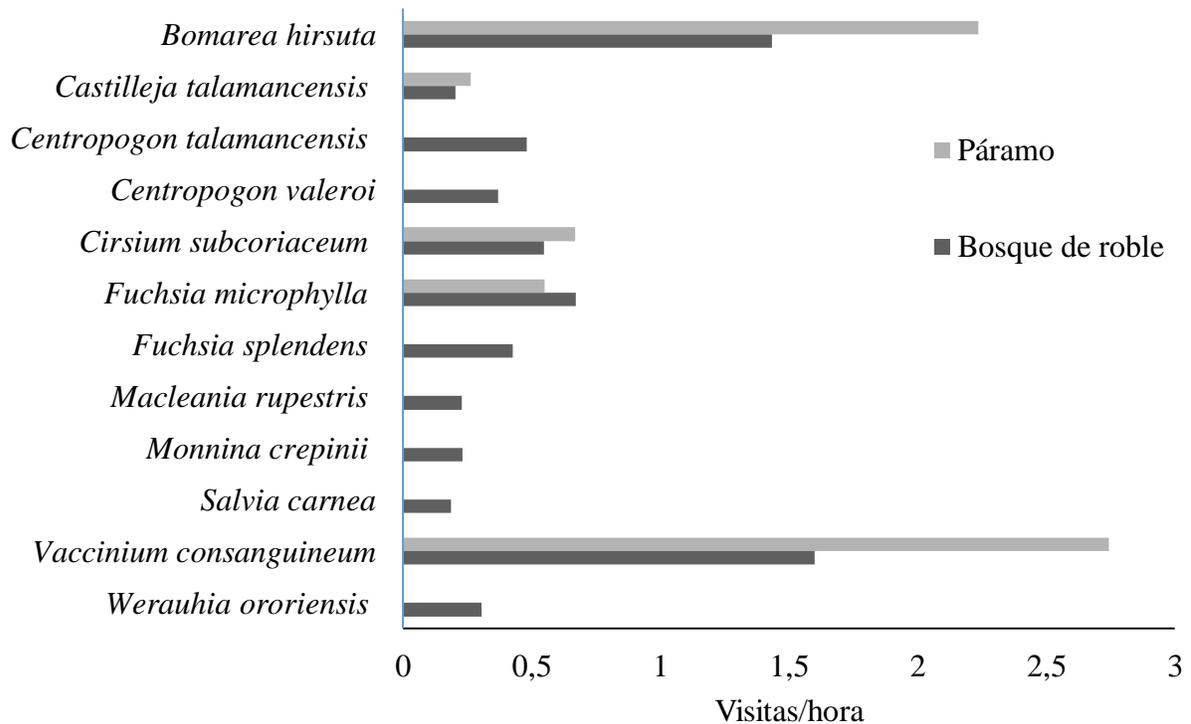


Figura 6. Tasa de visitación según especie de planta en el bosque de roble (Los Nímbulos) y el páramo (Cerro Buenavista), desde febrero 2017 hasta enero 2018.

Del total de visitas en el páramo el 87.94% fueron realizadas por individuos de *S. flammula* y 11.23% por *P. insignis*. A pesar de que se observaron tres visitas de *E. spectabilis* visitando *C. subcoriaceum* en el mes de diciembre, como se mencionó anteriormente, esta planta es poco común en esta zona. No se registraron visitas de *C. cyanotus* en el páramo. En el caso del bosque de roble, de igual forma que en el páramo, las dos especies que registraron más visitas fueron *S. flammula* (56.38%) y *P. insignis* (34.04%). Se registraron solamente 5 visitas de *E. spectabilis*, todas en *F. splendens* y cuatro visitas de *C. cyanotus* durante todo el muestreo (está especie se observó solamente en el bosque de roble), del total de visitas realizadas por *S. flammula* 171 fueron machos y 114 hembras, en 89 casos no se pudo

determinar el sexo mediante las grabaciones. En el caso de *E. spectabilis* del total de visitas, dos fueron machos, cinco fueron hembras y un individuo cuyo sexo no se logró identificar.

En el páramo, ocurrieron dos picos de visitación durante el año 2016. El primero tuvo lugar en el mes de mayo con 65 observaciones de visitación (17%) y el segundo en el mes de octubre con 110 visitas (30%). Durante el 2017 solamente hubo un pico en mayo con 41 visitas (11%). En el resto de los meses de muestreo, tanto en el páramo como en el bosque de roble, se mantuvo una baja tasa de visitación (Fig. 7). Tomando en consideración el ciclo anual del 2017, *S. flammula* se observó visitando durante todo el periodo de estudio, mientras que *P. insignis* solamente durante 7 meses, *E. spectabilis* 4 meses y *C. cyanotus* se observó únicamente durante el mes de febrero. El pico de mayor visitación de *S. flammula* fue en octubre del 2016, mientras que el de *P. insignis* tuvo lugar en mayo del 2017 (Fig. 8).

Existe una relación significativa entre el número de visitas por hora y la cantidad de especies en floración por mes, tanto en bosque de roble como en el páramo (Fig.9). Mientras que no se observó una relación significativa con la cantidad total de plantas en floración por mes, ni en el bosque de roble ($R^2=0.001$), ni en el páramo ($R^2=0.036$).

4.2.2. Caracterización de las visitas

En los videos se observaron al menos tres individuos de *P. insignis* utilizar perforaciones en la base de la corola de *F. splendens*, las cuáles son utilizadas por *E. spectabilis*, pues es la única especie en que la morfología del pico permite usar estas perforaciones. En La Georgina se observó que *P. insignis* también aprovecha perforaciones en la base de la corola de *Passiflora tripartita*, las cuáles son previamente realizadas por individuos de *Diglossa plumbea*. Además, se observaron múltiples individuos de *D. plumbea* visitando *V. consanguineum* durante todo el periodo de floración de esta especie, mientras estos se encontraban en la planta, nunca se observó visitación por parte de colibríes. Por otro lado, consecuentemente con su morfología, las plantas de *V. consanguineum* fueron frecuentemente visitadas por *Bombus ephialatus*.

Durante el periodo de muestreo, solamente se observó a *S. flammula* presentar comportamiento de cortejo, realizando despliegues principalmente en los meses de diciembre y enero. Este comportamiento se registró solamente en el páramo. No se observaron comportamientos agresivos entre especies, solamente se observaron persecuciones entre

individuos conspecíficos de *S. flammula* durante los meses de octubre hasta enero, defendiendo territorios de *V. consanguineum* y *C. arbutoides* o territorios sin recursos florales evidentes. No se observó comportamiento territorial en las otras especies, excepto la vigilancia de un parche de plantas de *V. consanguineum* por parte de un individuo de *P. insignis* durante el mes de abril en el páramo.

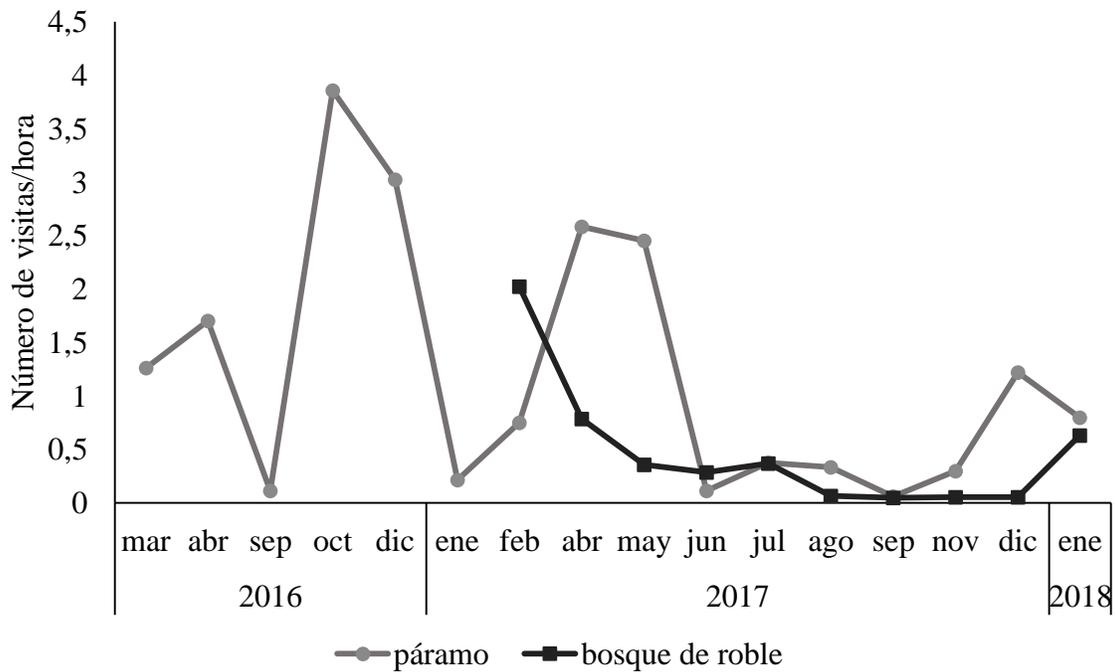


Figura 7. Tasa de visitación (visitas/hora) por mes observadas desde febrero 2017 hasta enero 2018, en el bosque de roble (Los Nimburos) y páramo (Cerro Buenavista), del Cerro de La Muerte.

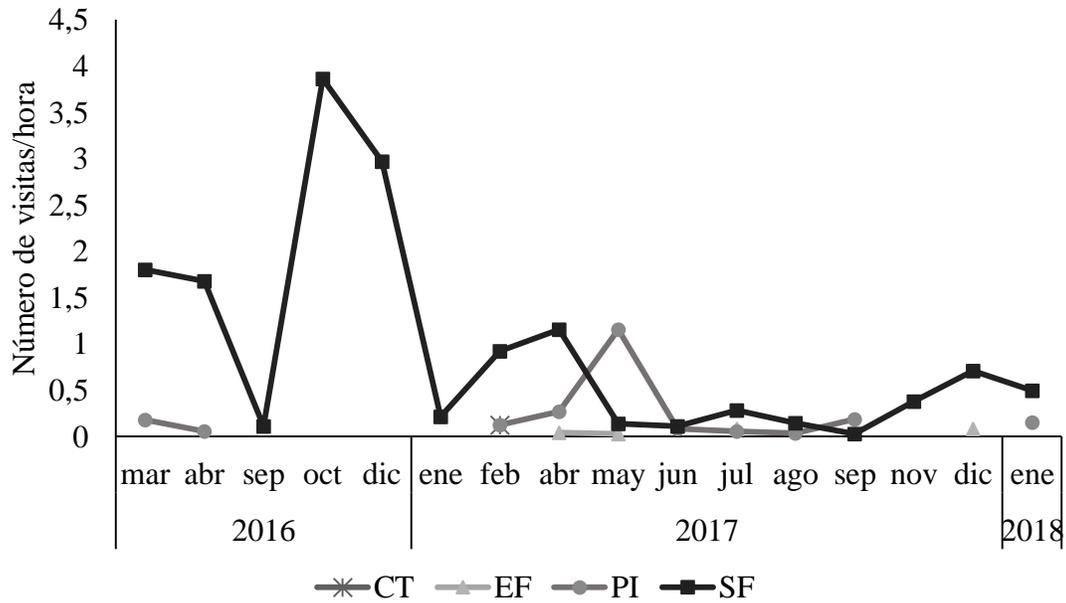


Figura 8. Tasa de visitación (visitas/hora) por mes, según especie de colibrí observadas por mes en el bosque de roble (Los Nimbúlos) y páramo (Cerro Buenavista), desde marzo 2016 hasta enero 2018. CC= *Colibri cyanotus*, ES= *Eugenes spectabilis*, PI= *Panterpe insignis*, SF= *Selasphorus flammula*.

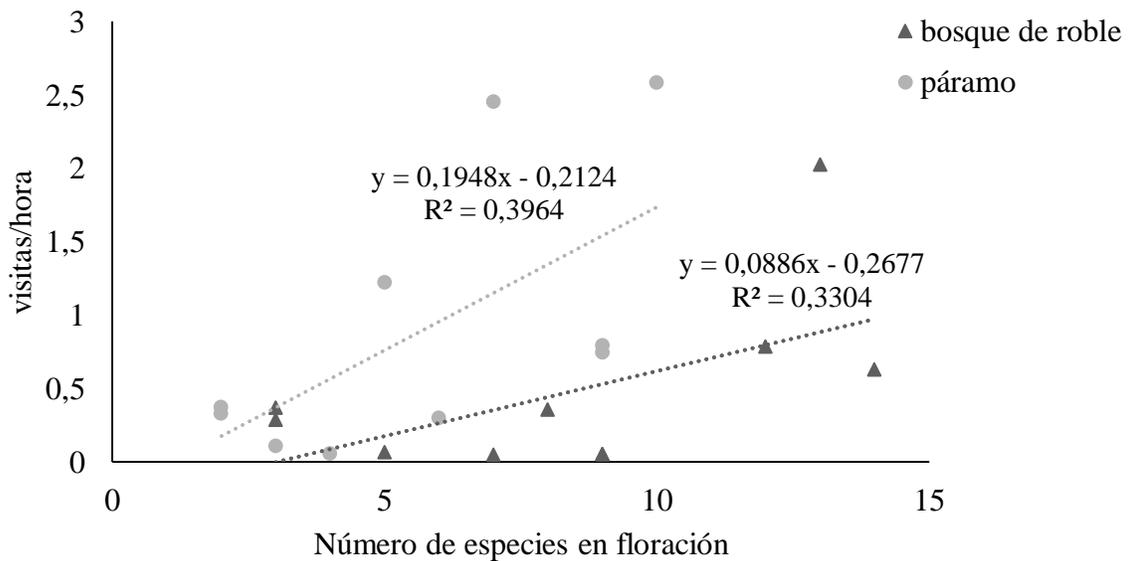


Figura 9. Regresión lineal entre el número de visitas/hora y el número de especies en floración por mes en el bosque de roble (Los Nimbúlos) y páramo (Cerro Buenavista), febrero 2017 - enero 2018.

La actividad de los colibríes se registró desde las 7am hasta las 5pm. En el páramo la actividad se mantuvo más alta durante las primeras horas de la mañana, con una disminución pronunciada al mediodía y un pico de actividad en las últimas horas de la tarde, empezando a aumentar desde las 3 hasta las 5 pm. En el bosque de roble, de igual forma, la actividad se mantuvo más alta durante las primeras horas de la mañana, con un pico de actividad a las 11am y otro a las 2 pm. Sin embargo, la disminución observada en el páramo a mediodía no ocurre en el bosque de roble, sino hasta la 1 pm (Fig. 10).

Selasphorus flammula se perchó durante sus visitas el 41% de las veces, mientras que *P. insignis* se perchó el 57% de las veces. *Colibri cyanotus* se perchó en las únicas dos visitas observadas, mientras que *E. spectabilis* no se perchó en ninguna de las 8 visitas observadas. Este comportamiento parece variar en función de la especie de planta visitada, ya que en las especies *W. ororiensis*, *C. subcoriaceum* y *M. rupestris* los colibríes nunca se percharon, mientras que en las especies *C. valeroi* y *Centropogon talamancensis* los colibríes se percharon en todas las visitas, además en *F. splendens* y *Castilleja tamancensis* los colibríes se perchan muy poco al realizar las visitas (Fig 11).

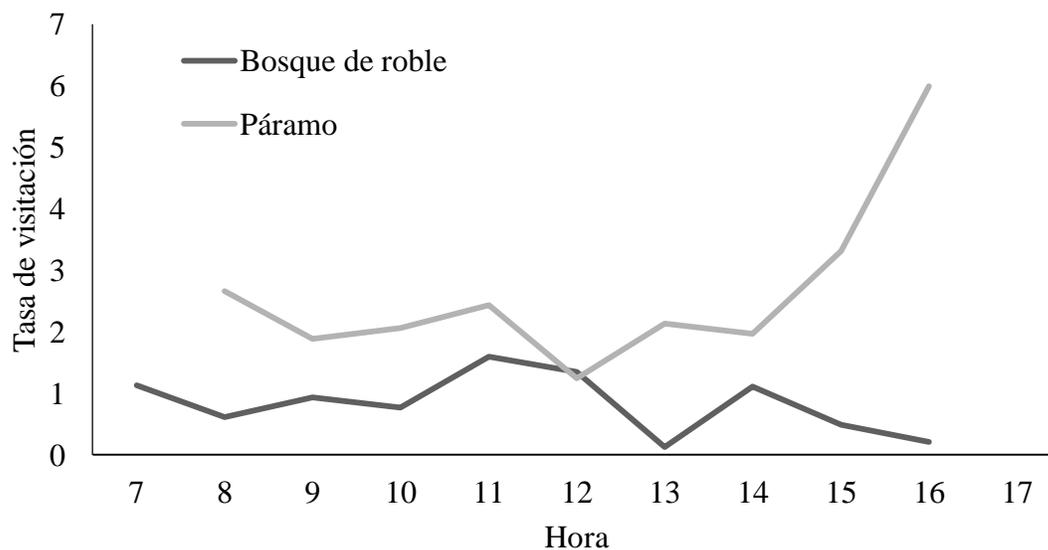


Figura 10. Tasa de visitación (número de visitas observadas por hora/min de grabación) en el bosque de roble (Los Nimburos) y el páramo (Cerro Buenavista) según la hora del día (marzo 2016-enero 2018).

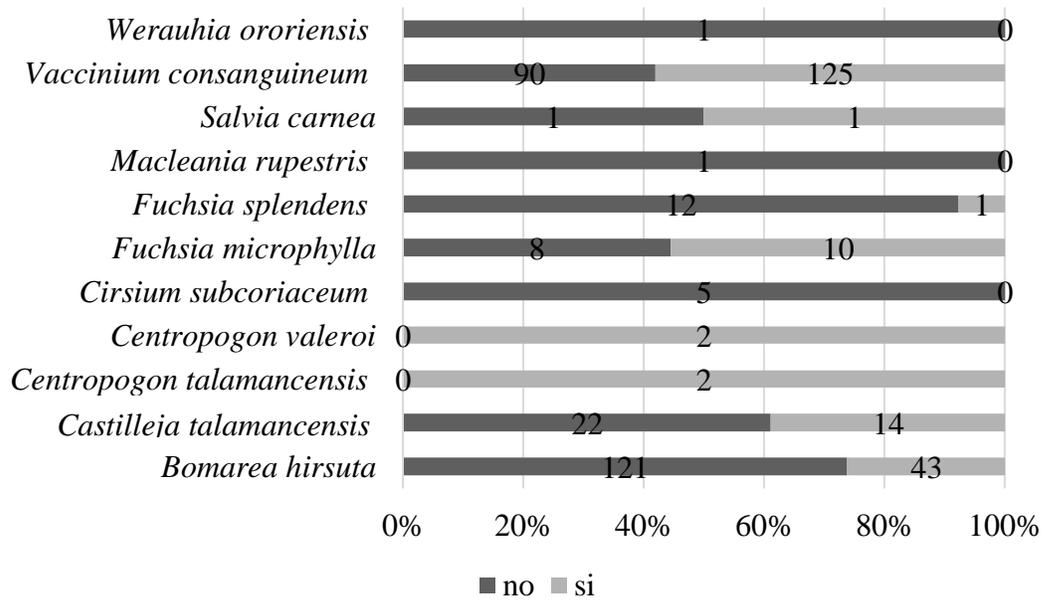


Figura 11. Comportamiento de perchado según especie de planta visitada. Si= se percha en la planta en algún momento durante la visita, no= no se percha en la planta. El número que se muestra en cada barra es el número total de visitas observadas.

El tiempo de duración de las visitas muestra diferencias significativas entre especies de colibrí ($F=2.85$, $g.l.=3$, $p=0.03$) y entre especies de plantas ($F=25.47$, $g.l.=5$, $p<0.001$), mientras que la interacción de ambos factores no muestra un efecto significativo ($F=1.29$, $g.l.=4$, $p=0.27$) (Fig. 12). Después de realizar comparaciones múltiples mediante la prueba de Tukey HSD se observaron diferencias solamente entre *S. flammula* y *P. insignis* ($p<0.05$), siendo mayor en este último. En el caso de las plantas, *B. hirsuta* muestra diferencias con el resto de las especies a excepción de *F. splendens*, siendo menor en todos los casos ($p<0.05$). Además, el tiempo de duración es significativamente mayor en *V. consanguineum* que en *C. talamancensis* y *F. splendens* ($p<0.05$). Por último, el tiempo es mayor en *C. subcoriaceum* que en *F. splendens* ($p<0.05$).

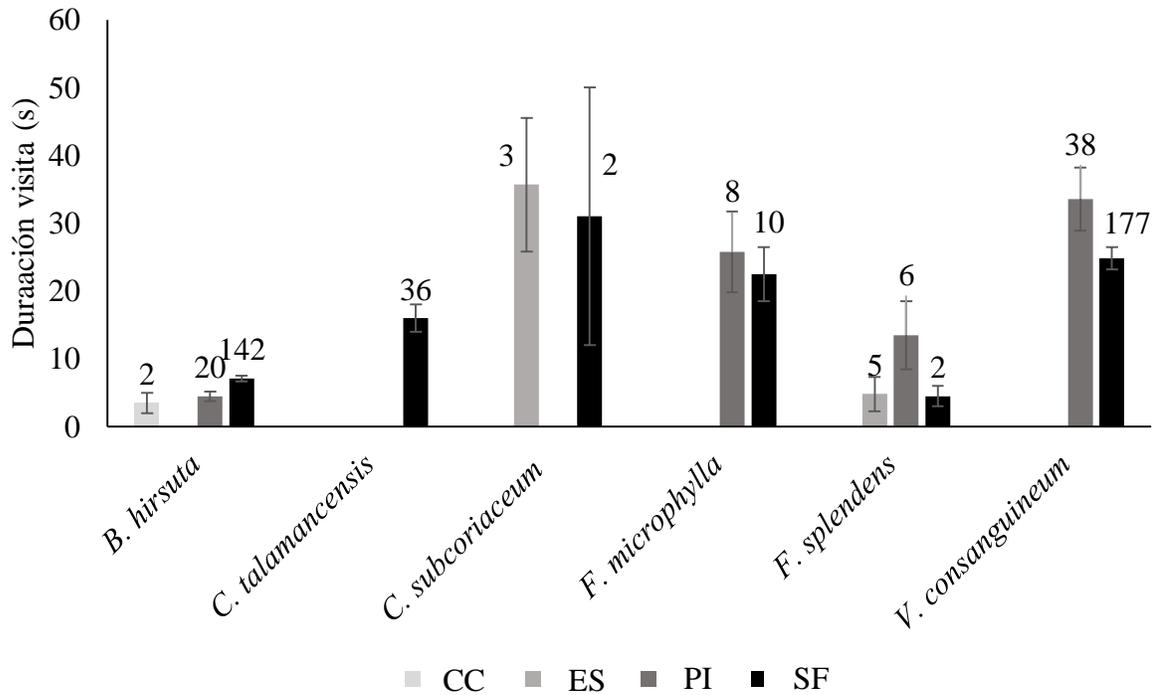


Figura 12. Duración de las visitas según especie de colibrí y especie de planta. Arriba de cada barra se muestra la cantidad de observaciones por especie. CC= *Colibri cyanotus*, ES= *Eugenes spectabilis*, PI= *Panterpe insignis*, SF= *Selasphorus flammula*.

4.2.3. Índice de sobreposición en el uso de recursos

Según el índice sobreposición porcentual de Feinsinger (1976), elaborado a partir de las frecuencias de visitación a cada planta, las especies que más traslapan en el uso de recursos son *S. flammula* y *P. insignis* (Cuadro 3).

Cuadro 3. Índice de sobreposición porcentual entre cuatro especies de colibrí del Cerro de la Muerte según las frecuencias de visitación a cada planta, utilizando la fórmula propuesta por Feinsinger (1976). CC= *Colibri cyanotus*, ES= *Eugenes spectabilis*, PI= *Panterpe insignis*, SF= *Selasphorus flammula*.

	SF	CC	PI	ES
SF	1	0.406417	0.77932	0.042781
CT		1	0.273973	0
PI			1	0.082192
EF				1

4.2.4. Índice de valor de importancia (IVIR)

Según el índice de valor de importancia (IVIR), las especies de plantas con mayor importancia a nivel de comunidad en términos de visitación fueron: *F. splendens*, *V. consanguineum* y *B. hirsuta* respectivamente. De estas, solamente *B. hirsuta* fue visitada por tres de las cuatro especies de colibríes. *Eugenes spectabilis* y *P. insignis* presentan valores altos de intensidad de uso de recurso solamente en una especie de planta, mientras que *S. flammula* y *C. cyanotus* presentan valores altos en dos especies de plantas (Cuadro 4).

Muchas de las especies, como *Castilleja talamancensis*, *Centropogon talamancensis*, *M. rupestris*, *S. carnea*, *Rubus glaucus*, *C. arbutoides* y *M. crepinii* fueron visitadas únicamente por *S. flammula*, y presentan intensidades de uso de recurso muy bajas. Mientras que *C. valerii* fue visitada únicamente por *C. cyanotus* y *W. ororiensis* únicamente por *P. insignis* (Cuadro 4). A pesar de que *C. talamancensis* obtuvo una cantidad importante de las visitas observadas tanto en el páramo como en el bosque de roble, no parece ser de gran importancia para la comunidad en general según el IVIR.

4.2.5. Análisis palinológico

Durante todo el periodo de estudio, se lograron capturar solamente 20 individuos de *S. flammula* (solamente 1 en el bosque de roble y los restantes en el páramo), y 3 individuos de *P. insignis* en el bosque de roble. El esfuerzo de muestreo consistió de 125 horas red en el páramo y 70 horas red en el bosque de roble. Puesto que las muestras de polen obtenidas fueron pocas, no se obtuvo el IVIR con estos datos. Solamente se encontraron 7 morfotipos diferentes y cada individuo presentó solamente 1-3 morfotipos. Además, se capturaron 5 individuos en los cuáles no se encontró polen. Hubo gran dificultad para identificar a nivel de género el polen de la familia Ericaceae, ya que presentan una morfología muy similar y las diferencias se dan principalmente en el patrón de la exina para lo cual se necesita microscopía más avanzada, por lo que se optó por clasificarlo solo a nivel de familia. Además, debido a la gran diversidad de especies en las familias Asteraceae y Poaceae, tampoco se pudieron identificar a nivel de género los morfotipos encontrados (Cuadro 5).

El 50% de las muestras analizadas presentaron polen de *Poaceae* o *Castilleja*, siendo los morfotipos más comunes y que fueron clasificados en su mayoría en la categoría “abundante”. El polen de *Fuchsia* se observó solamente en *P. insignis* en el bosque de roble.

A pesar de que se observó una alta tasa de visitación de *S. flammula* en *Bomarea hirsuta* en los videos, en este caso se observó solamente en dos individuos y en la categoría “raro” (menos de 50 granos de polen). Finalmente, el polen de Asteraceae, Ericaceae y de *Ugni myricoides* se encontró en pocos individuos y en categorías de abundancia baja (Cuadro 5). En diciembre del 2016 se capturó una hembra de *S. flammula* llevando material para nido. La lista de otras especies de aves que se capturaron durante el muestreo se muestra en el Anexo 9.

Cuadro 4. Índice del valor de importancia de los recursos florales (IVIR) para la comunidad de colibríes del Cerro Buenavista (páramo) y Los Nimburos (bosque de roble). En negrita las intensidades de uso que más aportan al IVIR

	<i>Colibri cyanotus</i>	<i>Eugenes spectabilis</i>	<i>Panterpe insignis</i>	<i>Selasphorus flammula</i>	Intensidad total de uso	IVIR
<i>Bomarea hirsuta</i>	0.250	0.000	0.072	0.116	0.439	0.110
<i>Castilleja talamancensis</i>	0.000	0.000	0.000	0.009	0.009	0.002
<i>Cirsium subcoriaceum</i>	0.000	0.090	0.000	2.24613E-05	0.090	0.023
<i>Centropogon talamancensis</i>	0.000	0.000	0.000	2.24613E-05	2.24613E-05	5.62E-06
<i>Centropogon valerii</i>	0.250	0.000	0.000	0.000	0.250	0.063
<i>Fuchsia microphylla</i>	0.000	0.000	0.011	0.001	0.011	0.003
<i>Fuchsia splendens</i>	0.000	0.490	0.006	2.24613E-05	0.496	0.124
<i>Macleania rupestris</i>	0.000	0.000	0.000	5.61533E-06	5.61533E-06	1.4E-06
<i>Salvia carnea</i>	0.000	0.000	0.000	2.24613E-05	2.24613E-05	5.62E-06
<i>Vaccinium consanguineum</i>	0.000	0.000	0.263	0.229	0.492	0.123
<i>Werauhia ororiensis</i>	0.000	0.000	0.001	0.000	0.001	0.000
<i>Rubus glaucus</i>	0.000	0.000	0.000	5.61533E-06	0.000	4.25E-05
<i>Comarostaphyllis arbutoides</i>	0.000	0.000	0.000	0.001	0.001	0.000
<i>Monnina crepinii</i>	0.000	0.000	0.000	2.24613E-05	2.24613E-05	5.62E-06

Cuadro 5. Morfotipos encontrados en las muestras de polen de de la comunidad de colibríes del Cerro de La Muerte. SF= *S. flammula*, PI= *P. insignis*, H= hembra, M= macho, P= páramo, BR= bosque de roble, A= abundante, I= intermedio, R= raro. Se señala con un asterisco (*) las muestras en las que no se encontró polen.

Muestra	Especie	Sexo	Fecha	Sitio	Asteraceae	Bomarea	Castilleja	Ericaceae	Fuchsia	Poaceae	Ugni myricoides
1	SF	H	sep-16	P	-	-	A	-	-	-	-
2	SF	M	sep-16	P	-	-	A	-	-	-	-
*3	SF	M	oct-16	P	-	-	-	-	-	-	-
*4	SF	H	dic-16	P	-	-	-	-	-	-	-
*5	SF	M	dic-16	P	-	-	-	-	-	-	-
*6	SF	H	dic-16	P	-	-	-	-	-	-	-
7	SF	M	dic-16	P	R	-	-	-	-	-	-
8	SF	H	dic-16	P	R	-	-	R	-	-	-
*9	SF	H	dic-16	P	-	-	-	-	-	-	-
10	SF	H	dic-16	P	-	-	-	R	-	A	-
11	SF	H	ene-17	P	R	-	R	-	-	-	R
12	SF	H	ene-17	P	R	-	-	-	-	A	R
13	SF	H	may-17	P	-	-	A	R	-	-	-
14	SF	H	jun-17	P	-	R	A	-	-	R	-
15	SF	H	jul-17	BR	-	R	A	-	-	-	-
16	SF	H	sep-17	P	-	-	A	-	-	-	-
17	PI	-	nov-17	BR	-	-	-	-	A	-	-
18	PI	-	nov-17	BR	-	-	-	-	A	A	-
19	SF	M	nov-17	P	-	-	-	-	-	A	-
20	SF	H	nov-17	P	-	-	A	-	-	A	-
21	SF	H	nov-17	P	-	-	A	-	-	A	-
22	SF	H	nov-17	P	-	-	-	-	-	A	-
23	SF	M	nov-17	P	-	-	-	-	-	A	-
24	PI	-	nov-17	BR	-	-	-	-	A	-	-

4.3. Características morfológicas y aerodinámicas

4.3.1. Patrones generales

Se realizó un total de 292 capturas de colibríes. Se capturaron 112 individuos de *P. insignis* y 38 individuos de *C. cyanotus*. Se capturó una mayor cantidad de hembras (48) que machos (8) de *S. flammula*, mientras que por el contrario en *E. spectabilis* se capturó una mayor cantidad de machos (69) que hembras (17). Se realizaron 11 recapturas que fueron excluidas de los análisis.

Selasphorus flammula es la especie más pequeña, presentando los valores más bajos de peso, largo de pico, y dimensiones alares (relación de forma, relación de aspecto, largo del ala y área del ala), mientras que, por el contrario, *E. spectabilis* es la especie más grande, mostrando los valores más altos en estos mismos caracteres. *Colibri cyanotus* es la especie con el pico más curvo, mientras que las demás especies poseen picos muy rectos. *Panterpe insignis* es muy similar a *C. cyanotus* en todas sus características morfológicas presentando valores medios en todos los caracteres. Sin embargo, estas dos especies difieren significativamente en el largo y la curvatura del pico, ya que *C. cyanotus* presenta un pico más corto y curvo que *P. insignis*. En las especies con dimorfismo sexual (*E. spectabilis* y *S. flammula*) no se presentaron diferencias significativas entre los sexos en ninguno de los caracteres analizados (Figura 13, Anexo 8).

Por otro lado, existen diferencias en las características aerodinámicas entre especies excepto en el caso de la conicidad del ala, ya que todas las especies presentan valores bajos de conicidad. En el caso de la relación de forma, así como en la relación de aspecto se presenta un patrón similar, en el cual *P. insignis* es la única especie que difiere del resto, presentando valores más bajos. En el caso de la carga de disco alar y poder de vuelo, *P. insignis* y *C. cyanotus* presentaron valores significativamente más bajos que *E. spectabilis* y *S. flammula*. Al igual que en el caso de las características morfológicas no hubo diferencias significativas entre sexos en las especies con dimorfismo sexual (Figura 14, Anexo 8).

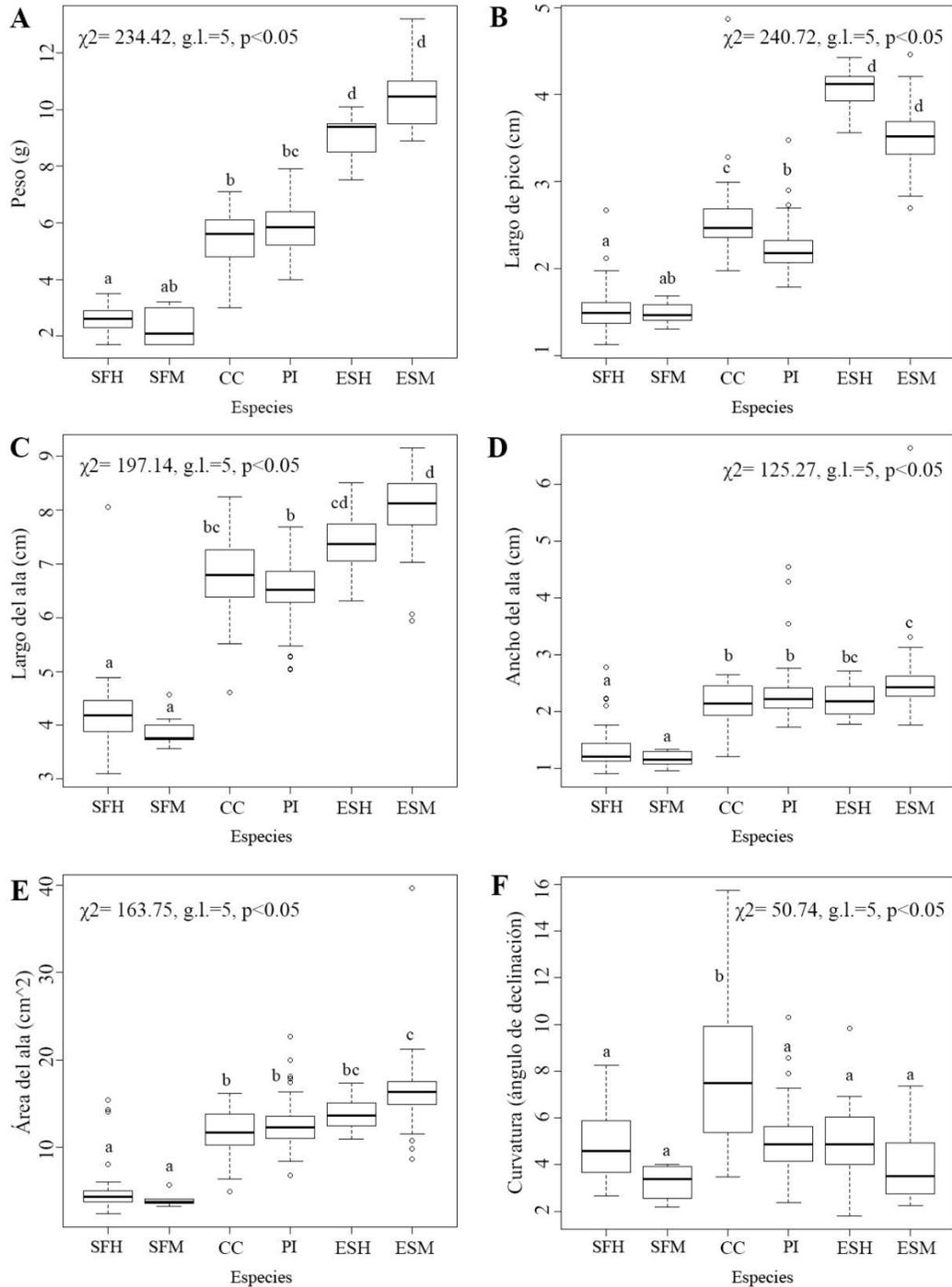


Figura 13. Distribución de valores de las medidas morfométricas de los colibríes del Cerro de la Muerte. CC= *Colibri cyanotus* (n=38), ESM= *Eugenes spectabilis* ♂ (n=69), ESH= *Eugenes spectabilis* ♀ (n=17), PI= *Panterpe insignis* (n=112), SFM= *Selasphorus flammula* ♂ (n=8), SFH= *Selasphorus flammula* ♀ (n=48). Las especies que comparten la misma letra no presentan diferencias significativas.

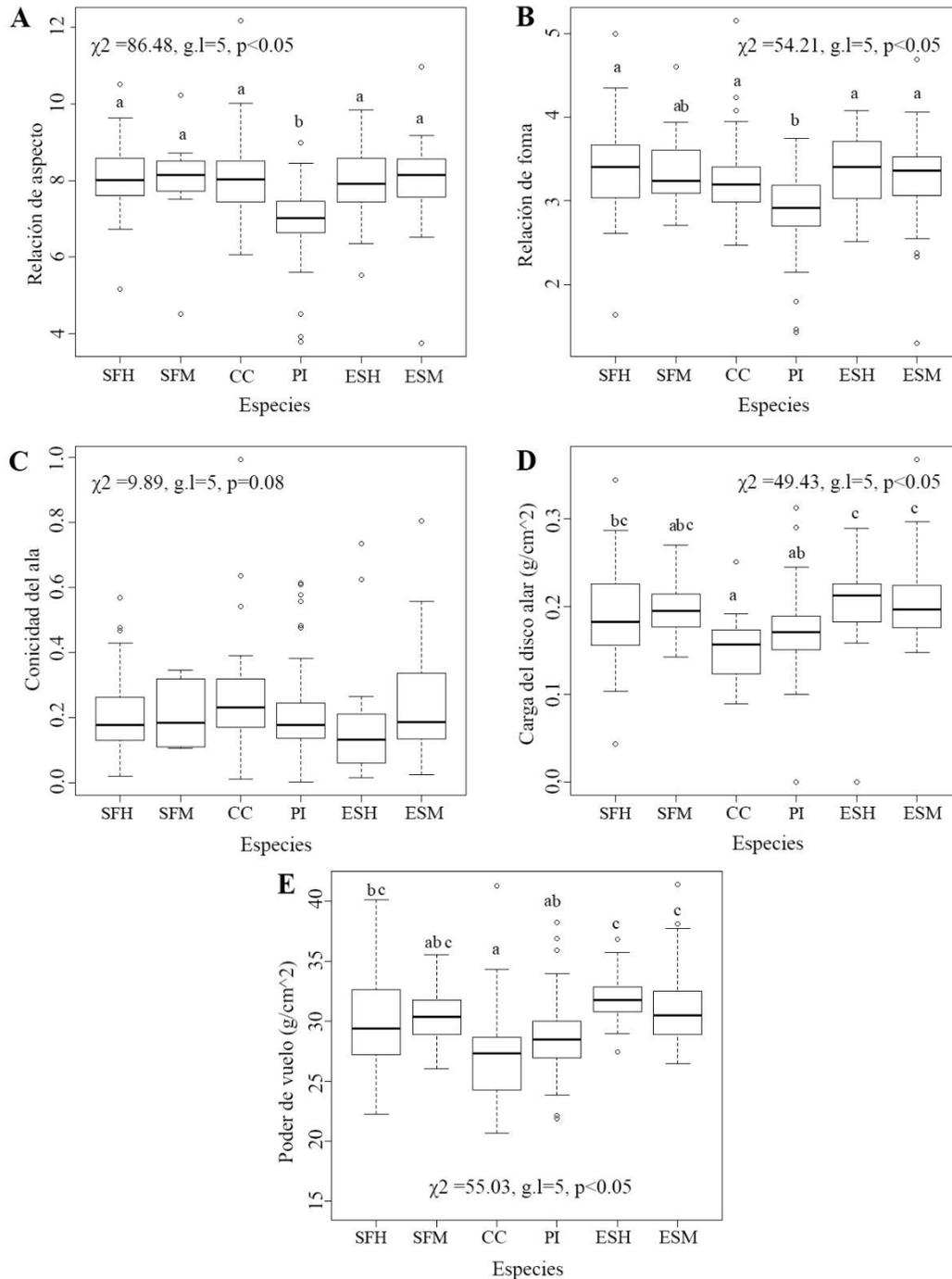


Figura 14. Distribución de valores de las medidas aerodinámicas de los colibríes del Cerro de la Muerte. CC= *Colibri cyanotus* (n=38), ESM= *Eugenes spectabilis* ♂ (n=69), ESH= *Eugenes spectabilis* ♀ (n=17), PI= *Panterpe insignis* (n=112), SFM= *Selasphorus flammula* ♂ (n=8), SFH= *Selasphorus flammula* ♀ (n=48). Las especies que comparten la misma letra no presentan diferencias significativas.

Las medidas morfológicas y aerodinámicas obtenidas se examinaron mediante un Análisis de Componentes Principales (PCA). El patrón de alta dispersión que describe la Fig. 15 está definido por distribuciones uniformemente espaciadas en características de relevancia ecológica como la masa corporal, la longitud del pico y la morfología de las alas. Los primeros tres componentes explicaron el 86.92% de la varianza. La contribución de cada variable morfológica a los tres primeros componentes se muestra en el Cuadro 6.

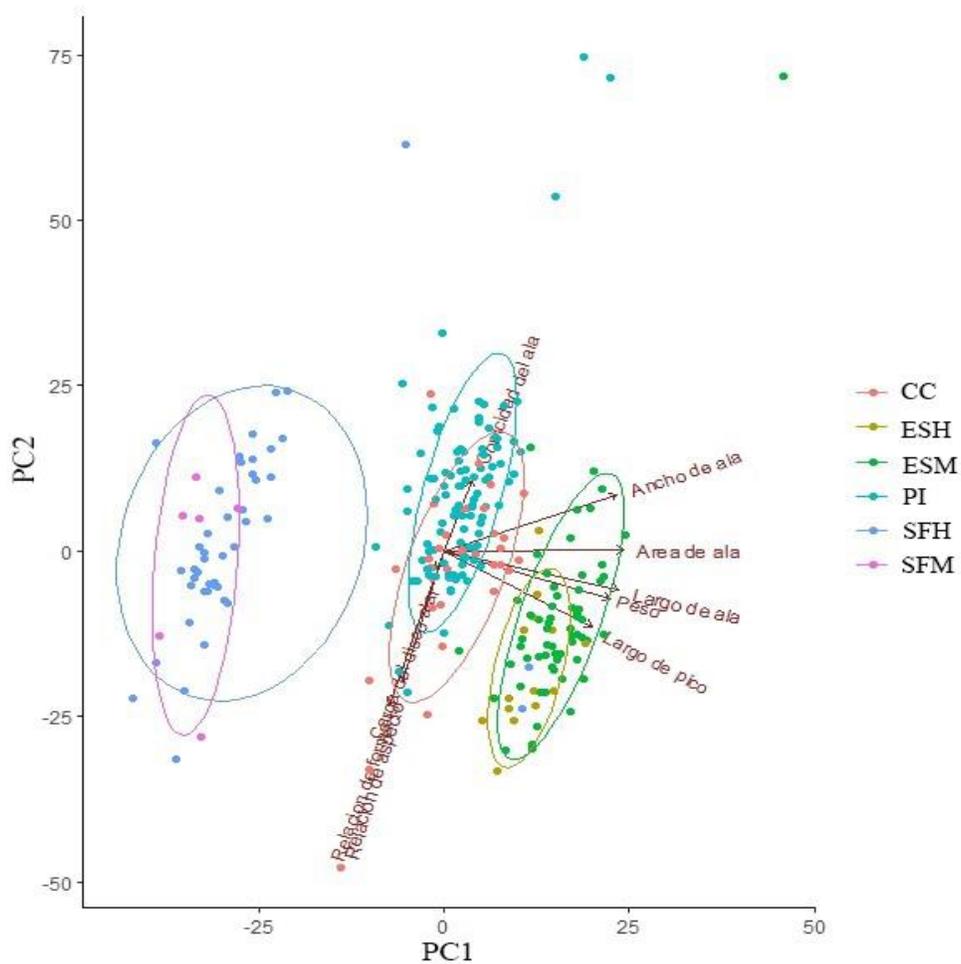


Figura 15. Patrón general de dispersión de los colibríes en el espacio morfológico definido por la interacción de los dos primeros componentes principales que explican el 66 % de la variabilidad para once variables morfológicas y aerodinámicas de cuatro especies del Cerro de la Muerte. CC= *Colibri cyanotus* (n=38), ESM= *Eugenes spectabilis* ♂ (n=69), ESH= *Eugenes spectabilis* ♀ (n=17), PI= *Panterpe insignis* (n=112), SFM= *Selasphorus flammula* ♂ (n=8), SFH= *Selasphorus flammula* ♀ (n=48).

Cuadro 6. Autovalores y autovectores obtenidos en el análisis de componentes principales para las medidas morfológicas y aerodinámicas de la comunidad de colibríes del Cerro de La Muerte diferenciando por sexo en el caso de las especies con dimorfismo. *variables dominantes para cada componente

	PC1	PC2	PC3
Autovalores	2.0769	1.5179	1.4404
% varianza explicada	43.13	23.04	20.75
Autovectores			
Largo de pico	14.8497	9.804043	1.342023
Ancho de ala	20.1597*	5.377967	0.160176
Largo de ala	20.66365*	2.545426	2.394006
Peso	18.70797*	3.794842	6.742465
Relación de forma	2.016822	40.18553*	2.240864
Area de ala	21.8756*	0.003043	3.769473
Relación de aspecto	1.131418	29.26166*	2.412744
Conicidad del ala	0.562763	8.435204	17.86888
Carga del disco alar	0.032375	0.592285	63.06936*

4.3.2. Desplazamiento competitivo

A pesar de que en la Figura 15 se muestran patrones de agrupamiento definidos y espaciados para cada especie de colibrí, esto no es significativo para ninguna de las seis características morfológicas analizadas, por lo que no hay evidencia de desplazamiento de caracteres en estas características (Cuadro 7).

Cuadro 7. Valores calculados del estadístico V descrito por Williams (1995), para detectar desplazamiento competitivo en seis variables morfológicas de la comunidad de colibríes del Cerro de La Muerte.

Características morfológicas	V	Significancia
Peso	0.0816	p>0.10
Largo de pico	0.0288	p>0.95
Largo de ala	0.0696	p>0.10
Ancho del ala	0.1132	p>0.05
Área del ala	0.0822	p>0.10
Curvatura	0.0720	p>0.10

4.3.3 Relación con las tasas de visitación

A partir del ACC se obtuvieron cuatro variables canónicas con correlaciones de 0.7796, 0.6220, 0.4095 y 0.0927, las cuales explican el 41, 33, 21 y 5% de la varianza compartida respectivamente. El modelo general fue significativo ($F=1.4724$, g.l.=4, $p=0.001$). Sin embargo, al analizar cada variable canónica por separado solamente la primera fue significativa (Cuadro 8).

En la Figura 16, los componentes principales (variables morfológicas) están representadas con flechas. Las flechas representan la dirección hacia donde las variables morfológicas aumentan y la longitud de las líneas indica la importancia de cada variable en el modelo. Además, los ángulos entre las flechas de las variables indican la correlación que hay entre ellas. La posición de los colibríes se establece en relación a las variables morfológicas. No se muestran relaciones claras entre las variables morfológicas y las tasas de visitación, excepto para *E. spectabilis* y *C. cyanotus*. En el caso de *E. spectabilis*, el alto peso y largo de pico que son las variables morfológicas que más aportan al PC1 (Cuadro 9) parecen influir en su mayor visitación en *F. splendens* y *C. subcoriaceum*, mientras que en el caso de *C. cyanotus* la mayor curvatura de su pico, la variable morfológica que más aporta al PC3 (Cuadro 9) parece influir en su mayor visitación en *C. valerii*.

Cuadro 8. Prueba de significancia para cada uno de las variables canónicas del Análisis de Correspondencia Canónica.

Variable canónica	g.l	F	p
CCA1	1	2.4117	0.0097*
CCA2	1	1.9241	0.2430
CCA3	1	1.2669	0.3861
CCA4	1	0.2869	0.7319

Cuadro 9. Autovalores y autovectores obtenidos en el Análisis de Componentes Principales para tres medidas morfológicas y una aerodinámica, utilizado para realizar el Análisis de Correspondencia Canónica.

Dimensiones del PCA				
	PC1	PC2	PC3	PCA4
Autovalores	2.575	0.869	0.430	0.125
% varianza explicada	64.378	21.733	10.751	3.137
Autovectores				
Peso	33.70366*	1.692605	11.91970025	52.6840371*
Largo de pico	32.56528*	3.326490	17.08526637	47.0229592*
Curvatura	25.98936	2.934766	70.93258176*	0.1432931
Carga de disco alar	7.74170	92.046138*	0.06245162	0.1497105

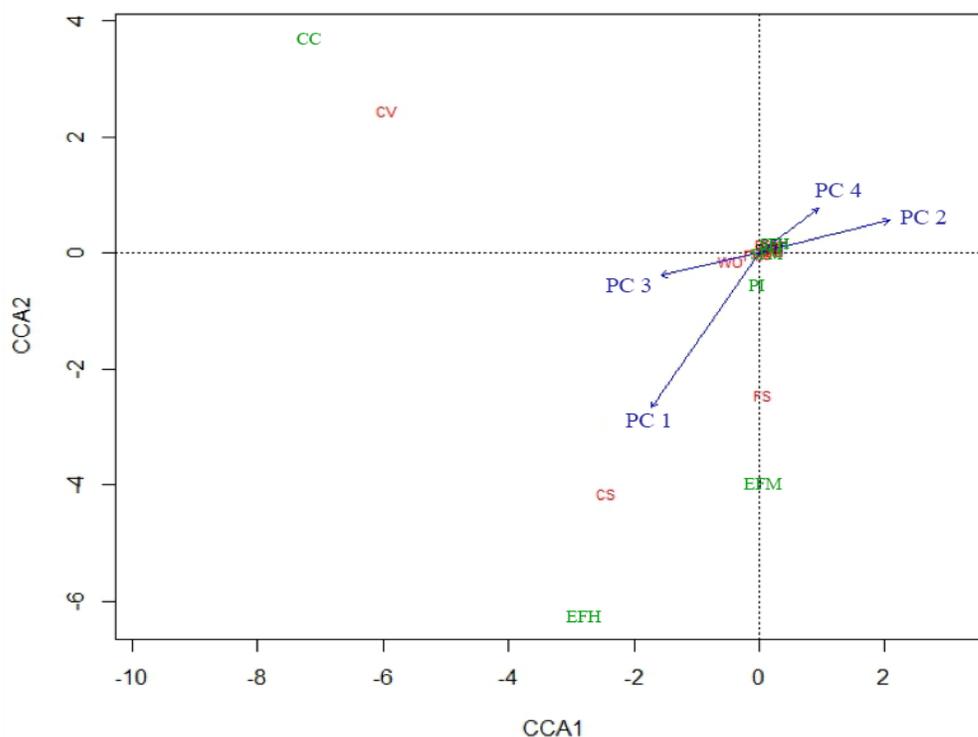


Figura 16. Análisis de Correspondencia Canónica obtenido a partir de los valores de largo de pico, curvatura y poder de vuelo obtenidos para cada especie de colibrí en el PCA y las tasas de visitación a 12 especies de plantas. Azul= componentes principales (variables morfológicas), rojo= plantas, verde= colibríes.

4.4 Estructura de la red de interacciones

Se observó un total de 17 tipos diferentes de interacciones colibrí-planta en el bosque de roble y siete en el páramo. Con una estimación de la cobertura de la muestra del 94% y 100% correspondientemente (Fig. 17), en esta figura se muestra que en el páramo se incluyeron la mayoría de interacciones y se espera poco cambio, no así en el bosque de roble. La red que incluye tanto el páramo como el bosque de roble presenta un total de 12 especies diferentes de plantas y cuatro especies de colibríes, lo que representa un total de 48 interacciones posibles, de las cuáles se observaron solo 17. De los sitios analizados, el bosque de roble presentó los mismos valores, mientras que la red del páramo se reduce a solamente cinco especies de plantas y tres especies de colibríes (Fig. 19). La conectividad fue mayor en el páramo al presentar siete de las 15 posibles interacciones (Cuadro 10).

La cantidad de interacciones por especie fue mayor en el bosque de roble (1.12) que en el páramo (0.87). Estas interacciones entre colibrí-planta tuvieron una frecuencia variable ya que no todas las plantas fueron visitadas en la misma proporción, lo que se representa como el grosor de las líneas en la Figura 20. De acuerdo a esto, las especies más utilizadas fueron *V. consanguineum* y *B. hirsuta* (Fig. 20).

La red del bosque de roble y páramo tienden levemente a la especialización, pero al analizarlas en conjunto esta disminuye sustancialmente, convirtiéndose en una red principalmente generalista. La red con mayor valor de anidación fue el bosque de roble, mientras que el coeficiente de anidación disminuye en el páramo y en la red que incluye ambos hábitats (Cuadro 10).

En los casos de la red conjunta y la sub red del bosque de roble no se obtienen compartimentos o módulos, sino que se trata de una sola red consolidada. Mientras que en el caso del páramo se obtuvieron dos compartimentos: un módulo correspondiente a la interacción entre *E. spectabilis* y *C. subcoriaceum*, quiénes no interactúan con ninguna otra especie de la red, y el segundo módulo correspondiente al resto de la comunidad. La red con mayor traslape de nicho fue el bosque de roble. Además, está fue mayor en colibríes que en plantas en ambos hábitats. La red más robusta a extinciones secundarias fue el páramo, y fue mayor en colibríes que en plantas en ambos hábitats (Cuadro 10). A nivel de especie en ambos hábitats, *S. flammula* fue la especie más generalista visitando una mayor diversidad

de plantas, seguido de *P. insignis*, y finalmente *E. spectabilis* y *C. cyanotus* siendo los más especialistas pues visitan una menor cantidad de especies (Cuadro 11).

Los valores obtenidos no fueron significativamente diferentes de la distribución de matrices aleatorias generadas por el modelo nulo de Vázquez & Aizen (2003) (Fig.19), por lo que no se puede concluir que los valores observados no sean ocasionados por procesos al azar. Con excepción de los valores de especialización, y traslape de nicho de la red que incluyó tanto al páramo como al bosque de roble, y el valor de robustez para plantas en esta misma red, los cuáles se encuentran fuera de los intervalos de confianza obtenidos para la distribución de matrices aleatorias generadas.

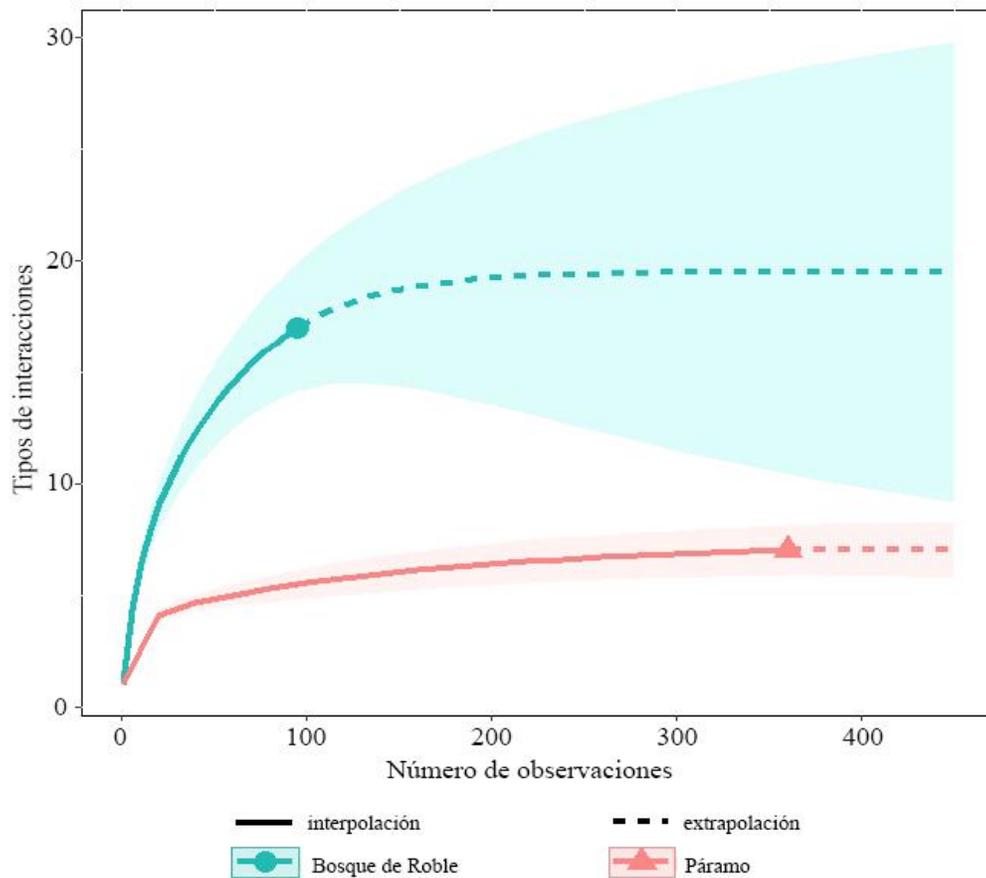


Figura 17. Curvas de rarefacción del tipo de interacciones colibrí-planta (riqueza de interacciones) observadas para cada sitio, utilizando el método “Hill numbers” (Chao *et al.* 2014), con intervalos de confianza del 95% (la curva del páramo se cortó en 450 por lo que no se muestra completamente).

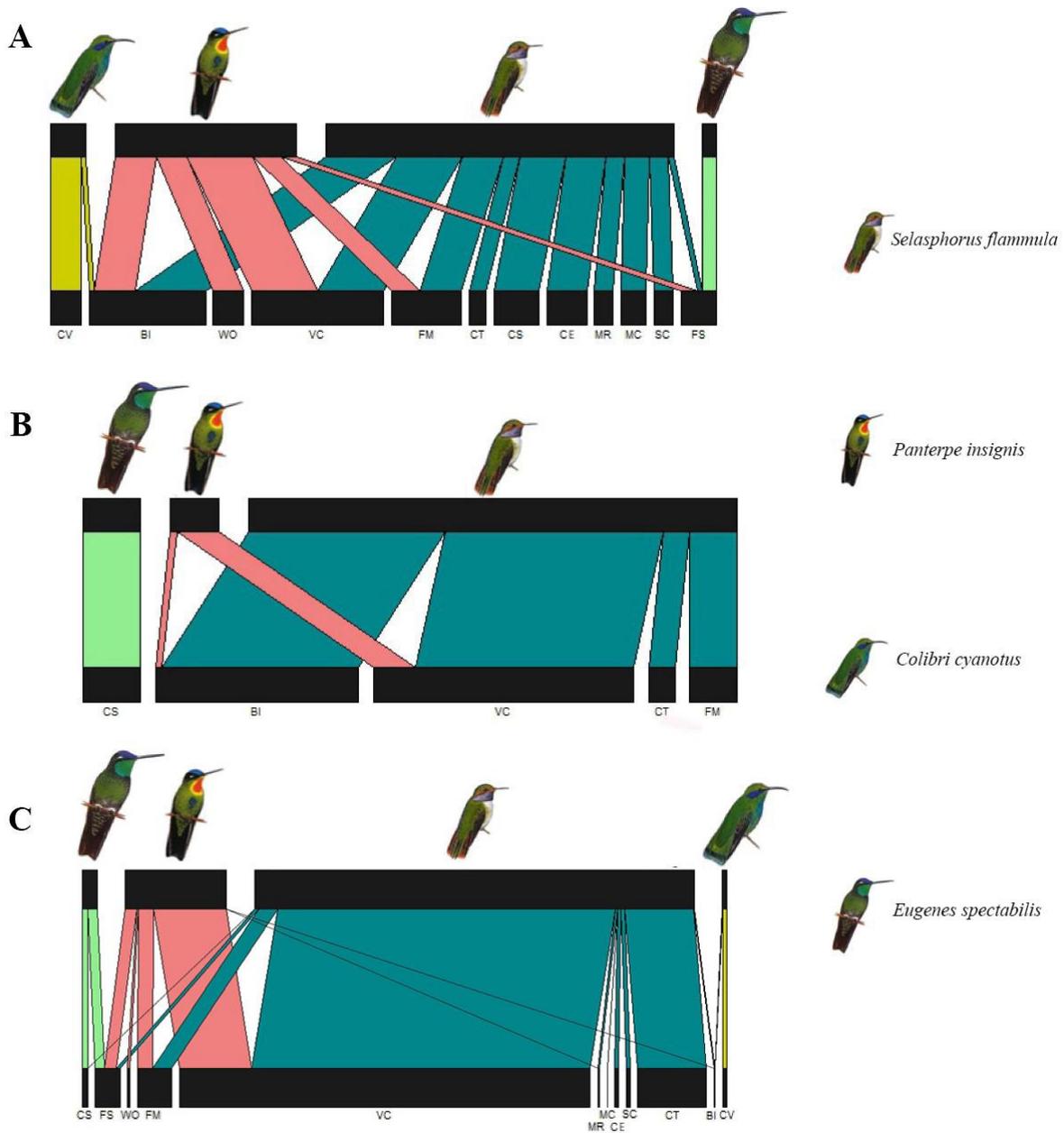


Figura 18. Red de interacción colibrí-planta en el Cerro de la Muerte. A=bosque de roble, B=páramo, C=bosque de roble y páramo. BI= *Bomarea hirsuta*, CE= *Centropogon talamancensis*, CS= *Cirsium subcoriaceum*, CT= *Castilleja talamancensis*, CV= *Centropogon valerii*, FM= *Fuchsia microphylla*, FS= *Fuchsia splendens*, MC= *Monnina crepinii*, MR= *Macleania rupestris*, RG= *Rubus glaucus*, SC= *Salvia carnea*, VC= *Vaccinium consanguineum*, WO= *Werauhia ororiensis*.

Cuadro 10. Parámetros obtenidos para cada una de las redes de interacción observadas en el bosque de roble (Los Nimburos), el páramo (Cerro Buenavista) y ambos sitios en conjunto (febrero 2017-enero 2018).

Parámetros	Red		
	bosque de roble	páramo	Ambos
Conectividad	0.3750	0.4667	0.4791
Promedio de Links por especie	1.1250	0.8750	1.4375
Modularidad	1.0000	2.0000	1.0000
Coefficiente de anidación (NODF)	51.1111	38.4615	64.2129
Especialización (H2)	0.5259	0.5997	0.3309
Traslape de nicho (colibríes)	0.1675	0.2588	0.1883
Traslape de nicho (plantas)	0.5629	0.5917	0.4317
Robustez (colibríes)	0.9166	0.7500	0.9166
Robustez (plantas)	0.8375	0.7114	0.8637

Cuadro 11. Índice de especialización “d” para una comunidad de colibríes del Cerro de La Muerte, en el bosque de roble (Los Nimburos), el páramo (Cerro Buenavista) y ambos sitios en conjunto (febrero 2017-enero 2018).

Especie	bosque de roble	páramo	Ambos
<i>Selasphorus flammula</i>	0.0000	0.0000	0.2056
<i>Panterpe insignis</i>	0.0000	0.0000	0.1347
<i>Colibri cyanotus</i>	0.6703	-	0.9602
<i>Eugenes spectabilis</i>	0.5811	1.0000	0.8090

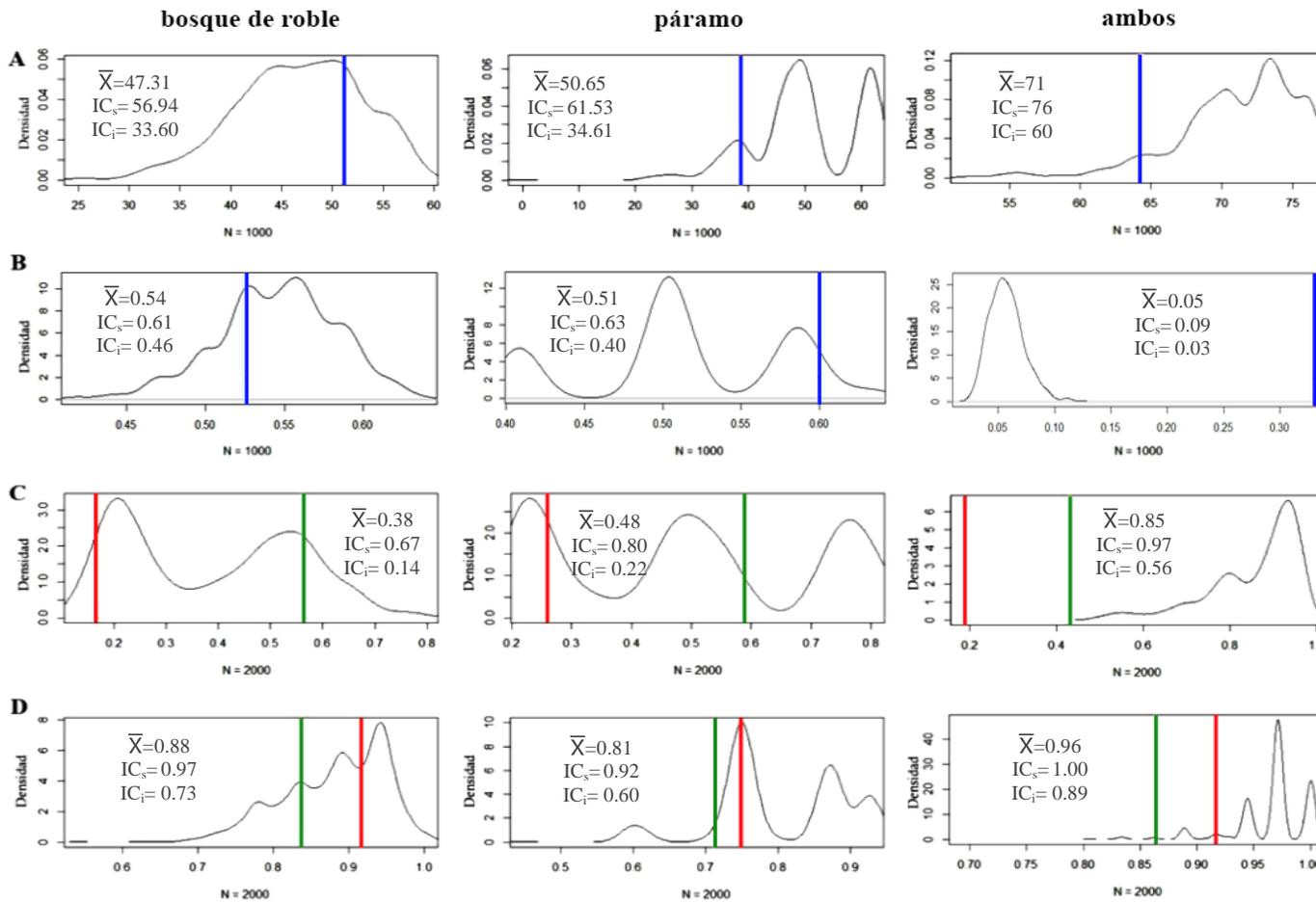


Figura 19. Distribución de matrices aleatorias generadas con el modelo nulo propuesto por Vázquez & Aizen (2003), \bar{X} = media, IC_s = Intervalo de confianza superior, IC_i = Intervalo de confianza inferior. Las líneas representan los valores observados (azul= comunidad, rojo=colibríes, verde=plantas). A= Coeficiente de anidación, B= Especialización “H2”, C= Traslape de nicho, D= Robustez

V. DISCUSIÓN

5.1 Disponibilidad de recursos

La disponibilidad de recursos para colibríes en este estudio fue mucho menor que la observada en otros realizados en páramo y bosque altoandino de Suramérica, como Colombia (Gutiérrez & Rojas 2001, Gutiérrez 2005) y Ecuador (Nieto-Orellana & Silva-Alemán 2012). En dichos estudios la comunidad de plantas varía entre 30 y 58 especies de plantas con las que interactuaron los colibríes. A su vez, la comunidad de colibríes también fue mayor en estas comunidades variando entre 8 y 18 especies. Las marcadas diferencias con las comunidades altoandinas podrían reflejar el grado de aislamiento de la zona del Cerro de La Muerte de los páramos y bosques altoandinos del norte de los Andes, en donde se encuentran las comunidades colibrí-flor más diversas (Gutiérrez et al. 2004, Barrantes 2005, Gutiérrez 2008). A pesar de que en el presente estudio no se estudiaron las características florales de los recursos utilizados, Gutiérrez (2008) señala que la variación de la morfología floral en la cordillera oriental de Colombia es mucho mayor que la observada en Costa Rica (Wolf et al. 1976), y esto podría explicar en parte la mayor riqueza de colibríes de las comunidades altoandinas, en comparación con localidades de alta montaña en Centroamérica.

En Costa Rica, Wolf et al. (1976) registraron la visita de colibríes a 16 especies de plantas en la zona de bosque de roble de La Georgina en el Cerro de la muerte, mientras que Leija (2016) registró visitas en 19 especies de plantas en el páramo. En este estudio a pesar de que se consideraron 20 especies de plantas como posibles recursos para colibríes, se observaron visitas solo en 12 de ellas y solo cinco en el páramo. En este estudio la composición de especies difiere de la observada en los estudios de Wolf et al. (1976) y de Leija (2016). A pesar de que se observaron individuos de *Buddleja nitida*, *Solanum storkii* y *Halenia rhyacophila*, no se tomaron en cuenta ya que no se asocian comúnmente a la visitación por colibríes y no se observó que fueran visitadas durante todo el periodo de estudio. Aunque *B. nitida*, se incluye en el estudio de Wolf et al. (1976), en ese estudio solo se observó de forma muy baja en los registros de polen de *S. flammula*, lo cuál podría ser ocasional.

Aunque no se observaron diferencias significativas en la cantidad de recursos disponibles (número de especies e individuos en floración por mes) entre el bosque de roble

y el páramo, existen diferencias en la composición de especies de cada sitio. Algunas especies presentes en el bosque de roble no se encuentran en el páramo: *C. valerii*, *C. talamancensis*, *W. ororiensis*, *F. splendens*, *M. rupestris*, *S. carnea* y *M. crepinii*. Al igual que en el estudio de Gutiérrez (2005), solo una pequeña fracción de especies crecen tanto en el bosque como en el páramo. En general la vegetación del ecosistema de páramo es poco diversa en comparación con otros tipos de ecosistemas, debido a que pocas especies logran adaptarse a las condiciones climáticas de esta zona (Kappelle 2005a, Mora 2010).

El período de mayor floración se observó en los meses de enero-mayo y el de menor floración entre junio y septiembre tanto en el bosque de roble como en el páramo. Todas las especies de plantas presentaron una floración anual. El periodo de mayor floración observado concuerda con los periodos observados por Vargas (2005) en el páramo y por Wolf et al. (1976) en el bosque de roble. En estos dos estudios se menciona un segundo pico de floración entre los meses de julio a septiembre. Sin embargo, Vargas (2005) toma en cuenta todas las plantas con flor del páramo, mientras que este estudio se centró únicamente en especies ornitófilas. En el estudio de Wolf et al. (1976), las especies que florecen en este segundo periodo son especies que no se encontraron en la zona de estudio (*Cavendishia smithii*, *Gaiadendrom poasense*, *Miconia* sp., *Gaultheria donnellii*); otras especies se observaron en muy baja cantidad (*C. talamancensis* y *C. valerii*). Ávalos et al. (2012), al realizar un análisis de las cargas polínicas en este mismo sitio (La Georgina) observó que las cargas fueron mayores durante la época seca y menores durante la época lluviosa.

5.2. Patrón de uso de los recursos

5.2.1. Tasas de visitación

Se ha demostrado ampliamente que la variación en la composición y abundancia de los colibríes se encuentra relacionada con la variación y la composición de los recursos florales disponibles (Wolf 1970, Wolf et al. 1976, Feinsinger & Colwell 1978, Stiles 1979, Farji 1991, Lara 2006, Partida et al. 2012, Rodrigues & Rodrigues 2015). Inclusive los patrones de reproducción, muda y movimientos poblacionales se encuentran estrechamente relacionados con la cantidad de recursos y la época de floración de las plantas (Stiles 1979, Stiles 1985, Toloza-Moreno et al. 2014). Los datos aquí presentados son consistentes con

esta afirmación, ya que, aunque no se mostró una correlación significativa entre la tasa de visitación y la cantidad total de individuos en floración, las tasas de visitación sí aumentan al incrementarse la cantidad de especies en floración, lo que demuestra la importancia de la diversidad de recursos disponibles. Es posible que la cantidad de individuos en floración no represente la cantidad de flores y recursos energéticos para los colibríes, ya que existen especies con mayor o menor despliegue floral, lo cual no se tomó en cuenta.

La especie *S. flammula* fue la más común en términos de observaciones de visitación. La mayor cantidad de visitas se dio entre octubre y diciembre, lo que concuerda con el desplazamiento de esta especie a altitudes más bajas después de la época reproductiva, siendo menos abundante durante abril a julio (Hainsworth & Wolf 1972a, Wolf et al. 1976). Esta especie también es la más común en otras zonas altas del país, tales como el Volcán Irazú y el Volcán Turrialba (Mora 2010). En ese estudio, *S. flammula* y *E. spectabilis* fueron las especies más abundantes, sin embargo, no hubo observaciones ni de *P. insignis*, ni de *C. cyanotus* (Mora 2010). Esto puede ser debido a las diferencias en la composición de especies de plantas, ya que según Vargas (2005), los volcanes Irazú y Turrialba se pueden considerar como “paramillos”, porque presentan elementos florísticos propios del páramo, pero con una estructura y fisionomía diferentes, así como una menor diversidad de plantas.

El 85% de las capturas de *S. flammula* realizadas en La Georgina (bosque de roble) fueron hembras. Se ha propuesto que, para este género existe una mayor proporción de hembras que de machos (Howell & Gardali 2003). Sin embargo, el 60% de las visitas observadas en el páramo fueron realizadas por machos. Durante la época reproductiva el número de machos es similar al de las hembras, después de este periodo los machos desaparecen, probablemente porque se desplazan a menores altitudes. Mientras que las hembras y juveniles permanecen en la zona (Gilberth Barrantes, comunicación personal). Esto sugiere una separación de nichos a nivel altitudinal entre machos y hembras.

La baja presencia de *C. cyanotus* y *E. spectabilis* en el páramo puede deberse a la asociación que tienen con especies de plantas como *C. valerii*, *F. splendens* y *C. subcoriaceum*, las cuales se encuentran mayormente en la transición de bosque de roble a páramo (Colwell et al. 1974, Wolf et al. 1976, Leija 2016). Aunque estas especies de plantas se encontraron en el bosque de roble, su abundancia fue muy baja, lo que concuerda con los bajos registros de visitación por parte de estas dos especies. *Colibri cyanotus* y *E. spectabilis*

se han registrado en otros estudios en el país solamente algunos meses del año y se sabe que pueden migrar altitudinalmente dependiendo de los recursos florales (Wolf *et al.* 1976, Barrantes 2005). Por otro lado, Wolf *et al.* (1976) propone que *C. cyanotus* no es parte de la composición original de la comunidad y que incrementó su abundancia en esta zona debido a la alteración del hábitat después de la construcción de la carretera interamericana.

La abundancia de las cuatro especies fue baja en comparación con estudios realizados en comunidades cercanas como lo es La Georgina. Este sitio, en dónde se ubica un restaurante y cabinas se encuentra aproximadamente a unos 3km del bosque de roble de Los Nímbulos. La Georgina mantiene comederos artificiales para los colibríes. Esta práctica es común en restaurantes, hoteles y áreas de recreación. Ávalos (2012), llevó a cabo un estudio para determinar el efecto de los comederos artificiales en las cargas de polen de los colibríes, en el bosque de roble de La Georgina y determinó que, los comederos artificiales atraen colibríes desde de distancias considerables, alejándolos de las flores, al menos en algunas épocas del año. La mayoría de los colibríes atrapados en los comederos no portaban polen o portaban muy poco. Por otro lado, en La Georgina también se encuentra un jardín que presenta una gran cantidad de plantas ornitófilas y que representa una fuente de recurso importante para los colibríes de esta zona, encontrándose también especies de plantas introducidas como *Passiflora mixta* y diferentes híbridos de *Fuchsia*. La mayor diversidad de recursos en esta zona, en contraste con la baja diversidad de recursos en el bosque de roble de Los Nímbulos podrían ser los causantes de la baja tasa de visitación observada en este sitio durante el estudio. Una reducción en la abundancia de polinizadores ocasiona una reducción en la frecuencia de visitación y posiblemente una reducción en el éxito reproductivo de las plantas (Aguilar *et al.* 2006, Vázquez & Aizen 2006).

Por otro lado, se presentó una disminución en la cantidad de visitas en los meses posteriores al “tormenta Nate”, la cual se dio en octubre del 2017. Esta tormenta impactó Estados Unidos y Centroamérica ocasionando graves impactos en todo Costa Rica con precipitaciones de 300 mm en un periodo de 24h y ráfagas de viento de 63 a 118 km/h principalmente en los sectores montañosos. Esto también se refleja en las condiciones climáticas reportadas para el Cerro Buenavista durante este mes (Figura 2). Esta tormenta provocó inundaciones, deslizamientos y daños en la infraestructura vial, incluyendo la Carretera Interamericana Sur (Mora & Rodríguez 2018), y por lo cual durante este mes no se

podieron registrar datos. Los huracanes, tormentas y otros eventos climáticos pueden ocasionar efectos directos en las poblaciones de aves como la mortalidad por exposición a los vientos y lluvias o desplazamiento de individuos a otros sitios. Sin embargo, también pueden afectar las poblaciones indirectamente principalmente después del evento, debido a la pérdida de recursos alimenticios o sustratos de forrajeo, la pérdida de nidos o sitios de descanso y también pueden ocasionar mayor vulnerabilidad a la depredación (Wiley & Wunderle 1993, Wunderle 1995).

Tanto en las observaciones directas como en los videos se observó gran cantidad de individuos de *D. plumbea* visitando *V. consanguineum*. Las especies de *Diglossa* obtienen néctar casi exclusivamente de flores adaptadas para la polinización por colibríes, por lo que es común que vivan en simpatria con una o más especies (Colwell et al. 1974, Rojas-Nossa 2007). Esta especie suele percharse en una flor o cerca de ella para extraer el néctar a través de la base de la corola, perforando la flor con su mandíbula (Rojas-Nossa 2007). Esta misma especie realiza perforaciones en *F. splendens*, las cuáles pueden ser posteriormente utilizadas por *P. insignis*, como se observó en varias ocasiones.

Por otro lado, se observó que, en La Georgina, *P. insignis* también aprovecha las perforaciones realizadas por *D. plumbea* en *P. mixta*. Esta es una especie introducida de Suramérica y es polinizada por *Ensifera ensifera* en su distribución nativa, la cuál es la especie con el pico más largo del mundo en relación a su tamaño y que le permite alcanzar la base de la corola de esta especie (Gutiérrez & Rojas 2001). Ninguna de las especies de colibríes de la comunidad del Cerro de La Muerte puede alcanzar la base de la corola de *P. mixta* debido a que el tamaño del pico no es lo suficientemente largo. A pesar de que se considera que las características morfológicas del pico y la flor influyen en gran medida el comportamiento de forrajeo de los colibríes (Rodríguez-Fores & Stiles 2005), en este caso en particular no es definitivo ya que *P. insignis* puede aprovechar este y otros recursos como se mencionó anteriormente utilizando las perforaciones realizadas por *D. plumbea*, e inclusive puede realizar sus propias perforaciones (Colwell 1973).

La presencia de ladrones de néctar comúnmente reduce el éxito reproductivo de la planta, dañando las partes reproductivas y alejando los polinizadores. Sin embargo, al dejar la flor desprovista de néctar podría causar que los polinizadores visiten una mayor cantidad de flores, siendo potencialmente ventajoso para la planta (Arizmendi 2001). En el caso de la

comunidad de Cerro de la Muerte no se observaron visitas de ninguna especie de colibrí mientras *Diglossa* estuviera forrajeando por lo que muy posiblemente la presencia de esta especie aleja a los polinizadores de la planta.

5.2.2 Especies de plantas más utilizadas (IVR)

La planta más visitada en el páramo fue *V. consanguineum*, la cual presenta flores pequeñas y de color blanco, características asociadas a la polinización por insectos, además esta especie es principalmente polinizada por abejas de la especie *Bombus ephippiatus* (Brenes 2016). Sin embargo, se ha demostrado la importancia de las plantas no ornitófilas, sobre todo cuando la disponibilidad de especies ornitófilas es baja (Arizmendi & Ornelas 1990, Araújo, Rodrigues & Araujo 2011, Araújo et al. 2013). En una comunidad de colibríes ermitaños de la Amazonía colombiana, Rodríguez-Flores & Stiles (2005) observaron que menos del 70% de las plantas utilizadas se clasificaban como ornitófilas y Maruyama et al. (2013) determinaron que en el Cerrado en Brasil la comunidad de colibríes depende de flores “no- ornitófilas” para poder suplir sus requerimientos de energía.

Anteriormente ya se ha reportado una asociación fuerte en *V. consanguineum* y *S. flammula* que es la especie de colibrí más común de Cerro de La Muerte, aunque también puede ser visitada con regularidad por *P. insignis* (Wolf et al. 1976), como también se observó en este estudio. La importancia de este recurso para estas dos especies radica posiblemente en su gran despliegue floral y la amplia duración de su floración (5 meses). Además, puede llegar a ser muy importante cuando plantas de mayor preferencia de estas especies de colibríes no se encuentran en floración (Wolf et al. 1976). Por otro lado, en el caso de *S. flammula*, debido a su pequeño tamaño es probable que sea forzado por las otras especies de colibríes a utilizar especies de plantas con flores pequeñas, poca producción de néctar o néctar más diluido (Wolf et al. 1976). Esta especie presenta una concentración de néctar intermedia dentro de esta comunidad (1.04 - 1.13 cal/ μ l) (Wolf et al. 1976). A su vez, el tamaño de *S. flammula* lo hace más eficiente para el uso de estos recursos que no suplen los requerimientos energéticos de especies más grandes (Wolf et al. 1976). La fuerte relación observada entre *S. flammula* y *V. consanguineum* también es el resultado de la correspondencia entre el pico corto de *S. flammula* y la corola corta de esta especie (Wolf et al. 1976).

Dentro de las especies de plantas más visitadas también estuvo *C. talamancensis*. Se conoce que la gran mayoría de especies de este género son principalmente polinizadas por colibríes, aunque algunas especies también pueden ser polinizadas por abejas (Duffield 1972). Por otro lado, esta especie presenta una floración continua durante todo el año (Wolf et al. 1976, Vargas 2005, Lejía 2016). Esto pudo haber ocasionado que fuera una de las plantas más utilizadas ya que fue el único recurso que estuvo presente en ambos sitios (páramo y bosque de roble) durante todo el año. La floración continua es de suma importancia principalmente para los colibríes residentes, que necesitan encontrar recursos de néctar todo el año (Lara 2006). Esto concuerda con la gran importancia de esta especie según el IVIR para *S. flammula*.

Otra de las especies más visitadas fue *B. hirsuta*, esta especie también es visitada en otras zonas altas de Colombia (Tolosa-Moreno et al. 2014). Es una de las plantas con mayor producción de néctar en comparación con otras especies del Cerro de La Muerte, llegando a producir hasta 15ul durante 12 horas diarias (Wolf et al. 1976). En el presente estudio *B. hirsuta* fue visitada solamente por *S. flammula* y *P. insignis*. Sin embargo, otras especies de este mismo género pueden ser visitadas por diferentes especies de colibríes. Wolf et al. (1976) reportó visitas de *E. spectabilis* en *B. costaricensis*, probablemente la diferencia en los visitantes florales entre estas dos especies radica en las diferencias en la longitud de la corola, ya que *B. costaricensis* presenta una corola más larga, lo que impide su uso por otras especies (Colwell 1973).

Es importante considerar que especies como *C. arbutoides*, *M. rupestris* y *E. myrtiloides*, por su tamaño o ubicación en el dosel fueron difíciles de grabar. Por lo tanto, la importancia de estas especies como recursos para los colibríes ha sido probablemente subestimada en esta comunidad, ya que, por ejemplo, se ha demostrado que *M. rupestris* es de gran importancia en otras comunidades de altura (Parada-Quintero et al. 2012), y su congénere *M. rupestris* es de gran importancia para *P. insignis* (Wolf et al. 1976).

Debido a que, la mayoría de especies de la comunidad es visitada también por otros grupos de polinizadores, principalmente insectos, es probable que la cantidad de polinizadores no sea un factor limitante para las poblaciones de plantas principalmente en el ecosistema de páramo en el Cerro Buenavista. No así en el bosque de roble, ya que existe una mayor cantidad de especies ornitófilas, visitadas principalmente por colibríes. Por

ejemplo, se ha demostrado que el éxito reproductivo de *M. rupestris* se ve limitado por la cantidad de polen recibida en el Cerro de La Muerte (Fuchs et al. 2010).

5.2.3 Territorialismo y cortejo

No se observaron interacciones agresivas inter-específicas. Similarmente en el estudio de Leija (2016) se observaron interacciones negativas solamente en ocho ocasiones. Esto puede deberse a la baja cantidad de recursos disponibles para los colibríes en la zona. Ya que la abundancia de estos comportamientos incrementa con la disponibilidad de recursos disponibles en los territorios, debido a que se necesita una gran cantidad de energía para estos comportamientos territoriales, los territorios deben ser de alta calidad (Dearborn 1998). En otros estudios en dónde la disponibilidad de recursos fue mucho mayor, así como en comederos artificiales, las interacciones agresivas inter-específicas son bastante comunes (Stiles & Wolf 1970, Dearborn 1998, Camfield 2006, Peralta 2014, Ávalos et al. 2012). La poca cantidad de interacciones negativas sugiere que los recursos florales no son lo suficientemente abundantes o ventajosos como para establecer o defender territorios (Wolf 1970). Por otro lado, la no presencia de interacciones interespecíficas puede deberse al poco traslape en el uso de recursos observado entre las especies.

En el caso de interacciones agresiva intra- específicas, al igual que en el estudio de Clark et al. (2001), se observaron persecuciones entre individuos de *S. flammula* principalmente durante la época reproductiva (octubre-diciembre), defendiendo territorios con presencia de *C. arbutoides* y *V. consanguineum* o territorios sin recursos florales. Estas dos especies de plantas presentan un gran despliegue floral por lo que probablemente es más eficiente defender estos parches que parches con especies con un bajo despliegue floral como *C. talamancensis* o *B. hirsuta* en dónde no se observaron estos comportamientos. Estas especies generalmente se encuentran más dispersas (Ohashi & Yahara 2001), y los colibríes tienden a seguir rutas. Por otro lado, Clark et al. (2011) proponen que *S. flammula* además de establecer territorios por recursos florales, podría ser para la obtención de otros recursos, tales como insectos, de los cuales las hembras tienen una alta demanda durante la época reproductiva. Además, también sugieren que, al necesitar áreas abiertas para realizar sus despliegues, la función principal del territorio podría ser el cortejo.

5.2.4. Patrón de actividad diaria

Los colibríes en particular, debido a su gran demanda de energía responden rápidamente a cambios en los factores físicos tales como la temperatura y la radiación solar (Tooze & Gass 1985). Durante la noche y madrugada los colibríes no son activos, en la mayoría de casos utilizan el mecanismo de torpidez. Este mecanismo baja la actividad fisiológica al mínimo, disminuyendo también la temperatura corporal y el consumo de oxígeno, con el fin de ahorrar energía (Stiles 1995, Hainsworth et al. 1977, Córdova & Urgilés 2017). Este mecanismo es utilizado cuando se presentan condiciones extremas como bajas temperaturas en lugares con recursos limitados (Whittow 1986). La recuperación de la energía perdida en este periodo de inactividad por lo general se da durante las primeras horas de la mañana (Krüger et al. 1982). Por otro lado, durante las frías horas de la mañana, los insectos se encuentran menos activos, disminuyendo así la competencia (Maruyama et al. 2012). Esto concuerda con mis observaciones, ya que la actividad comenzó desde las 7 am en el bosque de roble y las 8 am en el páramo.

En el páramo se observa una disminución en las visitas al mediodía, cuando la temperatura y la radiación suelen ser las más altas. En los días más soleados, los colibríes se alimentan principalmente de artrópodos durante las horas más calientes del día (11:00 a.m-3:00 p.m). Durante este tiempo usualmente las plantas tienden a reducir la producción de néctar para evitar la pérdida de agua (Tamm & Gass 1986, Abrahamczyk & Kessler 2015). La disminución observada en el páramo a medio día, se da en el bosque de roble hasta la 1:00 pm. Es probable que existan movimientos altitudinales desde el páramo hacia el bosque de roble, dependiendo de las condiciones ambientales.

Las visitas aumentan durante las últimas horas de la tarde en ambos sitios. Probablemente el ayuno o la baja actividad durante el mediodía, provoca la necesidad de compensar esta pérdida energética durante estas últimas horas, ya que según Tooze & Glass (1985) estos ayunos pueden tener consecuencias drásticas para la supervivencia si no se compensan. Esta compensación además puede funcionar como preparación para la torpidez, para reducirla o no entrar del todo en este estado. Este patrón de actividad mayor durante las primeras horas de luz y después brevemente durante las horas de la tarde también fue observado por Beuchant et al. (1979), quienes también observaron que la diferencia entre la mañana y la tarde es más marcada en bajas temperaturas.

5.2.5. Comportamiento de forrajeo

Los colibríes son ampliamente reconocidos por su comportamiento de vuelo suspendido, que es el tipo de vuelo más demandante de energía y se incrementa en las zonas altas (Suarez 1992, Suarez 2002, Altshuler et al. 2004b). En comparación con otras aves, los colibríes tienen patas poco desarrolladas para percharse y presentan diferentes adaptaciones morfológicas que favorecen el vuelo suspendido (Pyke 1981). Sin embargo, aunque el vuelo suspendido se encuentra muy desarrollado en los colibríes, no es exclusivo de la familia Trochilidae y no necesariamente es su modo principal de forrajeo (Miller 1985). Se ha observado que a altas elevaciones los colibríes tienden a percharse frecuentemente, inclusive en las inflorescencias (Yanega 2007, Stiles 2008). Las especies que se encuentran en estas elevaciones tienden a tener patas más largas y fuertes que especies que raramente se percharan mientras obtienen el néctar (Feinsinger & Colwell 1978, Stiles 2004). Ornelas (1996) observó que el 8% de las especies de colibríes decidieron percharse cuando la planta ofreció una percha adecuada, posiblemente para reducir el gasto energético. Esto concuerda con los resultados obtenidos en este estudio, ya que en el 43% de las visitas, los colibríes se percharon. Este comportamiento, fue más común en ciertas especies (*C. valerii*, *C. talamancensis*, *V. consanguineum* y *F. microphylla*), lo cual probablemente está relacionado con la presencia de perchas adecuadas.

Miller (1985) propone que la razón por la cual se ha extendido la creencia de que el vuelo suspendido es la única forma de forrajeo para los colibríes es porque la mayoría de estudios están centrados en especies ornitófilas, las cuales por lo general son tubulares y colgantes y no proveen una oportunidad para percharse (Grant & Grant 1968). Feinsinger & Colwell (1978) observaron que algunas especies se percharon siempre que fue posible, entre ellos *P. insignis*, mientras que este comportamiento no se observa en flores de corola larga. Por lo que es probable que si un colibrí se percha o no dependa principalmente de la arquitectura de la planta y de si existe una percha disponible (Miller 1985).

Fue común que *S. flammula* y *P. insignis* se percharan, mientras que *C. cyanotus* se perchó la mitad de las veces y *E. spectabilis* no se perchó nunca. Se ha demostrado que un colibrí que se mantiene suspendido mientras visita las flores puede moverse más rápido entre flores que uno que se percha (Pyke 1981). Sin embargo, esta ventaja puede ser limitada por los mayores costos energéticos de este tipo de vuelo. Según Pyke (1981), la importancia

relativa de los costos energéticos en comparación con la velocidad aumenta con el tamaño corporal. Por lo tanto, aves pequeñas tenderían al vuelo suspendido, mientras que las aves grandes deberían de percharse para maximizar su ganancia de energía. Sin embargo, Gutiérrez & Rojas (2001) observaron que los colibríes de pico largo como *Pterophanes cyanopterus*, no suelen percharse.

5.2.6. Duración de las visitas

La duración de las visitas fue significativamente mayor en *V. consanguineum* y *C. subcoriaceum* que en *B. hirsuta* y *F. splendens*. Esto probablemente se deba a las diferencias en el despliegue floral (número de flores abiertas). Diferentes estudios han reportado que la variación en el despliegue floral afecta el comportamiento de los polinizadores, principalmente de dos formas: a) las plantas con mayor despliegue floral por lo general atraen más polinizadores por unidad de tiempo, b) el número de flores visitadas por planta tiende a ser mayor, lo que aumenta la duración de cada visita (Ohashi & Yahara 2001, Mitchell et al. 2004). *Vaccinium consanguineum* es una especie que produce bajos volúmenes de néctar, ya que es polinizada principalmente por insectos (Wolf et al. 1976). En estas plantas que producen poco néctar o néctar diluido los polinizadores tienden a visitar una mayor cantidad de flores, aumentando así el tiempo de cada visita (Bolten & Feinsinger 1978, Ohashi & Yahara 2001).

A pesar de esto, se debe tomar en cuenta que existen otros factores además del despliegue floral que pueden afectar el número de visitas o su duración. El tamaño de la planta y estado nutricional, los cuáles afectan la cantidad y calidad del néctar (Ohashi & Yahara 2001, Fenster et al. 2006) o el número de plantas vecinas (densidad de plantas con flores), ya que los parches densos pueden ser más atractivos para los polinizadores porque representan recursos agrupados que permiten reducir el tiempo de viaje en comparación con parches dispersos (Hegland & Boeke 2006, Nattero et al. 2011). Por otro lado, aunque plantas con despliegues florales altos tienden a atraer a los polinizadores por más tiempo, los polinizadores tienden a visitar proporcionalmente menos flores, manteniendo la tasa de visitación por flor bastante baja (Brody & Mitchell 1997). Además, aún si se encontrara una mayor tasa de visitación por flor, no se puede concluir que esto afecte el éxito reproductivo de la planta.

5.2.7. Cantidad de flores visitadas (*Bomarea hirsuta*)

En *B. hirsuta* los visitantes florales probaron al menos un 70% de las flores disponibles en cada inflorescencia. Esto no ocurrió en otras especies con despliegues florales más grandes, como *V. consanguineum* o *C. subcoriaceum*. Aunque en estas especies no se pudo contabilizar la cantidad de flores visitadas, se observó que los colibríes tienden a probar muy pocas flores en comparación con la cantidad de flores disponibles.

Por lo general, los polinizadores tienden a probar solamente unas pocas flores del total disponibles en una planta o inflorescencia y esto disminuye proporcionalmente con el tamaño del despliegue floral (Ohashi & Yaara 2001). Se han propuesto algunas razones para la presencia de este patrón: 1. La saciedad del polinizador, 2. La disminución de las recompensas florales, 3. La necesidad de evitar depredadores, y 4. La necesidad de aprovechar diferentes tipos de recursos (Snow et al. 1996.). Ohashi & Yahara (2001) proponen que los polinizadores tienden a probar todas las flores de una planta a menos que la tasa de ganancia energética disminuya mientras permanece en esta. Dos mecanismos principales son los que pueden causar esta disminución, ocasionando que se disminuya la cantidad de flores probadas por el polinizador. El primero es la variación en la productividad de néctar de las flores, ya que no todas las flores producen la misma cantidad de néctar. Entre mayor sea el tiempo de visita la probabilidad de encontrar flores viejas con baja recompensa aumenta. El segundo es la posibilidad de visitar las flores previamente visitadas. Los polinizadores pueden presentar una buena memoria a largo plazo de la información espacial, como la localización del nido o parches florales. Sin embargo, puede estar limitada debido a que pueden visitar cientos de flores por día (Ohashi & Yahara 2001).

5.2.8. Sobreposición en el uso de recursos

Las especies de una comunidad pueden traslaparse entre sí en los patrones de visita de flores y en algunos casos los grupos de aves que explotan los mismos recursos pueden subdividirse en subcomunidades (Stiles 1985, Gutiérrez & Rojas 2001). Según su morfología, los colibríes no ermitaños se pueden clasificar en tres grupos (Stiles 1985): los colibríes pequeños (<3.5 g), con picos cortos (<15 mm); los de medianos (entre 3.5 o 4 hasta 7 g) con picos alrededor de 15-25 mm, y finalmente, las especies de talla grande o mediana

(5.5 a 12 g) con picos largos (>30 mm) que pueden ser curvos. A pesar de que la comunidad del Cerro de la Muerte es reducida y presenta solo cuatro especies de colibríes, estos pueden asociarse según sus características morfológicas a estos grupos propuestos por Stiles (1985) (Gutiérrez & Rojas 2001). Basado en lo anterior *S. flammula* pertenecería al primer grupo, *P. insignis* y *C. cyanotus* al segundo grupo mientras que *E. spectabilis* al tercero. Puesto que se ha demostrado que el peso afecta la jerarquía de dominancia (Wolf et al. 1976, López-Segoviano et al. 2018) y por otro lado el largo del pico se asocia a la corola de las flores que utilizan (Feinsinger & Colwell 1978, Stiles 1978, Gutiérrez & Rojas 2001, Maglianesi et al. 2014), se esperaría que especies del mismo grupo traslapen más en el uso de recursos. En el caso de la comunidad del Cerro de la Muerte, se ha propuesto con anterioridad que las diferencias morfológicas son bastante marcadas y estas son suficientes para producir diferencias en la elección de recursos (Wolf et al. 1976).

El mayor grado de traslape se dio entre *S. flammula* y *P. insignis*, a pesar de que estas especies pertenecen a grupos diferentes según Stiles (1985), lo que sugiere que el aprovechamiento de recursos se puede ver afectado a su vez por factores ecológicos como la fenología tanto de las plantas como de los colibríes, así como por exclusión competitiva, la cual en los colibríes también se relaciona altamente con el comportamiento agresivo de la especie (Wolf et al. 1976). Aunque se hubiera esperado un mayor traslape entre *P. insignis* y *C. cyanotus* debido a su similitud morfológica, la curvatura del pico de este último podría significar una limitación para el uso de recursos utilizados por *P. insignis* el cual tiene el pico menos curvo. Estas especies aprovechan principalmente un recurso en común, *C. valerii*, sin embargo, se ha demostrado que existen diferencias temporales en el uso de este recurso que evitan su traslape. *Colibri cyanotus* se alimenta casi exclusivamente de *C. valerii* y defiende territorios de esta especie durante la época seca, mientras que durante la época lluviosa migra a elevaciones más bajas en donde aprovecha otros recursos (Colwell 1973, Wolf et al. 1976). Por otro lado, *C. cyanotus* se muestra dentro de la comunidad como una especie ocasional que tiende a pasar la mayor parte del año en alturas más bajas (Wolf et al. 1976). Se ha propuesto que esta especie es la inclusión más reciente a esta comunidad, aumentando su abundancia después de las perturbaciones ocasionadas por la construcción de la Carretera Interamericana y el aumento en la cantidad de plantas de *C. valerii* con la que mantiene una alta asociación (Wolf et al. 1976), sin embargo, esto todavía no se ha comprobado.

Los colibríes más pequeños en general tienden a ser excluidos, ya sea por su tamaño o porque la morfología de su pico no les permite forrajear en ciertas especies de plantas. Estas especies tienden a forrajear flores con corola pequeña, poca producción de néctar o néctar más diluido, ya que son plantas polinizadas principalmente por insectos (Gutiérrez & Rojas 2001). Esto concuerda con la menor abundancia de *S. flammula* en el bosque de roble en comparación con el páramo, en donde se encuentran este tipo de especies de plantas que son menos utilizadas por especies más grandes.

5.2.9. Análisis palinológico

Al igual que en el estudio realizado por Ávalos et al. (2012) realizado en esta zona, las cargas de polen transportadas por los colibríes fueron muy bajas y fueron dominadas por pocas especies de plantas. Ávalos et al. (2012) reportó que el 96% de los colibríes capturados presentaron polen de solamente una especie y que las cargas fueron dominadas por *C. talamancensis* y *C. valerii*.

Rosero & Sazima (2004) proponen que la menor cantidad de granos de polen en colibríes no ermitaños puede estar relacionada con la morfología de las flores que utilizan con mayor frecuencia. Estas flores son por lo general de corola corta o tamaño medio y el polen se transporta principalmente en el pico y esta zona en particular es susceptible a pérdidas. Por otro lado, los colibríes de pico largo son capaces de visitar especies de diferente longitud de corola, mientras que los colibríes de pico corto como *S. flammula* o *P. insignis* en algunas ocasiones pueden aprovechar las perforaciones hechas por ladrones de néctar como *Diglossa plumbea* y de esta forma no tocan las partes reproductivas de la flor y consecuentemente no transportan polen de estas especies (Gutiérrez & Rojas 2001). Finalmente, se debe tomar en consideración que durante la extracción de los colibríes de las redes pudo haber pérdidas de polen.

Usualmente mediante el análisis palinológico se logran observar especies en las cargas polínicas que no se observan directamente en el campo, mejorando así la representatividad de los resultados (Gutiérrez & Rojas 2001, Gutiérrez 2005). Leija (2016) reportó el uso de *C. subcoriaceum* por parte de *S. flammula* únicamente por los registros de polen, ya que las observaciones más comunes eran de visitas de *E. spectabilis*. En este estudio se observaron algunos granos de polen de *Ugni myricoides*, una especie que no se observó en la zona de

estudio y por lo tanto no se observaron visitas. Es probable que, de haberse realizado más capturas, se encontrara una mayor diversidad de palinomorfos y se registraran nuevas interacciones planta-colibrí dentro de la comunidad.

La presencia de polen de especies que no son comúnmente utilizadas por colibríes como recursos energéticos puede ser accidental. La época en la que se encontraron palinomorfos de las familias Asteraceae y Poaceae, principalmente en las hembras, coincidió con el período de mayor reproducción de las especies de colibríes, durante los meses de julio o agosto hasta enero para *P. insignis* (Wolf 1969, Stiles 1985) y agosto-septiembre hasta febrero-marzo para *S. flammula* con un pico en diciembre y enero (Stiles 1983, Clark et al. 2011). Los granos de polen de estas dos familias corresponden con el tiempo en el que recolectan material para la construcción del nido y puede estar relacionado con la recolección de material para la construcción del nido (Rojas-Nossa 2007; Toloza-Moreno et al. 2014). Esto coincide con la observación de una hembra de *S. flammula* con material de construcción de nido en el mes de diciembre. Por otro lado, la presencia de estos palinomorfos podría estar relacionado con el forrajeo por artrópodos, los cuáles a veces son obtenidos de diversas especies de plantas no necesariamente ornitófilas. Sin embargo, se debe considerar que el polen de estas dos familias es transportado por el viento, por lo que este puede haberse adherido en estigmas de flores visitadas por colibríes (Toloza et al. 2014).

5.3 Caracterización morfológica y aerodinámica

5.3.1 Peso

Se ha demostrado que el peso es un factor que influye tanto en el comportamiento de forrajeo como en el desempeño competitivo de los colibríes, ya que el vuelo es, en términos energéticos, relativamente más costoso para animales más pesados (Altshuler & Dudley 2002). Diversos han sugerido que, en colibríes, el tamaño determina la dominancia entre especies y que esta dominancia se traduce en el grado en que cada especie establece territorios y utiliza los recursos estudios (Lara 2006, López-Segoviano et al. 2018). Rodríguez-Flores & Arizmendi-Arriaga (2016), notaron en una comunidad de altura de México que las especies de tamaño grande o mediano, residentes, fueron las especies dominantes. En Costa Rica, en Monteverde *Campylopterus hemileucurus* es la especie de

mayor tamaño y la más dominante (Peralta 2014). En la comunidad del Cerro de la Muerte *E. spectabilis* es el colibrí de mayor tamaño, sin embargo, *P. insignis* es la especie más territorial, usualmente ganando las interacciones directas en contra de *E. spectabilis* (Wolf et al. 1976).

Selasphorus flammula es una especie en la que se ha reportado dimorfismo sexual inverso, en el cual los machos son más pequeños que las hembras (Peralta 2014). En este estudio, aunque no se presentaron diferencias significativas entre machos y hembras, se observó que los machos de *S. flammula* son ligeramente menos pesados que las hembras. En algunos casos el dimorfismo se encuentra aparentemente relacionado con la agilidad de los despliegues aéreos (Roselli et al. 2002). Es probable que la cantidad de machos capturada durante este estudio (solamente 8) haya sido insuficiente para detectar las diferencias entre los sexos. Se debe tomar en cuenta que el peso es una característica que puede fluctuar dependiendo de la cantidad de recursos disponibles, del ciclo reproductivo y de muda de las especies o factores climáticos (Stiles 1979; Toloza-Moreno et al. 2014).

5.3.2 Morfología del pico

Se ha demostrado que el largo del pico en colibríes se encuentra estrechamente asociado al largo de la corola de las especies de plantas que visitan (Wolf et al. 1976, Temeles & Kress 2003, Morales & Figueroa 2007, Weinstein & Graham (2017). En general, los picos de los colibríes que residen en el páramo tienden a ser más cortos que especies que viven en zonas más bajas debido a la alta abundancia de flores pequeñas en el páramo (Schuchmann 1999), lo que concuerda con el pico corto de *S. flammula*, la única especie residente de esta zona y presente durante todo el año.

Por otro lado, en algunas especies o situaciones no es necesaria la correspondencia morfológica entre planta-colibrí, ya que algunas aves pueden obtener néctar a través de los orificios en la base de la corola hechos por los ladrones de néctar (Stiles 1981, Lara & Ornelas 2001). Asimismo, en algunas ocasiones los colibríes introducen el pico a la flor solo lo necesario para que la lengua se extienda y alcance el néctar (Hainsworth 1973). Esto se observó en *P. insignis*, que aprovecho los orificios en la base de la corola de *F. splendens* realizados por ladrones de néctar.

Muchas especies de colibríes presentan diferentes patrones de dimorfismo sexual, tanto en rasgos morfológicos como ecológicos, incluido la diferencia en el largo o la forma del pico (Berns & Adams 2013). Aunque no existen diferencias significativas entre sexos, el largo del pico de *E. spectabilis* y *S. flammula* es mayor en las hembras que en los machos, lo que concuerda con lo observado por Wolf et al. (1976). Picos más largos pueden permitir que las hembras se alimenten de un espectro más amplio de longitudes de flores que los machos (Bleiweiss 1999). En estas especies con marcado dimorfismo sexual, las hembras se pueden ver subordinadas por los machos y deben alimentarse de recursos más dispersos, pero más ricos en néctar y con corolas tubulares largas o de parches pequeños, que son poco atractivos para los machos (Wolf 1969, Temeles 1996). Lo que concuerda con la mayor relación de las hembras con individuos dispersos de *C. subcoriaceum* que los machos que suelen visitar parches de *F. splendens*, observada en el análisis de correspondencia canónica.

Solo *C. cyanotus* tiene un pico ligeramente curvo, esto puede estar relacionado a que en la comunidad del Cerro de la Muerte no hay flores con corolas muy curvas (Wolf et al. 1976). En otras comunidades en tierras altas de Colombia también hay una baja presencia de especies de plantas con corolas curvas (Gutiérrez & Rojas 2001, Gutiérrez 2008). Curvaturas importantes en el pico se observan principalmente en los colibríes ermitaños, los cuáles no se encuentran en elevaciones tan altas como los bosques montanos altos o el páramo (Stiles 2004). Esto concuerda con la poca importancia de la curvatura como factor estructurante de comunidades colibrí-flor en elevaciones altas, en comparación con su alto impacto en zonas de tierras bajas (Rodríguez-Flores & Stiles 2005, Gutiérrez 2008). Por otro lado, *C. cyanotus* presenta una estrecha relación con *C. valerii*, lo cual se encuentra relacionado con la curvatura de su pico (Colwell et al. 1974, Wolf et al. 1976), en este estudio se puede observar dicha relación en el análisis de correspondencia canónica. Wolf et al. (1976) encontraron que solamente *C. valerii* presenta una corola significativamente curva y propone que solamente esta especie y quizás el género *Salvia* pueden representar restricciones a sus polinizadores debido a la curvatura de su corola, principalmente a especies grandes como *E. spectabilis*.

5.3.3 Morfología del ala

Las cargas de disco alar de esta comunidad fueron mucho menores que las observadas en otras comunidades de bosque tropical en Costa Rica, como la Estación Biológica La Selva (Stiles 1995) y la Estación Biológica Las Cruces (Borgella et al. 2001). Esto concuerda con lo observado por Feinsinger et al. (1979), Altshuler (2001), Stiles (2004) y Rico (2008), en donde la carga de disco alar tiende a disminuir con la elevación. Se ha observado que una de las adaptaciones a la baja densidad del aire en zonas elevadas es el incremento en el largo y área del ala, reduciendo los costos energéticos del vuelo suspendido mientras forrajea en las flores (Feinsinger et al. 1979, Stiles 2004, Stiles 2008). Esto concuerda con los datos obtenidos, ya que en general los valores de largo y área del ala son altos para la mayoría de especies exceptuando *S. flammula*.

La carga de disco alar ha sido asociada a diferentes factores ecológicos, principalmente a la capacidad competitiva, dominancia y estrategia de forrajeo (Feinsinger & Colwell 1978, Altshuler & Dudley 2002, Stiles et al. 2005). Por lo general las especies de colibríes territoriales presentan valores de CDA altos, ya que, para una defensa aérea eficaz, se necesitan alas cortas y mayor maniobrabilidad, a diferencia de las especies menos territoriales o ruterías (Feinsinger et al. 1979, Altshuler & Dudley 2002). Sin embargo, el peso del colibrí y la densidad de aire determinada limitan esta disminución en el largo del ala (Hainsworth & Wolf 1975). Las especies menos agresivas por lo general gastan menos energía en la defensa de recursos, la selección en este caso favorece un mayor largo del ala, lo que disminuye la CDA e incrementa la resistencia y facilita el vuelo hacia adelante (Feinsinger & Chaplin 1975).

A pesar de esto, *S. flammula*, la especie más subordinada dentro de la comunidad, presentó valores de CDA relativamente altos, mientras que la especie más territorial *P. insignis* presenta valores intermedios al igual que *C. cyanotus*.

La presencia de alas pequeñas en *S. flammula* puede deberse a la combinación de factores filogenéticos y la presión impuesta por especies de colibríes más grandes. Puesto que todos los colibríes utilizan persecuciones en las interacciones agresivas; la velocidad del vuelo y la agilidad es importante para defender los recursos. Las especies pequeñas como *S. flammula* generalmente presentan alas desproporcionalmente pequeñas (alta relación de forma) ya que la velocidad del vuelo se relaciona negativamente con la talla (Chai et al. 1997,

Stiles et al. 2005). Además, durante la época de reproducción, los machos defienden territorios que pueden o no contener flores, involucrando competencia entre machos, e incluyendo persecuciones y despliegues aéreos (e.g. Stiles 1982, Mitchell 2000, Clark et al. 2011). Durante estos despliegues los machos alcanzan velocidades muy altas que durante el vuelo rápido hacia adelante (Stiles 1982, Stiles et al. 2005) y son realizados en cientos de ocasiones durante la época reproductiva (Stiles et al. 2005). En el género *Selasphorus*, las puntas de las alas de los machos se modifican para la producción de sonido durante los despliegues, lo que tiende a reducir la longitud de las alas y a producir una mayor carga de disco alar (Altshuler & Dudley 2002).

Especies con cargas del disco alar intermedias exhiben estrategias de forrajeo que van desde rutas hasta el territorialismo, dependiendo de la distribución de las flores y el comportamiento de otras especies de aves en la comunidad, estas son especies que por lo general se conocen como “facultativas” (Feinsinger et al. 1979). Aunque se ha observado que *C. cyanotus* defiende territorios consistentemente (Colwell 1973; Colwell et al. 1974; Wolf et al. 1976), esto puede cambiar según la elevación; en Monteverde raramente presenta comportamiento territorial y forrajea principalmente en flores dispersas, emigrando cuando la cantidad de recursos es baja (Feinsinger 1976), mientras que en el Cerro de la Muerte es común que defienda territorios (Colwell 1973, Colwell et al. 1974, Wolf et al. 1976).

Basado en los resultados la carga de disco alar no parece estar relacionada con la jerarquía de dominancia de la comunidad, sin embargo, sí parece estar relacionada con el comportamiento de forrajeo (territorialismo) y despliegues de apareamiento en el caso de *S. flammula*. En otros casos se ha observado también que la carga de disco alar es un pobre predictor de la capacidad competitiva y dominancia en grupos de colibríes de Perú, México y Costa Rica (Altshuler et al. 2004a). Stiles (1995), propone que la fuerza selectiva primaria en la morfología del ala, ha sido más bien por la búsqueda de artrópodos, junto con otros factores como la evasión de depredadores y despliegues de apareamiento (Altshuler & Dudley 2002). No existieron diferencias significativas en la carga de disco alar entre sexos, lo que podría deberse a que tanto los machos como las hembras defienden territorios, esto ha sido demostrado en *P. insignis* y *S. flammula* (Wolf 1969, Colwell 2000), además es probable que la cantidad de machos de *S. flammula* y hembras de *E. spectabilis* capturados haya sido muy poca para detectar estas diferencias

5.3.4 Desplazamiento competitivo

El traslape en el uso de recursos, ocasiona una mayor competencia entre las especies cuando el recurso es limitante. En este contexto, la selección natural actuaría en contra de fenotipos con alto grado de traslape y en favor del establecimiento selectivo en la comunidad de especies con morfologías o fenologías diferentes, permitiendo la convivencia estable de diferentes especies (Gutiérrez 2005). Aunque se muestran patrones diferentes en la morfología de las especies de colibríes, no se observó desplazamiento competitivo para ninguno de los caracteres morfológicos analizados según el análisis de V de Williams. A pesar de que existen especies muy disímiles en morfología, tales como *E. spectabilis* y *S. flammula*, las dos especies restantes, *P. insignis* y *C. cyanotus* presentan características muy similares, siendo ambas especies de tamaño mediano. El resultado observado puede deberse a que la convivencia de las diferentes especies presentes en esta comunidad depende no exclusivamente de las diferencias morfológicas sino también de diferencias en los patrones de forrajeo, necesidades energéticas y capacidad competitiva, así como de diferencias espacio- temporales en el uso de los recursos. Por otro lado, estos mecanismos de desplazamiento competitivo se presentan más comúnmente en comunidades más diversas y complejas (Gutiérrez 2005).

5.3.5. Efecto de la morfología en las tasas de visitación

A pesar de que el Análisis de Correspondencia Canónica fue significativo, no se mostraron relaciones claras entre las características morfológicas y las tasas de visitación observadas excepto en *E. spectabilis* y *C. cyanotus*. El peso y el largo de pico son las variables morfológicas que se relacionan con la mayor tasa de visitación de *E. spectabilis* en *F. splendens* y *C. subcoriaceum*, mientras que la curvatura es la que más influye en la mayor tasa de visitación de *C. cyanotus* a *C. valerii*. Esto concuerda con lo propuesto por Abrahamczyk & Kessler (2015), de que existen tres mecanismos principales de los cuales depende la elección de recursos florales para los colibríes: a) la morfología del pico, que permite el acceso eficiente a ciertos tipos de flores de determinado largo o curvatura, b). limitaciones energéticas, y c) la competencia inter e intraespecífica.

La estrecha relación de *E. spectabilis* principalmente con *F. splendens*, puede deberse a que especies de corolas largas como esta producen una mayor cantidad de néctar (Colwell

2000) y altamente energético que permite saciar la demanda de energía de colibríes de gran tamaño (Feinsinger & Colwell 1978, Arizmendi & Ornelas 1990). Se ha demostrado que especies de corolas largas como *F. splendens* o corolas curvas como *C. talamancensis* limitan el acceso a colibríes de picos cortos tales como *S. flammula* (Arizmendi & Ornelas 1990, Temeles et al. 2009, Maruyama et al. 2014, Vizentin-Bugoni et al. 2014), esto también ha sido observado en el caso de *C. cyanotus* y *C. valerii* (Wolf et al. 1976).

Por otro lado, el peso es importante no solamente por su efecto en la dominancia de las especies dentro de la comunidad, sino que además se encuentra estrechamente relacionado con las necesidades energéticas y la capacidad aerodinámica de las especies (Altshuler & Dudley 2002, Stiles et al. 2005). Las especies más pesadas tienden a aprovechar recursos con mayores concentraciones y volúmenes de néctar, por el contrario, especies menos pesadas tienden a aprovechar recursos con corola pequeña (Wolf et al. 1976). En el caso de *C. subcoriaceum*, es probable que la relación observada sea un efecto de los datos ya que se observaron pocas visitas en esta especie y además como se ha mencionado anteriormente, aunque no se pudo incluir en el análisis también se observaron individuos de *S. flammula* visitando esta especie.

El patrón poco distribuido observado en la Fig. 16, probablemente se debe a las diferencias marcadas en el uso de recursos entre las especies más especialistas (*C. cyanotus* y *E. spectabilis*) y las especies más generalistas (*S. flammula* y *P. insignis*), lo que provoca que éstas últimas dos se agrupen junto con la mayoría de especies de plantas. Lo que complica el análisis de la relación morfología-visitación.

5.4. Estructura de la red de interacción

5.4.1. Conectividad

El grado de conectividad fue menor al 50% en las tres redes consideradas. Se sabe que usualmente en las redes de interacción planta-polinizador las interacciones observadas son menos que las posibles interacciones en la red (Olesen & Jordano 2002, Vázquez et al. 2009a). Sin embargo, se debe considerar que para que se produzcan interacciones entre las especies, deben coexistir en tiempo y en espacio (Tylianakis et al. 2010). Pueden existir limitaciones que impidan ciertas interacciones, lo que se conoce como “interacciones

prohibidas” (Olesen et al. 2010, Vizentin-Bugoni et al. 2014). Estas limitaciones están determinadas por factores morfológicos (ej., relación entre el tamaño del pico y el tamaño de la corola), preferencias especiales por el tipo de néctar, o factores ecológicos como el grado de sincronía entre las especies (Olesen et al. 2010, Maruyama et al. 2014, Vizentin-Bugoni et al. 2014). El grado de sincronía es uno de los principales factores que se pueden ver afectados por el cambio climático (Memmott et al. 2007, Hegland et al. 2009, Tylianakis et al. 2010). En esta comunidad del Cerro de la Muerte, por ejemplo, se ha demostrado que la corola larga de *C. talamancensis* impide la visitación efectiva de *C. cyanotus* y *P. insignis*, por lo que es aprovechada principalmente por *E. spectabilis*. Lo mismo ocurre con *F. splendens* (Colwell 1973, Wolf et al. 1976).

A pesar de que se observó una conectividad baja en general, esta fue menor en el bosque de roble que en el páramo. Es común que en redes más complejas (más diversas) la conectividad disminuya, esto puede ser porque en redes más grandes las limitaciones del muestreo suelen aumentar (Blüthgen 2010). Una red más conectada puede ser más estable a través del tiempo bajo condiciones ambientales fluctuantes (Tylianakis et al. 2010). Por ejemplo, en una red planta-polinizador muy conectada, las especies cuentan con una mayor diversidad de interacciones en caso de que alguna de las especies del nivel trófico contrario con la que interactúa desaparezca, incrementando así la robustez de la red en términos de extinciones secundarias (Dunne et al. 2002). Este proceso también es conocido como la “hipótesis de aseguramiento”, la cual se desarrolla a partir del concepto ecológico de redundancia (Yachi & Loreau 1999). En este caso esto significaría que la red del páramo sea menos vulnerable a extinciones secundarias. Sin embargo, alternativamente las cascadas de extinción provocadas por extinciones primarias podrían propagarse más fácilmente en redes altamente conectadas (Costa-Viera & Almeida-Neto 2014). Por lo que la estabilidad de la red en términos de extinciones secundarias se relaciona más con el número de interacciones por especie, que con el número de interacciones totales de la red (Memmott et al. 2004, Tylianakis et al. 2010).

La conectividad también puede ser interpretada como el nivel de especialización de una red (entre más interacciones más generalización y entre menos interacciones más especialización). Sin embargo, esta métrica es muy sensible a los efectos de muestreo, por lo que es preferible utilizar métricas específicas para medir especialización (Blüthgen 2010).

5.4.2 Anidación

La mayoría de redes de interacción mutualistas son anidadas (Bascompte et al. 2003, Santamaría & Rodríguez 2007). Sin embargo, la anidación generalmente se incrementa con la complejidad (número de interacciones) de la red (Bascompte et al. 2003). Esto concuerda con los resultados observados en los que el bosque de roble, así como la red conjunta de ambos hábitats, que son redes más complejas, presentaron el mayor grado de anidación.

El grado de anidación de una red es importante porque una estructura anidada puede proveer un amortiguamiento en contra de las extinciones secundarias. Por ejemplo, si un polinizador o dispersor especialista se extingue de la comunidad, las especies de plantas todavía pueden interactuar con otras especies de polinizadores generalistas (Memmot et al. 2004, Bascompte et al. 2006, Verdú 2008, Tylianakis et al. 2010). Basado en su mayor grado de anidación, el bosque de roble sería el hábitat menos vulnerable a las posibles extinciones secundarias. Sin embargo, para tener una perspectiva general de la vulnerabilidad de una red, no se debe basar en una sola métrica.

5.4.3. Traslape de nicho

El traslape de nicho fue bajo tanto para los colibríes como para las especies de plantas consideradas, sin embargo, los valores de traslape son mucho menores para los colibríes. Esto puede ser provocado principalmente por una asimetría en el número de especies entre ambos grupos, ya que, naturalmente el traslape en el uso de recursos depende del número de especies en la comunidad y la diversidad de recursos florales disponibles para cada especie (Abrahamczyk & Kessler 2015). También, se debe considerar que los valores de traslape para las plantas se ven subestimados debido a que no se tomó en cuenta todo el espectro de visitantes además de los colibríes. Sin embargo, muchas de estas plantas son principalmente visitadas por insectos (Brenes 2016).

Abrahamczyk & Kessler (2010) establecen que cuando existe una menor floración en el hábitat, el ensamble de colibríes se ve forzado a utilizar los mismos recursos provocando así la sobreposición de recursos alimenticios. En el páramo se observó una baja cantidad de especies en floración disponibles, sin embargo, la única especie predominante fue *S. flammula* y no hubo interacciones negativas con las demás especies. *Panterpe insignis* se encuentra en esta zona solamente unos meses al año, *E. spectabilis* se observó

ocasionalmente mientras que *C. cyanotus* no se observó en esta zona por completo. Esta diferencia temporal y espacial en la presencia de las especies provoca que haya un menor traslape en el uso de recursos en la zona del páramo.

5.4.4 Modularidad

Solamente en el páramo se obtuvo la presencia de más de un módulo. Esto es consistente con estudios que demuestran que la estructura de las redes es significativamente afectada por la elevación. Al aumentar la altitud, el número de visitantes potenciales y la estructura anidada de la red disminuye (Ramos et al. 2010). Por otro lado, la modularidad puede reflejar la heterogeneidad del hábitat, selección divergente, el agrupamiento de especies relacionadas filogenéticamente o coevolución (Lewinsohn 2006, Olesen et al. 2007).

En la subred del páramo, *E. spectabilis* interactúa solamente con *C. subcoriaceum* y viceversa. Esto se interpreta como un módulo diferente, ya que estas dos especies no interactúan con ninguna otra especie de la red. Muy probablemente las interacciones de alta especificidad recíproca son las primeras en desaparecer en caso de perturbaciones que impliquen extinciones (Ollerton et al. 2003, Jordano et al. 2009). A pesar de esto, *E. spectabilis* en la subred del bosque de roble también interactúa con *F. splendens* lo que resalta la importancia de abarcar un mayor rango espacial incluyendo diferentes tipos de hábitats, ya que esto permite incluir la variación espacial en la oferta de recursos para una misma especie.

La compartimentalización se asocia a un incremento en la estabilidad de la red de interacción (Krause et al. 2003), ya que las perturbaciones se propagan más lento entre compartimentos ya que la interacción es débil. Sin embargo, estas perturbaciones se propagan más rápido dentro de un mismo compartimento (Tylianakis et al. 2010). A pesar de esto, la importancia de la compartimentalización, así como sus efectos en la estabilidad del sistema todavía deben ser más investigados (Tylianakis et al. 2010).

5.4.5. Especialización

En estudios anteriores se ha observado que el grado de especialización aumenta en elevaciones más altas (Maglianesi et al. 2015). Además, se ha observado que la cantidad de

recursos disponibles influye en el grado de especialización, de forma que en los sitios con menor cantidad de recursos existe una mayor especialización (Tinoco et al. 2017). Esto concuerda con los datos observados en este estudio ya que el grado de especialización fue mayor en el páramo en donde también se observó una menor diversidad de recursos disponibles para los colibríes. A pesar de esto, en comparación con otros ecosistemas los niveles de especialización son relativamente bajos tanto para el bosque de roble como para el páramo. Estudios recientes han señalado que las fluctuaciones históricas en el clima influyen en el grado local de especialización, de forma que las condiciones climáticas inestables interrumpen las interacciones especializadas principalmente a través de cambios en la fenología de las especies o cambios en la dinámica de las relaciones jerárquicas entre las especies (Tylianakis et al. 2008, Hegland et al. 2009, Dalsgaard et al. 2011). El páramo es un ambiente con condiciones climáticas muy cambiantes. Se ha propuesto que la generalización podría ser una buena estrategia para que una planta que vive en un ambiente con fluctuaciones en los polinizadores asegure un nivel de fecundidad intermedio (Perfectti et al. 2009). Además, contrario a la expectativa, la especialización en las redes mutualistas es significativamente menor en el trópico en comparación con las zonas templadas (Dalsgaard 2012).

La especialización puede ser beneficiosa al disminuir la competencia interespecífica y favorecer la coexistencia y especiación (Bascompte & Jordano 2007). Sin embargo, los consumidores especializados dependen de la presencia de recursos específicos, por lo que son vulnerables a disminuciones en las poblaciones y a extinciones locales (Blüthgen 2010). *Eugenes spectabilis* y *C. cyanotus* fueron las especies más especialistas, por lo que podrían ser las especies vulnerables a estos cambios. Sin embargo, se deben considerar otros aspectos para evitar un sesgo en la estimación de la especialización: 1. Las especies poco abundantes o raras, aparentan ser especialistas, independientemente de su grado de especialización (Dorado et al. 2011, Bulthgen 2010), 2. Asumir que las interacciones no observadas, son “interacciones prohibidas” o que no se dan del todo puede subestimar la dinámica de interacción de las comunidades (Blüthgen 2010). Para evitar el primer sesgo, se utilizan métricas que incluyan una corrección por el número de observaciones, lo que se realizó en este estudio al considerar el tiempo de observación de cada especie de planta, ya que no se observaron la misma cantidad de tiempo. Para evitar el segundo sesgo se debe estudiar la

misma especie en otras redes o ecosistemas. Ya que las interacciones no observadas en una red o hábitat pueden observarse en otras redes con diferentes condiciones y el nivel de especialización puede variar. Como lo fue en el caso de *E. spectabilis* que en el páramo visita únicamente *C. subcoriaceum* y en el bosque de roble solamente se observó visitando *F. splendens*. Al considerar estos dos ambientes el grado de especialización disminuye. Por otro lado, una baja especialización promueve la estabilidad de la comunidad, ya que, al perderse una especie, las interacciones pueden ser mantenidas por otras especies con patrones de interacción similares, disminuyendo la probabilidad de extinciones secundarias (Dunne et al. 2002, Memmott et al. 2004, Blüthgen & Klein 2011, Tinoco et al. 2017).

Se han hecho estudios en los que se ha determinado que las especies de colibríes más especializadas por lo general tienen un pequeño rango de distribución, mientras que las especies menos especializadas tienden a tener rangos de distribución más amplios (Sonne 2016). Sin embargo, en esta comunidad ocurre lo contrario ya que la especie más generalista (*S. flammula*) es endémica de Costa Rica y Panamá, mientras que la más especialista (*C. cyanotus*) es de amplia distribución. Esto sugiere que los niveles de especialización no siempre se asocian al rango de distribución de las especies.

Tanto *S. flammula* como *P. insignis* son especies altamente generalistas dentro de la comunidad, tanto en el bosque de roble como en el páramo. A estas especies que presentan muchas conexiones dentro de una red se les denomina especies clave, ya que por lo general mantienen la estructura y la estabilidad de la comunidad (Gutiérrez 2008, Goldstein & Zych 2016). La desaparición de estas especies podría amenazar la comunidad en general, ocasionando cambios en su estructura o generando extinciones secundarias (Memmott et al. 2004, Martín-González et al. 2010, Kaiser-Bumbury et al. 2010, Galeano et al. 2011, Córdova-Álvarez & Fajardo-Alvarado 2018). Como se mencionó anteriormente, la red podría ser mantenida por otras especies con patrones similares de interacción disminuyendo la probabilidad de extinciones secundarias en caso de un disturbio. Sin embargo, en la comunidad de colibríes del Cerro de La Muerte existe poco traslape en los patrones de interacción (utilización de recursos). Las dos especies con el mayor traslape en el uso de recursos son *S. flammula* y *P. insignis*, sin embargo, *P. insignis* interactúa solamente con un subconjunto de las especies con las que interactúa *S. flammula*, la cual es la especie más común (tanto en el páramo como en el bosque de roble) y con el mayor número de

interacciones dentro de la comunidad. Por lo que se podría considerar que *S. flammula* puede amortiguar las perturbaciones que influyan en la utilización de recursos por parte de *P. insignis*, pero no al contrario. La presencia de muchas interacciones débiles y pocas interacciones fuertes se ha asociado a la resistencia a perturbaciones (McCann et al. 1998, Tylianakis et al. 2007). Tal es el caso de *S. flammula*, que mantiene pocas interacciones fuertes principalmente con *V. consanguineum*, *C. talamancensis* y *B. hirsuta*.

La mayoría de especies de plantas visitadas por colibríes en el páramo son a su vez visitadas por insectos (Brenes 2016). La tasa de especialización medida por la red solo considera la interacción con especies de colibríes por lo que es posible que, si se agregaran especies de otros polinizadores, como insectos, para cada especie de planta el índice de especialización disminuya aún más. Existen diferentes factores ecológicos que impiden la especialización o que favorecen la generalización. Entre ellos, las fluctuaciones temporales en la abundancia de los visitantes florales (Gómez 2002). En plantas con un rango amplio de distribución altitudinal puede haber una gran variación espacial en la abundancia de visitantes florales, este es otro de los factores que favorecen la generalización (Gómez 2002). Estudios que incluyen tanto flores ornitófilas como no ornitófilas, han mostrado que los colibríes pueden ser ampliamente generalistas, con porcentajes de visita a flores no ornitófilas que varían de 32% hasta 71% (Rodrigues & Araujo 2011).

5.4.6. Robustez

Tanto en el bosque de roble como en el páramo existe una mayor vulnerabilidad de las plantas a extinciones secundarias en comparación con los colibríes. Este patrón se ha predicho mediante diferentes modelos de extinción (Kaiser-Bunbury et al. 2010), y se relaciona principalmente a la alta asimetría en el número de interacciones por especie entre polinizadores y plantas, el cuál es un patrón común en las redes de interacción planta-polinizador (Bascompte et al. 2006, Vázquez et al. 2007, Vázquez et al. 2009b). Está asimetría contribuye a la estabilidad de la red, principalmente bajo modelos de extinción de especies al azar (Vázquez & Aizen 2004, Vázquez et al. 2007, Kaiser-Bunbury et al. 2010). Con excepción de los casos en los que se pierde uno de los polinizadores con mayor fuerza de interacción, en dado caso, ocurre por lo general un colapso rápido de la red (Kaiser-Bunbury et al. 2010). Es importante considerar que es posible que la asimetría observada

(mayor número de interacciones por especie en colibríes que en plantas) se deba a que no se incluyeron todos los posibles polinizadores, sino solamente colibríes. El grado de robustez para las plantas probablemente aumente si estos se incluyen.

Por otro lado, aunque se ha observado que la robustez incrementa al incrementar el grado de conectividad de la red (Dunne et al. 2002, Pastor et al. 2012), en este caso, la robustez es mayor en el bosque de roble, en donde la conectividad fue menor. Es probable que, en este hábitat al haber una mayor cantidad de especies de plantas, la redundancia sea mayor y esto hace que las redes ecológicas presenten procesos lentos de extinción, creando un efecto protector (Pastor et al. 2012).

A pesar de que el esfuerzo de muestreo puede afectar los resultados obtenidos en las métricas de la red de interacción, los datos cuantitativos (número de visitas) utilizados en este estudio, a diferencia de los datos binarios (ausencia/presencia), suelen ser más robustos (Vizentin-Bugoni et al. 2016). La significancia de las métricas de la red suele cambiar según el gradiente en el esfuerzo de muestreo, sin embargo, se ha demostrado que las frecuencias de observación son sesgadas solamente bajo esfuerzos de muestreo muy bajos (Vizentin-Bugoni et al. 2016). Se debe considerar que la curva de acumulación de interacciones observadas no se estabilizó y por lo tanto se requiere de mayor muestreo en esta zona.

VI. CONCLUSIONES

- La disponibilidad de recursos florales disponibles para los colibríes en el Cerro de La Muerte es muy baja en comparación con lo observado en otros estudios realizados en Colombia, Ecuador y Brasil. Esto podría ser reflejo del grado de aislamiento de los páramos y bosques altoandinos del norte de los Andes, en dónde se encuentran las comunidades colibrí-flor más diversas.
- Las tasas de visitación se encuentran asociadas a la diversidad de recursos disponibles en cada hábitat, no a su abundancia.
- Las especies de plantas más visitadas tanto en el páramo, como en el bosque de roble fueron *V. consanguineum* y *B. hirsuta*. Esto refleja la importancia de las especies no ornitófilas para la comunidad, principalmente para *S. flammula*.
- El traslape en el uso de los recursos entre las especies fue muy bajo. A pesar de esto, no se demostró que existiera desplazamiento de caracteres en ninguna de las características morfológicas analizadas. Lo que sugiere que el grado de traslape en el uso de recursos no depende solamente de las diferencias morfológicas, sino también de diferencias en el comportamiento de forrajeo, necesidades energéticas, capacidad competitiva y diferencias espacio-temporales en la disponibilidad de recursos.
- El periodo de mayor actividad diaria de los colibríes se da durante las primeras horas de la mañana y las últimas horas de la tarde. Esto probablemente se encuentra asociado a la compensación energética después de los periodos de inactividad causados por las bajas temperaturas de la noche y madrugada, así como las altas temperaturas y radiación del mediodía.
- La duración de las visitas es diferente entre especies de colibríes y entre especies de plantas y se asocia probablemente al grado de despliegue floral.
- Se observó un patrón de distribución de las características morfológicas y aerodinámicas espaciado entre las especies, con un alto contraste entre *E. spectabilis* y *S. flammula*. Mientras que *P. insignis* y *C. cyanotus*, al ser ambos de tamaño mediano son similares en la mayoría de caracteres morfológicos, exceptuando la curvatura del pico. Las diferencias en las variables morfológicas y aerodinámicas

dentro de la comunidad probablemente les permiten a los individuos llenar diferentes nichos ecológicos.

- No se encontró un patrón claro entre la morfología de los colibríes y las tasas de visitación, con excepción de *E. spectabilis*, en la cual el peso y largo de pico influye en su mayor interacción con *F. splendens*.
- En general se observó una baja conectividad en la red de interacciones mutualistas tanto en el bosque de roble como en el páramo. Las interacciones no observadas pueden deberse a limitaciones morfológicas, ecológicas o limitaciones de muestreo. Sin embargo, la baja conectividad y la baja diversidad de interacciones en ambas redes podría significar una mayor vulnerabilidad a extinciones secundarias o perturbaciones.
- Existe una baja especialización tanto en el bosque de roble como en el páramo. La baja especialización en estas condiciones puede ser ventajosa, ya que se evita la dependencia de recursos específicos y disminuye la vulnerabilidad a disminuciones en las poblaciones o extinciones locales. Sin embargo, esto puede deberse a que las especies poco abundantes y que aprovechan recursos raros aparentan ser especialistas. Además, el grado de especialización cambió según el tipo de hábitat.

VII. REFERENCIAS

- Abrahamczyk, S., & Kessler, M. (2010). Hummingbird, food niche characters, and assemblage composition along a latitudinal precipitation gradient in the Bolivian lowlands. *Journal of Ornithology*, 151(3), 615-625.
- Abrahamczyk, S., & Kessler, M. (2015). Morphological and behavioural adaptations to feed on nectar: how feeding ecology determines the diversity and composition of hummingbird assemblages. *Journal of Ornithology*, 156(2), 333-347.
- Aguilar, R., Ashworth, L., Galetto, L., & Aizen, M. A. (2006). Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology letters*, 9(8), 968-980.
- Aguirre, L. F., Anderson, E. P., Brehm, G., Herzog, S. K., Jørgensen, P.M., Kattan, G.H., Maldonado, M., Martínez, R., Mena, J. L., Pabón, J. D., Seimon, A., & Toledo, C. (2011). Phenology and interspecific ecological Interactions of Andean biota in the face of climate change. Pág. 68-92. En: Herzog, S. K., R. Martínez, P. M. Jørgensen, and H. Tiessen (eds.). 2011. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE).
- Alexander, R. M. (1997). Optimum muscle design for oscillatory movements. *Journal of theoretical Biology*, 184, 253-259.
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P. R., & Lewinsohn, T.M. (2007). On nestedness analyses: rethinking matrix temperature & anti-nestedness. *Oikos*, 116, 716-722.
- Almeida-Neto, M., Guimarães, M. P., Guimarães-Jr, P. R., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept & measurement. *Oikos*, 117, 1227-1239.
- Almeida-Neto, M., & Ulrich, W. (2011). A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software*, 26(2), 173-178.

- Altshuler, D. L., & Nunn, A. M. (2001). Observational learning in hummingbirds. *The Auk*, 118(3), 795-799.
- Altshuler, D. L., & Dudley, R. (2002). The ecological and evolutionary interface of hummingbird flight physiology. *Journal of Experimental Biology*, 205, 2325-2336.
- Altshuler, D. L., Dudley, R., & McGuire, J. A. (2004a). 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. (2004b). 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.
- Amaya, M., Stiles, F. G., & Rangel, J. O. (2001). Interacción planta-colibrí en Amacayacu (Amazonas, Colombia): una perspectiva palinológica. *Caldasia*, 23, 301-322.
- Araújo, F. P., Sazima, M., & Oliveira, P. E. (2013). The assembly of plants used as nectar sources by hummingbirds in a Cerrado area of Central Brazil. *Plant systematics and evolution*, 299(6), 1119-1133.
- Arizmendi, M. C., & Ornelas, J. F. (1990). Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica*, 22, 172-180.
- Arizmendi, M. C. (2001). Multiple ecological interactions: néctar robbers and hummingbirds in a highland forest in Mexico. *Canadian Journal of Zoology*, 79(6), 997-1006.
- Arizmendi, M. C. & Berlanga, H. (2004). *Colibríes de México y Norteamérica*. CONABIO. México. 160 pp.

- Ávalos, G. (2007). Reseña de " Páramos de Costa Rica" de Kapelle, M. y Horn, SP. Revista de Biología Tropical, 55(2), 743-744.
- Ávalos, G., Soto, A., & Alfaro, W. (2012). Effect of artificial feeders on pollen loads of the hummingbirds of Cerro de La Muerte, Costa Rica. International Journal of Tropical Biology and Conservation, 60, 65-73.
- Ayala, R. A. V. (1986). Aspectos de la relación entre *Thalurania furcata colombica* (Aves Trochilidae) y las flores en que liba, en un bosque subandino. Caldasia, 14, 549-562.
- Barrantes, G. (2005). Aves de los páramos de Costa Rica. En: Páramos de Costa Rica. Eds. Kappelle, M., & Horn. S. 1ed. Heredia. Costa Rica. Editorial INBio. 767p.
- Barrantes, G. (2009). The role of historical and local factors in determining species composition of the highland avifauna of Costa Rica and western Panamá. Revista Biología Tropical 57(1), 323-332.
- Barrantes, G., Iglesias, M., & Fuchs E. J. (2011). The roles of history and habitat area on the distribution and composition of avian species assemblages in the highlands of Costa Rica. Journal of Tropical Ecology 27, 1-8.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. Proceedings of the National Academy of Sciences, 100(16), 9383-9387.
- Bascompte, J., Jordano, P., & Olesen, J. M. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. Science 312, 431-433.
- Bascompte, J., & Jordano P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. Annu. Rev. Ecol. Syst. 38, 567– 593.
- Bascompte, J. (2009). Mutualistic networks. Frontiers in Ecology and Environment, 7, 429-436.

- Beattie, A. J. (1971). Technique for study of insect-borne pollen. *The Pan-Pacific Entomologist*, 47, 82.
- Beniston, M., Diaz, H. F., & Bradley, R. S. (1997). Climatic change at high elevation sites: an overview. *Climatic Change*, 36, 233-251.
- Bernard, F. (2005). Ecosystem Services of, and Financing Mechanisms for Protected Areas Case Study of the Tapanti National Park Tropical rainforest in Costa Rica. Tesis. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Wageningen University.
- Berns, C. M., & Adams, D. C. (2013). Becoming different but staying alike: patterns of sexual size and shape dimorphism in bills of hummingbirds. *Evolutionary Biology*, 40(2), 246-260.
- Beuchat, C. A., Chaplin, S. B., & Morton, M. L. (1979). Ambient temperature and the daily energetics of two species of hummingbirds, *Calypte anna* and *Selasphorus rufus*. *Physiological Zoology*, 52(3), 280-295.
- Bleiweiss, R. (1985). Iridescent polychromatism in a female hummingbird: is it related to feeding strategies?. *The Auk*, 102, 701-713.
- Bleiweiss, R. (1998). Origin of hummingbird faunas. *Biol. J. Linn. Soc.* 65, 77-97.
- Bleiweiss, R. (1999). Joint effects of feeding and breeding behaviour on trophic dimorphism in hummingbirds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266(1437), 2491-2497.
- Blüthgen, N., E Stork, N., & Fiedler, K. (2004). Bottom-up control and co-occurrence in complex communities: honeydew and nectar determine a rainforest ant mosaic. *Oikos*, 106, 344-358.
- Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC ecology*, 6(1), 9.

- Blüthgen, N., Menzel, F., Hovestadt, T., Viala, B., & Blüthgen, N. (2007). Specialization, constrains and conflicting interests in mutualistic networks. *Current Biology*, 17, 341-346.
- Blüthgen, N. (2010). Why network analysis is often disconnected from community ecology: a critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology*, 11(3), 185-195.
- Blüthgen, N., & Klein, A. M. (2011). Functional complementarity and specialisation: the role of biodiversity in plant–pollinator interactions. *Basic Appl Ecol*, 12, 282–291.
- Bolten, A. & Feinsinger, P. (1978). Why do hummingbird flowers secrete dilute nectar? *Biotropica* 10, 307-309.
- Borgella, Jr. R., Snow, A. A., & Gavin, T. A. (2001). Species Richness and Pollen Loads of Hummingbirds Using Forest Fragments in Southern Costa Rica 1. *Biotropica*, 33(1), 90-109.
- Bosch, J., Martín-González, A. M., Rodrigo, A., & Navarro, D. (2009). Plant–pollinator networks: adding the pollinator’s perspective. *Ecology letters*, 12(5), 409-419.
- Brenes, E. (2016). Análisis de las interacciones de visitación floral por insectos y su importancia para la conservación de la flora del páramo, en el Macizo Cerro de la Muerte. Tesis para optar por el grado de Licenciatura en Manejo de Recursos Naturales. Universidad Estatal a Distancia, San José, Costa Rica.
- Brody, A. K., & Mitchell, R. J. (1997). Effects of experimental manipulation of inflorescence size on pollination and pre-dispersal seed predation in the hummingbird-pollinated plant *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia*, 110(1), 86-93.
- Brown, W. L., & Wilson, E. O. (1956). Character displacement. *Systematic zoology*, 5(2), 49-64.
- Brown, J. H., & Bowers, M. A. (1985). Community organization in hummingbirds: relationships between morphology and ecology. *The Auk*, 102(2), 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, 1671-1680.
- Calderón, I. 2016. Efecto de la densidad, la herbivoría y el bambú nativo *Chusquea* spp. en la mortalidad y reclutamiento de plántulas del roble endémico *Quercus costaricensis* (Fagaceae) en el Cerro de la Muerte, Costa Rica. Tesis para optar por el grado de Licenciatura. Universidad de Costa Rica.
- Camacho, M., & Orozco, L. (1998). Patrones fenológicos de doce especies arbóreas del bosque montana de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 46(3), 533-542.
- Camfield, A. F. (2006). Resource value affects territorial defense by Broad-tailed and Rufous hummingbirds. *Journal of Field Ornithology*, 77(2), 120-125.
- Castaño-Uribe, C. (Ed.). (2002). Páramos y ecosistemas alto andinos de Colombia en condición Hotspot y Global Climatic Tensor. Ministerio del Medio Ambiente. IDEAM. PNUD.
- Cavelier, J. (1997). Selvas y boques montanos. En: Chaves, M.E. & N. Arango (Eds.) Informe Nacional sobre el Estado de la Biodiversidad. Tomo I, Diversidad Biológica. Ed., Colombia. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos, Alexander Von Humboldt.
- Chai, P., Chen, J. S. C., & Dudley, R. (1997). Transient hovering performance of hummingbirds under conditions of maximal loading. *Journal of Experimental Biology* 200, 921–929.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K. & Ellison, A. M. (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45-67.

- Chaverri, A., & Cleef, A. M. (1996). Las comunidades vegetales en los páramos de los macizos del Chirripó y Buenavista. *Revista Forestal Centroamericana* 5(17), 44-49.
- 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, 218-228.
- Colwell, R. K. (1973). Competition and coexistence in a simple tropical community. *American Naturalist*, 107, 737-760.
- Colwell, R. K., Betts, B. J., Bunnell, P., Carpenter, F. L., & Feinsinger, P. (1974). Competition for the nectar of *Centropogon valerii* by the hummingbird *Colibri thalassinus* and the flower-piercer *Diglossa plumbea*, and its evolutionary implications. *The condor*, 76(4), 447-452.
- 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.
- Conell, J. H. (1980). Diversity and coevolution of competitors, or the Ghost of competition past. *Oikos*, 35, 131-138.
- Córdova, K. G., & Urgilés, M. G. (2017). Estrategia de ahorro energético nocturno en cuatro especies de colibríes en la estación científica "El Gullán". Tesis de licenciatura. Universidad del Azuay, Ecuador.
- Córdova-Álvarez, M. C., & Fajardo-Alvarado, P. C. (2018). Efectos de la disponibilidad de *Oreocallis grandiflora* (Lam.) R. Br.(Proteaceae) en las redes de interacción de polinización de colibríes en matorrales montano andinos al sur del Ecuador (Bachelor's thesis, Universidad del Azuay).
- Costa-Viera, M., & Almeida-Neto, M. (2014). A simple stochastic model for complex coextinctions in mutualistic networks: robustness decreases with connectance. *Ecology Letters*, 18(2), 144-152.

- Cotton, P. A. (1998). Coevolution in an Amazonian hummingbird–plant community. *Ibis*, 140, 639–646.
- Cotton, P. A. (2006). Seasonal resource tracking by Amazonian hummingbirds. *Ibis*, 149(1), 135–142.
- Cronk Q, & Ojeda I. (2008). Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. *J Exp. Bot*, 59,715–727.
- Dale, J., Dunn, P. O., Figuerola, J., Lislevand, T., Székely, T., & Whittingham, L. A. (2007). Sexual selection explains Rensch's rule of allometry for sexual size dimorphism. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1628), 2971–2979.
- Dalsgaard, B., Magård, E., Fjeldså, J., González, A. M. M., Rahbek, C., Olesen, J. M., & Lara, C. (2011). Specialization in plant-hummingbird networks is associated with species richness, contemporary precipitation and quaternary climate-change velocity. *PLoS One*, 6(10), e25891.
- Dalsgaard, B. (2012). Specialization of mutualistic interaction networks decreases toward tropical latitudes. *Current biology*, 22(20), 1925–1931.
- Dáttilo, W., & Rico-Gray, V. (2018). *Ecological Networks in the Tropics. An Integrative Overview of Species from Some of the Most Species-Rich Habitats on Earth.* Springer International Publishing, Switzerland.
- Dearborn, D. C. (1998). Interspecific Territoriality by a Rufous-Tailed Hummingbird (*Amazilia tzacatl*): Effects of Intruder Size and Resource Value 1. *Biotropica*, 30(2), 306–313.
- Dias, A. T. C., Berg, M., de Bello, P., F., Van Oosten, A. R., Bílá, K., & Moretti, M. (2013). An experimental framework to identify community functional components driving ecosystem processes and services delivery. *Journal of Ecology*, 101, 29–37.

- Dicks, L. V., Corbet, S. A., & Pywell, R. F. (2002). Compartmentalization in plant–insect flower visitor webs. *Journal of Animal Ecology*, 71(1), 32-43.
- Doornbos, B. (2015). El valor de los bosques andinos en asegurar agua y suelo en un contexto de creciente riesgo climático: Reconocémos lo imperdible. *Bosques Andinos*, 2015, 2-5.
- Dorado, J., Vázquez, D. P., Stevani, E. L., & Chacoff, N. P. (2011). Rareness and specialization in plant–pollinator networks. *Ecology*, 92(1), 19-25.
- Dormann, C. F., Gruber, B., & Fruend, J. (2008). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R news Vol 8/2*, 8 - 11.
- Dormann, C. F., Fruend, J., Bluethgen, N. & Gruber B. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2, 7-24.
- Dormann, C. F. (2011). How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination networks. *Network Biology*, 1(1), 1-20.
- Duffield, W. J. (1972). Pollination Ecology of *Castilleja* in Mount Rainer National Park. *Ohio Journal of Science* 72(2), 110-114.
- Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology letters*, 5(4), 558-567.
- Ebenman, B., & Nilsson, S. G. (1982). Components of niche width in a territorial bird species: habitat utilization in males and females of the chaffinch (*Fringilla coelebs*) on islands and mainland. *American Naturalist*, 119, 331-344.
- Enquist, C. A. F. (2002). Predicted regional impacts of climate change on the geographical distribution and diversity of tropical forests in Costa Rica. *Journal of Biogeography*, 29(4), 519-534.

- Epting, R. J., & Casey, T. M. (1973). Power output and wing disc loading in hovering hummingbirds. *The American Naturalist*, 107(958), 761-765.
- Faegri, K. F., & van der Pijl, L. (1979). *The Principles of Pollination Ecology*. (3ra Edición) Pregamon press Ltd. New York.
- Farji, A. G. (1991). Forrajeo del colibrí *Selasphorus flammula* en relación con tamaños y distribución de parches florales. *Revista de Biología Tropical* 39(1), 169-172.
- Feeley, K., Silman, M., Bush, M., Farfán, W., García, K., Malhi, Y., Meir, P., Salinas, M., Raurau, M., & Saatchi, S. (2011). Upslope migration of andean trees. *Journal of Biogeography* (38), 783-791.
- Feinsinger, P., & Chaplin, S. B. (1975). On the relationship between wing disc loading and foraging strategy in hummingbirds. *Am. Nat.*, 109, 217–224.
- Feinsinger, P. (1976). Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological monographs*, 46, 257-291.
- Feinsinger, P., & Colwell, R. K. (1978). Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *Amer. Zool.* 18, 779-795.
- Feinsinger, P., Colwell, R. K., Terborgh, J., & Chaplin, S. B. (1979). Elevation and the morphology, flight energetics, and foraging ecology of tropical hummingbirds. *The American Naturalist*, 113(4), 481-497.
- Feinsinger, P. (1990). Interacciones entre plantas y colibríes en selvas tropicales. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Argentina*, 59, 31-54.
- Fenster, C. B., Cheely, G., Dudash, M. R., & Reynolds, R. J. (2006). Nectar reward and advertisement in hummingbird-pollinated *Silene virginica* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany*, 93(12), 1800-1807.

- Fuchs, E. J., Ross-Ibarra, J., & Barrantes, G. (2010). Reproductive biology of *Macleania rupestris* (Ericaceae), a pollen-limited Neotropical cloud-forest species in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 26(3), 351-354.
- Galeano, J., Pastor, M., Santamaria, S., & Méndez, M. (2011). Dos escenarios de extinciones en redes de interacción planta-polinizador. Aplicación en redes alpinas de alta montaña. Madrid. España.
- Montgomerie, R. D., & Gass, C. L. (1981). Energy limitation of hummingbird populations in tropical and temperate communities. *Oecologia*, 50(2), 162-165.
- Guimarães, P. R., Rico-Gray, V., Oliveira, P. S., Izzo, T. J., dos Reis, S. F., & Thompson, J. N. (2007). Interaction intimacy affects structure & coevolutionary dynamics in mutualistic networks. *Current Biology*, 17, 1797-1803.
- Guisan, A., Theurillat, J. P. (2000). Assessing alpine plant vulnerability to climate change: a modeling perspective. *Integrated Assessment*, 1, 307–320.
- Goldstein, J., & Zych, M. (2016). What if we lose a hub? Experimental testing of pollination network resilience to removal of keystone floral resources. *Arthropod-Plant Interactions*, 10(3), 263-271.
- Gómez, J. M. (2002). Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista chilena de historia natural*, 75(1), 105-115.
- Goodenough, A. E., & A. G. Hart. (2013). Correlates of vulnerability to climate-induced distribution changes in European avifauna: habitat, migration and endemism. *Climatic Change*, 118, 659–669.
- Gotelli, N. J. & A. M. Ellison. (2004). *A Primer of Ecological Statistics*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, EEUU.
- Grant, K. A., & V. Grant. (1968). *Hummingbirds and their flowers*. New York, Columbia Univ. Press.

- Gutiérrez, A., & Rojas, S. (2001). Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas alto-andinos del volcán Galeras, sur de Colombia. Trabajo de grado. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología.
- Gutiérrez, A., Rojas-Nossa, S. V., & Stiles, F. G. (2004). Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas alto-andinos. *Ornitología neotropical*, 15, 205-213.
- Gutiérrez, A. (2005). Ecología de la interacción entre colibríes (Aves: Trochilidae) y plantas que polinizan el bosque alto-andino de Torca. Tesis de postgrado (Biología). Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. Bogotá D.C.
- Gutiérrez, A. (2008). Ecological interactions and structure of high Andean community of hummingbirds and flowers in the Eastern Andes of Colombia. *Corporación ECOTONO y Grupo de Ornitología. Universidad Nacional de Colombia*, 7, 17-42.
- Hainsworth, F. R., & Wolf, L. L. (1972a). Energetics of nectar extraction in a small, high altitude, tropical hummingbird, *Selasphorus flammula*. *Journal of comparative physiology*, 80(4), 377-387.
- Hainsworth, F. R., & Wolf, L. L. (1972b). Power for hovering flight in relation to body size in hummingbirds. *The American Naturalist*, 106(951), 589-596.
- Hainsworth, F. R. (1973). On the tongue of a hummingbird: its role in the rate and energetics of feeding. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 46(1), 65-78.
- Hainsworth, F. R., & Wolf, L. L. (1975). Wing disc loading: implications and importance for hummingbird energetics. *The American Naturalist*, 109(966), 229-233.
- Hainsworth, F. R., Collins, B. G., & Wolf, L. L. (1977). The function of torpor in hummingbirds. *Physiological Zoology*, 50(3), 215-222.

- Hegland, S.J., & Boeke, L. (2006) Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. *Ecol Entomol*, 31:532–538.
- Hegland, S. J., Nielsen, A., Lázaro, A., Bjerknes, A. L., & Totland, Ø. (2009). How does climate warming affect plant-pollinator interactions?. *Ecology letters*, 12(2), 184-195.
- Herrera, L. F., & Urrego, L. E. (1996). Atlas de polen de plantas útiles y cultivadas de la Amazonia colombiana. Pollen atlas of useful and cultivated plants in the Colombian Amazon.
- Hofstede, R. (2008). Los Servicio del Ecosistema Páramo: Una visión desde la Evaluación de Ecosistemas del Milenio. En: P.V, Mena. (ed.). *Ciénaga en el Páramo de la Virgen, Reserva Ecológica Cayambe Coca, Napo, Ecuador*. EcoCiencia. Editorial Abya Yala. Ecuador.
- Holdridge, L. R. (1967). *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- Howell, S. N., & Gardali, T. (2003). Phenology, sex ratios, and population trends of *Selasphorus* hummingbirds in central coastal California. *J. Field Ornithol*, 74(1), 17-25.
- Hooghiemstra, H., Cleef, A. M., Noldus, G.W., & Kappelle, M. (1992). Upper Quaternary vegetation dynamics and paleoclimatology of La Chonta bog area (Cordillera de Talamanca, Costa Rica). *J Quat Sci* 7, 205–225.
- Horn, H. S. (1966). Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *The American Naturalist*, 100(914), 419-424.
- Horn, S. P. (1989). The Inter-American highway and human disturbance of páramo vegetation in Costa Rica. In *Yearbook. Conference of Latin Americanist Geographers* (pp. 13-22). Louisiana State University.

- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451-1456.
- Janzen, D. H. (1991). *Historia Natural de Costa Rica*. San José: Universidad de Costa Rica.
- Johnson, S. D. (1993). Climatic and phylogenetic determinants of flowering seasonality in the Cape flora. *Ecology*, 81, 567-572.
- Jordano, P. (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *Am. Nat.* 129, 657-677.
- Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. (2003). Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology letters*, 6(1), 69-81.
- Jordano, P., Vázquez, D., & Bascompte, J. (2009). Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En: *Ecología y Evolución de interacciones planta-animal*. Eds. Mendel. R., Aizen., M & Zamora, R. Editorial Universitaria. Chile.
- Kaiser-Bunbury, C. N., Muff, S., Memmott, J., Müller, C. B., & Caflisch, A. (2010). The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour. *Ecol Lett* 13, 442–452.
- Kappelle, M. (1996). *Los Bosques de Roble (Quercus) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica: Biodiversidad, Ecología, Conservación y Desarrollo*. Universidad de Amsterdam-Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio). Amsterdam-Santo Domingo de Heredia. 336pp.
- Kappelle, M., & Brown, A. D. (2001). *Bosques nublados del neotrópico*. Santo Domingo, Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de la Biodiversidad.
- Kappelle, M. (2005a). Hacia una breve descripción del concepto “páramo”. En: *Páramos de Costa Rica*. Kappelle, M., & S. P. Horn (eds.). INBio, Heredia, Costa Rica, 29-36.

- Kappelle, M. (2005b). Tardígrados de los páramos de Costa Rica. En: Páramos de Costa Rica. Kappelle, M., & S. P. Horn, (eds.). INBio, Heredia, Costa Rica, 489-491.
- Kappelle, M., & Horn, S. P. (2005). Páramos de Costa Rica. Editorial INBio. Heredia, Costa Rica.
- Kappelle, M. (2006). Structure and composition of Costa Rican montane oak forests. In: Ecology and conservation of neotropical montane oak forests (pp. 127-139). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Kappelle, M. (2016). The Montane Cloud Forests of The Cordillera de Talamanca. En: Costa Rican Ecosystems. Kappelle, M. (eds). The University of Chicago Press.
- Kappelle, M., & S. P. Horn. (2016). The Páramo Ecosystem of Costa Rica's Highlands. En: Costa Rican Ecosystems. Kappelle, M. (eds). The University of Chicago Press.
- Kearns, C. A., Inouye, D. W. & Waser, N. M. (1998). Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, 83-112.
- Krause, A. E., Frank, K. A., Mason, D. M., Ulanowicz, R. E., & Taylor, W.W. (2003). Compartments revealed in food-web structure. *Nature* 426, 282–285.
- Krüger, K., Prinzinger, R., & Schuchmann, K. L. (1982). Torpor and metabolism in hummingbirds. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 73(4), 679-689.
- Körner, C. H. (1999). *Alpine Plant Life*. Springer. Berlin. 338 pp.
- Lara, C., & Ornelas, J. (2001). Preferential nectar robbing of flowers with long corollas: experimental studies of two hummingbird species visiting three plant species. *Oecologia*, 128(2), 263-273.

- Lara, C. (2006). Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* 13(1), 23-29.
- Leija, M. (2016). La comunidad de colibríes como polinizadores de la flora del páramo en el Cerro de la Muerte, Costa Rica. Tesis para optar por el grado de Maestría. Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica.
- León-Camargo, D., & Rangel-Ch, J. O. (2015). Interacción colibrí-flor en tres remanentes de bosque tropical seco (BsT) del municipio de Chimichagua (Cesar, Colombia). *Caldasia*, 37, 107-123.
- Lewinsohn, T. M., Prado, P. I., Jordano, P., Bascompte, J., Olesen, J. M. (2006). Structure in plant–animal interaction assemblages. *Oikos* 113, 174–184.
- López-Barrera, F. (2004). Estructura y función en bordes de bosques. *Revista Ecosistemas*, 13, 67-77.
- López-Segoviano, G., Bribiesca, R., & Arizmendi, M. D. C. (2018). The role of size and dominance in the feeding behaviour of coexisting hummingbirds. *Ibis*, 160(2), 283-292.
- Lundberg, J., & Moberg, F. (2003). Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems*, 6, 0087-0098.
- Luteyn, J. (1999). A checklist of a plant diversity, geographical distribution and botanical literature. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. 84.
- Madriñán, S., Cortés, A. J., & Richardson, J. E. (2013). Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in genetics*, 4, 1-7.
- Maglianesi, M. A., Blüthgen, N., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2014). Morphological traits determine specialization and resource use in plant-hummingbird networks in the Neotropics. *Ecology*, 95, 3325-3334.

- Maglianesi, M. A., Blüthgen, N., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2015). Functional structure and specialization in three tropical plant–hummingbird interaction networks across an elevational gradient in Costa Rica. *Ecography*, 38(11), 1119-1128.
- Martín-González, A. M. M., Dalsgaard, B., & Olesen, J. M. (2010). Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological Complexity*, 7(1), 36-43.
- Martín-González, A. M., Dalsgaard, B., Nogués-Bravo, D., Graham, C. H., Schleuning, M., Maruyama, P. K. & de Azevedo Jr, S. M. (2015). The macroecology of phylogenetically structured hummingbird–plant networks. *Global Ecology and Biogeography*, 24(11), 1212-1224.
- Martin, A. C., & Harvey, W. J. (2017). The Global Pollen Project: a new tool for pollen identification and the dissemination of physical reference collections. *Methods Ecol Evol*, 8, 892–897. doi:10.1111/2041-210X.12752.
- Maruyama, P. K., Custódio, L. N., & Oliveira, P. E. (2012). When hummingbirds are the thieves: visitation effect on the reproduction of Neotropical snowbell *Styrax ferrugineus* Nees & Mart (Styracaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 26(1), 58-64.
- Maruyama, P. K., Oliveira, G. M., Ferreira, C., Dalsgaard, B., & Oliveira, P. E. (2013). Pollination syndromes ignored: importance of non-ornithophilous flowers to Neotropical savanna hummingbirds. *Naturwissenschaften*, 100(11), 1061-1068.
- 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.
- McCann, K., Hastings, A., & Huxel, G. R. (1998). Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395 (1998), 794-798.

- McKinney, A. M., CaraDonna, P. J., Inouye, D. W., Barr, B., Bertelsen, C. D., & Waser, N. M. (2012). Asynchronous changes in phenology of migrating Broad-tailed Hummingbirds and their early-season nectar resources. *Ecology*, 93, 1987–1993.
- Mendoca, L., & dos Anjos, L. (2006). Feeding behavior of hummingbirds and perching birds on *Erythrina speciosa* Andrews (Fabaceae) flowers in an urban area, Londrina, Parana, Brazil. *Revista Brasileira de Zoología* 23, 42-49.
- Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(1557), 2605-2611.
- 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.
- Miles, D. B. & Ricklefs, R. E. (1984). The correlation between ecology and morphology in deciduous forest passerine birds. *Ecology* 65, 1629-1640.
- Miller, R. S. (1985). Why hummingbirds hover. *The Auk*, 102(4), 722-726.
- Mitchell, D. E. (2000). Allen's Hummingbird (*Selasphorus sasin*). En: *The birds of North America* (A. Poole, and F. Gill, eds.), no. 501. The Birds of North America Inc., Philadelphia, PA.
- Mitchell, R.J., Karron, J. D., Holmquist, K. G., & Bell, J. M. (2004). The influence of *Mimulus ringens* floral display size on pollinator visitation patterns. *Func Ecol*, 18:116–124.
- Montoya, J. M., Pimm, S. L., & Solé, R. V. (2006). Ecological networks and their fragility. *Nature*, 442(20), 259-264.
- Mora, O. (2010). Caracterización del ecosistema Páramo, y evaluación de variables que lo afectan en los volcanes Irazú y Turrialba. Tesis de Graduación para optar por el grado

de Licenciatura. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal, Cartago, Costa Rica.

Mora, S., & Rodríguez, G. (2018). Situación de la afectación y daños causados por la Tormenta Nate al Sector Agropecuario y necesidades prioritarias. Secretaría Ejecutiva de Planificación Sectorial Agropecuaria. Ministerio de Agricultura y Ganadería. San José, Costa Rica.

Morales-Betancourt, J. A., & Estévez-Varón, J. V. (2006). El Páramo: ¿Ecosistema En Vía De Extinción?. *Revista Luna Azul*, 22, 39-51.

Morales, V., & Figueroa-Ramírez, S. (2007). Revisión de la adaptación del pico en algunos colibríes amazónicos (Aves, Trochilidae) con respecto a las flores que visitan. *Biotempo*, 7, 39-45.

Mouillot, D., Graham, N. A., Villéger, S., Mason, N. W., & Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in ecology & evolution*, 28(3), 167-177.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A.B. & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.

Nattero, J., Malerba, R., Medel, R., & Cocucci, A. (2011). Factors affecting pollinator movement and plant fitness in a specialized pollination system. *Plant Systematics and Evolution*, 296(1-2), 77-85.

Nieto Orellana, A. V., & Silva Alemán, C. F. (2012). Influencia de la alteración de hábitat en el uso de recursos florísticos por el ensamble de colibríes en bosques altoandinos del sur del Ecuador (Bachelor's thesis, Universidad del Azuay).

Nogués-Bravo, D., Araújo, M. B., Errea, M. P., & Martínez-Rica, J. P. (2007). Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st Century. *Global Environmental Change*, 17(3-4), 420-428.

- Ohashi, K., & Yahara, T. (2001). Behavioral responses of pollinators to variation in floral display size and their influences on the evolution of floral traits. En: Cognitive Ecology of Pollination. Animal Behavior and Floral Evolution. Eds. L. Chittka & J. D. Thomson. Cambridge University Press.
- Olesen, J. M. & Jordano, P. (2002). Geographical patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology*, 83, 2416-2424.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50), 19891-19896.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., Elberling, H., Rasmussen, C., & Jordano, P. (2010). Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278, 725-732.
- Ollerton, J., Johnson, S. D., Cranmer, L., & Kellie, S. A. M. (2003). The pollination ecology of an assemblage of grassland asclepiads in South Africa. *Annals of Botany*, 92(6), 807-834.
- Ornelas, J. F. (1996). Origen y evolución de los colibríes. *Ciencias*, 42.
- Ortiz-Crespo, F. I. (1972). A new method to separate immature and adult hummingbirds. *The Auk*, 89, 851-857.
- Palmer, T. M., Stanton, M. L., & Young, T. P. (2003). Competition and coexistence: exploring mechanisms that restrict and maintain diversity within mutualist guilds. *The American Naturalist*, 162, S63-S79.
- Parada-Quintero, M., Alarcón-Jiménez, D., & Rosero-Lasprilla, L. (2012). Fenología de la floración de especies ornitófilas de estratos bajos en dos hábitats altoandinos del Parque Natural Municipal Ranchería (Paipa-Boyacá-Colombia). *Caldasia*, 34 (1), 139-154.

- Partida, L. R., Enríquez, P. L., Rangel-Salazar J. L., Lara, C., & Martínez I.M. (2012). Abundancia de colibríes y uso de flores en un bosque templado del sureste de México. *Revista de Biología Tropical*, 60, 1621-1630.
- Pastor, J., Santamaría, S., Méndez, M., & Galeano, J. (2012). Effects of topology on robustness in ecological bipartite networks. *Networks & Heterogeneous Media*, 7(3), 429- 440.
- Peralta, L. G. E. (2014). Influencia de la variación morfológica y aerodinámica en las estrategias de forrajeo de los colibríes del Bosque Nuboso de Monteverde. Tesis para optar por el grado académico de Licenciatura. Universidad de Costa Rica, Costa Rica.
- Perfectti, F., Gómez, J. M., & Bosch, J. (2009). The functional consequences of diversity in plant–pollinator interactions. *Oikos*, 118(9), 1430-1440.
- Pyke, G. H. (1981). Why hummingbirds hover and honeyeaters perch. *Animal Behaviour*, 29(3), 861-867.
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Ralph, C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E., DeSante, D. F., & Milá, B. (1996). Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-159. Albany, CA: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, 46 p.
- Ramírez-Burbano, M. B. (2013). Redes de interacción mutualista colibrí-flor en el Parque Nacional Natural Munchique: ¿ La pérdida de un colibrí endémico y en peligro crítico de extinción, acarrea el colapso del sistema? (Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Colombia).
- Ramos, J. R., Domínguez, D., Espinoza, C., Lopez, G., Valdovinos, F. S., Bustamante, R. O., & Medel, R. (2010). Topological change of Andean plant–pollinator networks along an altitudinal gradient. *Ecological Complexity*, 7(1), 86-90.

- Remsen, Jr, J. V., Stiles, F. G., & McGuire, J. A. (2015). Classification of the Polytminae (Aves: Trochilidae). *Zootaxa*, 3957(1), 143-150.
- Renner, S. C., & Schuchmann, K. L. (2004). Biogeography, geographical variation, and taxonomy of the hummingbird genera *Eugenes* Gould, 1856, *Sternoclyta* Gould, 1858, and *Hylonympha* Gould, 1873 (Aves: Trochilidae). *Ornithol. Anz.* 43, 103–114.
- Rensch, B. (1960). *Evolution above the species level*. Columbia University Press, New York.
- Rezende, E. L., Jordano, P., & Bascompte, J. (2007). Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. *Oikos*, 116(11), 1919–1929.
- Rico, A. (2008). Morfología y forrajeo para buscar artrópodos por colibríes altoandinos. *Ornitología Colombiana*, 7, 43-58.
- Ries, L., & Sisk, T. D. (2004). A predictive model of edge effects. *Ecology*, 85, 2917-2926.
- Rodrigues, L. C., & Araujo, A. C. (2011). The hummingbird community and their floral resources in an urban forest remnant in Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 71(3), 611-622.
- Rodrigues, L. C., & Rodrigues, M. (2015). Floral resources and habitat affect the composition of hummingbirds at the local scale in tropical mountaintops. *Brazilian Journal of Biology*, 75(1), 39-48.
- Rodríguez-Flores, C. I., & Stiles, F. G. (2005). Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la Amazonia colombiana. *Ornitología Colombiana*, 3(3), 3-27.
- Rodríguez-Flores, C. I., & Arizmendi-Arriaga, M.C. (2016). The dynamics of hummingbird dominance and foraging strategies during the winter season in a highland community in Western Mexico. *Journal of Zoology*, 299(4), 262-274.

- Rojas-Nossa, S. V. (2007). Estrategias de extracción de néctar por pinchaflores (Aves: *Diglossa* y *Diglossopsis*) y sus efectos sobre la polinización de plantas de los altos Andes. *Ornitología Colombiana*, 5(3), 21-39.
- Rosselli, L., Vasquez, P., & Ayub, I. (2002). The courtship displays and social system of the White-ruffed Manakin in Costa Rica. *The Wilson Journal of Ornithology*, 114(2), 165-179.
- Rosero, L., & Sazima, M. (2004). Interacciones planta-colibrí en tres comunidades vegetales de la parte suroriental del Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colombia. *Ornitologia Neotropical*, 15, 183-190.
- Santamaría, L., & Rodríguez-Gironés, M. A. (2007). Linkage rules for plant–pollinator networks: trait complementarity or exploitation barriers?. *PLoS biology*, 5(2), e31.
- Santamaría, S., & Méndez, M. (2013). Cómo conservar las interacciones entre polinizadores y plantas en ecosistemas de alta montaña con ayuda de la teoría de redes complejas. *Proyectos de Investigación en Parques Nacionales, 2009-2012*.
- Schuchmann, K. L. (1999). Family Trochilidae (hummingbirds). En: del Hoyo J, Elliot A, Sargatal J (eds) *Handbook of the birds of the world, vol 5: barn-owls to hummingbirds*. Lynx, Barcelona, pp 468–680.
- Şekercioğlu, Ç. H., Primack, R. B., & Wormworth, J. (2012). The effects of climate change on tropical birds. *Biological conservation*, 148(1), 1-18.
- Slud, P. (1964). The birds of Costa Rica: distribution and ecology. *Las aves de Costa Rica: distribución y ecología*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 128, 1-430.
- Snow, D. W., & Snow, B. K. (1986). Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brazil. *Hornero* 012 (04), 286-296.

- Snow, A. A., Spira, T. P., Simpson, R., & Klips, R. A. (1996). The ecology of geitonogamous pollination. En: *Floral biology* (pp. 191-216). Springer, Boston, MA.
- Sonne, J., Martín-González, A. M., Maruyama, P. K., Sandel, B., Vizentin-Bugoni, J., Schleuning, M., Abrahamczyk, S., Alarcón, R., Araujo, A. C., Araújo, F. P., Mendes de Azevedo, S., Baquero, A.C, Cotton, P. A., Ingversen, T. T., Kohler, G., Lara, C., Guedes Las-Casas, F. M., Machado, A. O., Machado, C. G., Maglianesi, M. A., Moura, A. C., Nogués-Bravo, D., Oliveira, G. M., Oliveira, P. E., Ornelas, J. F., Francisco, Rodrigues, L. C, Rosero-Lasprilla, L., Rui, A.M., Sazima, M., Timmermann, A., Varassin, I. G., Wang, Z., Watts, S., Fjeldså, J., Svenning, J.C., Rahbek, C., & Dalsgaard, B. (2016). High proportion of smaller ranged hummingbird species coincides with ecological specialization across the Americas. *Proc. R. Soc. B.* 283(1824), 20152512. <http://doi.org/10.1098/rspb.2015.2512>
- Stiles, F. G., & Wolf, L. L. (1970). Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. *The Auk*, 87(3), 467-491.
- Stiles, F. G. (1975). Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology*, 56, 285-301.
- Stiles F. G. (1978). Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *Am. Zool.* 18, 715–727.
- Stiles, F. G. (1979). El ciclo anual en una comunidad coadaptada de colibríes y flores en el bosque tropical muy húmedo de Costa Rica. *Revista Biología Tropical* 27(1), 75-101.
- Stiles, F. G. (1981). Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68, 323-351.
- Stiles, F. G. (1982). Aggressive and courtship displays of the male Anna's Hummingbird. *The Condor*, 84(2), 208-225.
- Stiles, F. G. (1983). Systematics of the southern forms of *Selasphorus* (Trochilidae). *The Auk*, 100, 311-325.

- Stiles, F. G. (1985). Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornithological Monographs*, 36, 757-787.
- Stiles, F. G., & Skutch, A. F. (1989). *Guide to the birds of Costa Rica*. Cornell University Press. Comstock.
- Stiles, F. G. (1995). Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *Condor* 97: 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.
- Suarez, R. K. (1992). Hummingbird flight: sustaining the highest mass-specific metabolic rates among vertebrates. *Experientia*, 48(6), 565-570.
- Suarez, R. K., & Gass, C. L. (2002). Hummingbird foraging and the relation between bioenergetics and behaviour. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 133(2), 335-343.
- Székely, T., Freckleton, R. P., & Reynolds, J. D. (2004). Sexual selection explains Rensch's rule of size dimorphism in shorebirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(33), 12224-12227.
- Tamm, S., & Gass, C. L. (1986). Energy intake rates and nectar concentration preferences by hummingbirds. *Oecologia*, 70(1), 20-23.

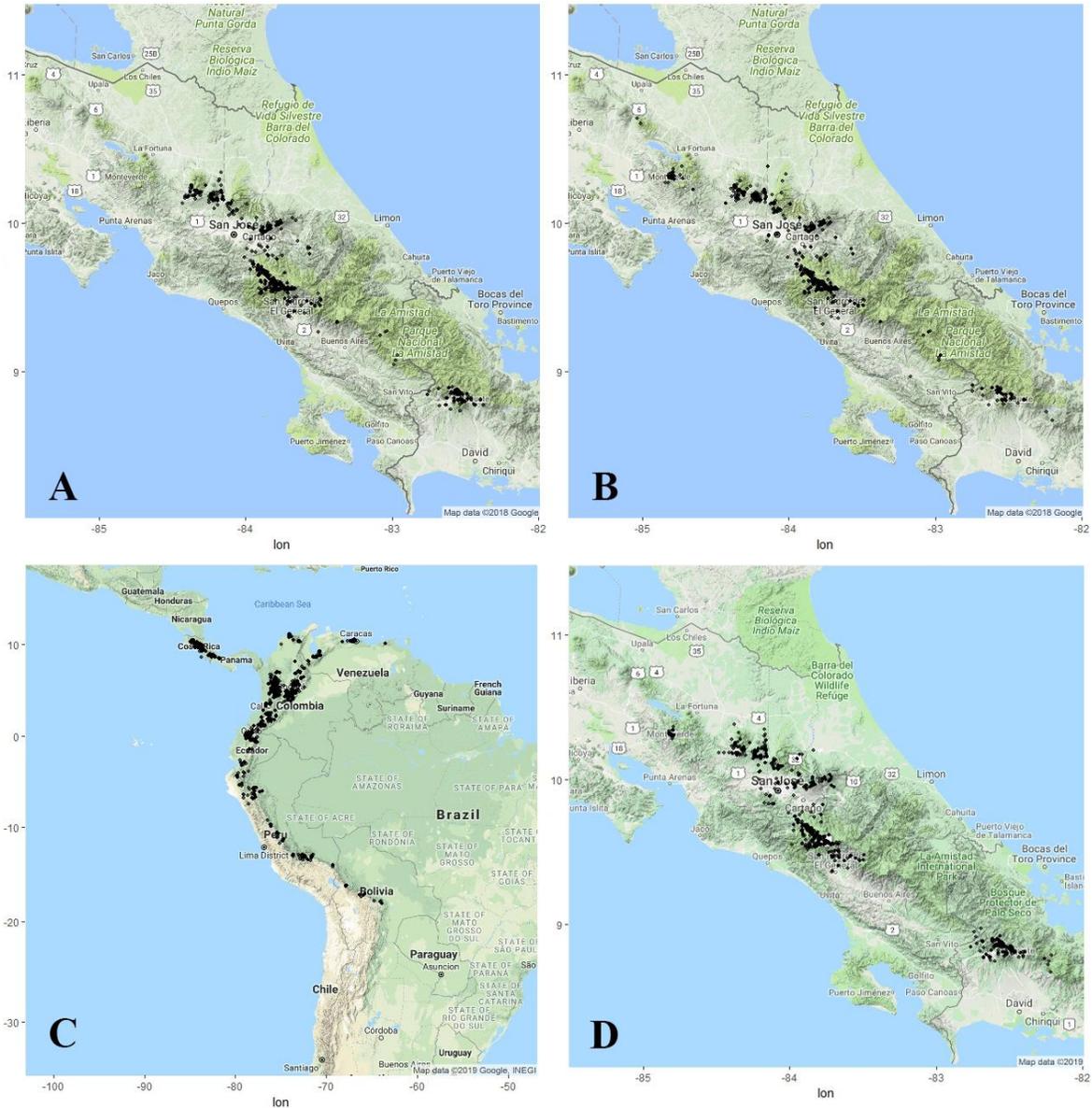
- Temeles, E. J. (1996). A new dimension to hummingbird-flower relationships. *Oecologia*, 105(4), 517-523.
- Temeles, E. J., & Kress, W. J. (2003). Adaptation in a plant-hummingbird association. *Science*, 300, 630-633.
- Temeles, E. J., Koulouris, C. R., Sander, S. E., & Kress, W. J. (2009). Effect of flower shape and size on foraging performance and trade-offs in a tropical hummingbird. *Ecology*, 90(5), 1147-1161.
- Teneb, E. A., Cavieres, L. A., Parra, M. J., & Marticorena, A. (2004). Patrones geográficos de distribución de árboles y arbustos en la zona de transición climática mediterráneo-templada de Chile. *Revista chilena de historia natural*, 177, 51-71.
- Tinoco, B. A., Graham, C. H., Aguilar, J. M., & Schleuning, M. (2017). Effects of hummingbird morphology on specialization in pollination networks vary with resource availability. *Oikos*, 126(1), 52-60.
- Tolosa-Moreno, D. L., León-Camargo, D. A., & Rosero-Lasprilla, L. (2014). El ciclo anual de una comunidad de colibríes (Trochilidae) en bosques altoandinos intactos y paramizados en la Cordillera Oriental de Colombia. *Ornitología Colombiana*, 14, 28-47.
- Tooze, Z. J., & Gass, C. L. (1985). Responses of rufous hummingbirds to midday fasts. *Canadian Journal of Zoology*, 63(10), 2249-2253.
- Tylianakis, J. M., Tschardtke, T., & Lewis, O. T. (2007). Habitat modification alters the structure of tropical host–parasitoid food webs. *Nature*, 445, 202-5.
- Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J., Wardle, D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.* 11, 1351 – 1363.
- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., & Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological conservation*, 143(10), 2270-2279.

- Vargas, G., & Sánchez, J. J. (2005). Plantas con flores de los páramos de Costa Rica y Panamá: el páramo ístmico. En: Páramos de Costa Rica. Kappelle, M., & S. P. Horn (eds). INBio, Heredia, Costa Rica 397-435.
- Vargas, G. (2012). Flora Antofita del Páramo Ístmico (Angioespermas y Gimnospermas). Tesis para optar por el grado de Maestría en Biología. Universidad de Costa Rica, Costa Rica.
- Vázquez, D. P., & Aizen, M. A. (2003). Null model analyses of specialization in plant–pollinator interactions. *Ecology*, 84(9), 2493-2501.
- Vázquez, D. P., & Aizen, M. A. (2004). Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant–pollinator interactions, *Ecology*, 85, 1251-1257.
- Vázquez, D. P., Morris, W. F., & Jordano, P. (2005). Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecology letters*, 8(10), 1088-1094.
- Vázquez, D. P., & Aizen, M. A. (2006). Community-wide patterns of specialization in plant–pollinator interactions revealed by null models. *Plant–pollinator interactions: from specialization to generalization*. En: *Specialization and generalization in plant–pollinator interactions* (Waser N. M., Ollerton J., eds.), University of Chicago Press.
- Vázquez, D. P., Melián, C. J., Williams, N. M., Blüthgen, N., Krasnov, B. R., & Poulin, R. (2007). Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos*, 116(7), 1120-1127.
- Vázquez, D. P., Chacoff, N. P., & Cagnolo, L. (2009a). Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology*, 90(8), 2039-2046.
- Vázquez, D. P., Blüthgen, N., Cagnolo, L., & Chacoff, N. P. (2009b). Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. *Annals of botany*, 103(9), 1445-1457.

- Velásquez, C., & Rangel, J. O. (1995). Atlas palinológico de la flora vascular del páramo I. Las familias más ricas en especies. *Caldasia*, 17(82-85), 509-567.
- Verdú, M., & Valiente-Banuet, A. (2008). The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *The American Naturalist*, 172(6), 751-760.
- 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 of London B: Biological Sciences*, 281(1780), 20132397.
- Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P. K., Debastiani, V. J., Duarte, L. D. S., Dalsgaard, B., & Sazima, M. (2016). Influences of sampling effort on detected patterns and structuring processes of a Neotropical plant–hummingbird network. *Journal of Animal Ecology*, 85(1), 262-272.
- Walther G-R (2003) Plants in a warmer world. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6, 169–185.
- Walther, G. R., Beiner, S., Burga, C. A. (2005). Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science*, 16, 541–548.
- Webb, T. J., & Freckleton, R. P. (2007). Only half right: species with female-biased sexual size dimorphism consistently break Rensch's rule. *PLoS One*, 2(9), e897.
- Weinstein, B. G., & Graham, C. H. (2017). Persistent bill and corolla matching despite shifting temporal resources in tropical hummingbird-plant interactions. *Ecology letters*, 20(3), 326-335.
- Wiley, J. W., & Wunderle, J. M. (1993). The effects of hurricanes on birds, with special reference to Caribbean islands. *Bird Conservation International*, 3(4), 319-349.
- Williams, M. R. (1995). Critical values of a statistic to detect competitive displacement. *Ecology*, 76, 646-647.

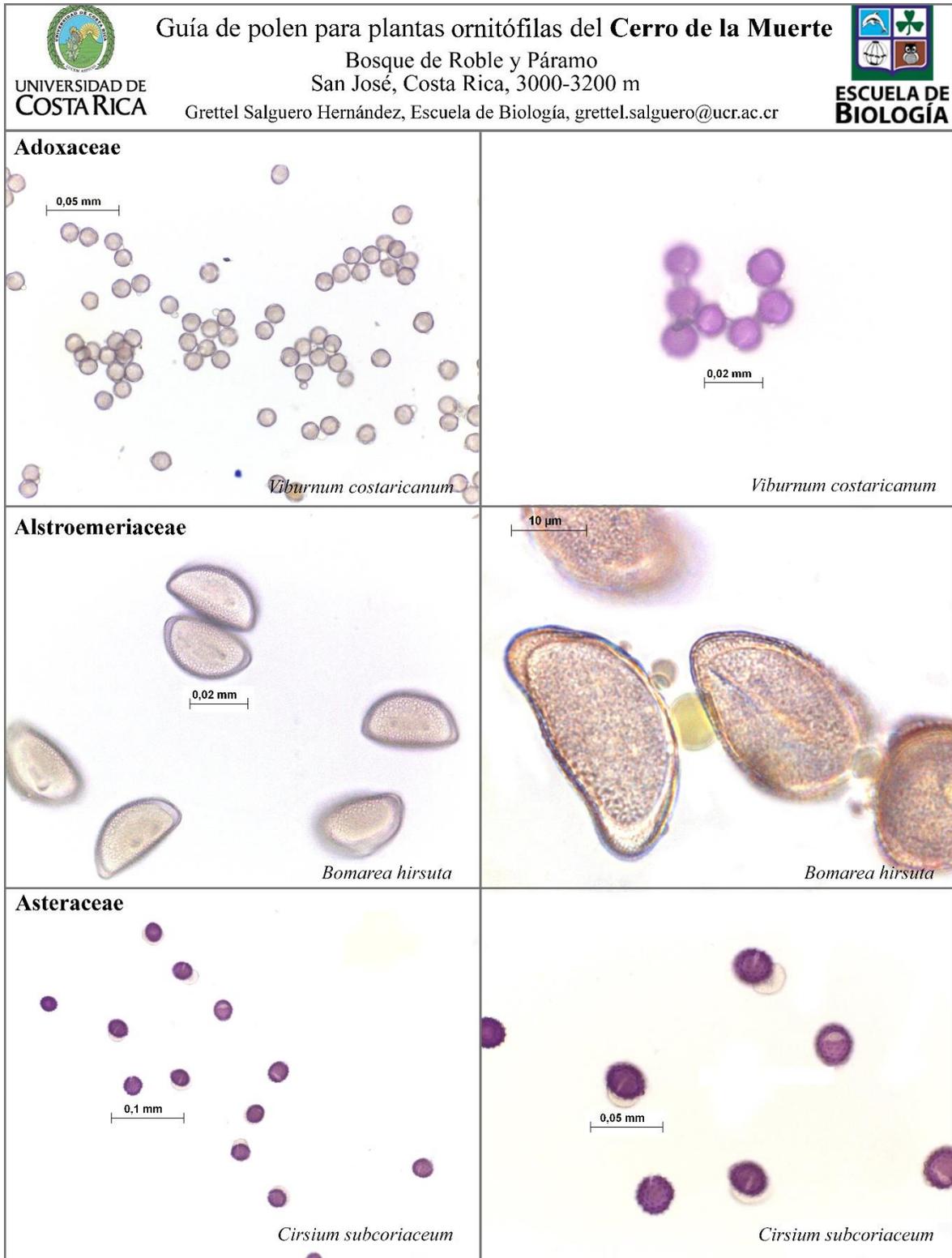
- Whittow, G. C. (1986). Regulation of body temperature. En: P. D. Sturkie (ed.). Avian physiology (pp. 221-252). Springer, New York, NY.
- Wolf, L. L. (1969). Female territoriality in a tropical hummingbird. *The Auk*, 86(3), 490-504.
- Wolf, L. L. (1970). The impact of seasonal flowering on the biology of some tropical hummingbirds. *The condor*, 72(1), 1-14.
- Wolf, L. L. (1976). Avifauna of the Cerro de la Muerte region, Costa Rica. American Museum of Natural History, New York, Estados Unidos.
- Wolf, L. L., Stiles, F. G., & Hainsworth, F. R. (1976). Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *The Journal of animal ecology* 45, 349-379.
- Wunderle, Jr. J. M. (1995). Responses of bird populations in a Puerto Rican forest to Hurricane Hugo: the first 18 months. *Condor*, 97(4), 879-896.
- Yachi, S., & Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(4), 1463-1468.
- Yanega, G. M. (2007). A comparative study of the functional morphology and ecology of insectivory in hummingbirds. Tesis doctoral. University of Connecticut, Estados Unidos.
- Zamudio-Beltrán, L. E., & Hernández-Baños, B. E. (2015). A multilocus analysis provides evidence for more than one species within *Eugenes fulgens* (Aves: Trochilidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 90, 80-84.

VII. ANEXOS



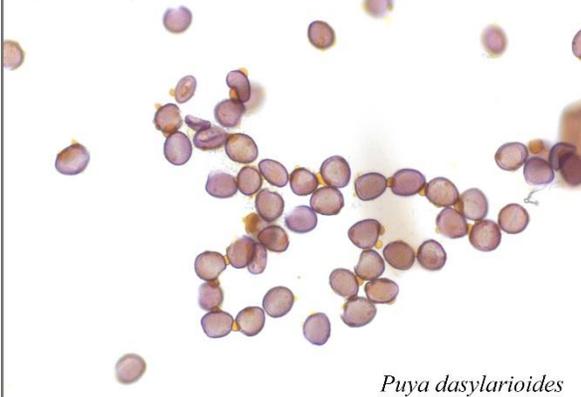
Anexo 1. Mapa de distribución de las especies de estudio. A) *Selasphorus flammula* (endémico), B) *Panterpe insignis* (endémico), C) *Colibri cyanotus*, D) *Eugenes spectabilis* (endémico). Los mapas se obtuvieron con el paquete gmap de R, a partir de los puntos de ocurrencia para cada especie obtenidos de GBIF.

Anexo 2. Guía de polen de plantas ornitófilas del Cerro de la Muerte.



Bromeliaceae

0,05 mm



Puya dasylarioides

0,02 mm



Puya dasylarioides

0,05 mm



Werahuia ororiensis

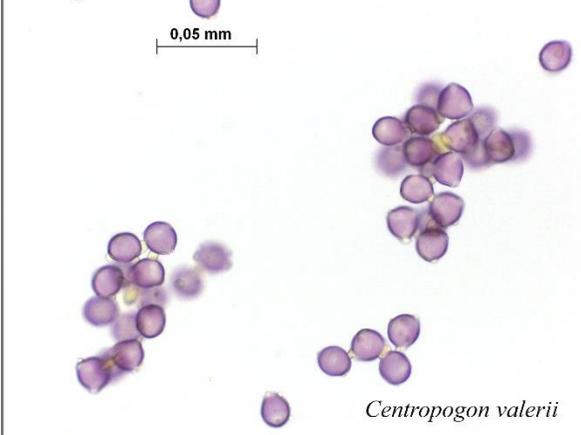
0,02 mm



Werahuia ororiensis

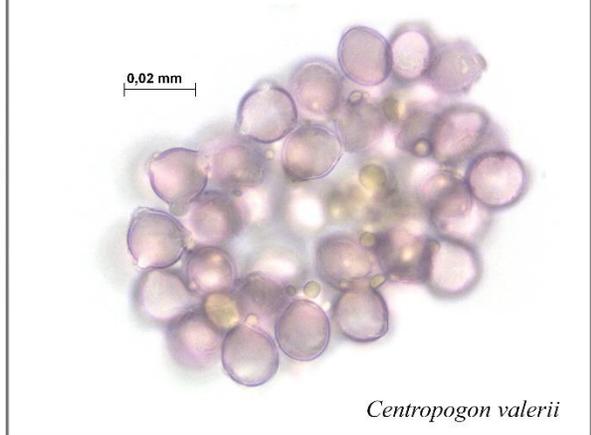
Campanulaceae

0,05 mm



Centropogon valerii

0,02 mm



Centropogon valerii



UNIVERSIDAD DE
COSTA RICA

Guía de polen para plantas ornitófilas del Cerro de la Muerte

Bosque de Roble y Páramo
San José, Costa Rica, 3000-3200 m

Grettel Salguero Hernández, Escuela de Biología, grettel.salguero@ucr.ac.cr

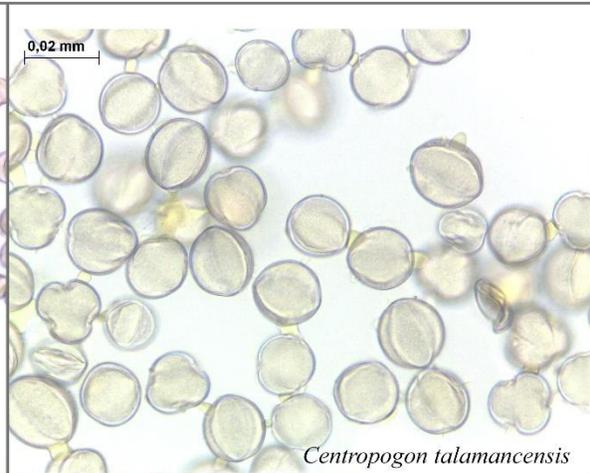


ESCUELA DE
BIOLOGÍA

Campanulaceae

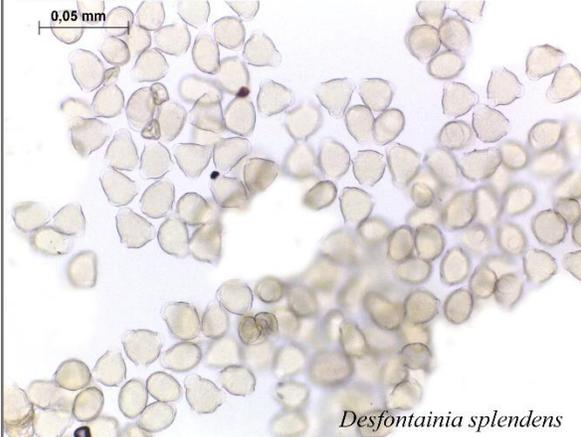


Centropogon talamancensis

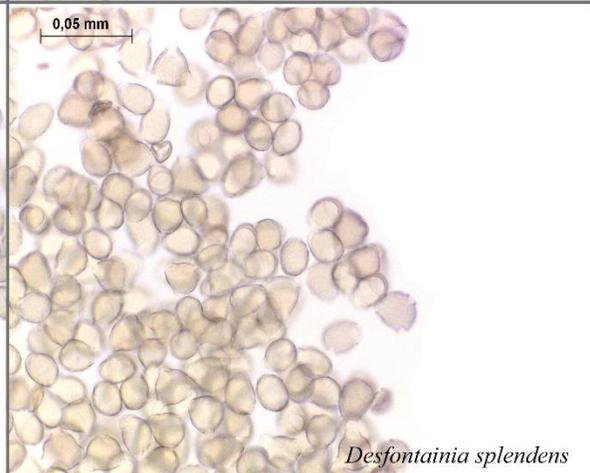


Centropogon talamancensis

Columelliaceae

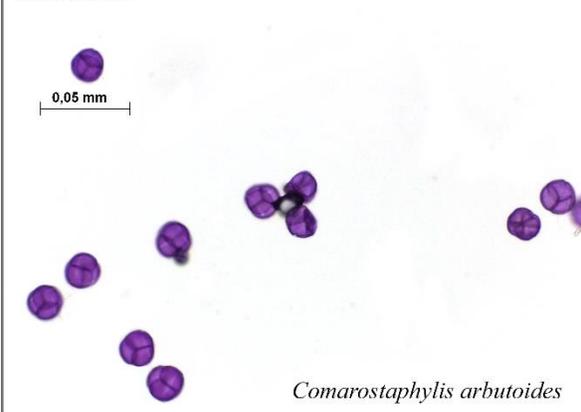


Desfontainia splendens

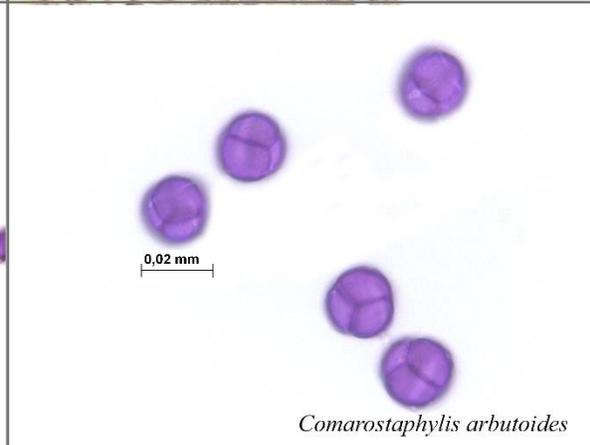


Desfontainia splendens

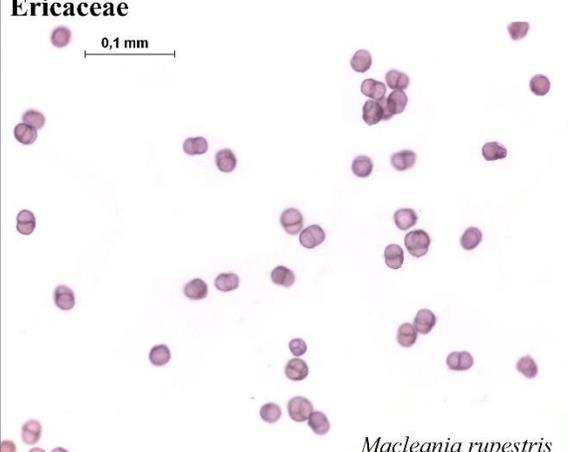
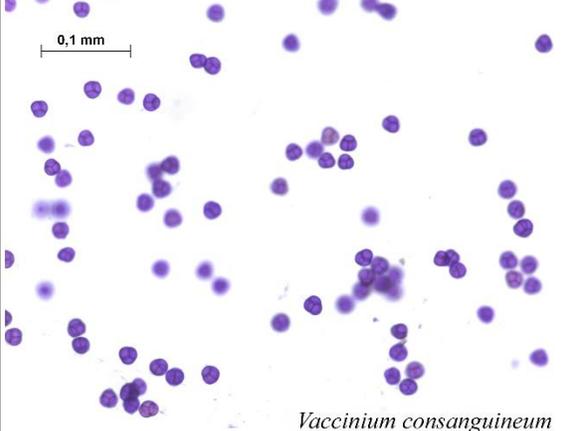
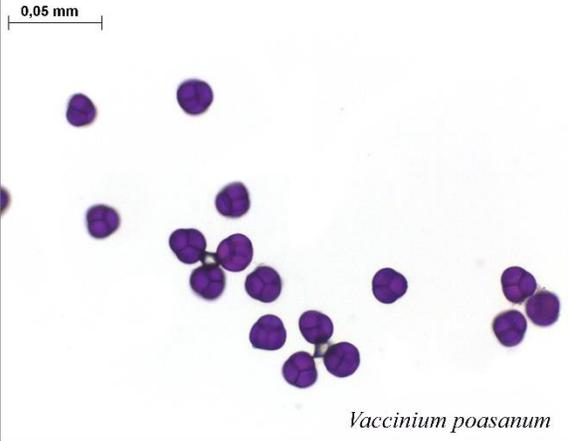
Ericaceae



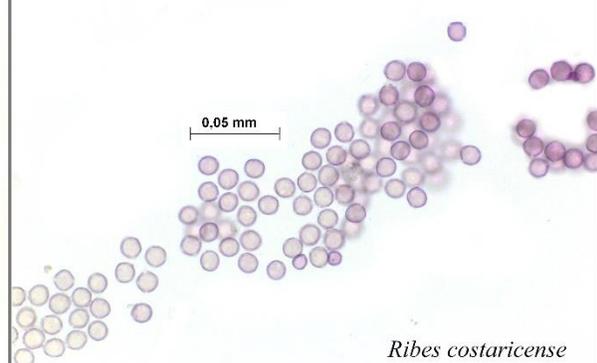
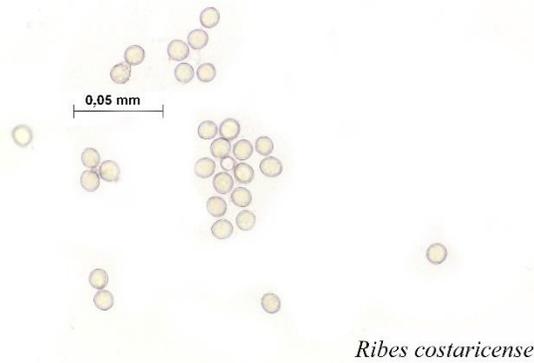
Comarostaphylis arbutoides



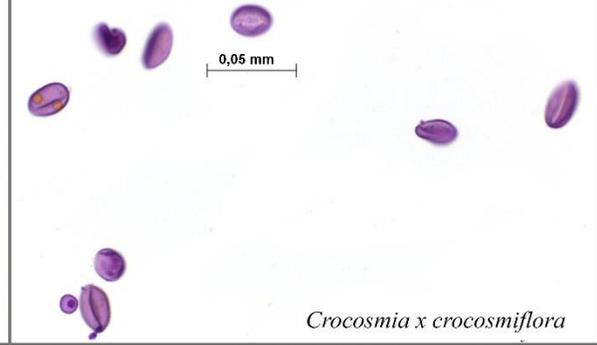
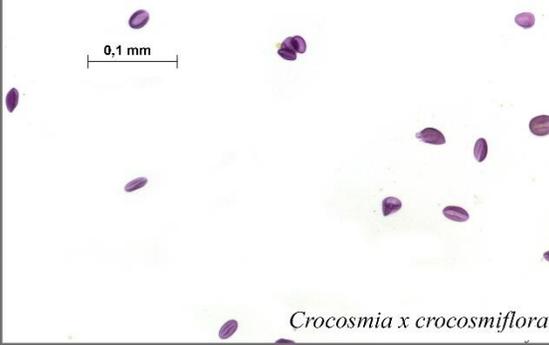
Comarostaphylis arbutoides

<p>Ericaceae</p>  <p>0,1 mm</p> <p><i>Macleania rupestris</i></p>	 <p>0,05 mm</p> <p><i>Macleania rupestris</i></p>
 <p>0,1 mm</p> <p><i>Vaccinium consanguineum</i></p>	 <p>0,05 mm</p> <p><i>Vaccinium consanguineum</i></p>
 <p>0,05 mm</p> <p><i>Vaccinium poasanum</i></p>	 <p>0,05 mm</p> <p><i>Vaccinium poasanum</i></p>

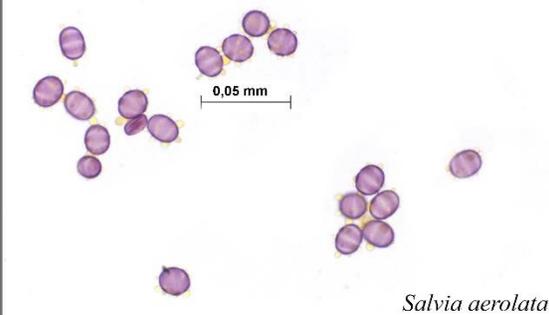
Grossulariaceae



Iridaceae



Lamiaceae





UNIVERSIDAD DE
COSTA RICA

Guía de polen para plantas ornitófilas del **Cerro de la Muerte**

Bosque de Roble y Páramo
San José, Costa Rica, 3000-3200 m

Grettel Salguero Hernández, Escuela de Biología, grettel.salguero@ucr.ac.cr



ESCUELA DE
BIOLOGÍA

Lamiaceae

20 μ m



Salvia carnea

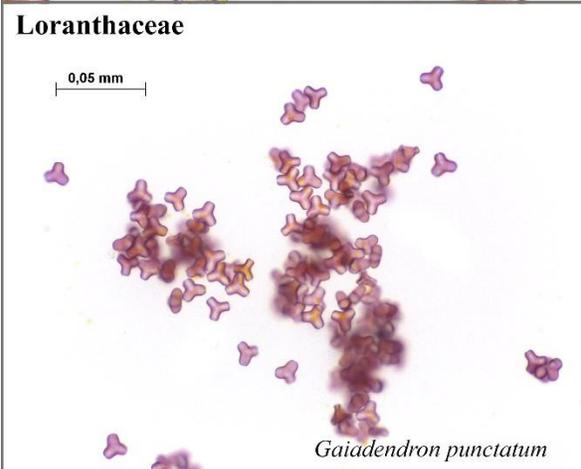
10 μ m



Salvia carnea

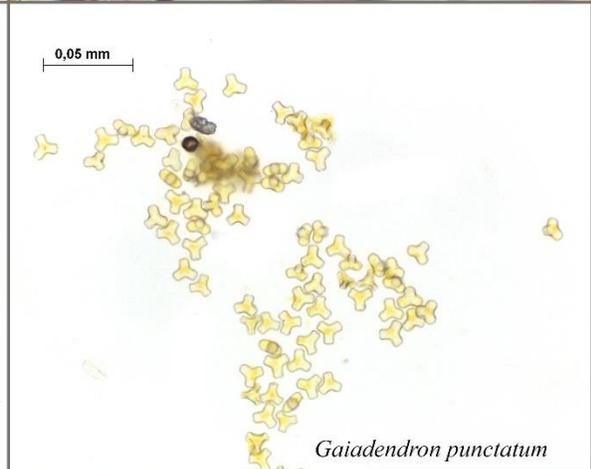
Loranthaceae

0,05 mm



Gaiadendron punctatum

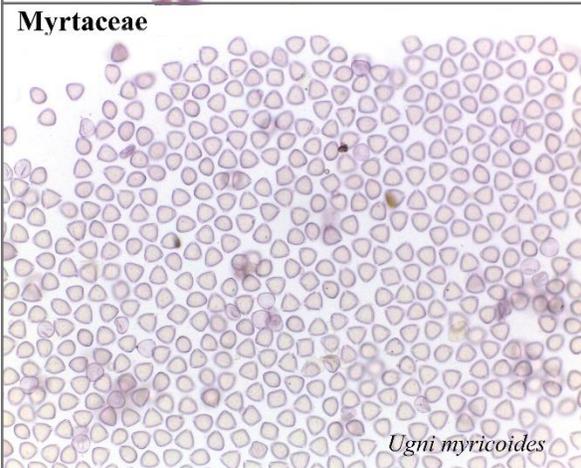
0,05 mm



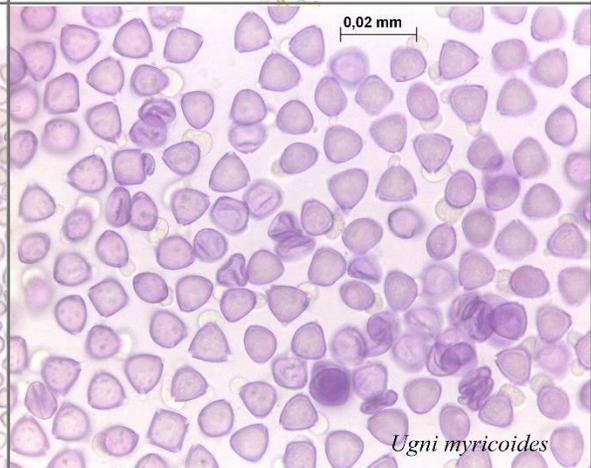
Gaiadendron punctatum

Myrtaceae

0,02 mm

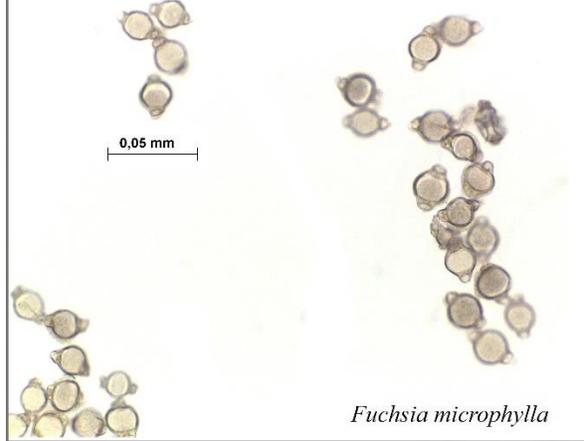


Ugni myricoides

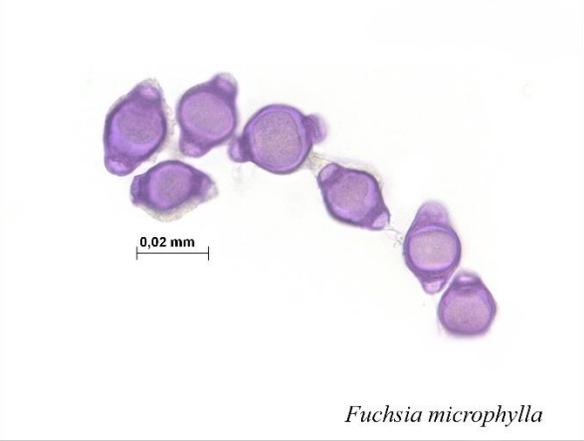


Ugni myricoides

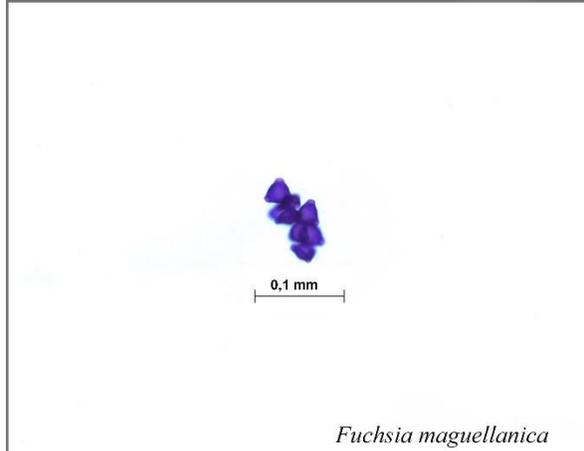
Onagraceae



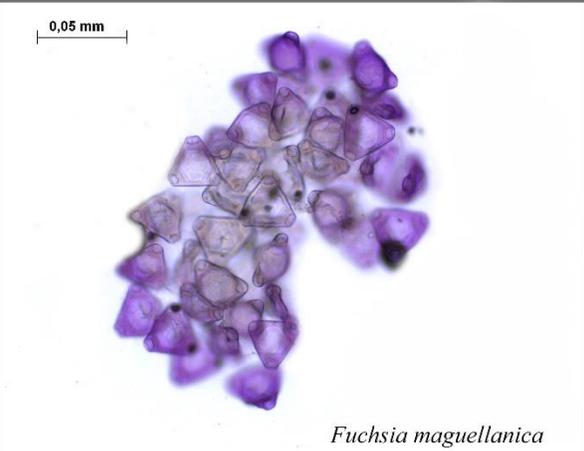
Fuchsia microphylla



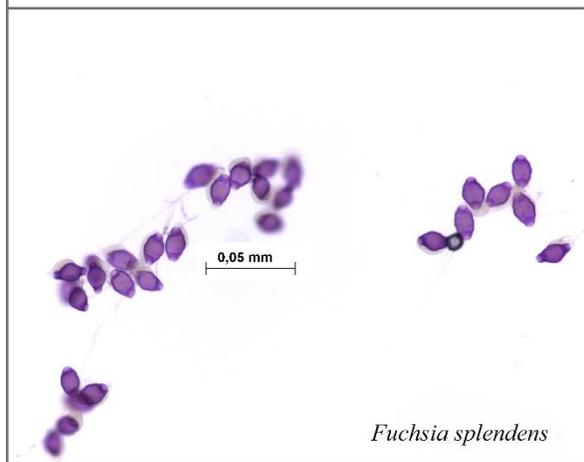
Fuchsia microphylla



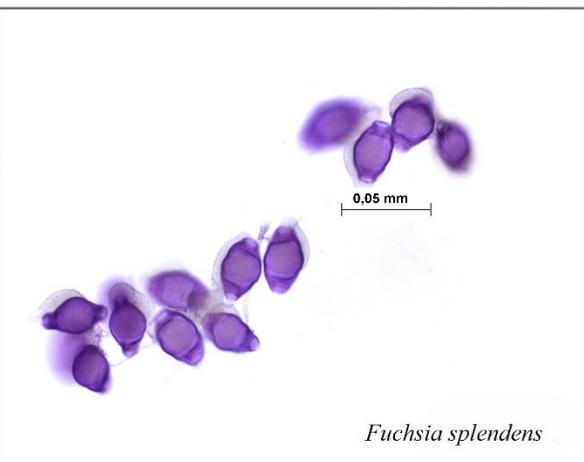
Fuchsia maguellanica



Fuchsia maguellanica



Fuchsia splendens

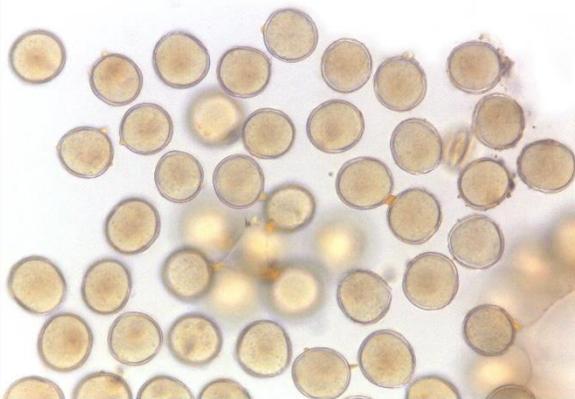


Fuchsia splendens

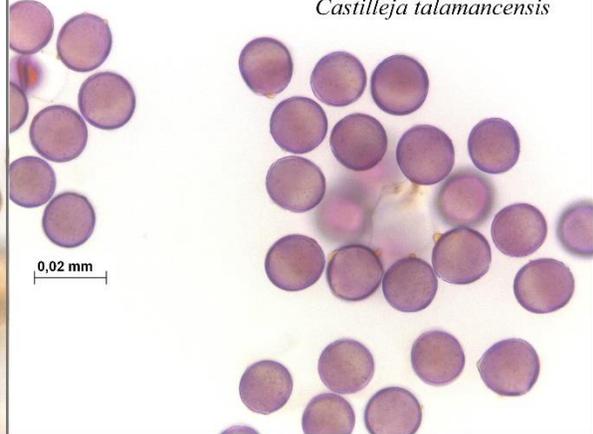
Orobanchaceae

0,02 mm

Castilleja talamancensis



Castilleja talamancensis

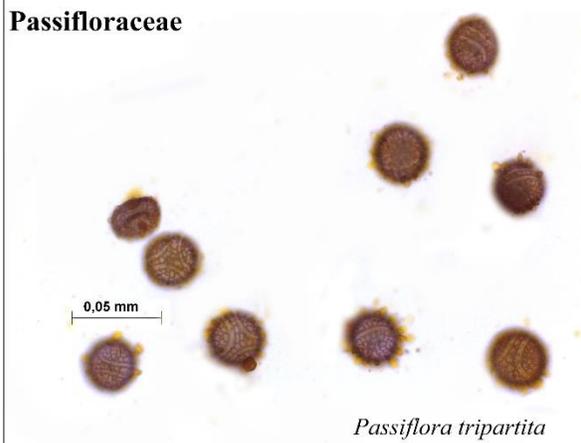


0,02 mm

Passifloraceae

0,05 mm

Passiflora tripartita



0,02 mm

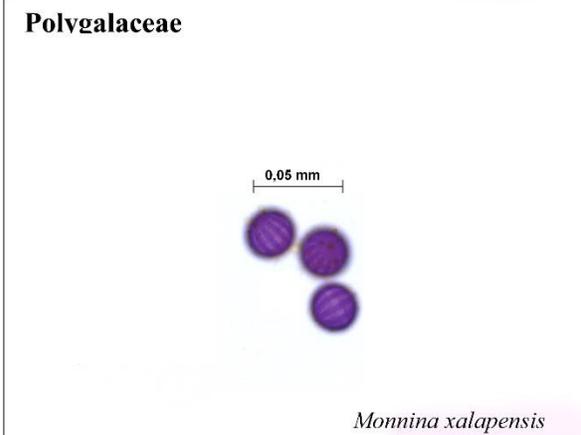
Passiflora tripartita



Polvgalaceae

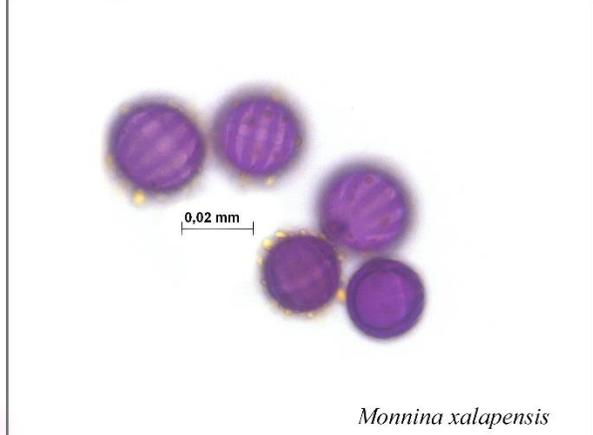
0,05 mm

Monnina xalapensis

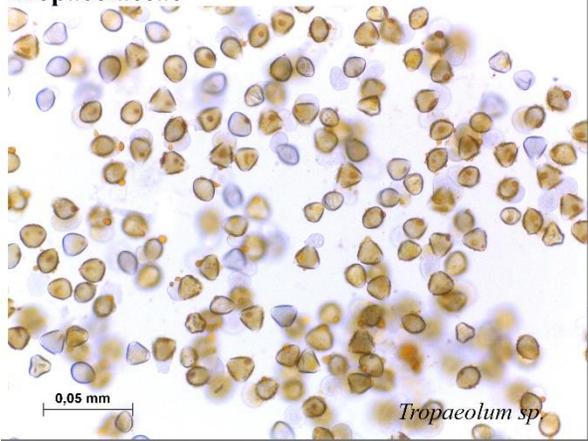


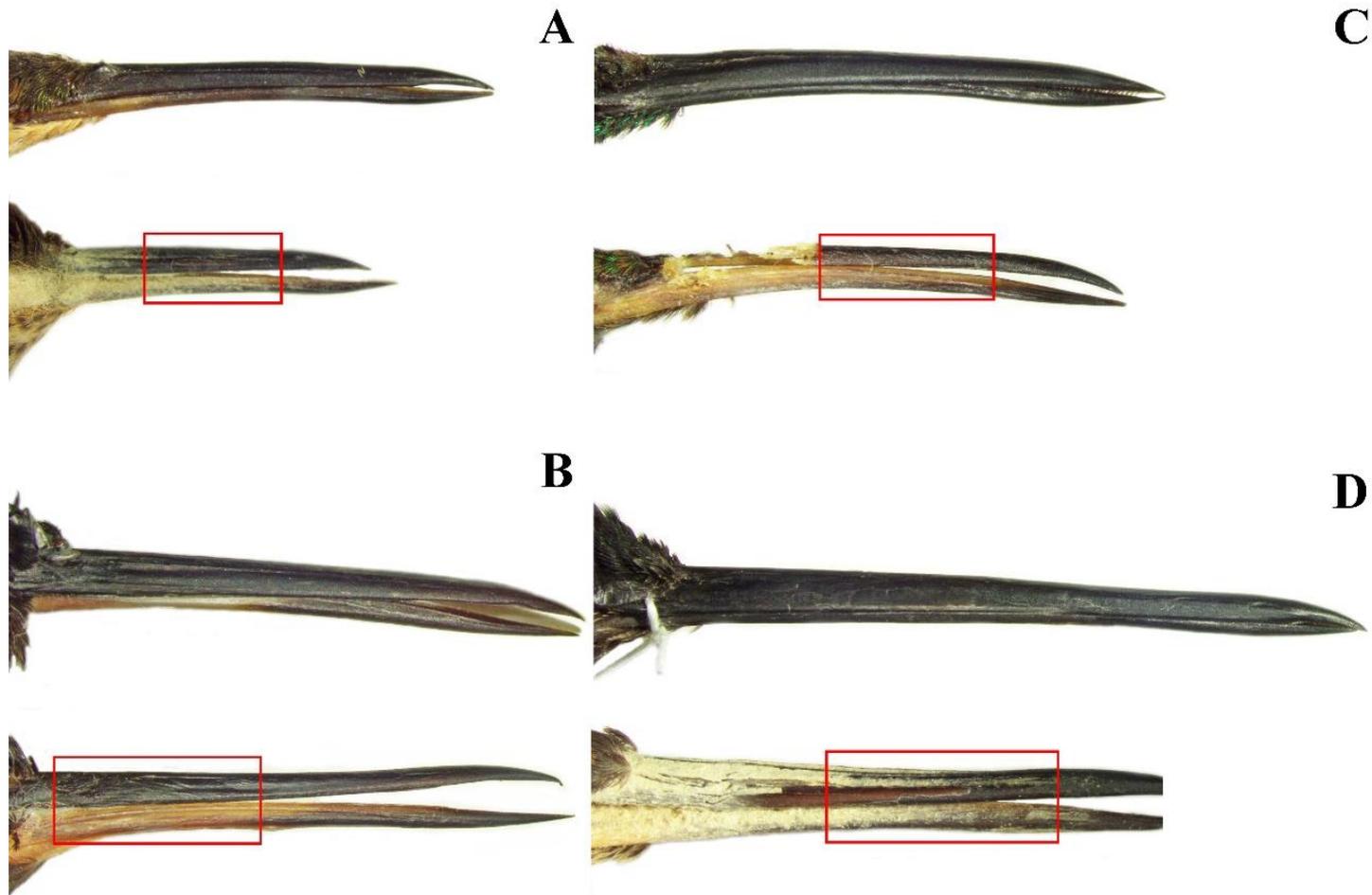
0,02 mm

Monnina xalapensis



Tropaeolaceae





Anexo 3. Imágenes mostrando las diferencias en el número de corrugaciones en el pico de juveniles (abajo) y adultos (arriba). Las superficies laterales del culmen de los juveniles presentan diminutas corrugaciones oblicuas, que se extienden desde la parte superior del culmen distalmente, alcanzando el borde en un ángulo aproximadamente de 30°. A. *Selasphorus flammula*, B. *Colibri cyanotus*, C. *Panterpe insignis* y D. *Eugenes spectabilis*.

Anexo 4. Glosario de parámetros aerodinámicos

Relación de forma (Rf)= largo del ala / ancho del ala

Relación de aspecto (Rs)= 2•largo del ala/ área del ala

Conicidad del ala (Co)= ((relación de aspecto/2•relación de forma)-1)

Carga de disco alar (CDA)= Peso/ $\pi \bullet (\text{largo del ala}/2)^2$

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

Anexo 5. Autovalores obtenidos para cada especie a partir del Análisis de Componentes Principales de las características morfológicas (peso, largo de pico, curvatura y carga de disco alar).

	PC1	PC2	PC3	PC4
CC	-0.70563	-0.42773	0.566712	-0.2082
ESH	2.274424	0.0773	0.33485	-0.44895
ESM	2.137522	-0.15041	0.131972	0.167552
PI	-0.46367	-0.17888	-0.19076	0.154536
SFH	-1.92693	0.736616	-0.18137	-0.15257
SFM	-1.40081	1.071591	-0.98657	-0.13033

Anexo 6. Tasas de visitación para cada especie de colibrí (columna 1) según especie de planta (fila 1).

	BI	CT	CS	CET	CV	FM	FS	MR	SC	VC	WO	MC
CT	0.024	0.000	0.000	0.000	0.368	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
EFH	0.000	0.000	0.369	0.000	0.000	0.000	0.065	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
EFM	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.065	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
PI	0.237	0.000	0.000	0.000	0.000	0.312	0.196	0.000	0.000	0.473	0.186	0.000
SFH	1.104	0.056	0.000	7.377	0.000	0.039	0.065	0.000	0.000	0.112	0.000	0.000
SFM	0.451	0.146	0.123	7.377	0.000	0.351	0.000	0.228	0.231	1.182	0.000	0.247

Anexo 7. Tiempo de grabación y tasa de visitación (visitas/min) por mes durante el periodo de estudio (marzo 2016-enero 2018).

Fecha	Tiempo de grabación (min)		Total de visitas	
	Bosque de roble	Páramo	Bosque de roble	Páramo
2016				
mar	-	332.5	-	7
abr	-	2184.5	-	62
sep	-	1071	-	2
oct	-	1709	-	110
dic	-	1090	-	55
2017				
ene	-	1128	-	4
feb	830	1123	28	14
mar-abril	840	511	11	22
may	1177	1003	7	41
jun	1049	1084	5	2
jul	1140	959	7	6
ago	892	721	1	4
sep	1227	1003	7	1
nov	1109	802	7	4
dic	1091	1031	7	21
2018				
ene	1329	603	14	8
Total	10684	16355	94	363

Anexo 8. Medidas morfométricas y aerodinámicas de los colibríes del Cerro de la Muerte. Se muestra el promedio \pm E.E.

	Especie					
	<i>Selasphorus flammula</i>		<i>Colibri cyanotus</i>	<i>Panterpe insignis</i>	<i>Eugenes spectabilis</i>	
	♀ n=46	♂ n=8	n= 38	n=112	♀ n=17	♂ n=69
Medidas morfológicas						
Largo de pico (cm)	1.545 \pm 0.259	1.493 \pm 0.144	2.584 \pm 0.463	2.213 \pm 0.237	4.066 \pm 0.249	3.501 \pm 0.347
Ancho de ala (cm)	1.295 \pm 0.331	1.165 \pm 0.150	2.136 \pm 0.349	2.277 \pm 0.397	2.206 \pm 0.264	2.516 \pm 0.609
Largo de ala (cm)	4.247 \pm 0.681	3.910 \pm 0.337	6.826 \pm 0.741	6.521 \pm 0.486	7.418 \pm 0.598	8.049 \pm 0.657
Peso (g)	2.576 \pm 0.417	2.312 \pm 0.651	5.519 \pm 0.900	5.737 \pm 0.813	9.135 \pm 0.731	10.369 \pm 0.962
Área de ala (cm ²)	4.645 \pm 1.911	3.999 \pm 0.785	11.788 \pm 2.604	12.373 \pm 2.309	13.780 \pm 1.677	16.427 \pm 3.863
Curvatura	4.753 \pm 0.256	2.233 \pm 0.328	7.788 \pm 0.545	4.952 \pm 0.157	5.055 \pm 0.512	3.988 \pm 0.228
Medidas aerodinámicas						
Relación de forma	3.378 \pm 0.556	3.419 \pm 0.639	3.257 \pm 0.499	2.919 \pm 0.391	3.405 \pm 0.444	3.289 \pm 0.478
Relación de aspecto	8.052 \pm 1.008	7.907 \pm 1.727	8.101 \pm 1.089	7.000 \pm 0.830	8.067 \pm 1.076	8.064 \pm 0.892
Carga de disco alar (g/cm ²)	0.192 \pm 0.055	0.198 \pm 0.041	0.157 \pm 0.049	0.172 \pm 0.042	0.187 \pm 0.077	0.208 \pm 0.045
Conicidad del ala	0.206 \pm 0.124	0.155 \pm 0.170	0.258 \pm 0.182	0.207 \pm 0.115	0.197 \pm 0.192	0.242 \pm 0.162
Poder de vuelo (g/cm ²)	29.759 \pm 4.457	30.463 \pm 3.067	27.000 \pm 3.836	28.646 \pm 2.770	31.339 \pm 2.868	31.196 \pm 3.110

Anexo 9. Lista de otras especies de aves capturadas durante el muestreo en el Cerro Buenavista y Los Nimbúlos (febrero 2017-enero 2018). *Aves capturadas solo en el páramo. †Aves capturadas solo en el bosque de roble.

Especie	En	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Agos	Sept	Oct	Nov	Dic
<i>Acanthidopsis bairdii</i> ♀*	■											
<i>Basileuterus melanogenys</i> *			■									
<i>Wilsonia pusilla</i> †	■										■	■
<i>Chatharus gracilirostris</i> *			■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Chlorospingus pileatus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Diglossa plumbea</i> ♀♂	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Elaenia frantzii</i> *		■	■				■					
<i>Lampornis castaneiventris</i> *					■	■						
<i>Margarornis rubiginosus</i> †									■	■		
<i>Myoborus forquatus</i> †											■	■
<i>Oreothlypis gutturalis</i> *	■	■									■	■
<i>Pezopetes capitalis</i>	■	■									■	■
<i>Ptilogonys caudatus</i> *					■	■						
<i>Parkesia motacilla</i> *									■	■		
<i>Turdus grayii</i> *					■	■						
<i>Turdus nigrescens</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Vireo carmioli</i> *											■	■
<i>Zonotrichia capensis</i>					■	■			■	■		