



*Efecto de la longitud del pico sobre la especialización de la visita
floral de colibríes de zonas medias y altas de Costa Rica.*

*Effect of beak length on the specialization of floral visitation of mid-
elevation and highland hummingbirds in Costa Rica.*

Pablo Rojas-Rodríguez¹, Sofía Bianchi-Barrantes¹ y Gerardo Avalos^{1,2}

Recibido: 21 marzo, 2023. Corregido: 11 mayo, 2023. Aceptado: 8 de junio, 2023.

Resumen: Los colibríes desempeñan un papel crucial en las redes de polinización, ya que su visita a los recursos florales puede determinar el éxito reproductivo de las plantas. En este estudio, hemos investigado cómo las diferencias en la longitud del pico de los colibríes, tanto dentro como entre especies, afectan la diversidad de uso de los recursos florales. Las especies con picos cortos estarán restringidas principalmente a visitar plantas con corolas cortas, mientras que las especies con picos largos tienen la capacidad de visitar un mayor rango de tamaños de corolas, lo que las convierte en especies más generalistas. En el caso de los colibríes con dimorfismo sexual en la longitud del pico, se espera que el sexo con el pico más largo sea el más generalista. El estudio se llevó a cabo en el Hotel Bougainvillea (1.200 msnm, 10 especies de plantas y 5 de colibríes, 259 interacciones) y en el restaurante La Georgina (3.100 msnm, 7 especies de plantas y 4 de colibríes, 307 interacciones), en Costa Rica. En ambos lugares se obtuvieron redes de polinización de diferente estructura y complejidad que mostraron una tendencia hacia la especialización (índice de conectancia Bougainvillea = 0.30, IC Georgina = 0.42); nivel de especialización de la red H2 Bougainvillea = 0.5, H2 La Georgina = 0.70). A medida que aumentó la longitud del culmen, disminuyó el grado de especialización, lo cual respaldó nuestra hipótesis. En el caso de *Eugenes spectabilis* se las hembras tuvieron picos más largos y posiblemente son más generalistas que los machos. Las hembras son excluidas de los comederos y posiblemente tengan que cubrir mayores territorios en busca de recursos más diversos. Se requiere más investigación centrada en esta especie para obtener resultados más concluyentes.

Palabras clave: Dimorfismo Sexual, amplitud de nicho, generalización, especialización.

Abstract: Hummingbirds play a crucial role in pollination networks, as their visit to floral resources can determine plant reproductive success. We investigated how differences in bill length of hummingbirds, within

¹ Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, Apdo 11501-2060 San Pedro, San José, Costa Rica. Email: josepablo.rojas@ucr.ac.cr sofia.bianchi@ucr.ac.cr, gerardo.avalos@ucr.ac.cr

² Center for Ecological Resilience Studies, The School for Field Studies, Apdo 150-4013 Atenas, Costa Rica. Email: gavalos@fieldstudies.org

and between species, affect the range of use of floral resources. Species with short bills will be mainly restricted to visiting plants with short corollas, while species with long bills could visit a wider range of corolla sizes, making them more generalist. In the case of hummingbirds with sexual dimorphism in bill length, it is expected that the sex with the longer bill will be the most generalist. The study was conducted at Hotel Bougainvillea (1,200 masl, 10 plant and 5 hummingbird species, 259 interactions) and at the restaurant La Georgina (3,100 masl, 7 plant and 4 hummingbird species, 307 interactions) in Costa Rica. In both locations, we obtained pollination networks with different structure and complexity that showed a tendency towards specialization (Bougainvillea connectance index = 0.30, IC Georgina = 0.42; specialization at the network level H2 Bougainvillea = 0.5 and La Georgina H2 = 0.70). As bill length increased, the degree of specialization decreased, which supported our hypothesis. In the case of *Eugenes spectabilis*, females had longer bills and are possibly more generalist than males since they are excluded from feeders and may have to cover larger territories in search of more diverse resources. Further research focused on this species is needed to obtain more conclusive results.

Keywords: Sexual dimorphism, niche breadth, generalization, specialization.

Introducción

La especialización se refiere al uso por parte de un organismo de un rango limitado de recursos (Bascompte y Jordano 2007). El concepto de especialización está relacionado con la competencia y la amplitud del nicho, ya que la competencia impulsa la evolución de nichos más estrechos o especializados y estimula la divergencia de caracteres (Carscadden *et al.* 2020). Este proceso conduce a la evolución de los “síndromes de polinización”, es decir, a la identificación de un conjunto de rasgos florales que han evolucionado en respuesta a la selección de diferentes agentes polinizadores con base en los patrones de actividad, características sensoriales, limitaciones dietéticas, morfología y comportamiento de los polinizadores (Faegri y van der Pijl 1979). Los síndromes de polinización clasifican a los polinizadores en grupos funcionales dependiendo de la combinación de caracteres florales con la morfología, rasgos fisiológicos y comportamiento de los polinizadores (Rosas-Guerrero *et al.* 2014), y tienen una base ecológica y evolutiva (Dellinger 2020).

Probablemente la norma es que la mayoría de los sistemas de polinización sean más generalizados y dinámicos de lo que se pensaba (Waser *et al.* 1996) debido a la variabilidad temporal y espacial en la calidad de los recursos florales, así como en la composición y calidad de los polinizadores y su similitud en la efectividad de la polinización.

Los colibríes han desarrollado adaptaciones morfológicas, fisiológicas y de comportamiento que muestran una alta especialización para alimentarse de néctar (Rico-Guevara *et al.* 2021). Este grupo se caracteriza por una miniaturización extrema y el vuelo suspendido, lo que los somete a presiones aerodinámicas y fisiológica muy intensas (Altshuler y Dudley 2002). Además, aproximadamente 7,000 especies de plantas dependen de los colibríes para su polinización (Abrahamczyk y Renner 2015). Las plantas con síndrome de polinización por colibríes producen néctar diluido durante el día para excluir a los insectos que requieren néctares más concentrados (Baker 1975), y tienen corolas tubulares de colores brillantes, que además de

atraer a estas aves, excluyen a otros polinizadores cuya morfología no se ajuste a la de la corola (Cronk y Ojeda 2008). Las flores también se despliegan espacialmente para facilitar el acceso mediante el vuelo suspendido (Leimberger *et al.* 2022). Las interacciones entre colibríes y plantas han generado redes tróficas complejas que varían según el contexto ecológico y de acuerdo con la identidad y abundancia de las especies que conforman la red, la ubicación geográfica y las condiciones climáticas, las cuales cambian con el tiempo y el espacio (Bascompte y Jordano 2007).

En los trópicos se ha observado que las redes tróficas entre colibríes y plantas pueden tender a la especialización (Maglianesi *et al.* 2014), por lo que la pérdida de un polinizador podría afectar el éxito reproductivo, e incluso causar la extinción local de muchas de las plantas que conforman la red (Metelmann *et al.* 2020, Quesada *et al.* 2012). Aunque en términos absolutos hay mayor especialización de redes de polinización en los trópicos, la tendencia a la especialización puede que no sea mayor que en sistemas templados si se corrige por diferencias en número de especies, así como por sesgos de muestreo (Quesada *et al.* 2012, Vázquez *et al.* 2020). El grado de especialización de una red depende de la abundancia de plantas y polinizadores, y la época reproductiva de ambos grupos (Metelmann *et al.* 2020). Especializarse puede representar una estrategia para aumentar el valor adaptativo al evitar el gasto energético en competencia con

otras especies menos especializadas (Metelmann *et al.* 2020).

Los colibríes presentan sistemas de estudio ideales para analizar cómo el acceso a alimento ha influenciado el grado de especialización en caracteres morfológicos claves, tales como la longitud y la curvatura del pico, debido a su alta dependencia del néctar (Temeles *et al.* 2009, Tinoco *et al.* 2017). Esta dependencia es un factor selectivo crítico que determina las interacciones intra e interespecíficas e influye en la organización espacial y temporal de los ensambles de colibríes (Ortiz-Pulido y Vargas-Licona 2008). Algunas especies de colibríes cambian su grado de especialización según la elevación, la composición y abundancia de las especies del ensamble, la estacionalidad climática y la disponibilidad de recursos (Tinoco *et al.* 2017, Vargas-Valverde *et al.* 2022). El dimorfismo sexual también afecta el uso de recursos y por tanto la especialización (Temeles *et al.* 2009). Ya que los colibríes siguen la regla de Rensch (Colwell 2000), en las especies de colibríes más grandes los machos tienen mayor tamaño que las hembras, mientras que en las especies más pequeñas las hembras son más grandes que los machos. Este dimorfismo puede conducir a la segregación sexual en el uso del hábitat y del recurso alimentario (Temeles *et al.* 2000).

En este estudio, evaluamos la hipótesis de que las diferencias morfológicas intra e interespecíficas en la longitud del culmen determina el rango de recursos florales por parte de los colibríes. De esta forma, las especies de colibríes con culmen de mayor longitud podrían acceder a una mayor variedad de

tamaños de corolas y, por lo tanto, serían más generalistas ya que pueden alcanzar la cámara de néctar en plantas con diferentes longitudes de corola. En contraste, las especies de pico corto estarán más restringidas a usar plantas con corolas cortas y, por lo tanto, serían más especialistas. También esperamos que las especies de colibríes con dimorfismo en el largo del culmen, el sexo que tenga la mayor longitud pueda visitar flores con corolas de tamaños más diversos, y que, por lo tanto, sea más generalista. Explorar la importancia ecológica de los caracteres morfológicos es fundamental para comprender la base funcional de las redes tróficas entre colibríes y plantas, y nos permite entender el mecanismo de partición de recursos según las diferencias morfológicas entre especies y sexos.

Métodos

Sitio de estudio.

El estudio se llevó a cabo en dos lugares: el Restaurante La Georgina, en Cartago, y el Hotel Bougainvillea en Heredia, Costa Rica. En La Georgina (9° 33' 30 N, "83° 43' 24" O, 3,100 msnm, 2,190 mm, 14°C, Wolf *et al.* 1976) predomina un bosque de roble muy húmedo montano, con gran cantidad de plantas arbustivas, tanto nativas como exóticas, entre ellas *Fuchsia paniculata*, *F. splendens* y *Bomarea costaricensis* (Vargas-Valverde *et al.* 2022). En La Georgina se encuentran casi durante todo el año cuatro especies de colibríes (Wolf 1976, Cuadro 1). El segundo sitio de estudio correspondió al Hotel Bougainvillea (9° 58' 52" N, 84°4'49" O, 1,200 msnm, 2,820 mm, 15°C, Solano-

Quintero y Villalobos-Flores 2001). Aquí la zona de vida es bosque muy húmedo montano bajo. En este lugar, la colecta de datos se realizó en un jardín de 4 ha con una gran diversidad de plantas ornamentales, tanto nativas como exóticas, entre ellas *Megaskepassa erythrochlamys*, *Stachytarpheta frantzii* y *Heliconia wagneriana*. En este lugar se capturaron cinco especies de colibríes (Cuadro 1). En ambos sitios la época seca va de noviembre a finales de abril. Los muestreos se realizaron en la época lluviosa durante septiembre, octubre y noviembre del 2022.

Captura y medición de colibríes.

Para capturar a los colibríes se utilizó una red de niebla de 12 x 2 m (Avinet, diámetro de poro de 38 mm), que se abrió en cada sitio por 4 h durante la mañana durante 2 días continuos. En La Georgina se capturaron 52 colibríes, y en el Hotel Bougainvillea 46. Una vez extraídos de la red, se les midió el culmen expuesto (cm) con un calibrador vernier digital Mitutoyo 500-193. Antes de ser liberados, los colibríes se marcaron con esmalte aplicado a una de las uñas para controlar por recapturas siguiendo los métodos de Avalos *et al.* (2012).

Visitación e identificación de plantas.

En cada sitio se eligieron previamente 10 o más inflorescencias de diferentes parches florales definidos previamente. Estos parches se monitorearon durante 3 días por la mañana (8-12 am), por un período de 2 min. Para generar la matriz de visitación de colibríes-plantas, se contabilizó la cantidad de visitas legítimas e ilegítimas (i.e., visitas a través de las perforaciones

hechas en la corola por *Diglossa plumbea* en La Georgina) realizadas a estos parches.

Red de interacción y cálculo de índices.

A partir del paquete bipartite (Dormann *et al.* 2022) para R (R Core Team 2022) se construyeron redes bipartitas de las interacciones planta-colibrí. Se creó una red por sitio usando los datos de visitación. En todas las redes se calculó el índice de Shannon (H') para medir la heterogeneidad a nivel de red y donde un valor alto indica alta especialización (Dormann *et al.* 2022, Valdez *et al.* 2018). También se calculó el índice H2 para describir el nivel de especialización de toda la red pues este índice mide la desviación de las interacciones observadas con respecto a las esperadas en función de los totales marginales de las especies interactuantes. H2 varía entre 0 y 1, donde 0 indica una generalización perfecta (todas las especies interactúan entre sí simétricamente) y 1 muestra una especialización perfecta (cada especie interactúa solamente con otra especie). También se calculó el índice de conectancia (IC, Pimm 1982) el cual representa la proporción real de posibles enlaces en la red (el valor máximo es 1 cuando todos los polinizadores visitan en igual proporción a todas las especies de plantas, y se aproxima a 0 a medida que la red se vuelve más especializada, Dormann *et al.* 2022). Este índice da una idea general de especificidad, pero no toma en cuenta la intensidad de la interacción pues se basa solamente en el número de enlaces, no en la frecuencia de las interacciones (Blüthgen *et al.* 2006). Se obtuvo el índice de

especificidad (Poisot *et al.* 2012) para cada especie de colibrí, el cual representa el coeficiente de la variación normalizada entre los valores 0 y 1. Los valores iguales o cercanos a 0 indican baja especificidad, mientras que valores iguales o cercanos a 1 indican alta especificidad (Dormann *et al.* 2022). Finalmente, se calculó la distancia de Kullback-Leibler (d') como una medida adicional de especialización por especie de colibrí. Este valor corresponde al grado de concentración de la distribución de probabilidad de una especie en la red. Si el valor de d' es alto, la distribución de probabilidad de esa especie se concentra en un subconjunto de plantas en la red, lo que indica una alta especialización. Por otro lado, si el valor de d' es bajo, entonces la distribución de probabilidad está más uniformemente distribuida en toda la red, lo que indica una menor especialización. El valor de d' se recomienda para comparar redes porque no tiende a variar con el tamaño de la red (número de polinizadores y plantas) o con el esfuerzo muestral (Blüthgen *et al.* 2006).

Especificidad en longitud del pico y diferencias en dimorfismo sexual.

Se calculó una regresión lineal entre la longitud del culmen expuesto (cm) y el índice de especificidad para las nueve especies de los dos sitios a fin de determinar si la longitud del culmen predecía el valor de especificidad. Calculamos una *t* de student para medir diferencias entre sexos en la longitud del culmen en el caso de *E. spectabilis*. Los valores del culmen de *E. spectabilis* se obtuvieron de los muestreos realizados previamente en La Georgina de abril 2012 a mayo 2016 por GA. Para esta especie,

se calculó el índice de especificidad por sexo. Todos los análisis fueron realizados con el programa de estadística R (R Core Team 2022).

Resultados

En el Hotel Bougainvillea se registraron 259 interacciones entre 10 especies de plantas y 5 de colibríes a partir de la colecta de polen. *Amazilia tzacatl* fue responsable de 48% de las visitas, seguido por *Anthracothonax prevostii* (19%) y *Saucerottia hoffmanni* (18%, Cuadro 2). *Amazilia tzacatl* presentó interacciones con 7 de las 10 especies de plantas, principalmente con *Megaskepsma erythrochlamys* y *Stachytarpheta frantzii*. De estas, *M. erythrochlamys* ocupó un lugar importante en la red pues fue responsable de 52% de las interacciones (Figura 1A). Esta red presentó tres módulos (Figura 1B). El primero estuvo formado por *A. tzacatl* seguido por *Chlorestes eliciae* y *S. hoffmanni* y sus plantas asociadas. Estos colibríes se traslaparon en el uso de *M. erythrochlamys* y *S. frantzii*.

En el caso de La Georgina, se registraron 307 interacciones entre 7 especies de plantas y 4 especies de colibríes. *Selasphorus flammula* fue responsable del 40% de las visitas, aunque no fue la especie jerárquicamente dominante en esta red, y fue seguido por *P. insignis* con el 32% de las interacciones (Cuadro 3). La visitación en esta red estuvo dominada por *Fuchsia paniculata* y *F. splendens*, responsables del 46% y 36% de las visitas, respectivamente (Figura 2A). La red presentó tres módulos (Figura 2B): el

primero estuvo compuesto por *S. flammula* y las plantas que visitó, el segundo por *Panterpe insignis* y *Colibri cyanotus*, y el tercero por *E. spectabilis*. Los colibríes se traslaparon en el uso de *F. paniculata* y *F. splendens*.

Especialización de la red.

La red del Hotel Bougainvillea ($H' = 2.23$, Figura 1) fue más compleja que la red de La Georgina ($H' = 1.95$, Figura 2). Ambas redes presentaron una especialización moderada de acuerdo con el IC (IC Bougainvillea = 0.30, IC Georgina = 0.42). El valor de H_2 para el Hotel Bougainvillea fue de 0.5, que coloca a la red en una posición intermedia entre especialización y generalización, mientras que en La Georgina H_2 clasifica a la red como especializada ($H_2 = 0.70$).

A nivel de especie, *A. tzacatl* fue el colibrí más generalista en el Hotel Bougainvillea (índice de especificidad = 0.50, $d' = 0.2$), mientras que las demás especies tendieron hacia la especialización. El índice d' mostró un mejor desempeño que el índice de especificidad, ya que tomó en cuenta la intensidad de interacción, es decir, la frecuencia del número de visitas. Usando el índice de especificidad, *C. canivetti* resultó ser la especie más especialista, pero solamente registró una visita en la red. En el caso de La Georgina, *P. insignis* resultó ser la especie más generalista. El índice d' mostró una mejor eficiencia en corregir por diferencias en la intensidad de visitación. Por ejemplo, *P. insignis* tuvo menos visitas que *S. flammula*. Estas visitas estuvieron mejor distribuidas entre las especies de plantas que en el caso de *S. flammula*, que si bien acaparó

la mayor cantidad de visitas las concentró en solamente dos especies, *F. paniculata* y *F. minuta*.

Índice especialización vs. longitud del culmen.

Se encontró que conforme aumentó la longitud del culmen la especificidad disminuyó (Figura 3; $F_{9,9} = 12.46$, $R^2 = 0.64$, $p = 0.0096$).

Dimorfismo y especialización de acuerdo con la longitud del culmen.

Al comparar el largo del culmen con respecto al sexo en *E. spectabilis* (Figura 4) se encontró que las hembras presentaron un culmen más largo que los machos ($t(\varnothing=26, \sigma=31) = 9.05$, $p < 0.001$).

Discusión

El grado de especialización en interacciones planta-colibrí depende de la correspondencia morfológica entre las flores y el pico (Burbano-Álvarez 2013, Rico-Guevara *et al.* 2021), el color de la corola (Handelman y Kohn 2014), la disponibilidad de recursos florales (Tinoco *et al.* 2017), la latitud (Sonne *et al.* 2020) y la concentración de néctar (Fonseca *et al.* 2015). No se conoce en detalle la relación entre el largo del pico con respecto a la visita de flores (ver Maglianesi *et al.* 2014). Missagia y Alves (2018) encontraron que las corolas de las flores visitadas por colibríes son, en promedio, de una longitud similar al tamaño del pico, por lo que colibríes de picos cortos se ven limitados a visitar principalmente flores de corolas cortas también.

Congruente con nuestra hipótesis, los colibríes de pico más largo

fueron más generalistas y usaron una mayor variedad de recursos, incluyendo flores más largas que usualmente son más ricas en néctar (Maglianesi *et al.* 2015, Rico-Guevara *et al.* 2015, Tinoco *et al.* 2017). Es importante recalcar que aunque los colibríes pueden sacar su lengua en una distancia aproximadamente igual a la longitud del pico (Fogden *et al.* 2014) estos usualmente no la extraen por completo, debido a que utilizan principalmente el final bifurcado (Rico-Guevara *et al.* 2015, Rico-Guevara 2017). Estos patrones se encontraron en dos redes con diferente grado de complejidad y especialización. Si bien la red del Hotel Bougainvillea tuvo una mayor diversidad, la tendencia de esta red fue hacia una especialización moderada. En el caso de la red La Georgina la tendencia fue más hacia la especialización ($IC = 0.43$, $H2 = 0.7$). Vargas-Valverde *et al.* (2022) analizaron la red de colibríes-plantas en La Georgina durante la estación seca constituida por una matriz basada en la frecuencia de tipos de polen (12 especies de plantas) encontrados en los colibríes. El valor de IC de Vargas-Valverde *et al.* (2022) fue prácticamente idéntico al nuestro (0.42 vs 0.43, respectivamente), a pesar de que ambas redes tenían una estructura y complejidad diferente, y diferente tipo y disponibilidad de recursos. El valor de $H2$ (0.19) de Vargas-Valverde *et al.* (2022) mostró generalización en contraste con el obtenido aquí (0.70). Los datos de GA (in prep.) para esta misma red, y que van del 2012 al 2016, muestran un IC de 0.65 y un $H2$ de 0.16, lo que muestra que esta red, al integrar períodos más extensos de observación, es claramente generalista. La divergencia entre estos valores puede

deberse al esfuerzo de muestreo, diferentes métodos para cuantificar interacciones, y diferencias estacionales en abundancia de recursos florales y polinizadores, pero también muestra que las redes cambian temporalmente. El ensamble de plantas y polinizadores de La Georgina muestra cambios estacionales en la cantidad y composición del recurso néctar debido a la fenología de las plantas y a la fluctuación en los movimientos migratorios y abundancia de los colibríes (Wolf 1976, Avalos *et al.* 2012), lo cual determina la estructura temporal de la red.

Segregación de recursos entre sexos en *Eugenes spectabilis*.

En *E. spectabilis* los machos tienden a tener un mayor peso corporal que las hembras, pero las hembras poseen un culmen más largo (Beltrán *et al.* 2022). Esta mayor longitud de pico permite que usen una mayor diversidad de plantas (Leimberger *et al.* 2022, Maglianesi *et al.* 2022). Estas diferencias morfológicas pueden afectar la segregación de hábitat de acuerdo con el sexo (Temeles *et al.* 2010). En estas especies, las hembras tienen nichos más amplios que los machos (Maglianesi *et al.* 2022), y además son excluidas de los comederos en La Georgina y son menos abundantes, por lo que posiblemente tengan que alimentarse en otras áreas (Avalos, pers. obs.). Asimismo, la repartición de recursos entre sexos de una misma especie lleva a diferencias en las especies de plantas visitadas (Maglianesi *et al.* 2022). Estudios futuros podrían concentrarse en comparar el uso de recursos y la segregación de hábitat entre sexos en esta especie, la cual es

relativamente abundante en Cerro de la Muerte.

Conclusiones

Los resultados apoyaron nuestra hipótesis pues las especies con picos de mayor longitud fueron las más generalistas. Un pico largo permite aprovechar un mayor rango de recursos florales. Se recomienda aumentar el esfuerzo de muestreo; un mayor tamaño muestral puede otorgar mayor representatividad a especies raras, así como a visitas raras y reflejar mejor los patrones de variación interespecífica, intraespecífica y entre sexos. Las diferencias en el grado de generalización en el uso de recursos no solo se deben a factores de comportamiento sino también a factores morfológicos.

Agradecimientos

Isabel Vargas-Valverde, Marcelo Araya-Salas, Marcelo Corella, Karen Bonilla-Tam y Melanie Talavera colaboraron con el trabajo de campo. El Hotel Bougainvillea y el Restaurante La Georgina que permitieron realizar los muestreos en sus instalaciones.

Referencias

- Abrahamczyk, S., y S. S. Renner. 2015. The temporal build-up of hummingbird/plant mutualisms in North America and temperate South America. *BMC Evolutionary Biology* 15: 1-12.
- Altshuler, D. L., y R. Dudley. 2002. The ecological and evolutionary interface of hummingbird flight physiology. *Journal of Experimental Biology* 205(16): 2325-2336.
- Armbruster, W. S. 2017. The specialization continuum in pollination systems: diversity of concepts and implications for ecology, evolution

and conservation. *Functional Ecology* 31(1): 88-100.

Avalos, G., A. Soto, y W. Alfaro. 2012. Effect of artificial feeders on pollen loads of the hummingbirds of Cerro de La Muerte, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 60(1): 65-73.

Baker, H. G. 1975. Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. *Biotropica* 7(1): 37-41.

Bascompte, J., y P. Jordano. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 38: 567-593.

Beltrán, D., F., M. Araya-Salas, J. L. Parra, F. G. Stiles, y A. Rico-Guevara. 2022. The evolution of sexually dimorphic traits in ecological gradients: An interplay between natural and sexual selection in hummingbirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 289(1989): 20221783.

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

Burbano-Álvarez, J. E. 2013. ¿Co-evolución morfológica entre los picos de los colibríes y las corolas de las plantas? *BIOCYT* 6 (20): 398-409.

Carscadden, K. A., Emery, N. C., Arnillas, C. A., Cadotte, M. W., Afkhami, M. E., Gravel, D., ... y J. J. Wiens. 2020. Niche breadth: causes and consequences for ecology, evolution, and conservation. *The Quarterly Review of Biology* 95(3): 179-214.

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.

Cronk, Q., y I. Ojeda. 2008. Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. *Journal of Experimental Botany* 59(4): 715-727.

Dellinger, A. S. 2020. Pollination syndromes in the 21st century: where do we stand and where may we go? *New Phytologist* 228(4): 1193-1213.

Dormann, C. F., J. Freund, B. Gruber, S. Beckett, M. Devoto, G. et al. 2022. *Visualising bipartite networks and calculating some (ecological)*

indices (Versión 2.17) [Software de cómputo]. <https://cran.r-project.org/web/packages/bipartite/bipartite.pdf>

Faegri K, y L. van der Pijl. 1979. *The principles of pollination ecology*. Oxford, UK: Pergamon Press.

Fogden, M., M. Taylor, S. L. Williamson, y P. Dunne. 2014. *Hummingbirds: A life-size guide to every species*. Harper Design, HarperCollins Publishers.

Fonseca, L. C. N., J. Vizentin-Bugoni, A. R. Rech, y M. A. S. Alves. 2015. Plant-hummingbird interactions and temporal nectar availability in a restinga from Brazil. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências* 87: 2163-2175.

Handelman, C., y J. R. Kohn. 2014. Hummingbird color preference within a natural hybrid population of *Mimulus aurantiacus* (Phrymaceae): Hummingbird Color Preference in *Mimulus*. *Plant Species Biology* 29(1): 65-72.

Leimberger, K.G., B. Dalsgaard, J. A. Tobias, C. Wolf, y M. G. Betts. 2022. The evolution, ecology, and conservation of hummingbirds and their interactions with flowering plants. *Biological Reviews* 97: 923-959.

Maglianesi, M. A., N. Blüthgen, K. Böhning-Gaese, y M. Schleuning. 2014. Morphological traits determine specialization and resource use in plant-hummingbird networks in the neotropics. *Ecology* 95(12): 3325-3334.

Maglianesi, M. A., K. Böhning-Gaese, y M. Schleuning. 2015. Different foraging preferences of hummingbirds on artificial and natural flowers reveal mechanisms structuring plant-pollinator interactions. *Journal of Animal Ecology* 84(3): 655-664.

Maglianesi, M. A., P. K. Maruyama, E. J. Temeles, M. Schleuning, T. B. Zanata et al. 2022. Behavioural and morphological traits influence sex-specific floral resource use by hummingbirds. *Journal of Animal Ecology* 91: 2171-2180.

Metelmann, S., S. Sakai, M. Kondoh, y A. Telschow. 2020. Evolutionary stability of plant-pollinator networks: efficient communities and a pollination dilemma. *Ecology Letters* 23(12): 1747-1755.

- Missagia, C. C. C., y M. A. S. Alves. 2018. Does beak size predict the pollination performance of hummingbirds at long and tubular flowers? A case study of a Neotropical spiral ginger. *Journal of Zoology* 305(1): 1-7.
- Ortiz-Pulido, R., y G. Vargas-Licona. 2008. Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores con escalamiento espacio-temporal. *Ornitología Neotropical* 1(19): 473-483.
- Pimm, S. L. (1982). Food webs. En S. L. Pimm, *Food Webs* (pp. 1-11). Springer Netherlands.
- Poisot, T., E. Canard, D. Mouillot, N. Mouquet, y D. Gravel. 2012. The dissimilarity of species interaction networks. *Ecology Letters* 15(12): 1353-1361.
- Quesada, M., F. Rosas, M. L. A. Mikel, R. Aguilar, L. Ashworth et al. 2012. Ecología y conservación biológica de sistemas de polinización de plantas tropicales. En E. del Val, y K. Boege (Eds.), *Ecología y Evolución de las Interacciones Bióticas* (pp. 76-101). FCE-Fondo de Cultura Económica.
- R Core Team. 2022 R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rico-Guevara, A., F. Tai-Hsi, y M. A. Rubega. 2015. Hummingbird tongues are elastic micropumps. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282(1813): 20151014.
- Rico-Guevara, A. 2017. Relating form to function in the hummingbird feeding apparatus. *PeerJ* 5: e3449.
- Rico-Guevara, A., K. J. Hurme, R. Elting, y A. L. Russell. 2021. Bene "fit" assessment in pollination coevolution: mechanistic perspectives on hummingbird bill-flower matching. *Integrative and Comparative Biology* 61(2): 681-695.
- Rosas-Guerrero V, R. Aguilar, S. Martín-Rodríguez, L. Ashworth, M. Lopezaraiza-Mikel et al. 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecology Letters* 17: 388-400.
- Solano-Quintero, J., y R. Villalobos-Flores. 2001. Aspectos Fisiográficos aplicados a un Bosquejo de Regionalización Geográfico Climático de Costa Rica. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos* 8(1): 26-39.
- Sonne, J., J. Vizentin-Bugoni, P. K. Maruyama, A. C. Araujo, E. Chávez-González et al. 2020. Ecological mechanisms explaining interactions within plant-hummingbird networks: morphological matching increases towards lower latitudes. *Proceedings of the Royal Society B* 287(1922): 20192873.
- Temeles, E. J., Pan, I. L., Brennan, J. L., y J. N. Horwitt. 2000. Evidence for ecological causation of sexual dimorphism in a hummingbird. *Science* 289(5478): 441-443.
- Temeles, E. J., C. R. Koulouris, S. E. Sander, y W. J. Kress. 2009. Effect of flower shape and size on foraging performance and trade-offs in a tropical hummingbird. *Ecology* 90(5): 1147-1161.
- Temeles, E. J., J. S. Miller, y J. L. Rifkin. 2010. Evolution of sexual dimorphism in bill size and shape of hermit hummingbirds (Phaethornithinae): a role for ecological causation. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 365(1543): 1053-1063.
- Tinoco, B. A., C. H. Graham, J. M. Aguilar, y M. Schlenning. 2017. Effects of hummingbird morphology on specialization in pollination networks vary with resource availability. *Oikos* 126(1): 52-60.
- Tobias, J. A., C. Sheard, A. L. Pigot, A. J. M. Devenish, J. Yang et al. 2022. AVONET: Morphological, ecological and geographical data for all birds. *Ecology Letters* 25(3): 581-597.
- Valdez, C. G., M. A. Guzmán, A. Valdés, R. Foroughbakhch, M. A. Alvarado et al. 2018. Estructura y diversidad de la vegetación en un matorral espinoso prístino de Tamaulipas, México. *Revista de Biología Tropical* 66(4): 1674-1682.
- Vargas-Valverde, I., A. Campos-Alvarado, N. Niño-Rodríguez, R. Simón, Y. M. G. Piñanez-Espejo et al. 2022. Redes de interacción colibrí-planta en un área abierta con robledales en el Cerro de La Muerte, Costa Rica. *Zeledonia* 26(1): 26-38.
- Vázquez, D. P., G. Peralta, L. Cagnolo, y M. Santos. 2022. Ecological interaction networks. What we

know, what we don't, and why it matters. *Ecología Austral* 32(2bis): 670-697.

Waser, N. M., L. Chittka, M. V. Price, N. M. Williams, y J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77(4): 1043-1060.

Wolf, L. L. 1976. Avifauna of the Cerro de la Muerte region, Costa Rica. *American Museum Novitates* 2606: 1-37.

Wolf, L.L., F.G. Stiles y F.R. Hainsworth. 1976. Ecological organization of a tropical high-land hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* 32: 349-379.

Cuadro 1. Información general de las especies de colibríes incluidas en este estudio (Fogden *et al.* 2014¹)

Colibrí	Peso promedio (g) ¹	Longitud Culmen (cm) ± desviación estándar	Dimorfismo en plumaje ¹	Rango altitudinal (msnm) ¹	Distribución latitudinal ¹	Sitio de estudio
<i>Colibri cyanotus</i>	5.5	2.10 ± 0.08	No	1700-4500	De Costa Rica a Ecuador	La Georgina
<i>Eugenes spectabilis</i>	5.5-9	3.68 ± 0.22	Si	1500-3000	Costa Rica y Panamá.	
<i>Panterpe insignis</i>	5.5	1.91 ± 0.21	No	1600-3200	Costa Rica y Panamá.	
<i>Selasphorus flammula</i>	2.5	1.30 ± 0.06	Si	1800-3500	Costa Rica y Panamá.	
<i>Amazilia tzacatl</i>	6	2.24 ± 0.31	No	0-2500	Desde México hasta Ecuador.	Bougainvillea
<i>Anthracothorax prevostii</i>	7	2.80 ± 0.01	Si	0-1500	Desde México hasta Costa Rica, Venezuela.	
<i>Chlorestes eliciae</i>	4	1.68 ± 0.08	Si	500-1000	Desde México hasta Panamá.	
<i>Cynanthus canivetii</i>	3	1.45 ± 0.10	Si	1000-2600	Desde México hasta Costa Rica.	
<i>Saucerottia hoffmanni</i>	5.5	1.95 ± 0.10	No	0-2500	Desde Nicaragua hasta Venezuela.	

Cuadro 2. Frecuencia de interacciones entre 10 especies de plantas y 5 especies de colibríes a partir del registro de visitas florales. Se incluye el grado de especialización por especie de colibrí (índice de especificidad, d' , y H' para el número de plantas visitadas) en el Hotel Bougainvillea, Heredia, Costa Rica, 2022.

Especie de Planta/Especie de colibrí	<i>Amazilia tzacatl</i>	<i>Anthracothorax prevostii</i>	<i>Chlorestes eliciae</i>	<i>Chlorostilbon canivetii</i>	<i>Saucerottia hoffmanni</i>	N de interacciones (%)
<i>Bougainvillea glabra</i>	0	12	0	0	0	12 (4)
<i>Eriobotrya japonica</i>	0	0	0	0	7	7 (2)
<i>Heliconia latisphata</i>	9	0	0	0	0	9 (3)
<i>Heliconia wagneriana</i>	5	0	0	0	0	5 (1)
<i>Megaskepassa erythrochlamys</i>	63	0	33	0	41	137 (52)
<i>Mussaenda philippica</i>	0	8	0	0	0	8 (3)
<i>Neoregellia compacta</i>	6	0	0	0	0	6 (2)
<i>Opuntia cochinellifera</i>	1	0	0	0	0	1 (0.3)
<i>Pachystachys lutea</i>	9	0	0	1	0	10 (4)
<i>Stachytarpheta frantzii</i>	32	30	2	0	0	64 (24)
N de interacciones (%)	125 (48)	50 (19)	35 (14)	1 (0.03)	48 (18)	259 (100)
Índice de especificidad	0.5	0.61	0.93	1	0.85	
d'	0.2	0.72	0.22	0.53	0.38	
H' de plantas visitadas	1.38	0.94	0.21	0	0.41	

Cuadro 3. Frecuencia de interacciones entre 7 especies de plantas y 4 especies de colibríes a partir del registro de vistas florales. Se incluye el grado de especialización por especie de colibrí (índice de especificidad, d' , y H' para el número de plantas visitadas) en La Georgina, Cartago, Costa Rica, 2022.

Espece de Planta/Espece de colibrí	<i>Colibri cyanotus</i>	<i>Eugenes spectabilis</i>	<i>Panterpe insignis</i>	<i>Selasphorus flammula</i>	N de interacciones (%)
<i>Bomarea costaricensis</i>	0	22	0	0	22 (7)
<i>Digitalis purpurea</i>	0	0	3	0	3 (0.9)
<i>Fuchsia microphylla</i>	0	0	0	12	12 (4)
<i>Fuchsia paniculata</i>	0	11	24	109	144 (46)
<i>Fuchsia splendens</i>	44	0	68	0	112 (36)
<i>Rubus ulmifolia</i>	4	0	0	3	7 (2)
<i>Werauhia ororiensis</i>	3	0	4	0	7 (2)
N de interacciones (%)	51 (16)	33 (10)	99 (32)	124 (40)	307 (100)
Índice de especificidad	0.84	0.69	0.67	0.86	
d'	0.49	0.61	0.29	0.7	
H' de plantas visitadas	0.49	0.63	0.83	0.42	

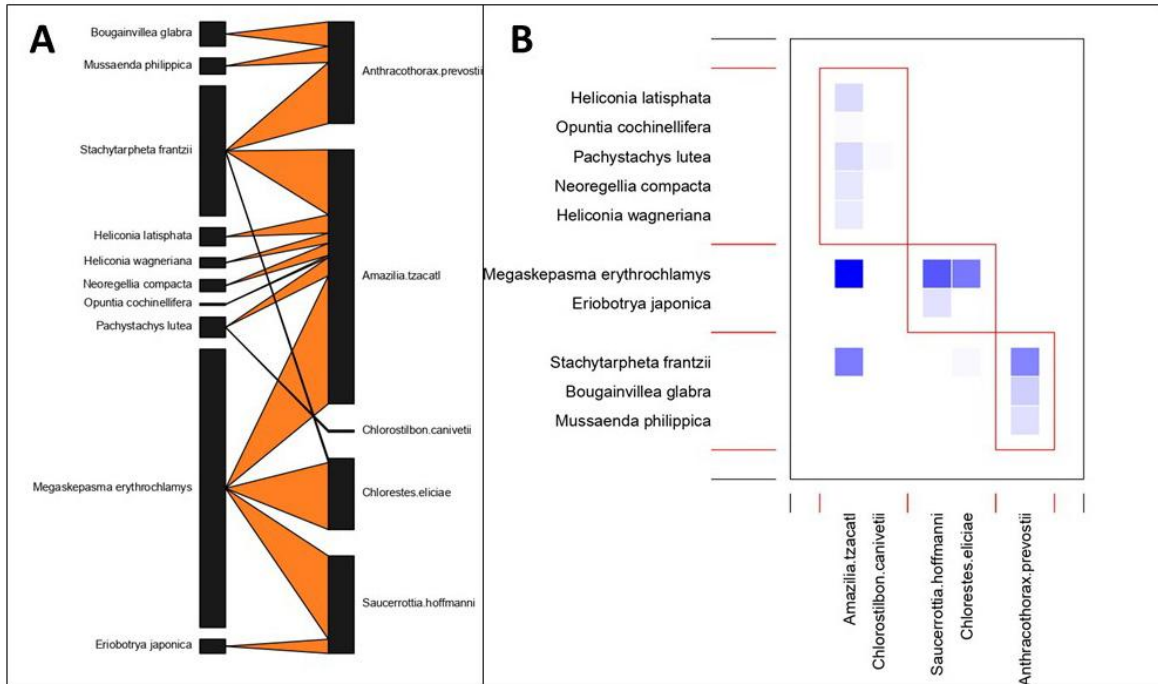


Figura 1. A. Red de interacción planta-colibrí basada en la matriz de interacciones del Cuadro 2 en el Hotel Bouganvillea, Heredia, Costa Rica. B. Grado de modularidad en la red.

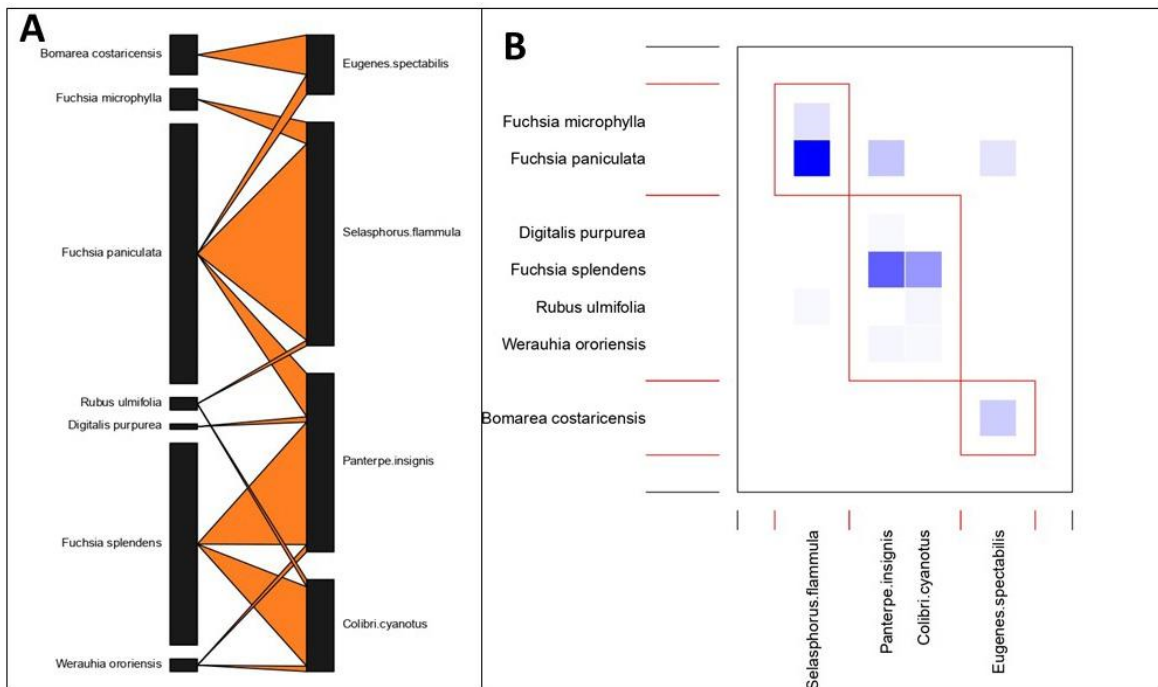


Figura 2. A. Red de interacción planta-colibrí en La Georgina, Cartago, Costa Rica, basada en la matriz de interacciones del Cuadro 3. B. Grado de modularidad en la red.

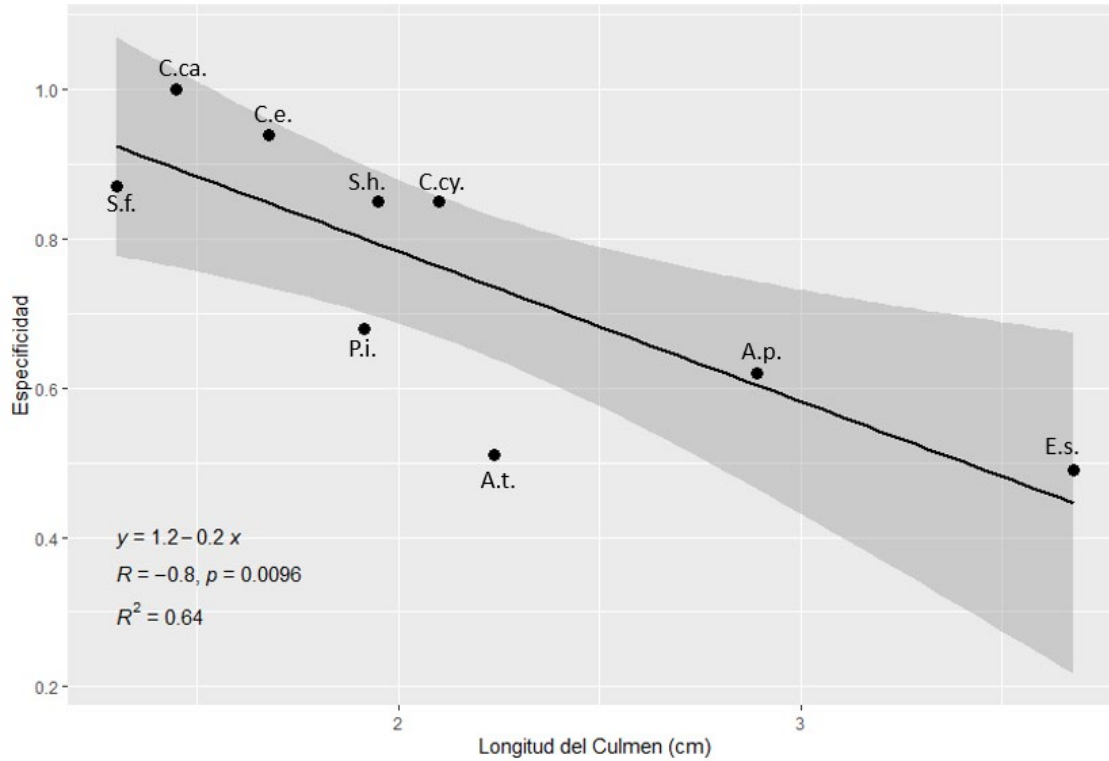


Figura 3. Relación entre la longitud del culmen de los colibríes con respecto a su índice de especificidad. S.f. (*Selasphorus flammula*, $n = 10$), C.ca. (*Cyananthus canivetii*, $n = 8$), C.e. (*Chlorestes eliciae*, $n = 8$), P.i. (*Panterpe insignis*, $n = 22$), S.h. (*Saucerottia hoffmanni*, $n = 10$), C.cy. (*Colibri cyanotus*, $n = 10$), A.t. (*Amazilia tzacatl*, $n = 10$), A.p. (*Anthracothorax prevostii*, $n = 8$), E.s. (*Eugenes spectabilis*, $n = 17$).

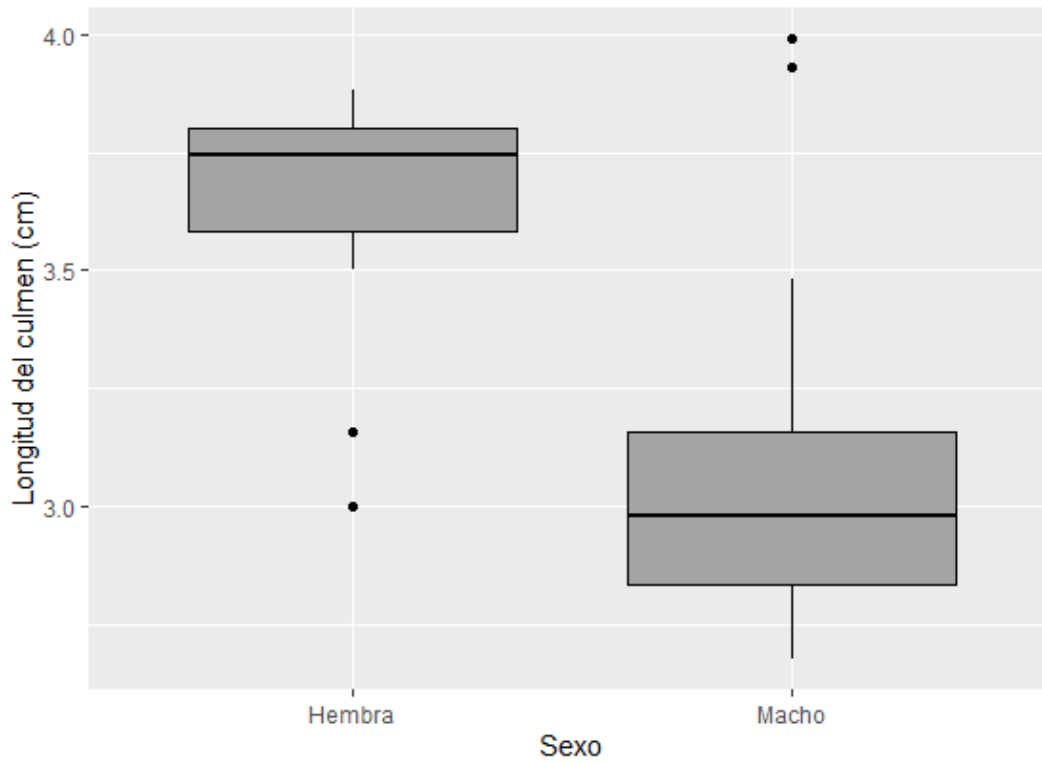


Figura 4. Comparación de la longitud del culmen entre sexos en *Eugenes spectabilis*. El tamaño muestral es de 26 hembras y 31 machos.