

ORNITOLOGÍA NEOTROPICAL

(2018) 29: 37–50

ORIGINAL ARTICLE



Sociedad
de Ornitología
Neotropical

ESTRUCTURA ESPACIO-TEMPORAL DE LA DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y FUNCIONAL DE COLIBRÍES EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA EL TRIUNFO, CHIAPAS, MÉXICO

Ruth Partida-Lara¹ · Paula L. Enríquez^{2, 4} · José Raúl Vázquez Pérez² · Esteban Pineda Diez de Bonilla³

¹ Programa de Posgrado en Ecología y Desarrollo Sustentable, El Colegio de la Frontera Sur, Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, Barrio de María Auxiliadora, CP 29290, San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México.

² Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur, Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, Barrio de María Auxiliadora, CP 29290, San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México.

³ Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, 1ª Sur Poniente No. 1460 Col. Centro C. P. 29000, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.

⁴ Email: Paula L. Enríquez · penrique@ecosur.mx

RESUMEN · La diversidad taxonómica y funcional de las comunidades de aves está determinada por la distribución espacio-temporal y la densidad de las poblaciones de las especies que las integran. La diversidad puede variar según el gradiente de elevación, en general al aumentar la elevación se reduce la riqueza de especies, como es el caso en algunas comunidades de colibríes (Trochilidae). En este estudio se evaluó la distribución, la densidad, la diversidad taxonómica y funcional de tres comunidades de colibríes en diferentes elevaciones y temporadas en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México. Establecimos transectos en tres elevaciones (300 a 2500 m s.n.m.), los cuales se recorrieron durante tres temporadas (secas, lluvias y post-lluvias) de 2015 a 2016. Asimismo, obtuvimos datos morfométricos de las especies para analizar rasgos funcionales (i.e., masa corporal, longitud y curvatura del pico) y evaluar la diversidad funcional de las comunidades. Los resultados indican que la mayor diversidad de colibríes ocurrió en la elevación media, y no hubo variación significativa de la diversidad entre temporadas. De acuerdo a los rasgos funcionales medidos, solo la masa corporal mostró diferencias con la altura, siendo mayor en elevaciones altas. Los valores de la diversidad funcional obtenidos fueron similares entre elevaciones, pero la divergencia fue mayor en la elevación baja, y la especialización fue mayor en elevaciones media y baja. Esto indica una diferenciación de nichos en la elevación baja y un efecto ambiental en la elevación alta, lo que estructuraría las comunidades de colibríes en nuestro sitio de estudio.

Abstract · Spatio-temporal structure of the taxonomic and functional diversity of hummingbirds at the biosphere reserve El Triunfo, Chiapas, Mexico

The taxonomic and functional diversity of bird communities is determined by the spatio-temporal distribution and population density of their constitutive species. Diversity can change along environmental gradients and one of these patterns shows that as the elevation increases bird richness is reduced, as has been observed in some communities of hummingbirds. We evaluated the distribution, taxonomic and functional structure of three hummingbird (Trochilidae) communities at El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico. We established transects where we performed counts at three elevations (300 to 2500 m a.s.l.) and during three seasons (dry, rainy, and post-rainy) from 2015 to 2016. We also obtained morphometric data from the species to analyze functional traits (i.e., body mass, length, and curvature of the bill) and functional diversity. The results indicate that the highest species diversity of hummingbirds occurred at intermediate elevation, and that there was no significant variation in diversity among seasons. Out of the functional traits measured only body mass showed differences, being higher at high elevations. Functional diversity values were similar across elevations, but the divergence was higher at low elevations, and the degree of specialization was higher at medium and low elevations. This suggests a differentiation of niches at low elevations and an environmental filtering effect at high elevation, which structure hummingbird communities at our study site.

Key words: Community assembly · Density · Distribution · Elevation · Functional diversity · Hummingbirds · Mexico · Morphological traits

Receipt 3 February 2017 · First decision 23 May 2017 · Acceptance 1 March 2018 · Online publication 13 March 2018

Communicated by Adolfo Navarro Sigüenza © The Neotropical Ornithological Society

INTRODUCCIÓN

El estudio de los procesos ecológicos y evolutivos en una comunidad, permite comprender los patrones estructurales que presentan las comunidades a diferentes niveles espaciales y temporales (Weiher et al. 1998, Cornwell et al. 2006, Lessard et al. 2016). Una forma de representar los patrones estructurales de las comunidades es la diversidad, la cual se define como el número de especies y las abundancias poblacionales, desde un nivel local a uno regional (Jost 2006) y puede ser medida de manera taxonómica y funcional (Bellwood et al. 2002, Mason et al. 2013). Mediante el análisis de la teoría de nicho ecológico es posible determinar cómo se estructura una comunidad con relación a su diversidad. Esta teoría menciona que factores bióticos, como son las interacciones (i.e., competencia) y abióticos como la temperatura y precipitación (i.e., filtros ambientales), generan barreras en la distribución, la densidad poblacional de las especies (i.e., número de individuos por unidad de área) y por lo tanto su diversidad (Newton 1998, Etienne & Olff 2005, Kraft et al. 2008, Jankowski et al. 2010).

El análisis de la diversidad funcional basado en rasgos funcionales (e.g., morfológicos, fisiológicos y ecológicos), permite poner a prueba estos dos enfoques (i.e., biótico y abiótico) de nicho ecológico (McGill et al. 2006, Lebrija-Trejos et al. 2010, Graham et al. 2012). La diversidad funcional ha sido propuesta como la clave para entender la relación entre la diversidad, la estructura de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas (Naeem & Wright 2003).

Los colibríes (Trochilidae) han sido un modelo de estudio para investigar patrones y procesos que estructuran las comunidades (Dalsgaard et al. 2009, Graham et al. 2012, Vizentin-Bugoni et al. 2014). Este grupo de aves es el más especializado en el consumo de néctar (Wolf et al. 1976) y el segundo grupo más diverso de aves en el continente americano. Estudios reportan que la riqueza y abundancia de las especies de colibríes disminuye en altas elevaciones (2000–6000 m s.n.m.) con temperaturas bajas (-5 °C en promedio) y vegetación de montaña como bosques mesófilos; además del incremento del uso generalista de los recursos (Graham et al. 2009, Maglianesi et al. 2015, Lessard et al. 2016). Entonces, la diversidad funcional en estas comunidades de colibríes disminuye (Keddy 1992, Altshuler 2006, Maglianesi et al. 2015). En cambio, en comunidades de colibríes que se distribuyen en bajas elevaciones (≤ 500 m s.n.m.) como selvas secas y húmedas, la riqueza y abundancia de especies, así como la diversidad funcional y la especialización aumenta (Dobzhansky 1950, Inouye 1978). En estas comunidades de zonas bajas los rasgos funcionales de los organismos presentan una alta variación, considerándose a la competencia como el mecanismo que estructura las comunidades (Graham et al. 2009, Mouchet et al. 2010, Maglianesi et al. 2015).

Además del efecto espacial en la estructura de las comunidades de colibríes, la estacionalidad también tiene un efecto debido a la variación en las precipitaciones. Por ejemplo, en ambientes de bosques tropicales el mayor pico de floración de las plantas visitadas por los colibríes ocurre principalmente durante la temporada seca (Stiles & Wolf 1979, Arizmendi & Ornelas 1990, Buzato et al. 2000). Ante este efecto estacional en el ambiente, se observa una superposición entre los picos de floración de las plantas, la presencia de nuevas especies de colibríes o el incremento de individuos de especies locales por mayor disponibilidad de recursos. Con este incremento de especies o individuos, se reestructuran los roles de comportamiento de los individuos territoriales y ruteros (son colibríes no territoriales que visitan flores de acuerdo a su disponibilidad, y que incrementan su masa corporal por la mañana y la disminuyen por la tarde; Gass & Garrison 1999) en una nueva repartición de recursos (Wolf et al. 1976, Arizmendi & Ornelas 1990, de Queiroz & Galarda 2007).

En este estudio se evaluó la estructura espacio-temporal de tres comunidades de colibríes en tres diferentes elevaciones, cuantificando la diversidad taxonómica y funcional, así como la densidad poblacional de las especies en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México. Con base en estudios previos (Dalsgaard et al. 2009, Maglianesi et al. 2015) esperamos encontrar una mayor diversidad taxonómica y funcional, así como mayor densidad de individuos en elevaciones medias, ya que ahí se superponen especies de elevaciones altas y bajas. Asimismo, esperamos una mayor especialización y competencia interespecífica en elevaciones bajas como resultado de la diferenciación de nichos y una mayor riqueza de especies. Mientras que a mayor elevación el ambiente determinará la presencia de las especies con una menor variación en sus rasgos funcionales por la disminución de las especies (Graham et al. 2012, Maglianesi et al. 2015).

MÉTODOS

Área de estudio. El estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, que se localiza en la porción central de la Sierra Madre de Chiapas, México (15°09'10"–15°57'02"N, 92°34'04"–93°12'42"W). Establecimos nueve transectos que abarcan un rango de elevación de 300 a 2500 m s.n.m. con una exposición hacia la vertiente de la Planicie Costera del Pacífico. La vegetación predominante en el área de estudio comprende selva baja, vegetación secundaria, potreros y cafetales en una elevación de 300 a 1000 m s.n.m.; la selva media y vegetación secundaria forma parte del rango de 1200 a 1600 m s.n.m. y el bosque mesófilo de montaña de los 1650 a 2500 m s.n.m. (Figura 1), este último considerado como el ecosistema forestal más amenazado en México (Long & Heath 1991, Rojas-Soto et al. 2012). El clima es cálido subhúmedo a templado húmedo con abundantes lluvias en verano con una precipitación anual

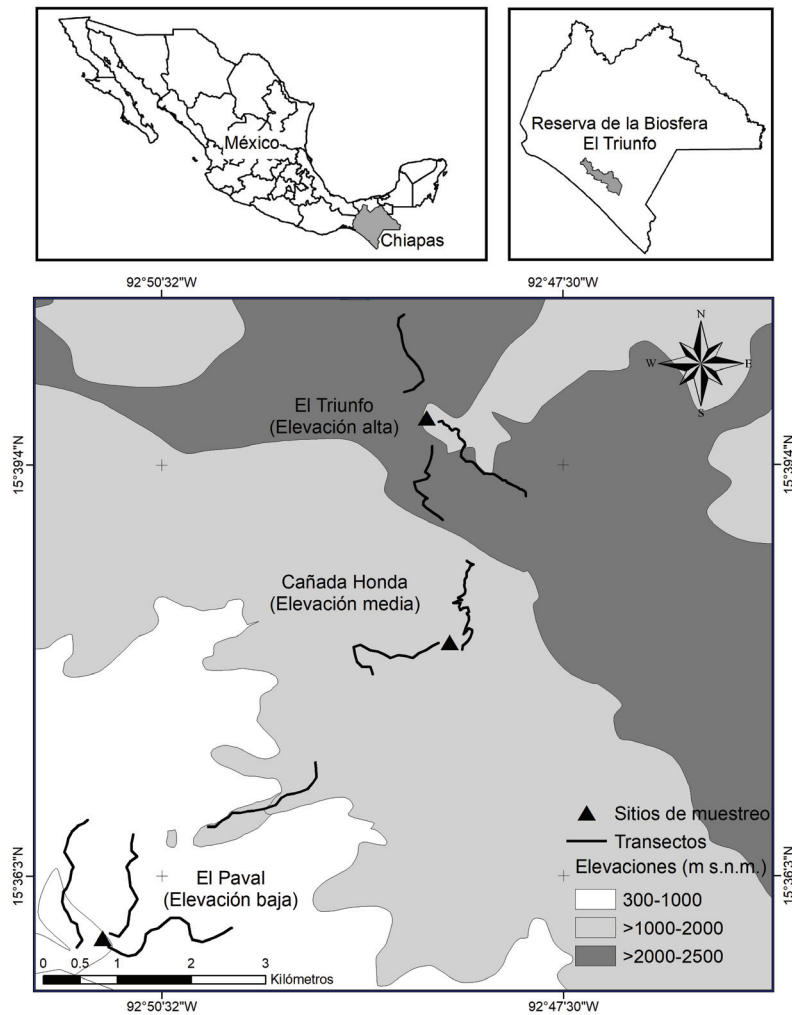


Figura 1. Localización geográfica de los sitios de estudio por elevación y la distribución de los transectos utilizados en 2015 y 2016, en la vertiente de la Planicie Costera del Pacífico en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México.

que varía de 1000 mm a 4500 mm. En el área de estudio se registran tres temporadas: secas (enero–mayo), lluvias (junio–octubre) y post-lluvias (noviembre–diciembre) la cual se caracteriza por presentar lluvias de menor intensidad y frecuencia en comparación con la temporada de lluvias. La temperatura media anual oscila de 22°C en las elevaciones bajas a –3°C en elevaciones altas (CONANP 1998, CONAGUA 2016).

Diversidad taxonómica y densidad. El trabajo de campo se realizó de febrero de 2015 a marzo de 2016, en tres sitios de muestreo con diferentes elevaciones: El Paval (elevación baja; 300–1000 m s.n.m.), Cañada Honda (elevación media; > 1000–2000 m s.n.m.) y El Campamento (elevación alta; > 2000–2500 m s.n.m.; Figura 1). Los sitios de muestreo estaban separados por una distancia mínima de 800 m. En cada sitio se establecieron tres transectos de 2 km cada uno ($n = 9$), estos se establecieron con base en los senderos disponibles en el área y cada uno se recorrió en dos ocasiones por elevación y por temporada. Decidimos utilizar la técnica de transectos,

debido a que de esta forma se registra un mayor número de individuos a lo largo del transecto, incluyendo los parches de floración. La metodología de puntos de conteo, puede resultar en la subestimación de la densidad de los colibríes si los parches de floración en donde se concentran los individuos quedan fuera de los puntos. El muestreo en transectos es recomendado para especies conspicuas con alta movilidad, ya que el riesgo de doble conteo de aves disminuye debido a que el observador está continuamente en movimiento y las aves son menos atraídas por el observador (Gibbons & Gregory 2006).

Los muestreos de los colibríes se realizaron en las tres temporadas (seca, lluvias y post-lluvias) para cada una de las elevaciones. Las temporadas de secas, lluvias y post-lluvias, se establecieron con base en datos históricos de precipitación (CONAGUA 2016). Los recorridos se iniciaron al amanecer de las 07:30 a 10:30 h, en donde se identificaron las especies de colibríes con binoculares y guía de campo (Howell & Webb 1995). Durante el muestreo se registró el número de individuos por especie de colibrí, y para cada individuo se midió su distancia perpendicular con

respecto al transecto con un distanciómetro (Range-Finder Sport 450).

El uso del distanciómetro facilita e incrementa la precisión en la estimación de las distancias (Buckland et al. 2008). Tres especies de colibríes se registraron en parches de floración, pero fuera del muestreo de los transectos (i.e., *Saucerottia beryllina* y *Lophornis helenae* - elevación alta, *Amazilia rutila* - elevación media). Estos registros fueron excluidos en la estimación de densidad poblacional, pero considerados en los análisis de riqueza y diversidad.

Diversidad funcional. Para el cálculo de la diversidad funcional de la comunidad de colibríes, se utilizó la abundancia de las especies como el número total de individuos por elevación de los nueve transectos y los rasgos morfológicos de cada especie: culmen expuesto en mm, curvatura del pico en grados y masa corporal en g. Las medidas morfológicas de las especies se obtuvieron de individuos colectados en la Reserva de la Biosfera El Triunfo y depositados en la Colección Zoológica Regional (n = 75), así como de individuos vivos de la Reserva de la Biosfera El Triunfo de la base de datos del proyecto Monitoreo Biológico en Áreas Naturales Protegidas de Chiapas, de la Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural del estado de Chiapas (n = 79; SEMAHN 2016). Debido a que no obtuvimos información para *Lamprolaima rhami* y *Helimaster constantii* provenientes de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, se utilizaron datos de la Zona Sujeta a Conservación Ecológica Cordón Pico el Loro-Paxtal y del Parque Nacional Cañón del Sumidero, respectivamente. Para estas especies, se seleccionaron datos de sitios con condiciones de vegetación y elevación similares a nuestros sitios de estudio (SEMAHN 2016). Los datos de la curvatura del pico de las especies estuvieron ausentes en la base de datos del proyecto Monitoreo Biológico, por lo que se les asignó el valor promedio de la curvatura de aquellos ejemplares de la Colección Zoológica Regional que correspondieran con el valor del culmen expuesto, el sitio de muestreo y la elevación.

El rasgo curvatura del pico de los colibríes, se obtuvo mediante el método propuesto por Temeles et al. (2009). Para esto medimos la longitud del culmen expuesto de los ejemplares de la Colección Zoológica Regional con un vernier con una precisión de 0,025 mm. Con un transportador circular obtuvimos el ángulo que forma el pico del colibrí. Para esto colocamos la base del pico del colibrí sobre el transportador a 0° y registramos el ángulo que forma la curvatura del pico. Para calcular la curvatura del pico usamos la fórmula de la curvatura de un círculo ($K = 1 / \text{Radio}$). El radio del círculo se calculó a través de la fórmula $R = (C/2)/\sin A$, en donde C = longitud del culmen expuesto y A = ángulo de declinación en radianes.

Para determinar el error de medición de las variables morfométricas entre las personas que midieron los colibríes, realizamos una prueba de coeficiente de

correlación intraclase para obtener el valor de repetibilidad (R) usando el programa IBM SPSS versión 21 (IBM 2012). Este valor de R se define como la proporción de la variación total entre las mediciones repetidas de un mismo sujeto o de un grupo (Lessells & Boag 1987). Los valores de repetibilidad (R) varían de 0 a 1, donde 0 indica que las medidas no son similares y el 1 que la medición es perfectamente consistente y no hay un efecto del instrumento o de quienes tomaron la medida. Con el valor de R calculamos la proporción de la varianza en las medidas ($1 - R$), la cual está asociada a un error de medición y flexibilidad fenotípica (Nakagawa & Schielzeth 2010). Los valores de R obtenidos para la medición de las variables morfométricas de los colibríes fue de 0,93–0,97 ($P < 0,05$), por lo que el error fue bajo (0,03–0,07). Por lo tanto, consideramos que los datos analizados fueron confiables para el análisis de la diversidad funcional.

Análisis de datos. Para evaluar si el número de especies de colibríes registrado durante el estudio fue representativo de las comunidades en cada elevación y temporada, se realizaron curvas de rarefacción basada en el número de individuos (Chao & Jost 2012). Los análisis de completitud de la muestra se calcularon usando el software iNEXT (interpolación/extrapolación) que se encuentran disponible en <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/softwaredownload/>. La riqueza total de especies o diversidad de orden $q = 0$ se estimó utilizando el estimador Chao1 no paramétrico para las elevaciones y temporadas (Hill 1973, Colwell et al. 2012). Se calculó el número efectivo de especies ${}^qD = (\sum_{i=1}^S p_i^q)^{1/(1-q)}$ (Jost 2006), qD = diversidad verdadera, p_i = abundancia proporcional de la i ésima especie, S = número de especies, y q es el orden de la diversidad. Para este análisis utilizamos el exponente $q = 1$ ya que incluye a todas las especies con un peso proporcional a su abundancia en la comunidad.

Para comparar la diversidad de especies entre dos o más comunidades a través de la proporción o porcentaje de especies se utilizaron los números efectivos. Ya que el cálculo de la diversidad a través del índice de Shannon es difícil de interpretar porque sus unidades se expresan en *bits*, *nats* o *decits* (Jost 2006, Moreno et al. 2011). Los cálculos se realizaron utilizando el programa Species Diversity and Richness Versión 4 (Seaby & Henderson 2006). A través de la técnica de bootstrap (Efron 1987) obtuvimos las variaciones del número efectivo de especies (qD) y con estos datos se determinó la diferencia entre los valores de qD por elevación y temporadas utilizando una prueba de Wilcoxon/Kruskal-Wallis. A través del índice de similitud de Bray-Curtis se analizó la diversidad beta de especies de colibríes entre elevaciones. Este índice utiliza datos cuantitativos (i.e., número de especies e individuos) y un valor de 1 corresponde a dos muestras idénticas (Magurran 2004). El análisis se realizó con el programa Estimates version 9,1 (Colwell 2013).

La estimación de la densidad de colibríes (número de individuos/km²), se realizó con el programa Distance 6,0 (Thomas et al. 2010). Debido a que la probabilidad de detección de los individuos no es igual, el programa Distance utiliza la distribución de las distancias de los individuos con respecto al transecto, para modelar la probabilidad de detección. Esto lo realiza mediante una relación inversa entre la probabilidad de detección y la distancia (Thomas et al. 2010).

Se estimó la densidad por especie en cada elevación y temporada. El valor de densidad reportado es el valor mínimo bajo el criterio del modelo matemático de Akaike (AIC; Buckland et al. 2001) y con base en el análisis de la función clave Half-normal, que determina que la detección de los organismos decrece conforme se incrementa la distancia respecto al transecto (Thomas et al. 2010). Se utilizaron Modelos Lineales Generalizados Mixtos con distribución *Poisson* y con la función liga *log*, para determinar la variación de la densidad a nivel comunidad y por especie entre las elevaciones y las temporadas. Para el análisis de los datos se usaron modelos basados en distribución *Poisson*, ya que se recomiendan cuando los datos proceden de conteos de individuos (O'Hara & Kotze 2010) y cuando la naturaleza de los datos es discreta y por efecto de la aritmética se transforma en datos continuos (Zar 2010). En el análisis de la densidad general con relación a la elevación, se consideró como efecto fijo a cada una de las elevaciones y como efecto aleatorio los transectos. Con respecto a la temporalidad, se utilizó como efecto fijo las temporadas y como efecto aleatorio los meses de muestreo. En cambio, para el análisis de la variación de las densidades a nivel especie en relación con la elevación y la temporada, consideramos como efecto fijo la variable especie y como efecto aleatorio el transecto y los meses, respectivamente. Las variables aleatorias se utilizaron para corregir el efecto de la sobredispersión de los datos (Stroup 2013). Los análisis fueron realizados en el programa InfoStat (Di Rienzo et al. 2011).

La diversidad funcional de las comunidades de colibríes para cada elevación se calculó con dos componentes de la composición de los rasgos morfológicos. El primero fue el valor medio ponderado de la comunidad (CWM), el cual se calcula para cada rasgo utilizado a través de la media de los valores de los rasgos a nivel comunidad, esta media se pondera con base en la abundancia relativa de las especies (Díaz et al. 2007), y la diversidad funcional (FD). Calculamos cuatro componentes de FD: riqueza funcional (FRic), que mide la cantidad del espacio funcional ocupado por un conjunto de especies (Mouchet et al. 2010), equitatividad funcional (FEve), que representa la uniformidad de la distribución de la abundancia a través de los valores de rasgo de la especie (Villéger et al. 2010); divergencia funcional (FDiv) que mide cómo las abundancias de las especies difieren del centro del espacio funcional (Villéger et al. 2010). La divergencia es baja cuando las especies más abundantes tienen rasgos funcionales cercanos al centro del rango de

rasgos funcionales. En cambio, una alta divergencia se debe a que las especies más abundantes tienen valores de rasgos funcionales extremos (Villéger et al. 2008) y la especialización funcional (FSpe) mide la distancia relativa de los rasgos funcionales de la comunidad con respecto al centroide del espacio funcional (Bellwood et al. 2006). Los análisis de CWM y FD se realizaron con el software FDiversity, el cual promedia los valores de cada rasgo funcional y los pondera con las abundancias de las especies. El software FDiversity es una plataforma que hace una conexión (Delphi® utilizando DCOM-R) con el programa R (Casanoves et al. 2011). Comparamos los valores de CWM y de los diferentes índices de diversidad funcional para determinar si hubo diferencias entre las elevaciones. Para esta comparación usamos Modelos Lineales Generalizados Mixtos, consideramos como efecto fijo la elevación y como efecto aleatorio los diferentes transectos. Los análisis fueron realizados en el programa InfoStat (Di Rienzo et al. 2011).

RESULTADOS

Distribución, diversidad taxonómica y densidad.

Obtuvimos un total de 551 detecciones de colibríes pertenecientes a 15 géneros y 17 especies. La elevación media presentó el mayor número de géneros de colibríes ($n = 11$), y especies ($n = 14$). Mientras que la elevación alta tuvo nueve géneros con 11 especies en donde *Lampornis viridipallens* fue la especie más abundante en la comunidad y la elevación baja presentó 10 géneros en 11 especies de colibríes. Los géneros *Campylopterus* y *Lampornis* presentaron dos especies cada género.

Del total de especies de colibríes registradas, cinco presentaron una distribución amplia en todo el rango de elevación, una especie se observó únicamente en la elevación baja (*Anthracothorax prevostii*) y dos especies fueron exclusivas en la parte alta (*Eugenes fulgens*, *Lophornis helenae*).

De las 17 especies de colibríes, ocho se presentaron en las tres temporadas, y solamente tres especies se observaron en una sola temporada; *Eugenes fulgens* en la temporada de secas, *L. amethystinus* en lluvias y *Lophornis helenae* en post-lluvias. La temporada de post-lluvias presentó el mayor número de géneros de colibríes ($n = 14$) en 15 especies, en donde *Saucerottia beryllina* fue la especie dominante de la comunidad. Por el contrario, el número de géneros fue menor en la temporada de lluvias ($n = 6$) donde el número de especies disminuyó en un 53% con 8 especies, y donde *Lampornis viridipallens* presentó el mayor número de individuos.

De acuerdo con las curvas de acumulación de especies para las tres elevaciones y temporadas se registró entre el 97 y 99% de las especies esperadas para cada una de las comunidades de colibríes por elevación y temporada. Para la elevación media y alta únicamente faltaría por registrar una especie ($n = 15$ y $n = 12$ esperado, respectivamente), para la elevación baja se registraron todas las especies esperadas ($n =$

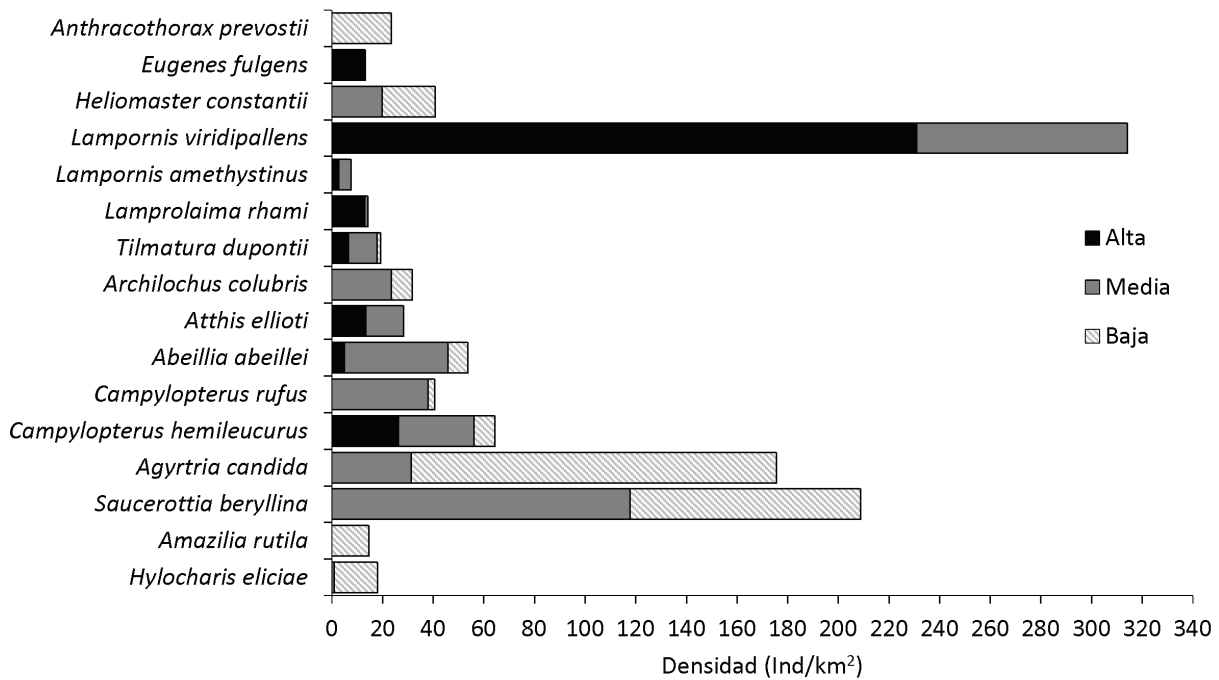


Figura 2. Densidad de colibríes (ind./km²) en las elevaciones alta (> 2000–2500 m s.n.m.), media (> 1000–2000 m s.n.m.) y baja (300–1000 m s.n.m.) en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México. El valor de densidad está basado en la función clave half-normal y utilizando el criterio de información de Akaike (AIC; Thomas et al. 2010).

11). Para la temporada de secas y lluvias también se registraron todas las especies esperadas (n = 14 y n = 8, respectivamente) y para post-lluvias faltó una especie por registrar (n = 16 esperada; material complementario online – Apéndice 1. Curvas de acumulación de especies). El número efectivo de especies (^aD) para comparar la diversidad entre comunidades fue mayor en la elevación media con 7,7, para la elevación baja fue de 4,5 y para la alta fue de 2,9 (H₂ = 7,2, P = 0,02). Por tanto, de manera proporcional la elevación baja y alta tienen el 58,4 y 37,6 % respectivamente de la diversidad de colibríes que tiene la elevación media. La similitud de especies fue mayor entre las elevaciones media-baja (10 especies compartidas, similitud de 51,1%) y menor entre las elevaciones extremas alta-baja (5 especies compartidas, similitud de 4,3%). El número efectivo de especies (^aD) para la temporada de secas fue de 6,5, en lluvias 5,7 y post-lluvias 8,1. Por lo tanto, la temporada de secas y lluvias tienen el 80,2% y 70,3 % respectivamente de la diversidad de colibríes que tiene la temporada de post-lluvias. Los valores de diversidad obtenidos no fueron significativamente diferentes entre las temporadas (H₂ = 5,06, P = 0,07). La similitud de especies fue mayor entre las temporadas de secas y post-lluvias (14 especies compartidas, similitud de 64,2%) y menor entre las temporadas secas y lluvias (6 especies compartidas, similitud de 43%).

La densidad promedio total de individuos fue mayor en la elevación media (promedio = 504,8; Intervalo de Confianza (IC95%) = 390,9–651,8 ind./km²). Mientras que en la elevación alta la densidad fue menor (promedio = 393,5; IC95% = 287,8–538) ind./km² así como para la elevación baja (promedio =

334,4; IC95% = 247,9–451,1) ind./km² (Figura 2). Sin embargo, no hubo diferencias significativas en las medias de las densidades por los amplios intervalos de confianza de los resultados (F_{2, 551} = 0,13, P = 0,88; material complementario online – Apéndice 2. Valores complementarios de los datos de densidad y análisis estadísticos). En cambio las densidades por especies si variaron entre las elevaciones, ya que en la elevación alta *Lampornis viridipallens* fue la especie más abundante (promedio = 231,6 ind./km²; IC95% = 163,8–327,2) y *L. amethystinus* fue la especie menos abundante (promedio = 2,6; IC95% = 0,3–17; F_{7, 94} = 227,8, P < 0,0001). En las otras elevaciones, *Saucerottia beryllina* fue la especie con la mayor densidad (promedio = 117,7 ind./km²; IC95% = 73–188,7) en la elevación media (F_{12, 241} = 26, P < 0,0001) y menor (promedio = 91,1 ind./km²; IC95% = 60,6–137; Figura 2) en la elevación baja (F_{10, 179} = 112,9, P < 0,0001; material complementario online – Apéndice 3. Valores complementarios de los datos de densidad y análisis estadísticos).

La mayor densidad promedio de individuos de colibríes a nivel comunidad se registró durante la temporada de secas (promedio = 429,5 ind./km²; IC95% = 357,3–516,3) mientras que en lluvias (promedio = 297,7 ind./km²; IC95% = 214,8–412,7) y post-lluvias (promedio = 283,9, IC95% = 203,9–396,8) se tuvo la menor densidad. Sin embargo, estas diferencias no resultaron ser estadísticamente significativas (F_{2,551} = 0,15, P = 0,86; Apéndice 3: Valores complementarios del análisis). Con relación a la densidad promedio de las especies en las temporadas, *Lampornis viridipallens* también presentó la mayor densidad de todas las especies en las tres temporadas. En secas

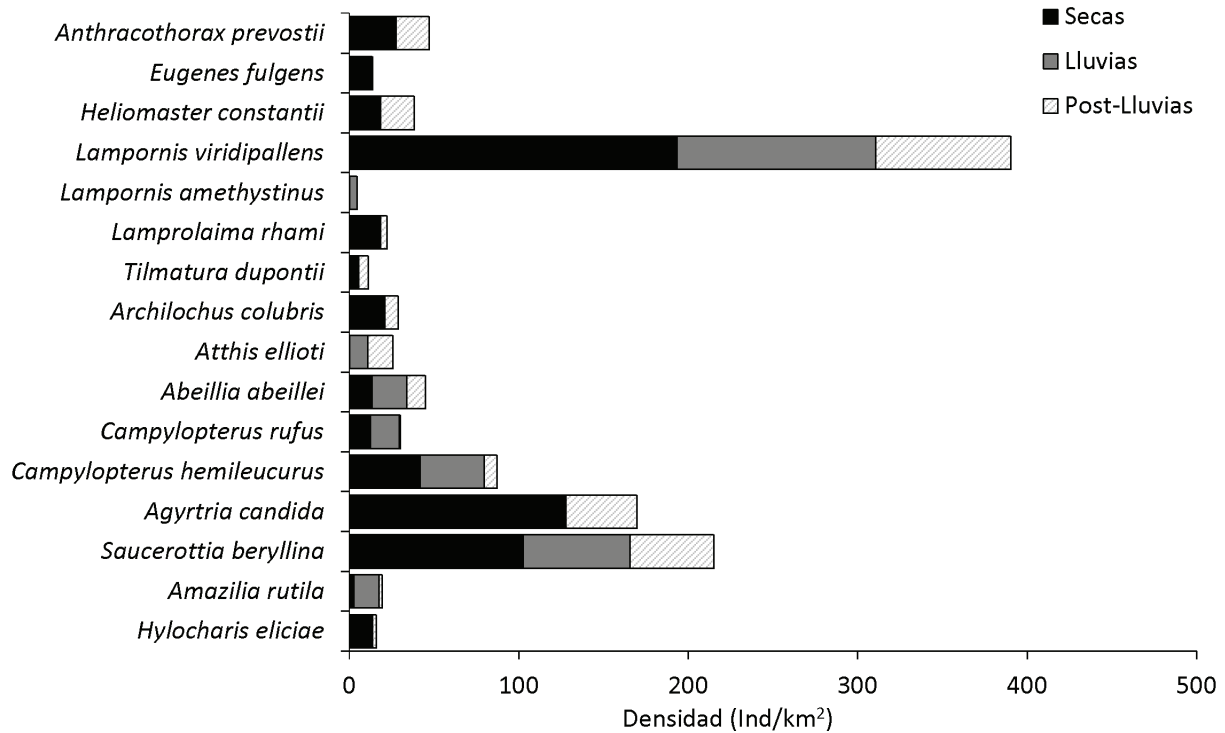


Figura 3. Densidad de colibríes (ind./km²) en las temporadas de secas (enero–mayo), lluvias (junio–octubre) y post-lluvias (noviembre–diciembre) en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México. El valor de densidad está basado en la función clave half-normal y utilizando el criterio de información de Akaike (AIC; Thomas et al. 2010).

su densidad promedio fue de 193,2 (IC95% = 94,4–395,2) ind./km², en lluvias 117,4 (IC95% = 64,8–212,6) ind./km², y en post-lluvias 79,8 (IC95% = 34,2–185,8) ind./km² (Figura 3). Por otro lado, la especie que presentó la menor densidad entre las temporadas fue *Amazilia rutila* en post-lluvias (promedio = 2; IC95% = 0,37–10,6) ind./km². Encontrándose de esta manera una variación en la densidad de individuos entre las especies de acuerdo a cada temporada (secas, $F_{13,281} = 143,5$, $P < 0,0001$; lluvias, $F_{7,97} = 80,9$, $P < 0,0001$; post-lluvias, $F_{13,67} = 57,5$, $P < 0,0001$; Figura 3; material complementario online – Apéndice 4. Valores complementarios de los datos de densidad y análisis estadísticos). La única especie migratoria registrada en este estudio fue *Archilochus colubris*, aunque solo se registraron hembras en las elevaciones media y baja, y solo durante las temporadas de post-lluvias a secas, coincidiendo con la temporada de migración en las zonas tropicales (Figuras 2 y 3).

Diversidad funcional. Se obtuvieron mediciones de un total de 154 individuos de 17 especies de colibríes (representados por 63 hembras, 53 machos y 38 de sexo desconocido; material complementario online – Apéndice 5). Los valores de los rasgos funcionales entre las elevaciones solamente fueron diferentes para la masa corporal, donde la elevación alta fue la que presentó el mayor valor (promedio = 5,36 g; Tabla 1, Figura 4). Aunque el atributo longitud del culmen expuesto (promedio = 22,04 mm) fue mayor en la elevación media, este no fue diferente entre eleva-

ciones. Asimismo, la curvatura de los picos de los colibríes entre las elevaciones tampoco mostró diferencias ya que todas las especies presentaron picos rectos (Tabla 1). Los componentes de la diversidad funcional (riqueza y equitatividad) fueron similares entre las elevaciones. Pero si hubo diferencias significativas en la divergencia, la cual fue mayor en la elevación baja (promedio = 0,48, $P = 0,04$), y mayores valores de especialización en las elevaciones media (promedio = 4,16, $P = 0,01$) y baja (promedio = 4,0, $P = 0,02$; Tabla 2, Figura 4).

DISCUSIÓN

La mayor diversidad de colibríes ocurrió en la elevación media, y no se encontraron diferencias significativas de la diversidad entre temporadas. Aunque la densidad presentó valores mayores en la elevación media, no hubo diferencias entre elevaciones ni temporadas. De acuerdo a los rasgos funcionales en la comunidad de colibríes, la masa corporal fue el único rasgo que mostró diferencias siendo mayor en elevaciones altas. Para los valores de la diversidad funcional, estos fueron similares entre elevaciones, pero la especialización fue mayor en elevaciones media y baja, y la divergencia en la elevación media.

Distribución, diversidad taxonómica y densidad. La elevación media presentó la mayor diversidad de colibríes de las tres elevaciones estudiadas; la superposición de especies que se distribuyen en elevacio-

Tabla 1. Modelos lineales de efecto mixto en relación a los valores de la media ponderada de los rangos funcionales (culmen expuesto, curvatura del pico y masa corporal) de tres comunidades de colibríes a diferentes elevaciones en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, México. El nivel de referencia (intercepto) fue en la elevación alta.

Rasgos funcionales	Elevación	Media	E.E.	B (intercepto)	Valor de t	P
Masa corporal (gramos)	Alta	5,36				
	Media	4,73	0,27	-0,63	-2,32	0,05
	Baja	4,53	0,27	-0,82	-3,05	0,02
Culmen expuesto (mm)	Alta	20,73				
	Media	22,04	0,95	1,31	1,37	0,22
	Baja	20,18	0,95	-0,55	-0,58	0,5
Curvatura del pico (grados)	Alta	0,001				
	Media	0,002	0,0009	0,001	1,39	0,2
	Baja	0,001	0,0009	-0,00003	-0,03	0,9

nes altas y bajas, pueden resultar en una mayor diversidad en elevaciones medias, como ha sido reportado en otros estudios (Sanders 2002, Bhattarai & Vetaas 2003, Carpenter 2005, Herzog et al. 2005, Dalsgaard et al. 2009). La elevación media es un punto de interacción de diferentes tipos de vegetación como son la selva baja, selva mediana y el bosque mesófilo de montaña (Gosz 1993). Esta interacción permite que las especies de elevaciones altas y bajas puedan coexistir en esta elevación estructurando la comunidad de colibríes. La heterogeneidad en la vegetación o ecotonos que se forman en las partes medias de algunos sistemas montañosos genera un incremento en la riqueza de especies y densidad de organismos (Rusek 1992, Nor 2001, Zalewski et al. 2001, Wimp et al. 2011). Para algunas especies de aves estas áreas heterogéneas o de ecotono representan el límite de su distribución en un gradiente de elevación, pero para otras especies no tiene efecto en su capacidad de dispersión logrando distribuirse ampliamente en todo el gradiente (Terborgh 1977, Shmida & Whittaker 1981, Tilman 1982, Terborgh 1985). Asimismo, otros factores como las variaciones en las condiciones climáticas (Currie et al. 2004) y en la cantidad de recursos disponibles hace que algunas especies dentro de la comunidad sean más abundantes que otras debido a sus diferentes requerimientos ecológicos y adaptaciones específicas (e.g., generalistas y mayor tamaño corporal; Tilman 1999, Kattan & Franco 2004, Boyle 2010).

Estudios sobre la estimación de la densidad de colibríes son importantes para determinar la variación y dinámica de las poblaciones en el tiempo y el espacio. Sin embargo, esta información ha sido escasa y solamente se presenta información de algunas especies de colibríes por medio de puntos de conteo (Martínez-Morales 2007). La mayoría de los estudios que estiman el tamaño de las poblaciones de colibríes, se basan en análisis de abundancia relativa a través de técnicas de captura y transectos de ancho

fijo (Ortiz-Pulido & Díaz 2001, Wethington & Russell 2003). Estimaciones de densidad a través del método de distancias (i.e., Distance) tiene una mayor precisión que los índices de abundancia relativa, porque considera la probabilidad de detección de los organismos, la cual varía entre especies, tipos de vegetación y observadores (Buckland et al. 2008, Thomas et al. 2010). Asimismo, las estimaciones de densidad con transectos de ancho variable reportan un mayor número de individuos, pero además se reduce el doble conteo por el movimiento constante del investigador (Gibbons & Gregory 2006). El uso de transectos permite incluir la variación espacial y temporal de los recursos florales y con ello la distribución de los colibríes en respuesta a este recurso (Wolf et al. 1976).

Lampornis viridipallens fue la especie más abundante de la comunidad de colibríes en el sitio de estudio, similar con otra especie del mismo género en una comunidad de colibríes en Centroamérica (*Lampornis calolaema*; Maglianesi et al. 2015). La distribución de esta especie en la Reserva de la Biosfera El Triunfo se ubica dentro de su área de endemismo, y quizás a esto se deba su abundancia (Howell & Webb 1995). Durante este estudio, *Lampornis viridipallens* debido a su tamaño poblacional tuvo mayor efecto en la estructura (diversidad funcional e interacciones) de la comunidad de colibríes en la elevación alta (Vázquez et al. 2009). Sin embargo, la estructura actual de esta comunidad podría cambiar por factores como la disponibilidad de alimento y porque el área de distribución de *Lampornis viridipallens* se restringe a bosques mesófilos de montaña y bosques de pino-encino (Stotz et al. 1996, Bleiweiss 1998). A pesar de su abundancia, esta especie es vulnerable por su restricción a bosques mesófilos de montaña, ambientes altamente amenazados (Sekercioglu 2007, Rojas-Soto et al. 2012, Sekercioglu 2012).

Solamente una especie migratoria latitudinal (*Archilochus colubris*) fue registrada y todos los indivi-

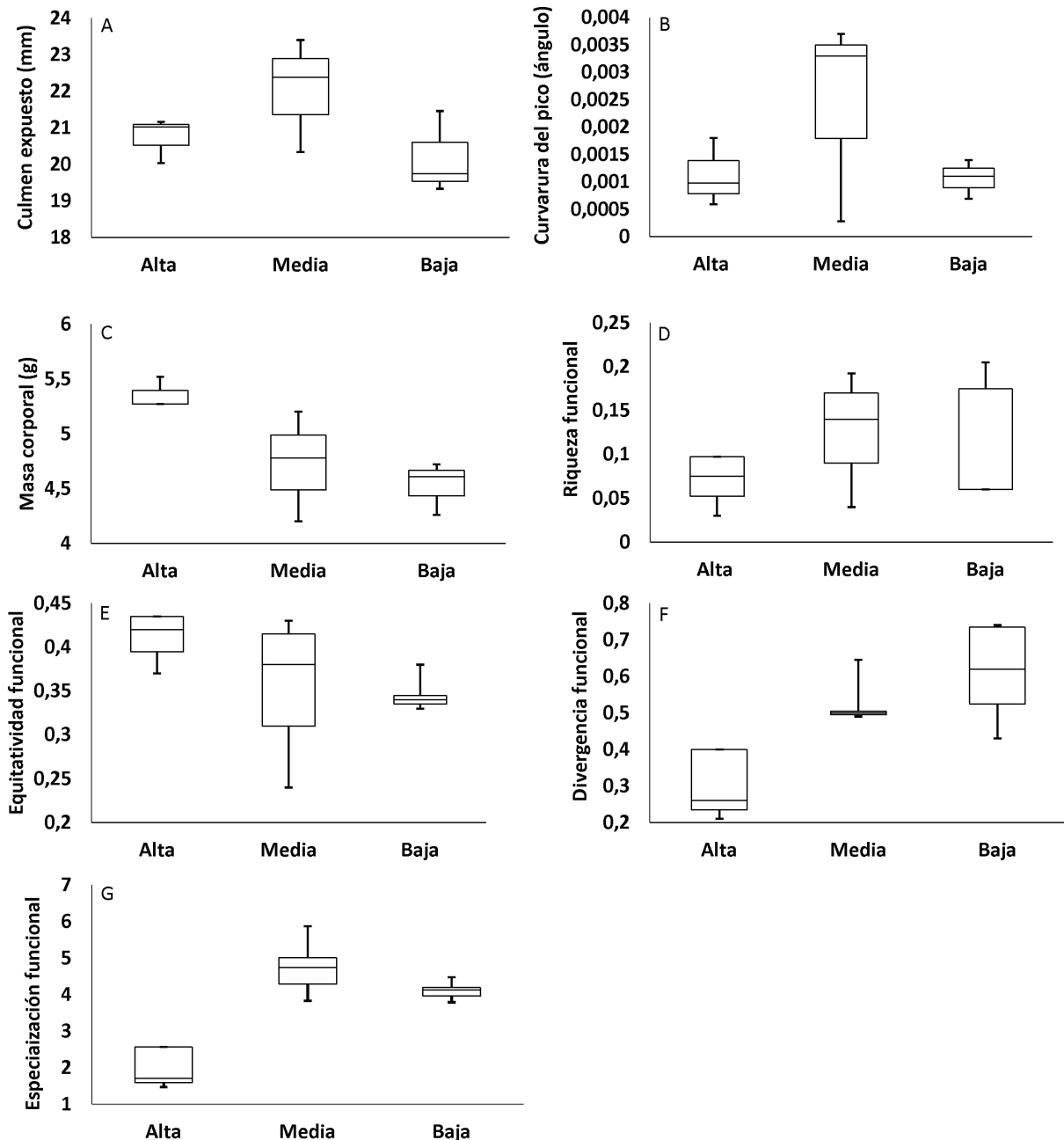


Figura 4. Estructura funcional de tres comunidades de colibríes en un gradiente de elevación de 300 a 2500 m s.n.m. en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México. Los rasgos funcionales (A, B, C) de los colibríes fueron la masa corporal (g), el culmen expuesto (mm) y la curvatura del pico (ángulo). Índices de diversidad funcional se muestran en las gráficas de la letra D a la letra G. Las medianas están representadas con la línea horizontal en las gráficas de caja, así como los percentiles 25 y 75.

duos fueron hembras. Esta observación responde a las diferentes rutas de migración o tiempos de migración que varían entre sexos. Las aves migratorias al incorporarse a una comunidad de aves residentes pueden reestructurar las dinámicas que se presentaban y con ello incidir en la diversidad de especies y parámetros como la densidad y la funcionalidad de una comunidad (Arizmendi & Ornelas 1990, Ramos-Robles et al. 2016). Las especies migratorias, aunque pueden ser vulnerables por la fragmentación en las áreas de migración (Chapman et al. 2011); también pueden presentar cierta plasticidad al utilizar ambientes modificados y ser especies ge-

neralista en el uso de los recursos (Parrish 2000). Sin embargo, hay que analizar cuál es el efecto que estos cambios ambientales están generando en las comunidades de colibríes. Lo anterior, podría explorarse a través del análisis de la disponibilidad del néctar en plantas con diferentes síndromes florales de especies nativas e introducidas y los artrópodos que consumen. Estas variables nos proporcionarían información sobre los factores que contribuyen a la distribución y estructura de las comunidades de colibríes en esta zona (Poulin et al. 1992, Abrahamczyk & Kessler 2010, Maruyama et al. 2016).

Tabla 2. Modelos lineales de efecto mixto en relación a los valores medios de los índices de diversidad funcional (riqueza, equitatividad, divergencia y especialización) de tres comunidades de colibríes, en tres elevaciones de los 300 a los 2500 m s.n.m. en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, México. El nivel de referencia (intercepto) fue en la elevación alta.

Índices de diversidad funcional	Elevación	Media	Error estándar	β (intercepto)	Valor de t	P
Riqueza	alta	0,13				
	media	0,13	0,07	-0,004	-0,05	0,9
	baja	0,11	0,07	-0,03	-0,34	0,7
Equitatividad	alta	0,39				
	media	0,35	0,07	-0,04	-0,63	0,5
	baja	0,28	0,07	-0,11	-1,68	0,1
Divergencia	alta	0,33				
	media	0,48	0,13	0,15	1,15	0,2
	baja	0,67	0,13	0,33	2,61	0,04
Especialización	alta	2,42				
	media	4,16	0,51	1,73	3,39	0,01
	baja	4,0	0,51	1,57	3,07	0,02

Además del efecto de la elevación sobre la diversidad y densidad de los colibríes, la temporalidad, que se encuentra fuertemente ligada a la disponibilidad de sus recursos alimenticios, tiene un impacto en los patrones de diversidad y densidad de las comunidades (Arizmendi & Ornelas 1990, Loiselle & Blake 1991). En este estudio, aunque la temporada de secas presentó una mayor diversidad, no hubo una variación significativa con el resto de las temporadas. Este resultado se debió quizás a que las especies que conforman la comunidad, se mantuvieron constantes en el sitio, independiente de la variación del recurso alimenticio entre temporadas (Jiménez et al. 2012). Algunas especies territoriales de la comunidad podrían defender parches florales por más de una temporada al año (Temeles & Kress 2010, Jiménez et al. 2012). Mientras que las especies ruterías pueden aprovechar diferentes recursos disponibles entre temporadas, por lo cual podría mantenerse la densidad temporal de la comunidad (Arizmendi & Ornelas 1990, de Queiroz & Galarda 2007). Esta diferenciación de nichos entre especies territoriales y ruterías por efecto de la competencia, influye en la estructura de las comunidades de colibríes con diferentes rasgos funcionales (Brown & Bowers 1985, Graham et al. 2009) como ocurre en el sitio de estudio y en este período de estudio (2015–2016), así como otros factores bióticos (e.g., capacidad de dispersión de las especies) y abióticos (e.g., temperatura y humedad) que podrían estar estructurando de manera simultánea las comunidades y su diversidad funcional (Maggini et al. 2011, Davey et al. 2013, Lessard et al. 2016).

Diversidad funcional. Las comunidades de colibríes a distintas elevaciones presentaron diferencias en masa corporal. Este rasgo funcional fue mayor con-

forme incrementó la elevación. La masa corporal de los individuos está íntimamente ligada a la termorregulación, por lo que los individuos de mayor tamaño presentan una menor relación superficie/volumen, lo cual permite reducir la pérdida de calor (Altshuler & Dudley 2006). Individuos en climas fríos presentan por lo general un mayor tamaño corporal que en climas cálidos (Bergmann 1847). Esta característica de mayor tamaño en masa corporal en climas fríos se ha observado en otras comunidades de colibríes (Graham et al. 2012, Lessard et al. 2016).

Los otros rasgos funcionales (longitud y curvatura del pico) presentaron una gran variación en sus valores con respecto a la media, posiblemente porque las especies presentaron picos cortos y largos, lo cual no permitió sugerir qué mecanismo (i.e., filtro ambiental o competencia) podría determinar la estructura de las comunidades. Se ha documentado que la composición y abundancia de las especies son componentes claves en el análisis de la diversidad funcional, para entender cómo se estructuran las comunidades (Tilman 1999, Villéger et al. 2010). Por ejemplo, en comunidades compuestas por especies de ermitaños (Phaethornithinae) y colibríes comunes (Trochilinae), se ha encontrado que a través de los rasgos funcionales pico y masa corporal, se puede identificar el efecto de un filtro ambiental y la diferenciación de nichos. Los rasgos funcionales son importantes para determinar que mecanismo estructura a una comunidad de colibríes, por lo que estos rasgos tienen un componente filogenético y ecológico a escala local y regional (Brown & Bower 1985, Maglianesi et al. 2015, Lessard et al. 2016).

Graham et al. (2009) y Lessard et al. (2016) evaluaron la estructura de las comunidades de colibríes de una escala local a regional (elevación 0–4000 m s.n.m.). Estos autores encontraron que la

estructura de las comunidades de colibríes se debe a mecanismos de diferenciación de nichos en bajas elevaciones y un filtro ambiental en elevaciones altas (> 2000 m) para ambas escalas. Los valores de los índices de divergencia y especialización funcional obtenidos a través de la elevación en este estudio, corroboran que las comunidades de colibríes están bajo efectos de diferenciación de nicho y filtro ambiental. En la elevación media, pero en mayor medida en la elevación baja, los valores de diversidad funcional dada por los rasgos funcionales que se analizaron en este estudio mostraron una alta variación. Esta variación en la diferenciación de nicho puede ser un patrón determinado por las especies dominantes (Mason et al. 2005, Bellwood et al. 2006, Villéger et al. 2010). No hubo diferencias entre los valores de riqueza funcional y equitatividad funcional en las diferentes elevaciones, quizá porque hay especies generalistas de la comunidad con una amplia distribución (e.g., *Campylopterus hemileucurus*, *Abeillia abeillei*) que no permiten identificar estas diferencias entre comunidades (Saldaña 2013). Estas especies con amplia distribución en el sitio de estudio pueden considerarse especies redundantes, donde la pérdida de una especie de colibrí puede ser compensada por otra especie cumpliendo una función similar (Hooper et al. 2005, Villéger et al. 2010).

Los resultados obtenidos contribuyen a enfatizar la importancia de considerar además de la diversidad taxonómica en el estudio de las comunidades, la diversidad funcional de las especies, y estimar el tamaño poblacional de las especies a través de la densidad (Hooper et al. 2005, Villéger et al. 2010). Consideramos necesario hacer estudios a largo plazo para entender los procesos ecológicos en el área (e.g., interacciones mutualistas y competencia) los cuales influyen en la estructura de las comunidades de colibríes. Además, analizar como los factores de cambio (fragmentación de las selvas y bosques y climáticos) están afectando las comunidades de colibríes y sus recursos alimenticios, que influyen en las interacciones, y con ello los servicios ambientales como la polinización.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue posible gracias a la ayuda en campo de N. Jiménez, J. Pérez, J. Serrano, C. Bonifaz, A. Arreola, P. Ramírez, L. Yunes, M. Carrillo y varios voluntarios. También queremos agradecer al Ejido Tres de Mayo, municipio de Mapastepec, por su apoyo en campo y permitirnos trabajar en sus tierras. A la CONANP por medio de los guardaparques y directivos de la Reserva de la Biosfera El Triunfo por su apoyo en la logística de campo. Agradecemos a M.A. Altamirano por su amabilidad y apoyo en la consulta de la Colección Zoológica Regional de Chiapas y a la Secretaria de Medio Ambiente e Historia Natural por el uso de los datos de Monitoreo Biológico en Áreas Naturales Protegidas de Chiapas.

Agradecemos al editor Kaspar Delhey, a Adolfo Navarro y a los revisores anónimos que contribuyeron sustancialmente en el mejoramiento de este manuscrito. El financiamiento fue con recursos fiscales de ECOSUR, al proyecto PROCER 2014 y a la beca otorgada al primer autor (CONACyT 378019).

REFERENCIAS

- Abrahamczyk, S & M Kessler (2010) Hummingbird diversity, food niche characters, and assemblage composition along a latitudinal precipitation gradient in the Bolivian lowlands. *Journal of Ornithology* 151: 615–625.
- Altschuler, DL (2006) Flight performance and competitive displacement of hummingbirds across elevational gradients. *The American Naturalist* 167: 216–229.
- Altschuler, DL & R Dudley (2006) The physiology and biomechanics of avian flight at high altitude. *Integrative Comparative Biology* 46: 62–71.
- Arizmendi, MC & JF Ornelas (1990) Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* 22: 172–180.
- Bellwood, DR, PC Wainwright, CJ Fulton & A Hoey (2002) Assembly rules and functional groups at global biogeographical scales. *Functional Ecology* 16: 557–562.
- Bellwood, DR, PC Wainwright, CJ Fulton & AS Hoey (2006) Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 101–107.
- Bergmann, C (1847) Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien* 3: 595–708.
- Brown, JH & MA Bowers (1985) Community organization in hummingbirds: relationships between morphology and ecology. *Auk* 102: 251–269.
- Bhattarai, KR & OR Vetaas (2003) Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east Nepal. *Global Ecology and Biogeography* 12: 327–340.
- Bleiweiss, R (1998) Origin of hummingbird faunas. *Biological Journal of the Linnean Society* 65: 77–97.
- Boyle, WA (2010) Does food abundance explain altitudinal migration in a tropical frugivorous bird? *Canadian Journal of Zoology* 88: 204–213.
- Buckland, ST, DR Anderson, KP Burnham, JL Laake, DL Borchers & L Thomas (2001) *Introduction to distance sampling estimating abundance of biological populations*. Oxford Univ. Press, Oxford, UK.
- Buckland, ST, SJ Marsden, & RE Green (2008) Estimating bird abundance: making methods work. *Bird Conservation International* 18: S91–S108.
- Buzato, S, M Sazima & I Sazima (2000) Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32: 824–841.
- Carpenter, C (2005) The environmental control of plant species density on a Himalayan elevation gradient. *Journal of Biogeography* 32: 999–1018.
- Casanoves, F, L Pla, JA Di Rienzo & S Díaz (2011) FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 2: 233–237.
- Colwell, RK (2013) EstimateS 9.1.0. *Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Disponible en <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates> [Descargado el 15 de marzo de 2016].
- Colwell, RK, A Chao, NJ Gotelli, S Lin, CX Mao, RL Chazdon & JT Longino (2012) Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and

- comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* 5: 3–21.
- CONAGUA (2016) *Monitor de sequía de América del Norte*. Disponible en http://smn.cna.gob.mx/index.php?option=com_content&view=article&id=20&Itemid=23 [Descargado el 16 de julio de 2016].
- CONANP (1998) *Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera El Triunfo*. Instituto Nacional de Ecología, México, D.F., México.
- Cornwell, WK, DW Schwillk & DD Ackerly (2006) A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87: 1465–1471.
- Currie, DJ, GG Mittelbach, HV Cornell, R Field, J Guégan, BA Hawkins, DM Kaufman, JT Kerr, T Oberdorff, E O'Brien & JRG Turner (2004) Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7: 1121–1134.
- Chao, A & L Jost (2012) Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93: 2533–2547.
- Chapman, BB, C Brönmark, J Nilsson & L Hansson (2011) The ecology and evolution of partial migration. *Oikos* 120: 1764–1775.
- Dalsgaard, B, GAM Martin, JM Olesen, J Ollerton, A Timmermann, LH Andersen & AG Tossas (2009) Plant–hummingbird interactions in the West Indies: floral specialization gradients associated with environment and hummingbird size. *Oecologia* 159: 757–766.
- Davey, CM, V Devictor, N Jonzén, A Lindström & HG Smith (2013) Impact of climate change on communities: revealing species contribution. *Journal of Animal Ecology* 82: 551–561.
- de Queiroz PV & VI Galarza (2007) Interaction network and the relationships between bromeliads and hummingbirds in an area of secondary Atlantic rain forest in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 23: 663–671.
- Díaz, S, S Lavorel, F de Bellos, F Quéfier, K Grigulis, & M Robson (2007) Incorporating plant functional diversity affects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 20684–20689.
- Di Rienzo, JA, F Casanoves, MG Balzarini, L González, M Tablada & CW Robledo (2011) *InfoStat*. Univ. Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Dobzhansky, T (1950) Evolution in the tropics. *American Scientist* 38: 209–221.
- Efron, B (1987) Better bootstrap confidence intervals. *Journal of the American Statistical Association* 82: 171–185.
- Etienne, RS & H Olff (2005) Confronting different models of community structure to species-abundance data: a Bayesian model comparison. *Ecology Letters* 8: 493–504.
- Gass CL & JSE Garrison (1999) Energy regulation by traplining hummingbirds. *Functional Ecology* 13: 483–492.
- Gibbons, DW & RD Gregory (2006) Birds. Pp 308–350 en Sutherland, WJ (ed.). *Ecological census techniques a handbook*. Cambridge Univ. Press, New York, New York, USA.
- Gosz, J R (1993) Ecotone hierarchies. *Ecological Applications* 3: 369–376.
- Graham, CH, JL Parra, C Rahbek & JA McGuire (2009) Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 17: 19673–19678.
- Graham, CH, JL Parra, BA Tinoco, FG Stiles & JA McGuire (2012) Untangling the influence of ecological and evolutionary factors on trait variation across hummingbird assemblages. *Ecology* 93: S99–S111.
- Herzog, SK, M Kessler & K Bach (2005) The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: a foothill peak and a high-elevation plateau. *Ecography* 28: 209–222.
- Hill, MO (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427–432.
- Hooper, DU, FS Chapin, JJ Ewel, A Hector, P Inchausti, S Lavorel, JH Lawton, DM Lodge, M Loreau, S Naeem, B Schmid, H Setälä, AJ Symstad, J Vandermeer & DA Wardle (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3–35.
- Howell, SNG & S Webb (1995) *A guide to the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford Univ. Press, New York, New York, USA.
- IBM Corporation (2012) IBM SPSS Statistics for Windows, Version 21.0. Armonk, New York, New York, USA.
- Inouye, DW (1978) Resource partitioning in bumblebees: experimental studies of foraging behavior. *Ecology* 59: 672–678.
- Jankowski, JE, SC Robinson & D Levey (2010) Squeezed at the top: Interspecific aggression may constrain elevational ranges in tropical birds. *Ecology* 91: 1877–1884.
- Jiménez, L, S Negrete-Yankelevich & R Macías-Ordóñez (2012) Spatial association between floral resources and hummingbird activity in a Mexican tropical montane cloud forest. *Journal of Tropical Ecology* 28: 497–506.
- Jost, L (2006) Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363–375.
- Kattan, GH & P Franco (2004) Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: area and mass effects. *Global Ecology and Biogeography* 13: 451–458.
- Keddy, PA (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157–164.
- Kraft, NJB, R Valencia & DD Ackerly (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian Forest. *Science* 322: 580–582.
- Lebrija-Trejos, E, EA Pérez-García, JA Meave, F Bongers & L Poorter (2010) Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91: 386–398.
- Lessard, JP, BG Weinstein, MK Borregaard, KA Marske, DR Martin, JA McGuire, JL Parra, C Rahbek & CH Graham (2016) Process-based species pools reveal the hidden signature of biotic interactions amid the influence of temperature filtering. *The American Naturalist* 187: 75–88.
- Lessells, CM & PT Boag (1987) Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *The Auk* 104: 116–121.
- Loiselle, BA & JG Blake (1991) Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* 72: 180–193.
- Long A & M Heath (1991) Flora of the El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico: a preliminary floristic inventory and the plant communities of polygon I. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 62: 133–172.
- Maggini, R, A Lehmann, M Kérya, H Schmida, M Beniston, L Jennia & N Zbindena (2011) Are Swiss birds tracking climate change? Detecting elevational shifts using response curve shapes. *Ecological Modelling* 222: 21–32.
- Maglianesi, MA, N Blüthgen, K Böhning-Gaese & M Schleuning (2015) Functional structure and specialization in three tropical plant–hummingbird interaction networks across an elevational gradient in Costa Rica. *Ecography* 38: 001–010.
- Magurran, AE (2004) *Measuring biological diversity*. Wiley-Blackwell, Oxford, UK.
- Martínez-Morales, MA (2007) Avifauna del bosque mesófilo de montaña del noreste de Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78: 149–162.

- Maruyama, PK, J Vizentin-Bugoni, J Sonne, AM Martín-González, M Schleuning, A Araujo, AC Baquero, J Cardona, P Cardona, PA Cotton, G Kohler, C Lara, T Malucelli, O Martin-Gomez, J Ollerton, AM Ruiz, A Timmermann, IG Varassin, TV Zanata, C Rahbek, M Sazima & B Dalsgaard (2016) The integration of alien plants in mutualistic plant–hummingbird networks across the Americas: the importance of species traits and insularity. *Diversity and Distributions* 22: 672–681.
- Mason, NWH, F de Bello, D Mouillot, S Pavoine & S Dray (2013) A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science* 24: 794–806.
- Mason, NWH, D Mouillot, WG Lee & JB Wilson (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112–118.
- McGill, BJ, BJ Enquist, E Weiher & M Westoby (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 178–185.
- Moreno, CE, F Barragán, E Pineda & NP Pavón (2011) Reanalizando la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 1249–1261.
- Mouchet, MA, S Villéger, NWH Mason & D Mouillot (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867–876.
- Naeem, S & J P Wright (2003) Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* 6: 567–579.
- Nakagawa, S & H Schielzeth (2010) Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews* 85: 935–956.
- Newton, I (1998) *Population limitation in birds*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Nor, SMD (2001) Elevational diversity patterns of small mammals on Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia. *Global Ecology and Biogeography* 10: 41–62.
- O'Hara, RB & DJ Kotze (2010) Do not log-transform count data. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 118–122.
- Ortiz-Pulido, R & R Díaz (2001) Distribución de colibríes en la zona baja del centro de Veracruz, México. *Ornitología Neotropical* 12: 297–317.
- Parrish, JD (2000) Behavioral, energetic, and conservation implications of foraging plasticity during migration. *Studies in Avian Biology* 20: 53–70.
- Poulin, B, G Lefebvre & R McNeil (1992) Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology* 73: 2295–2309.
- Ramos-Robles, M, C Díaz-Castelazo & E Andresen (2016) Temporal changes in the structure of a plant-frugivore network are influenced by bird migration and fruit availability. *PeerJ* 4:e2048, doi:10.7717/peerj.2048
- Rojas-Soto, OR, V Sosa & JF Ornelas (2012) Forecasting cloud forest in eastern and southern Mexico: conservation insights under future climate change scenarios. *Biodiversity and Conservation* 21: 2671–2690.
- Rusek, J (1992) Distribution and dynamics of soil organisms across ecotones. Pp 196–214 in Hansen, AJ & F di-Castri (eds). *Landscape boundaries: consequences for biotic diversity and ecological flows*. *Ecological Studies* 92. Springer, New York, New York, USA.
- Saldaña, A (2013) Relación entre riqueza de especies y diversidad funcional de atributos foliares en dos ensamblajes de especies siempre verdes de un bosque templado lluvioso. *Gayana Botanica* 70: 177–186.
- Sanders, NJ (2002) Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography* 25: 25–32.
- Seaby RM & PA Henderson (2006) *Species diversity and richness Version 4*. Pisces Conservation Ltd., Lymington, UK.
- Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural (SEMAHN) (2016) *Banco de datos de la Dirección de Áreas Naturales y Vida Silvestre*. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Sekercioglu, CH (2007) Conservation ecology: area trumps mobility in fragment bird extinctions. *Current Biology* 17: 283–286.
- Sekercioglu, CH (2012) Promoting community-based bird monitoring in the tropics: conservation, research, environmental education, capacity-building, and local incomes. *Biological Conservation* 151: 69–73.
- Shmida A & RH Whittaker (1981) Pattern and biological microsite effects in two shrub communities, southern California. *Ecology* 62: 234–251.
- Stiles, FG & LL Wolf (1979) Ecology and evolution of a lek-mating system in the Long-tailed Hermit Hummingbird. *Ornithological Monographs* 27: 1–78.
- Stroup, WW (2013) *Generalized linear mixed models, modern concepts, methods and application*. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, Florida, USA.
- Stotz, DF, JW Fitzpatrick, TA Parker III & DK Moskovits (1996) *Neotropical birds: ecology and conservation*. The Univ. of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Temeles, EJ, CR Koulouris, SE Sander & WJ Kress (2009) Effect of flower shape and size on foraging performance and trade-offs in a tropical hummingbird. *Ecology* 90: 1147–1161.
- Temeles, EJ & WJ Kress (2010) Mate choice and mate competition by a tropical hummingbird at a floral resource. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 1607–1613.
- Terborgh, J (1977) Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology* 58: 1007–1019.
- Terborgh, J (1985) The role of ecotones in the distribution of Andean birds. *Ecology* 66: 1237–1246.
- Thomas, L, JLE Laake, S Rexstad, FF Strindberg, ST Marques, DL Buckland, DR Borchers, KP Anderson, ML Burnham, SL Burt, JH Hedley, JR Pollard, B Bishop & TA Marques (2010) *Distance 6.0*. Research Unit for Wildlife Population Assessment, Univ. of St. Andrews, UK.
- Tilman, D (1982) Resource competition and community structure. *Monographs in Population Biology* 17: 1–296.
- Tilman D (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80: 1455–1474.
- Vázquez, DP, N Blüthgen, L Cagnolo & NP Chacoff (2009) Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany* 103: 1445–1457.
- Villéger, S, N Mason & D Mouillot (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290–2301.
- Villéger, S, MJ Ramos, HD Flores & D Mouillot (2010) Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20: 1512–1522.
- Vizentin-Bugoni, J, PK Maruyama & M Sazima (2014) Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird–plant network. *Proceedings of the Royal Society B* 281: 2013–2397.
- Weiher, E, GDP Clarke & PA Keddy (1998) Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* 81: 309–322.
- Wethington, SM & SM Russell (2003) The seasonal distribution and abundance of hummingbirds in oak woodland and

- riparian communities in southeastern Arizona. *The Condor* 105: 484–495.
- Wimp, GM, SM Murphy, D Lewis & L Ries (2011) Do edge responses cascade up or down a multi-trophic food web? *Ecology Letters* 14: 863–870.
- Wolf, LL, FG Stiles & FR Hainsworth (1976) Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* 45: 349–379.
- Zalewski, M, JE Thorpe & RJ Naiman (2001) Fish and riparian ecotones: a hypothesis. *Ecohydrology & Hydrobiology* 1: 11–24.
- Zar, JH (2010) *Biostatistical analysis*. 5th ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA.