



Redes de interacción colibrí-planta en un área abierta con robledales en el Cerro de La Muerte, Costa Rica

Redes de interacción colibrí-planta en un área abierta con robledales en el Cerro de La Muerte, Costa Rica.

Hummingbird-plant interaction networks in an open area with oak groves in Cerro de La Muerte, Costa Rica

Isabel Vargas-Valverde¹, Adriana Campos-Alvarado², Nelsy Niño-Rodríguez³, Randy Simón⁴, Yolanda M.G. Piñanez Espejo⁵, Álvaro Hernández-Rivera⁶, y Gerardo Avalos^{7,8}

¹ Estudiante, Universidad Nacional, Heredia, Apdo 404101, Heredia, Costa Rica. Email: belvargasv@gmail.com

² Estudiante, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, Apdo 11501-2060, San José, Costa Rica. Email: cam_alv_adriana@yahoo.com

³ Investigadora asistente, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Calle 28A # 15 – 09, Bogotá, Colombia. Email: nnino@humboldt.org.co

⁴ Investigador, Jardín Botánico Nacional, Universidad de La Habana, Carretera “El Rocío” Km 3 1/2, Calabazar, Boyeros, La Habana, Cuba. CP 19230 Email: rsimonvallejo@gmail.com

⁵ Estudiante de Doctorado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de Córdoba. Instituto de Biología Subtropical, Puerto Iguazú, Argentina. CP 3370. Email: yolandapiaespejo@gmail.com

⁶ Estudiante de Doctorado en Ciencias, Instituto de Ecología A.C. Carretera antigua a Coatepec 351, Col. El Haya, Xalapa, Veracruz, México. CP 91073. Email: alvarracles@hotmail.com

⁷ Catedrático, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, Apdo 11501-2060 San Pedro, San José, Costa Rica. Email: gerardo.avalos@ucr.ac.cr

⁸ Director, Center for Ecological Resilience Studies, The School for Field Studies, Apdo 150-4013 Atenas, Costa Rica. Email: gavalos@fieldstudies.org

Recibido: 28 de mayo, 2022. **Corregido:** 12 de junio, 2022. **Aceptado:** 17 de junio, 2022.

Resumen

Las interacciones planta-animal pueden estar asociadas con relaciones mutualistas moldeadas por la coevolución. Las relaciones de los colibríes con las plantas pueden ser complejas, lo que resulta en estrategias de diferente grado de especialización. Analizamos la red de polinización del ensamble de colibrí y plantas según el grado de especialización en un área abierta en el Cerro de la Muerte, Talamanca, Costa Rica. Recolectamos polen de 43 colibríes de cuatro especies en enero de 2022: *Eugenes spectabilis*, *Panterpe insignis*, *Colibri cyanotus* y *Selasphorus flammula*. Estos colibríes mostraron 12 tipos de polen, siendo el de *Bomarea hirsuta* el más frecuente. Descubrimos que la red de interacción colibrí-planta tiende hacia la especialización (conectividad = 0.43). El valor ponderado de anidamiento ponderado fue de 0.66, lo que indica que algunas especies de colibríes estaban más asociadas con algunos grupos de plantas que otros colibríes. Es crítico continuar monitoreando la red para detectar cambios espaciales y temporales dependiendo de la disponibilidad del recurso néctar, y determinar cómo el cambio climático, la pérdida de hábitat y la introducción de especies exóticas afectan las redes de polinización.

Palabras clave: Cerro de la Muerte, coevolución, especialización, interacción colibrí-planta, polinización.

Abstract

Plant-animal interactions may be associated with mutualistic relationships shaped by coevolution. Hummingbird relationships with plants can be complex, resulting in strategies of varying degrees of specialization. We analyzed the pollination network of the hummingbird and plant ensemble of Cerro de la Muerte, Talamanca, Costa Rica, according to the degree of specialization. We collected pollen from 43 hummingbirds of four species in January 2022: *Eugenes spectabilis*, *Panterpe insignis*, *Colibri cyanotus*, and *Selasphorus flammula*. These hummingbirds showed 12 pollen types, with *Bomarea hirsuta* being the most frequent. We found that the hummingbird-plant interaction network leaned towards specialization (connectivity = 0.43). The weighted nesting value was 0.66, indicating that some hummingbird species were more associated with some plant groups than other hummingbirds. It is critical to continue monitoring the network to detect spatial and temporal changes depending on the availability of the nectar resource, and to determine how climate change, habitat loss, and the introduction of exotic species affect pollination networks.

Keywords: Cerro de la Muerte, coevolution, specialization, interaction hummingbird-plant, pollination.



Introducción

Las interacciones ecológicas mutualistas son un componente fundamental de la estructura de comunidades ya que determinan la identidad y riqueza de especies (Thomson 2005). Las interacciones planta-animal son un ejemplo de mutualismo donde hay una alta dependencia entre ambos grupos, los cuales pueden haber coevolucionado y diversificado en conjunto (Medeiros *et al.* 2018, Thomson 2005). Un ejemplo de este fenómeno es la polinización, la cual facilita la reproducción sexual de las plantas mediante el flujo de polen a través de vectores animales. Esta interacción puede ser generalista o altamente específica (Herrera y Pellmyr 2009) dependiendo del grado de asociación y dependencia entre polinizadores y plantas.

El estudio de las redes de polinización se ha convertido en una herramienta importante para entender los mecanismos de interacción entre distintos grupos biológicos (Cotton 1998, Ballantyne *et al.* 2015). El análisis de redes provee herramientas analíticas y conceptuales para estudiar las complejas interacciones que se dan en el campo, tales como los procesos de coevolución en ambientes diversos y con alta especificidad de interacciones (Jordano *et al.* 2009).

Una de las aplicaciones de las redes de interacción es facilitar la comprensión de la dinámica entre las plantas y sus visitantes florales (Rumeu 2018), y si bien estas redes no demuestran en todos los casos una polinización

efectiva (King *et al.* 2013), sí aportan información esencial sobre la importancia del uso de recursos por parte de los visitantes florales (Ballantyne *et al.* 2015).

En sistemas con poblaciones pequeñas de plantas y de polinizadores, como las zonas montañosas andinas de Venezuela y Colombia, el análisis de redes de interacción ha sido especialmente revelador, ya que se ha reportado una baja especialización de los polinizadores y una alta sensibilidad frente a disturbios (Pelayo *et al.* 2019, Manrique *et al.* 2021). Esto demuestra que una red poco especializada puede tener baja resistencia a la pérdida de enlaces claves si estos aportan recursos y servicios importantes, y si un eslabón en la red es muy dependiente de uno de estos mutualismos a pesar de estar conectado con otros componentes de la red que ofrecen un servicio menos especializado y de baja calidad (Traveset *et al.* 2017). Es entonces evidente la necesidad de aumentar el conocimiento sobre las redes de polinizadores en las comunidades de alta montaña (Pelayo *et al.* 2019, Manrique *et al.* 2022).

Los colibríes (Apodiformes: Trochilidae) son una de las familias de aves más importantes para el estudio de las interacciones entre plantas y animales, ya que se consideran entre los principales polinizadores en la región neotropical (Janzen 1975, Stiles 1981). Los colibríes participan en redes de polinización de muy diversa estructura y composición, y en donde algunas especies varían su grado de especialización de acuerdo con la elevación,

la composición de especies de plantas, y la variación fenológica estacional (Colwel 1978, Maglianesi *et al.* 2014).

Este grupo puede ser muy relevante en términos de polinización de comunidades vegetales, en especial en zonas altas, ya que tienen la capacidad de termorregular, y pueden subsistir en condiciones extremas y de bajas temperaturas, a diferencia de polinizadores ectotermos que son más abundantes en zonas bajas (Qualls *et al.* 2017). Además, los colibríes pueden llegar a tener una alta eficiencia en el transporte de polen, llevar una alta carga de polen, y facilitar de esta forma, la polinización (Thomson y Wilson 2008).

En este estudio analizamos el grado de especialización de la red de polinización entre colibríes y plantas en un área abierta de alta montaña dominada por arbustos y plantas ornamentales cercana a un bosque de robles en el Cerro de la Muerte, Costa Rica. En las tierras altas, las condiciones climáticas imponen una gran demanda energética en los colibríes. Debido a esto, las cuatro especies de colibríes deberían particionar el recurso néctar de manera oportunista y asociarse a una alta variedad de plantas. Si este es el caso, observaríamos una red muy generalizada en la que la mayoría de las plantas son compartidas por colibríes. Analizar la estructura de las redes de polinizadores es de gran relevancia para entender cómo las relaciones entre polinizadores y plantas cambian espacial y temporalmente dependiendo de la disponibilidad del recurso néctar, y cómo estas

redes son afectadas por el proceso de cambio climático, la pérdida de hábitat, y la introducción de especies exóticas.

Métodos

Sitio de estudio

El estudio lo realizamos en el área abierta alrededor del restaurante La Georgina (09° 34' N 83° 43' O, 3,100 msnm), en el Cerro de La Muerte, Cordillera de Talamanca, Costa Rica. La Georgina se encuentra rodeada por bosques de robles, pequeñas áreas de pastos, y parches de arbustos con flores polinizadas por colibríes (Avalos *et al.* 2012). La temperatura media anual es de 10.8 °C con una diferencia de 2.6 °C entre el mes más frío (diciembre) y el mes más caliente (mayo); la precipitación anual promedio es de 2,800 mm, no obstante, aún en la estación seca (diciembre a marzo) es frecuente la presencia de niebla (Colwell 1973) y eventos lluviosos ocasionales. El restaurante cuenta con seis comederos para colibríes, lo cual ha producido un incremento en la concentración de estas aves en el área (Avalos *et al.* 2012). El restaurante también ha favorecido un incremento en el número de plantas ornamentales.

Captura de colibríes y colecta de las muestras de polen

Hicimos el muestreo el 20 de enero de 2022, en la parte trasera del restaurante, a 30 m de los comederos desplegados en el segundo piso.



Utilizamos dos redes de niebla marca Avinet de poliéster de 2 m de alto y con un diámetro de poro de 38 mm (una red medía 6 m de largo, y la otra 12 m). Abrimos las redes entre las 8:45 y las 11:00 a.m. y posteriormente entre las 2:00 y las 4:00 p.m. A los colibríes extraídos de las redes se les registró la especie, sexo (en caso de presentar dimorfismo sexual), y se colectó una muestra de polen al frotar cinta adhesiva transparente en la coronilla, la garganta, y el pico. Antes de ser liberados, los colibríes capturados se marcaron con pintura de uñas en una de sus garras (principalmente la garra del halux) para detectar posibles recapturas. Simultáneamente, recolectamos flores de especies de plantas que cumplieran con el síndrome de polinización por colibríes, esto es, flores con corola tubular, colores brillantes, abundante néctar (Olesen y Jordano 2002, Fenster *et al.* 2004), o que observáramos que fueran visitadas por los colibríes. Estas flores fueron recolectadas en el jardín del restaurante y en el borde del robledal. A cada flor le extrajimos una muestra de polen luego de romper las anteras con una pinza y colocar el polen sobre un portaobjetos y cubrirlo con cinta adhesiva transparente para su posterior identificación al microscopio de luz. De esta forma, hicimos una colección de referencia para luego identificar los granos de polen encontrados en los colibríes.

Análisis de datos

Para construir la red de interacciones entre plantas y colibríes elaboramos una tabla de contingencia con las especies de plantas como columnas, las especies de colibríes como líneas,

y en el contenido de las celdas la frecuencia de individuos capturados con polen de una especie de planta en particular. Para graficar la red y describir numéricamente sus características, utilizamos la biblioteca bipartite 2.14 del software estadístico R (Dormann *et al.* 2018). Calculamos el Índice de Conectancia (Pimm 1982) el cual representa la proporción real de posibles enlaces en la red (un alto valor muestra alta generalización a nivel de la red; el valor máximo de 1 tiene lugar cuando todos los polinizadores visitan a todas las especies de plantas, y se aproxima a 0 a medida que la red se vuelve más especializada). También calculamos el índice de diversidad de Shannon, o H_2 , en el que un valor alto indica alta especialización. Finalmente, obtuvimos el coeficiente C para el nivel trófico superior (colibríes) y para el nivel trófico inferior (plantas), el cual muestra la magnitud de combinaciones exclusivas de interacciones para un nivel trófico ($C = 1$ corresponde a un 100% de interacciones exclusivas y una alta especialización). Finalmente, calculamos el valor ponderado de anidamiento el cual muestra el grado de agregación entre grupos de plantas y especies de colibríes. En este caso, un valor de 1 indica que la red está muy segregada, y un valor de cero indica que los grupos entre colibríes y plantas se forman al azar.

Resultados

Capturamos 43 colibríes de cuatro especies: *Eugenes spectabilis* (25), *Panterpe insignis* (11), *Colibri cyanotus* (5) y *Selasphorus flammula* (2) (Figura 1). Encontramos 12 tipos de polen en los

colibríes; de estos, la especie de colibrí que mostró más tipos de polen fue *E. spectabilis* (Figura 2). El tipo de polen más frecuente correspondió a *Bomarea hirsuta* (33 de 43 muestras). La especie con menor frecuencia de polen fue *Fuchsia microphylla*, además de dos tipos de polen no identificados que estuvieron presentes cada uno en una sola muestra (Figura 3, Figura 4).

La especie de colibrí que poseía más polen de *B. hirsuta* fue *E. spectabilis* (Cuadro 1). Solamente encontramos polen de dos especies de plantas en las muestras de *C. cyanotus* y *S. flammula*. Además, observamos que las muestras con polen indeterminado provenían de *E. spectabilis*.

El índice de conectancia para la red fue de 0.43, lo cual demuestra una tendencia a la especialización pues se encuentra más cercano a 0 (especialista) que a 1 (generalista). El índice de diversidad de Shannon (H2) tuvo un valor de 2.26. El coeficiente C para colibríes fue de 0.28, y para las plantas fue de 0.26 lo cual indica que tanto colibríes como plantas mostraron valores semejantes de interacciones que no fueron muy exclusivas. El valor ponderado de anidamiento de la red fue de 0.66, lo cual muestra que algunas especies de colibríes se asociaron más con ciertos grupos de plantas en relación con otras especies. Por ejemplo, *E. spectabilis* formó un grupo con *B. hirsuta*, *C. subcoriaceum* y *F. splendens*, mientras que *P. insignis* se asoció más con *G. punctatum* y *F. magellanica* (Figura 5).

La red de interacción muestra la tendencia especialista de *E. spectabilis* hacia *B. hirsuta*; sin embargo, se observó que esta especie de colibrí

también poseía polen de otras 8 especies de plantas (Cuadro 1, Figura 5). Además, existió una tendencia a la generalización en *P. insignis*, ya que en este colibrí se encontró polen de 6 especies de plantas.

Discusión

Encontramos que la red de interacción entre las plantas y los colibríes del Cerro de La Muerte, restaurante La Georgina, mostró una tendencia a la especialización, lo cual se refleja en el valor de conectancia de 0.43. Esta tendencia se debe a la alta frecuencia de *B. hirsuta* como tipo de polen dominante en *E. spectabilis*, y de *G. punctatum* y *F. magellanica* en *P. insignis*. Si bien ambas especies compartieron varios tipos de polen, la red se caracterizó por mostrar agregación entre estos grupos de plantas y entre estas dos especies de colibríes. Además, la red mostró un valor de H2 de 2.26, menor que el de la red de Avalos *et al.* (en prep.) que abarcó 383 colibríes capturados de 2012 a 2016 para el mismo lugar, y que fue de 3.51. En este último estudio, el valor de conectancia fue de 0.66, lo cual demuestra que la estructura de la red puede variar estacionalmente, además de estar afectada por el tamaño muestral.

A pesar de que en la red de interacción en general hubo tendencia a la especialización, los colibríes *E. spectabilis* y *P. insignis* aparecen como más generalistas que *C. cyanotus* y *S. flammula*. La especie *C. cyanotus* es poco abundante en la zona de estudio (Stiles y Skutch 2007). La especie *S. flammula* solo tuvo dos tipos de polen; sin embargo, Avalos *et al.* (en prep.) encontraron 14



tipos de polen para esta especie. A pesar de que *S. flammula* tiende a ser abundante (ya que fue frecuentemente observado el día de muestreo), su pequeño tamaño (2.94 g) dificulta su captura en las redes de niebla. Es necesario obtener un mayor tamaño de muestra para *S. flammula* y *C. cyanotus* a fin de mejorar la representatividad de estas dos especies en la red.

Según la red de interacción, *B. hirsuta* fue la especie con la mayor cantidad de interacciones y con una mayor frecuencia en las muestras de polen. *Bomarea hirsuta* tiene flores tubulares de color rojo o anaranjado que atraen a los colibríes como mecanismo de polinización. La alta frecuencia de esta especie concuerda con los hallazgos de un estudio realizado en Ecuador (Santander *et al.* 2021) donde esta especie también tuvo un lugar de importancia en la red. *Bomarea hirsuta* es nativa de Costa Rica hasta Ecuador y parte de su distribución es en robledales, por lo que se encontraba en su hábitat natural (Hammel *et al.* 2004).

Las cargas de polen no fueron diferenciadas por la región donde fue colectada la muestra (coronilla, garganta o pico), debido a que el estudio se centraba en la frecuencia de aparición de muestras de polen en los colibríes. Sin embargo, sería relevante realizar estudios futuros que consideren la región del colibrí en donde fue tomada la muestra de polen para reconocer si existen diferencias entre las especies de colibríes respecto a los lugares donde fueron encontrados las especies vegetales. De igual manera, sería relevante analizar las partes del cuerpo en donde se encuentran mayor diversidad de

especies vegetales para cada una de las especies de colibríes. Esto podría determinar si hay segregación de polinizadores en cuanto a la efectividad de la transferencia de polen.

Un caso particular de interacción se observó entre los colibríes *P. insignis*, *C. cyanotus* y *E. spectabilis* con *D. purpurea*. Esta planta es exótica y fue introducida en Costa Rica como ornamental a finales del s. XIX. Al parecer, esta planta se estableció en este y otros sitios, modificando su estructura foliar para poder ser polinizada por colibríes. *Digitalis purpurea* en su hábitat original en el norte y oeste de Europa es polinizada sólo por abejas, pero en los trópicos americanos se adaptó a ser visitada por colibríes (Mackin *et al.* 2021). A nivel de red de interacciones esta planta puede estar compitiendo con plantas nativas por el éxito de ser polinizadas, sin embargo, se conoce poco de la competencia entre plantas exóticas y nativas en este sitio (Traveset y Santamaría 2004).

La frecuencia de captura de colibríes también puede estar relacionada con otras variables como la presencia de comederos en el sitio de muestreo. Los comederos se han utilizado en estudios científicos para aumentar la probabilidad de capturas (Zenzal y Moore 2016), ya que pueden incrementar la abundancia local de colibríes y afectar la composición de especies. Sin embargo, al parecer, los comederos no tienen un efecto disruptivo sobre la polinización (Sonne *et al.* 2016). En las redes de niebla se capturaron las mismas especies que visitan los comederos, y se evidenció un alto número de capturas

de colibríes para el esfuerzo de muestreo (43 colibríes en aproximadamente 4 horas).

En resumen, la red de interacción del ensamble entre colibríes y plantas en La Georgina tiende a la especialización. Aun así, existen otros factores que afectan la estructura de la red, tales como el tamaño muestral, la fenología de las plantas (el estudio debería repetirse durante otras épocas del año), y las interacciones competitivas entre colibríes, así como entre las plantas de la zona de estudio.

Agradecimientos

La Organización para Estudios Tropicales (OET) brindó el apoyo logístico para realizar este proyecto. Natalie Sánchez, Fernando Soley, Alejandra Pérez y revisores anónimos editaron el texto del manuscrito. Daniela Garzón-Lozano hizo comentarios que mejoraron la escritura. El restaurante La Georgina permitió realizar el muestreo en su propiedad. César Sánchez y Marcelo Corella facilitaron el uso de las fotografías de los colibríes.

Referencias

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.

Avalos, G., A. Soto, P. Calder y G. Peralta. Effects of feeders on pollen loads in the hummingbirds of Cerro de La Muerte and Monteverde, Costa Rica. En prep.

Ballantyne, G., K. C. Baldock y P. G. Willmer. 2015. Constructing more informative plant-pollinator networks: visitation and pollen deposition networks in a heathland plant community. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282(1814): 20151130.

Castagneyrol, B., H. Jactel, C. Vacher, E. G. Brockerhoff y J. Koricheva. 2014. Effects of plant phylogenetic diversity on herbivory depend on herbivore specialization. *Journal of Applied Ecology* 51(1): 134-141.

Colwell, R. K. 1973. Competition and coexistence in a simple tropical community. *The American Naturalist* 107(958): 737-760.

Cotton, P. A. 1998. Coevolution in an Amazonian hummingbird-plant community. *Ibis* 140(4): 639-646.

Dormann, C. F., B. Gruber y J. Fründ. 2008. Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *R News* 8:8-11.

Fenster, C. B., W. Armbruster, P. Wilson, M. R. Dudash y J. D. Thomson. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 375-403.

Hadley, A. S. y M. G. Betts. 2009. Tropical deforestation alters hummingbird movement patterns. *Biology Letters* 5(2): 207-210.

Hammel, B. E., M. H. Grayum, C. Herrera y N. Zamora. 2004. *Manual de plantas de Costa Rica* (No. 581 M294m). Missouri, US: Missouri Botanical Garden; San José, CR: INBio.



- Herrera, C. M. y O. Pellmyr. (Eds.). 2009. *Plant animal interactions: an evolutionary approach*. John Wiley & Sons.
- Jordano, P., D. Vázquez y J. Bascompte. 2009. Redes complejas de interacciones planta-animal. Editorial Universitaria (Santiago, Chile). <https://digital.csic.es/handle/10261/40617>
- Mackin, C. R., Peña, J. F., Blanco, M. A., Balfour, N. J., y M. C. Castellanos. 2021. Rapid evolution of a floral trait following acquisition of novel pollinators. *Journal of Ecology* 109(5): 2234-2246.
- 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.
- Manrique, N., I. Galarda, L. Salles y Morales, M. E. 2021. First report on generalized pollination systems in Melastomataceae for the Andean páramos. *Plant Species Biology*. 37:160-172
- Medeiros, L. P., G. Garcia, J. N. Thompson y P. R. Guimarães. 2018. The geographic mosaic of coevolution in mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115(47): 12017-12022.
- Olesen, J.M. y P. Jordano. 2002. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology* 83: 2416-2424.
- Pelayo, R. C., P. J. Soriano, N. J. Márquez y L. Navarro. 2019. Phenological patterns and pollination network structure in a Venezuelan páramo: a community-scale perspective on plant-animal interactions. *Plant Ecology and Diversity* 12(6): 607-618.
- Pimm, S. L. 1982. *Redes tróficas*. En *Redes tróficas*. Springer, Dordrecht. 1-11.
- Qualls, C., C. C. Witt, N. R. Wilson, S. R. Cruz y E. Bautista. 2017. Human and hummingbird hemoglobin concentrations and metabolic rhythms at altitude determined with statistical modeling. *Journal of Biometrics and Biostatistics* 8(373): 1-7.
- Rumeu, B., D. J. Sheath, J. E. Hawes y T. C. Ings. 2018. Zooming into plant-flower visitor networks: an individual trait-based approach. *PeerJ* 6: e5618.
- Santander, T., E. Guevara, F. Tobar... y C. Graham. 2021. Ecología de las interacciones de plantas y colibríes en Yanacocha, Ecuador.
- Shannon, C. E. y W. Weaver. 1949. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press. Urbana, Illinois, USA.
- Stiles, F. G. y A. F. Skutch. 2007. *Guía de aves de Costa Rica*. Editorial INBio.
- Sonne, J., P. Kyvsgaard, P. K. Maruyama, J. Vizentin-Bugoni, J. Ollerton, M. Sazima y B. Dalsgaard. 2016. Spatial effects of artificial feeders on hummingbird abundance, floral visitation and pollen deposition. *Journal of Ornithology* 157(2): 573-581.
- Thompson, J. N. 2005. *The geographic mosaic of coevolution*. University of Chicago Press.

Thomson, J. D. y P. Wilson. 2008. Explaining evolutionary shifts between bee and hummingbird pollination: convergence, divergence, and directionality. *International Journal of Plant Sciences* 169(1): 23-38.

Traveset, A. y L. Santamaría. 2004. Alteración de mutualismos planta-animal debido a la introducción de especies exóticas en ecosistemas insulares. *Ecología Insular* 251-276.

Traveset, A., Tur, C., y V. M. Eguíluz. 2017. Plant survival and keystone pollinator species in stochastic coextinction models: role of intrinsic

dependence on animal-pollination. *Scientific Reports* 7(1): 1-10.

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

Zenzal Jr, T. J. y F. R. Moore. 2016. Stopover biology of Ruby-throated Hummingbirds (*Archilochus colubris*) during autumn migration. *The Auk: Ornithological Advances* 133(2): 237-250.

Cuadro 1. Frecuencia de tipos de polen encontrados en cuatro especies de colibríes capturados en el Cerro de La Muerte en enero 2022.

Especie de planta	Especie de colibrí			
	<i>Eugenes spectabilis</i>	<i>Panterpe insignis</i>	<i>Colibri cyanotus</i>	<i>Selasphorus flammula</i>
<i>Bomarea hirsuta</i>	23	4	4	2
<i>Fuchsia magellanica</i>	1	4	0	0
<i>Digitalis purpurea</i>	1	2	1	0
<i>Fuchsia splendens</i>	2	0	0	0
<i>Gaiadendron punctatum</i>	0	2	0	0
<i>Cirsium subcoriaceum</i>	2	0	0	0
<i>Centropogon talamancensis</i>	1	1	0	0
<i>Fuchsia paniculata</i>	1	0	0	1
<i>Fuchsia microphylla</i>	0	1	0	0
Sin polen	0	1	1	0
Indeterminado 1	1	0	0	0
Indeterminado 2	1	0	0	0
TOTAL	33	15	6	3



Figura 1. Especies de colibríes capturadas en el jardín del restaurante La Georgina, en la Cordillera de Talamanca. A. Colibri cyanotus, B. Eugenes spectabilis (Macho), C. Eugenes spectabilis (Hembra), D. Panterpe insignis, E. Selasphorus flammula (Macho), F. Selasphorus flammula (Hembra). Fotos: Cesar Sánchez (A, D), Isabel Vargas (C), Marcelo Corella (B, E, F).

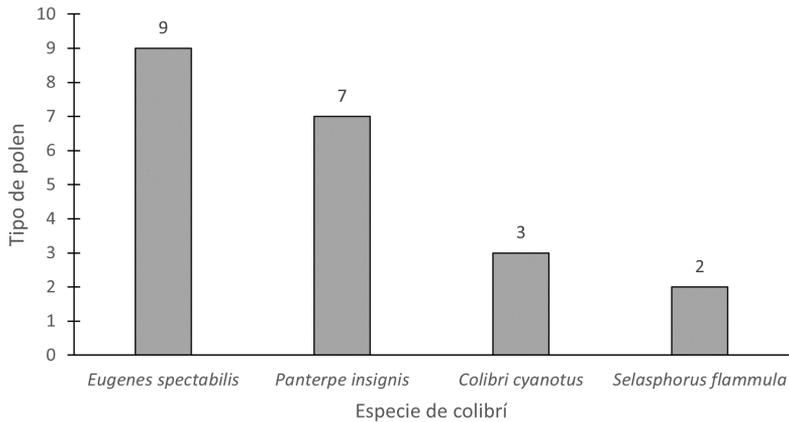


Figura 2. Tipos de polen (morfoespecies) encontrados en las muestras tomadas del plumaje de cuatro especies de colibríes. Los números sobre las barras muestran la frecuencia de tipos de polen en cada especie de colibrí.

Vargas-Valverde, Isabel; Campos-Alvarado, Adriana; Niño-Rodríguez, Nelsy; Simón, Randy; M.G. Piñanez Espejo, Yolanda; Hernández-Rivera, Álvaro; Avalos, Gerardo

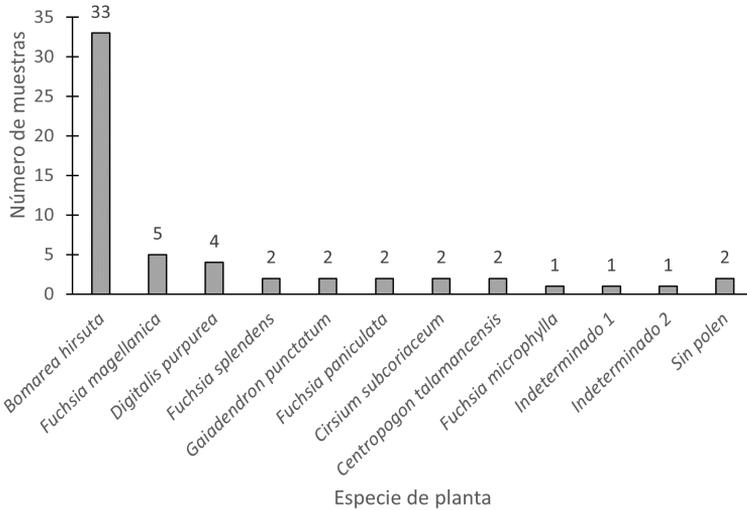


Figura 3. Frecuencia de tipos de polen a partir de muestras obtenidas del plumaje de colibríes.

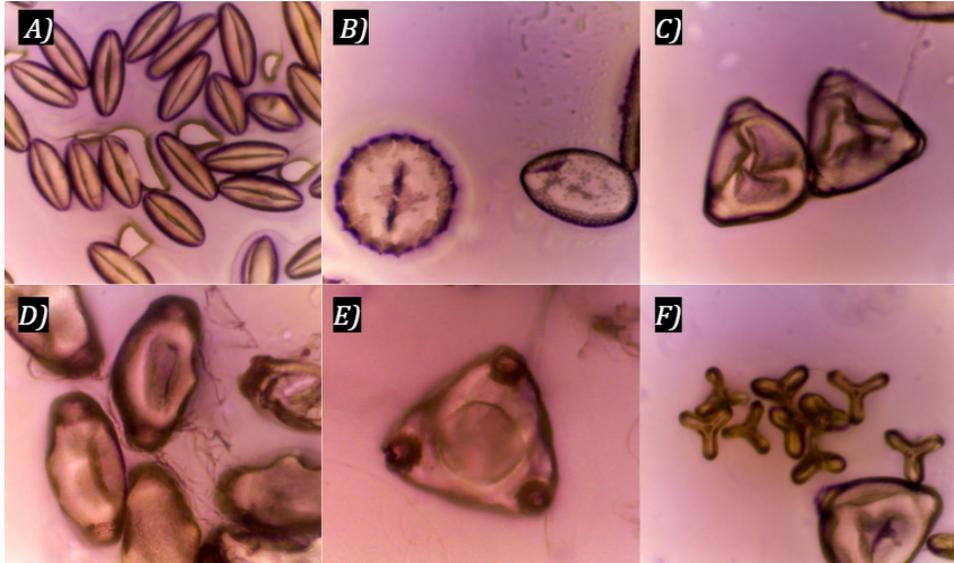


Figura 4. Muestras de polen de seis especies de plantas encontradas en este estudio en el plumaje de colibríes en el Cerro de La Muerte, restaurante La Georgina. A. *Bomarea hirsuta*, B. *Cirsium subcoriaceum*, C. *Digitalis purpurea*, D. *Fuchsia splendens*, E. *Fuchsia magellanica*, F. *Gaidendron punctatum*.



Redes de interacción colibrí-planta en un área abierta con robledales en el Cerro de La Muerte, Costa Rica

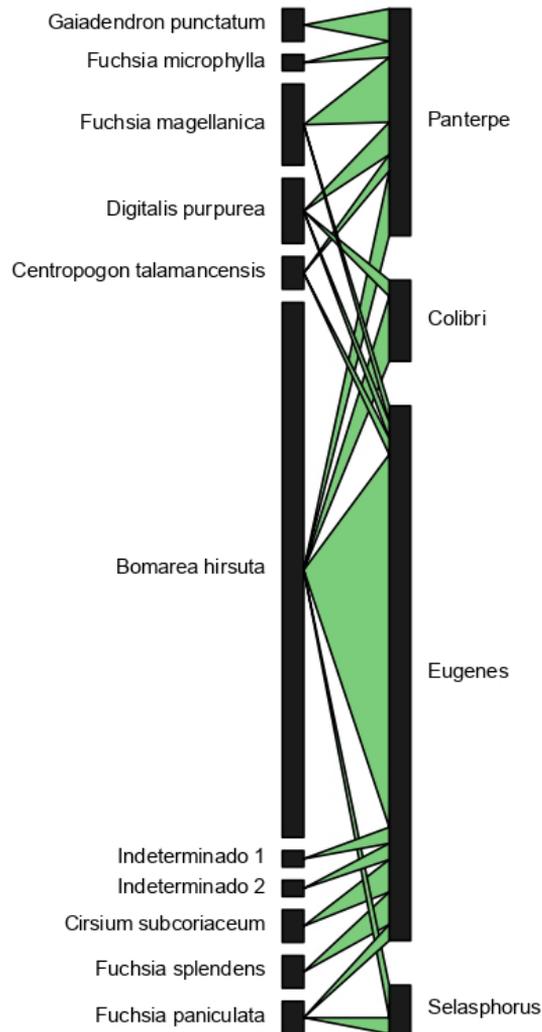


Figura 5. Red de interacción colibrí-planta en el área de jardines y bosque del restaurante La Georgina, Cordillera de Talamanca. Cada línea representa una interacción, y el grosor indica la magnitud de la interacción.