

Universidad Nacional
Facultad de Ciencias de la Tierra y el Mar
Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre
Maestría en Conservación de Vida Silvestre y Biodiversidad

Vulnerabilidad de las redes de polinización planta-colibrí a la pérdida de especies endémicas y especialistas, en un gradiente altitudinal en la cordillera de Talamanca en Costa Rica.

Trabajo de graduación en modalidad proyecto para optar al grado de
Magister en conservación de vida silvestre y biodiversidad

Estudiante:

Emanuel Brenes Rodríguez

Asesora:

Dra. María Alejandra Maglianesi

Tutores internos:

M.Sc. Carlos Espinoza Marín

Dra. Laura Porras Murillo

Dr. José Pablo Carvajal Sánchez

M.Sc. Silvia Echeverría Sáenz

II Ciclo 2023

Contenido	
Resumen	3
Introducción	3
Objetivos	6
Objetivo General	6
Objetivos específicos:	6
Metodología	6
Área de estudio	6
Recopilación de la información	7
Interacciones planta-colibrí	7
Categorización de la distribución de las especies de plantas y colibríes	8
Análisis estadístico	8
Distribución de las especies y su frecuencia de interacciones	8
Métricas de las redes de interacción planta-colibrí	9
Vulnerabilidad de las redes de interacción a la pérdida de especies	9
Resultados	10
Distribución de las especies de plantas y colibríes	10
Métricas de las redes de interacción planta-colibrí	11
Vulnerabilidad de las redes de interacción a la pérdida de especies	14
Discusión	17
Distribución de las especies de plantas y colibríes	18
Métricas de las redes de interacción planta-colibrí	18
Vulnerabilidad de las redes de interacción a la pérdida de especies	19
Implicaciones para la conservación	20
Conclusiones	22
Recomendaciones	23
Referencias Bibliográficas	24
Anexos	30

Resumen

Para abordar de manera efectiva la creciente pérdida de biodiversidad, es fundamental identificar las especies más sensibles a las perturbaciones pero también evaluar la vulnerabilidad de sus interacciones. Esta investigación propone un sistema de estudio en las redes de interacción planta-colibrí para determinar la proporción de especies endémicas, la conectancia, el anidamiento, la especialización y la robustez de las redes a la extinción de especies en un gradiente altitudinal. Se implementó un nuevo escenario de simulación para probar la tolerancia de las redes a la pérdida de especies endémicas y especialistas. Las zonas altas resultaron robustas y las zonas medias y bajas resultaron más vulnerables. Además, la mayor proporción de especies endémicas se encontró en las partes altas del gradiente y la mayor especialización estuvo en las zonas medias. Se demostró que a nivel de interacciones el endemismo no es determinante, pero sí lo es la estructura de la red: una alta conectancia, un alto anidamiento y una baja especialización les otorga robustez a las redes. Se recomienda fijar los esfuerzos de conservación del proceso de polinización en los rangos de elevación medios y bajos pero sin perder de vista el alto grado de endemismo en la zona alta.

Introducción

Vivimos una época caracterizada por la acelerada pérdida de la biodiversidad producto de la degradación y fragmentación del hábitat de las especies silvestres (Horváth et al., 2019; Tilman et al., 1994), la sobreexplotación de los recursos naturales (Rosser & Mainka, 2002) y el cambio climático (Thomas et al., 2004). Esto ha provocado la extinción de muchas especies, sin embargo, estas extinciones no han sido aleatorias a nivel filogenético (Purvis et al., 2000) ni a nivel de rasgos de las especies (Otto, 2018) y tampoco a nivel geográfico (Pimm et al., 2014). Esto hace que algunas especies sean más vulnerables que otras, como es el caso de las especies de distribución restringida conocidas como endémicas. Para priorizar los esfuerzos de conservación de estas especies se han identificado los puntos de alta biodiversidad o “hotspots”, que son los sitios donde se concentran las mayores zonas de endemismo (Myers et al., 2000). Estos puntos se establecieron latitudinalmente y señalan que gran parte de la biodiversidad que podría desaparecer se encuentra en los trópicos o cerca de estos.

Por el contrario, el patrón altitudinal de la distribución de las especies endémicas aún no es claro, algunas investigaciones por ejemplo señalan una mayor cantidad de especies endémicas de plantas en las zonas de elevación media en las montañas (Kessler, 2001, 2002; Nogué et al., 2013; van der Werff & Consiglio, 2004) pero otras señalan un aumento monótonico, con más especies endémicas en las partes altas (Steinbauer et al., 2016; Vetaas & Grytnes, 2002). Al no tener claro el patrón de distribución altitudinal del endemismo es difícil la distinción de zonas o “hotspots” altitudinales para priorizar las estrategias de conservación. Esta situación podría deberse a que la distribución altitudinal de las especies endémicas es diferente en todas las regiones debido a procesos propios de cada zona o a datos insuficientes para afirmar con certeza cuáles son los rangos altitudinales con mayor número de especies vulnerables en un sistema montañoso.

No solo es importante identificar cómo se distribuye el endemismo altitudinalmente si no también con qué enfoque abordar su conservación. Históricamente las estrategias de conservación se han basado en analizar el estado de las amenazas en cada especie individualmente, dejando al margen las interacciones entre las mismas (Tylianakis et al., 2010). Sin embargo, una síntesis de 688 artículos publicados mostró que las interacciones entre especies son más susceptibles a los cambios ambientales globales que las especies mismas (Tylianakis et al., 2008). Las comunidades ecológicas se mantienen gracias a sus interacciones, por lo que comprender el rol que desempeñan las especies endémicas dentro de las comunidades en un gradiente altitudinal y cómo este se ve mediado por las interacciones es fundamental para priorizar la conservación (Brodie et al., 2018).

En las últimas décadas el enfoque más utilizado para estudiar las interacciones entre especies de una comunidad es el análisis de redes ecológicas (Ings et al., 2009). Esta herramienta se utiliza para analizar a las especies y a sus interacciones como una entidad, permitiendo ir de una cantidad de biodiversidad involucrada en un proceso ecológico a examinar su estructura en detalle (Trøjlsgaard & Olesen, 2013). Según sea el caso de estudio se pueden establecer diferentes tipos de redes: las tróficas (ej. depredación), las antagonistas (ej. parasitismo) y las mutualistas donde el beneficio es compartido entre dos especies como en la dispersión de semillas y la polinización (Ings et al., 2009).

Dentro de las redes mutualistas, las de polinización comprenden el proceso ecológico del ciclo de vida de las plantas más vulnerable a las perturbaciones (Neuschulz et al., 2016). Una alteración de este proceso no solo afecta a la reproducción de las plantas sino que desestabiliza los ecosistemas terrestres desde los microorganismos del suelo hasta los grandes depredadores de los niveles tróficos superiores (Borchardt et al., 2021). En el análisis de redes, una red de polinización se compone de dos conjuntos de nodos, uno representado por las especies de plantas y otro por las especies de polinizadores, las interacciones entre los grupos de nodos se conocen como enlaces (Young et al., 2021). Estas redes son ejemplo de redes bipartitas, donde los enlaces se dan entre grupos y no a lo interno del grupo, de manera tal que habrá enlaces entre los polinizadores y las plantas, pero no entre las plantas (Bascompte & Jordano, 2007). La red es una representación que ilustra explícitamente la reciprocidad involucrada en la interacción y ayuda a comprender los patrones de su estructura, que es la forma en la que se organizan los enlaces entre los nodos (Bascompte et al., 2019).

Por otra parte, décadas de trabajo teórico han sugerido que la estructura de una red puede afectar la estabilidad de un ecosistema. De esta manera es posible determinar qué atributos de una red deben conservarse para mantener la estabilidad como un objetivo de conservación (Tylianakis et al., 2010). Una forma de determinar si la estructura de una red puede mantener la estabilidad dentro de un ecosistema es medir su robustez, que se define como tolerancia o capacidad de resistir extinciones secundarias de uno de los grupos dentro de la red a la extinción primaria y secuencial del otro grupo (Memmott et al., 2004). Para calcular la robustez se deben modelar extinciones en cascada de manera que al remover una especie de un grupo, una o varias especies del otro grupo que dependen de esta por estar enlazadas también se extinguen (Burgos et al., 2007). Este análisis en términos de conservación es necesario para poder predecir, y eventualmente mitigar, las consecuencias de la pérdida de las especies y de las interacciones en una red a causa de las perturbaciones (Ings et al., 2009).

Para entender la estabilidad de una red frente a las perturbaciones es necesario analizar su estructura ya que esta tiene una gran influencia en la robustez (Albert et al., 2011). Por ejemplo, la conectancia se define como la proporción de todos los posibles enlaces que se dan en una red (Dunne et al., 2002a), mientras más alta sea esta, mayor es la robustez de la red (Dunne et al., 2002b). Dicho de otra forma, mientras más enlazados estén los grupos, mayor es su tolerancia a la pérdida de especies. Otra métrica importante es la especialización que mide cómo las especies seleccionan los recursos disponibles, siendo especialistas quienes interactúan con una baja proporción de los recursos disponibles y que además son recursos con baja abundancia. Estas condiciones hacen que las especies especialistas sean más propensas a la extinción (Clavel et al., 2011). Por el contrario, las especies generalistas interactúan con una alta proporción de los recursos disponibles.

A su vez, la forma en que las especies especialistas y generalistas interactúan para dar estabilidad a una red se conoce como anidamiento o encajamiento, que consiste en que las especies especialistas interactúan con especies generalistas que forman subconjuntos bien definidos (Bascompte et al., 2003). Explicado de otro modo, las redes anidadas tienen núcleos de especies generalistas que interactúan entre ellas y con las especies especialistas, de manera que es poco común que se den enlaces entre especies especialistas. Las redes más anidadas son más robustas debido a que los núcleos de especies generalistas le dan una mayor estabilidad a la red (Burgos et al., 2007).

En resumen, se han realizado múltiples investigaciones que prueban la vulnerabilidad de las especies endémicas y otras menos abundantes en comparación con las anteriores, sobre la distribución altitudinal de estas especies. También se han estudiado las redes de polinización, su topología y su robustez a las perturbaciones. Sin embargo, los trabajos que estudian el papel de las especies endémicas en las redes de polinización son muy escasos, hasta la fecha, solo un análisis realizado por Santamaría y colaboradores (2014) ha abordado la robustez de las redes de polinización en un gradiente altitudinal alpino, tomando en cuenta el papel de las especies endémicas en dichas redes. No obstante, la evaluación de la robustez en esta investigación se llevó a cabo bajo los escenarios clásicos propuestos por Memmot y otros (2004) que son la pérdida aleatoria de especies, la eliminación desde las especies con menos enlaces hasta las que tienen más enlaces y el escenario más catastrófico que sería el de perder primero las especies más conectadas. Por lo tanto, aún no se ha investigado el efecto de la pérdida secuencial de especies endémicas en las redes de polinización.

Por lo expuesto anteriormente, esta investigación propone un sistema de estudio basado en las redes de interacción mutualistas entre plantas y colibríes para investigar la distribución altitudinal de las especies endémicas, la estructura de estas redes y su robustez a la pérdida de especies endémicas en un gradiente altitudinal. Para esto se propone un nuevo escenario denominado especies endémicas especialistas primero (EEEP), que consiste en eliminar primero a las especies endémicas más especializadas, con el propósito de identificar en qué rangos del gradiente hay mayor vulnerabilidad a las perturbaciones y por tanto donde se deberían enfocar eventualmente los esfuerzos de conservación.

Objetivos

Objetivo General

Evaluar la vulnerabilidad de las redes de polinización planta-colibrí ante la pérdida de especies endémicas y especialistas a lo largo de un gradiente de elevación, para la identificación de los rangos altitudinales prioritarios para la conservación.

Objetivos específicos:

1. Determinar la distribución de las especies endémicas que forman parte de las redes de polinización planta-colibrí y su frecuencia de interacciones a lo largo del gradiente altitudinal.
2. Describir la estructura de las redes de polinización planta-colibrí a lo largo del gradiente de elevación.
3. Analizar, mediante simulaciones, la influencia de la extinción de las especies endémicas y especialistas que forman parte de las redes de polinización planta-colibrí a lo largo del gradiente de elevación.

Metodología

Área de estudio

El estudio se realizó en 12 sitios de la vertiente Pacífico de la Cordillera de Talamanca de Costa Rica en un gradiente altitudinal que va desde los 3200 m s. n. m. en la zona conocida como el Cerro de la Muerte hasta los 600 m s. n. m. en el cantón de Pérez Zeledón. La temperatura media va desde los 10°C en la parte alta hasta los 23°C en la parte baja y la precipitación anual desde 2800 a los 3500 mm, respectivamente (Datos de estaciones meteorológicas cercanas). Se definieron cuatro rangos de elevación en el gradiente: rango 1 (2700-3200 m s. n. m.), rango 2 (1700-2200 m s. n. m.), rango 3 (1000-1500 m s. n. m.) y rango 4 (600-800 m s. n. m.). Se establecieron tres réplicas espaciales independientes por rango (Figura 1). Dentro de cada sitio se definió un transecto en el bosque de 1500 m de largo por 10 m de ancho. La recolección de datos dentro de estos transectos se realizó una vez al mes durante 24 meses, desde junio 2019 hasta mayo 2021.



Figura 1. Área de estudio compuesta por 12 sitios distribuidos en cuatro rangos altitudinales en la vertiente Pacífico de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica.

Recopilación de la información

Interacciones planta-colibrí

Para obtener las interacciones entre las plantas y los colibríes se utilizaron cámaras de lapso (time-lapse) que tomaban una fotografía por segundo. Estas se colocaron a una distancia máxima de 1 m de las plantas del sotobosque que tenían flores abiertas. Cada cámara enfocó a un único individuo y según la especie la toma podía incluir una única flor o varias. Por sitio se colocaban en total seis cámaras que estuvieron activas de 5:00 a.m. a 6:00 p.m. durante seis días consecutivos cada mes. Los primeros tres días las cámaras se instalaron para filmar seis individuos de plantas y luego las mismas cámaras se removieron y se instalaron nuevamente para filmar otros individuos durante los tres días restantes. Esto se hizo para captar siempre flores nuevas y en buen estado, ya que se consideró que en seis días las flores podrían marchitarse o caerse.

Las fotografías obtenidas se procesaron con el software Deep Meerkat (Weinstein, 2018), el cual utiliza el aprendizaje profundo (deep learning), una rama de la inteligencia artificial basada en redes neuronales. A través de este enfoque, al software se le enseña a reconocer interacciones entre flores y animales mediante imágenes de entrenamiento, con el fin de que las reconozca y las extraiga (Weinstein, 2018). Se consideró como una interacción cuando un colibrí introdujo su pico dentro de la flor haciendo contacto con las estructuras reproductivas. Para garantizar la independencia matemática entre las interacciones se estableció una diferencia de 20 segundos entre una fotografía con interacción y la siguiente. En otras palabras, dentro de un rango de 20 segundos todas las fotografías con interacción contaron como una sola.

Las especies de colibríes se identificaron visualmente a través de las fotografías. Para las plantas se hizo una recolección de datos de campo y muestras botánicas que fueron identificadas por el botánico Nelson Chaves Elizondo y depositadas en el Herbario Dr. Luis A. Fournier Origgí (USJ) de la Universidad de Costa Rica.

Esta información fue obtenida por el proyecto de investigación llamado “Ecología de las Interacciones Planta-Colibrí” conocido como EPHI (por sus siglas en inglés), liderado por la Prof. Dra. Catherine Graham del Instituto Federal Suizo de Investigación en Naturaleza, Nieve y Paisaje (WSL) y financiado por la Comisión Europea de Investigación (ECR) en el marco del programa de investigación Horizonte 2020 de la Unión Europea (No. 787638).

Categorización de la distribución de las especies de plantas y colibríes

Las especies, tanto de plantas como de colibríes, se categorizaron según su distribución en endémicas y no endémicas. Para ello, en el caso de las plantas se utilizó como fuente principal la base de datos online tropicos.org, específicamente del proyecto Manual de Plantas de Costa Rica. Para los colibríes se utilizó la plataforma online ebird.org. Se consideraron endemismos locales y regionales entre Costa Rica y Panamá, debido a que la cordillera de Talamanca, área donde se realizó el estudio, es compartida entre estos dos países y corresponde a la misma región.

Análisis estadístico

Distribución de las especies y su frecuencia de interacciones

Para cada uno de los sitios se calculó la proporción de especies endémicas tanto para las plantas como para los colibríes y se modeló linealmente en función de la elevación. La proporción de especies endémicas de cada grupo representó la variable respuesta y la elevación la variable predictora. Además, se analizó si hay diferencias significativas entre la frecuencia de interacciones de las especies endémicas en comparación con las especies no endémicas a lo largo del gradiente. Para esto se ajustaron dos modelos lineales mixtos con la frecuencia de interacciones de cada grupo como variable respuesta, el tipo de

distribución (endémica o no-endémica) y la elevación como variables predictoras y el sitio de estudio como efecto aleatorio.

Métricas de las redes de interacción planta-colibrí

Se construyeron matrices cuantitativas para cada sitio, con las especies de plantas como filas, las especies de colibríes como columnas y la frecuencia total de interacciones como elementos. Para que las frecuencias de interacción sean independientes de la intensidad de muestreo se dividieron las interacciones totales entre el número de horas de observación con cámaras para cada especie de plantas y se multiplicó por 24 para obtener las interacciones por día (Duchenne et al., 2023). A partir de estas matrices se crearon las redes de interacción de cada sitio y para cada una de ellas se calcularon las siguientes métricas, para caracterizar su estructura:

(a) Conectancia, que mide la proporción realizada de enlaces posibles. Se calculó sumando los enlaces que sí ocurrieron y se dividieron por el número total de elementos de la matriz que representan la totalidad de enlaces que podrían ocurrir (Dunne et al., 2002a).

(b) Anidamiento, se midió con índice NOFD que por sus siglas en inglés es el anidamiento basado en superposición y llenado decreciente (Almeida-Neto et al., 2008). Este se calculó de manera ponderada, es decir tomando en cuenta la frecuencia de interacciones de cada matriz. Esta métrica tiene un rango de 0 a 100, siendo 0 la ausencia de anidamiento y 100 el anidamiento perfecto.

(c) Especialización, se midió con el índice H2' que considera las abundancias relativas de las especies para calcular la especialización de la red completa, cuantificando la divergencia de nicho (Blüthgen et al., 2006). El índice H2' varía de 0 a 1, siendo 0 completamente generalista y 1 enteramente especialista.

Los valores obtenidos de las métricas para cada una de las redes se modelaron en función de la elevación, con el fin de determinar la variación de la estructura de las redes en el gradiente altitudinal. Se establecieron tres modelos no lineales, uno para cada métrica. También se calculó la especialización a nivel de especie en cada una de las redes con el índice d' , el cual se encuentra relacionado con el índice H2', pero este mide la desviación de cada especie con respecto a la selección de recursos al azar (Blüthgen et al., 2006). Tanto para plantas como para colibríes, se evaluó si la especialización es diferente entre las especies endémicas y no endémicas y en los rangos del gradiente. Para esto se crearon modelos con la especialización como variable respuesta y la distribución y los rangos elevación como variables predictoras.

Vulnerabilidad de las redes de interacción a la pérdida de especies

Se realizaron simulaciones de extinciones dentro de cada red. Para esto se planteó un nuevo escenario denominado especies endémicas especialistas primero (EEEP). Para construir este escenario se ordenaron las especies tanto de plantas como de colibríes dentro de las matrices con dos criterios: (a) primero las especies endémicas y luego las no endémicas y

(b) primero las especies que tienen los valores de especialización más altos, es decir las más especializadas. De esta manera, dentro de cada red la primera especie en extinguirse será la de distribución endémica con el valor más alto del índice de especialización d' y la última será la especie no endémica con el valor de d' más bajo.

Se eliminaron las especies de plantas dentro de cada red siguiendo el orden establecido por el nuevo escenario, esto generó gradualmente la extinción secundaria de las especies de colibríes que perdieron las interacciones con las plantas suprimidas. La curva que se forma con la proporción de extinciones secundarias que se van produciendo con cada extinción primaria se conoce como la curva de extinción (Memmott et al., 2004). El mismo proceso se realizó eliminando las especies de colibríes con el orden establecido para provocar extinciones secundarias en las plantas. Posteriormente se simularon 1000 escenarios de extinciones primarias aleatorias para ambos grupos y se registró la proporción de extinciones secundarias.

Finalmente, se calculó la robustez (R), definida como el área debajo de curva de extinción (Burgos et al., 2007), para cada una de las redes, este valor varía de 0 a 1, siendo 1 una red muy robusta cuya curva de extinción decrece lentamente y 0 una red muy vulnerable con una curva de extinción que cae abruptamente (Burgos et al., 2007). Además, se comprobó la relación entre la robustez a la pérdida de especies de ambos grupos y la elevación. Para esto se utilizaron modelos lineales con la robustez calculada en cada caso como variable respuesta y la elevación como variable predictora.

También se midió la robustez para los 1000 escenarios de extinciones aleatorias y se compararon con los resultados de la robustez de las extinciones en el orden propuesto con el fin de comprobar si el escenario planteado es estadísticamente diferente del azar. Para esto calcularon los valores Z (Z -scores) y se realizaron pruebas de hipótesis estadística de dos colas.

Para el manejo de los datos, los modelos, las métricas de redes, las simulaciones y las pruebas estadísticas se utilizaron los paquetes tidyverse (Wickham et al., 2019), bipartite (Dormann et al., 2009) y sjPlot (Lüdtke, 2023) del software R (R Core Team, 2023). Todos los modelos lineales realizados cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedasticidad de los residuos.

Resultados

Distribución de las especies de plantas y colibríes

En total se identificaron 141 especies de plantas que interactuaron con colibríes en los 12 sitios durante todo el periodo del estudio, de las cuales 53 (37.58%) se clasificaron como endémicas para la región. En el caso de los colibríes se identificaron 24 especies en total, 8 de estas (33.33%) fueron endémicas (Anexo 1). En lo que respecta a la proporción de especies endémicas en cada uno de los 12 sitios a lo largo del gradiente altitudinal, los modelos lineales demostraron que esta variable aumentó significativamente con la

elevación tanto en plantas ($\beta = 0.10$, $t = 2.56$, $p=0.02$, $R^2=0.33$) como en colibríes ($\beta = 0.36$, $t = 12.11$, $p<0.001$, $R^2=0.94$) (Figura 2).

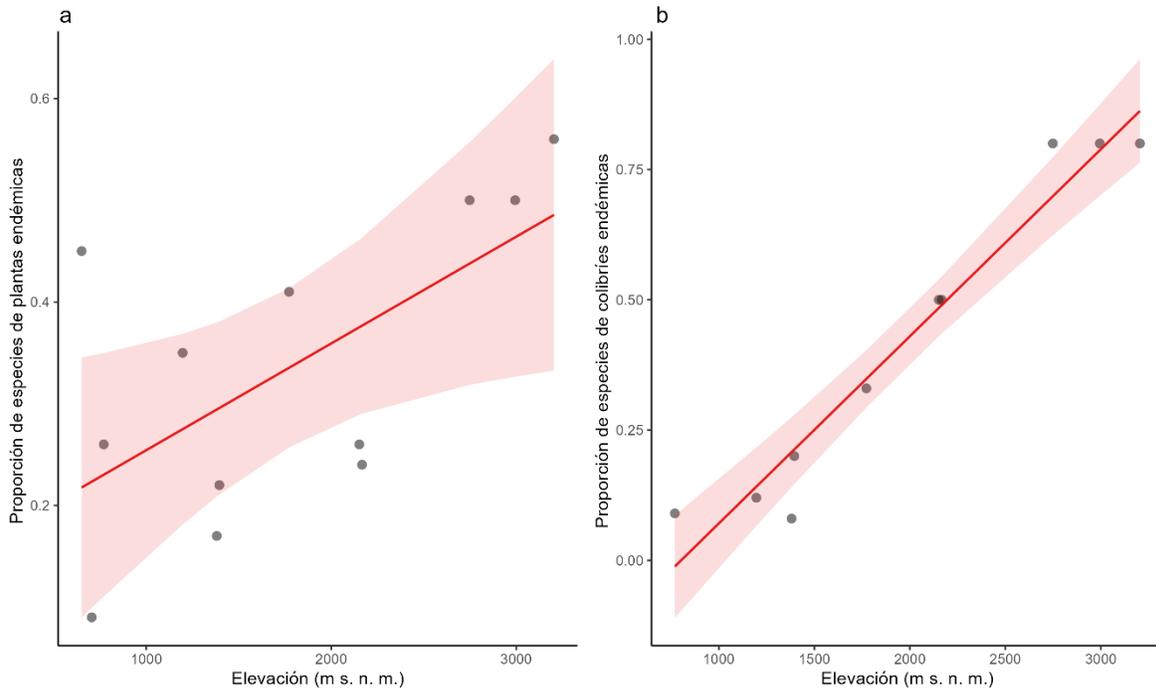


Figura 2. Efecto marginal y sus intervalos de confianza al 95% de la elevación en la proporción de especies endémicas en las redes de polinización planta-colibrí en un gradiente altitudinal en la cordillera de Talamanca en Costa Rica: (a) Modelo lineal de la proporción de especies de plantas endémicas en relación con la elevación. (b) Modelo lineal de la proporción de especies de colibríes endémicas en relación con la elevación. Los puntos indican el valor de la proporción de especies en cada uno de los sitios

En cuanto a la frecuencia total de interacciones no hubo diferencias estadísticamente significativas entre las especies de plantas endémicas y no endémicas ($t = -0.86$, $p=0.390$). Un resultado similar se obtuvo para la frecuencia total de interacciones según la distribución de las especies de colibríes, es decir no hay diferencias estadísticamente significativas entre la frecuencia total de interacciones y el endemismo ($t = 1.37$, $p=0.174$) (Anexo1).

Métricas de las redes de interacción planta-colibrí

Con un esfuerzo de muestreo de 149 729.6 horas de filmación con cámaras de lapso se registraron en total 16 009 interacciones que ocurrieron entre las 141 especies de plantas y las 24 especies de colibríes identificadas en los 12 sitios. Con la información anterior se calculó la tasa de interacción diaria y se construyeron 12 redes de polinización planta-colibrí, una para cada sitio (Anexo 2). A partir de estas redes se calculó la conectancia, el

anidamiento NODF y la especialización H2'. La conectancia promedio \pm error estándar para todos los sitios fue de 0.33 ± 0.13 , el anidamiento 27.21 ± 9.64 y la especialización 0.57 ± 0.12 (Cuadro 1).

En lo que concierne a la variación de los promedios de las métricas en los diferentes rangos altitudinales, en el rango 1 (2700-3200 m s. n. m.) se encontraron los valores más elevados de conectancia 0.48 ± 0.05 y de anidamiento 67.00 ± 10.21 , mientras que para estas mismas métricas los valores más bajos correspondieron al rango 3 (1000-1500 m s. n. m.) con 0.17 ± 0.01 y 41.26 ± 2.46 respectivamente (Cuadro 1). Para el caso de la especialización el resultado fue inverso, la mayor especialización se encontró en el rango 3 (0.66 ± 0.08) y la menor en el rango 1 (0.43 ± 0.10) (Cuadro 1).

Cuadro 1. Información altitudinal, de composición y de estructura de cada una de las redes planta-colibrí en los 12 sitios de estudio .

Sitio*	Elevación promedio (m s. n. m.)	Composición de la red				Estructura de la red		
		Riqueza de plantas	Plantas endémicas	Riqueza de colibríes	Colibríes endémicos	Conectancia	Anidamiento (NODF)	Especialización (H2)
NIMB	3204	16	9	5	4	0,450	37,99	0,53
AMIG	2994	18	9	5	4	0,544	30,83	0,45
MILL	2748	14	7	5	4	0,457	45,60	0,33
SANM	2167	17	4	6	3	0,431	14,67	0,66
BOQU	2151	27	7	8	4	0,213	24,08	0,65
TOLO	1772	22	9	8	3	0,324	21,97	0,58
GIGA	1395	26	5	14	3	0,170	25,95	0,65
QUEB	1381	29	5	12	1	0,181	16,73	0,74
NUBE	1197	35	13	15	2	0,156	22,41	0,59
RIOM	770	24	7	10	1	0,258	18,39	0,67
CUSI	705	11	1	6	0	0,379	26,21	0,63
LONG	650	9	5	8	0	0,458	41,74	0,40

*NIMB: Los Nimburos, AMIG: Finca Amigos del Bosque, MILL: Estación Biológica Experimental Villa Mills, SANM: Villa San Miguel, BOQU: Finca Boquete, TOLO: Bosque del Tolomuco, GIGA: Sendero Los Gigantes, QUEB: Centro Biológico Las Quebradas, NUBE: Reserva Las Nubes, RIOM: Río Magnolia, CUSI: Refugio de Aves Los Cusingos y LONG: Longo Mai.

Los modelos demostraron que hay una relación no lineal y estadísticamente significativa de las métricas con la elevación. Para la conectancia hubo un efecto positivo del término cuadrático de la elevación que indicó que el valor es mayor en las elevaciones altas y bajas en comparación con las elevaciones medias ($\beta = 0.0001$, $t = 2.53$, $p = 0.03$, $R^2 = 0.45$). Un resultado similar se dio con el anidamiento ($\beta = 0.009$, $t = 2.31$, $p = 0.04$, $R^2 = 0.32$). El efecto

contrario ocurrió con la especialización a nivel de red donde la elevación al cuadrado tiene un efecto negativo indicando que la mayor especialización está en las elevaciones medias y decae hacia los extremos, no obstante este resultado no fue estadísticamente significativo ($\beta = -0.0001$, $t = -1.65$, $p=0.13$, $R^2=0.20$) (Figura 3).

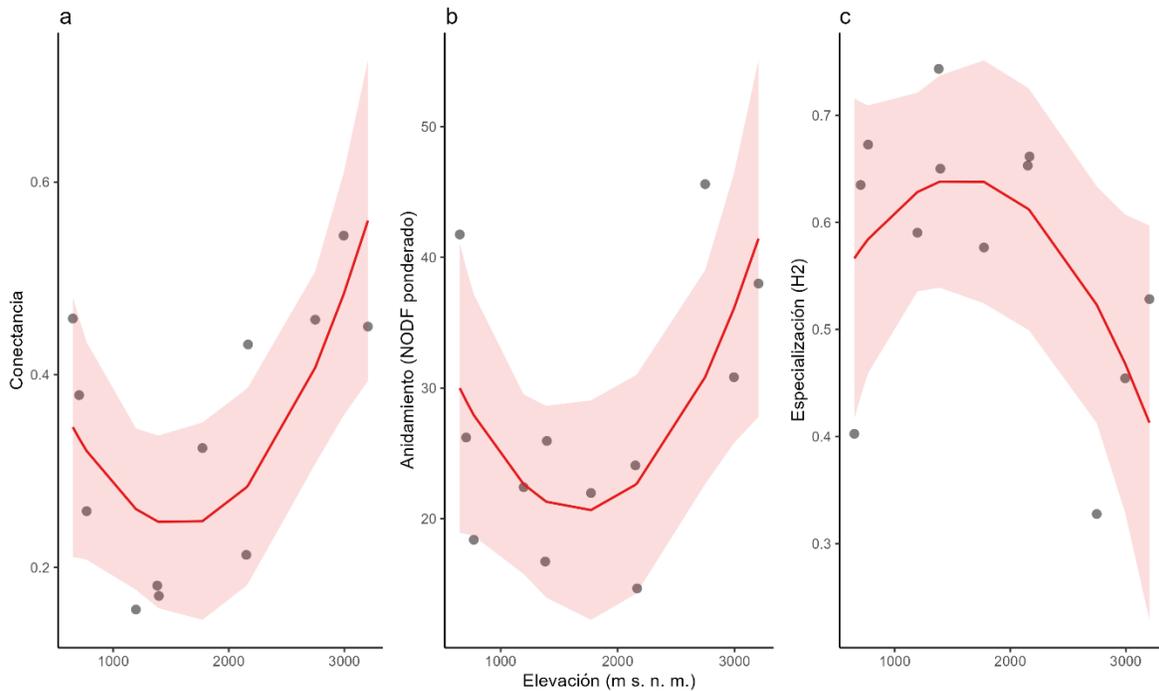


Figura 3. Efectos marginales y sus intervalos de confianza al 95% de la elevación en la estructura de las redes de polinización planta-colibrí en un gradiente altitudinal en la cordillera de Talamanca en Costa Rica: (a) Conectancia. (b) Anidamiento. NODF (c) Especialización a nivel de red H_2' . Los puntos indican el valor de las métricas en cada uno de los sitios.

La especialización a nivel de especie d' fue diferente en los rangos de elevación tanto en plantas ($\beta = 0.14$, $t = 1.05$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.04$) como en colibríes ($\beta = 0.20$, $t = 2.20$, $p = 0.03$, $R^2 = 0.05$) donde la mayor cantidad de especies más especializadas se encuentran en el rango 3 (1000-1500 m s. n. m.). También se encontró que las plantas no endémicas tienen una especialización menor a la especialización de las plantas endémicas ($\beta = -0.07$, $t = -2.116$, $p = 0.03$, $R^2 = 0.04$). Para el caso de los colibríes no hay diferencia en su especialización en relación con el endemismo ($\beta = -0.02$, $t = -0.31$, $p = 0.75$, $R^2 = 0.05$) (Figura 4).

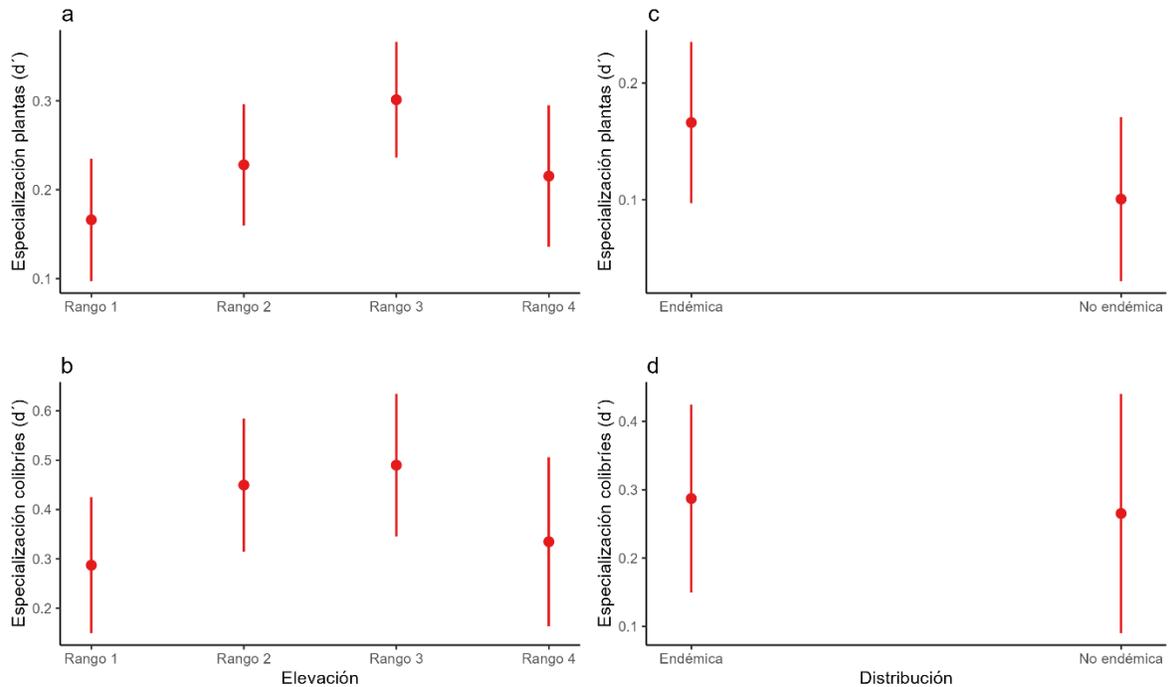


Figura 4. Efectos marginales y sus intervalos de confianza al 95% de los rangos altitudinales y el endemismo en la especialización a nivel de especie de las especies en las redes de polinización planta-colibrí en un gradiente altitudinal en la cordillera de Talamanca en Costa Rica. (a) Especialización d' de las especies de plantas en relación con los rangos altitudinales. (b) Especialización d' de las especies de colibríes en relación con los rangos altitudinales. (c) Especialización d' de las especies de plantas en relación con su distribución. (d) Especialización d' de las especies de colibríes en relación con su distribución. Rango 1 (2700-3200 m s. n. m.), rango 2 (1700-2200 m s. n. m.), rango 3 (1000-1500 m s. n. m.) y rango 4 (600-800 m s. n. m.).

Vulnerabilidad de las redes de interacción a la pérdida de especies

En el nuevo escenario EEEP propuesto en esta investigación, las curvas de extinción caen de manera menos abrupta en el rango de mayor elevación en comparación con los demás cuando se simula la extinción de plantas (Figura 5a). En el caso de la eliminación de los colibríes no se observa un patrón evidente (Figura 5b). Cuando se compararon las curvas de extinción del escenario EEEP con escenarios aleatorios, en la mayoría de las redes la curva de extinción del nuevo escenario se encuentra por debajo de la curva de extinción de los escenarios aleatorios, lo cual indica que hay una mayor vulnerabilidad a la pérdida de especies bajo este escenario (Figura 5).

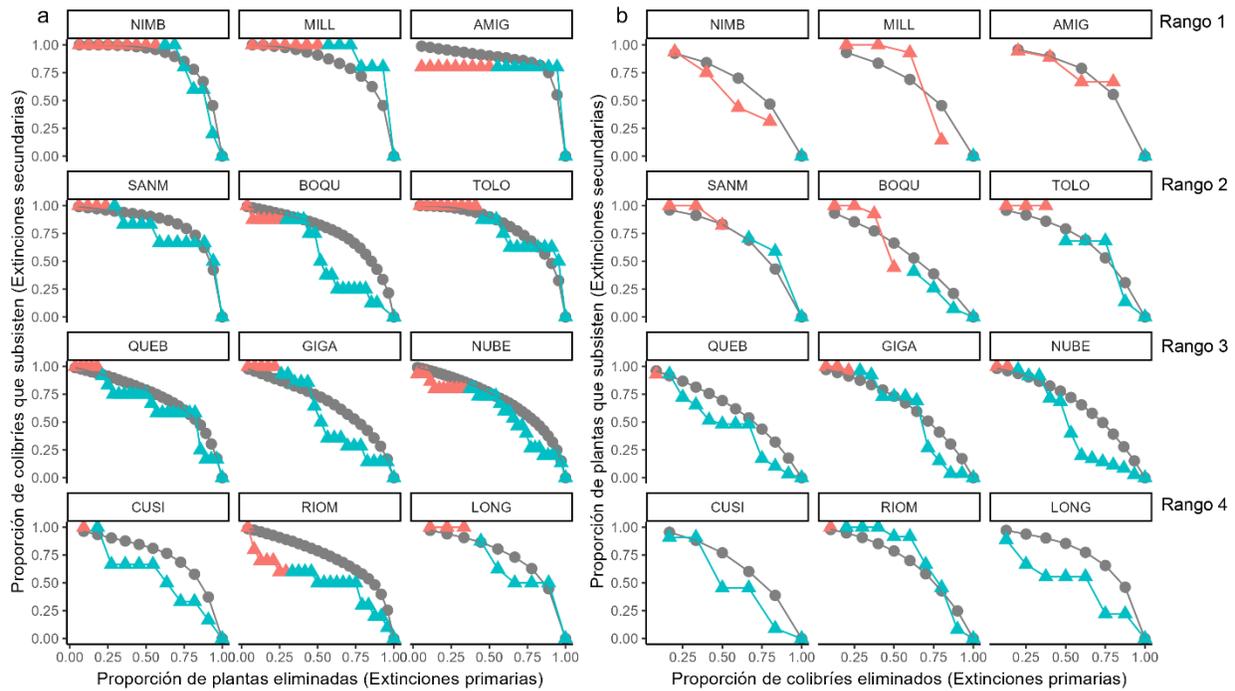


Figura 5. Curvas de extinción que se generan en las redes de polinización planta-colibrí con la eliminación secuencial de especies de plantas y colibríes con dos escenarios: 1. Especies endémicas especialistas primero (triángulos), donde primero se simula la extinción de las especies endémicas (rojo) con los valores más altos del índice de especialización d' y luego las especies no endémicas (azul) con los valores de especialización más altos. 2. Aleatorio (círculos grises), donde la simulación de las extinciones sigue una secuencia aleatoria. (a). Eliminación de las especies de plantas. (b). Eliminación de las especies de colibríes. Rango 1 (2700-3200 m s. n. m.), rango 2 (1700-2200 m s. n. m.), rango 3 (1000-1500 m s. n. m.) y rango 4 (600-800 m s. n. m.).

La robustez de las redes a la pérdida de especies se calculó como el área bajo la curva de extinción. Para el caso de extinción primaria de las especies plantas bajo el escenario propuesto hay una relación lineal ($\beta = 0.11$, $t = 3.61$, $p = 0.005$, $R^2 = 0.52$) que muestra como hay una mayor robustez en las elevaciones más altas (Rango 1, $R = 0.80 \pm 0.006$) y una mayor vulnerabilidad conforme disminuye la elevación (Rango 4, $R = 0.53 \pm 0.07$) (Figura 6). La extinción primaria de colibríes presentó una robustez promedio de $R = 0.50 \pm 0.09$ y no tiene ninguna relación con la elevación ($\beta = 0.01$, $t = 0.22$, $p = 0.824$, $R^2 = -0.09$) (Figura 6).

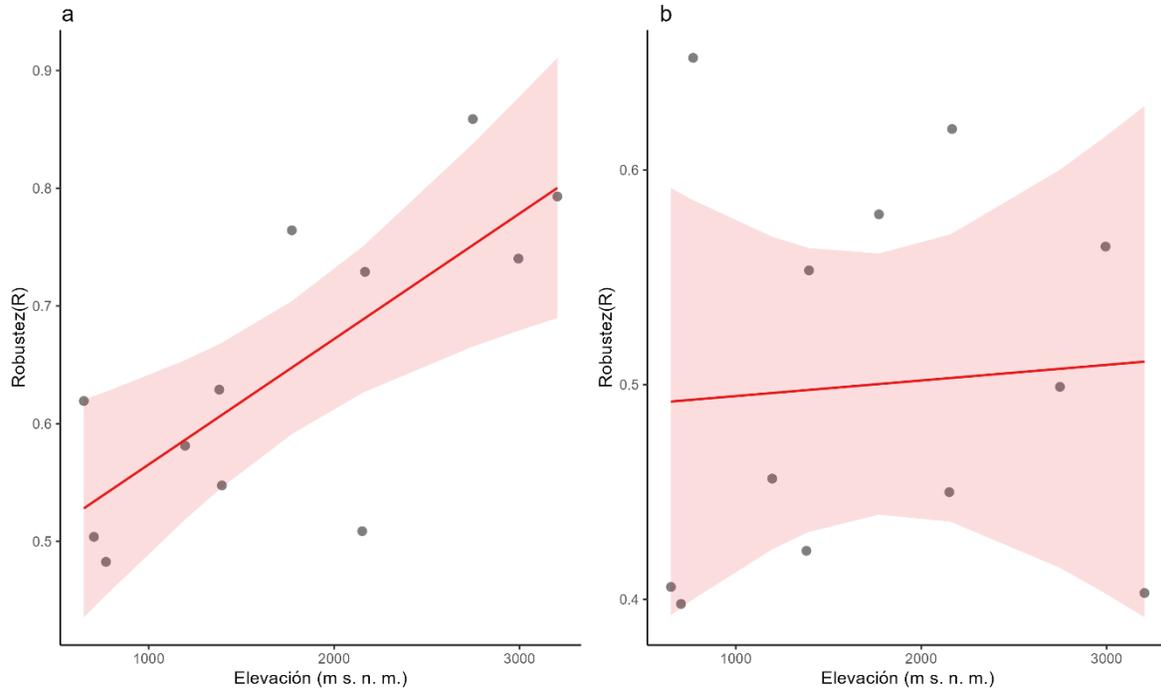


Figura 6. Efecto marginal de la elevación y sus intervalos de confianza al 95% en la robustez (R) a la eliminación de especies en el escenario especies endémicas especialistas primero de las redes de polinización planta-colibrí en un gradiente altitudinal en la cordillera de Talamanca en Costa Rica: (a) Robustez a la extinción primaria de especies de plantas. (b) Robustez a la extinción primaria de especies de colibríes. Los puntos indican el valor de la métrica en cada uno de los sitios.

Finalmente se simularon 1000 escenarios de extinción de especies tanto para las especies de plantas como para las especies colibríes y se calculó el valor de robustez para cada uno de ellos. En el caso de la extinción de las plantas, el escenario EEEP es menos robusto que los escenarios aleatorios en el rango 2 ($z = -2.66$, $p = 0.007$), en el rango 3 ($z = -2.29$, $p = 0.021$) y en el rango 4 ($z = -3.82$, $p < 0.001$) (Figura.7). Este resultado no solo indica que el escenario propuesto es diferente del azar sino que también demuestra una mayor vulnerabilidad de las redes bajo el mismo. Los valores de robustez en el caso de la extinción primaria de los colibríes solo fueron menores en el rango 3 ($z = -2.55$, $p = 0.010$) (Figura 7).

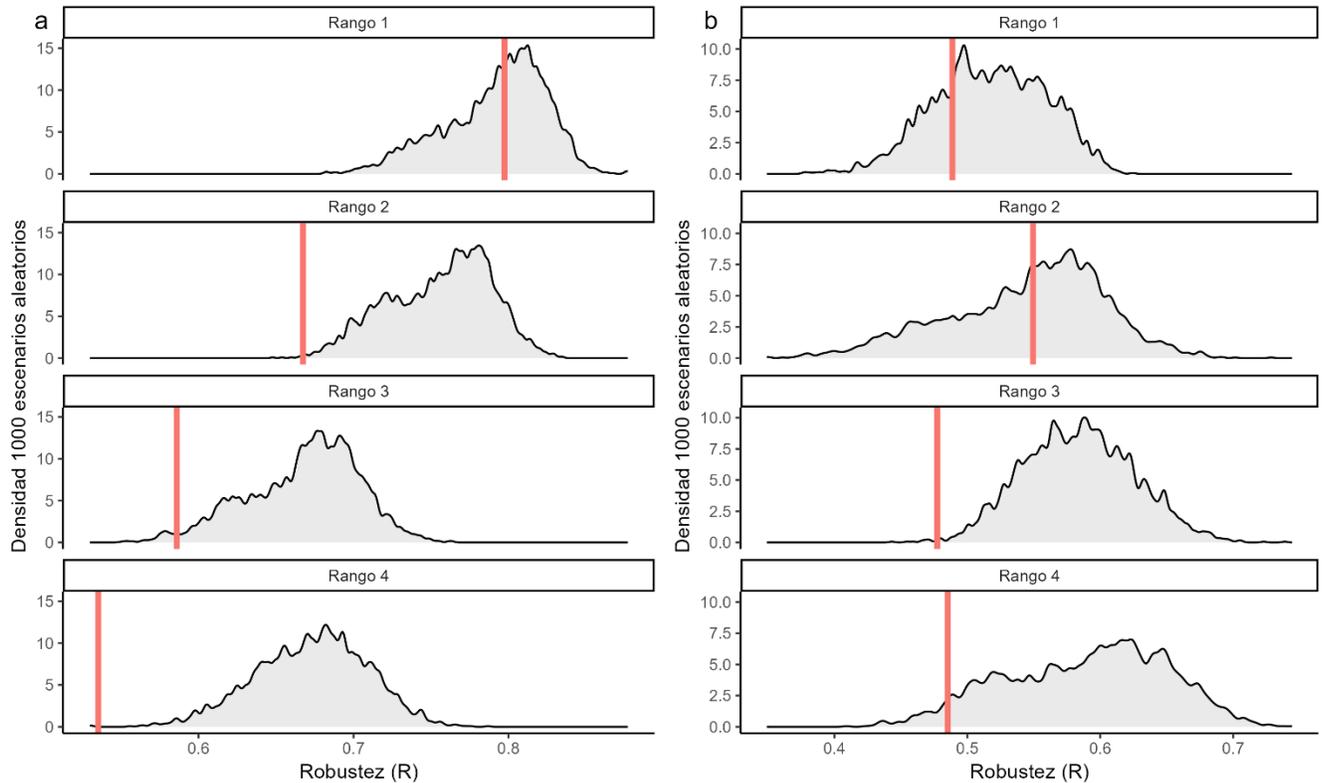


Figura 7. Distribución de los valores de la robustez (R) de 1000 escenarios de extinción aleatoria de especies en las redes de polinización planta-colibrí en un gradiente altitudinal en la cordillera de Talamanca en Costa Rica. La línea roja indica el valor de la robustez observada en el escenario especies endémicas especialistas primero. (a) Extinción primaria de especies de plantas. (b) Extinción primaria de especies de colibríes. Rango 1 (2700-3200 m s. n. m.), rango 2 (1700-2200 m s. n. m.), rango 3 (1000-1500 m s. n. m.) y rango 4 (600-800 m s. n. m.)

Discusión

Los resultados mostraron que las redes planta-colibrí presentaron la mayor proporción de especies endémicas y los valores más elevados de conectancia y anidamiento en el rango de elevación más alto (2700-3200 m s. n. m.). Por otra parte, el rango de elevación media (1000-1500 m s. n. m.) tuvo los valores de conectancia y anidamientos más bajos que el resto de las elevaciones, así como un mayor número de especies especialistas. En lo que respecta a la robustez a la pérdida de especies, las redes resultaron más vulnerables a la extinción de las plantas en el escenario EEEP con una marcada relación positiva con la elevación, siendo los rangos medios y bajos más vulnerables que el rango de mayor elevación a la pérdida de especies de plantas.

Distribución de las especies de plantas y colibríes

El aumento de especies endémicas con la elevación es un patrón que coincide con otras investigaciones (Steinbauer et al., 2016; Vetaas & Grytnes, 2002). De acuerdo con Steinbauer y colaboradores (2016), el principal mecanismo para explicar este resultado es que el aislamiento por la elevación causa altas tasas de especiación en las plantas, que consiste en el tiempo promedio que necesita una especie para divergir en dos nuevas especies (Coyne et al., 2004). Por lo tanto, esta explicación recae en la suposición de que las especies endémicas de las partes altas de las montañas se derivan de la especiación *in situ*. De manera tal que el mayor porcentaje de endemismo encontrado en este estudio podría deberse a que la topografía ha actuado como una barrera causando especiación alopátrica en las partes altas.

A lo anterior tendríamos que agregarle el hecho de que la polinización por colibríes es un ejemplo clásico de coevolución en el cual las plantas evolucionaron para atraer a los colibríes con flores tubulares de aperturas estrechas y de colores atractivos (Grant & Grant, 1968). Por lo que se espera que estos dos grupos ejerzan una presión selectiva e influyan en la evolución mutua (Janzen, 1980). Pruebas de que esta presión selectiva ocurrió, es la coincidencia de los rasgos morfológicos (Maglianesi et al., 2014) y la especialización de sus interacciones (Sonne et al., 2020; Weinstein & Graham, 2017). Por lo tanto, el aislamiento topográfico pudo generar la especiación alopátrica en las plantas y su endemismo en las partes altas y estas generaron la presión selectiva necesaria para provocar la especiación y el endemismo en los colibríes.

La frecuencia de interacciones no es diferente entre las especies endémicas y no endémicas a lo largo del gradiente de elevación, esto implica que para las redes estudiadas los rangos de distribución no determinan el papel que cumplen las especies dentro de las redes. Esto difiere de lo encontrado por Santamaría y colaboradores (2014) en una de sus dos redes analizadas donde hallaron que las especies endémicas de plantas tenían una mayor frecuencia de interacciones con un mayor número de polinizadores en comparación con las especies no endémicas. No obstante, los mismos autores obtuvieron resultados similares a los presentados en esta investigación en la otra red analizada.

Métricas de las redes de interacción planta-colibrí

Olesen y Jordano (2002) encontraron que la conectancia decrece con la riqueza de especies, es decir que mientras más grande sea la red menor es la proporción de interacciones observadas en relación con el total de interacciones posibles. Esto explica por qué la conectancia fue menor en el rango de las elevaciones medias en comparación con los otros, ya que en este rango la riqueza de especies tanto de plantas como de colibríes fue mayor. Era de esperarse que la conectancia aumentara monotónicamente con la elevación debido a que a mayores elevaciones el tamaño de la red tiende a disminuir al mismo tiempo que la conectancia tiende a aumentar (Ramos-Jiliberto et al., 2010). Sin embargo, en este estudio ese patrón no se cumplió debido a que precisamente dos de las redes de las elevaciones bajas resultaron ser poco diversas y por tanto su conectancia fue mayor que en las elevaciones medias. El resultado obtenido para el rango de elevación más baja debe de

resaltarse pues las redes de los sitios LONG y CUSI fueron menos diversas que RIOM, sobre todo en plantas. Esto puede deberse a que las primeras son bosques en regeneración y la última es un bosque maduro.

El anidamiento tuvo un patrón similar al de la conectancia y esto se debe a que la métrica NODF es altamente dependiente de la conectancia (Almeida-Neto et al., 2008). Esto fue comprobado por Trøjelsgaard y Olesen (2013) cuando encontraron que en sus resultados la conectancia explicaba más del 70% de variación en el anidamiento. En consecuencia, aquellas especies que se encuentran más conectadas son a su vez las especies generalistas que se encuentran más anidadas. Sin embargo, esta relación entre esas dos redes no es la regla debido a que no miden las mismas propiedades, por lo que puede haber casos como el de Ramos-Jiliberto y colaboradores (2010) donde la conectancia aumentó con la elevación pero el anidamiento disminuyó.

La especialización de las redes de polinización tiende a disminuir con la elevación (Maglianesi et al., 2015; Sonne et al., 2019), así las especies de elevaciones altas tienden a ser más generalistas y por tanto tener un mayor número de especies con las que interactúan. En esta investigación la mayor especialización a nivel de especie se presentó en el rango de elevación media (1000-1500 m s. n. m.), este rango tiene la particularidad, como ya lo vimos anteriormente, de tener la menor conectancia y el menor anidamiento. Esto es consistente con su especialización ya que el estar poco anidadas y tener poca conectancia son indicadores de que hay una cantidad considerable de especies que interactúa con pocas especies y eso precisamente es lo que significa la especialización. Además, este rango es el que tiene la mayor riqueza de especies por lo que un alto nivel de especialización se puede explicar como un mecanismo para reducir la competencia a través de la partición de nicho o partición de recursos (MacArthur & Levins, 1967).

Se encontró que las plantas endémicas tienen valores de especialización más altos que las plantas no endémicas, esto puede deberse principalmente a que su distribución restringida las ha hecho adaptarse a condiciones más específicas (Chichorro et al., 2019). Sin embargo, esta diferencia en la especialización es ligera, de lo contrario se hubiera observado un patrón opuesto a lo descrito antes, pues un mayor endemismo en las partes altas implicaría una mayor especialización y no fue así. Por tanto el patrón de la especialización en el área de estudio se explica mejor con la estructura de las redes que con la distribución de las especies.

Vulnerabilidad de las redes de interacción a la pérdida de especies

El escenario propuesto EEEP se sustenta en dos hipótesis que se han venido evaluando a lo largo del tiempo: 1) Las especies de distribución restringida son proclives a la extinción (Chichorro et al., 2019) y 2) Las especies especialistas son más vulnerables que las generalistas (Clavel et al., 2011). Esto se evidenció sobre todo en los rangos de elevación medios y bajos donde las curvas de extinción caen de manera más abrupta y la robustez de las redes es menor que lo que se espera por azar en 1000 escenarios aleatorios. También bajo el escenario EEEP las redes fueron menos robustas a la extinción primaria de las plantas en comparación con los polinizadores, este resultado es común (Classen et al.,

2020; Santamaría et al., 2014b; Schleuning et al., 2016) y se fundamenta en que estas redes de polinización son también redes tróficas que están moldeadas por las fuerzas desde abajo a hacia arriba (“bottom-up”), donde los impactos en los niveles inferiores de la red repercuten en los niveles superiores (Scherber et al., 2010).

El rango de mayor elevación tuvo los mayores valores de robustez, lo que coincide con los resultados de otras investigaciones (Classen et al., 2020; Santamaría et al., 2014a). La alta robustez en este rango contradice de alguna manera la primera hipótesis del EEEP porque es esta área donde se presenta la mayor proporción de endemismo por lo que podríamos esperar una mayor fragilidad. Sin embargo, este resultado está en línea con la segunda hipótesis, la vulnerabilidad de las especies especialistas, debido a que este rango presentó una reducida cantidad de especies especialistas.

La conectancia les da robustez a las redes porque la estabilidad de la comunidad aumenta a medida que aumenta el número de enlaces en la red, esto a causa de un mayor número de posibilidades para las especies de amortiguar los impactos de las fluctuaciones de su población (Dunne et al., 2002b). Para el caso del anidamiento, Burgos y otros (2007) demostraron que un alto anidamiento confiere una alta robustez a las redes solo si en el escenario de extinción las especies menos conectadas se extinguen primero. Eso sucede porque el anidamiento protege a esas especies que funcionan como un núcleo que le da estabilidad a la red. El escenario EEEP plantea que son esas especies menos conectadas dada su distribución y su especialización quienes tienen mayor probabilidad de extinguirse es por eso que el anidamiento le da robustez. En resumen para estar protegidas de la extinción de especies, las redes deben asegurar la redundancia funcional de manera que la especie perdida no impacte el funcionamiento de la red, para esto debe haber especies generalistas que funcionen como núcleos densamente conectados entre ellas y estar anidadas.

Según lo mencionado previamente, podemos concluir que la disminución significativa de la robustez a partir del rango 2 podría deberse a una alta especialización, una baja conectancia y un bajo anidamiento. En este contexto, podemos afirmar que en el gradiente altitudinal estudiado, la mayor vulnerabilidad del proceso ecológico de polinización a las perturbaciones se encuentra en los rangos intermedios y bajos. Es importante destacar el tercer rango, entre 1000-1500 m s. n. m ya que en este rango se observaron valores extremos en las métricas que determinan la robustez, es decir, es el que posee menor conectancia y anidamiento y la mayor cantidad de especies especialistas.

Implicaciones para la conservación

La robustez de las redes de interacción a la extinción de especies no puede ser tomada como una justificación para continuar impactando de manera negativa al proceso de polinización. Esta métrica implica que las redes tienen tolerancia a las extinciones y no que son inmunes a ellas (Memmott et al., 2004). Por lo tanto no se debe esperar que ninguno de los escenarios de simulación de extinción sean una realidad. Esta herramienta se utiliza con

la idea de ir un paso adelante y poder señalar esas áreas, ecosistemas o especies que requieren de estrategias para su conservación.

Siguiendo con esto, los resultados que se desprenden de estos análisis deben de ser tomados con cautela. Por ejemplo esta investigación demuestra que a pesar de su alto grado de endemismo las redes de polinización de las elevaciones altas (2700-3200 m s. n. m.) son muy robustas a la extinción de especies de plantas y colibríes. Este resultado solo significa que por su estructura estas redes son capaces de mantener su funcionalidad y estabilidad si pierde una o varias especies siguiendo las secuencias establecidas. Pero eso no significa que esta zona no sea vulnerable, porque un área con un alto grado de endemismo siempre va a ser proclive a perder sus especies, sobre todo si las amenazas conllevan cambios en la distribución. Como lo es el caso del cambio climático que se prevé que impactará casi tres veces más a las especies endémicas terrestres que a las no endémicas con un alto riesgo de extinción que puede llegar hasta el 84% en las montañas (Manes et al., 2021). Por tanto se recomienda utilizar los resultados de este estudio en términos de endemismo para los análisis de vulnerabilidad al cambio climático y para estrategias de adaptación.

Pero no se debe llegar hasta el nivel de especie para crear estrategias de conservación efectivas. Esta investigación pone en evidencia que a nivel de interacciones, las redes de polinización son más vulnerables en las elevaciones medias y bajas de un gradiente altitudinal debido a su composición y estructura. Si se hace solo un enfoque a nivel de especies y su endemismo todos los esfuerzos de conservación, en este caso, se concentrarían en la parte alta. Mientras tanto las zonas medias y bajas podrían estar experimentando extinciones en cascada producto de la pérdida de interacciones. Además, al menos para el área de estudio, los sitios de las partes altas se encuentran dentro de áreas silvestres protegidas, con una baja densidad de población humana y con escasas actividades productivas. Contrario a las zonas medias y bajas donde la protección es menor y la población humana y las actividades productivas son mayores.

La mayoría de las especies son afectadas por el resultado de las actividades humanas, pero unas son más perjudicadas que otras y este es el caso de las especies especialistas que se van perdiendo producto de las perturbaciones y son reemplazadas por un número menor de especies. Esta sustitución de especies locales por otras más ampliamente distribuidas se conoce como homogeneización biótica (Clavel et al., 2011). Este proceso podría estar ya ocurriendo en las redes de polinización en elevaciones medias y bajas sin que nadie lo haya advertido. Y podría ser esta la explicación a la poca diversidad que presentan dos de los sitios del rango más bajo que presentan una riqueza de especies menor a lo esperado.

Conclusiones

- En el gradiente altitudinal estudiado la proporción de especies endémicas aumenta con la elevación, el mecanismo más probable es la especiación alopátrica y la coevolución de las plantas y los colibríes.
- Para el caso de las redes analizadas, la conectancia y el anidamiento tienen el mismo patrón con la elevación, los valores son mayores en los rangos altos y bajos en comparación con el rango medio, por lo tanto estas métricas están estrechamente relacionadas. De manera que las especies altamente enlazadas son a su vez las especies generalistas que forman los núcleos más anidados.
- La mayor especialización tanto de plantas como de colibríes en los rangos medios puede deberse a la partición de recursos para evitar la competencia en un área con una alta riqueza de especies. A su vez, la mayor cantidad de especies especialistas impide a las redes de este rango estructurarse de manera más anidada y con una mayor conectancia.
- El nuevo escenario EEEP es diferente del azar y bajo estas simulaciones se comprobó que las redes son menos robustas a la extinción primaria de plantas debido principalmente a que las redes de polinización están moldeadas por las fuerzas desde abajo a hacia arriba (“bottom-up”).
- A nivel de interacciones el endemismo no es determinante, pero sí lo es la estructura de la red que a través de un alta conectancia, un alto anidamiento y una baja especialización les otorga robustez a las redes de polinización planta-colibrí ante la extinción de especies.
- El rango de elevaciones más altas, a nivel de interacciones, es robusto a la extinción de especies en las redes de polinización planta-colibrí, pero debido a su alto grado de endemismo es sensible a la pérdida de poblaciones, comunidades e incluso ecosistemas.
- Los rangos medios y bajos son vulnerables a la extinción de especies en las redes de polinización planta-colibrí y podrían estar perdiendo especies especialistas de distribución restringida que estarían siendo reemplazadas por especies generalistas de distribución amplia causando así una homogenización biótica.

Recomendaciones

- Se recomienda utilizar un enfoque de redes de interacción para abordar la conservación de otras redes de polinización como lo son las redes planta-insecto y planta-murciélago, así como otras redes de procesos ecológicos importantes como la dispersión de semillas. Ya que como lo demostró este estudio los enfoques a nivel de especie pueden tener resultados opuestos al nivel de interacción y esto podría dejar desprotegidas áreas importantes para la conservación.
- Los resultados de la robustez de las redes de polinización planta-colibrí no deben utilizarse como una excusa para realizar actividades que impacten de manera negativa a este proceso ecológico. Al contrario deben ser utilizados para priorizar los esfuerzos de conservación.
- Los resultados de la alta proporción de endemismo en las partes altas del gradiente son útiles para los análisis de vulnerabilidad al cambio climático de la zona y para generar planes de adaptación principalmente para la teoría de cambio de distribución de las especies y ecosistemas. Los resultados de la robustez a la extinción de especies también se pueden utilizar en el contexto del cambio climático pero para otras teorías de cambio como por ejemplo la desincronización fenológica.
- Es importante centrar los esfuerzos de conservación en las partes medias y bajas del gradiente de elevación estudiado para evitar que se vean afectadas especies especialistas y sus interacciones en las redes de polinización planta-colibrí. Estas estrategias de conservación deben enfocarse en la conservación del hábitat, el mantenimiento y aumento de la conectividad y de la heterogeneidad del paisaje, en la educación ambiental y la sensibilización, en prácticas productivas amigables con el ambiente y en la promoción y el facilitamiento de la investigación.
- Promover el monitoreo es necesario para poder observar los cambios en la composición y la estructura de las comunidades. Las investigaciones a largo plazo dan certeza de los cambios que están ocurriendo en la escala temporal. De esta manera por ejemplo se podría comprobar si las especies vulnerables han estado disminuyendo sus poblaciones o cómo están cambiando sus interacciones y así estudiar en detalle la causa del impacto para aplicar estrategias de conservación a través del manejo adaptativo.
- Se insta al Sistema Nacional de Áreas de Conservación a ampliar su enfoque en la conservación de la biodiversidad. En primer lugar, se recomienda una modificación en los límites administrativos, de manera que las Áreas Silvestres Protegidas sean lo suficientemente extensas para abarcar los ecosistemas y sus procesos de manera integral, con el objetivo de optimizar los esfuerzos de conservación. En segundo lugar, se aboga por no limitarse exclusivamente a las especies, sino considerar las

interacciones tanto intra como interespecíficas, así como las relaciones con el entorno. Estas interacciones son fundamentales, ya que permiten los procesos necesarios para mantener la estabilidad de los ecosistemas y garantizar la provisión de servicios ecosistémicos.

Referencias Bibliográficas

- Albert, R., Jeong, H., & Barabási, A.-L. (2011). Error and attack tolerance of complex networks. En *The Structure and Dynamics of Networks* (pp. 503–506). Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400841356.503>
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães, P. R., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, *117*(8), 1227–1239. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16644.x>
- Bascompte, J., García, M. B., Ortega, R., Rezende, E. L., & Pironon, S. (2019). *Mutualistic interactions reshuffle the effects of climate change on plants across the tree of life*. <http://advances.sciencemag.org/>
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *38*(1), 567–593. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818>
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *100*(16), 9383–9387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>
- Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, *6*(1), 9. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>
- Borchardt, K. E., Morales, C. L., Aizen, M. A., & Toth, A. L. (2021). Plant–pollinator conservation from the perspective of systems-ecology. *Current Opinion in Insect Science*, *47*, 154–161. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2021.07.003>
- Brodie, J. F., Redford, K. H., & Doak, D. F. (2018). Ecological Function Analysis: Incorporating Species Roles into Conservation. En *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 33, Número 11, pp. 840–850). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.08.013>
- Burgos, E., Ceva, H., Perazzo, R. P. J., Devoto, M., Medan, D., Zimmermann, M., & María Delbue, A. (2007). Why nestedness in mutualistic networks? *Journal of Theoretical Biology*, *249*(2), 307–313. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2007.07.030>
- Chichorro, F., Juslén, A., & Cardoso, P. (2019). A review of the relation between species traits and extinction risk. En *Biological Conservation* (Vol. 237). <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.07.001>

- Classen, A., Eardley, C. D., Hemp, A., Peters, M. K., Peters, R. S., Ssymank, A., & Steffan-Dewenter, I. (2020). Specialization of plant–pollinator interactions increases with temperature at Mt. Kilimanjaro. *Ecology and Evolution*, 10(4). <https://doi.org/10.1002/ece3.6056>
- Clavel, J., Julliard, R., & Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(4), 222–228. <https://doi.org/10.1890/080216>
- Coyne, J. A., Coyne, H. A., & Orr, H. A. (2004). *Speciation*. Oxford University Press, Incorporated. <https://books.google.co.cr/books?id=Hq9RswEACAAJ>
- Dormann, C. F., Frund, J., Bluthgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *The Open Ecology Journal*, 2(1), 7–24. <https://doi.org/10.2174/1874213000902010007>
- Duchenne, F., Aubert, S., Barreto, E., Brenes, E., Maglianesi, M. A., Santander, T., Guevara, E. A., & Graham, C. (2023). When cheating turns into a stabilizing mechanism of mutualistic networks. *Preprint.bioRxiv*.
- Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002a). Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(20), 12917–12922. <https://doi.org/10.1073/pnas.192407699>
- Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002b). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 5(4), 558–567. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00354.x>
- Grant, K.A., & Grant, V. (1968). *Hummingbirds and Their Flowers*. Columbia University Press.
- Horváth, Z., Ptačnik, R., Vad, C. F., & Chase, J. M. (2019). Habitat loss over six decades accelerates regional and local biodiversity loss via changing landscape connectance. *Ecology Letters*, 22(6), 1019–1027. <https://doi.org/10.1111/ele.13260>
- Ings, T. C., Montoya, J. M., Bascompte, J., Blüthgen, N., Brown, L., Dormann, C. F., Edwards, F., Figueroa, D., Jacob, U., Jones, J. I., Lauridsen, R. B., Ledger, M. E., Lewis, H. M., Olesen, J. M., van Veen, F. J. F., Warren, P. H., & Woodward, G. (2009). Review: Ecological networks - beyond food webs. *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 253–269. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01460.x>
- Janzen, D. H. (1980). When is it coevolution? *Evolution*, 34(3). <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1980.tb04849.x>
- Kessler, M. (2001). Maximum Plant-Community Endemism at Intermediate Intensities of Anthropogenic Disturbance in Bolivian Montane Forests. *Conservation Biology*, 15(3), 634–641. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.015003634.x>

- Kessler, M. (2002). The elevational gradient of Andean plant endemism: Varying influences of taxon-specific traits and topography at different taxonomic levels. *Journal of Biogeography*, 29(9), 1159–1165. <https://doi.org/10.1046/J.1365-2699.2002.00773.X>
- Lüdecke, D. (2023). *sjPlot: Data Visualization for Statistics in Social Science*.
- MacArthur, R., & Levins, R. (1967). The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist*, 101(921). <https://doi.org/10.1086/282505>
- Maglianesi, M. A., Blüthgen, N., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2014). Morphological traits determine specialization and resource use in plant–hummingbird networks in the neotropics. *Ecology*, 95(12), 3325–3334. <https://doi.org/10.1890/13-2261.1>
- Maglianesi, M. A., Blüthgen, N., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2015). Functional structure and specialization in three tropical plant–hummingbird interaction networks across an elevational gradient in Costa Rica. *Ecography*, 38(11), 1119–1128. <https://doi.org/10.1111/ecog.01538>
- Manes, S., Costello, M. J., Beckett, H., Debnath, A., Devenish-Nelson, E., Grey, K. A., Jenkins, R., Khan, T. M., Kiessling, W., Krause, C., Maharaj, S. S., Midgley, G. F., Price, J., Talukdar, G., & Vale, M. M. (2021). Endemism increases species’ climate change risk in areas of global biodiversity importance. *Biological Conservation*, 257. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109070>
- Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1557), 2605–2611. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2909>
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Neuschulz, E. L., Mueller, T., Schleuning, M., & Böhning-Gaese, K. (2016). Pollination and seed dispersal are the most threatened processes of plant regeneration. *Scientific Reports*, 6(1), 29839. <https://doi.org/10.1038/srep29839>
- Nogué, S., Rull, V., & Vegas-Vilarrúbia, T. (2013). Elevational gradients in the neotropical table mountains: patterns of endemism and implications for conservation. *Diversity and Distributions*, 19(7), 676–687. <https://doi.org/10.1111/ddi.12017>
- Olesen, J. M., & Jordano, P. (2002). Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology*, 83(9). [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2416:GPIPPM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2416:GPIPPM]2.0.CO;2)
- Otto, S. P. (2018). Adaptation, speciation and extinction in the Anthropocene. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1891), 20182047. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2047>

- Pimm, S. L., Jenkins, C. N., Abell, R., Brooks, T. M., Gittleman, J. L., Joppa, L. N., Raven, P. H., Roberts, C. M., & Sexton, J. O. (2014). The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, *344*(6187).
<https://doi.org/10.1126/science.1246752>
- Purvis, A., Jones, K. E., & Mace, G. M. (2000). Extinction. *BioEssays*, *22*(12), 1123–1133.
[https://doi.org/10.1002/1521-1878\(200012\)22:12<1123::AID-BIES10>3.0.CO;2-C](https://doi.org/10.1002/1521-1878(200012)22:12<1123::AID-BIES10>3.0.CO;2-C)
- R Core Team. (2023). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing.
- Ramos-Jiliberto, R., Domínguez, D., Espinoza, C., López, G., Valdovinos, F. S., Bustamante, R. O., & Medel, R. (2010). Topological change of Andean plant–pollinator networks along an altitudinal gradient. *Ecological Complexity*, *7*(1), 86–90.
<https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2009.06.001>
- Rosser, A. M., & Mainka, S. A. (2002). Overexploitation and Species Extinctions. *Conservation Biology*, *16*(3), 584–586. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01635.x>
- Santamaría, S., Galeano, J., Pastort, J. M., & Méndez, M. (2014a). Robustness of alpine pollination networks: Effects of network structure and consequences for endemic plants. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *46*(3), 568–580. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-46.3.568>
- Santamaría, S., Galeano, J., Pastort, J. M., & Méndez, M. (2014b). Robustness of alpine pollination networks: Effects of network structure and consequences for endemic plants. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *46*(3), 568–580. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-46.3.568>
- Scherber, C., Eisenhauer, N., Weisser, W. W., Schmid, B., Voigt, W., Fischer, M., Schulze, E. D., Roscher, C., Weigelt, A., Allan, E., Beler, H., Bonkowski, M., Buchmann, N., Buscot, F., Clement, L. W., Ebeling, A., Engels, C., Halle, S., Kertscher, I., ... Tschardtke, T. (2010). Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature*, *468*(7323). <https://doi.org/10.1038/nature09492>
- Schleuning, M., Fründ, J., Schweiger, O., Welk, E., Albrecht, J., Albrecht, M., Beil, M., Benadi, G., Blüthgen, N., Bruelheide, H., Böhning-Gaese, K., Dehling, D. M., Dormann, C. F., Exeler, N., Farwig, N., Harpke, A., Hickler, T., Kratochwil, A., Kuhlmann, M., ... Hof, C. (2016). Ecological networks are more sensitive to plant than to animal extinction under climate change. *Nature Communications*, *7*. <https://doi.org/10.1038/ncomms13965>
- Sonne, J., Vizenin-Bugoni, J., Maruyama, P. K., Araujo, A. C., Chávez-González, E., Coelho, A. G., Cotton, P. A., Marín-Gómez, O. H., Lara, C., Lasprilla, L. R., Machado, C. G., Maglianesi, M. A., Malucelli, T. S., González, A. M. M., Oliveira, G. M., Oliveira, P. E., Ortiz-Pulido, R., Rocca, M. A., Rodrigues, L. C., ... Dalsgaard, B. (2020). Ecological mechanisms explaining interactions within plant–hummingbird networks: morphological

- matching increases towards lower latitudes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1922), 20192873. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2873>
- Sonne, J., Zanata, T. B., Martín González, A. M., Cumbicus Torres, N. L., Fjeldså, J., Colwell, R. K., Tinoco, B. A., Rahbek, C., & Dalsgaard, B. (2019). The distributions of morphologically specialized hummingbirds coincide with floral trait matching across an Andean elevational gradient. *Biotropica*, 51(2), 205–218. <https://doi.org/10.1111/btp.12637>
- Steinbauer, M. J., Field, R., Grytnes, J. A., Trigas, P., Ah-Peng, C., Attorre, F., Birks, H. J. B., Borges, P. A. V., Cardoso, P., Chou, C. H., De Sanctis, M., de Sequeira, M. M., Duarte, M. C., Elias, R. B., Fernández-Palacios, J. M., Gabriel, R., Gereau, R. E., Gillespie, R. G., Greimler, J., ... Beierkuhnlein, C. (2016). Topography-driven isolation, speciation and a global increase of endemism with elevation. *Global Ecology and Biogeography*, 25(9), 1097–1107. <https://doi.org/10.1111/GEB.12469>
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N., de Siqueira, M. F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A. S., Midgley, G. F., Miles, L., Ortega-Huerta, M. A., Townsend Peterson, A., Phillips, O. L., & Williams, S. E. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427(6970), 145–148. <https://doi.org/10.1038/nature02121>
- Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., & Nowak, M. A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371(6492), 65–66. <https://doi.org/10.1038/371065a0>
- Trøjelsgaard, K., & Olesen, J. M. (2013). Macroecology of pollination networks. *Global Ecology and Biogeography*, 22(2), 149–162. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00777.x>
- Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J., & Wardle, D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. En *Ecology Letters* (Vol. 11, Número 12, pp. 1351–1363). <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x>
- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., & Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, 143(10), 2270–2279. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.004>
- van der Werff, H., & Consiglio, T. (2004). Distribution and conservation significance of endemic species of flowering plants in Peru. *Biodiversity and Conservation*, 13(9), 1699–1713. <https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000029334.69717.f0>
- Vetaas, O. R., & Grytnes, J.-A. (2002). Distribution of vascular plant species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal. En *Global Ecology & Biogeography* (Vol. 11). <http://www.blackwell-science.com/geb>
- Weinstein, B. G. (2018). Scene-specific convolutional neural networks for video-based biodiversity detection. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(6), 1435–1441. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13011>

- Weinstein, B. G., & Graham, C. H. (2017). Persistent bill and corolla matching despite shifting temporal resources in tropical hummingbird-plant interactions. *Ecology Letters*, 20(3), 326–335. <https://doi.org/10.1111/ele.12730>
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L., François, R., Grolemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T., Miller, E., Bache, S., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D., Spinu, V., ... Yutani, H. (2019). Welcome to the Tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4(43), 1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
- Young, J.-G., Valdovinos, F. S., & Newman, M. E. J. (2021). Reconstruction of plant–pollinator networks from observational data. *Nature Communications*, 12(1), 3911. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-24149-x>

Anexos

Anexo 1. Total de especies de plantas y colibríes identificadas, su distribución y total de interacciones en las redes a lo largo de un gradiente altitudinal en la Cordillera de Talamanca, Costa Rica.

Plantas				
Orden	Familia	Especie	Distribución	Total interacciones
Lamiales	Lamiaceae	<i>Aegiphila odontophylla</i>	No endémica	51
Lamiales	Acanthaceae	<i>Aphelandra lingua-bovis</i>	No endémica	113
Lamiales	Gesneriaceae	<i>Besleria solanoides</i>	No endémica	55
Lamiales	Gesneriaceae	<i>Besleria trichostegia</i>	No endémica	59
Liliales	Alstroemeriaceae	<i>Bomarea costaricensis</i>	Endémica	62
Liliales	Alstroemeriaceae	<i>Bomarea hirsuta</i>	No endémica	847
Asterales	Campanulaceae	<i>Burmeistera almedae</i>	Endémica	27
Asterales	Campanulaceae	<i>Burmeistera crebra</i>	Endémica	16
Asterales	Campanulaceae	<i>Burmeistera cyclostigmata</i>	No endémica	7
Asparagales	Orchidaceae	<i>Calanthe calanthoides</i>	No endémica	3
Zingiberales	Marantaceae	<i>Calathea crotalifera</i>	No endémica	146
Zingiberales	Marantaceae	<i>Calathea guzmanioides</i>	No endémica	305
Zingiberales	Marantaceae	<i>Calathea inocephala</i>	No endémica	1
Zingiberales	Marantaceae	<i>Calathea retroflexa</i>	Endémica	79
Gentianales	Rubiaceae	<i>Carapichea affinis</i>	No endémica	18
Lamiales	Orobanchaceae	<i>Castilleja talamancensis</i>	Endémica	9
Ericales	Ericaceae	<i>Cavendishia bracteata</i>	No endémica	65
Ericales	Ericaceae	<i>Cavendishia callista</i>	No endémica	184
Ericales	Ericaceae	<i>Cavendishia capitulata</i>	No endémica	34
Ericales	Ericaceae	<i>Cavendishia complectens</i>	No endémica	26
Ericales	Ericaceae	<i>Cavendishia confertiflora</i>	Endémica	302
Asterales	Campanulaceae	<i>Centropogon costaricae</i>	Endémica	199
Asterales	Campanulaceae	<i>Centropogon ferrugineus</i>	No endémica	11
Asterales	Campanulaceae	<i>Centropogon granulosus</i>	No endémica	6
Asterales	Campanulaceae	<i>Centropogon valerii</i>	Endémica	475
Solanales	Solanaceae	<i>Cestrum irazuense</i>	Endémica	4
Lamiales	Gesneriaceae	<i>Columnea consanguinea</i>	No endémica	24
Lamiales	Gesneriaceae	<i>Columnea magnifica</i>	Endémica	17
Lamiales	Gesneriaceae	<i>Columnea polyantha</i>	Endémica	50
Ericales	Ericaceae	<i>Comarostaphylis arbutoides</i>	No endémica	97
Zingiberales	Costaceae	<i>Costus laevis</i>	No endémica	3
Zingiberales	Costaceae	<i>Costus nitidus</i>	Endémica	28
Zingiberales	Costaceae	<i>Costus pulverulentus</i>	No endémica	32
Zingiberales	Costaceae	<i>Costus ricus</i>	Endémica	320

Zingiberales	Costaceae	<i>Costus wilsonii</i>	Endémica	6
Myrtales	Lythraceae	<i>Cuphea appendiculata</i>	Endémica	8
Lamiales	Acanthaceae	<i>Dicliptera iopus</i>	No endémica	267
Lamiales	Gesneriaceae	<i>Drymonia macrantha</i>	Endémica	10
Lamiales	Gesneriaceae	<i>Drymonia serrulata</i>	No endémica	33
Lamiales	Gesneriaceae	<i>Drymonia sp</i>	Endémica	212
Asparagales	Orchidaceae	<i>Elleanthus aurantiacus</i>	No endémica	39
Fabales	Fabaceae	<i>Erythrina costaricensis</i>	No endémica	228
Gentianales	Rubiaceae	<i>Faramea suerrensis</i>	No endémica	1
Myrtales	Onagraceae	<i>Fuchsia microphylla</i>	Endémica	401
Myrtales	Onagraceae	<i>Fuchsia paniculata</i>	No endémica	80
Myrtales	Onagraceae	<i>Fuchsia splendens</i>	No endémica	196
Santalales	Loranthaceae	<i>Gaiadendron punctatum</i>	No endémica	130
Lamiales	Gesneriaceae	<i>Gasteranthus delphinioides</i>	No endémica	1
Ericales	Ericaceae	<i>Gaultheria erecta</i>	No endémica	81
Lamiales	Gesneriaceae	<i>Glossoloma ichthyoderma</i>	No endémica	324
Lamiales	Gesneriaceae	<i>Glossoloma tetragonum</i>	No endémica	46
Zingiberales	Marantaceae	<i>Goepertia donnell-smithii</i>	No endémica	34
Zingiberales	Marantaceae	<i>Goepertia gymnocarpa</i>	No endémica	13
Zingiberales	Marantaceae	<i>Goepertia indecora</i>	No endémica	6
Zingiberales	Marantaceae	<i>Goepertia marantifolia</i>	No endémica	23
Cucurbitales	Cucurbitaceae	<i>Gurania makoyana</i>	No endémica	12
Cucurbitales	Cucurbitaceae	<i>Gurania tubulosa</i>	No endémica	571
Poales	Bromeliaceae	<i>Guzmania donnellsmithii</i>	No endémica	291
Gentianales	Gentianaceae	<i>Halenia rhyacophila</i>	Endémica	4
Gentianales	Rubiaceae	<i>Hamelia magnifolia</i>	Endémica	35
Zingiberales	Heliconiaceae	<i>Heliconia beckneri</i>	Endémica	226
Zingiberales	Heliconiaceae	<i>Heliconia danielsiana</i>	Endémica	227
Zingiberales	Heliconiaceae	<i>Heliconia irrasa</i>	No endémica	1256
Zingiberales	Heliconiaceae	<i>Heliconia lankesteri</i>	No endémica	91
Zingiberales	Heliconiaceae	<i>Heliconia latispatha</i>	No endémica	88
Zingiberales	Heliconiaceae	<i>Heliconia longiflora</i>	No endémica	4
Zingiberales	Heliconiaceae	<i>Heliconia mathiasiae</i>	No endémica	82
Zingiberales	Heliconiaceae	<i>Heliconia tortuosa</i>	No endémica	505
Gentianales	Rubiaceae	<i>Hillia loranthoides</i>	Endémica	2
Gentianales	Rubiaceae	<i>Hillia triflora</i>	No endémica	19
Gentianales	Rubiaceae	<i>Hoffmannia arborescens</i>	Endémica	11
Gentianales	Rubiaceae	<i>Hoffmannia dotae</i>	Endémica	52
Gentianales	Rubiaceae	<i>Hoffmannia pittieri</i>	Endémica	6
Gentianales	Rubiaceae	<i>Hoffmannia psychotriifolia</i>	No endémica	1
Lamiales	Acanthaceae	<i>Justicia angustibracteata</i>	Endémica	24
Lamiales	Acanthaceae	<i>Justicia aurea</i>	No endémica	52
Lamiales	Acanthaceae	<i>Justicia oerstedii</i>	Endémica	11

Lamiales	Gesneriaceae	<i>Kohleria tigridia</i>	No endémica	106
Lamiales	Orobanchaceae	<i>Lamourouxia lanceolata</i>	No endémica	15
Ericales	Ericaceae	<i>Macleania rupestris</i>	No endémica	725
Gentianales	Gentianaceae	<i>Macrocarpaea valerii</i>	Endémica	117
Malvales	Malvaceae	<i>Malvaviscus achanoides</i>	No endémica	12
Malvales	Malvaceae	<i>Malvaviscus concinnus</i>	No endémica	132
Asparagales	Orchidaceae	<i>Maxillaria adolphi</i>	Endémica	29
Asparagales	Orchidaceae	<i>Maxillaria fulgens</i>	No endémica	8
Asparagales	Orchidaceae	<i>Maxillaria horichii</i>	Endémica	6
Asparagales	Orchidaceae	<i>Maxillaria schlechteriana</i>	Endémica	6
Myrtales	Melastomataceae	<i>Miconia schnellii</i>	Endémica	30
Lamiales	Gesneriaceae	<i>Moussonia deppeana</i>	No endémica	246
Gentianales	Rubiaceae	<i>Palicourea adusta</i>	No endémica	162
Gentianales	Rubiaceae	<i>Palicourea albocaerulea</i>	No endémica	124
Gentianales	Rubiaceae	<i>Palicourea angustifolia</i>	No endémica	590
Gentianales	Rubiaceae	<i>Palicourea aurantiibractea</i>	Endémica	17
Gentianales	Rubiaceae	<i>Palicourea chiriquiensis</i>	No endémica	24
Gentianales	Rubiaceae	<i>Palicourea discolor</i>	No endémica	5
Gentianales	Rubiaceae	<i>Palicourea elata</i>	No endémica	948
Gentianales	Rubiaceae	<i>Palicourea guianensis</i>	No endémica	44
Gentianales	Rubiaceae	<i>Palicourea lasiorrhachis</i>	No endémica	258
Gentianales	Rubiaceae	<i>Palicourea padifolia</i>	No endémica	229
Gentianales	Rubiaceae	<i>Palicourea purpurea</i>	Endémica	24
Gentianales	Rubiaceae	<i>Palicourea salicifolia</i>	Endémica	17
Gentianales	Rubiaceae	<i>Palicourea tomentosa</i>	No endémica	569
Malpighiales	Passifloraceae	<i>Passiflora vitifolia</i>	No endémica	229
Ericales	Ericaceae	<i>Pernettya prostrata</i>	No endémica	1
Caryophyllales	Phytolaccaceae	<i>Phytolacca rivinoides</i>	No endémica	2
Poales	Bromeliaceae	<i>Pitcairnia brittoniana</i>	No endémica	180
Lamiales	Acanthaceae	<i>Poikilacanthus macranthus</i>	No endémica	34
Ericales	Ericaceae	<i>Psammisia ramiflora</i>	Endémica	135
Lamiales	Acanthaceae	<i>Razisea spicata</i>	No endémica	1061
Zingiberales	Zingiberaceae	<i>Renealmia alpinia</i>	No endémica	100
Zingiberales	Zingiberaceae	<i>Renealmia cernua</i>	No endémica	135
Zingiberales	Zingiberaceae	<i>Renealmia ligulata</i>	No endémica	6
Gentianales	Rubiaceae	<i>Rogiera amoena</i>	No endémica	11
Poales	Bromeliaceae	<i>Ronnbergia tonduzii</i>	Endémica	185
Poales	Bromeliaceae	<i>Ronnbergia veitchii</i>	No endémica	80
Rosales	Rosaceae	<i>Rubus glaucus</i>	No endémica	7
Rosales	Rosaceae	<i>Rubus miser</i>	No endémica	15
Lamiales	Lamiaceae	<i>Salvia carnea</i>	No endémica	119
Lamiales	Lamiaceae	<i>Salvia drymocharis</i>	Endémica	32
Ericales	Ericaceae	<i>Satyria warszewiczii</i>	No endémica	10

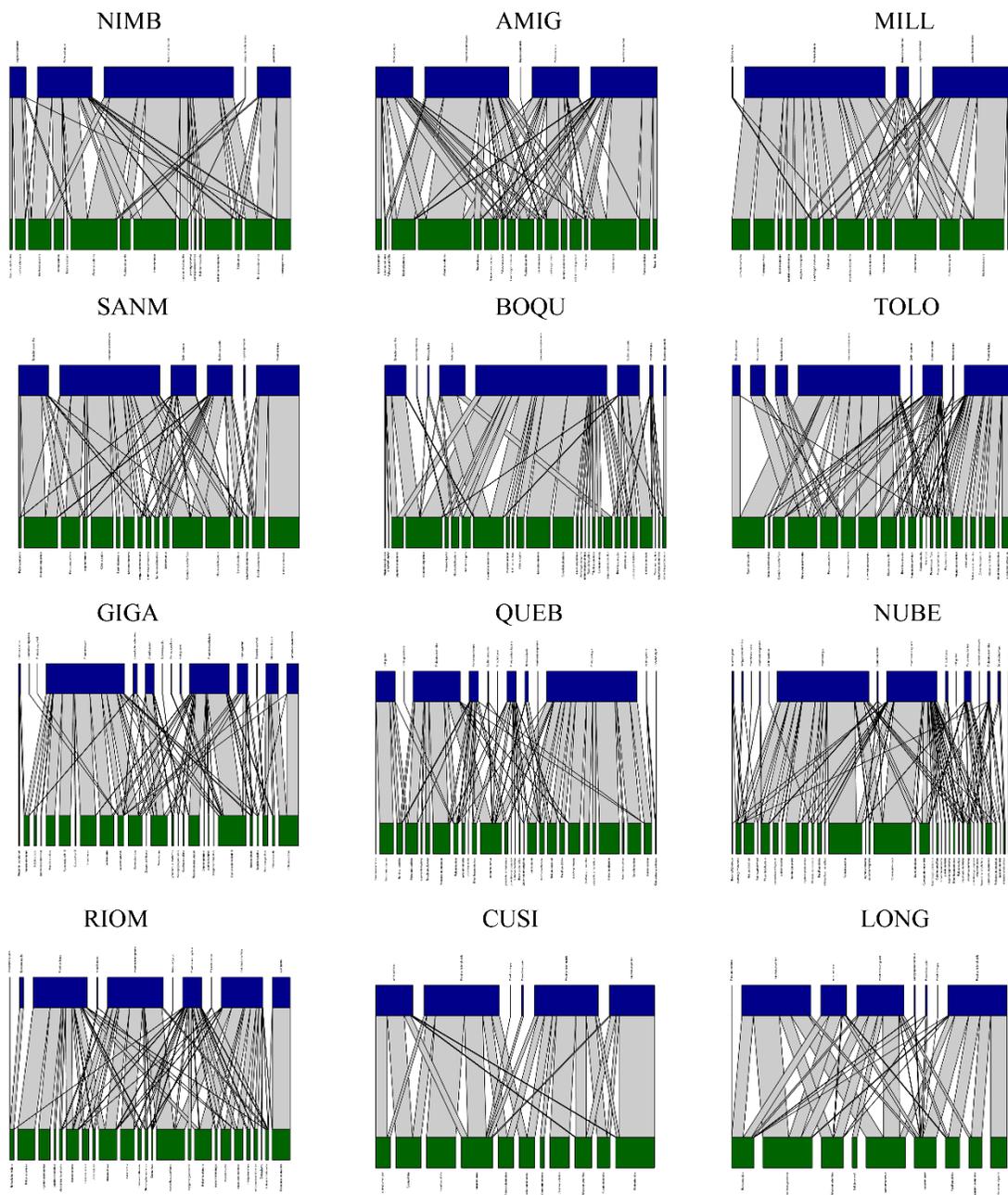
Gentianales	Rubiaceae	<i>Schizocalyx veraguensis</i>	Endémica	75
Lamiales	Lamiaceae	<i>Scutellaria costaricana</i>	Endémica	180
Lamiales	Lamiaceae	<i>Scutellaria glabra</i>	Endémica	145
Lamiales	Lamiaceae	<i>Scutellaria lactea</i>	Endémica	1
Asterales	Campanulaceae	<i>Siphocampylus nematosepalus</i>	Endémica	121
Asparagales	Orchidaceae	<i>Sobralia amabilis</i>	Endémica	5
Lamiales	Acanthaceae	<i>Stenostephanus citrinus</i>	Endémica	14
Lamiales	Acanthaceae	<i>Stenostephanus wilburii</i>	Endémica	51
Ericales	Styracaceae	<i>Styrax glabrescens</i>	No endémica	6
Gentianales	Gentianaceae	<i>Symbolanthus pulcherrimus</i>	Endémica	50
Gentianales	Apocynaceae	<i>Tabernaemontana grandiflora</i>	No endémica	10
Gentianales	Apocynaceae	<i>Tabernaemontana pauli</i>	Endémica	10
Ericales	Ericaceae	<i>Thibaudia costaricensis</i>	Endémica	17
Lamiales	Acanthaceae	<i>Thyrsacanthus tubaeformis</i>	No endémica	44
Poales	Bromeliaceae	<i>Tillandsia leiboldiana</i>	No endémica	4
Poales	Bromeliaceae	<i>Tillandsia punctulata</i>	No endémica	2
Brassicales	Tropaeolaceae	<i>Tropaeolum emarginatum</i>	No endémica	55
Ericales	Ericaceae	<i>Vaccinium consanguineum</i>	Endémica	221
Poales	Bromeliaceae	<i>Werauhia ororiensis</i>	Endémica	901
Poales	Bromeliaceae	<i>Werauhia tonduziana</i>	Endémica	12
Solanales	Solanaceae	<i>Witheringia macrantha</i>	No endémica	5

Colibríes

Orden	Familia	Especie	Distribución	Total interacciones
Apodiformes	Trochilidae	<i>Amazilia tzacatl</i>	No endémica	479
Apodiformes	Trochilidae	<i>Campylopterus hemileucurus</i>	No endémica	127
Apodiformes	Trochilidae	<i>Colibri cyanotus</i>	No endémica	1180
Apodiformes	Trochilidae	<i>Doryfera ludovicae</i>	No endémica	94
Apodiformes	Trochilidae	<i>Eugenes spectabilis</i>	Endémica	249
Apodiformes	Trochilidae	<i>Eupherusa eximia</i>	No endémica	781
Apodiformes	Trochilidae	<i>Eutoxeres aquila</i>	No endémica	96
Apodiformes	Trochilidae	<i>Florisuga mellivora</i>	No endémica	5
Apodiformes	Trochilidae	<i>Glaucis aeneus</i>	No endémica	116
Apodiformes	Trochilidae	<i>Heliodoxa jacula</i>	No endémica	66
Apodiformes	Trochilidae	<i>Heliothryx barroti</i>	No endémica	26
Apodiformes	Trochilidae	<i>Klais guimeti</i>	No endémica	143
Apodiformes	Trochilidae	<i>Lampornis castaneoventris</i>	Endémica	2548
Apodiformes	Trochilidae	<i>Microchera chionura</i>	Endémica	300
Apodiformes	Trochilidae	<i>Panterpe insignis</i>	Endémica	1385
Apodiformes	Trochilidae	<i>Phaeochroa cuvierii</i>	No endémica	236
Apodiformes	Trochilidae	<i>Phaethornis guy</i>	No endémica	3331

Apodiformes	Trochilidae	<i>Phaethornis longirostris</i>	No endémica	1023
Apodiformes	Trochilidae	<i>Phaethornis striigularis</i>	No endémica	2498
Apodiformes	Trochilidae	<i>Polyerata decora</i>	Endémica	9
Apodiformes	Trochilidae	<i>Saucerottia edward</i>	Endémica	6
Apodiformes	Trochilidae	<i>Selasphorus flammula</i>	Endémica	1792
Apodiformes	Trochilidae	<i>Selasphorus scintilla</i>	Endémica	400
Apodiformes	Trochilidae	<i>Thalurania colombica</i>	No endémica	1293

Anexo 2. Representación gráfica de las redes de interacción planta colibrí para cada uno de los 12 sitios de estudio. Las cajas verdes representan a las plantas y las azules a los colibrís. El ancho de las cajas representa la cantidad total de interacciones de cada especie. Las líneas grises y su ancho representan la cantidad de interacciones que ocurrieron entre cada especie de planta con cada especie de colibrí.



NIMB: Los Nimbulos, AMIG: Finca Amigos del Bosque, MILL: Estación Biológica Experimental Villa Mills, SANM: Villa San Miguel, BOQU: Finca Boquete, TOLO: Bosque del Tolomuco, GIGA: Sendero Los Gigantes, QUEB: Centro Biológico Las Quebradas, NUBE: Reserva Las Nubes, RIOM: Río Magnolia, CUSI: Refugio de Aves Los Cusings y LONG: Longo Mai.