



Redes tróficas tripartitas: un campo emergente para comprender la complejidad de los sistemas tropicales de polinización.

Tripartite food webs: an emerging field to understand the complexity of tropical pollination systems.

Gerardo Avalos^{1,2}, Olman Alvarado-Rodríguez^{1,3}, Paula Calderón-Mesén³, Julia Witter⁴ y Aldair Bejarano¹

Recibido: 11 de abril, 2023.

Corregido: 2 de junio, 2023.

Aceptado: 9 de junio, 2023.

Resumen: La alta diversidad de especies, la variabilidad taxonómica y las interacciones multidireccionales hacen que las redes tróficas en los ecosistemas tropicales sean especialmente complejas. Un enfoque emergente es el análisis de redes tripartitas que incluyen interacciones entre tres niveles tróficos. Usamos el sistema ácaro-colibrí-planta como un caso ilustrativo de red tripartita. Las redes tripartitas capturan interacciones indirectas mediadas por niveles tróficos intermedios, tales como herbivoría y comensalismo. Permiten una mejor cuantificación de la disponibilidad y uso de recursos, lo que facilita entender el estudio del flujo de energía e identificar especies claves. Aumentar la complejidad dificulta la interpretación de la estructura de la red en sistemas de alta diversidad que también requieren un mayor volumen de datos. En la red tripartita plantas ornitófilas-colibríes-ácaros florales convergen interacciones de herbivoría, comensalismo y mutualismo. Cada especie de ácaro se alimenta de una planta específica y su presencia en los colibríes está limitada a las plantas que estos visitan regularmente. Se desconoce el grado de especialización de los ácaros en relación con los colibríes utilizados para dispersión y colonización de nuevas flores. La cuantificación de la especificidad de estas relaciones se está explorando mediante técnicas moleculares, y los resultados muestran la predominancia de especies generalistas, lo cual desafía la presunción tradicional de alta especialización. Sin embargo, el grado de especialización de las redes tripartitas de colibríes, ácaros y plantas no está claro debido a limitaciones de muestreo y sesgos hacia las especies más abundantes. Se debe mejorar la representación

¹ Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, Apdo 11501-2060 San Pedro, San José, Costa Rica. Email: gerardo.avalos@ucr.ac.cr, aldair.bejarano@ucr.ac.cr, olman.alvaradorodriguez@ucr.ac.cr

² Centro de Estudios sobre Resiliencia Ecológica, The School for Field Studies, Apdo 150-4013 Atenas, Costa Rica. Email: gavalos@fieldstudies.org

³ Centro de Investigación en Estructuras Microscópicas, Universidad de Costa Rica, Apdo 11501-2060 San Pedro, San José, Costa Rica. Email: paula.calderonmesen@ucr.ac.cr

⁴ Instituto de Botánica Sistemática y Ecología, Universidad Ulm, Albert-Einstein-Allee 11 D-89069 Alemania. Email: julia.witter@uni-ulm.de

gráfica y métrica de estas redes, así como abordar el efecto de la variación intra e interespecífica entre niveles tróficos. El estudio de las redes tripartitas debe extenderse a entornos urbanos y sistemas agrícolas para facilitar análisis comparativos y mejorar la gestión y conservación de los sistemas de polinización.

Palabras clave: redes tripartitas, interacciones multitróficas, ácaros de flores, colibríes, ornitofilia

Abstract: The high species diversity, taxonomic variability, and multidirectional interactions make trophic networks in tropical ecosystems particularly complex. An emerging approach is the analysis of tripartite networks that incorporate interactions among three trophic levels. We use the mite-hummingbird-plant system as an example of a tripartite network. Tripartite networks capture indirect interactions mediated by intermediate trophic levels, such as herbivory and commensalism. They allow for better quantification of resource availability and utilization, facilitating the study of energy flow and the identification of key species. However, increasing complexity hinders the interpretation of network structure in highly diverse systems, which also require a larger volume of data. In the tripartite network of ornithophilous plants, hummingbirds, and floral mites, interactions encompass herbivory, commensalism, and mutualism. Each mite species feeds on a specific plant, and its presence in hummingbirds is limited to the plants they regularly visit. The degree of specialization of mites in relation to hummingbirds used for dispersal and colonization of new flowers is unknown. The quantification of the specificity of these relationships is being explored through molecular techniques, with results showing the predominance of generalist species, challenging the traditional assumption of high specialization. Nonetheless, the degree of specialization in tripartite networks of hummingbirds, mites, and plants remains unclear due to sampling limitations and biases toward the most abundant species. Improvements in graphical and metric representation of these networks are needed, as well as addressing the effects of intra- and interspecific variation among trophic levels. The study of tripartite networks should be extended to urban environments and agricultural systems to enable comparative analyses and enhance the management and conservation of pollination systems.

Keywords: tripartite networks, multitrophic interactions, floral mites, hummingbirds, ornithophily.

Introducción

Las comunidades ecológicas están compuestas por poblaciones de diferentes especies que comparten un mismo hábitat e interactúan entre sí mediante el uso de recursos. Estas comunidades pueden representarse como redes de interacciones tróficas mutualistas, como la polinización y la dispersión de semillas; o como interacciones antagonistas, que pueden incluir competencia, depredación o parasitismo (Andresen *et al.* 2018, Vázquez *et al.* 2022). Estas redes alcanzan

niveles de complejidad considerables en los ecosistemas tropicales debido a la alta diversidad de especies, una composición taxonómica variable, alta heterogeneidad ambiental, e interacciones interespecíficas multidireccionales. Estos sistemas tróficos incluyen diferentes tipos de interacciones simbióticas que abarcan relaciones de herbivoría, parasitismo, comensalismo y mutualismo. Todos estos factores varían con la geografía, el clima, y cambian a lo largo del tiempo (Trøjelsgaard *et al.* 2015, Luna *et al.* 2022).

Debido a la intrincada estructura de las redes tróficas de ecosistemas

tropicales es necesario hacer una segregación según gremios o grupos funcionales para su estudio. Un gremio es un grupo de especies que utilizan un recurso de forma similar. Así, una comunidad puede estar dividida en módulos o sub-redes; por ejemplo: depredadores y sus presas, polinizadores y sus plantas hospederas, o descomponedores y los sustratos sobre los que actúan (Vázquez *et al.* 2022). Una red que considera únicamente a dos grupos funcionales o niveles tróficos se conoce como red bipartita; y es este enfoque de red el que ha predominado en el estudio de las redes de polinización tropicales de la última década (Dáttilo y Rico-Gray 2018, IWDB 2020, Vázquez *et al.* 2022). Por su parte, una red de polinización tripartita considera a los gremios de plantas hospederas, polinizadores y a un tercer grupo de especies que interactúan con éstos. El análisis de redes de polinización compuestas por tres (redes tripartitas) o más niveles tróficos (redes multipartitas) es un campo emergente (Lewinsohn *et al.* 2022). Existe poca información sobre redes de este tipo, su estructura, funcionamiento y la forma en que responden a perturbaciones.

Es fundamental analizar la complejidad de las redes tróficas y determinar sus respuestas a las perturbaciones físicas y biológicas para comprender la relación entre la funcionalidad del ecosistema y el bienestar humano (Biggs *et al.* 2015, Xiao *et al.* 2018). La simplificación de estas redes ocasiona la pérdida de la capacidad ecosistémica para generar servicios ambientales. Los disturbios antropogénicos (p.ej., la pérdida de

hábitat, la expansión agrícola y urbana, el uso de agroquímicos, la introducción de especies exóticas, la contaminación y el cambio climático), han causado la extinción de especies, la simplificación de las redes tróficas y la pérdida de resiliencia de los ecosistemas para resistir estos impactos (Locatelli *et al.* 2008, IPCC 2022).

El cambio climático provoca respuestas inesperadas en los sistemas ecológicos (Malhi *et al.* 2020), tales como el desplazamiento de las zonas de vida y la modificación de los patrones de distribución y abundancia de las especies, la alteración de las rutas migratorias, el aumento de eventos climáticos extremos, y la emergencia de nuevas enfermedades (Markham 1996, Bawa y Dayanandan 1998, Pearson 2006, Colwell *et al.* 2008, Dunn y Møller 2019, Proesmans *et al.* 2021). Estos cambios tienen efectos importantes en las redes tróficas de las comunidades tropicales (Cameron *et al.* 2019), por lo que es esencial comprender la estructura de estas redes, sus componentes y grado de interacción (Andresen *et al.* 2018). El análisis de las redes tripartitas, en contraste con las redes bipartitas, podría mejorar el grado de comprensión de la estructura de la comunidad, y específicamente en el caso de las redes de polinización tropicales, aumentando el nivel de resolución de las relaciones entre los diferentes niveles tróficos cuantificando el efecto de interacciones adicionales a la polinización, tales como herbivoría y comensalismo.

En este artículo proponemos que incrementar la investigación de redes tripartitas facilitaría la comprensión de la complejidad trófica en las comunidades

tropicales, y a su vez, generaría estrategias más realistas de manejo y conservación de los sistemas de polinización. Para ilustrar este argumento, utilizamos el sistema ácaro-colibrí-planta. Este sistema tiene tres niveles de interacción: colibríes y plantas, plantas y ácaros, y ácaros y colibríes. En esta red, las plantas desempeñan un papel fundamental al proveer alimento tanto para los colibríes como para los ácaros. Abordar los desafíos asociados con el análisis de redes multitróficas es crítico, ya que permitiría identificar qué especies e interacciones son clave para conservar la estabilidad y resiliencia de las cadenas tróficas frente al cambio climático (Cameron *et al.*, 2019).

Características del análisis de redes tripartitas

Al aumentar el análisis de la complejidad de las redes tróficas, las redes tripartitas presentan las siguientes ventajas en contraste con las redes bipartitas:

1. Mayor resolución

Las redes tripartitas proporcionan una representación más detallada de las interacciones entre tres niveles tróficos que las redes bipartitas. Esto permite una mejor resolución de las interacciones entre especies, muchas de las cuales pueden cumplir un rol multifuncional (Marks *et al.* 2023, Timóteo *et al.* 2023), a diferencia de las redes bipartitas en las que las especies de dos grupos están vinculadas por un solo tipo de interacción, como la polinización o el parasitismo. Una concepción más realista de la estructura y funcionamiento de la comunidad facilitaría la generación de

estrategias de manejo y conservación más efectivas.

2. Identificación de interacciones indirectas o no aditivas

Las redes tripartitas capturan interacciones indirectas entre especies mediadas por niveles tróficos intermedios (Abdala-Roberts *et al.* 2019). Estas interacciones indirectas son clave para comprender cómo se propagan los impactos de la pérdida de especies, así como la dinámica de las cascadas tróficas (Wallach *et al.* 2017). Aunque inicialmente desarrollada en otros contextos (e.g., interacciones entre depredadores y presas, Wallach *et al.* 2017), la teoría de redes tripartitas ofrece un enfoque prometedor para comprender y mejorar el estudio de las redes de polinización. En los sistemas tritróficos, las interacciones entre dos niveles tróficos son alteradas por la presencia de un tercer nivel, lo que da lugar a interacciones no aditivas. Por ejemplo, el consumo de néctar por los ácaros afecta la disponibilidad de este recurso para los colibríes, lo que influye negativamente en la visita por los colibríes y, consecuentemente, el éxito reproductivo de las plantas (Dearborn 1998). Estos efectos indirectos podrían tener un impacto significativo sobre la evolución de las estrategias reproductivas de las plantas, y la dinámica poblacional de las especies involucradas, así como sobre la estructura general de la comunidad. Además, el consumo de néctar por parte de los ácaros podría influir en la asignación de recursos de la planta para

el crecimiento o la defensa contra herbívoros. El análisis de estas interacciones desde una perspectiva únicamente bipartita correría el riesgo de conducir a conclusiones incompletas sobre los mecanismos responsables de los cambios en las interacciones entre especies. Por lo tanto, es esencial considerar las interacciones no aditivas, ya que ofrecen enfoques más integrales para comprender interacciones complejas.

3. Mejorar la cuantificación de recursos

Al incluir niveles tróficos adicionales, como recursos o consumidores intermedios, las redes tripartitas permiten mejorar la cuantificación de la disponibilidad y uso de recursos. Esta información es valiosa para estudiar el flujo de energía, la partición de recursos y la identificación de especies clave, lo que facilita un análisis a nivel ecosistémico (Abdala-Roberts *et al.* 2019).

Desafíos del análisis de redes tripartitas

1. Una mayor complejidad podría dificultar la interpretación.

A diferencia de las redes bipartitas, la inclusión de un tercer nivel trófico aumenta la complejidad del análisis de la red, especialmente cuando se trabaja con sistemas de alta diversidad de especies y datos limitados. En estos casos, es probable que no se cuantifiquen todas las interacciones relevantes, ya que algunas pueden ocurrir esporádicamente espacial y temporalmente, o en hábitats de difícil acceso. Además, los hábitos y las historias de vida de las especies

involucradas podrían dificultar su detección, como en el caso de especies fosoriales, o bien, especies que emergen sincrónicamente en períodos que pueden estar separados por años, como las cigarras (Williams y Simon, 1995). Si bien esta condición también es común a redes bipartitas su efecto es proporcionalmente mayor en las redes multitróficas debido a la mayor complejidad de los métodos analíticos y al requerimiento de un mayor volumen de datos.

2. Mayor volumen de datos y esfuerzo de muestreo.

La construcción de redes tripartitas requiere información detallada sobre las interacciones en todos los niveles tróficos. La obtención de estos datos puede llevar mucho tiempo, requerir un mayor esfuerzo de muestreo distribuido en una mayor variedad de grupos con diferentes historias de vida. También requiere métodos de muestreo automatizados, tales como cámaras trampa. Asimismo, esta condición es una limitación de las redes bipartitas, pero su efecto es proporcionalmente mayor a medida que aumenta el número de niveles tróficos.

Si bien las redes tripartitas ofrecen una representación más realista de las interacciones ecológicas, también plantean desafíos en términos de volumen de datos, complejidad computacional e interpretación. Las redes bipartitas podrían simplificar las interacciones ecológicas complejas. La elección entre redes tripartitas o bipartitas depende de la pregunta a investigar, el volumen de datos, y el nivel deseado de complejidad ecológica.

El sistema de plantas ornitófilas, colibríes y ácaros florales: un ejemplo de red tripartita

La relación entre plantas ornitófilas, colibríes y los ácaros de las flores es un caso de red tripartita (Da Cruz *et al.* 2007). El primer nivel lo componen las plantas ornitófilas, las cuales presentan adaptaciones para atraer a colibríes como polinizadores (Maruyama *et al.* 2019), que se expresan mediante el síndrome de ornitofilia, caracterizado por la presencia de flores de color rojo, zigomórficas, con corolas elongadas y estrechas, pétalos inferiores curvos, anteras y estigmas que sobresalen de la corola, y un estilo flexible; lo que facilita que las flores sean accesibles a las aves por su posición oblicua (Leimberger *et al.* 2022). Estas plantas presentan pocas recompensas para las abejas y otros insectos, por ejemplo, un néctar más diluido (sacarosa de 20-25%), así como la ausencia de olores fuertes (Knudsen *et al.* 2004, Johnson y Nicolson 2008). A su vez, los colibríes (segundo nivel trófico) se han adaptado a la alimentación de néctar de forma casi exclusiva, aunque complementan su dieta con insectos y otros exudados de las plantas (Zanata *et al.* 2017, Leimberger *et al.* 2022, Partida-Lara *et al.* 2023). El gremio de polinizadores no es exclusivo para los colibríes, y puede incluir insectos, pues ambos grupos exhiben diferentes niveles de especialización floral (Mackin *et al.* 2021, dos Santos *et al.* 2023). El tercer nivel está constituido por los ácaros que usan a las flores como fuente de alimento y hábitat (sin beneficio aparente para la

planta) y a los colibríes para desplazarse y colonizar nuevas flores (un fenómeno conocido como “foresis”, Heyneman *et al.* 1991, Lara y Ornelas 2002, Lindquist y Moraza 2008). El consumo o robo de néctar tampoco es exclusivo para los ácaros pues las aves también pueden cumplir este rol (Marks *et al.* 2023). Este sistema ejemplifica la complejidad que podrían alcanzar las interacciones en una red tripartita, pues incluye relaciones de herbivoría (consumo de néctar por los ácaros sin beneficio para la planta), comensalismo (uso de los colibríes por los ácaros para dispersión y colonización de nuevas flores) y mutualismo (la polinización de las plantas por parte de los colibríes).

Para describir las interacciones entre tres niveles tróficos es fundamental identificar a las especies involucradas, así como medir el grado de interacción mutua. La identificación taxonómica de los ácaros es un desafío importante, y se ha basado tradicionalmente en diferencias morfológicas (Krantz y Walter 2009). A menudo, la ambigüedad morfológica hace que sea difícil distinguir entre diferentes grupos de artrópodos, por lo que se requieren técnicas moleculares para desentrañar la identidad de estas especies. Según Lee *et al.* (2017), la aplicación de técnicas moleculares en contraste con la identificación puramente morfológica ha revelado un nivel de diversidad críptica inesperada (Bizzarri *et al.* 2022), pues se han registrado más especies de ácaros de las que se consideraban inicialmente usando diferencias morfológicas.

En Costa Rica, la mayoría de los estudios sobre ácaros de las flores han tenido un enfoque taxonómico y se han

realizados en las zonas bajas de la Vertiente del Caribe y en las zonas altas de la Cordillera de Talamanca, especialmente en bosques nubosos. Usualmente, los ácaros han sido recolectados directamente del cuerpo de las aves, muchas veces sin establecer una relación clara con las aves o con las especies de plantas asociadas (Baker y Yunker 1964, Colwell 1973, Dusbäbek *et al.* 2007, Lindquist y Moraza 2008). Es claro que existe un vacío de información para otras zonas geográficas y sitios de elevaciones medias en Costa Rica, así como para los trópicos en general.

La relación de forosis con colibríes ha sido documentada para los géneros de ácaros *Proctolaelaps*, *Rhinoseius* *Tropicoseius* (Dusbäbek *et al.* 2007, Lindquist y Moraza 2008, Krantz y Walter 2009). Cada especie de ácaro se alimenta de una planta, o de un grupo reducido de especies emparentadas, por lo que se cree que su presencia en colibríes está limitada a las plantas que éstos visitan de forma regular (Heyneman *et al.* 1991, O'Connor *et al.* 1991, 1997). La presencia de varias especies de ácaros cohabitantes no es común en las plantas hospederas, por lo que cada planta usualmente es ocupada por una sola especie de ácaro. Sin embargo, es posible encontrar más de una especie de ácaro en el cuerpo de colibríes generalistas (Heyneman *et al.* 1991). Existen reportes de especies de los géneros *Proctolaelaps* y *Rhinoseius* que pueden cohabitar la misma especie de planta, pero no se ha informado sobre la coexistencia entre especies congéneres (Heyneman *et al.* 1991, O'Connor *et al.* 1991, 1997).

Los ácaros de la familia Melicharidae son habitantes frecuentes en las flores de especies ornitófilas (Heyneman *et al.* 1991, Lara y Ornelas 2002). Se alimentan de polen y néctar, y utilizan las estructuras florales para reproducirse y depositar sus huevos, razón por la cual se ha reportado una alta especificidad entre la planta hospedera y la especie de ácaro (Colwell 1973, 1985, 1986, Colwell y Naeem 1979, Heyneman *et al.* 1991). Sin embargo, se desconoce el grado de especialización de los ácaros en relación con los colibríes usados para dispersarse y colonizar nuevas inflorescencias (Treat y Niederman 1967, Heyneman *et al.* 1991, Naskrecki y Colwell 1998, Dusbäbek *et al.* 2007).

La cuantificación de la especificidad de estas relaciones apenas se está comenzando a explorar mediante técnicas moleculares. Los resultados indican que existe prevalencia de especies generalistas, lo que contrasta con la tradicional presunción de una alta especialización de las especies de ácaros en este sistema (Bizzarri *et al.* 2022). Lo anterior pone a prueba la hipótesis de sitio de encuentro de apareamiento (“mating rendezvous hypothesis”), que predice una alta especialización de los ácaros asociados con las especies de plantas y de colibríes debido al efecto de especificidad de hospedero para incrementar las probabilidades de encuentro de pareja, dado que los ácaros se alimentan y aparean en las flores y tienen poca capacidad de movilidad independiente (Colwell 1973, Futuyma y Moreno 1988).

El grado de especialización de las redes tropicales tripartitas que involucran

colibríes, ácaros y sus plantas no está claro pues muchos de los datos disponibles cubren períodos limitados de muestreo que no abarcan toda la estacionalidad de un lugar, además de que representan una muestra sesgada hacia las especies más abundantes (Waser *et al.* 1996, Brosi 2016). El sesgo de muestreo es una limitante recurrente e inevitable en los estudios de las redes tróficas (Vázquez *et al.* 2022), tanto tripartitas como bipartitas.

Futuras líneas de investigación en redes tróficas

1. Representación gráfica y generación de métricas.

Una de las principales limitantes del análisis de redes tróficas en general es la cantidad de información contenida en la red. En redes tripartitas y bipartitas la representación gráfica y la generación de las métricas o índices de interacción que describen la topología de la red constituyen modelos simplificados de lo que realmente sucede en la naturaleza. Debido a esto, las redes tróficas usualmente se segmentan o dividen en módulos que simbolizan una porción limitada de las especies que interactúan en una comunidad, así como de la cantidad y tipo de interacciones. Generar alternativas más informativas de representar la topología, tanto gráfica como numéricamente, es un área fértil de futuros estudios. Por ejemplo, los nodos en las redes tróficas tradicionalmente representan especies. Esta representación no considera la variación intraespecífica o funcional, pues dentro de una especie los individuos pueden presentar interacciones de diferente

especificidad y magnitud con respecto al otro nivel trófico, o bien, tener múltiples funciones tróficas (Timóteo *et al.* 2023). En los colibríes el dimorfismo sexual es la regla, y este se expresa no solamente en diferencias de tamaño y coloración sino también en comportamiento, uso de recursos y selección de hábitat (Avalos *et al.* 2023). Las hembras y machos de muchas especies de colibríes segregan el hábitat, utilizan diferentes recursos alimenticios, y, además, varían la intensidad del uso de recursos (Howell y Gardali 2003). Estas diferencias entre sexos no están representadas en los nodos de una red trófica con lo que se pierde información. Este aspecto es de gran importancia en redes que incluyen una gran diversidad de especies e interacciones, pues al aumentar la complejidad de la red es muy probable que interacciones poco frecuentes, especialmente en especies raras, no se detecten (Pringle y Hutchinson 2020).

2. Facilitar la interpretación funcional de la red.

La topología tradicional no considera interacciones interespecíficas dentro de un nivel trófico, tales como relaciones competitivas, de interferencia, e incluso de cooperación (Manlove *et al.* 2018). La variación intraespecífica dentro de un nodo, así como las interacciones interespecíficas dentro de un nivel trófico, podrían afectar el grado de modulación y segmentación de una red, y por tanto su estabilidad. Evidentemente, integrar este tipo de información en donde se sigue a individuos específicos en sistemas tan diversos y complejos como una red tripartita conlleva desafíos

considerables de diseño experimental y ejecución.

3. Asegurar la resolución taxonómica de la identidad de las especies de la red.

Este es un reto considerable, especialmente en grupos poco conocidos y fenotípicamente variables, tales como los ácaros florales (Bizzarri *et al.* 2022). Sistemas de polinización más sencillos como los de alta montaña (p.ej., el páramo) que están constituidos por menos especies, podrían generar modelos preliminares para luego expandirse a sistemas más complejos.

4. Aumentar el esfuerzo de muestreo.

Se debe insistir en generar un mayor esfuerzo de muestreo, pues el análisis de redes tróficas en general está limitado por períodos de muestreo cortos que no representan la diversidad de la fenología de las plantas, los movimientos migratorios de los polinizadores, o la dinámica poblacional de los ácaros, y que tienen una representación insuficiente de especies raras. Muy pocos estudios han analizado la variación en la estructura de la red a través de un gradiente de elevación (Maglianesi *et al.* 2015, Pellissier *et al.* 2018). La solución al sesgo de muestreo es simplemente muestrear más y aumentar la representatividad de la muestra tanto espacial como temporalmente, de forma que se asegure que la toma de datos se realice en épocas claves para un hábitat, así como combinar los registros de polen con observaciones visuales de visitación (Vázquez *et al.* 2022), multiplicadas mediante métodos automáticos de registro de visitas tales

como cámaras trampa. Los modelos nulos se han propuesto como una alternativa para generar una línea de base que sirva de comparación con datos de campo (Pellissier *et al.* 2018), pero están de igual modo sesgados por el esfuerzo de muestreo. La solución a la limitante de representatividad no es fácil y es un factor que afecta tanto a redes bipartitas como multitróficas, pero estudios repetidos a través del tiempo podrían generar información para determinar cuán típico es un muestreo individual versus datos de muestreos que abarquen períodos más prolongados.

Es fundamental intensificar el esfuerzo de muestreo para mejorar la comprensión del funcionamiento de las redes. Esto es especialmente importante en sistemas poco alterados por la actividad humana, pues estos permitirían establecer la línea base para analizar las consecuencias de la pérdida de especies sobre la estabilidad de la red, la variación de las redes en función del tiempo, la estacionalidad climática y los gradientes físicos, así como entre diferentes zonas geográficas. La información generada por estos estudios es de gran utilidad para entender la respuesta de las redes tróficas en el contexto del cambio climático que promete intensificar sus efectos en el futuro.

5. Expandir la investigación a una mayor variedad de ecosistemas.

Es claro que las redes multitróficas deben monitorearse en una mayor diversidad de ecosistemas, incluyendo aquellos considerados como antropogénicos. Los ambientes urbanos, los sistemas agrícolas, así como jardines y parques, generalmente se excluyen de

este tipo de análisis. Incluirlos promueve análisis comparativos, así como oportunidades de mejorar el manejo y conservación de los sistemas de polinización especialmente en hábitats dominados por la especie humana.

Conclusiones

Incluir un tercer nivel trófico en el análisis de redes tripartitas es el siguiente paso para comprender la magnitud de la diversidad de interacciones en los trópicos. Para lograrlo, se deben aplicar tecnologías que aumenten la capacidad de recopilar datos, como cámaras trampa, análisis moleculares para la identificación taxonómica de las especies de la red y métodos de monitoreo remoto para seguir individuos específicos. Esto implica cambios tanto en el manejo de datos y su recolección mediante nuevas tecnologías, así como en el avance conceptual del análisis de la diversidad en los sistemas tropicales.

Comprender la base funcional de la diversidad trófica es fundamental para predecir el futuro de la dinámica de las comunidades tropicales y sus sistemas de polinización, especialmente en relación con los crecientes disturbios antropogénicos. Por lo tanto, es esencial continuar avanzando en la investigación de la diversidad de interacciones multitróficas en los trópicos a fin de desarrollar estrategias efectivas de conservación y manejo de los ecosistemas tropicales.

Agradecimientos

La Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica financió el

proyecto 810-C1-082 y la escritura de este manuscrito. El Hotel y Reserva Natural del Bosque Nuboso de Villa Blanca facilitó el desarrollo del proyecto. Pamela Rodríguez, Kevin Avalos Soto, Moisés Quirós, Alejandra Soto, y Leandro Mora colaboraron con la colecta de datos que permitieron generar muchas de las ideas expresadas aquí. Los comentarios de revisores anónimos mejoraron este manuscrito.

Referencias

- Abdala-Roberts, L., Puentes, A., Finke, D. L., Marquis, R. J., Montserrat, M., Poelman, E. H., ... & Björkman, C. 2019. Tri-trophic interactions: bridging species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* 22(12): 2151-2167.
- Andresen, E., Arroyo-Rodríguez, V., y Escobar, F. 2018. Tropical biodiversity: the importance of biotic interactions for its origin, maintenance, function, and conservation. En W. Dáttilo y Rico-Gray, V., eds. *Ecological Networks in the Tropics*. Springer, Cham, Capítulo 1. doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0_1
- Avalos, G., Triana, F., y Klank, J. 2023. Variation in sexual size dimorphism and fit to Rensch's rule in 45 species of Costa Rican hummingbirds. In rev.
- Baker, E. W., y Yunker, C. E. 1964. New blattisociid mites (Acarina: Mesostigmata) recovered from neotropical flowers and hummingbirds' nares. *Annals of the Entomological Society of America* 57 (1): 103-126.
- Bawa, K. S., y Dayanandan, S. 1998. Global climate change and tropical forest genetic resources. *Climatic Change* 39: 473-485.
- Biggs, R., Schlüter, M. y Schoon, M. 2015. *Principles for Building Resilience: Sustaining Ecosystem Services in Social-ecological Systems*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Bizzarri, L., Baer, C. S., y García-Robledo, C. 2022. DNA barcoding reveals generalization and host overlap in hummingbird flower mites: implications for the Mating Rendezvous Hypothesis. *The American Naturalist* 199 (4): 576-583.
- Brosi, B. J. 2016. Pollinator specialization: from the individual to the community. *New Phytologist* 210 (4): 1190-1194.
- Cameron, E. K., Sundqvist, M. K., Keith, S. A., CaraDonna, P. J., Mousing, E. A., Nilsson, K. A., Metcalfe, D. B., y Classen, A. T. (2019). Uneven global distribution of food web studies under climate change. *Ecosphere* 10 (3): e02645. doi.org/10.1002/eccs.2.2645
- Colwell, R. K. 1973. Competition and coexistence in a simple tropical community. *American Naturalist* 107: 737-760.
- Colwell, R. K. 1985. Stowaways on the hummingbird express. *Natural History* 94: 56-63.
- Colwell, R. K. 1986. Community biology and sexual selection: Lessons from hummingbird flower mites. En Case T. J. y Diamond, J., eds. *Community Ecology*. Nueva York: Harper and Row, Capítulo 24.
- Colwell, R. K., y Naeem, S. 1979. The first known species of hummingbird flower mite north of Mexico: *Rliilloseius epoecils* n. sp. (Mesostigmata: Ascidae). *Annals of the Entomological Society of America* 72: 485-491.
- Colwell, R. K., Brehm, G., Cardelús, C. L., Gilman, A. C., y Longino, J. T. 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* 322(5899): 258-261.
- Da Cruz, D. D., Righetti De Abreu, V. H., y Van Sluys, M. 2007. The effect of hummingbird flower mites on nectar availability of two sympatric Heliconia species in a Brazilian Atlantic forest. *Annals of Botany* 100(3): 581-588.
- Dáttilo, W., y Rico-Gray, V. E. 2018. *Ecological Networks in the Tropics*. Cham Springer. doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0
- Dearborn, D. C. 1998. Interspecific Territoriality by a Rufous-Tailed Hummingbird (*Amazilia tzacatl*): Effects of Intruder Size and Resource Value 1. *Biotropica* 30(2): 306-313.
- Dos Santos, F. M., Soares, M. P., Guimarães, G. F., dos Santos, R. M., Ashworth, L., Aguilar, R., y Fernandes, G. W. 2023. Floral biology and pollination ecology of the micro-endemic *Stachytarpheta cassiae* (S. Atkins)(Verbenaceae). *Brazilian Journal of Botany* 46: 1-11.
- Dunn, P. O., y Møller, A. P. (Eds.). 2019. *Effects of Climate Change on Birds*. Nueva York: Oxford University Press.
- Dusbäbek, F., Literak, I., Capek, M., y Havlicek, M. 2007. Ascid mites (Acari: Mesostigmata: Ascidae) from Costa Rican hummingbirds (Aves: Trochilidae), with description of three new species and a key to the *Proctolaelaps belemensis* species group. *Zootaxa* 1484: 51-67.
- Futuyma, D. J., y Moreno, G. 1988. The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19 (1): 207-233.
- Heyneman, A. J., Colwell, R. K., Naeem et al. 1991. Host-plant discrimination: experiments with hummingbird flower mites. En Price, P. W., Fernandes, G. W., Lewinsohn, et al., eds. *Plant-animal interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. Nueva York: John Wiley and Sons, 455-485.
- Howell S. N., y Gardali, T. 2003. Phenology, sex ratios, and population trends of *Selasphorus* hummingbirds in central coastal California. *Journal of Field Ornithology* 74: 7-25
- IPCC. 2022. Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press. doi:10.1017/9781009325844.
- IWDB. 2020. Interaction Web DataBase. <http://www.ecologia.ib.usp.br/iwdb/blog.html>
- Johnson, S. D., y Nicolson, S. W. 2008. Evolutionary associations between nectar

properties and specificity in bird pollination systems. *Biology Letters* 4 (1): 49-52.

Knudsen, J. T., Tollsten, L., Groth, I., Bergström, G., y Raguso, R. A. 2004. Trends in floral scent chemistry in pollination syndromes: floral scent composition in hummingbird-pollinated taxa. *Botanical journal of the Linnean Society* 146 (2): 191-199.

Krantz, G. W., y Walther, D. E. (eds). 2009. *A Manual of Acarology*. Lubbock: Texas Tech University Press. 816 p.

Lara, C., y Ornelas, J. F. 2002. Flower mites and nectar production in six hummingbird-pollinated plants with contrasting flower longevities. *Canadian Journal of Botany* 80: 1216-1228.

Lee, Y., Lee, W., Kanturski, M., Foottit, R. G., Akimoto, S. I., y Lee, S. 2017. Cryptic diversity of the subfamily Calaphidinae (Hemiptera: Aphididae) revealed by comprehensive DNA barcoding. *PLoS One* 12 (4): e0176582. doi.org/10.1371/journal.pone.0176582.

Leimberger, K. G., Dalsgaard, B., Tobias, J. A., Wolf, C., y Betts, M. G. 2022. The evolution, ecology, and conservation of hummingbirds and their interactions with flowering plants. *Biological Reviews* 97 (3): 923-959.

Lewinsohn, T. M., Almeida-Neto, M., Almeida, A., Prado, P. I., y Jorge, L. R. 2022. From insect-plant interactions to ecological networks. *Biota Neotropica* 22. doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2022-1399.

Lindquist, E. E., y Moraza, M. L. 2008. A new genus of flower-dwelling melicharid mites (Acari: Mesostigmata: Ascoidea) phoretic on bats and insects in Costa Rica and Brazil. *Zootaxa* 1685: 1-37.

Locatelli, B., Kanninen, M., Brockhaus, M., Colfer, C.J.P., Murdiyarsa, D., y Santoso, H. 2008. Facing an uncertain future: *How Forests and People Can Adapt to Climate Change*. Bogor: Center for International Forestry Research.

Luna, P., Villalobos, F., Escobar, F., Neves, F. S., y Dáttilo, W. 2022. Global trends in the trophic

specialisation of flower-visitor networks are explained by current and historical climate. *Ecology Letters* 25 (1): 113-124.

Mackin, C. R., Peña, J. F., Blanco, M. A., Balfour, N. J., y Castellanos, M. C. 2021. Rapid evolution of a floral trait following acquisition of novel pollinators. *Journal of Ecology* 109(5): 2234-2246.

Maglianesi, M. A., Blüthgen, N., Böhning-Gaese, K., y Schleuning, M. 2015. Functional structure and specialization in three tropical plant-hummingbird interaction networks across an elevational gradient in Costa Rica. *Ecograph* 38(11): 119-1128.

Malhi, Y., Franklin, J., Seddon, N., Solan, M., Turner, M. G., Field, C. B., y Knowlton, N. 2020. Climate change and ecosystems: Threats, opportunities and solutions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 375 (1794): 20190104. doi.org/10.1098/rstb.2019.0104.

Manlove, K., Aiello, C., Sah, P., Cummins, B., Hudson, P. J., y Cross, P. C. 2018. The ecology of movement and behaviour: a saturated tripartite network for describing animal contacts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285 (1887): 20180670. doi.org/10.1098/rspb.2018.0670.

Markham, A. 1996. Potential impacts of climate change on ecosystems: review of implications for policymakers and conservation biologists. *Climate Research* 6: 179-191.

Marks, J., Garrod, H. M., & Covill, J. W. (2023). Secondary nectar robbing by a Volcano Hummingbird (*Seslasphorus flammula*). *Ornitología Neotropical* 34(1): 1-5.

Maruyama, P. K., Bonizário, C., Marcon, A. P., D'Angelo, G., da Silva, M. M., da Silva-Neto, E. N., Oliveira, P. E., Sazima, I., Sazima, M., Vizentin-Bugoni, J., dos Anjos, L., Rui, A. M., y Marçal-Júnior, O. 2019. Plant-hummingbird interaction networks in urban areas: Generalization and the importance of trees with specialized flowers as a nectar resource for pollinator conservation. *Biological Conservation* 230: 187-194.

- Naskrecki, P., y Colwell, R. K. 1998. Systematics and host plant affiliations of hummingbird flower mites of the genera *Tropicoseius* Bayer and Yunker and *Rhinoseius* Baker and Yunker (Acari: Mesostigmata: Ascidae). Maryland: Entomological Society of America.
- O'Connor, B. M., Colwell, R. K., y Naeem, S. 1997. The flower mites of Trinidad III. The genus *Rhinoseius* (Acari: Ascidae). *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 184: 1-32.
- O'Connor, B. M., Colwell, R.K., y Naeem, S. 1991. Flower mites of Trinidad II. The genus *Proctolaelaps* (Acari: Ascidae). *West North American Naturalist* 51 (4): 348-376.
- Partida-Lara, R., Enríquez, P. L., Ibarra Nuñez, G., y Chamé-Vázquez, E. 2023. Consumption of arthropods by hummingbirds in the Sierra Madre de Chiapas, Mexico. *Avian Biology Research* 16 (1): 21-31.
- Pearson, R.G. 2006. Climate change and the migration capacity of species. *Trends in Ecology and Evolution* 21 (3): 111–113.
- Pellissier, L., Albouy, C., Bascompte, J., Farwig, N., Graham, C., Loreau, M., Maglianesi, M.A., Melián, C.J., Pitteloud, C., Roslin, T., Rohr, R., Saavedra, S., Thuiller, W., Woodward, G., Zimmermann, N. E., y Gravel, D. 2018. Comparing species interaction networks along environmental gradients. *Biological Reviews* 93 (2): 785-800.
- Pringle, R. M., y Hutchinson, M. C. 2020. Resolving food-web structure. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 51: 55-80.
- Proesmans, W., Albrecht, M., Gajda, A., Neumann, P., Paxton, R. J., Pioz, M., Polzin, C., Schweiger, O., Settele, J., Szentgyörgyi, H., Thulke, H., y Vanbergen, A. J. 2021. Pathways for novel epidemiology: plant–pollinator–pathogen networks and global change. *Trends in Ecology & Evolution* 36 (7): 623-636.
- Timóteo, S., Albrecht, J., Rumeu, B., Norte, A. C., Traveset, A., Frost, C. M., ... y Heleno, R. 2023. Tripartite networks show that keystone species can multitask. *Functional Ecology* 37 (2): 274–286. doi.org/10.1111/1365-2435.14206
- Treat, A. E., y Niederman, L. 1967. Three species of *Proctolaelaps* (Acarina, Mesostigmata) from noctuid moths. *American Museum Novitates* 2312: 1–12.
- Trøjelsgaard, K., Jordano, P., Carstensen, D. W., y Olesen, J. M. 2015. Geographical variation in mutualistic networks: similarity, turnover and partner fidelity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282: 20142925. doi.org/10.1098/rspb.2014.2925.
- Vázquez, D. P., Peralta, G., Cagnolo, L., y Santos, M. 2022. Ecological interaction networks. What we know, what we don't, and why it matters. *Ecología Austral* 32 (2bis): 670-697.
- Wallach, A. D., Dekker, A. H., Lurgi, M., Montoya, J. M., Fordham, D. A., y Ritchie, E. G. 2017. Trophic cascades in 3D: network analysis reveals how apex predators structure ecosystems. *Methods in Ecology and Evolution* 8(1): 135-142.
- Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M., y Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77 (4): 1043-1060.
- Williams, K. S., y Simon, C. 1995. The ecology, behavior, and evolution of periodical cicadas. *Annual Review of Entomology* 40(1): 269-295.
- Xiao, H., Dee, L. E., Chadès, I., Peyrard, N., Sabbadin, R., Stringer, M., y McDonald-Madden, E. 2018. Win-wins for biodiversity and ecosystem service conservation depend on the trophic levels of the species providing services. *Journal of Applied Ecology* 55 (5): 2160-2170.
- Zanata, T. B., Dalsgaard, B. O., Passos, F. C., Cotton, P. A., Roper, J. J., Maruyama, P. K., ... y Varassin, I. G. 2017. Global patterns of interaction specialization in bird–flower networks. *Journal of Biogeography* 44(8): 1891-1910.