

**Red de polinización para los Páramos Andinos: Un caso de estudio en el páramo de Matarredonda.**

**Estudiante: Laura Manrique**

**Directora: Eloisa Lasso**

**Codirector: Emilio Realpe**

**Universidad de los Andes**

**Facultad de Ciencias**

**Departamento de Ciencias Biológicas**

**15 de noviembre 2022**

## Resumen

Los páramos son ecosistemas tropicales que se encuentran por encima de los 2800 m.s.n.m en Centroamérica y Suramérica. Son reservorios de agua esenciales para las ciudades y comunidades vecinas e importantes *hotspots* de biodiversidad con alrededor de un 80% de especies endémicas. Sus especies únicas y la estabilidad de sus interacciones ecológicas están amenazadas por el cambio climático, la minería y la fragmentación del hábitat. Para entender lo sensible que puede ser el páramo a los cambios climáticos y antropogénicos, debemos evaluar si sus redes de plantas-polinizadores son especialistas o generalistas e identificar especies claves en mantener la estructura de la red. En caso de que el páramo tenga una red especializada podría ser más vulnerable ya que si un miembro de la interacción desaparece, el otro también se verá afectado. Las únicas redes de polinización que se han publicado hasta la fecha para el páramo se construyeron para los páramos de Venezuela y muestran un sistema de polinización especializado donde la mayoría de las especies interactúan con pocas especies, y serían por lo tanto vulnerables. Dado el limitado número de estudios, seguimos teniendo la necesidad de entender si otros páramos también tienen redes especialistas y serían por lo tanto vulnerables o si pueden tener redes generalistas. Aquí estudiamos la red de plantas-polinizadores del Páramo de Matarredonda en la cordillera oriental utilizando datos de visitas de polinizadores con una estrategia de muestreo fitocéntrica, en la cual se monitorearon 31 especies de plantas. Tras 176 h de observación, a lo largo de 13 meses, se tienen registros para 79 morfoespecies de polinizadores, incluyendo colibríes, murciélagos, himenópteros, dípteros, lepidópteros, coleópteros y hemípteros. Nuestros datos muestran una mayor riqueza de polinizadores comparado con los estudios en Venezuela donde se registraron solo 13 especies de visitantes florales, lo que sugiere interacciones más complejas en el Páramo de Matarredonda. Además, la red mostró una topología modular moderadamente especializada ( $H2' = 0.49$ ) con baja conectividad (0.08), bajo anidamiento (7) y asimetría de la especialización negativa (-0.017). La mayoría de sus especies mostraron valores de grado de especialización ( $d'$ ) indicativos de especies generalistas (Promedio de polinizadores  $d' = 0.3$ ; promedio de plantas  $d' = 0.44$ ). El conjunto de parámetros de la red sugiere que el páramo de Matarredonda posee un sistema de polinización especialista, pero con un gran componente de especies generalistas que dado el bajo anidamiento y la asimetría de las interacciones podría ser vulnerable y encontrarse en riesgo. Se identificaron 12

especies que son claves para la estabilidad de la red como conectores y centros de módulo que son: *Bombus rubicundus*, *Bombus cf. hortulanus*, *Apis mellifera*, *Alychnus suturalis*, *Hesperomeles obtusifolia*, cuatro dípteros, dos coleópteros y un lepidóptero. El polinizador más generalista encontrado fue *Bombus rubicundus* que visita 26 especies y cumple un rol central en la red. Estas especies deben ser monitoreadas y deben ser centrales en programas de conservación y restauración de los páramos colombianos.

**Palabras clave:** Biodiversidad de polinizadores, conservación del páramo, índice de especialización, interacciones del ecosistema, red de polinización.

## Introducción

Las plantas vasculares en los páramos se encuentran relativamente bien estudiadas (Llambí & Cuesta, 2014) pero la información sobre las interacciones entre plantas y polinizadores es escasa (Llambí & Cuesta, 2014; Pelayo *et al.*, 2019; Pelayo *et al.*, 2021). Las relaciones planta-polinizador son consideradas relaciones coevolutivas entre la planta, que busca atraer a uno o varios polinizadores con el fin de reproducirse evitando o reduciendo la endogamia, y el polinizador que busca alimento (néctar o polen) ofrecido por la flor como recompensa. Los polinizadores afectan usualmente el éxito reproductivo de su contraparte teniendo un rol fundamental en mantener las poblaciones en el tiempo y también ha sido central en generar radiaciones de especies a tasas elevadas en diferentes clados de angiospermas (Lagomarsino *et al.*, 2016; Valente *et al.*, 2012). Estudios que expongan las interacciones de polinización en el páramo son necesarios para aumentar el entendimiento que se tiene con respecto al pasado, el presente y el futuro de la comunidad que habita en este ambiente. Esto es particularmente apremiante dado que el 86% de las especies de plantas con flor en el páramo son endémicas (Londoño *et al.*, 2014) y gran cantidad de sus interacciones de polinización podrían ser únicas. Esta característica sumada a la vulnerabilidad del ecosistema por el calentamiento global y la fragmentación del hábitat convierte el estudio de la polinización en un tema apremiante para el monitoreo del ecosistema (Pelayo *et al.*, 2021).

El páramo es un ecosistema neotropical considerado como centro de biodiversidad o “hotspot” de gran importancia debido a su historia biogeográfica (Llambí & Cuesta, 2014), sus condiciones abióticas y la cantidad enorme de endemismos que acoge (Madriñán *et al.*,

2013; Sklenář *et al.*, 2014). Este ecosistema se ubica por debajo de las nieves perpetuas, a 4700 m.s.n.m., y por encima del bosque altoandino, a 2800 m.s.n.m. (Madriñán *et al.*, 2013; Alzate-Guarín & Murillo-Serna, 2016). A la elevación que se encuentra el páramo es común que se den condiciones climáticas adversas como bajas temperaturas (la temperatura media está entre 3 y 9°C), frecuente nubosidad y fuertes vientos (Alzate-Guarín & Murillo-Serna, 2016; Gómez-Murillo & Cuartas-Hernández, 2016). Dada estas condiciones climáticas adversas se ha propuesto que los páramos debieran tener poca diversidad de polinizadores y hasta ahora existe un escaso número de polinizadores reportados para este ecosistema (Franco-Saldarriaga & Bonilla-Gómez, 2020; Pelayo *et al.*, 2019; Pelayo *et al.*, 2021). Por ejemplo, especies del género endémico *Espeletia* son visitadas por *Bombus* en el día y lepidópteros de las familias Pyralidae, Noctuidae y Geometridae en la noche (Fagua & Gonzalez, 2007). Otros estudios han reportado visitas de aves pertenecientes a la familia Trochilidae para el género *Puya* (Franco-Saldarriaga & Bonilla-Gómez, 2020; Rivadeneira *et al.*, 2020), junto a otros lepidópteros, himenópteros y dípteros como visitantes de gran variedad de angiospermas en el páramo (Berry & Calvo, 1991; Pelayo *et al.*, 2019). En los páramos de Venezuela se reportaron sólo 13 especies de visitantes florales después de 96 horas de observación (Pelayo *et al.*, 2019) y 199 horas de observación en un segundo estudio (Pelayo *et al.*, 2021).

En la actualidad, el páramo está siendo afectado gravemente por procesos antrópicos de fragmentación y minería (Madriñán *et al.*, 2013), y por el aumento de temperatura debido al calentamiento global (Lasso *et al.*, 2021). Estas alteraciones en el ecosistema pueden promover la extinción local de especies, teniendo como consecuencia un desequilibrio en las interacciones. El aumento en temperatura puede resultar en cambios fenológicos y de distribución espacial de las especies, promoviendo la pérdida de interacciones (Hegland *et al.*, 2009). Esto puede llevar a una preocupación mayor o menor dependiendo del tipo de interacciones presentes en el ecosistema, las cuales pueden ser de tipo generalista o especialista, donde los especialistas se relacionan con una o pocas especies y los generalistas se relacionan con muchas especies (Landi *et al.*, 2018). Se supone que las especies generalistas le confieren mayor estabilidad al ecosistema, ya que si una especie desapareciera su rol funcional podría ser reemplazado fácilmente por otras especies en la comunidad. Por

el contrario, en la interacción de tipo especialista y simétrica, si uno de los dos desaparece el otro está destinado a desaparecer también (Gill *et al.*, 2016).

Una forma de monitorear los ecosistemas amenazados es mediante el estudio de las redes de polinización (Gao *et al.*, 2021; Soares *et al.*, 2017). Estas redes exponen las interacciones planta - polinizador describiendo las relaciones mediante una red que enlaza las especies de plantas de una comunidad con sus polinizadores. Además de ser una herramienta visual, se puede inferir la topología de la red para entender cómo son sus interacciones. Los parámetros más usados para comparar comunidades son el grado de especialización  $H2'$  y  $d'$ , anidamiento y modularidad. Los índices  $H2'$  y  $d'$  describen cómo las especies están aprovechando el recurso (néctar o polen para polinizador y visita de polinizadores para la planta) en la comunidad, el primero realiza los cálculos para toda la red, mientras que el segundo calcula el uso del recurso por cada especie (Dormann, 2011; Johanson *et al.*, 2019). Valores altos de ambos indican mayor especialización, mientras que valores bajos señalan menor especialización en la red ( $H2'$ ) y generalización de la especie ( $d'$ ). El anidamiento es una medida que muestra si las interacciones se están dando de forma anidada, es decir, la red sigue un patrón en que las especies generalistas interactúan solo con especies especialistas (Flórez-Gómez *et al.*, 2020). La modularidad de una red indica un patrón específico en donde las especies que se encuentran dentro de los módulos interactúan más entre ellos que con el resto de las especies de la red, dando lugar a conjuntos de especies interactuando entre sí (Olesen *et al.*, 2007). De esta forma una red generalista, anidada y modular tiene una mayor robustez ante posibles disturbios que puedan ocurrir en el futuro (Ashworth *et al.*, 2004; Olesen *et al.*, 2007; Bascompte, 2009).

Las redes de interacción planta-polinizador pueden ser más informativas que la lista de especies y medidas de diversidad para evaluar los efectos de disturbios y del cambio climático en comunidades. Teniendo en cuenta que las redes varían con la integridad de los ecosistemas, Soares *et al.* (2017) proponen que estudios de la red planta-polinizador pueden ayudar a predecir las consecuencias de los impactos antropogénicos sobre la biodiversidad y los procesos ecológicos. Por ejemplo, ellos proponen que el grado de especialización ( $d'$ ) puede ser útil para monitorear si un disturbio genera cambios en la organización de las interacciones. Un ejemplo de su uso lo expone el estudio de Kaiser-Bunbury *et al.* (2017),

donde los autores comparan las redes de polinización en parcelas restauradas mediante la remoción de especies de plantas exóticas, con parcelas control. Al cabo de un año encontraron mayor riqueza de polinizadores junto con mayor generalización de las especies en las parcelas restauradas, por lo cual la remoción de especies invasoras estaba aumentando la robustez de la comunidad (Kaiser-Bunbury *et al.*, 2017). Dado el potencial que tiene el estudio de redes planta-polinizador para entender el estado de una comunidad y sus futuras respuestas al cambio climático y antropogénico, y en vista de las amenazas a las que está expuesto el páramo, hay una clara necesidad de estudiar las redes de planta-polinizador de este ecosistema.

Las únicas redes de polinización que se han publicado hasta la fecha para el páramo fueron realizadas en los páramos de Venezuela y muestran un sistema de polinización especialista con baja riqueza donde la mayoría de las especies interactúan con pocas especies (Pelayo *et al.*, 2019; Pelayo *et al.*, 2021). Si todos los páramos tuvieran redes de interacciones de tipo especialista serían vulnerables al cambio climático dado que la desaparición de alguna especie de polinizador o de planta podría llevar a la desaparición de su contraparte mutualista (Gill *et al.*, 2016) afectando la diversidad y funcionamiento de este ecosistema (Pelayo *et al.*, 2019). Sin embargo, no sabemos si todos los páramos tendrán una red especialista. También se podría esperar que el páramo posea un sistema de polinización generalista dado que el páramo es un ecosistema relativamente joven (Hammen & Cleef, 1986) con gran cantidad de linajes de plantas que han diversificado rápido y recientemente (Madriñan *et al.*, 2013), donde el tiempo para la evolución y surgimiento de interacciones especialistas ha sido corto. Si los sistemas de polinización de los páramos fueran generalistas, implicaría que si una especie desaparece otra puede reemplazarla en su rol (Gill *et al.*, 2016) y la comunidad tendría bastante estabilidad por su redundancia funcional. Para entender qué les espera a los páramos debemos entender la naturaleza de sus redes de polinización e identificar especies claves de la red para así poder monitorearlas y plantear políticas de conservación acertadas.

En este proyecto busco exponer la red de interacciones planta – polinizador que tienen lugar en el páramo Matarredonda usando datos de registro de visita de polinizadores. Los objetivos específicos del proyecto fueron: 1) Describir la red de interacciones planta – polinizador encontradas en el páramo Matarredonda, 2) identificar si la estructura de la red de

polinización en el páramo de Matarredonda se alinea con un sistema de polinización generalista o especialista e 3) identificar especies claves que mantienen la topología de la red, las cuales sería prioritario conservar. Se hipotetiza que si las condiciones adversas climáticas típicas del páramo limitan la presencia de polinizadores esperaríamos observar un sistema de tipo especialista con pocas especies como en los páramos de Venezuela (Pelayo *et al.*, 2019; Pelayo *et al.*, 2021). Alternativamente, el páramo de Matarredonda podría tener un sistema de polinización generalista dada la alta diversidad de especies de plantas presentes, muchas de ellas provenientes de linajes jóvenes que no han tenido el tiempo evolutivo suficiente para desarrollar interacciones muy especialistas, y debido a su localización en una matriz de bosques andinos y cultivos que podrían proporcionar especies adicionales de polinizadores al ecosistema.

## **Metodología**

### **Área de estudio**

El estudio se llevó a cabo en el páramo del “Parque Ecológico Matarredonda” localizado en la cordillera oriental, sobre la carretera vía Choachí (4° 33' 00.1'' N; 73° 59' 32.1'' W) (Lasso *et al.*, 2021). Este tiene un área de 2375 ha (Castaño Carmona, 2020) y está a una elevación de 3300 m.s.n.m. En este páramo la precipitación anual es 1178 mm y la temperatura promedio 8°C (Lasso *et al.*, 2021).

### **Observación de polinizadores**

Para la construcción de la red utilizamos un sistema de monitoreo fitocéntrico, realizando observaciones de visitas de polinizadores a las especies de plantas dominantes y más comunes del páramo (Tabla 1) (Kaiser-Bunbury *et al.*, 2017; Kaiser-Bunbury *et al.*, 2011; Ramos-Jiliberto *et al.*, 2010). Estos monitoreos se realizaron utilizando como unidad de muestreo observaciones de 20 minutos en al menos ocho individuos por especie de planta. La distancia entre individuos era de al menos 30 metros. Sólo se incluyeron en la red registros de visitantes florales que tuvieran contacto con las partes reproductivas de la flor y que pudiéramos comprobar que cargaran polen sobre su cuerpo al coleccionarlos. Con el fin de observar interacciones con insectos, se realizaron observaciones a metro y medio de las

flores, mientras que para observar aves se realizaron observaciones con binoculares a 10 metros. También se usaron cámaras trampa (Bushnell 30MP Core S-4K) y se registraron videos con GoPro (GoPro HERO9 Black) para aumentar el esfuerzo de muestreo. Todas las observaciones fueron realizadas entre agosto del 2021 y septiembre del 2022 de 8:30 a 15:30. En total se realizaron 176 horas de observación (39 horas con cámara y 137 de observación directa), que abarcaron la estación seca y de lluvia. Adicionalmente se realizaron unos 10 monitoreos nocturnos, con el fin de documentar los polinizadores nocturnos de *Puya goudotiana*. El esfuerzo de muestreo se evaluó mediante una curva de acumulación de especies tanto para el número de polinizadores como de interacciones (Pelayo *et al.*, 2019; Pelayo *et al.*, 2021) usando Estimates versión 9.1 y el estimador Chao 2 (Pelayo *et al.*, 2019; Pelayo *et al.*, 2021).

### **Determinación de especímenes**

La determinación de los especímenes se llevó a cabo en el sitio de estudio. Las plantas fueron determinadas a especie con ayuda de guías de plantas de páramo (Madriñán, 2012; Betancur *et al.*, 2018) y con la confirmación de colegas botánicos. Las aves fueron identificadas con ayuda de la aplicación Merlin y luego confirmadas con colegas ornitólogos. Los insectos se colectaron y se determinaron en el laboratorio, con ayuda de claves dicotómicas (Triplehorn *et al.*, 2005; Fernández, 2006). Todos los especímenes colectados fueron observados bajo el estereoscopio para confirmar que transportaban polen y poder considerarlos polinizadores. El almacenamiento de los especímenes se llevó a cabo en la colección de entomología Andes-E del Museo de Historia Natural C.J. Marinkelle de la Universidad de los Andes.



**Tabla 1.** Especies de plantas monitoreadas y esfuerzo de muestreo en términos de individuos y horas de observación.

Especie	Familia	N de individuos observados	Horas de observación	Fecha de monitoreo
<i>Bomarea crassifolia</i>	Alstroemeriaceae	16	6.9	Ago 21; Abr, Jun 22
<i>Ageratina gynoxoides</i>	Asteraceae	8	2.6	Ago-Dic 21; Mar, Jul 22
<i>Diplostegium philicoides</i>	Asteraceae	15	5	Ago-Dic 21; May, Jul, Ago 22
<i>Espeletia grandiflora</i>	Asteraceae	9	3.1	Ago-Oct 21; May-Sept 22
<i>Espeletiosis corymbosa</i>	Asteraceae	11	5.3	Ago-Oct 21; Mar, May, Jun-Sept 22
<i>Pentacalia vaccinioides</i>	Asteraceae	8	2.4	Ago, Oct, Dic 21; Ago-Sept 22
<i>Pentacalia ledifolia</i>	Asteraceae	11	7.4	Ene-Abr 22
<i>Senecio formosoides</i>	Asteraceae	8	3.3	Ago, Sept, Nov 21; Ago-Sept 22
<i>Berberis goudotii</i>	Berberidaceae	8	13.7	Oct 21; Abr 22
<i>Puya goudotiana</i>	Bromeliaceae	25	19.7	Feb-Jul 22
<i>Puya nitida</i>	Bromeliaceae	13	18.1	Feb-Ago 22
<i>Puya trianae</i>	Bromeliaceae	8	4.3	Jul-Ago 22
<i>Lobelia tenera</i>	Campanulaceae	8	2.5	Nov-Dic 21; Ago-Sept 22
<i>Valeriana pilosa</i>	Caprifoliaceae	10	3.4	Sept 21; Abr-Jun, Ago-Sept 22
<i>Bejaria resinosa</i>	Ericaceae	8	7.7	Ago-Nov 21; Jun-Sept 22
<i>Macleania rupestris</i>	Ericaceae	13	7.8	Ago 21; Mar-Jun y Ago-Sept 22
<i>Gautheria anastomosa</i>	Ericaceae	8	2.9	Sept-Oct 21; Feb, Abr y Jun 22
<i>Pernettya prostrata</i>	Ericaceae	12	4.1	Sept 21; Mar, Jun y Ago 22
<i>Gentianella corymbosa</i>	Gentianaceae	8	2.7	Ago-Nov 21; Sept 22
<i>Halenia kalbreyeri</i>	Gentianaceae	10	3.6	Ago-Sept 21; Jun, Sept 22
<i>Geranium multiceps</i>	Geraniaceae	15	5	Ago-Nov 21; Mar, Jul, Sept 22
<i>Hypericum goyanessi</i>	Hypericaceae	12	6	Ago-Sept 21; Mar, Jun, Ago 22
<i>Hypericum strictum</i>	Hypericaceae	10	5.1	Sept 21; Mar-abr, Jun-Jul 22
<i>Orthrosanthus chimboracensis</i>	Iridaceae	8	2.6	Sept 21; Feb-Abr, Jul, Sept 22
<i>Bucquetia glutinosa</i>	Melastomataceae	11	6.3	Ago-Oct 21; May 22
<i>Castratella piloselloides</i>	Melastomataceae	12	4.8	Sept 21; Mar, May 22
<i>Castilleja integrifolia</i>	Orobanchaceae	19	7.4	Sept-Dic 21; Mar-Sept 22
<i>Monnina aestuans</i>	Polygalaceae.	8	2.5	Sept-Oct, Dic 21; Feb-Abr 22
<i>Hesperomeles obtusifolia</i>	Rosaceae	12	4.9	Feb-Abr 22
<i>Arcytophyllum nitidum</i>	Rubiaceae	23	12.5	Sept-Nov 21; Jun 22
<i>Aragoa abietina</i>	Scrophulariaceae	19	8.5	Ago, Oct, Dic 21; Feb-Ago 22

## Construcción de la red

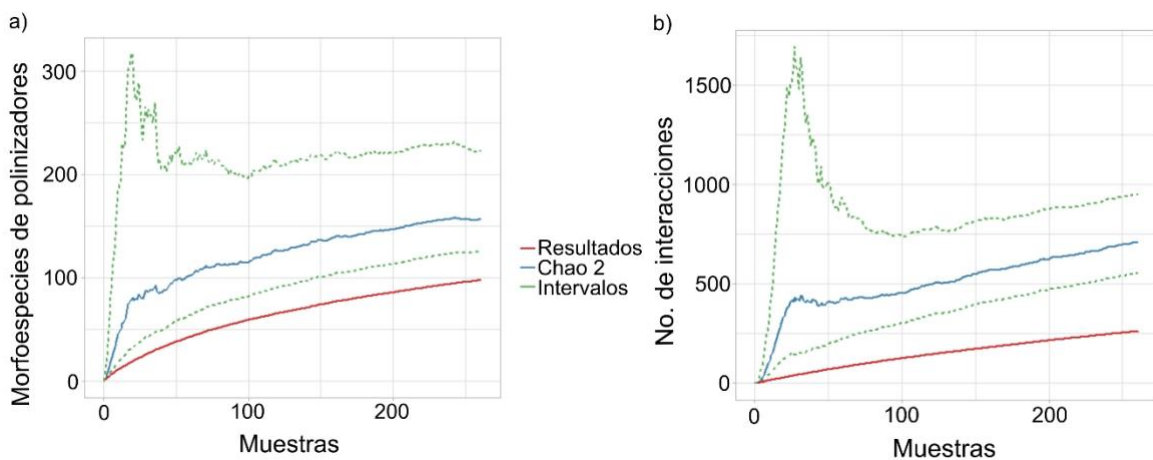
La red se construyó con ayuda del paquete “Bipartite” (Dormann *et al.*, 2008) en R (Versión 4.1.3). Se usó la función “*plotweb*” junto con la matriz de las frecuencias de visita de los polinizadores. Además, con el mismo paquete se calcularon sus propiedades estructurales y los resultados se compararon con modelos nulos (1000 réplicas) para probar su significancia. Las métricas calculadas fueron:

- Conectancia (Dormann *et al.*, 2009): Se refiere al número de interacciones observadas ( $L$ ) dividido por las interacciones posibles donde el número de interacciones posibles es el número de plantas ( $m$ ) multiplicado por el número de polinizadores ( $n$ ) (Landi *et al.*, 2018). El valor de la conectancia puede estar entre 0 y 1 donde valores bajos indican poca interconectividad entre las especies, por lo que bajas conectancias se asocian a redes más especialistas (Blüthgen *et al.*, 2006).
- Asimetría de la especialización (Dormann *et al.*, 2009): Es una medida que indica si uno de los grupos, ya sea plantas o polinizadores tiene mayor especialización que el otro. Los valores posibles van desde -1 a 1, donde valores negativos indican que las plantas son más especializadas y valores positivos indican mayor especialización de los polinizadores (Blüthgen *et al.*, 2007).
- Índice de especialización de la red ( $H_2'$ ) (Dormann *et al.*, 2009): Es un valor que expone la especialización de la red entera de polinización (Blüthgen *et al.*, 2006), adquiriendo el valor de 1 para una red totalmente especializada y 0 para una red sin especialización de sus especies (Flórez-Gómez *et al.*, 2020).
- Índice de especiación de las especies ( $d'$ ) (Dormann, 2011): Hace referencia a un valor que muestra qué tan especialista es cada especie incluida en la red (Dormann, 2011). Sus valores van de 0 a 1, donde 0 hace referencia a una especie totalmente generalista y 1 a una especie totalmente especialista (Blüthgen *et al.*, 2006). Con el fin de exponer la especialización y generalización de las especies los valores  $d'$  se utilizaron para graficar dos histogramas con las frecuencias obtenidas tanto para plantas como polinizadores.

- Anidamiento (Dormann *et al.*, 2009): Esta métrica se utiliza para saber si las especies especialistas interactúan solo con grupos de especies generalistas, para dar un patrón anidado (Flórez-Gómez *et al.*, 2020). Hay varios índices que permiten calcular anidamiento, sin embargo, el más usado por la mayoría de los estudios es el NODF (Britton *et al.*, 2016). El cual se mide de 0 a 100, donde valores de 100 hacen referencia a una red completamente anidada. Para nuestro análisis usamos el WNODF (weighted NODF), ya que tenemos registrada la frecuencia de cada interacción observada.
- Modularidad (Dormann *et al.*, 2008): Esta es una característica que permite medir si se están formando conjuntos de interacciones dentro del total de interacciones de la red, dentro de estos conjuntos o subredes las especies dentro de un módulo interactúan más con las especies dentro del módulo que con las especies fuera de él (Bascompte, 2009; Olesen *et al.*, 2007). Además, para conocer la relevancia de cada especie para la topología de la red se calcularon los valores  $c$  que indican el grado de conectividad entre módulos y los valores  $z$ , que muestran el grado de conectividad dentro de los módulos (Olesen *et al.*, 2007). Para este estudio se usó el método de Beckett (2015), ya que su algoritmo es menos variable comparado con el algoritmo “QuanBiMo” propuesto por Dormann y Strauss en el 2014 (Dormann *et al.*, 2008). A pesar de su estabilidad, se realizó el análisis usando la función “*metacomputemodules*” 5 veces para la matriz de interacciones y se calcularon los valores  $c$  y  $z$ , junto con la gráfica de módulos usando el modelo que arrojó mayor ajuste a la matriz de datos (0.511). Se utilizaron los valores umbral de 0.62 para  $c$  y 2.6 para  $z$  para identificar las especies conectoras (si pasan el umbral para  $c$ ), las especies centros de módulo (si pasan el umbral para  $z$ ) y especies centro de red (si están por encima de ambos umbrales). Aquellas que están por debajo de ambos umbrales se consideran especies periféricas (Dormann *et al.*, 2008; Olesen *et al.*, 2007). Usamos la función “*plotModuleWeb*” para identificar y graficar, los módulos y las especies que los componen.

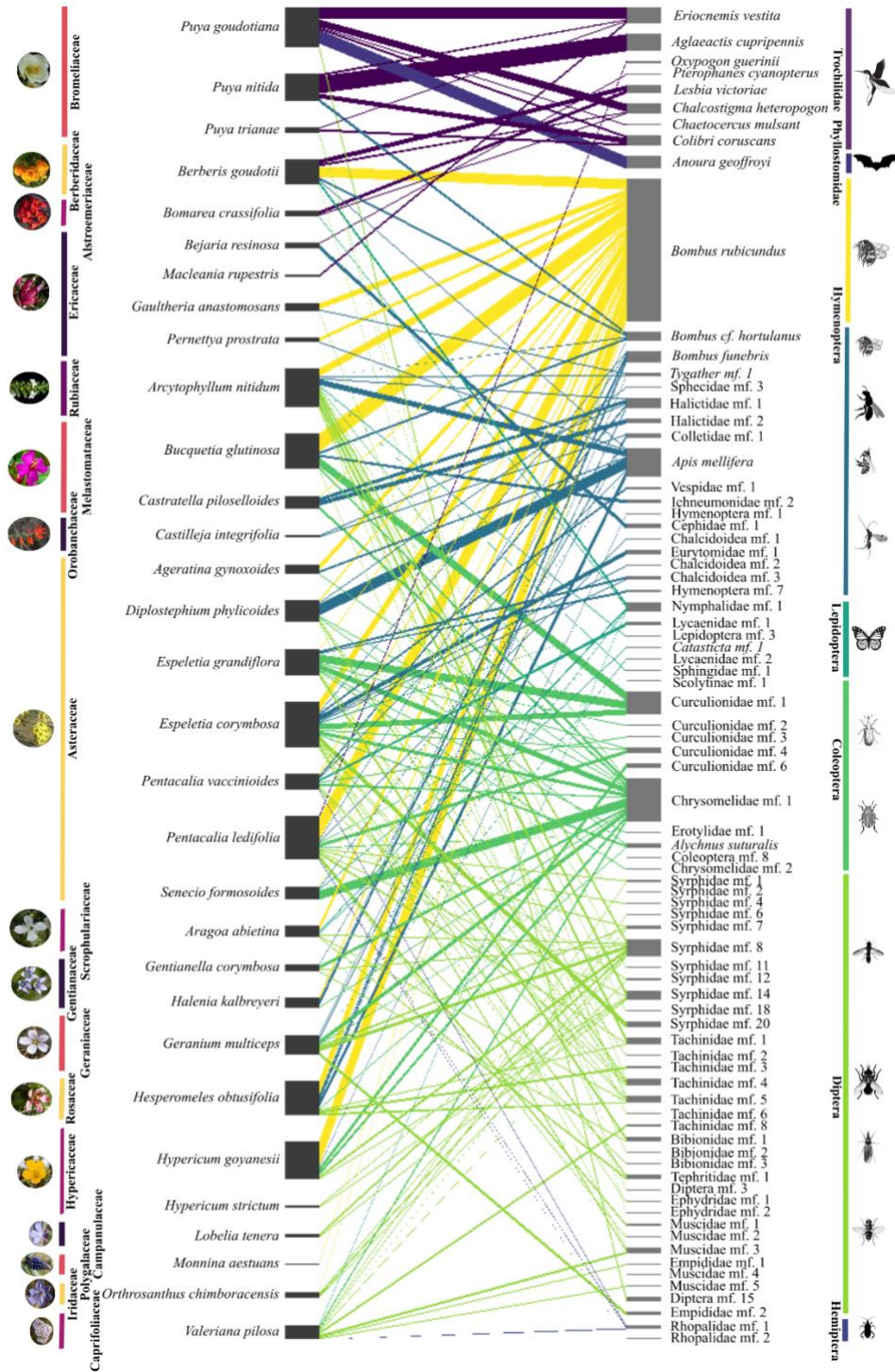
## Resultados

En total se realizaron 176 horas de observación (39 horas con cámara y 137 de observación directa) a lo largo de un año, desde agosto 2021 a septiembre 2022. En este tiempo, se obtuvieron datos para 31 especies de plantas (Tabla 1), las cuales fueron visitadas por 79 morfoespecies de polinizadores dando lugar a 586 interacciones. La curva de acumulación de especies para polinizadores (Figura 1a) refleja un muestreo del 63% de la comunidad, mientras que la curva de acumulación de interacciones muestra que registramos un 37% de las posibles interacciones (Figura 1b).



**Figura 1.** Curvas de acumulación paramétricas del análisis de Chao 2. a) Resultados para el muestreo de polinizadores y b) para el muestreo de las interacciones. La línea roja indica el número de registros por el número de muestras, la azul el promedio del estimador Chao 2 y la verde los valores máximos y mínimos de valores esperados.

Dentro de los polinizadores hay ocho especies de aves de la familia Trochilidae (colibríes) y el murciélago *Anoura geoffroyi*. El resto de interacciones fueron con insectos, se registraron diferentes grupos de abejas incluyendo *Apis mellifera*, especies en los géneros *Bombus* y *Thygater*, especies de las familias Colletidae, Halictidae y Sphecidae; himenópteros, pertenecientes a las familias: Cephidae, Eurytomidae, Vespidae e Ichneumonidae; lepidópteros de las familias Nymphalidae, Lycaenidae y Sphingidae, coleópteros pertenecientes a las familias Chrysomelidae, Erotylidae, Lampyridae y Curculionidae y a la subfamilia Scolytinae; y dípteros pertenecientes a las familias Syrphidae, Tachinidae, Bibionidae, entre otras.



**Figura 2.** Red de polinización bipartita para el páramo Matarredonda. La red muestra en el lado izquierdo las especies de plantas, en el derecho las morfoespecies de polinizadores y entre ellas las interacciones que se observaron. El grosor de la conexión está relacionado con la frecuencia de interacción. Las siluetas a la derecha de la red y sus barras de color muestran los grandes grupos de polinizadores. En la izquierda las barras de color están agrupando las especies de plantas por familias.

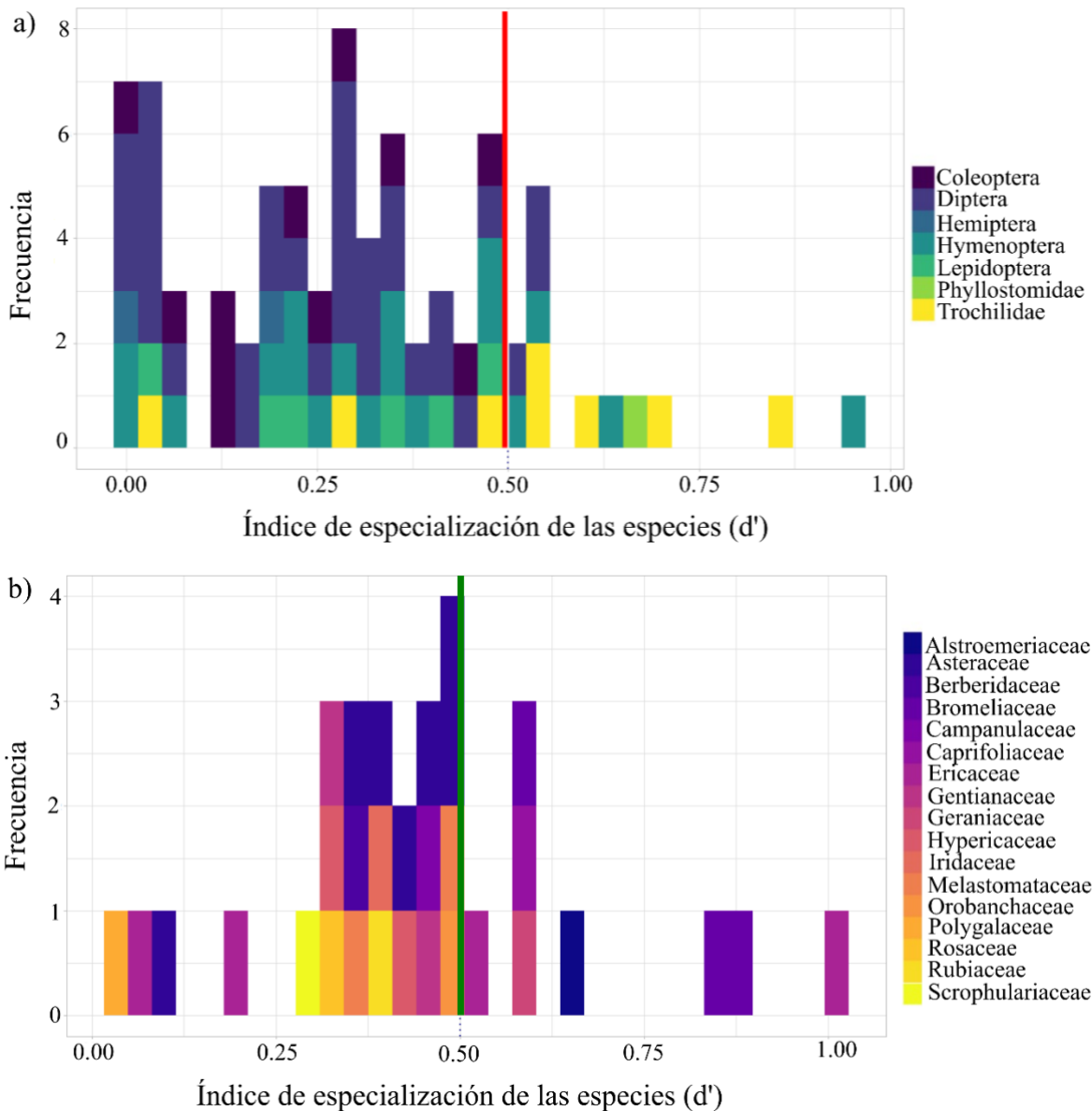
Los dípteros fueron el grupo con mayor número de especies representando 44% de los polinizadores registrados, seguidos por los himenópteros (19%), coleópteros (14%), colibríes (9%) y los grupos restantes que suman un 10%. A pesar de que los himenópteros tienen pocas especies son los que poseen el 45% de las interacciones en total, este grupo es seguido por los dípteros con un 20%, coleópteros 16% y colibríes 12%. Dentro de las 31 especies de plantas muestreadas las especies de la familia Asteraceae comprenden el mayor número de interacciones, agrupando el 33%, seguidas de las Bromeliaceae con un 13%. Las demás familias poseen menos de 10% de interacciones, puesto que la mayoría están siendo representadas solo por una especie.

Las 31 especies de plantas de páramo estudiadas se relacionaron con las 79 morfoespecies de polinizadores como se muestra en la red de polinización (Figura 2). De las 196 interacciones 48 fueron débiles  $\geq 3$  (24.5%) (Kaiser-Bunbury *et al.*, 2011). En la red se observa que *Bombus rubicundus* interactúa con 26 de las 31 especies de plantas y que los dípteros poseen la mayor riqueza de morfoespecies de polinizadores.

Los resultados obtenidos se asocian con una red de baja conectancia (0.08), asimetría de la interacción negativa (-0.075) y valores bajos de anidamiento (7.64; Tabla 2). La conectancia baja indica que hay pocas interacciones entre las especies involucradas, esto se evidencia pues de las 2449 interacciones posibles se registraron 196, es decir un 8%. Por otro lado, valores negativos de asimetría indican que las plantas son más especialistas que los animales y los valores bajos de anidamiento que las especies generalistas en la red están interactuando de forma azarosa entre generalistas y especialistas (Johanson *et al.*, 2019).

**Tabla 2.** Métricas e índices de la estructura de las redes de polinización del páramo de Matarredonda.

<b>Métrica</b>	<b>Valor</b>
Conectancia	0.08
Asimetría de la especialización	-0.075
Índice de especialización H2'	0.489
Promedio índice d' plantas	0.44
Promedio índice d' polinizadores	0.3
Anidamiento WNODF	7.64
Modularidad	0.51
N de Módulos	11

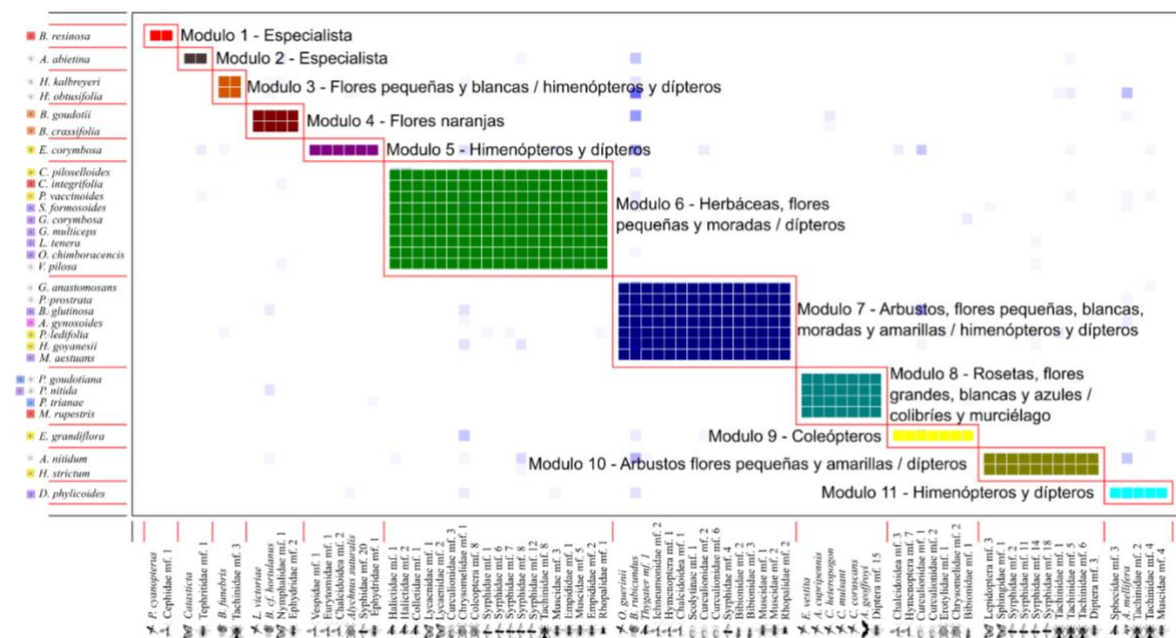


**Figura 2.** Histogramas que muestran la distribución de los valores  $d'$  en plantas y polinizadores. En el eje X se encuentran los posibles valores de  $d'$  mientras que en el eje Y se encuentra el número de especies en que este fue encontrado. Se pueden observar la distribución para polinizadores (a) y plantas (b). En ambas gráficas los colores agrupan cada una de las especies y morfoespecies en grupos taxonómicos (familias en el caso de plantas y familias y órdenes en el caso de animales).

El índice de especialización  $H2'$  para el páramo de Matarredonda es moderadamente especialista (0.49). Sin embargo, posee muchas interacciones generalistas según lo indica el índice  $d'$  tanto para polinizadores (promedio = 0.30) como plantas (promedio = 0.44).

Valores más cercanos a 0 indican que la especie maximiza el uso del nicho, por lo que las especies son más oportunistas, es decir, generalistas. El promedio  $d'$  más especialista de las plantas concuerda con el valor negativo de la asimetría en la interacción, es decir, efectivamente las plantas son más especialistas que los animales.

En la distribución de los valores  $d'$  de las especies de polinizadores (Figura 3a) y de plantas (Figura 3b) se ve que la mayoría de las especies tiene valores menores a 0.5 indicativo de que tienden a ser más generalistas. Los polinizadores más especialistas (valores mayores a 0.5) son colibríes, murciélago y dos himenópteros. Mientras que dípteros, coleópteros y la mayoría de los himenópteros son los que poseen mayor generalización en la utilización de los recursos (Figura 3a). Por otro lado, las plantas más especialistas son las pertenecientes a los géneros *Puya*, *Bejaria* y *Bomarea*, mientras que las especies en las familias Asteraceae, Ericaceae y Polygalaceae tienen los valores más bajos de  $d'$ , siendo las más generalistas (Figura 3b).



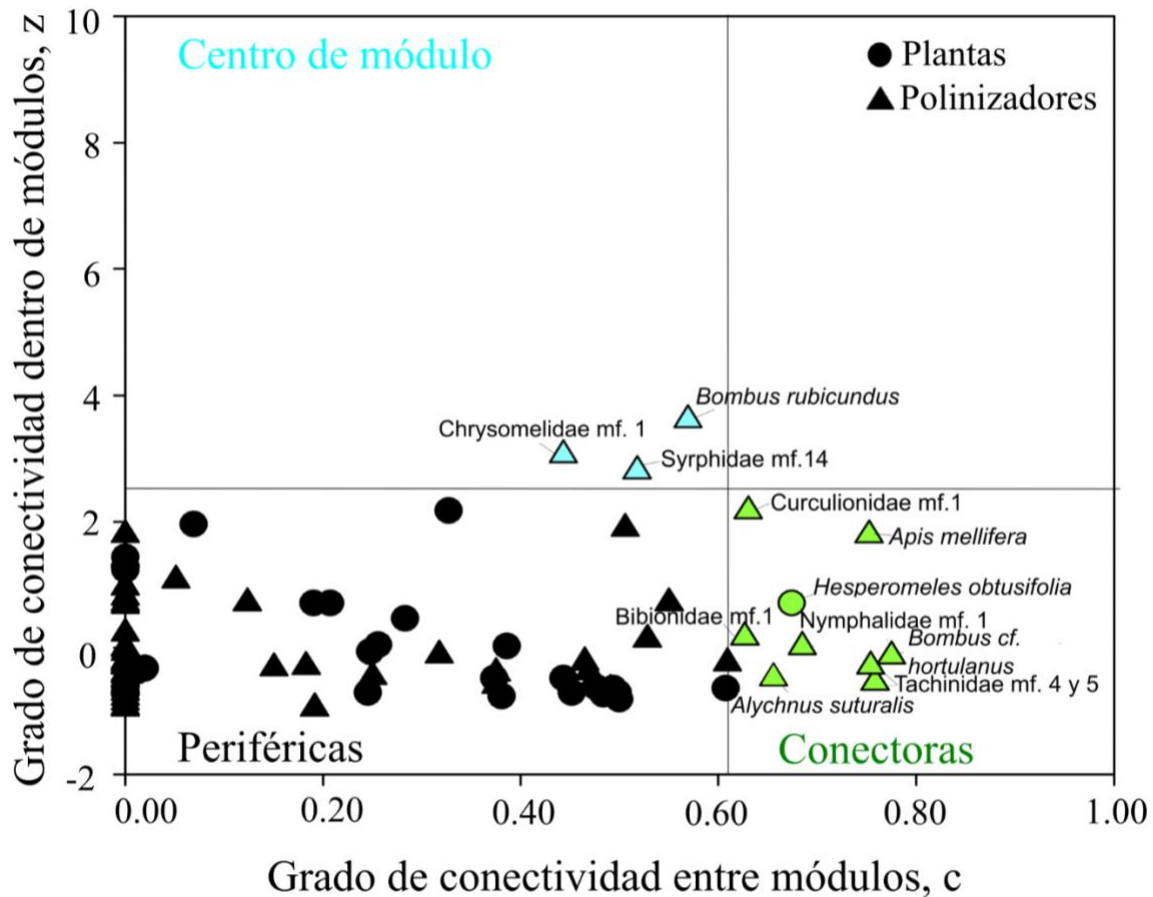
**Figura 4.** Análisis de modularidad con el algoritmo propuesto por Beckett (2015). En el eje X se encuentran los polinizadores y en el eje Y las plantas. Los cuadros azules indican la ocurrencia de interacción entre planta y polinizador y los cuadros rojos señalan los módulos identificados por el algoritmo. Aledaño a cada módulo está la descripción de los rasgos comunes que tienen las especies de planta en el módulo y el grupo taxonómico que los visita.



La red de polinizadores del páramo de Matarredonda se comporta como una red modular con 11 módulos claramente identificados (Figura 4) donde las especies incluidas dentro de cada módulo interactúan más entre ellas que con otras especies de la comunidad (Tabla S1). El primer módulo está completamente aislado sin interacciones fuera del módulo. Tres de los módulos están formados por una sola especie de planta asociada a varios polinizadores, estas especies de plantas son *Aragoa abietina* (módulo 2), *Espeletiopsis corymbosa* (módulo 5) y *Espeletia grandiflora* (módulo 9). En algunos módulos las especies de plantas tienen rasgos florales parecidos lo que podría explicar que compartan los mismos polinizadores. Por ejemplo, dípteros y abejas están interactuando con flores pequeñas, de colores amarillo, blanco y morado. Los coleópteros interactúan con flores pequeñas, de color amarillo. Mientras que los vertebrados, aves de la familia Trochilidae y el murciélago *Anoura geoffroyi*, interactúan con flores grandes, tubulares, de colores rojo, naranja, morado, azul o blanco (Figura 4).

Al analizar los valores de cada especie en la red en cuanto a su conectividad entre módulos (c) y conectividad dentro de los módulos (z), encontramos que 2.7% de ellas son centro de módulos, 8.2% son especies conectoras y 89.1% son especies periféricas. Identificamos tres especies (morfoespecies) que son centro de módulos; *Bombus rubicundus*, Chrysomelidae mf. 1 y Syrphidae mf. 14. Así mismo, identificamos nueve especies y morfoespecies conectoras de módulos: Tachinidae mf. 4, Tachinidae mf. 5, Nymphalidae mf. 1, *Alychnus suturalis*, Bibionidae mf. 1, Curculionidae mf. 1, *Bombus cf. hortulanus*, *Apis mellifera* y *Hesperomeles obtusifolia* (Figura 5).

De las tres especies de *Bombus* que hay reportadas para el páramo de Matarredonda una de ellas, *B. cf. hortulanus* está actuando como especie conectora y *B. rubicundus* como centro de módulo, resaltando el papel fundamental que este grupo cumple en la prestación de este servicio ecosistémico. En cuanto a las plantas, una especie se comporta como conectora de módulos *Hesperomeles obtusifolia* (Figura 5).



**Figura 5.** Especies de la red de plantas-polinizadores del Páramo de Matarredonda organizadas según su grado de conectividad dentro y entre módulos. Se identifican según su rol en la estructura de la red como especies periféricas, conectoras, centro de módulo y centro de red.

## Discusión

Realizamos la primera red de polinización basada en visitas para un páramo colombiano, el páramo de Matarredonda. Encontramos que la red de interacciones planta–polinizador del páramo Matarredonda no se alinea completamente con un sistema de polinización generalista ni especialista y es más bien una red compleja con una mezcla de especies especialistas y generalistas. La red mostró una topología modular con un bajo anidamiento (7.64), baja conectancia (0.08) que es característico de redes más especializadas, con un índice de especialización  $H2'$  moderadamente especialista (0.49), pero con muchas interacciones generalistas. No encontramos evidencia de que las condiciones adversas climáticas típicas del páramo estén limitando la presencia de polinizadores como en los páramos de Venezuela,

donde se reportaron solo 13 especies (Pelayo *et al.*, 2019; Pelayo *et al.*, 2021). Por el contrario, encontramos una alta riqueza de polinizadores con 79 morfoespecies. Después de un análisis de modularidad identificamos doce especies claves (tres especies centro de módulo y nueve especies conectoras de módulos) que le dan estructura a la red y que deben ser prioritarias para conservar.

### **Riqueza y composición de la red**

La red del páramo de Matarredonda difiere considerablemente de la red construida para el páramo (3000 a 4200 msnm) y super páramo (4200 a 4600 msnm) en Venezuela, en cuanto al número de interacciones registradas, el valor de especialización y la composición de los nodos (Pelayo *et al.*, 2019; Pelayo *et al.*, 2021). Mientras que ambas redes en Venezuela reportan 13 polinizadores, nosotros registramos 79 polinizadores. Además, aunque la red del páramo de Venezuela muestra una composición de polinizadores con un aporte mayoritariamente de aves de la familia Trochilidae (Pelayo *et al.*, 2019), la nuestra tiene un mayor aporte de insectos, lo que significa que es más similar a la descrita para el super páramo (Pelayo *et al.*, 2021) y para la red de la cordillera de Vilcanota en Perú (2700 a 4000 msnm.) en la cual la riqueza de polinizadores sigue el mismo orden que encontramos nosotros, organizados de mayor a menor riqueza: Diptera, Hymenoptera, Coleoptera, Trochilidae y Lepidoptera (Watts *et al.*, 2016).

### **Índice de especialización, conectancia, anidamiento y asimetría**

El índice de especialización de la red de polinizadores del páramo de Matarredonda ( $H2' = 0.48$ ) fue parecido al reportado para el páramo venezolano ( $H2' = 0.30$ ; Pelayo *et al.*, 2019), pero mucho menor que el reportado para el super páramo ( $H2' = 0.72$ ; Pelayo *et al.*, 2021), lo que sugiere que a medida que aumenta la elevación en montañas tropicales las redes son más especialistas. Por otro lado, la red de Matarredonda mostró una conectancia mucho menor (0.08), que la del páramo venezolano (20.5; Pelayo *et al.*, 2019) y más parecida a la del superpáramo venezolano (0.17; Pelayo *et al.*, 2021). La baja conectancia que encontramos indica que hay menos interacciones entre las especies de la red de las que serían posibles dado el número de especies, de las 2449 interacciones posibles se registraron 196, y en eso la red se comporta más como una red especialista (Blüthgen *et al.*, 2006). Sin embargo, valores bajos de conectancia son de esperar en redes con alta riqueza de especies (Blüthgen

*et al.*, 2006) como observamos en Matarredonda y también son comunes en ecosistemas alpinos ya que la conectancia parece disminuir con la elevación (Johanson *et al.*, 2019). Finalmente, en el páramo de Matarredonda, como en los de Venezuela, la red tenía niveles bajos de anidamiento. Tanto el valor bajo de anidamiento como los valores negativos de asimetría que encontramos indican que las especies generalistas en la red están interactuando de forma azarosa entre generalistas y especialistas (Johanson, *et al.*, 2019) y que en este páramo las plantas son más especialistas que los animales.

En vista de la escasez de redes de polinización que hay para páramos, comparamos la red de polinización del páramo de Matarredonda con las descritas para otras comunidades alpinas tropicales y no tropicales. Nuestra red del páramo de Matarredonda es similar a redes descritas para otras comunidades alpinas con valores moderados de especialización y con presencia de especies claramente generalistas (Watts *et al.*, 2016; Johanson *et al.*, 2019; Minachilis *et al.*, 2020). Por ejemplo, la red de polinizadores en los Alpes Victorianos en Australia también presentó valores moderados de especialización ( $H2' = 0.40$ ) con valores bajos del índice de especialización de las especies (promedio  $d' = 0.3$ ) que indican una mayor proporción de especies generalistas en el ecosistema (Johanson *et al.*, 2019). Así mismo, las redes realizadas a lo largo del monte Olimpo tuvieron valores bajos de anidamiento y especialización (Minachilis *et al.*, 2020). De igual forma, en las redes de polinizadores construidas a lo largo de la cordillera de Vilcanota en Perú hallaron baja especialización, con un promedio del índice  $H2' = 0.30$  y valores en el índice  $d'$  que indican alta generalización de las especies (Watts *et al.*, 2016). En la alta montaña al parecer las redes de polinización son moderadamente especialistas con una representación importante de especies generalistas.

### **Modularidad de la red**

Estudiar la modularidad en las redes de polinización nos da información sobre la robustez de la red de interacciones, nos da indicios de las posibles relaciones coevolutivas presentes en la comunidad y nos permite identificar especies claves en mantener la estructura de la red (Olesen *et al.*, 2007). En un análisis de 51 redes de polinización de diversos ecosistemas del mundo se observó que en promedio las redes tienen 8.8 módulos, teniendo la red más grande 19 módulos y la más pequeña 5 módulos (Olesen *et al.*, 2007). El número de módulos para la red del páramo de Matarredonda también es muy diferente a la red del páramo en

Venezuela. La de Venezuela está en el extremo bajo con 5 módulos, mientras que el páramo de Matarredonda está un poco por encima del promedio con 11 módulos. El número de módulos en Venezuela es similar al hallado en los Andes Chilenos a 3600 m que tenía 6 módulos (Ramos-Jiliberto, *et al.*, 2010). La mayor cantidad de módulos observados en el páramo de Matarredonda puede deberse a la gran riqueza de especies en la red, que entre plantas y polinizadores suman 110 especies, mucho más que la red de Venezuela que posee 36 especies.

En comparación con otras redes de polinización descritas, el páramo de Matarredonda tiene pocos módulos aislados o especialistas *sensu stricto*, y muchos módulos estructuralmente asimétricos o en forma de estrella, compuestos por una especie central generalista vinculada a un enjambre de especies periféricas. En el páramo de Matarredonda el 9% de los módulos fueron módulos aislados, y 27% de los módulos con forma de estrella, casi el triple que el encontrado en otros ecosistemas (Olesen *et al.*, 2007). Sin embargo, en los módulos estrella que encontramos la especie central fueron plantas, aunque a diferencia de los descritos en otras redes (Olesen *et al.*, 2007) ninguna superó el umbral c y z.

### **Especies claves en la red**

En la red del páramo de Matarredonda identificamos que 89% de las especies son periféricas, o sea que tienen la mayoría de sus enlaces dentro de su módulo, y que 11% son especies importantes para la topología de la red. De este porcentaje, 3% son centros de módulos, es decir, especies muy conectadas con muchas especies dentro de su propio módulo, y 8% son especies conectoras que enlazan varios módulos. En esto la red de Matarredonda es similar a redes de otros ecosistemas donde en promedio el 85% de las especies son periféricas, el 3% son centro de módulo y un 11% son conectoras (Olesen *et al.*, 2007). Las especies estructuralmente importantes para la red en Matarredonda fueron principalmente insectos tanto como conectores como centros de módulos. Sólo una planta, *Hesperomeles obtusifolia*, resulto clave como una especie conectora. Dentro de los insectos claves hay dos especies de abejorro; *Bombus rubicundus* especie centro de módulo, y *Bombus cf. hortulanus* especie conectora. Además, está *Bombus funebris* que tiene un grado moderado de especialización. En este páramo, como en los páramos de Venezuela y otros ecosistemas de alta montaña en zonas templadas y tropicales, las especies del género *Bombus* son polinizadores clave (Watts,

*et al.*, 2016; Pelayo *et al.*, 2019; Pelayo *et al.*, 2021; Russo *et al.*, 2022) que si se extinguen podrían iniciar cascadas de extinción en la red. Dada la evidencia de que *Bombus* podría ser particularmente afectado por el cambio climático (Pérez Martínez, 2020; Nascimento *et al.*, 2022) es necesario conocer el estado real de estas especies en el páramo y tomar medidas para su conservación a futuro. Otras especies estructuralmente importantes para la red de interacciones de polinización de Matarredonda fueron un lepidóptero, tres coleópteros y cuatro dípteros. Estas no han sido determinadas hasta especie aún, pero esperamos hacerlo para poder entender mejor el estado de vulnerabilidad de cada una de ellas.

Si bien ninguno de los polinizadores vertebrados resultó especie conectora o centro de red los colibríes podrían ser fundamentales para algunas plantas. Se registraron ocho especies de colibrí: *Chaetocercus mulsant*, *Colibri coruscans*, *Aglaeactis cupripennis*, *Oxygogon guerinii*, *Pterophanus cyanopterus*, *Eriocnemis vestita*, *Chalcostigma heteropogon* y *Lesbia victoriae*, que visitaron plantas de los géneros *Puya*, *Bejaria*, *Berberis*, *Bomarea* y *Pentacalia*. Estas interacciones representaron 12.6% de las interacciones de la red, con altos valores de especialización. Debido a la aparente dependencia de varias plantas de la visita de colibríes, cualquier incremento en la fragmentación de hábitat que reduzca su libre movimiento entre el bosque altoandino y el páramo como lo hacen ahora (Gutiérrez, *et al.*, 2004) pondría en riesgo a sus contrapartes mutualistas.

Un hallazgo importante de este estudio fue documentar a *Apis mellifera* en el páramo, y su papel en la red al ser un conector entre módulos. Una especie introducida o invasora puede dar robustez a una red ante los disturbios al aumentar la conectividad y modularidad (de M. Santos *et al.*, 2012; Johanson *et al.*, 2019) y *A. mellifera* ha mostrado que puede interactuar con un gran número de plantas y aumentar el anidamiento en otras redes (de M. Santos *et al.*, 2012). Sin embargo, esta especie también podría afectar polinizadores nativos compitiendo con ellos por el recurso floral (Johanson *et al.*, 2019; Kaiser-Bunbury *et al.*, 2011). Además, es necesario evaluar la efectividad de *Apis mellifera* como polinizadora de plantas de páramo para poder saber si podría reemplazar en su rol funcional a polinizadores nativos que desaparezcan del ecosistema y determinar su rol en la red del páramo ya sea robusteciéndola o como antagonista en la red (de M. Santos *et al.*, 2012).

## **Implicaciones para la conservación**

Conociendo la topología y especies claves de las redes de polinización del páramo es posible monitorear el estado de conservación del páramo (Soares *et al.*, 2017; Gao *et al.*, 2021; Kaiser-Bunbury *et al.*, 2017) y plantear programas de monitoreo y conservación a largo plazo. A pesar de que la red de Matarredonda posee un sistema de polinización tendiente a generalista, por lo tanto, con mayor redundancia funcional y robustez (Flynn *et al.*, 2009), su falta de anidamiento, baja asimetría de la especialización y la presencia considerable de interacciones especialistas, hacen que esta red sea vulnerable ante los disturbios (Bascompte, 2009). Cualquier plan de monitoreo y conservación debe priorizar el manejo de especies conectoras y centros de módulo como la planta *Hesperomeles obtusifolia*, las abejas *Bombus rubicundus*, *Bombus cf. hortulanus* y los dípteros, coleópteros y lepidópteros que nos falta identificar, ya que, si alguna desaparece, causaría rupturas en los módulos y podría iniciar cascadas de extinción (Bascompte, 2009; Olesen *et al.*, 2007). Especies de plantas como *Aragoa abietina*, *Espeletiopsis corymbosa* y *Espeletia grandiflora*, aunque parecen no ser importantes para la topología de la red, al encontrarse en el centro de módulos poseen una gran cantidad de insectos que interactúan de manera casi exclusiva con ellas y por lo tanto deberían también recibir una alta prioridad de conservación.

## **Agradecimientos**

Primero, quiero agradecer por el financiamiento necesario para el trabajo de campo y la compra de cámaras, estos fueron posibles gracias a la Facultad de Ciencias de la Universidad de los Andes bajo el “Proyecto Semilla” y a la Fundación Alejandro Ángel Escobar con la beca “Colombia Biodiversa”. También, agradezco a los estudiantes de pregrado pertenecientes al Semillero Polár (Polinización en el páramo), Ana Ríos, Mariana Sánchez, Santiago Fuquen, Daniel Ortégón, Alejandra Vega y Santiago Reinoso, pues con su ayuda se logró aumentar el esfuerzo de muestreo. Además, quiero dar las gracias a Cristina Rueda y Juan Camilo Ríos por corroborar las identificaciones ornitológicas, a Sebastián García por colaborar con la identificación y muestreo del murciélago y a David Campos por la corroboración de especies botánicas. Por último, agradezco a los evaluadores por sus valiosos comentarios y a mi directora Eloisa Lasso y codirector Emilio Realpe por su apoyo y guía en el desarrollo de este proyecto de investigación.

## Referencias

- Alzate-Guarín, F., & Murillo-Serna, J. S. (2016). Angiosperm flora on the páramos of northwestern Colombia: Diversity and affinities. *PhytoKeys*, 70, 41-52. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.70.8609>
- Ashworth, L., Aguilar, R., Galetto, L., & Aizen, M. A. (2004). Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation? *Journal of Ecology*, 92(4), 717-719. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00910.x>
- Bascompte, J. (2009). Mutualistic networks. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(8), 429-436. <https://doi.org/10.1890/080026>
- Beckett, S. (2015). *Nestedness and modularity in bipartite networks*. [PhD Thesis, University of Exeter]. [https://www.researchgate.net/publication/281101612\\_Nestedness\\_and\\_modularity\\_in\\_bipartite\\_networks](https://www.researchgate.net/publication/281101612_Nestedness_and_modularity_in_bipartite_networks)
- Berry, P. E., & Calvo, R. N. (1991). Pollinator limitation and position dependent fruit set in the high Andean orchid *Myrosmodus cochleare* (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 174(1), 93-101. <https://doi.org/10.1007/BF00937697>
- Betancur, J., González, M., Hernández-Aldana, E., Castro, C., Gómez-Suescún, F., Hernandez, D., Jaimes, M., & Galindo-Tarazona, R. (2018). *Los colores del páramo Chingaza. Guía de plantas*.
- 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>
- Blüthgen, N., Menzel, F., Hovestadt, T., Fiala, B., & Blüthgen, N. (2007). Specialization, Constraints, and Conflicting Interests in Mutualistic Networks. *Current Biology*, 17(4), 341-346. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.12.039>
- Britton, N., Almeida-Neto, M., & Corso, G. (2016). Which matrices show perfect nestedness or the absence of nestedness? An analytical study on the performance of NODF and WNODF. *BIOMATH*, 4. <https://doi.org/10.11145/j.biomath.2015.12.171>
- Castaño Carmona, M. A. (2020, agosto 22). *7 páramos en Colombia para visitar y proteger* [Text]. ELESPECTADOR.COM. <https://www.elespectador.com/turismo/7-paramos-en-colombia-para-visitar-y-proteger-article/>



- de M. Santos, G. M., Aguiar, C. M. L., Genini, J., Martins, C. F., Zanella, F. C. V., & Mello, M. A. R. (2012). Invasive Africanized honeybees change the structure of native pollination networks in Brazil. *Biological Invasions*, 14(11), 2369-2378. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0235-8>
- Dormann CF, Gruber B, Fruend J (2008). "Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks." *R News*, 8(2), 8-11.
- Dormann CF, Frueund J, Bluethgen N, Gruber B (2009). "Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks." *The Open Ecology Journal*, 2, 7-24.
- Dormann, C. (2011). How to be a specialist? Quantifying specialization in pollination networks. *Network Biology*, 1, 1-20.
- Fagua, J. C., & Gonzalez, V. H. (2007). Growth rates, reproductive phenology, and pollination ecology of *Espeletia grandiflora* (Asteraceae), a giant Andean caulescent rosette. *Plant Biology*, 9(1), 127-135. <https://doi.org/10.1055/s-2006-924544>
- Fernández, F. (2006). *Sistemática de los himenópteros de la Región Neotropical: Estado del conocimiento y perspectivas* (pp. 8-35). <https://doi.org/10.13140/2.1.1528.4809>
- Flórez-Gómez, N. A., Maldonado-Cepeda, J. D., & Ospina-Torres, R. (2020). Bee-Plant Interaction Networks in a Seasonal Dry Tropical Forest of the Colombian Caribbean. *Neotropical Entomology*, 49(4), 533-544. <https://doi.org/10.1007/s13744-020-00804-8>
- Flynn, D. F. B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B. T., Lin, B. B., Simpson, N., Mayfield, M. M., & DeClerck, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, 12(1), 22-33. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x>
- Franco-Saldarriaga, A., & Bonilla-Gómez, M. A. (2020). Sexual reproductive strategies of *Puya nitida* (Bromeliaceae) in a Colombian paramo, a tropical high-elevation ecosystem. *Journal of Tropical Ecology*, 36(6), 258-266. <https://doi.org/10.1017/S0266467420000218>
- Gao, E., Wang, Y., Bi, C., Kaiser-Bunbury, C. N., & Zhao, Z. (2021). Restoration of Degraded Alpine Meadows Improves Pollination Network Robustness and Function in the Tibetan Plateau. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.632961>
- Gill, R. J., Baldock, K. C. R., Brown, M. J. F., Cresswell, J. E., Dicks, L. V., Fountain, M. T., Garratt, M. P. D., Gough, L. A., Heard, M. S., Holland, J. M., Ollerton, J., Stone, G. N., Tang, C. Q., Vanbergen, A. J., Vogler, A. P., Woodward, G., Arce, A. N., Boatman, N. D., Brand-

- Hardy, R., ... Potts, S. G. (2016). Chapter Four - Protecting an Ecosystem Service: Approaches to understanding and mitigating threats to wild insect pollinators. En G. Woodward & D. A. Bohan (Eds.), *Advances in Ecological Research* (Vol. 54, pp. 135-206). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2015.10.007>
- Gómez-Murillo, L., & Cuartas-Hernández, S. E. (2016). Patterns of diversity of flower-visitor assemblages to the understory Araceae in a tropical mountain forest in Colombia. *Journal of Insect Conservation*, 20(6), 1069-1085. <https://doi.org/10.1007/s10841-016-9945-z>
- Hammen, T., & Cleef, A. M. (1986). Development of the high Andean páramo flora and vegetation. *High Altitude Tropical Biogeography*, 153-201.
- Hegland, S. J., Nielsen, A., Lázaro, A., Bjerknes, A.-L., & Totland, Ø. (2009). How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology Letters*, 12(2), 184-195. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01269.x>
- Johanson, L. G., Hoffmann, A. A., Walker, K. L., & Nash, M. A. (2019). Bees of the Victorian Alps: Network structure and interactions of introduced species. *Austral Ecology*, 44(2), 245-254. <https://doi.org/10.1111/aec.12669>
- Kaiser-Bunbury, C. N., Mougale, J., Whittington, A. E., Valentin, T., Gabriel, R., Olesen, J. M., & Blüthgen, N. (2017). Ecosystem restoration strengthens pollination network resilience and function. *Nature*, 542(7640), Art. 7640. <https://doi.org/10.1038/nature21071>
- Kaiser-Bunbury, C., Valentin, T., Mougale, J., Matatiken, D., & Ghazoul, J. (2011). The tolerance of island plant-pollinator networks to alien plants. *Journal of Ecology*, 99, 202-213. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01732.x>
- Lagomarsino, L. P., Condamine, F. L., Antonelli, A., Mulch, A., & Davis, C. C. (2016). The abiotic and biotic drivers of rapid diversification in Andean bellflowers (Campanulaceae). *The New Phytologist*, 210(4), 1430-1442. <https://doi.org/10.1111/nph.13920>
- Landi, P., Minoarivelo, H. O., Brännström, Å., Hui, C., & Dieckmann, U. (2018). Complexity and stability of ecological networks: A review of the theory. *Population Ecology*, 60(4), 319-345. <https://doi.org/10.1007/s10144-018-0628-3>
- Lasso, E., Matheus-Arbeláez, P., Gallery, R. E., Garzón-López, C., Cruz, M., Leon-García, I. V., Aragón, L., Ayarza-Páez, A., & Curiel Yuste, J. (2021). Homeostatic Response to Three Years of Experimental Warming Suggests High Intrinsic Natural Resistance in the Páramos

- to Warming in the Short Term. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.615006>
- Llambí, L., & Cuesta, F. (2014). *La diversidad de los páramos andinos en el espacio y en el tiempo*. (pp. 7-40).
- Londoño, C., Cleef, A., & Madriñán, S. (2014). Angiosperm flora and biogeography of the páramo region of Colombia, Northern Andes. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 209(2), 81-87. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.11.006>
- Madriñán, S. (2012). *Flora ilustrada del páramo de Chingaza: Guía de campo de plantas comunes*.
- Madriñán, S., Cortés, A. J., & Richardson, J. E. (2013). Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in Genetics*, 4, 192. <https://doi.org/10.3389/fgene.2013.00192>
- Minachilis, K., Kantsa, A., Devalez, J., Trigas, P., Tscheulin, T., & Petanidou, T. (2020). Bumblebee diversity and pollination networks along the elevation gradient of Mount Olympus, Greece. *Diversity and Distributions*, 26(11), 1566-1581. <https://doi.org/10.1111/ddi.13138>
- Nascimento, A. C., Montalva, J., Ascher, J. S., Engel, M. S., & Silva, D. P. (2022). Current and future distributions of a native Andean bumble bee. *Journal of Insect Conservation*, 26(4), 559-569. <https://doi.org/10.1007/s10841-022-00395-2>
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50), 19891-19896. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>
- Pelayo, R. C., Llambí, L. D., Gámez, L. E., Barrios, Y. C., Ramirez, L. A., Torres, J. E., & Cuesta, F. (2021). Plant Phenology Dynamics and Pollination Networks in Summits of the High Tropical Andes: A Baseline for Monitoring Climate Change Impacts. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 546. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.679045>
- Pelayo, R. C., Soriano, P. J., Márquez, N. J., & Navarro, L. (2019). Phenological patterns and pollination network structure in a Venezuelan páramo: A community-scale perspective on plant-animal interactions. *Plant Ecology & Diversity*, 12(6), 607-618. <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1675096>

- Pérez Martínez, N. (2020). *Salud de los abejorros y estado del paisaje*. Universidad de los Andes, Biología, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología.
- 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>
- Rivadeneira, G., Ramsay, P. M., & Montúfar, R. (2020). Fire regimes and pollinator behaviour explain the genetic structure of *Puya hamata* (Bromeliaceae) rosette plants. *Alpine Botany*, 130(1), 13-23. <https://doi.org/10.1007/s00035-020-00234-7>
- Russo, L., Fitzpatrick, Ú., Larkin, M., Mullen, S., Power, E., Stanley, D., White, C., O'Rourke, A., & Stout, J. C. (2022). Conserving diversity in Irish plant–pollinator networks. *Ecology and Evolution*, 12(10), e9347. <https://doi.org/10.1002/ece3.9347>
- Sklenář, P., Hedberg, I., & Cleef, A. M. (2014). Island biogeography of tropical alpine floras. *Journal of Biogeography*, 41(2), 287-297. <https://doi.org/10.1111/jbi.12212>
- Soares, R. G. S., Ferreira, P. A., & Lopes, L. E. (2017). Can plant-pollinator network metrics indicate environmental quality? *Ecological Indicators*, 78, 361-370. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.03.037>
- Triplehorn, C. A., Johnson, N. F., & Borror, D. J. (2005). *Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects*. Thompson Brooks/Cole.
- Valente, L. M., Manning, J. C., Goldblatt, P., & Vargas, P. (2012). Did Pollination Shifts Drive Diversification in Southern African *Gladiolus*? Evaluating the Model of Pollinator-Driven Speciation. *The American Naturalist*, 180(1), 83-98. <https://doi.org/10.1086/666003>
- Watts, S., Dormann, C. F., Martín González, A. M., & Ollerton, J. (2016). The influence of floral traits on specialization and modularity of plant–pollinator networks in a biodiversity hotspot in the Peruvian Andes. *Annals of Botany*, 118(3), 415-429. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw114>

## Anexo

### Tabla S1. Módulos encontrados en el análisis de modularidad

<b>Módulo</b>	<b>Plantas</b>	<b>Polinizadores</b>
1	<i>Bejaria resinosa</i>	<i>Pterophanes cyanopterus</i> Cephidae mf. 1
2	<i>Aragoa abietina</i>	<i>Catantacta mf. 1</i> Tephritidae mf. 1
3	<i>Halenia kalbreyeri</i> <i>Hesperomeles obtusifolia</i>	<i>Bombus funebris</i> Tachinidae mf. 3
4	<i>Berberis goudotii</i> <i>Bomarea crassifolia</i>	<i>Lesbia victoriae</i> <i>Bombus cf. hortulanus</i> Nymphalidae mf. 1 Ephydriidae mf. 2
5	<i>Espeletiopsis corymbosa</i>	Vespidae mf. 1 Eurytomidae mf. 1 Chalcidoidea mf. 2 <i>Alychnus suturalis</i> Syrphidae mf. 20 Ephydriidae mf. 1
6	<i>Castratella pilloseloides</i>	Halictidae mf. 1 Halictidae mf. 2
	<i>Castilleja integrifolia</i>	Colletidae mf. 1 Lycaenidae mf. 1
	<i>Pentacalia vaccinoides</i>	Lycaenidae mf. 2 Curculionidae mf. 3
	<i>Senecio formosoides</i>	Chrysomelidae mf. 1 Coleoptera mf. 8
	<i>Gentianella corymbosa</i>	Syrphidae mf. 1 Syrphidae mf. 6
	<i>Geranium multiceps</i>	Syrphidae mf. 7 Syrphidae mf. 8
	<i>Lobelia tenera</i>	Syrphidae mf. 12 Tachinidae mf. 8
	<i>Orthrosanthus chimboracensis</i>	Muscidae mf. 3 Empididae mf. 1
	<i>Valeriana pilosa</i>	Muscidae mf. 5 Empididae mf. 2 Rhopalidae mf. 1
	7	<i>Gaultheria anastosomans</i> <i>Pernettya prostrata</i> <i>Bucquetia glutinosa</i>

	<i>Ageratina gynoxoides</i>	Scolytinae mf. 1 Curculionidae mf. 4
	<i>Pentacalia ledifolia</i>	Curculionidae mf. 6 Syrphidae mf. 4
	<i>Hypericum goyanessi</i>	Bibionidae mf. 2 Bibionidae mf. 3 Muscidae mf. 1
	<i>Monnina aestuans</i>	Muscidae mf. 2 Rhopalidae mf. 2
8	<i>Puya goudotiana</i> <i>Puya trianae</i> <i>Puya nitida</i> <i>Maclenia rupestris</i>	<i>Eriocnemis vestita</i> <i>Aglaeactis cupripennis</i> <i>Chalcostigma heteropogon</i> <i>Chaetocercus mulsant</i> <i>Colibri coruscans</i> <i>Anoura geofroy</i> Diptera mf. 15
9	<i>Espeletia grandiflora</i>	Chalcidoidea mf. 3 Hymenoptera mf. 7 Curculionidae mf. 1 Curculionidae mf. 2 Erotylidae mf. 1 Chrysomelidae mf. 2 Bibionidae mf. 1
10	<i>Arcytophyllum nitidum</i>  <i>Hypericum strictum</i>	Lepidoptera mf. 3 Sphingidae mf. 1 Syrphidae mf. 2 Syrphidae mf. 11 Syrphidae mf. 14 Syrphidae mf. 18 Tachinidae mf. 1 Tachinidae mf. 5 Tachinidae mf. 6 Diptera mf. 3
11	<i>Diplostegium phyllicoides</i>	Sphecidae mf. 3 <i>Apis mellifera</i> Tachinidae mf. 2 Tachinidae mf. 4 Muscidae mf. 4