

UCH-FC

MAG-B

F 825.

C. J

Desacoples fenológicos en redes de interacción planta-polinizador

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Magíster en Ciencias Biológicas

Facultad de Ciencias

por

Mauricio Jesús Franco Cisterna

Diciembre de 2015

Director de Tesis: Rodrigo Ramos Jiliberto

**FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE**

**INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE MAGÍSTER**

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis
de Magister presentada por el candidato

MAURICIO JESÚS FRANCO CISTERNA

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito
para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el examen de
defensa privada de Tesis rendido el día 30-11-2015

Director de Tesis

Dr. Rodrigo Ramos Jiliberto

Comisión de Evaluación de Tesis

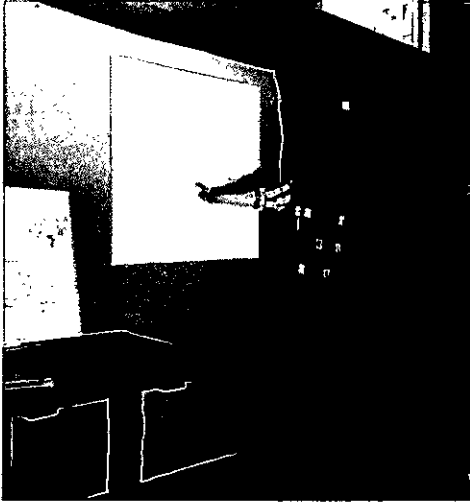
Dr. Ramiro Bustamante

Dr. Gonzalo Robledo

The image shows three handwritten signatures in black ink. The top signature is a large, stylized 'R' with a horizontal line extending to the right. Below it is a signature that appears to be 'Ramiro Bustamante'. The bottom signature is a large, stylized 'G' with a horizontal line extending to the right. Each signature is positioned above a horizontal dotted line.

Dedicado a mi madre, mi padre, mis abuelas y abuelos.

Resumen biográfico



Mauricio Franco Cisterna es físico, egresado el año 2012 de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile. Da sus primeros pasos en la investigación siendo estudiante de pregrado en el Grupo de Nanomateriales de dicha facultad. Posteriormente, su curiosidad por el estudio de redes lo acerca a la biología, llegando así al Laboratorio de Biodiversidad del Centro Nacional del Medio Ambiente. En ese contexto, empieza sus estudios de magíster, centrándose en la investigación de redes mutualistas.

Agradecimientos

A Rodrigo Ramos, por la confianza depositada, por su guía y su apoyo durante todas las etapas de esta tesis.

Agradezco a Diego Vázquez y Jens Olesen por los datos empíricos utilizados, los que amablemente compartieron y sin los cuales habría sido imposible realizar esta tesis.

Nuevamente agradezco a Diego Vázquez, por sus comentarios sobre los fundamentos empíricos del modelo dinámico.

Agradezco a Pablo Moisset de Espanés, tanto por su aporte en el desarrollo del modelo dinámico como por su ayuda en todo lo relacionado a las herramientas informáticas.

Agradezco también al Centro Nacional del Medio Ambiente (CENMA), por el uso de sus instalaciones, incluido el *cluster* de computadores, utilizados durante la realización de esta tesis.

El financiamiento de esta tesis fue debido a los proyectos Fondecyt 1150348 y 1120958 y a la beca CONICYT-PCHA/Magíster Nacional/2013 – 22130068.

Agradezco a Ramiro Bustamante y Gonzalo Robledo, por sus comentarios y observaciones.

Agradezco también a Janet Guzmán. Sólo ella sabe todo el trabajo extra que le di.

Le agradezco a toda la gente del laboratorio: Pasquinell, Leslie, Claudio, Lidia, Daniel, Javier “Gemelo”, Valentina, Inger, Nahuel, Cony y Mauricio Carter: Por todos los consejos que me dieron, las consultas que respondieron y el tiempo que conversamos.

Nuevamente agradezco a Pasquinell Urbani y Lidia Aliste, por compartir el estudio del análisis de vías. También a Daniel Stuardo, por sus consejos y trucos computacionales.

Agradezco a Déborah, por su paciencia y buena voluntad, sobre todo en los momentos de mayor exigencia. Gracias por todo el cariño y alegría entregadas.

Finalmente, agradezco a mi familia, por su cariño y apoyo incondicional, aun desde la distancia. Gracias por todo.

Índice

Resumen.....	viii
Abstract.....	x
Introducción.....	1
Métodos.....	5
Resultados.....	21
Discusión.....	31
Referencias.....	37
Apéndice S1.....	44
Apéndice S2.....	46
Apéndice S3.....	50
Apéndice S4.....	53
Apéndice S5.....	54

Lista de figuras

Figura 1. Grafo explicativo del modelo de interacción.	9
Figure 2. Persistencias de las redes en función del grado de adelanto fenológico.	23
Figura 3. Persistencias por gremio en función del grado de adelanto fenológico.	24
Figura 4. Persistencias de las redes en función del grado de adelanto fenológico, según modelos dinámico y estático.	26
Figura 5. Persistencias de las redes en función del grado de adelanto fenológico, para redes empíricas y sus símiles teóricos.	27
Figura 6. Diagrama de vías de los efectos de los atributos topológicos sobre la robustez al desacople fenológico de las redes. (Modelo 1)	30
Figura 7. Diagrama de vías de los efectos de los atributos topológicos sobre la robustez al desacople fenológico de las redes. (Modelo 2)	30
Figura S4A. Histogramas de la distribución de atributos topológicos de las redes teóricas.	53

Lista de tablas

Tabla S2A: Parámetros de ajuste de curva de duración de fenofase en función del grado de conectividad.	47
Tabla S2B: Parámetros de la distribución normal de los residuos del ajuste de curva entre duración de fenofase y grado de conectividad.	48
Tabla S3A: Densidad de biomasa inicial total y umbral de extinción para cada estado.	50
Tabla S3B: Valores centrales de las distribuciones uniformes de los parámetros intra- e inter-específicos.	50
Tabla S4A: Resumen de atributos topológicos de redes teóricas	53
Tabla S5A: Resumen Análisis de vía: Modelo 1.	54
Tabla S5B: Resumen Análisis de vía: Modelo 2.	55

Resumen

Las interacciones planta-polinizador cumplen un rol importante en la mantención de la biodiversidad de los ecosistemas. Estudios de fenología de las comunidades, los cuales apuntan a entender cómo los eventos periódicos en los ciclos de vida de las especies son influenciados por el ambiente, han revelado que las especies pertenecientes a estas comunidades han presentado cambios en las fechas en que suceden eventos de sus ciclos de vida (fenofases), atribuibles al cambio climático. Esto conlleva el riesgo de debilitamiento o desaparición de interacciones mutualistas, producto de desacoples temporales en la ocurrencia de individuos activos de las especies participantes. En este estudio se realizaron simulaciones dinámicas, siguiendo un modelo de ecuaciones diferenciales, sobre redes empíricas y teóricas, a fin de estudiar los efectos colectivos producidos por distintos modos de cambio fenológico y revelar el rol de la topología de las redes en la tolerancia a estas perturbaciones. Observamos que las comunidades planta-polinizador, presentan distinto grado de disminución en la persistencia de especies frente a distintos escenarios de cambio fenológico, siendo mayores los efectos cuando hay una tendencia comunitaria al adelanto fenológico de la floración con poca variabilidad. Estas extinciones pueden deberse tanto a desacoples totales como parciales entre las fenofases de las especies interactuantes. La topología de las redes determina la respuesta comunitaria frente a estos eventos, siendo el factor más importante la conectancia de las redes, la cual aumenta la robustez de las comunidades sometidas a alteraciones fenológicas. No se encontró un efecto importante por parte de la riqueza de especies. Otros índices topológicos estudiados, anidamiento y modularidad, presentaron

efectos positivo y negativo, respectivamente, sobre la robustez de las comunidades, pero de menor magnitud que el efecto de la conectancia. Nuestros resultados de este trabajo permitirían identificar el rol de la topología de las redes mutualistas en sus respuestas al cambio climático. Por otro lado, nuestros análisis sugieren que el modelamiento dinámico permite obtener proyecciones comunitarias más conservadoras y por tanto con menos riesgo de subestimar los efectos adversos de las perturbaciones sobre comunidades complejas.

Abstract

Plant-pollinator interactions play an important role in the maintenance of the ecosystems biodiversity. Studies about phenology of communities (how periodic events in life cycles of species are influenced by ambient) show that species belonging to this communities has presented changes on the dates of particular events occur their life cycles (phenophases), attributable to the climate change. This yield risk of weakness or disappearance of this interactions, product of phenological decoupling in the appearance of interacting individuals of participant species. In this work, we done dinamical simulations, using a dfferential equations model, on empirical and theoretical networks, to study community effects due by different events of phenological change and the role of network topology on tolerance front this events. We observed that plant-pollinator communities present different decreases on persistence in face to different situations of phenological change, being higher when exist a community tendence to phenological advance of flowering with low variability. This extinctions can be attributed to total or partial decoupling between pehnophases of interacting species. Network topology influence on the community response front this events, being the most important factor the connectance of networks, which increases robustness of communities front this events. We didn't found an important effect due by species richness. Other topological index studied, nestedness and modularity, showed possitive and negative effects, respectively, on the community robustness, but this effects are lower than effect of connectance. This results can will to identify the role of mutualistic network topology under more realistic assumptions.

1. Introducción

La productividad y biodiversidad terrestre descansa en gran medida en la realización exitosa de las interacciones entre plantas y sus polinizadores. La mayoría de las plantas angiospermas terrestres (87.5%) dependen de la polinización por animales para su reproducción (Ollerton *et al.* 2011), mientras que una cantidad importante de especies animales obtienen su alimentación a partir de los recursos ofrecidos por las flores (Kearns *et al.* 1998). Además, la polinización cumple un rol importante en la producción agrícola humana (Klein *et al.* 2007). El estudio de este tipo de redes multiespecíficas de interacción ecológica es relativamente reciente y ha revelado un número importante de propiedades estructurales y dinámicas generales en estos sistemas (Bascompte & Jordano 2014). La estructura de una red de interacciones ecológicas se puede describir por una serie de indicadores o atributos topológicos, tales como riqueza de especies, conectancia, anidamiento y modularidad (Pascual & Dunne 2006; Tylianakis *et al.* 2010). La importancia de estos atributos topológicos es que pueden servir como indicadores de la robustez y resiliencia de una red frente a perturbaciones que afecten a la comunidad (Pascual & Dunne 2006; Thébault & Fontaine 2010). Los estudios hechos sobre redes ecológicas empíricas han mostrado que éstas no suelen tener estructuras aleatorias (Yodzis 1981; Bascompte & Jordano 2007). En el caso de las redes mutualistas, éstas presentan varias características propias en algunos índices topológicos, tales como distribución de grado, anidamiento y modularidad, lo cual confiere heterogeneidad estructural a la red (Bascompte & Jordano 2007; Bascompte & Jordano

2014). En particular, se encuentra que las redes mutualistas presentan mayor anidamiento y menor modularidad que las redes tróficas, lo cual aumenta su persistencia y resiliencia frente a perturbaciones (Thébault & Fontaine 2010).

El estudio teórico actual de redes ecológicas suele incorporar dinámica en las especies constituyentes y/o en la topología de la red misma. La incorporación de dinámica poblacional permite pronosticar cuantitativamente las eventuales respuestas colectivas de los sistemas ecológicos a impactos actuales o potenciales generados por perturbaciones ambientales. Sin embargo, un supuesto que está presente en la mayoría de los modelos ecológicos dinámicos es considerar que las interacciones entre las especies ocurren permanente y continuamente a lo largo del tiempo. Este supuesto es poco realista, ya que no siempre los interactuantes están presentes en su forma activa en el ambiente. En el caso particular de la polinización, ésta ocurre sólo cuando ocurre coincidencia espacial y temporal entre flores y polinizadores activos y no ocurre, en cambio, cuando uno de los mutualistas está presente en un estado latente como semilla o larva. Entonces, la adecuada sincronización de los ciclos de vida entre plantas y polinizadores es vital para asegurar la realización de las interacciones mutualistas.

Los distintos eventos fenológicos que presentan los organismos son dirigidos por las condiciones ambientales, principalmente climáticas, de los sitios donde habitan (Ovaskainen *et al.* 2013). Pese a la correlación existente entre eventos fenológicos de diferentes especies coexistentes, por lo general son distintos factores los que regulan tanto la duración como el inicio de las distintas fenofases de cada especie (Olivares &

Squeo 1999; Ovaskainen *et al.* 2013). Mediciones hechas a largo plazo en distintos ambientes han mostrado cambios temporales recientes en la fenología de varias especies (Menzel *et al.* 2001; Parmesan & Yohe 2003; Root *et al.* 2003), los cuales han sido tendientes tanto al adelantamiento como al retraso de transiciones de estado, siendo uno de los fenómenos más frecuentes el adelanto en la floración de plantas (Hegland *et al.* 2009), al parecer determinado principalmente por la temperatura (Hegland *et al.* 2009; Diez *et al.* 2012). El reclutamiento de insectos polinizadores también ha mostrado adelantos temporales (Hegland *et al.* 2009) aunque, a diferencia de los eventos de floración, se ve gatillado por umbrales mayores de temperatura (Forrest & James 2011) o por variables climáticas diferentes (Ovaskainen *et al.* 2013). Esto ha traído como consecuencia que los adelantos temporales de reclutamiento de insectos adultos tengan una magnitud distinta a los de floración (Hegland *et al.* 2009; Bartomeus *et al.* 2011). Como consecuencia directa, existe el riesgo de que la floración y el reclutamiento tiendan a desacoplarse temporalmente (Donnelly *et al.* 2011; Burkle *et al.* 2013). Este desacople fenológico debido al adelantamiento relativo de la floración puede traer consecuencias adversas al mantenimiento de la biodiversidad (Kudo *et al.* 2004; Burkle *et al.* 2013). Hasta hoy, se desconoce la forma en que las comunidades responden al desacoplamiento fenológico de plantas y polinizadores, así como las características globales (de las redes) y locales (de las especies) que determinan la robustez o fragilidad de los ecosistemas a esta perturbación.

Para abordar esta problemática desde la perspectiva de la ecología teórica y considerando las redes completas de interacción, es necesario contar con modelos apropiados que incluyan dinámica fenológica de las especies en interacción (Nakazawa & Doi 2012; Rafferty *et al.* 2013), la cual está estrechamente asociada a la dinámica de estados que componen el ciclo de vida de los organismos. Si bien existen modelos teóricos previos que incluyen estados activos e inactivos, algunos de ellos no los consideran de manera explícita (Dupuis & Hann 2009) y suelen involucrar interacciones entre pocas especies y no de una red completa (Gurtin & MacCamy 1974; Chan & Gao 1990). Por otro lado, los estudios sobre el efecto del desacople temporal en sistemas de planta-polinizador han sido escasos, y se limitan a una aproximación estática de las comunidades (Memmott *et al.* 2007) o una aproximación dinámica, pero con un único par planta-polinizador (Fabina *et al.* 2009; Fagan *et al.* 2014). En este trabajo, construimos un modelo dinámico para redes planta-polinizador que incorpora múltiples estados (activos y latentes) por especie y una dinámica fenológica que regula las transiciones entre dichos estados de los ciclo de vida. Este modelo es utilizado para analizar a) los efectos del desacople fenológico entre plantas y sus polinizadores sobre la dinámica de redes complejas mutualistas, y b) el rol que ejercen las propiedades topológicas de la red como moduladores de la robustez de ésta a los desacoples fenológicos.

2. Métodos

2.1 Sistema de estudio

El sistema (modelo) utilizado presenta tres componentes básicos: a) la topología de la red mutualista, b) la dinámica poblacional de las especies y c) las fenofases de las especies. La topología es la estructura de interacciones que presentan las comunidades. Indica cómo interactúan las especies unas con otras, y su arquitectura conlleva una serie de implicancias ecológicas. Acá se trabajó con dos tipos de redes: redes teóricas y redes empíricas. La dinámica del sistema está modelada por un sistema de ecuaciones integro-diferenciales, el cual incluye derivadas parciales, con el cual se describen los distintos estados interactuantes de cada especie. Las fenofases marcan el período de actividad de los estados activos de las especies. En redes empíricas, se usaron las fenofases registradas u obtenidas a partir de datos empíricos; mientras que para las redes teóricas, se desarrolló un nuevo algoritmo basado en la topología de interacciones de la red mutualista.

2.1.1 Topología

Redes Empíricas

Las redes empíricas fueron obtenidas directamente o reconstruidas a partir de datos recogidos en terreno y compartido por sus autores. Estos datos corresponden a tres

registros: Los dos primeros fueron observados por Olesen y colaboradores en Zackenberg, Groenlandia, durante la primavera de los años 1996 y 1997 (Olesen *et al.* 2008). La estructura de las redes fueron obtenidas directamente de estos registros y son mencionadas en este trabajo como “Olesen-96” y “Olesen-97”. El tercer registro corresponde a las fenofases observadas por Vázquez y colaboradores en ocho sitios del Parque Nacional Nahuel Huapi y alrededores, Argentina, durante el verano 1999-2000 (Vázquez & Simberloff 2002; Vázquez & Simberloff 2003). La red reconstruida a partir de esta información es mencionada en este trabajo como “Vázquez”.

Redes teóricas

Las redes teóricas se generaron a partir de un algoritmo estocástico desarrollado para el diseño de redes mutualistas similares a las redes reales (Thébault & Fontaine 2010), el cual permite diseñar redes con valores controlados de riqueza de especies, conectancia, modularidad y anidamiento.

Atributos topológicos de las redes:

Los índices topológicos utilizados, su descripción y métrica son descritas a continuación:

1. *Riqueza de especies*: Es la cantidad total de especies que constituyen una comunidad, las cuales son descritas por los nodos de la red de interacciones (Bascompte & Jordano 2014). Es una medida del tamaño de la red. Se calculó como la suma entre la cantidad de especies de animales A y la cantidad de especies de plantas P .
2. *Conectancia*: Es la fracción de enlaces presentes en la red del total de enlaces potenciales. En términos ecológicos, es una medida de la riqueza de interacciones de la comunidad (Tylianakis *et al.* 2010), mientras que en términos topológicos, indica el grado de conectividad de la red. Se calculó como la cantidad de interacciones L dividido por el producto entre la cantidad de especies de animales A y la cantidad de especies de plantas P .

$$C = \frac{L}{A \cdot P} \quad (1)$$

3. *Anidamiento*: Las interacciones dentro de una red se dicen que están anidadas cuando las especies con las que interactúan las especialistas son un subconjunto de las especies con las que interactúan las generalistas (Tylianakis *et al.* 2010). Es una forma de describir como se distribuyen las interacciones dentro de la comunidad. El anidamiento de las redes fue medido mediante la métrica Nestedness Temperature Calculator NTC (Atmar & Patterson 1993).
4. *Modularidad*: Los módulos son subconjuntos de una red de interacción en la cual las especies interactúan frecuentemente entre sí, pero poco con otras

especies fuera del compartimento (Tylianakis *et al.* 2010). Al igual que el anidamiento, es otra forma de describir como se distribuyen las interacciones dentro de la comunidad. La modularidad de las redes fue medida mediante la optimización de la ecuación de modularidad para redes bipartitas propuesta por Barber (2007), usando el algoritmo Leading Eigenvector (Newman 2006).

Todos las medidas de los índices topológicos fueron calculadas usando la librería BiMat (Flores *et al.* 2015) ejecutada mediante el programa Matlab 7.12.0.635.

2.1.2 Dinámica poblacional

El modelo dinámico utilizado divide las especies de plantas y polinizadores en varios estados funcionales, y considera como magnitud de medida la densidad de biomasa. En el caso de las plantas, estas son descritas mediante cuatro variables de estado:

1. Plantas adultas: Corresponde a la densidad de biomasa de las plantas propiamente tal.
2. Flores: Son las flores activas, que pueden ser visitadas por los polinizadores y están aptas para ser fecundadas.
3. Recursos florales: Corresponden a los recursos que utilizan las plantas para atraer polinizadores y que sirven a estos últimos como alimento, i.e. néctar y polen.

4. Semillas: Son las semillas producidas por las plantas. Corresponden al estado dormante de estas últimas.

Los polinizadores (sólo se contemplaron insectos, por simplicidad) son divididos en dos estados:

1. Insectos adultos: Son los insectos que han completado su desarrollo, pudiendo visitar flores y consumir recursos florales.
2. Larvas: Se incluyen bajo este concepto todos los demás estadios de desarrollo de los insectos (huevos, larvas, etc.). Corresponden al estado dormante de los polinizadores.

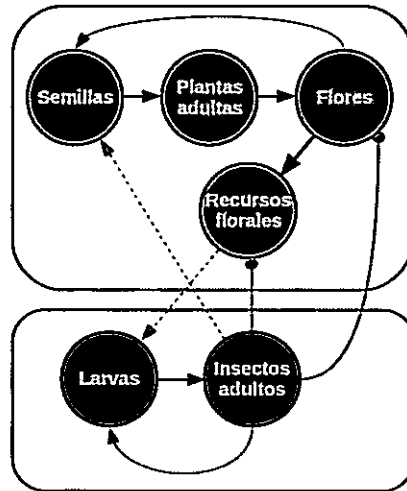


Figura 1: Grafo explicativo del modelo de interacción. Líneas con flechas (círculos) indican efecto positivo (negativo) sobre la biomasa de cada estado. Líneas negras indican producción de biomasa de estados activos. Líneas verdes representan las interacciones mutualistas, las cuales ocurren sólo en ciertos momentos del año. Líneas rojas continuas (discontinuas) indican efecto sobre dormantes de la misma (otra) especie interactuante, producto de las interacciones mutualistas.

Todos los estados tienen dimensión densidad de biomasa y son variables en función del tiempo cronológico, excepto los dormantes, los cuales además están descritos en función de su edad. Cuando los dormantes tienen la edad suficiente y las condiciones ambientales son favorables, pasan a los estados adultos. Las plantas adultas producen en ciertas épocas del año flores, las cuales a su vez producen recursos florales. Los insectos adultos visitan las flores e interactúan con los recursos florales bajo una relación presa-depredador. Consecuencia de estas visitas, se cierran las flores fecundadas y se producen dormantes de ambas especies. El modelo matemático propuesto es un sistema de ecuaciones integro-diferenciales en derivadas parciales.

Las fenofases de germinación, floración y reclutamiento de adultos están descritas por funciones especiales, llamadas acá como “funciones de fenología” ($f(t)$), y describen el momento y la intensidad con que ocurren dichos eventos. Todas las variables de estado están descritas mediante el tiempo cronológico (t). Los dormantes, además, están descritos por su edad o tiempo biológico (u), y su maduración está representado por la función de reloj biológico ($g(u)$) (Detalles en el Apéndice S1).

La variación de densidad de biomasa de semillas está dada por la ecuación:

$$\frac{\partial S_i(t, u)}{\partial t} = -\frac{\partial S_i(t, u)}{\partial u} - \mu_i^S S_i - \sigma_i S_i f_i^S(t) g_i^S(u) \quad (2)$$

donde el primer término del lado derecho es un término de advección, relacionado con maduración y envejecimiento, el segundo término es la mortalidad de semillas y el

término restante representa la pérdida de biomasa debido a la transición de dormantes a adultos (reclutamiento). La producción de semillas está dada por la ecuación:

$$S_i(t, 0) = \sum_j \pi_{ij} \varphi(A_j, F_i) \quad (3)$$

y es proporcional a las tasas de visitas (φ) a flores (F_i) por parte de los polinizadores (A_j).

La tasa de crecimiento de densidad de biomasa de plantas adultas está dada por la ecuación:

$$\frac{dP_i(t)}{dt} = \left(1 - \alpha_i P_i - \sum_{k \neq i} \alpha_k P_k \right) v_i \int_0^\infty \sigma_i f_i^S(t) g_i^S(u) S_i du - \mu_i^P P_i \quad (4)$$

donde la producción de biomasa debido a la germinación de semillas está limitada por competencia intra- e inter-específica y disminuye por mortalidad.

La densidad de biomasa de flores está descrita mediante la ecuación dinámica:

$$\begin{aligned} \frac{dF_i(t)}{dt} = & r_i^F (\kappa_i P_i - F_i) f_i^F(t) - \left(\mu_i^F + \rho_i^F (1 - f_i^F(t))^2 \right) F_i \\ & - \sum_j \gamma_{ij} \varphi(A_j, F_i) \end{aligned} \quad (5)$$

donde el primer término representa un crecimiento logístico limitado a la cantidad de biomasa de flores que pueden sustentar las plantas, el segundo término representa la mortalidad, la cual está compuesta por mortalidad basal y mortalidad estacional agregada (dependiente de $f(t)$). El tercer término es remoción de biomasa de flores fértiles por fecundación (cierre de flores).

La ecuación dinámica que dirige la densidad de biomasa de recursos florales es:

$$\frac{dN_i(t)}{dt} = r_i^N (q_i F_i - N_i) - \sum_j \delta_{ij} \varphi(A_j, F_i) \left(\frac{\frac{N_i}{F_i}}{\varepsilon_{ij} + \frac{N_i}{F_i}} \right) \quad (6)$$

y posee un término de crecimiento logístico limitado a la cantidad de recursos florales que pueden sustentar las flores, y un término de remoción de biomasa debido al consumo por parte de los polinizadores.

La tasa de crecimiento de biomasa de dormantes de insectos está dada por:

$$\frac{\partial L_j(t, u)}{\partial t} = -\frac{\partial L_j}{\partial u} - \mu_j^L L_j - \chi_j L_j f_j^L(t) g_j^L(u) \quad (7)$$

y posee la misma estructura que la ecuación de dormantes de plantas, mientras que la tasa de producción de larvas se describe por la ecuación:

$$L_j(t, 0) = \left(1 - \omega_j L_j - \sum_{k \neq j} \omega_k L_k \right) \sum_i \eta_{ij} \delta_{ij} \varphi(A_j, F_i) \left(\frac{\frac{N_i}{F_i}}{\varepsilon_{ij} + \frac{N_i}{F_i}} \right) \quad (8)$$

la cual depende de las tasas de visitación y de consumo de recursos florales por parte de los insectos adultos, y está limitada por competencia intra- e inter-específica.

La tasa de cambio de densidad de biomasa de insectos adultos es:

$$\frac{dA_j(t)}{dt} = y_j \int_0^\infty \chi_j f_j^L(t) g_j^L(u) L_j du \left(\mu_j^A + \rho_j^A (1 - f_j^L(t))^2 \right) A_j \quad (9)$$

y es similar a la ecuación dinámica de densidad de biomasa de plantas (4), excepto que no existe competencia intra- e inter-específica y también presenta mortalidad basal y

estacional. Finalmente, la tasa de visitas de los polinizadores fue modelada como una respuesta funcional del tipo Beddington-DeAngelis:

$$\varphi(A_j, F_i) = \left(\frac{\tau_{ij} A_j F_i}{\beta_{ij} + a_{ij} \sum_{k \in R(j)} F_k + b_{ij} \sum_{l \in C(i)} A_l} \right) \quad (10)$$

donde $R(j)$ son las especies de plantas visitadas por el polinizador j y $C(i)$ son las especies de polinizadores que visitan la planta i . El uso de esta respuesta funcional permite que el modelo utilizado cumpla con los criterios de consistencia lógica exigidos a las ecuaciones insertas en una teoría sobre interacciones tróficas (Arditi & Michalski 1996). Los parámetros utilizados fueron aleatorios, obtenidos a partir de distribuciones de probabilidad uniformes, centradas en valores tomados de o basados en mediciones empíricas descritas en la literatura, dependiendo de su disponibilidad.

2.1.3 Fenofases

Fenofases Empíricas:

Las fenofases empíricas fueron obtenidas directamente de los registros mencionados anteriormente, de los cuales se obtuvieron las redes empíricas.

Fenofases teóricas

Las fenofases teóricas se obtuvieron a partir de un algoritmo estocástico propio, el cual consta de dos partes: la primera asigna la duración de las fenofases en función del grado de conectividad de cada especie y la duración del período total de actividad de la comunidad. La segunda parte asigna la ubicación temporal de las fenofases con un algoritmo estocástico basado en la técnica de *simulated annealing* (Kirkpatrick *et al.* 1983). Los detalles se encuentran en el Apéndice S2. Las fenofases teóricas fueron creadas utilizando el programa Matlab 7.12.0.635.

Fenofases de germinación:

Las fenofases de germinación de todas las especies fue fijada en la misma ubicación temporal. Se fijó su centro temporal en la ubicación del centro temporal de la última fenofase de floración y su largo temporal en 8 semanas.

2.2 Características generales de las simulaciones dinámicas:

Cada simulación dinámica consistió en la integración del sistema de ecuaciones diferenciales antes mencionado usando un algoritmo basado en el método de Runge-Kutta de segundo orden. La dinámica fue corrida 5000 pasos de tiempo, donde cada paso de tiempo corresponde a una semana. Las densidades de biomasa iniciales o se obtenían de una simulación previa, o fueron obtenidas aleatoriamente de distribuciones de probabilidad uniformes, centradas en valores específicos para cada estado (Ver tabla S3A). Se consideró cada estado con valor cero si su densidad de biomasa era menor a cierto umbral, específico para cada estado (Ver tabla S3A). A su vez, una especie se consideró extinta si no se encontraba con biomasa positiva en ningún estado. Para cada réplica, los parámetros fueron obtenidos aleatoriamente a partir de distribuciones de probabilidad uniformes, centradas en valores tomados de o basados en mediciones empíricas descritas en la literatura, en donde sea posible. Dichos valores se encuentran en la tabla S3B. Todas las simulaciones dinámicas fueron hechas utilizando el programa Matlab 7.12.0.635.

2.3 Características generales de las simulaciones estáticas:

El modelo estático considera únicamente la estructura de la red, y las fenofases de floración y reclutamiento de insectos adultos. En cada simulación estática, se fija un umbral de tiempo mínimo de acople fenológico. Para cada interacción de la red, se

calcula el tiempo total que se encuentran acopladas las fenofases de las especies interactuantes. Si dicho tiempo de acople es menor o igual al umbral, se remueve la interacción. Se considera una especie como extinta si todas sus interacciones mutualistas son removidas. Todas las simulaciones dinámicas fueron hechas utilizando el programa Matlab 7.12.0.635.

2.4 Experimentos principales

2.4.1.1 Efecto de diferentes escenarios de desacople fenológico

Para el estudio de los efectos de distintos escenarios de adelanto fenológico sobre la robustez de comunidades plantas-polinizadores, se usaron como caso de estudio las redes empíricas mencionadas anteriormente, con sus fenofases empíricas respectivas. Para cada réplica, se corrió una simulación dinámica con el fin de que el sistema alcance un comportamiento oscilatorio asintótico (estado post-transiente), el cual se puede considerar análogo al comportamiento estacionario en modelos dinámicos clásicos sin periodicidad. Se consideró la cantidad de especies persistentes al final de esta simulación como el total de especies de la comunidad. Luego, se realizaron simulaciones dinámicas adelantando las fenofases de floración originales cierta cantidad de semanas, obtenidas aleatoriamente para cada especie a partir de distribuciones normales con las siguientes características:

1. Media aumentando en un gradiente entre 0 y 12 semanas a intervalos de 1 semana. La desviación estándar se asignó con valor igual a la media. Este es el enfoque utilizado en estudios anteriores (Memmott *et al.* 2007, Revilla *et al.* 2015).
2. Media aumentando en un gradiente entre 0 y 12 semanas a intervalos de 1 semana. El valor de desviación estándar se fijó en 1. Esto permite observar el efecto potencial producido únicamente por los aumentos en los adelantos fenológicos de la comunidad en su conjunto, sin considerar cambios en la variabilidad que se pueda presentar dentro de ella.
3. Media igual a 0 y desviación estándar aumentando en un gradiente entre 0 y 12 a intervalos de 1. Esto permite ver el efecto atribuible a cambios en la variabilidad de los adelantos fenológicos, aun si la comunidad en su conjunto no muestra cambios en la tendencia central de cambio fenológico.

Al final de cada simulación se registró la persistencia de especies en la comunidad, medida como la fracción de especies persistentes del total de especies iniciales de la comunidad definido arriba, y la persistencia dentro de cada gremio, medida como la fracción de especies persistentes del total de especies iniciales de cada gremio. Cada combinación entre redes empíricas y tipo de distribución de adelantos fenológicos se consideró un tratamiento (9 tratamientos en total). Se corrieron 50 réplicas en cada tratamiento.

2.4.1.2 Comparación de simulaciones estáticas y dinámicas

Se realizaron simulaciones utilizando un modelo estático, para evaluar diferencias entre el uso de dicho modelo y el modelo dinámico. Usando las redes y fenofases empíricas, se simularon adelantos en la floración a partir de alguna de las distribuciones mencionadas anteriormente. Se consideraron cuatro umbrales de tiempo mínimo de acople fenológico: 0, 1, 2 y 3 semanas. Cada combinación entre redes empíricas, tipo de distribución de adelantos fenológicos y umbral se consideró un tratamiento (36 tratamientos). Se corrieron 50 réplicas en cada tratamiento.

2.4.1.3 Comparación de topologías teóricas y empíricas

Se realizaron simulaciones dinámicas idénticas a las anteriores, usando redes teóricas con características similares a las de las redes empíricas; en particular, cantidad de especies de cada gremio y conectancia. Los valores de estas propiedades se fijaron de forma que la diferencia con los valores empíricos fuese igual o menor al 10%. Las fenofases se crearon usando el algoritmo generador de fenofases, asignándose una duración del período de actividad de la comunidad idéntico al valor empírico. Se creó una red con su respectivo conjunto de fenofases por cada réplica. Cada combinación entre red empírica emulada y tipo de distribución de adelantos fenológicos se consideró un tratamiento (9 tratamientos en total). Se corrieron 50 réplicas de cada tratamiento.

2.4.2 Efecto de la topología sobre la robustez de las redes:

Se estudió el efecto de cuatro propiedades topológicas de las redes: riqueza de especies, conectancia, modularidad y anidamiento, sobre la robustez a adelantos temporales de las fenofases de floración. Con este fin, se generaron 1000 redes teóricas usando el algoritmo generador de redes. Para cada red, se creó un conjunto de fenofases usando el algoritmo generador de fenofases, fijándose el valor de la duración del período de actividad de la comunidad en 12 semanas. Las duraciones de los períodos de actividad de la comunidad para el conjunto de fenofases generados de esta forma se distribuyeron de forma exponencial (ajustada), con un promedio de 13.2 semanas. Sobre cada una de estas redes se corrió una simulación dinámica hasta alcanzar un comportamiento asintótico oscilatorio (estado post-transiente). Debido a la posibilidad de extinciones durante estas simulaciones previas, se registraron los valores de los atributos topológicos de las redes al final de dicha simulación (Ver apéndice S4 para un resumen de dichos atributos). A partir de estos valores se midió la persistencia y se realizaron los análisis posteriores. Una vez realizada esta simulación previa, se corrieron simulaciones dinámicas adelantando las fenofases de floración originales cierta cantidad de semanas obtenidas aleatoriamente para cada especie a partir de una distribución normal, cuya media fue tomado de un gradiente de entre 1 y 12 semanas a intervalos de 1 semana. La desviación estándar de dicha distribución se fijó en 1. Al final de cada simulación se registró la persistencia de la comunidad, medida como la fracción de especies persistentes del total de especies de la comunidad al final de la simulación previa. La

robustez a los desacoples fenológicos de cada comunidad fue medida a través de un índice que denominamos PMR_{50} (por las siglas de *Phenological Mismatch Robustness*), definido como el valor crítico de adelanto temporal (en semanas) sobre el cual se extingue al menos el 50% de las especies de la comunidad. Dicho umbral de persistencia se ha usado en estudios anteriores de perturbaciones de redes ecológicas (Dunne *et al.* 2002; Dunne *et al.* 2004; Dunne *et al.* 2009). Finalmente, se realizó un análisis de vías (*Path Analysis*) sobre las distintas variables siguiendo variantes del modelo estructural de relaciones causales propuesto por Thébault & Fontaine (2010). Este análisis estadístico se realizó con la librería lavaan 0.5-17 (Rosseel 2012) ejecutado por el programa R 3.0.2 (R Core Team 2013).

3. Resultados

Efectos de diferentes escenarios de desacople fenológico

Las simulaciones sobre redes empíricas muestran que distintos escenarios de cambio fenológico conllevan distintos grados en la disminución de las persistencias comunitarias. Los patrones resultantes fueron similares entre comunidades (Figura 2). Las mayores disminuciones de la persistencia de especies se dieron al adelantar el tiempo medio de floración manteniendo fija la varianza de dicho adelanto ($\mu = [0, 12]$, $\sigma=1$, en adelante: “media aumentada”), llegando al colapso total de las redes Olesen-96 y Olesen-97 para adelantos suficientemente grandes (8 y 11 semanas, respectivamente). Al aumentar sólo la varianza de los tiempos de adelanto ($\mu = 0$, $\sigma=[0, 12]$, en adelante: “varianza aumentada”) el efecto negativo sobre la persistencia fue el más débil observado. Finalmente, un efecto de magnitud intermedia fue observado cuando la media y la varianza de los tiempos de adelanto fueron aumentados de manera simultánea ($\mu = [0, 12]$, $\sigma=\mu$, en adelante: “media y varianza aumentadas”) (Figura 2). Las diferencias entre los tres tratamientos de desacople fenológicos aumentaron a medida que aumentaba el grado de desajuste.

Al separar las persistencias por gremio, se observaron diferencias de comportamiento entre comunidades (Figura 3). Para la red Olesen-96, las plantas presentaron mayor persistencia que los polinizadores a bajos grados de adelanto fenológico, situación que se revierte a partir de cierto umbral dependiendo del escenario de adelantos. La mayor

diferencia entre las persistencias de plantas e insectos sucede en el escenario con media aumentada a bajo grado de adelanto, ocurriendo lo contrario en los otros dos escenarios.

La red Olesen-97 mostró un comportamiento similar a Olesen-96, con el cambio en el gremio de mayor persistencia ocurriendo a mayor grado de adelanto que en Olesen-96.

En el caso de la red Vázquez, los polinizadores mostraron mayor disminución de su persistencia comparados con las plantas, para los tres escenarios de adelantos.

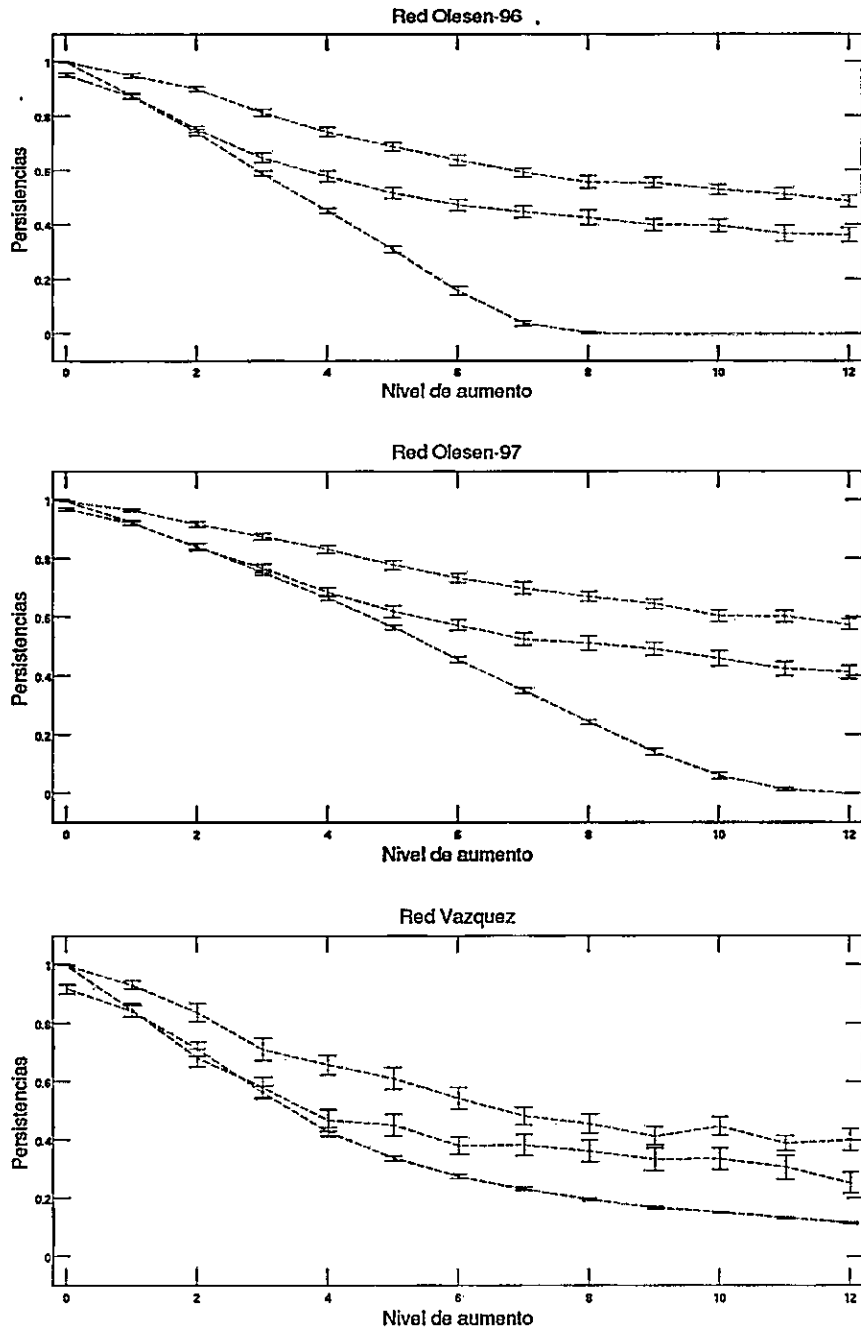


Figura 2: Persistencias de las redes en función del grado de adelanto fenológico. Cada curva representa una distribución de adelantos fenológicos: Media y varianza aumentadas ($\mu = [0, 12], \sigma = \mu$, azul), Media aumentada ($\mu = [0, 12], \sigma = 1$, verde) y Varianza aumentada ($\mu = 0, \sigma = [0, 12]$, rojo).

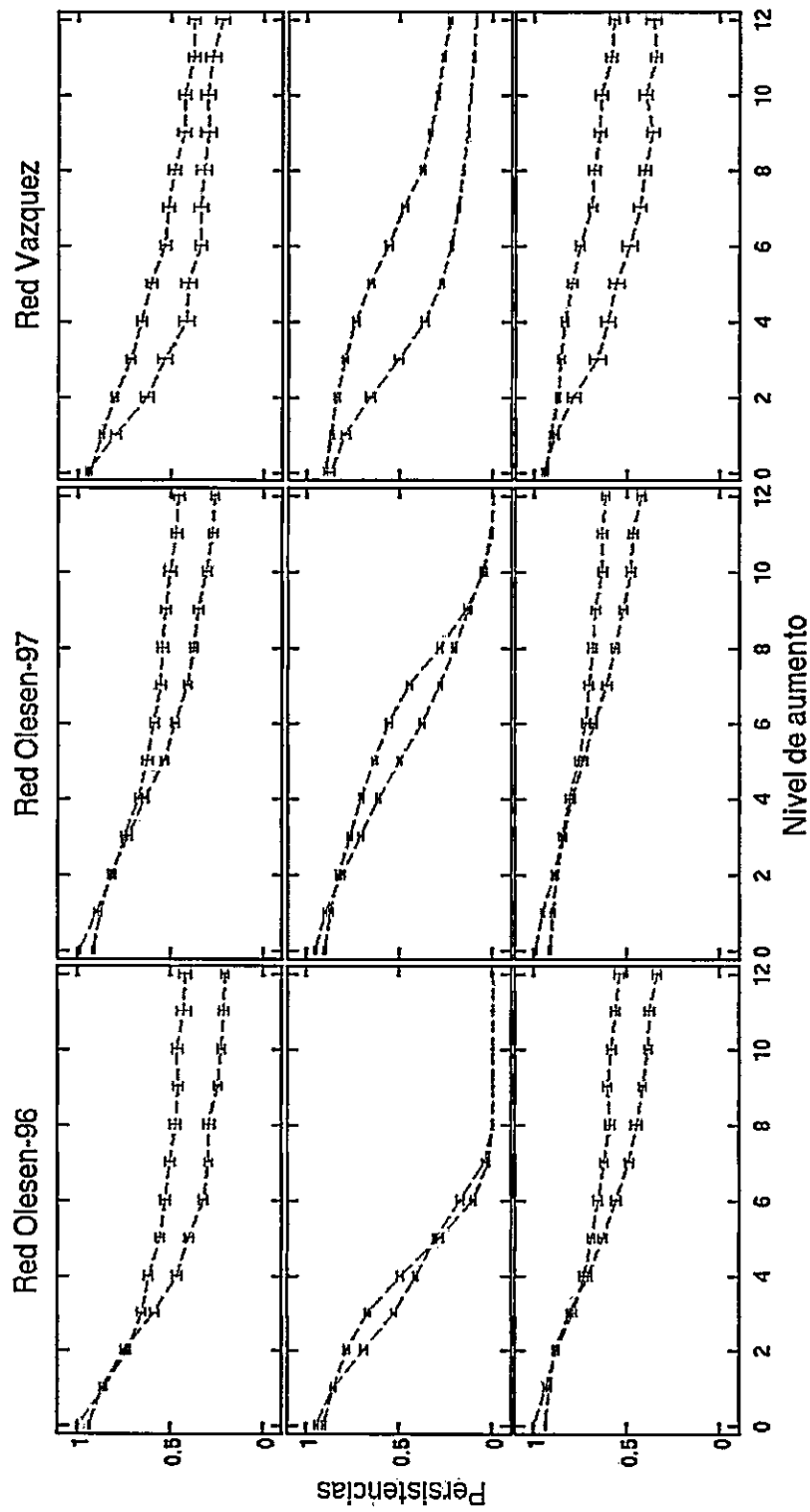


Figura 3: Persistencias por gremio en función del grado de adelanto fenológico. Cada curva representa un gremio: Plantas (verdes) e insectos (rojo). Cada fila representa una distribución de adelantos fenológicos. De arriba a abajo: Media y varianza aumentadas ($\mu = [0, 12]$, $\sigma = \mu$), Media aumentada ($\mu = [0, 12]$, $\sigma = 1$) y Varianza aumentada ($\mu = 0$, $\sigma = [0, 12]$).

Comparación de simulaciones estáticas y dinámicas

La comparación de las persistencias de especies para las distintas redes, sometidas a las simulaciones con los modelos dinámico y estático se muestran en la Figura 4. Para todas las comunidades, bajo todos los escenarios, el modelo dinámico proyecta una persistencia de especies menor o igual que el modelo estático al asumir --para el modelo estático-- un umbral de tiempo mínimo de acople fenológico (1 semana) bajo la cual la interacción se suprime. En particular, bajo el escenario de media y varianza aumentadas, las simulaciones dinámicas arrojan resultados similares a las simulaciones estáticas con umbral de 1 semana, disminuyendo la persistencia bajo grados mayores de adelanto hasta alcanzar niveles comparables a las simulaciones estáticas con umbrales entre 2 y 4 semanas, dependiendo de la comunidad. Bajo el escenario de media aumentada, todas las redes mostraron persistencias similares bajo simulaciones dinámicas o simulaciones estáticas con umbral de 1 semana. Para el escenario con varianza aumentada, las persistencias obtenidas por simulaciones dinámica son similares a las simulaciones estáticas de las redes con umbral de 2 semanas (Olesen-96 y Olesen-97), y 3 semanas (Vázquez), bajo grados altos de adelanto.

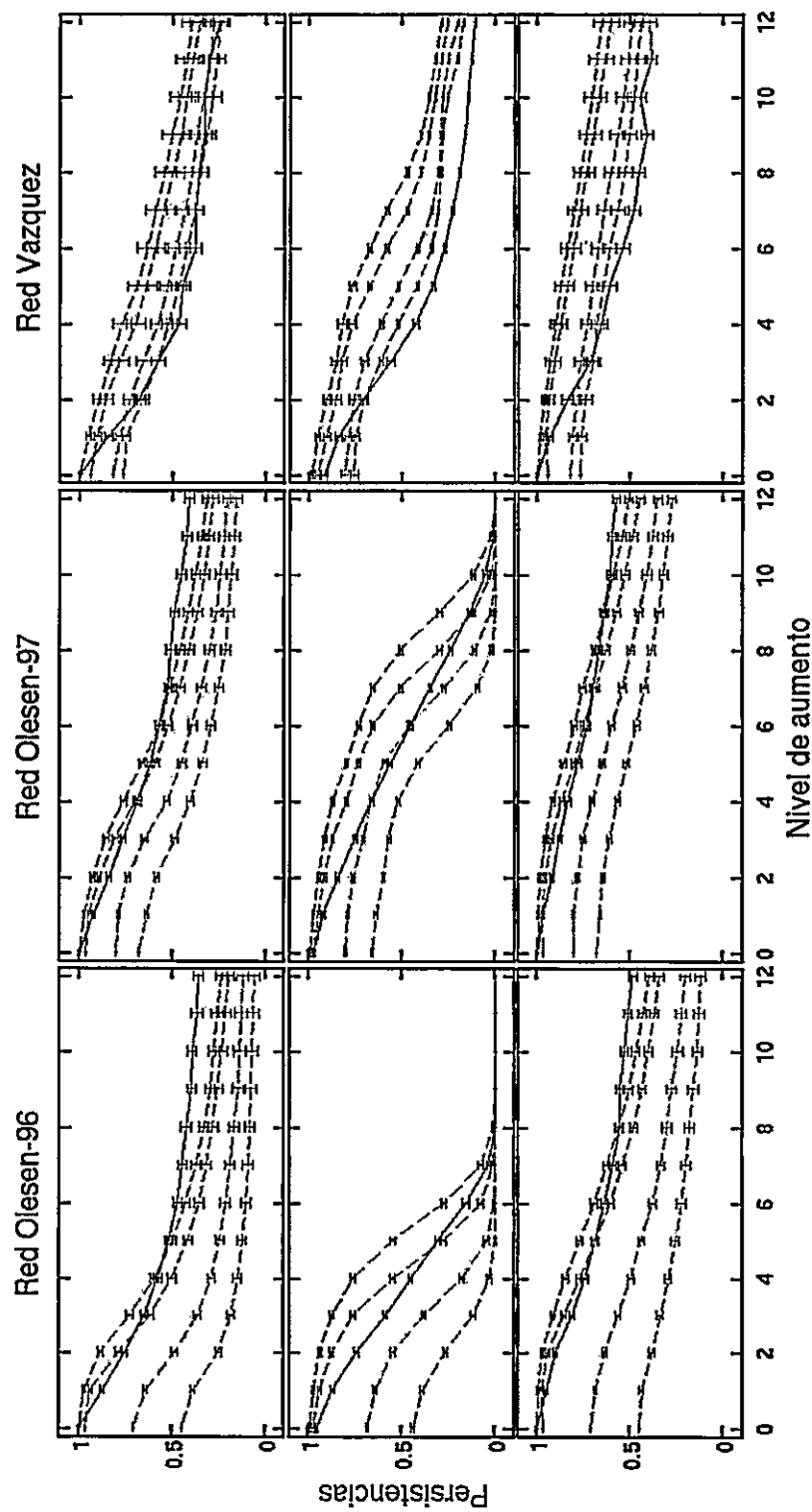


Figura 4: Persistencias de las redes en función del grado de adelanto fenológico, según modelos dinámico (línea continua) y estático (líneas discontinuas). Umbrales de tiempo mínimo bajo la cual la interacción se suprime: 0 semanas (verde), 1 semana (rojo), 2 semanas (celeste), 3 semanas (morado). Cada fila representa una distribución de adelantos fenológicos: De arriba a abajo: Media y varianza aumentada ($\mu = [0, 12]$, $\sigma = \pi$), Media aumentada ($\mu = [0, 12]$, $\sigma = 1$) y Varianza aumentada ($\mu = 0$, $\sigma = [0, 12]$).

Comparación con redes teóricas

Las simulaciones con redes y fenofases teóricas fueron similares a las simulaciones empíricas en el caso de las redes Olesen-96 y Olesen-97. Por el contrario, la red Vázquez mostró persistencias mayores, siendo en promedio un 50.93%, 102.37% y 41.11% mayores para los escenarios con media y varianza aumentada, media aumentada y varianza aumentada, respectivamente (Figura 5).

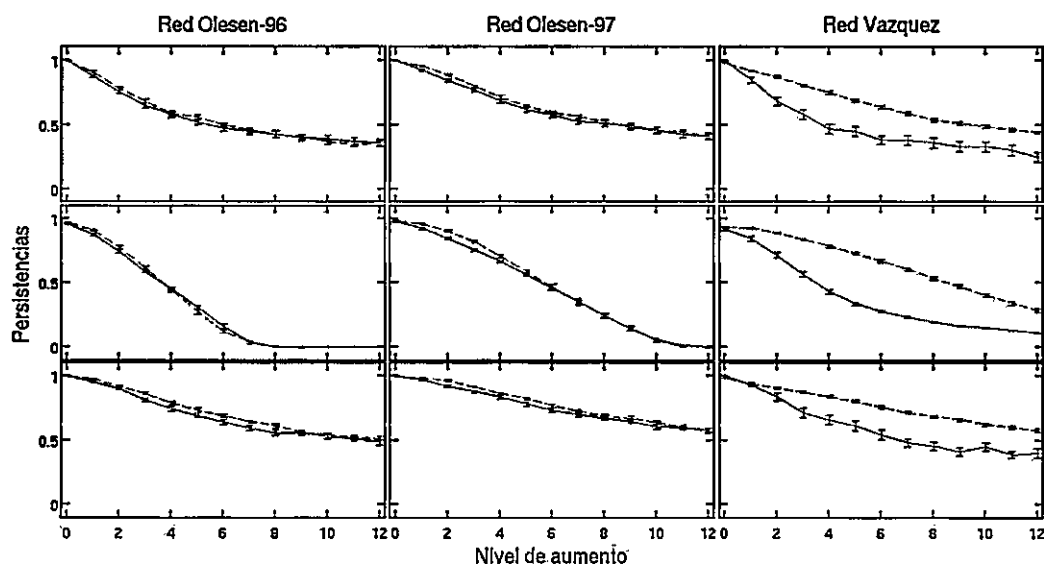


Figura 5: Persistencias de las redes en función del grado de adelanto fenológico, para redes empíricas (azul) y sus similares teóricas (verde). Cada fila representa una distribución de adelantos fenológicos: De arriba a abajo: Media y varianza aumentada ($\mu = [0, 12]$, $\sigma=\mu$), Media aumentada ($\mu = [0, 12]$, $\sigma=1$) y Varianza aumentada ($\mu=0$, $\sigma = [0, 12]$).

Efecto de la topología sobre la robustez a desacoples fenológicos de las redes:

Para el estudio de los efectos de la topología de la red sobre la robustez a desacoples fenológicos de las especies se realizaron Análisis de Vías (*Path Analysis*) sobre modelos causales basados en el modelo propuesto por Thébault y Fontaine (2010). En dicho modelo, se establece una relación causal entre riqueza de especies, conectancia, anidamiento y modularidad sobre alguna medida de estabilidad de la red, el cual corresponde en este caso a robustez PMR_{50} . La influencia directa entre atributos topológicos y/o robustez PMR_{50} se estimó como los respectivos coeficientes de vía estandarizados. Un resumen de los coeficientes obtenidos para ambos modelos se encuentra en el apéndice S5.

El primer modelo estudiado es una adaptación directa del modelo original de Thébault y Fontaine (2010), el cual supone además que tanto la riqueza como la conectancia afectan el anidamiento y la modularidad de la red (Figura 6). El segundo modelo es similar al anterior, pero considera sólo relaciones causales directas entre los cuatro atributos topológicos y la robustez PMR_{50} . Además los atributos topológicos presentan relaciones de covarianza entre sí (Figura 7). En ambos modelos se descartó la relación causal entre riqueza de especies y robustez PMR_{50} , por no ser significativa. Por el mismo motivo, se descartó la covarianza entre anidamiento y modularidad en el segundo modelo, lo cual además evita una sobreparametrización. Estas remociones variaron marginalmente los valores de los demás coeficientes. La principal diferencia entre ambos modelos fue el

grado de ajuste, es decir, si las diferencias entre las matrices de covarianza de los datos y la implícita en el modelo son o no son significativas: El primer modelo marca diferencias significativas ($\chi^2=470.372$, g.l. = 3, $P < 10^{-3}$), lo cual refleja un pobre grado de ajuste, mientras que el segundo modelo no presenta diferencias significativas ($\chi^2=0.552$, g.l. = 2, $P = 0.759$), reflejando un buen grado de ajuste. Sin embargo, ambos modelos mostraron que la conectancia y el anidamiento tienen un efecto directo positivo sobre la robustez PMR_{50} , mientras que la modularidad ejerce un efecto directo negativo. En el primer modelo, los efectos indirectos tanto de la riqueza y conectancia a través del anidamiento y la modularidad fueron negativo y positivo. En el segundo modelo, los efectos indirectos de la conectancia y riqueza mediados por anidamiento y modularidad fueron del mismo signo que en el primer modelo. Además, el efecto indirecto de la riqueza mediado por la conectancia fue negativo. Los efectos indirectos del anidamiento y la modularidad mediado por conectancia fueron negativos. Los efectos totales corresponden a la suma de los efectos directos más los efectos indirectos (mediados por variables intermediarias). En el primer modelo, el efecto total de la riqueza de especies sobre la robustez PMR_{50} fue débilmente positivo (0.061, $P < 10^{-3}$), mientras que el efecto total de la conectancia fue fuertemente positivo (0.672, $P < 10^{-3}$). En el segundo modelo, el efecto total de la riqueza de especies, el anidamiento y la modularidad sobre la robustez PMR_{50} fueron negativos (-0.090, $P < 10^{-2}$, -0.176, $P < 10^{-3}$, -0.388, $P < 10^{-3}$ respectivamente) y los efectos totales de la conectancia fueron fuertemente positivos (0.659, $P < 10^{-3}$). La varianza de la robustez explicada por ambos modelos es del 43.7%.

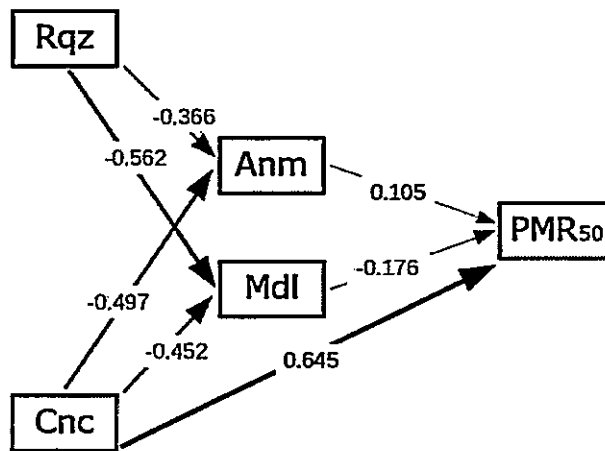


Figura 6: Diagrama de vías de los efectos de los atributos topológicos sobre la robustez al desacople fenológico de las redes. Los coeficientes estandarizados se muestran sobre las flechas y están representados por el grosor de éstas. Los efectos positivos (negativos) están representados con verde (rojo). Riqueza (Rqz), Conectancia (Cnc), Anidamiento (Anm), Modularidad (Mdl) y Robustez (PMR50). Este modelo fue adaptado directamente de Thebault & Fontaine (2010). Grado de ajuste: $\chi^2=470.372$, g.l. = 3, $P < 10^{-3}$. Varianza de la robustez explicada por el modelo: 43.7%.

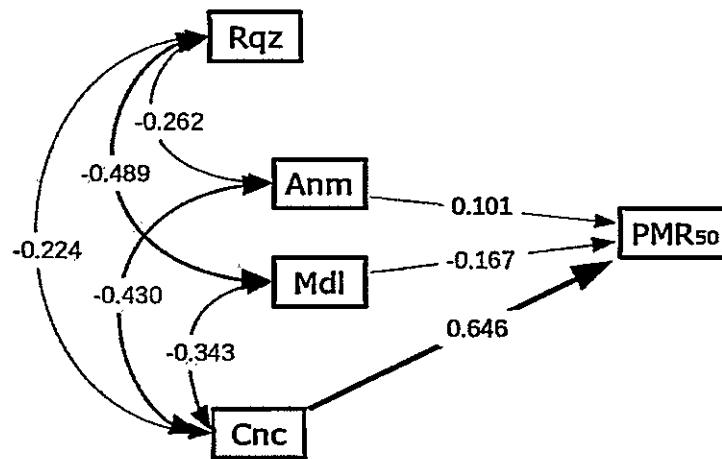


Figura 7: Diagrama de vías de los efectos de los atributos topológicos sobre la robustez al desacople fenológico de las redes. Los coeficientes estandarizados se muestran sobre las flechas y están representados por el grosor de éstas. Los efectos positivos (negativos) están representados con verde (rojo). Riqueza (Rqz), Conectancia (Cnc), Anidamiento (Anm), Modularidad (Mdl) y Robustez (PMR50). Grado de ajuste: $\chi^2=0.552$, g.l. = 2, $P = 0.759$. Varianza de la robustez explicada por el modelo: 43.7%.

4. Discusión

En este trabajo se buscó analizar el efecto de los desacoples fenológicos producto del adelanto temporal de la floración en comunidades mutualistas y determinar qué características topológicas de red permiten una mayor tolerancia frente a estos fenómenos.

Simulaciones sobre redes empíricas y teóricas, usando modelos dinámicos y estáticos, muestran que la manera en que se distribuyen los adelantos temporales de la floración afectan en distinto grado a las comunidades, ya sea mediante el debilitamiento o la pérdida de interacciones. La magnitud del efecto depende del tamaño y variabilidad de los cambios fenológicos dentro de la comunidad. Además, nuestros resultados sugieren que la topología de las redes influye de manera importante en la magnitud del efecto de los desacoples fenológicos.

Las simulaciones muestran que la forma en que se distribuyen los adelantos de la floración dentro de una comunidad afecta de maneras muy distintas a la persistencia de éstas. Se observa que, aun sin haber una tendencia general al adelanto dentro de una comunidad, la presencia de variabilidad en la magnitud y dirección de cambios fenológicos pueden producir una cantidad importante de extinciones. Por otro lado, la presencia de tendencia al adelanto con poca variabilidad muestra efectos mucho mayores, pudiendo llegar al colapso de la comunidad. Sin embargo, variabilidad en el grado de los adelantos fenológicos pueden amortiguar el efecto negativo que produciría un adelanto general dentro de la comunidad. Esto se puede explicar debido a que una

alta variabilidad de adelantos fenológicos dentro de una misma comunidad, significa distintas tasas de respuesta frente a las mismas condiciones ambientales, lo cual implica que una fracción importante de especies no adelanta su fenología lo suficiente como para producir desacoples fenológicos. Dado que empíricamente se observa una alta diversidad de respuestas fenológicas dentro de una comunidad, se puede esperar que en el corto plazo la presencia de desacoples fenológicos sea reducida (Forrest & James 2011). A pesar de esto, las diferencias observadas entre los modelos dinámico y estático indican que muchas interacciones entre especies pueden verse gravemente afectadas aun si sus fenofases están acopladas. Las diferencias obtenidas entre modelos estático y dinámico sugieren que análisis previos para redes mutualistas (Memmott *et al.* 2007) y tróficas (Dunne *et al.* 2002; Dunne *et al.* 2004; Dunne *et al.* 2009) pueden subestimar el efecto de las perturbaciones sobre la estabilidad de las comunidades.

La comparación de las simulaciones dinámicas entre redes empíricas y teóricas muestran resultados desiguales entre la red Vázquez y las redes Olesen-96 y Olesen-97. Esto puede ser debido a que la red de Vázquez es atípica en estructura, con 17 especies de plantas y 146 especies de insectos polinizadores, lo cual es una razón entre número de especies de plantas y animales mucho más baja que cualquier razón encontrada en la literatura (Saavedra *et al.* 2008; Kallimanis *et al.* 2009; Pires *et al.* 2011; 22 redes en total), a diferencia de las redes Olesen-96 y Olesen-97. Esto nos permite suponer que para redes con topología típica, los algoritmos de generación de redes y de generación de fenofases utilizados en este trabajo parecen simular el comportamiento esperado para

redes empíricas. Esto otorga validez a los análisis finales de este estudio, que se discuten a continuación.

El estudio del efecto de los atributos topológicos sobre la robustez de la red frente a adelantos fenológicos confirma que la topología de las redes condiciona la respuesta de éstas a la presencia de cambios fenológicos. Aunque sólo el modelo con covarianzas tiene un grado de ajuste válido con los datos, ambos revelan efectos directos similares entre los distintos índices topológicos y la robustez al desacople fenológico de la red. En particular, se muestra que la magnitud y signo de cada efecto difiere entre los distintos índices topológicos. En orden decreciente, la conectancia y el anidamiento mostraron un efecto directo positivo, mientras el efecto de la riqueza de especies fue nulo, y negativo en el caso de la modularidad. Los efectos netos difieren entre ambos modelos. En el primer modelo, tanto la riqueza como la conectancia y el anidamiento presentan efectos positivos, lo contrario que la modularidad. Los efectos del anidamiento y la modularidad son sólo directos. En el modelo con covarianzas, el efecto neto de la conectancia es positivo, mientras que los efectos de la riqueza de especies, anidamiento y modularidad son negativos. El efecto positivo de la conectancia se ejerció en su mayor parte de forma directa, mientras que en el caso de la riqueza de especies fue a través de la disminución de la modularidad por parte de esta. En cambio, gran parte del efecto negativo del anidamiento y la modularidad mostrado en este modelo es mediado a través de la conectancia.

La modularidad y el anidamiento son atributos topológicos que tienen relación con la forma en que se distribuyen las interacciones en una comunidad. Si bien la correlación entre conectancia y estos atributos es similar a la encontrada en literatura (Fortuna *et al.* 2010), la correlación obtenida entre riqueza y dichos atributos es la inversa de la esperada (Olesen *et al.* 2007). Más aun, los signos de los efectos directos de los atributos topológicos estudiados sobre la robustez difiere notoriamente con los efectos observados previamente sobre otras medidas de estabilidad (Thébault & Fontaine 2010).

El fuerte efecto de la conectancia y el bajo efecto de la riqueza de especies sobre la robustez de la red coincide con lo observado en redes tróficas (Dunne *et al.* 2002; Dunne *et al.* 2004). Lo primero se puede explicar debido a que el desacople fenológico afecta a la comunidad precisamente debilitando o eliminando interacciones, por lo que una mayor densidad de éstas permite a las especies una mayor probabilidad de conservar cierta sincronía con sus interactuantes. Lo segundo puede deberse a que por la forma en que se distribuyen la conectividad dentro de una red, la mayor parte de las especies que la componen presentan pocas interacciones (Bascompte & Jordano 2007), lo cual aumenta la probabilidad de que una fracción importante de especies se encuentre muy parcialmente o totalmente desacoplada de sus especies interactuantes.

El rol del anidamiento en las redes mutualistas ha sido objeto de controversia. Algunos autores atribuyen al anidamiento un efecto positivo sobre la estabilidad de las redes mutualistas (Okuyama & Holland 2008; Bastolla *et al.* 2009; Rohr *et al.* 2014), mientras que otros autores aducen que esta estructura las hace menos estables (Allesina & Tang,

2011; Suweis *et al.* 2013) o tiene un efecto nulo (James *et al.* 2012; Sauve *et al.* 2014). Si bien nuestros resultados indican un efecto directo positivo de este atributo sobre la estabilidad, éste es mucho menor que el efecto que tuvo la conectancia (James *et al.* 2012).

El rol de la modularidad en redes planta-polinizador ha sido poco estudiado. Nuestro estudio muestra que la modularidad juega un papel negativo de forma directa, tal como en estudios anteriores (Thébault & Fontaine 2010; Sauve *et al.* 2014). Sin embargo, las bases mecánicas subyacentes a este patrón están aún por entenderse, lo cual requiere de un estudio detallado acerca de la influencia de la estructura modular sobre otros aspectos estructurales y dinámicos de las redes mutualistas.

Es posible que las comunidades presenten una cantidad de interacciones mayor a las registradas en estudios de campo (Olesen *et al.* 2011). Por otro lado, se ha observado empíricamente que en distintas temporadas, los insectos pueden interactuar con distintas especies de flores según su disponibilidad (Petanidou *et al.* 2008), mientras que las flores pueden ser visitadas por distintas especies de polinizadores (Smith-Ramírez *et al.* 2005; Petanidou *et al.* 2008). Estas características hacen presumir, en base a nuestros resultados, que las redes empíricas podrían mostrar una tolerancia a la aparición de cambios fenológicos mayor de lo advertido por otros autores (Hegland *et al.* 2009).

Concluimos que las comunidades planta-polinizador, dada la variabilidad de respuestas fenológicas observadas empíricamente, se ven expuestas a presentar extinciones, aun cuando no haya una tendencia general al adelanto fenológico. Estas extinciones pueden

deberse a desacoples totales o parciales en las fenofases de las especies interactuantes. La topología de las redes influye en la respuesta comunitaria frente a estos eventos. En particular, se observa que el principal factor a considerar es la conectancia de las redes, por sobre su tamaño o forma en que se distribuyan las interacciones.

Investigaciones que pueden realizarse a futuro son el estudio de la plasticidad topológica en estas redes y su efecto frente a eventos fenológicos, dado la capacidad de las especies de realizar interacciones oportunistas. Dada las diferencias mostradas ante distintos escenarios de cambio fenológico, otra oportunidad es realizar simulaciones sobre otros escenarios observados empíricamente, tales como cambios en la duración de las fenofases y adelantos no aleatorios dentro de una comunidad. Finalmente, se debe analizar el rol de las especies dentro de cada red en función de sus características topológicas, así como la forma en que se ven afectadas bajo este tipo de perturbaciones.

El poder describir las características topológicas de las comunidades frente a los cambios ambientales actuales, nos permitirá poder abordar mejor las problemáticas ecológicas actuales.

Referencias

- Allesina, S., & Tang, S. (2011). Stability Criteria for Complex Ecosystems. *Nature*, 483(7388), 12.
- Atmar, W., & Patterson, B. D. (1993). The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*, 96(3), 373–382.
- Barber, M. J. (2007). Modularity and community detection in bipartite networks. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 76(6), 1–9.
- Bartomeus, I., Ascher, J. S., Wagner, D., Danforth, B. N., Colla, S., Kornbluth, S., & Winfree, R. (2011). Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(51), 20645–20649.
- Arditi, R. & Michalski, J. (1996). Nonlinear Food Web Models and Their Responses to Increased Basal Productivity. En G. A. Polis & K. O. Winemiller (eds), *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics*. pp 122-133. Chapman & Hall, Londres.
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38(1), 567– 593.
- Bascompte, J. & Jordano, P. 2014. *Mutualistic Networks*. Princeton University Press, Princeton & Oxford.
- Bastolla, U., Fortuna, M. A., Pascual-García, A., Ferrera, A., Luque, B., & Bascompte, J. (2009). The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*, 458, 1018–1020.

- Burkle, L. A., Marlin, J. C., & Knight, T. M. (2013). Plant-Pollinator Interactions over 120 Years: Loss of Species, Co-Occurrence, and Function. *Science*, 339(6127), 1611–1615.
- Diez, J. M., Ibáñez, I., Miller-Rushing, A. J., Mazer, S. J., Crimmins, T. M., Crimmins, M. A., Bertelsen, C. D. & Inouye, D. W. (2012). Forecasting phenology: From species variability to community patterns. *Ecology Letters*, 15(6), 545–553.
- Donnelly, A., Caffarra, A., & O'Neill, B. F. (2011). A review of climate-driven mismatches between interdependent phenophases in terrestrial and aquatic ecosystems. *International Journal of Biometeorology*, 55(6), 805–817.
- Dunne, J. A., & Williams, R. J. (2009). Cascading extinctions and community collapse in model food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 364(1524), 1711–1723.
- Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: Robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 5(4), 558–567.
- Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2004). Network structure and robustness of marine food webs. *Marine Ecology Progress Series*, 273, 291–302.
- Dupuis, A. & Hann, J. (2009) Climate change, diapause termination and zooplankton population dynamics: an experimental and modelling approach. *Freshwater Biology*, 54, 221–235.
- Fabina, N. S., Abbott, K. C., & Gilman, R. T. (2010). Sensitivity of plant-pollinator-herbivore communities to changes in phenology. *Ecological Modelling*, 221(3), 453–458.

- Fagan, W. F., Bewick, S., Cantrell, S., Cosner, C., Varassin, I. G., & Inouye, D. W. (2014). Phenologically explicit models for studying plant–pollinator interactions under climate change. *Theoretical Ecology*, 7(3), 289–297.
- Flores, C. O., Poisot, T., Valverde, S. & Weitz, J. S. (2015). BiMat: a MATLAB package to facilitate the analysis of bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution*. En prensa. doi: 10.1111/2041-210X.12458
- Forrest, J. R. K., & James, D. T. (2011). An examination of synchrony between insect emergence and flowering in Rocky Mountain meadows. *Ecological Monographs*, 81(3), 469–491.
- Fortuna, M. A., Stouffer, D. B., Olesen, J. M., Jordano, P., Mouillot, D., Krasnov, B. R., Poulin, R. & Bascompte, J. (2010). Nestedness versus modularity in ecological networks: Two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology*, 79(4), 811–817.
- Gurtin, M., MacCamy, R. (1974) Non-linear age-dependent population dynamics. *Archive for Rational Mechanics and Analysis*, 54, 281–300.
- 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.
- James, A., Pitchford, J. W., & Plank, M. J. (2012). Disentangling nestedness from models of ecological complexity. *Nature*, 487(7406), 227–230.
- Kallimanis, A. S., Petanidou, T., Tzanopoulos, J., Pantis, J. D., & Sgardelis, S. P. (2009). Do plant-pollinator interaction networks result from stochastic processes? *Ecological Modelling*, 220(5), 684–693.

- Kearns, C. a., Inouye, D. W., & Waser, N. M. (1998). Endangered Mutualisms: The Conservation of Plant-Pollinator Interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29(1), 83–112.
- Kirkpatrick, S., Gelatt, C. D., & Vecchi, M. P. (1983). Optimization by Simulated Annealing. *Science*, 220(4598), 671–680.
- Klein, A.-M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 274(1608), 303–313.
- Kudo, G., Nishikawa, Y., Kasagi, T., & Kosuge, S. (2004). Does seed production of spring ephemerals decrease when spring comes early? *Ecological Research*, 19(2), 255–259.
- Memmott, J., Craze, P. G., Waser, N. M., & Price, M. V. (2007). Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters*, 10(8), 710–717.
- Menzel, a., Estrella, N., & Fabian, P. (2001). Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996. *Global Change Biology*, 7(6), 657–666.
- Nakazawa, T., & Doi, H. (2012). A perspective on match/mismatch of phenology in community contexts. *Oikos*, 121(4), 489–495.
- Newman, M. E. J. (2006). Modularity and community structure in networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(23), 8577–8582.
- Okuyama, T., & Holland, J. N. (2008). Network structural properties mediate the stability of mutualistic communities. *Ecology Letters*, 11(3), 208–216.

- 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.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Elberling, H., & Jordano, P. (2008). Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology*, 89(6): 1573–1582.
- Olivares, S., & Squeo, F. a. (1999). Patrones fenológicos en especies arbustivas del desierto costero del norte centro de Chile. *Revista Chilena de Historial Natural*, 72, 353–370.
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120(3): 321–326.
- Ovaskainen, O., Skorokhodova, S., Yakovleva, M., Sukhov, A., Kutenkov, A., Kutenkova, N., Shcherbakov, A., Meyke, E. & Delgado, M. D. M. (2013). Community-level phenological response to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(33), 13434–13439.
- Pascual, M. & Dunne, J. A. 2006. From Small to Large Ecological Networks in a Dynamic World. En M. Pascual & J. A. Dunne (Eds.), *Ecological Networks: Linking structure to dynamics in food webs*. pp 3-24. Oxford University Press, Nueva York.
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37–42.
- Petanidou, T., Kallimanis, A. S., Tzanopoulos, J., Sgardelis, S. P., & Pantis, J. D. (2008). Long-term observation of a pollination network: Fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecology Letters*, 11(6), 564–575.

- Pires, M. M., Prado, P. I., & Guimarães, P. R. (2011). Do food web models reproduce the structure of mutualistic networks? *PLoS ONE*, 6(11), e27280.
- R Core Team (2013). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rafferty, N. E., Caradonna, P. J., Burkle, L. a., Iler, A. M., & Bronstein, J. L. (2013). Phenological overlap of interacting species in a changing climate: An assessment of available approaches. *Ecology and Evolution*, 3(9), 3183–3193.
- Revilla, T. A., Encinas-Viso, F., & Loreau, M. (2015). Robustness of mutualistic networks under phenological change and habitat destruction. *Oikos*, 124(1), 22–32.
- Rohr, R. P., Saavedra, S., & Bascompte, J. (2014). On the structural stability of mutualistic systems. *Science*, 345(6195), 1253497.
- Root, T., Price, J., Hall, K., & Schneider, S. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421(6918), 57–60.
- Rosseel, Y. (2012). *lavaan: An R Package for Structural Equation Modeling*. *Journal of Statistical Software*, 48(2), 1-36.
- Saavedra, S., Reed-tsochas, F., & Uzzi, B. (2008). A simple model of bipartite cooperation for ecological and organizational networks. *Nature*, 457, 463–466.
- Sauve, A. M. C., Fontaine, C., & Thébault, E. (2014). Structure-stability relationships in networks combining mutualistic and antagonistic interactions. *Oikos*, 123(3), 378–384.
- Smith-Ramírez, C., Ramos-Jiliberto, R., Valdovinos, F. S., Martínez, P., Castillo, J. A. & Armesto, J. J. (2014). Decadal trends in the pollinator assemblage of *Eucryphia cordifolia* in Chilean rainforests. *Oecologia*, 176(1), 157–169.
- Suweis, S., Simini, F., Banavar, J. R., & Maritan, A. (2013). Emergence of structural and dynamical properties of ecological mutualistic networks. *Nature*, 500(7463), 449–452.

- Thébault, E. & Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329(5993): 853–856.
- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., & Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, 143(10), 2270–2279.
- Vázquez, D.P. & Simberloff, D. (2002). Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjectures and refutations. *American Naturalist* 159(6): 606-623.
- Vázquez, D.P. & Simberloff, D. (2003). Changes in interaction biodiversity induced by an introduced ungulate. *Ecology Letters* 6(12): 1077-1083.
- Yodzis, P. (1981). The structure of assembled communities. *Journal of Theoretical Biology*, 92(2), 103–117.

APÉNDICE S1

Función pulso

Las fenofases de cada especie se puede describir de dos formas: En base a sus fechas de inicio (a) y término (b), o en base a su largo temporal (L) y ubicación del centro temporal (C). Estas variables se relacionan mediante las siguientes ecuaciones:

$$a = C - \frac{L}{2} \quad (\text{S1.1})$$

$$b = C + \frac{L}{2} \quad (\text{S1.2})$$

y de forma inversa:

$$C = \frac{a + b}{2} \quad (\text{S1.3})$$

$$L = b - a \quad (\text{S1.4})$$

La función pulso utilizada para generar las fenofases es:

$$f(x) = \exp(-(2x - 1))^{16} \quad (\text{S1.5})$$

la cual genera un único pulso de forma exponencial. Esta función no es periódica, y su argumento no se relaciona directamente con el tiempo del sistema. Para solucionar lo primero, el tiempo del sistema t se traslada a un tiempo propio de cada especie (T), de forma que el tiempo $T=0$ corresponda al centro temporal de la fenofase, que se corresponde con el momento de máxima actividad de cada especie:

$$T(t) = t - C + \frac{T_0}{2} \quad (\text{S1.6})$$

donde T_0 corresponde al tiempo de duración de un año (52.18 semanas). Este tiempo propio sigue siendo continuo y monótonamente creciente, de forma que se aplica sobre el tiempo propio T una transformación del tipo sierra periódica τ , la cual indica en que momento del ciclo anual se encuentra cada especie:

$$\tau(T) = \frac{T}{T_0} - \left\lfloor \frac{T}{T_0} \right\rfloor \quad (\text{S1.7})$$

donde $\lfloor \cdot \rfloor$ es la función entera piso. Ahora bien, se debe realizar una última transformación entre el momento del ciclo anual τ en el que se encuentra cada especie y la variable x que se ingresa a la función pulso. Esto lo realizamos mediante una transformación lineal:

$$x = m\tau + n \quad (\text{S1.8})$$

La pendiente m y el intercepto n están dados por:

$$m = \frac{T_0}{L} \cdot (\ln(F^{-1}))^{\frac{1}{1\delta}} \quad (\text{S1.9})$$

$$n = \frac{1 - m}{2} \quad (\text{S1.10})$$

donde F es la magnitud del pulso al inicio ($t = a$) y al final ($t = b$) de cada fenofase, cuyo valor se fijó en 0.01.

Función de reloj biológico

El reloj biológico de los dormantes está descrito por una función escalón:

$$g(u) = \begin{cases} 0 & , u < u_0 \\ 1 & , u \geq u_0 \end{cases} \quad (\text{S1.11})$$

donde u_0 es la edad de maduración de los dormantes.

APÉNDICE S2

Generador de fenofases

Las fenofases de las distintas especies se definen en función de dos parámetros: La duración de la fenofase, y la ubicación temporal de la mitad del período fenológico (en adelante, el *centro fenológico*). Para recrear dichos parámetros para todas las especies de la comunidad, se diseñó un algoritmo generador de fenofases, el cual utiliza información obtenida de fenofases empíricas.

Duración de las fenofases

Se ha observado que la duración de las fenofases de interés (floración y reclutamiento) y el grado de conectividad que presentan están correlacionados, tanto para plantas como para polinizadores (Olesen *et al.* 2008).

Las comunidades sobre las que se realizaron los registros difieren en muchos aspectos, en particular, en la duración del período de actividad de las especies que las componen, la cantidad de especies, la distribución de grados de conectividad y la cantidad de interacciones totales. Con el fin de obtener una relación general entre grado de conectividad y duración de fenofase de cada especie, se escalaron dichas cantidades. La duración de la fenofase de cada especie fue escalada respecto a la duración total del período de actividad de su comunidad. El grado de conectividad de cada especie se escaló con respecto al número total de especies de su comunidad con las que puede potencialmente interactuar. Las duraciones de fenofase L y el grado k de cada especie quedan así con valores entre 0 y 1.

Se realizó un ajuste de curva de la duración escalada L como función del grado escalado k de cada especie. En particular, se utilizó la función:

$$L = \frac{ak}{b+k} \quad (\text{S2.1})$$

donde L es la duración de la fenofase, escalada respecto a la duración total del período de actividad de toda la comunidad; g es el grado de conectividad de cada especie; o sea, la cantidad de otras especies con las que presenta interacción; a y b son parámetros que definen la forma de la curva. Se comprobó que los residuales del ajuste anterior estuviesen distribuidos normalmente. Luego, se estimaron los parámetros de la distribución normal que mejor se ajusta a ellos. Los valores obtenidos están detallados en la tabla S2A.

Tabla S2A: Parámetros de ajuste de curva de duración de fenofase en función del grado de conectividad.

Parámetros	Valores
a_i	2.8169
b_i	1.1317
a_p	0.2203
b_p	1.2003

Finalmente, se asigna a cada especie de una comunidad (representada como una red) una duración de fenofase L_i según la ecuación:

$$L_i = \max \left\{ \left(\frac{ak}{b+k} + \omega_i \right) \cdot L, \frac{1}{7} \right\} \quad (\text{S2.2})$$

donde L es la duración del período de actividad de la comunidad, los parámetros a y b son los valores correspondientes a su gremio, y ω_i es un valor aleatorio obtenido de una distribución normal cuyos parámetros están dados por los valores en la tabla S2B.

Tabla S2B: Parámetros de la distribución normal de los residuos del ajuste de curva entre duración de fenofase y grado de conectividad.

Parámetros	Valores	Parámetros	Valores
μ_I	-0.0230	μ_P	-0.0055
σ_I	0.1657	σ_P	0.1978

Posición temporal

Para obtener el centro fenológico de cada especie, se diseñó un algoritmo estocástico basado en la técnica de *simulated annealing* (Kirkpatrick *et al.* 1983), el cual consta de los siguientes pasos:

1. Se inician los centros fenológicos de todas las especies en la posición temporal correspondiente al centro temporal del período de actividad de toda la comunidad.
2. Usando las duraciones de las fenofases obtenidas anteriormente, se construyen las fenofases de todas las especies, mediante las ecuaciones:

$$t_i^I = C_i - \frac{L_i}{2} \quad (S2.3)$$

$$t_i^F = C_i + \frac{L_i}{2} \quad (S2.4)$$

donde t_i^I (t_i^F) es el instante del período de actividad de la comunidad en que inicia (finaliza) la fenofase de la especie i , C_i y L_i son el centro fenológico y la duración de la fenofase de la especie i .

3. Se define una función de coste M como:

$$M = \left(1 + \sum_i |C_i - C| \right)^{-1} \quad (S2.5)$$

donde C_i es el centro fenológico de la i -ésima especie y C es el promedio de los centros fenológicos. El valor inicial de M es 1.

4. Crea una lista con todas las especies de la comunidad, ordenadas de forma aleatoria.
5. Selecciona una especie siguiendo el orden de la lista y le asigna un nuevo centro fenológico c_i , de forma aleatoria, mediante la función:

$$c_i = C_i + \left(1 - \min\left(\frac{L_i}{L}, 1\right)\right) \cdot (\omega - 0.5) \cdot L \quad (\text{S2.6})$$

donde C_i es el centro fenológico de la especie i , L_i es la duración de su fenofase, L es la duración original de la temporada de interacción y ω es una variable aleatoria obtenida de una distribución uniforme entre 0 y 1.

6. Se revisa que no se pierda ninguna interacción por desacople fenológico. Si se conservan todas las interacciones, se procede a calcular el coste M' de la nueva configuración. En caso contrario, se vuelve al paso 5.
7. Si el coste de la nueva configuración es menor que el coste de la configuración actual ($M' < M$), se conserva la nueva configuración. En caso contrario, se conserva la nueva configuración con una probabilidad $p=0.05$.

Se repiten los pasos 5 a 7 para cada especie de la comunidad. Este ciclo se repite 10 veces. Lo que se busca es repartir las fenofases a lo largo del período de actividad sin perder ninguna interacción. A las especies con fenofases de duración menor a 1 semana se les fija un nuevo inicio y final de fenofase, manteniendo el centro fenológico, de forma que la duración de la fenofase sea de 1 semana.

APÉNDICE S3

Tabla S3A: Densidad de biomasa inicial total y umbral de extinción para cada estado.

Variable de estado	Suma de densidad de biomasa inicial*	Umbral de extinciones
Plantas Adultas	$9.9 \cdot 10^1$	10^{-3}
Semillas	6.8	10^{-5}
Flores	2.0	-----
Recursos Florales	$3.0 \cdot 10^{-2}$	-----
Larvas	$7.0 \cdot 10^{-4}$	10^{-8}
Insectos Adultos	$3.0 \cdot 10^{-3}$	10^{-8}

*: Los valores centrales de las distribuciones uniformes de condiciones iniciales corresponden a estos valores divididos por la cantidad de especies de la red.

Tabla S3B: Valores centrales de las distribuciones uniformes de los parámetros intra- e inter-específicos.

Símbolo	Definición	Valor	Unidad
μ^S	Mortalidad de Semillas.	$1.33 \cdot 10^{-2}$	[semana ⁻¹]
μ^P	Mortalidad de Plantas.	$2.76 \cdot 10^{-3}$	[semana ⁻¹]
μ^F	Mortalidad de Flores.	$8.8 \cdot 10^{-1}$	[semana ⁻¹]
μ^A	Mortalidad de Insectos Adultos.	$4.4 \cdot 10^{-2}$	[semana ⁻¹]
μ^L	Mortalidad de Larvas.	10^{-2}	[semana ⁻¹]

ρ^F, ρ^A	Mortalidad Invernal (Cond. climáticas adversas).	10	[semana ⁻¹]
r^F	Tasa de producción de biomasa de Flores por unidad de biomasa de Plantas.	2	[semana ⁻¹]
r^N	Tasa de producción de biomasa de Recursos Florales por unidad de biomasa de Flores.	4.2	[semana ⁻¹]
ν	Tasa de conversión biomasa Semilla-Planta.	10^3	[semana ⁻¹]
γ	Tasa de conversión biomasa Larva-Adulto.	$4 \cdot 10^{-1}$	[semana ⁻¹]
σ	Tasa de germinación de Semillas maduras.	$1.11 \cdot 10^{-1}$	[semana ⁻¹]
χ	Tasa de reclutamiento de Larvas maduras.	1	[semana ⁻¹]
κ	Capacidad de carga de biomasa de Flor por unidad de biomasa de Planta	$2 \cdot 10^{-2}$	---
q	Capacidad de carga de biomasa de Recursos Florales por unidad de biomasa de Flores	$1 \cdot 10^{-1}$	---
τ	Tasa máxima de visitación por unidad de biomasa de Insectos Adultos.	$1 \cdot 10^6$	[gramo ⁻¹ ·metro ² ·semana ⁻¹]
δ	Biomasa de Recursos Florales removida por consumo en cada visita.	$1.5 \cdot 10^{-2}$	[gramo·metro ²]
γ	Biomasa de Flores cerradas por polinización en cada visita	$7 \cdot 10^{-3}$	[gramo·metro ²]
π	Cant. máxima de producción de Semillas por visita	$2.429 \cdot 10^{-1}$	[gramo·metro ²]
η	Eficiencia de consumo de recursos florales	$6.8 \cdot 10^{-2}$	---
β	Relación entre biomasas de Flores e Insectos Adultos que semisatura la respuesta funcional.	1	---

ε	Relación entre biomásas de Recursos Florales y Flores que semisatura la respuesta funcional	$2.5 \cdot 10^{-2}$	---
a	Competencia por visitas (Flores)	1	[gramo ⁻¹ ·metro ²]
b	Competencia por visitas (Insectos adultos)	10^{-2}	[gramo ⁻¹ ·metro ²]
α	Competencia inter-específica de plantas	10^{-3}	[gramo ⁻¹ ·metro ²]
	Competencia intra-específica de plantas	10^{-2}	
ω	Competencia inter-específica de larvas	$5 \cdot 10^2$	[gramo ⁻¹ ·metro ²]
	Competencia intra-específica de larvas	$5 \cdot 10^3$	

APÉNDICE S4

Tabla S4A: Resumen de atributos topológicos de redes teóricas

Atributo	Mínimo	1 ^{er} Cuartil	Mediana	Media	3 ^{er} Cuartil	Máximo
Riqueza	27.00	74.75	104.50	103.50	131.00	180.00
Conectancia	0.061	0.103	0.121	0.123	0.141	0.25
Anidamiento	0.41	0.68	0.77	0.75	0.84	0.96
Modularidad	0.23	0.34	0.40	0.41	0.47	0.75

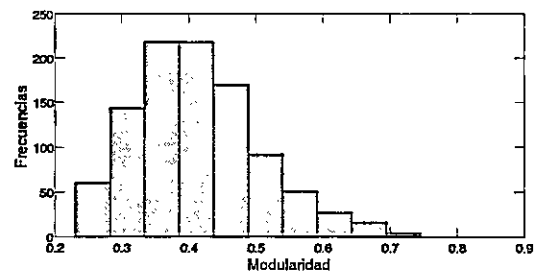
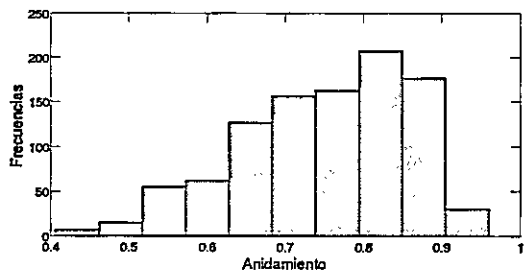
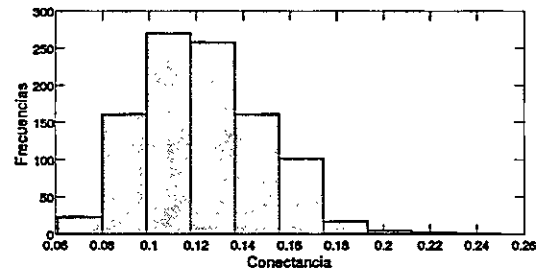
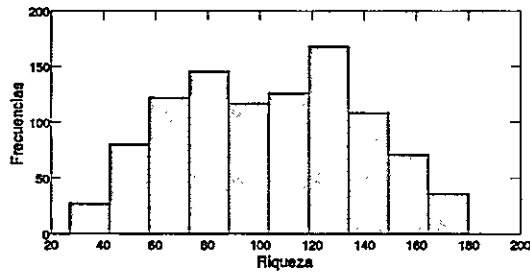


Figura S4A: Histogramas de la distribución de atributos topológicos de las redes teóricas.

APÉNDICE S5

Tabla S5A: Resumen Análisis de vía: Modelo 1

Regresiones (efectos directos)	Coeficiente de vía (Estandarizado)	Valor P
C → PMR50	0.645	$P < 10^{-3}$
N → PMR50	0.105	$P < 10^{-3}$
Q → PMR50	-0.176	$P < 10^{-3}$
C → Q	-0.452	$P < 10^{-3}$
S → Q	-0.562	$P < 10^{-3}$
C → N	-0.497	$P < 10^{-3}$
S → N	-0.366	$P < 10^{-3}$
Efectos indirectos	Coeficiente de vía (Estandarizado)	Valor P
C → Q → PMR50	0.080	$P < 10^{-3}$
S → Q → PMR50	0.099	$P < 10^{-3}$
C → N → PMR50	-0.052	$P < 10^{-3}$
S → N → PMR50	-0.038	$P < 10^{-3}$
Efectos totales	Coeficiente de vía (Estandarizado)	Valor P
C	0.672	$P < 10^{-3}$
S	0.061	$P < 10^{-3}$
Varianzas	Coeficiente de vía (Estandarizado)	Valor P
PMR ₅₀	0.523	$P < 10^{-3}$
Q	0.480	$P < 10^{-3}$
N	0.619	$P < 10^{-3}$
C	1.000	$P < 10^{-3}$
S	1.000	$P < 10^{-3}$

Tabla S5B: Resumen Análisis de vía:| Modelo 2 (Con covarianzas).

Regresiones (efectos directos)	Coefficiente de vía (Estandarizado)	Valor P
C → PMR50	0.646	P < 10 ⁻³
N → PMR50	0.101	P < 10 ⁻³
Q → PMR50	-0.167	P < 10 ⁻³
Covarianzas	Coefficiente de vía (Estandarizado)	Valor P
C ↔ Q	-0.343	P < 10 ⁻³
S ↔ Q	-0.489	P < 10 ⁻³
C ↔ N	-0.430	P < 10 ⁻³
S ↔ N	-0.262	P < 10 ⁻³
S ↔ C	-0.224	P < 10 ⁻³
Efectos indirectos	Coefficiente de vía (Estandarizado)	Valor P
C ↔ Q → PMR50	0.057	P < 10 ⁻³
S ↔ Q → PMR50	0.081	P < 10 ⁻³
C ↔ N → PMR50	-0.044	P < 10 ⁻³
S ↔ N → PMR50	-0.026	P < 10 ⁻³
S ↔ C → PMR50	-0.050	P < 10 ⁻³
Q ↔ C → PMR50	-0.221	P < 10 ⁻³
N ↔ C → PMR50	-0.278	P < 10 ⁻³
Efectos totales	Coefficiente de vía (Estandarizado)	Valor P
C	0.659	P < 10 ⁻³
S	-0.090	P < 10 ⁻²
N	-0.176	P < 10 ⁻³
Q	-1.801	P < 10 ⁻³

Varianzas	Coefficiente de vía (Estandarizado)	Valor P
PMR ₅₀	0.527	P < 10 ⁻³
Q	1.000	P < 10 ⁻³
N	1.000	P < 10 ⁻³
C	1.000	P < 10 ⁻³
S	1.000	P < 10 ⁻³