

UCH-FC
B. Ambiental
D. 948
C. 1



UNIVERSIDAD DE CHILE -FACULTAD DE CIENCIAS

“Consecuencias de la extinción de polinizadores sobre la topología de la red de polinización y los posibles efectos sobre el éxito reproductivo de *Alstroemeria ligtu* var. *simsii* (Alstroemeriaceae).”

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga con mención en Medio Ambiente.



VANESSA ANDREA DURÁN SANZANA

Director del Seminario de Título: Doctora Alejandra González Vásquez

Co-Director de Título: Doctor Gastón Carvallo Bravo

Diciembre 2014
Santiago - Chile



INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile que el Seminario de Título, presentado por el Sr(ta).

“Consecuencias de la extinción de polinizadores sobre la topología de la red de polinización y los posibles efectos sobre el éxito reproductivo de *Alstroemeria ligtu* var. *simsii* (Alstroemeriaceae).”

Ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga con mención en Medio Ambiente

Director Seminario de Título:

Comisión Revisora y Evaluadora

Presidente Comisión:

Evaluador:



Santiago de Chile,

BIOGRAFÍA



Vanessa Andrea Durán Sanzana (Santiago, 15 de Agosto de 1989)

Hija de Gladys Sanzana y Hernán Durán. Con abuelos provenientes del sur de Chile, siempre estuvo ligada a las tradiciones de campo que la conectaron con su pasión por la naturaleza, la que potenciaría durante sus estudios en el Liceo Augusto D'Halmar en Ñuñoa en donde llevó a cabo un proyecto de concientización ambiental, y posteriormente en la universidad a través del estudio de las ciencias ambientales. A la fecha, se desempeña como coordinadora en el Programa de Buenas Prácticas: Conservación ecosocial de humedales y además es coordinadora del área de Políticas Públicas en el Centro de Estudio y Conservación del Patrimonio Natural (CECPAN). Sus intereses son el estudio de las interacciones biológicas, la educación ambiental y la política pública ambiental.

DEDICATORIA

A mi gūeli Carmen

AGRADECIMIENTOS

Gracias a todos, a todo.

Esta investigación fue financiada por el proyecto FONDECYT 11110120

INDICE DE FIGURAS

Figura 1: Despliegue floral de <i>A. ligtu var. simsii</i>	10
Figura 2: Mapa con la ubicación geográfica de las poblaciones de <i>A. ligtu var. simsii</i> estudiadas.....	11
Figura 3: Diferencias en la centralidad de grado (Cd) al remover los polinizadores más y menos abundantes.....	26
Figura 4: Diferencias en la intermediación (Cb) al remover los polinizadores más y menos abundantes.....	27
Figura 5: Diferencias en la cercanía (Cc) al remover los polinizadores más y menos abundantes.....	28

LISTA DE ABREVIATURAS

Cb: Intermediación (del inglés: betweenness centrality)

Cc: Cercanía (del inglés: closeness centrality)

CC: Conectancia

Cd: Centralidad de grado (del inglés: degree centrality)

CO: Coya

DO: La Dormida

FA: Farellones

GLM: Modelo lineal generalizado (del inglés: Generalized Linear Model)

JB: Jardín Botánico

LA: Lagunillas

RA: Radal

RC: Río Clarillo

TF: Termas del Flaco

VA: Lo Vásquez

WNODF: Medida de anidamiento ponderado basado en la superposición y llenado decreciente (del inglés: Weighted Nestedness metric based on Overlap and Decreasing Fill)

ZA: Zapata

LISTA DE ANEXOS

ANEXO 1: Descripción de los estadígrafos de red estimados para las redes de polinización de <i>A. ligtu var. simsii</i>	50
ANEXO 2: Topología de red unipartita que muestra el patrón de los polinizadores compartidos entre los individuos de <i>A. ligtu var. simsii</i>	54
ANEXO 3: Medidas de centralidad para las poblaciones de <i>A. ligut var. simsii</i> (N = 10) posterior a la remoción de polinizadores.....	62

1. RESUMEN

Las interacciones planta-polinizador, y los servicios ecosistémicos que éstas proveen, se encuentran actualmente amenazadas por las acciones antropogénicas. Numerosos estudios han analizado cómo la extinción de especies afecta el éxito reproductivo de comunidades. Sin embargo, los estudios realizados en poblaciones de plantas son escasos. En plantas que presentan un amplio rango geográfico de distribución, este enfoque permitiría evaluar el patrón de pérdida de las interacciones entre las diferentes poblaciones, así como sus diferencias y similitudes. En este estudio se estudian las redes de polinización de *Alstroemeria var ligtu. simsii* en diez poblaciones a lo largo de su rango de distribución geográfica. Primero, se estima la estructura de la red de cada población a través de parámetros como conectancia, anidamiento y centralidad. Estos fueron relacionados con el éxito reproductivo medido como número de semillas y relación semillas/óvulo. Por último, se simularon seis escenarios de extinción de polinizadores (e.g. los polinizadores más abundantes y menos abundantes) para cada población, a fin de evaluar los efectos de la remoción de los polinizadores en el éxito reproductivo de *A. ligtu var. simsii*. Los resultados indican que la arquitectura de la red varía espacialmente, encontrándose una relación positiva entre la centralidad y el éxito reproductivo de *A. ligtu var. simsii*, donde las poblaciones con mayor número de conexiones, individuos intermediarios, y un menor número de pasos para conectar un individuo de otro, mostraron un mayor éxito reproductivo. Finalmente, la simulación de la extinción de los polinizadores más abundantes disminuyó el grado de conexión de los individuos a la planta, lo que sugiere una reducción en el éxito reproductivo. El estudio de las redes de

polinización a nivel poblacional permitió identificar variaciones en el ensamble de polinizadores y los efectos de la pérdida de polinizadores sobre el éxito reproductivo, lo que permite generar estrategias de conservación particulares para cada población.

2. ABSTRACT

Anthropogenic activities present significant threats to plant-pollinator interactions and the ecosystem services they provide. Numerous studies have analyzed how species extinction affects the reproductive success of communities; however, studies conducted in plant populations remain scarce. For plants that present a broad geographic range of distribution, this approach would allow evaluation of the pattern of interaction loss among different populations, including differences and similarities. In this study, pollination networks of *Alstroemeria ligtu* var. *simsii* are assessed in ten populations along their range of geographic distribution. First, the network structure of each population is estimated through three parameters: connectance, nestedness and centrality. These are then related to reproductive success, measured via the number of seeds and the seed/ovule ratio. Finally, six scenarios of pollinator extinction were simulated (e.g. the most abundant and least abundant pollinators) for each population to evaluate the effects of pollinator removal on the reproductive success of *A. ligtu* var. *simsii*. Results indicate that the network architecture varies spatially, displaying a positive relationship between centrality and reproductive success of *A. ligtu* var. *simsii*. Populations with the highest number of connections and individual intermediaries and fewer steps connecting one individual from another showed greater reproductive success. Finally, the simulation of extinction of the most abundant pollinators decreased the degree of individual-plant connections, suggesting a reduction in reproductive success. This study of pollination networks at the population level revealed spatial variations in pollinator assemblage and the consequences of pollinator loss on

reproductive success, information that may support the development of targeted conservation strategies for each population.

3. INTRODUCCIÓN

Las relaciones mutualistas planta-animal del tipo planta-polinizador o planta-dispersor de semillas han moldeado la biodiversidad del planeta, siendo estas interacciones la base para el funcionamiento y mantención de los ecosistemas (Thompson, .1994). La importancia de las relaciones planta-polinizador han sido ampliamente estudiadas, demostrándose que cerca del 85% de las plantas con flores dependen de la polinización por animales para su reproducción (Ollerton, 2011), mientras que desde la perspectiva de los animales, éstos se ven beneficiados por la oferta de néctar, polen y aceites que las plantas disponen (Jordano y col., 2009). La interacción entre plantas y polinizadores representa un importante servicio ecosistémico esencial para la humanidad (Costanza y col., 1997; Daily, 1997), del que depende (en mayor o menor grado) el 35% de la producción de los cultivos agrícolas (Klein, 2007). En la actualidad los servicios de polinización podrían estar amenazados por perturbaciones antropogénicas como son los cambios en el uso de los suelos, la introducción de especies foráneas y el cambio climático (Hughes y col., 1997), que son una amenaza tanto para polinizadores como el resto de la fauna.

La importancia del servicio de polinización y sus amenazas han generado preocupación por estudiar dichas interacciones. Por este motivo, diversas herramientas tales como la teoría de redes de interacción son utilizadas para comprender la estructura de las redes mutualistas planta-animal. Esta herramienta ha sido utilizada en el estudio de distintas interacciones desde las sociales (Sih y col., 2009) hasta las biológicas como relaciones depredador-presa y las relaciones mutualistas (Bascompte & Jordano, 2007).

Para el caso de las interacciones planta-animal la teoría de redes permite describir, cuantificar y analizar las interacciones en redes de polinización (Bascompte y col., 2003; Jordano y col., 2003; Olesen y col., 2006) y así relacionar dicha topología con la evolución, la estabilidad y la resiliencia a perturbaciones de las redes antagónicas (Barábasi & Albert, 1999; Albert & Barábasi, 2002; Dorogvtsev, 2002). Para describir la arquitectura de las redes planta-animal una serie de estadígrafos han sido utilizados. Entre estos destacan el grado (número de enlaces por especie; Bascompte & Jordano, 2007), el anidamiento (proporción de enlaces de las especies especialistas que son un subconjunto de las especies generalistas; Bascompte y col., 2003), la conectancia (número observado de enlaces dividido por el total de enlaces posibles; Olesen y col., 2008) y las medidas de centralidad (nivel de conexión entre los nodos dentro de una red; Martín González y col., 2010). Las redes mutualistas planta-animal poseen características estructurales comunes, tales como presentar un patrón altamente anidado (Bascompte y col., 2003), heterogeneidad, con muy pocas especies altamente conectadas y muchas especies con pocos enlaces (Jordano y col., 2003), y asimetría (e.j. una especie A depende fuertemente de otra B, mientras que B depende débilmente de A; Bascompte & Jordano, 2007). Además, las redes ecológicas son de escala libre, en donde los enlaces por nodo no se distribuyen al azar y siguen la ley de potencia truncada, con unos pocos nodos altamente conectados (nodos centrales), y el resto está escasamente conectado (Barabasi, 2009). La importancia relativa de estos nodos centrales ha sido descrita a través de medidas de centralidad, y queda de manifiesto en los modelos que simulan la extinción de los nodos centrales, en los que se observa el rápido colapso de la estructura de la red (Albert y col., 2000; Memmott y col., 2004). En consecuencia, la

susceptibilidad de las redes planta-polinizador a la pérdida de especies ha mostrado ser dependiente de su topología (Memmott y col., 2004).

VARIABLES ecológicas como la fenología, abundancia local, rangos geográficos y la historia evolutiva de los interactuantes pueden explicar la topología de las redes (Bascompte & Jordano, 2007; Vázquez y col., 2009). No obstante, ésta podría verse alterada por impactos de origen antrópico que repercuten sobre las interacciones planta-animal, originando extinción de especies a nivel global o local, un fenómeno recurrente en los últimos años (Hughes y col., 1997; Sala y col., 2000). Este escenario, sumado a antecedentes que demuestran los efectos positivos de la riqueza y diversidad de especies sobre los servicios de polinización (Kremen, 2002; Klein y col., 2003; Hoehn y col., 2008; Albrecht y col., 2012) han convertido a las redes de polinización en el foco de numerosos estudios empíricos y teóricos (Memmott y col., 2004; Kaiser-Bunbury y col., 2010). Dichos estudios han modelado los efectos de la remoción de especies y la velocidad a la que ocurren las extinciones secundarias dentro de una comunidad. En este sentido, la teoría de redes ayudaría a predecir el comportamiento de las interacciones entre ensamblajes ante perturbaciones y extinciones.

En la actualidad existen pocos reportes que permitan conocer las consecuencias de la pérdida de enlaces de red sobre la producción de semillas y frutos. Recientemente, Tur y colaboradores (2013) evaluaron los efectos funcionales de las características estructurales de las redes de polinización sobre el éxito reproductivo de las plantas. A partir de esta información los autores realizaron predicciones más realistas de los impactos de las perturbaciones sobre las redes planta-polinizador. En ese estudio,

realizado en dos comunidades en España, se determinaron tres medidas de la estructura de la red: número de enlaces, diversidad de enlaces y cercanía (medida de centralidad). Éstas fueron relacionadas con la producción de semillas comparando plantas excluidas de polinizadores con plantas control (no manipuladas). Los autores concluyeron que las plantas con mayor diversidad de interacciones tienden a ser más fuertemente dependientes de sus polinizadores para la producción de semillas (Tur y col., 2013). Por otra parte, Brosi & Briggs, (2013) evaluaron el rol de los polinizadores sobre el éxito reproductivo de la comunidad de plantas presentes en un prado subalpino de Estados Unidos, donde eliminaron experimentalmente de la comunidad al polinizador principal de cada parche (Himenópteros del género *Bombus*). Los autores sugieren que la pérdida del polinizador principal reduce la fidelidad floral y en consecuencia el éxito reproductivo de las plantas (Brosi & Briggs, 2013). Ambos estudios explicitan la importancia de la mantención de la diversidad de interacciones y de aquellos polinizadores claves para la reproducción de las plantas.

Los estudios mencionados anteriormente muestran como la teoría de redes ha sido mayoritariamente aplicada al estudio de las interacciones dentro y entre comunidades (Fortuna y col., 2007; McDonalds, 2007; Araujo y col., 2008), relacionando la estructura de la red con efectos sobre la reproducción de comunidades de plantas. No obstante, esta visión comunitaria no permite dilucidar la relación entre la arquitectura de la red y la funcionalidad de los individuos a nivel poblacional, cuyo interés puede justificarse a partir del amplio rango de distribución geográfica de algunas especies. Una investigación con enfoque poblacional, ha sido desarrollada por Gómez y

col. (2011). Éstos estudiaron las redes de interacción planta-animal en ocho poblaciones de la herbácea generalista *Erysimum mediohispanicum* (Brassicaceae). Para ello, los autores establecieron que los nodos corresponden a individuos de *E. mediohispanicum* y que los enlaces entre nodos representan visitantes florales compartidos entre las plantas; esto permite representar la población como una red unipartita (Gómez y col., 2011). Este trabajo sugiere una relación entre las propiedades de las redes (anidamiento, conectividad y agrupamiento) con el éxito reproductivo, el cual fue medido como producción de plantas juveniles. En este trabajo, el sentido biológico del estadígrafo de anidamiento, es indicar la ocurrencia de especialización asimétrica en donde el patrón de intercambio de polinizadores entre plantas que son menos visitadas con aquellas que reciben más diversidad de visitas, influye en su apareamiento.

Como ya se expuso, el trabajo realizado por Gómez y col. (2011) representa una aproximación en el estudio a nivel poblacional. Sin embargo, aún no se han desarrollado trabajos que evalúen los efectos funcionales intra-poblacionales de la remoción de especies a partir del estudio de la red de interacción. Este enfoque permitiría describir y evaluar los escenarios posibles a los que se exponen poblaciones de una misma especie frente a cambios o extinciones de polinizadores en su rango de distribución. De esta manera se pueden evaluar las diferencias o similitudes en la respuesta de las poblaciones ante la pérdida de interacciones, permitiendo concretar esfuerzos de conservación sobre una especie de planta particular y sus polinizadores.

Bajo este contexto, este trabajo pretende combinar la teoría de redes complejas a nivel poblacional con la respuesta ante la pérdida de interacciones con la finalidad de

estudiar una especie vegetal con amplia distribución geográfica a través de distintas poblaciones cuyos individuos se encuentran interactuando a través de polinizadores compartidos, lo cual es posible analizar mediante el modelo de redes unipartitas. Para ello, se utilizará como modelo de estudio la herbácea *Alstroemeria ligtu* var. *simsii* (Alstroemeriaceae). Este taxa es una hierba perenne endémica de Chile con amplia distribución latitudinal (entre los 32°45'S hasta los 34°24'S) y altitudinal (entre el nivel del mar a 1800 m.s.n.m.). Su hábitat se caracteriza por presentar intervención antropogénica que ha provocado el deterioro y fragmentación del hábitat (Muñoz & Moreira, 2003). Esta planta es una especie generalista (Botto-Mahan y col., 2011; González y col., 2014), con un sistema de reproducción autoincompatible (Arroyo & Uslar, 1993) siendo dependiente de la interacción con polinizadores para completar su ciclo reproductivo. Estas características hacen de *A. ligtu* var. *simsii* una especie adecuada para relacionar la composición del ensamble de polinizadores, y las potenciales extinciones que estos pueden sufrir en una población determinada, con la topología de las interacciones y la funcionalidad de la red (medida como el número de semillas producidas por población). Específicamente, en este trabajo se busca responder las siguientes preguntas: (i) ¿Existe variabilidad entre poblaciones *A. ligtu* var. *simsii* en las propiedades topológicas que describen las relaciones planta-polinizador?, (ii) ¿Hay relación entre variables topológicas de las redes planta-polinizador a nivel de nodo con el éxito reproductivo de *A. ligtu* var. *simsii*?, (iii) ¿Cuál es el efecto de simular la extinción de los polinizadores de *A. ligtu* var. *simsii* sobre su éxito reproductivo? Los resultados de este estudio permitirán caracterizar la relación entre la topología de las interacciones con el éxito reproductivo y evaluar diversos escenarios de extinción de

polinizadores que puedan afectar la prevalencia de poblaciones naturales de *A. ligtu var. simsii*.

3.1 Hipótesis

Según lo descrito en los estudios mencionados anteriormente, existe una relación entre la topología de red y el éxito reproductivo en donde un patrón más anidado indica que aquellas plantas que son visitadas por un grupo reducido de polinizadores, comparten estos polinizadores con plantas que son visitadas por una mayor diversidad de polinizadores permitiendo un patrón más riguroso de apareamiento. Así también, las mayores medidas de conectancia y centralidad, indicarían que plantas que exhiben una mayor superposición de polinizadores aumentaría la probabilidad de éxito reproductivo. Dado estos antecedentes, se espera que:

1. **Existe una relación entre la estructura de la red de polinización de distintas poblaciones de *A. ligtu var. simsii* y su éxito reproductivo en donde las poblaciones con mayores índices de los estadígrafos de anidamiento, agrupamiento, conectancia y con mayores valores de centralidad, presentan una mayor producción de semillas.**

De acuerdo a lo anterior, y dado que los estudios que abordan la importancia de los polinizadores para la estabilidad de la red de polinización de un conjunto de especies vegetales indican que la pérdida de polinizadores conduce a la desestructura de la red, se espera que:

2. La pérdida de polinizadores de *A. ligtu var. simsii* modifica la topología de la red que describe las interacciones planta-polinizadores, disminuyendo el anidamiento, agrupamiento, conectancia y centralidad de las poblaciones, y en consecuencia disminuye su éxito reproductivo.

3.2 Objetivo general

Caracterizar las interacciones entre polinizadores y plantas de *A. ligtu var. simsii* en diez poblaciones en un rango latitudinal en Chile y establecer su relación con el número de semillas producidas por población.

3.3 Objetivos específicos

- i. Describir la arquitectura de la red de polinización de *A. ligtu var. simsii* en diez poblaciones mediante redes unipartitas.
- ii. Determinar la relación entre la arquitectura de la red sobre el éxito reproductivo de *A. ligtu var. simsii*, medido como el número de semillas producidas por población.
- iii. Simular la extinción de polinizadores y evaluar su consecuencia sobre la estructura de la red de polinización.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Historia natural y sitios de estudio

A. ligtu var. simsii es una herbácea perenne endémica de Chile en estado de conservación vulnerable (Muñoz & Moreira, 2003). Sus flores se disponen en forma de umbela a 0,25 - 0,60 m del suelo (Fig. 1a), llegando a alcanzar 1,20 m de altura (Muñoz & Moreira, 2003). Las flores son hermafroditas con tres estambres fértiles y tres estaminodios (Navas, 1973). La corola es zigomórfica con cuatro tépalos de color rojo y dos tépalos rojos con una mancha amarilla y con estrías contrastantes que corresponden a guías de néctar (Fig. 1c; Botto-Mahan & Ojeda-Camacho, 2000; Muñoz & Moreira, 2003; Suárez y col., 2009). Su floración se extiende desde noviembre a enero en la época estival del hemisferio sur, y su fruto, que consisten en una cápsula trivalva (Fig. 1d) libera las semillas (Fig. 1e) mediante dehiscencia violenta durante enero y finales de febrero (Muñoz & Moreira, 2003).

Se estudiaron diez poblaciones de *A. ligtu var. simsii* en la estación estival 2012-2013, durante los meses de floración (noviembre y diciembre de 2012) y fructificación (enero de 2013). Los diez sitios de estudio se distribuyen en Chile central a lo largo de un rango latitudinal que abarca desde la región de Valparaíso hasta la región del Maule (33°02' S a los 35°36' S; Fig. 2). En cada población se marcaron 200 plantas, a excepción de una (Lagunillas) en la que se marcaron 145 plantas. Para cada planta marcada (N = 1945) se registró el número de yemas florales (Fig. 1b), de flores (Fig.

1c), y de frutos (Fig. 1d), siendo estas las estructuras que integran la medida del despliegue floral.



Figura 1: Rasgos utilizados en la caracterización del despliegue floral en *A. ligtu* var. *simsii*. a) umbela, b) yemas florales, c) corola, d) cápsula trivalva, e) corte transversal de fruto maduro con semillas y óvulos en su interior.

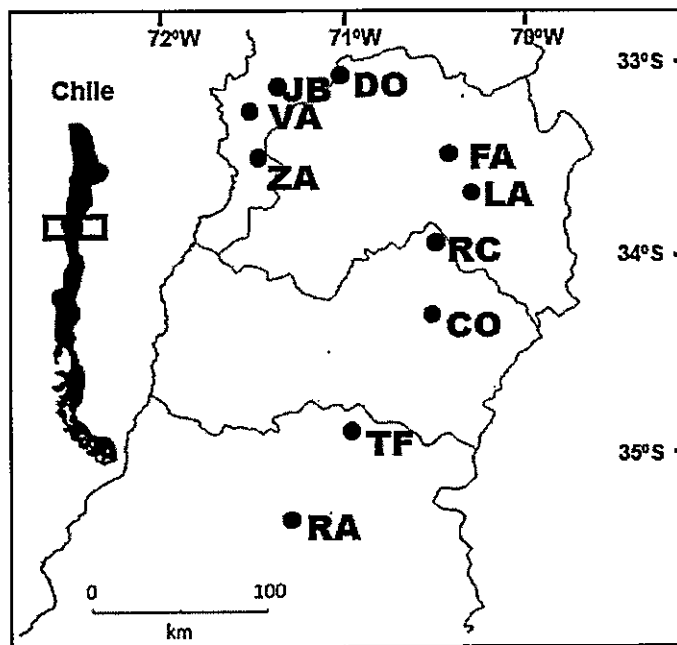


Figura 2: Mapa de la ubicación geográfica de las poblaciones de *A. ligtu var. simsii* estudiadas en Chile central. De norte a sur se encuentran las poblaciones de La Dormida (DO), Jardín Botánico (JB), Lo Vásquez (VA), Farellones (FA), Zapata (ZA), Lagunillas (LA), Río Clarillo (RC), Coya (CO), Termas del Flaco (TF) y Radal (RA).

4.2 Caracterización del ensamble de polinizadores

El registro de los visitantes florales se realizó durante 3 días no consecutivos distribuidos sobre el período de floración. Para ello, se realizaron observaciones focales sobre individuos en intervalos de 15 minutos entre las 10:00 y las 15:00 h. Se consideró como polinizador a cualquier animal que visitó las flores y contactó las estructuras

reproductivas (anteras y estigma). De esta manera, para cada individuo, se registraron los polinizadores y su número de visitas. Las especies de polinizadores que no pudieron ser identificados *in situ* fueron capturadas para su posterior identificación taxonómica.

El ensamble de polinizadores se caracterizó a través de la riqueza de polinizadores registrada como el número de especies observadas (S_{obs}) y estimada (S_{esp}) a través del método de rarefacción efectuado con 1000 iteraciones sin reemplazo (Colwell y col., 2012) con el software EstimateS 9.1.0 (Colwell, 2013; disponible en <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>). Para determinar la diversidad de polinizadores se usó el índice H' de Shannon-Wiener (Pielou, 1966). Ambos estimadores de riqueza (S_{obs} y S_{esp}) y de diversidad (H') fueron obtenidos mediante el programa PAST v2.17c (Hammer & Harper, 2013; disponible en <http://nhm2.uio.no/norlex/past/download.html>). Para comparar la similitud en la composición de polinizadores entre poblaciones se usó el índice de Bray-Curtis basado en la abundancia de las visitas (Cassey y col. 2008). Este índice toma valores en porcentaje que van desde 0 cuando no existe similitud y de 1 cuando la similitud es máxima entre los ensambles comparados.

4.3 Caracterización de la topología de la red de polinización

Una red de interacción planta-animal puede ser descrita a través de una matriz de interacción bipartita, con plantas y animales en columnas y filas, respectivamente. En general, las interacciones se indican con presencias/ausencias (matrices cualitativas) o la abundancia de las interacciones (matrices cuantitativas). A partir de una matriz bipartita

se puede obtener una matriz unipartita en donde solo existe un tipo de nodo (plantas ó animales), los cuales se encontrarán conectados a través de las especies interactuantes compartidas (Jordano y col., 2009). En este estudio, las redes de interacción planta-polinizador de cada una de las diez poblaciones fueron construidas mediante una proyección unipartita siguiendo la propuesta de Gómez y col. (2011), en donde cada nodo representa a un individuo de *A. ligtu var. simsii* y las interacciones representan plantas que comparten al menos un polinizador. La interacción entre dos plantas representa que estos potencialmente comparten al menos un polinizador y no reflejan necesariamente observaciones directas de polinizadores visitando ambas plantas. Las redes se construyeron considerando solo aquellas plantas que recibieron al menos una visita. La topología de las redes se describió a través de los siguientes estimadores: i) conectancia, ii) anidamiento, iii) agrupamiento y iv) centralidad (definidas en Anexo 1). La significancia de cada estadígrafo fue evaluada en contraste con el modelo *mgen* (Dormann y col., 2013) basado en el número de interacciones de la matriz de interacción en 1000 iteraciones. Los estadígrafos de las redes se determinaron utilizando el paquete Bipartite 2.02 (Dormann y col., 2013) para R 3.0.2 (R Development Core Team, 2009).

4.4 Relación entre la topología de las redes de polinización y la producción de semillas

De acuerdo a monitoreos de años anteriores no se encontró diferencias intraplantas en el conteo de semillas y óvulos de *A. ligtu var. simsii*, por lo que para medir el éxito



reproductivo de cada población se colectó un fruto de cada planta monitoreada y se procedió a contar el número de semillas y óvulos. Para estimar el éxito reproductivo se analizaron entre 110 y 199 frutos de cada localidad (1541 frutos en total) para analizar posteriormente los datos a nivel poblacional (Tabla 5). Con estos datos se determinó el número de semillas y la proporción semillas/óvulos. Se contó el número de yemas florales y flores por individuo; la suma de ambos constituyó la estimación del despliegue floral. Este valor fue multiplicado, independientemente, por el número de semillas y la proporción de semillas/óvulos. Esto permitió obtener dos medidas de éxito reproductivo: i) número de semillas por despliegue floral (semillas en adelante) y ii) la proporción semillas/óvulos por despliegue floral (SO en adelante). Estas medidas permitieron representar el éxito reproductivo por planta en su ciclo de vida completo. Las medidas de éxito reproductivo para cada población fueron estimadas como el promedio de los individuos para los valores de semillas y SO.

Para determinar la relación entre los estadígrafos de red y las medidas de éxito reproductivo se estimó el coeficiente de correlación de Pearson para cada medida reproductiva. También se trabajó con un modelo lineal generalizado (GLM, por sus siglas en inglés) en donde los estadígrafos de redes fueron consideradas como variables predictivas y aleatorias, mientras que las medidas de éxito reproductivo se consideraron como variables respuestas; específicamente se utilizó como función de enlace la relación $X \cdot \beta = \mu$, donde X representa la matriz de valores de las variables independientes, β es un grupo de parámetros de valor desconocido que son calculados por el modelo y μ corresponde a la media de los datos bajo una distribución normal (familia gaussiana).

Los modelos estudiados utilizaron como variables predictivas los estadígrafos de anidamiento, conectancia, agrupamiento y las medidas de centralidad (centralidad de grado, intermediación y cercanía), para luego evaluar todas estas variables en conjunto. Específicamente, se evaluaron tres modelos para determinar cuáles descriptores de la topología se relacionan con el éxito reproductivo: i) éxito reproductivo = anidamiento + conectancia + agrupamiento (Modelo 1); ii) éxito reproductivo = centralidad de grado + intermediación + cercanía (Modelo 2); y iii) éxito reproductivo = anidamiento + conectancia + agrupamiento + centralidad de grado + intermediación + cercanía (Modelo 3). Como forma de corregir el efecto de la distribución geográfica sobre las relaciones planta-polinizador, tanto las correlaciones como los GLM's incorporaron las coordenadas geográficas como covariable. Los análisis de correlación y de los GLM se realizaron en el programa R (R Development Core Team, 2009) y SAM (Rangel y col., 2006).

4.5 Modelación de la pérdida de polinizadores

Una vez caracterizada la topología de las redes de interacción, se procedió a simular la pérdida de polinizadores para determinar las consecuencias sobre la estructura de la red y el éxito reproductivo. Se realizaron dos tipos de simulaciones de la extinción de polinizadores de acuerdo a su abundancia relativa: primero, se removió de cada población el 25%, 50% y 75% de las especies de polinizadores más abundantes; luego se removió el 25%, 50% y 75% de los polinizadores menos abundantes. En cada

simulación se eliminaron todos los nodos (plantas) que quedaron sin interacción. Las matrices resultantes después de la remoción fueron caracterizadas usando los descriptores de topología descritos en la sección 4.3. Se utilizaron sólo los estadígrafos de red que presentaron una relación significativa con el éxito reproductivo. El análisis de los estadígrafos de red posterior a la simulación de extinción de polinizadores mostró los cambios sobre la topología de la red producto de la pérdida de interacciones.

5. RESULTADOS

5.1 Caracterización del ensamble de polinizadores

De las diez poblaciones estudiadas, se registró un total de 2052 visitas de polinizadores ($N = 10$) con un promedio de $205,2 \pm 53,93$ visitas por población (media \pm EE). Comparando las poblaciones, el número promedio de plantas visitadas a lo menos por un polinizador alcanzó $55,1 \pm 9,5$ plantas por población (media \pm EE), variando entre 19 plantas visitadas (Lo Vásquez) a 116 (Jardín Botánico). En total, se detectaron 23 especies de visitantes florales (Tabla 1) entre todas las poblaciones estudiadas, donde el 61% pertenecen al orden Himenoptera, un 22% a Lepidoptera y un 17% a Díptera. Dentro de Himenoptera, la familia Apidae presentó un 46% de las visitas, constituyendo la familia de mayor importancia dentro de este orden. La especie más abundante de cada población presentó variaciones, de esta manera *Alloscirtetica* sp. Fue la especie con mayor número de visitas para las poblaciones de Lagunillas y Río Clarillo; *Bombus ruderatus* para Radal; *Centris nigerrima* para la población de La Dormida; *Lasia aenea* para Jardín Botánico, Lo Vásquez, y Zapata; *Lasia corvina* en Termas del Fláco y Coya; y *Ruizantheda mutabilis* para Farellones (Tabla 2). La riqueza observada (S_{obs}) fue de $7,7 \pm 2,3$ especies polinizadores (media \pm EE; $N = 10$) y varió entre 4 especies (Zapata) y 11 especies (Lo Vásquez) mientras que la riqueza esperada (S_{esp}) fue de $5,91 \pm 0,6$ (media \pm EE; $N = 10$) (Tabla 2). El índice de Shannon promedió un valor de $1,3 \pm 0,1$ a lo largo de todas las poblaciones (media \pm EE; $N = 10$) y varió entre $0,78 \pm 0,05$ (La Dormida) y $1,70 \pm 0,02$ (Coya) (Tabla 2).

Tabla 1: Ensamble de polinizadores de *A. ligtu* var. *simsii* y número de visitas registradas por población (N = 10).

Orden	Familia	Especie	DO	JB	VA	FA	ZA	LA	RC	CO	TF	RA
Diptera	Acroceridae	<i>Lasia aenea</i>	0	322	34	0	102	0	2	0	0	0
Diptera	Acroceridae	<i>Lasia corvina</i>	0	0	0	0	7	98	0	78	48	0
Diptera	Bombyliidae	<i>Bombyliidae morfotipo 1</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Diptera	Tabanidae	<i>Tabanus sp.</i>	1	0	0	8	0	1	0	15	0	9
Himenoptera	Andrenidae	<i>Andrenido sp.</i>	0	0	0	0	11	0	0	0	2	0
Himenoptera	Apidae	<i>Alloscirtetica sp.</i>	0	21	0	46	1	132	23	23	7	3
Himenoptera	Apidae	<i>Bombus ruderatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	153
Himenoptera	Apidae	<i>Bombus terrestris</i>	0	3	2	0	0	0	0	0	0	3
Himenoptera	Apidae	<i>Centris nigerrima</i>	59	21	17	6	23	23	19	52	31	4
Himenoptera	Apidae	<i>Manuelia gayi</i>	5	2	4	26	6	0	4	7	0	9
Himenoptera	Apidae	<i>Svastrides melanura</i>	0	13	0	0	0	0	6	0	0	15
Himenoptera	Crabronidae	<i>Cerceris gayi</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Himenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0
Himenoptera	Halictidae	<i>Mesonychium gayi</i>	7	0	0	0	0	2	2	0	17	0
Himenoptera	Halictidae	<i>Ruizantheda mutabilis</i>	0	71	0	92	0	6	0	23	0	0
Himenoptera	Halictidae	<i>Ruizantheda proxima</i>	0	150	0	12	8	103	0	0	0	0
Himenoptera	Megachilidae	<i>Megachile cinerea</i>	4	0	0	0	0	0	0	4	1	1
Himenoptera	Megachilidae	<i>Megachile sp.</i>	0	0	0	0	0	0	5	0	1	3
Lepidoptera	Nymphalidae	<i>Nymphalidae morfotipo 1</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Lepidoptera	Nymphalidae	<i>Nymphalidae morfotipo 2</i>	0	0	0	0	1	4	0	0	0	0
Lepidoptera	Papilionidae	<i>Battus Archidamas</i>	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0
Lepidoptera	Pieridae	<i>Phoebis sp.</i>	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0
Lepidoptera	Pieridae	<i>Tatochila sp.</i>	0	0	0	0	0	6	0	2	0	0
Total			76	608	57	190	169	375	61	209	107	200

Tabla 2: Número de plantas visitadas por polinizadores e índices de riqueza (observada (S_{obs}) y estimada (S_{est}) y diversidad de Shannon-Wiener (H') para cada población estudiada.

Población	Ubicación	Plantas estudiadas	Plantas visitadas	S_{obs}	$S_{est} \pm DE$	$H' \pm EE$
DO	33°02'42"S 71°30'01"W	200	24	5	3,94 \pm 0,54	0,78 \pm 0,05
JB	33°03'40"S 71°03'33"W	200	116	9	7,67 \pm 1,24	1,33 \pm 0,01
VA	33°16'43"S 71°24'57"W	200	19	4	2,87 \pm 0,78	0,95 \pm 0,05
FA	33°22'51"S 70°25'04"W	200	61	6	5,56 \pm 0,22	1,37 \pm 0,02
ZA	33°46'80"S 71°49'72"W	200	60	11	5 \pm 8,47	1,39 \pm 0,03
LA	33°39'19"S 70°19'23"W	145	72	9	8,34 \pm 0,95	1,46 \pm 0,01
RC	33°43'40"S 70°28'46"W	200	20	7	5,06 \pm 1,31	1,52 \pm 0,04
CO	34°29'63"S 70°58'72"W	200	74	10	8,83 \pm 0,66	1,70 \pm 0,02
TF	34°60'87"S 70°96'10"W	200	42	7	5,47 \pm 1,30	1,32 \pm 0,03
RA	35°36'66"S 71°33'61"W	200	63	9	6,32 \pm 1,11	0,95 \pm 0,03

Todos los pares de poblaciones, con excepción de Coya y Termas del Flaco, mostraron una similitud menor que 0.5 en la composición de sus polinizadores, con un valor promedio de similitud de 0.21 ± 0.02 (media \pm EE; N = 45) para el índice de Bray-Curtis (Tabla 3).

Tabla 3: Índice de similitud de Bray-Curtis para las poblaciones estudiadas.

	DO	JB	VA	FA	ZA	LA	RC	CO	TF	RA
DO	1,00	0,07	0,32	0,09	0,23	0,12	0,36	0,44	0,43	0,08
JB		1,00	0,17	0,28	0,34	0,31	0,15	0,16	0,08	0,06
VA			1,00	0,08	0,49	0,08	0,39	0,16	0,21	0,08
FA				1,00	0,12	0,25	0,26	0,34	0,09	0,12
ZA					1,00	0,15	0,23	0,20	0,24	0,06
LA						1,00	0,20	0,45	0,33	0,03
RC							1,00	0,34	0,35	0,15
CO								1,00	0,55	0,12
TF									1,00	0,06
RA										1,00

5.2 Relación entre la topología de las redes y el éxito reproductivo

Las poblaciones estudiadas (N=10) presentaron diferencias en la topología de su redes unipartitas (Anexo 2). Estas diferencias fueron se observan en los resultados obtenidos para los estadígrafos de red para cada población (Tabla 4).

i) Anidamiento (WNODF): Las poblaciones de Río Clarillo y Termas del Flaco no presentaron un patrón de red anidado, mientras que las ocho poblaciones restantes presentaron valores de anidamiento que van desde 0,79 en La Dormida a 12,39 en Jardín Botánico (Tabla 4). De las poblaciones estudiadas, las que presentaron un mayor anidamiento, y por ende, un mayor patrón de orden, fueron Jardín Botánico y Lagunillas.

ii) Conectancia (C) y agrupamiento (CC): Estas medidas, por la forma en que fueron calculadas presentaron valores similares dentro de una población (Tabla 4) por lo que se realizará su análisis en conjunto. Lo Vásquez y Radal presentaron los valores más altos para ambos estadígrafos, mientras que las poblaciones de Río Clarillo y Zapata

presentaron los valores más bajos. En estas dos últimas poblaciones existirían pocos individuos de plantas compartiendo un bajo número de polinizadores.

iii) Centralidad del grado (Cd): Esta medida fue superior al 10% en Radal, Lagunillas, Farellones y Coya, alcanzando un valor máximo de 29,71% en Jardín Botánico. En el resto de las poblaciones los valores se encuentran entre el 1,90% en Río Clarillo y 5,33% en La Dormida (Tabla 4). Los individuos de aquellas poblaciones que presentaron mayor centralidad de grado estarían mejor conectados que en aquellas poblaciones que alcanzaron valores menores.

iv) Intermediación (Cb): Esta medida fue de 30,8% en Coya y 27,2% en Jardín Botánico, indicando que hay un porcentaje importante de individuos que funcionan como conectores o puentes dentro de su red. En Farellones y Lagunillas, la intermediación alcanzó valores intermedios (respecto al valor máximo alcanzado), acercándose al 16% de individuos intermediarios. En Lo Vásquez y Río Clarillo no se registraron individuos conectores ($C_b = 0\%$) (Tabla 4).

v) Cercanía (Cc): Fue sobre 0,5 para 5 de las poblaciones estudiadas (La Dormida, Lo Vásquez, Lagunillas, Coya y Radal), indicando la existencia de distancias cortas entre nodos que se traduce en una mejor conectividad (Tabla 4).

Tabla 4: Resultado de los estadígrafos de las redes de polinización de *A. ligtu var simsii* para cada población estudiada. En la tabla se muestran los valores obtenidos para el anidamiento (medido a través del índice WNODF), Conectancia (C), Agrupamiento (CC), Centralidad de grado (Cd), Intermediación (Cb) y Cercanía (Cc). Todos los valores fueron significativos ($p < 0,05$) luego de contrastar la distribución observada con una obtenida con un modelo nulo ($n = 999$ iteraciones).

Población	Anidamiento	C	CC	Cd	Cb	Cc
DO	0,79	0,48	0,65	5,33	1,88	0,55
JB	12,39	0,52	0,52	29,71	27,17	0,75
VA	3,39	0,67	0,78	5,68	0,00	0,63
FA	8,15	0,51	0,62	15,59	15,37	0,75
ZA	0,44	0,28	0,18	7,35	0,23	0,25
LA	12,24	0,49	0,46	17,56	15,83	0,70
RC	0,00	0,26	0,18	1,90	0,00	0,20
CO	7,25	0,32	0,36	11,79	30,84	0,01
TF	0,00	0,28	0,28	5,14	1,78	0,29
RA	3,91	0,64	0,79	18,90	2,30	0,65
Promedio \pm EE	4,86 \pm 1,54	0,45 \pm 0,05	0,48 \pm 0,07	11,90 \pm 2,71	9,54 \pm 3,77	0,48 \pm 0,08

En relación a las medidas de éxito reproductivo, el valor promedio de la proporción SO entre las poblaciones fue de $24,1 \pm 7,6$ (media \pm EE; $N = 10$) y el promedio de semillas fue de $198,1 \pm 62,7$ (media \pm EE; $N = 10$). Las poblaciones con mayor éxito reproductivo medido como SO fueron Radal, Lagunillas y Farellones, mientras que Radal, Termas del Flaco y Farellones fueron las de mayor número de semillas. Los individuos de Coya y La Dormida muestran los menores valores para ambas medidas de reproducción (Tabla 5).

Tabla 5: Resultado de las medidas de éxito reproductivo de *A. ligtu var. simsii*. El número de frutos indica el número de individuos de plantas por población a las cuales les fue posible coleccionar 1 fruto para realizar las estimaciones de SO (promedio de la proporción semillas/óvulo por despliegue floral) y del número de semillas (número de semillas por fruto por despliegue floral). Los valores muestran la media \pm error estándar.

Población	Frutos	SO	Semillas
DO	147	18,3 \pm 1,3	180,0 \pm 2,8
JB	135	26,0 \pm 2,7	198,6 \pm 5,5
VA	152	27,8 \pm 3,1	211,2 \pm 3,6
FA	199	28,0 \pm 3,3	219,6 \pm 2,3
ZA	147	23,7 \pm 2,5	196,6 \pm 4,7
LA	130	28,4 \pm 2,7	217,8 \pm 4,4
RC	171	18,2 \pm 1,0	198,0 \pm 2,1
CO	190	12,3 \pm 1,2	119,0 \pm 1,5
TF	160	26,7 \pm 2,6	220,1 \pm 3,4
RA	110	31,2 \pm 3,3	220,3 \pm 5,3
Promedio \pm EE	154,1 \pm 8,6	24,1 \pm 7,6	198,1 \pm 62,7

Se encontró una correlación entre la medida de cercanía (Cc) y el éxito reproductivo (SO) (coeficiente de correlación de Pearson $r_p = 0,75$; $F = 7,43$; $p = 0,036$). Al estudiar esta relación utilizando los modelos lineales generalizados (GLM), sólo el modelo 2 que relacionó el éxito reproductivo (SO y Semillas) con las medidas de centralidad (centralidad de grado + intermediación + cercanía) tuvo significancia estadística (Tabla 6).

Tabla 6: Resultado de la relación entre estadígrafos de red y las medidas de éxito reproductivo estimados a través de un modelo lineal generalizado (GLM). Modelo 1: éxito reproductivo = anidamiento + conectancia + agrupamiento; Modelo 2: éxito reproductivo = centralidad de grado + intermediación + cercanía; y Modelo 3: éxito reproductivo = anidamiento + conectancia + agrupamiento + centralidad de grado + intermediación + cercanía. En asterisco y negrita se muestran los valores estadísticamente significativos ($p < 0,05$).

		GLM				
Variable respuesta		g.l.	F	p	Pseudo R ²	AIC
Modelo 1	Semillas	9	0,972	0,465	0,33	102,5
	SO	9	1,308	0,355	0,395	67,9
Modelo 2	Semillas	9	6,311	0,027*	0,75	92,23
	SO	6	5,945	0,031*	0,748	59,14
Modelo 3	Semillas	9	3,579	0,1161	0,877	91,48
	SO	9	2,876	0,207	0,851	59,83

5.3 Modelamiento de la pérdida de polinizadores y cambios en la topología de las redes de interacción

De los estadígrafos de red estudiados, sólo las medidas de centralidad mostraron tener una relación significativa con las medidas de éxito reproductivo. Dados estos resultados, se analizaron los cambios sobre la centralidad de grado (Cd), intermediación (Cb) y cercanía (Cc) cuando la extinción de polinizadores fue simulada (ver tabla en Anexo 3).

i) La centralidad del grado (C_d) disminuye al remover los polinizadores más abundantes (Fig. 3a), afectando notoriamente a las poblaciones de Lo Vásquez y Termas del Flaco que alcanzan un valor de $C_d=0$ al extinguir el 50% de los polinizadores. Al remover de la red el 50% de los polinizadores, las poblaciones que mantienen valores altos de C_d son Lagunillas, Coya, Farellones y Coya. Interesantemente, al eliminar el 75% de los polinizadores más abundantes, Zapata, Coya y Radal muestran resiliencia a la pérdida de interacciones para este estadígrafo (ZA, $C_d=1$; CO y RA, $C_d=0,33$). Al eliminar primero las especies menos abundantes (Fig. 3b), C_d aumenta en la mayoría de las poblaciones al extinguir el 25% y 50% de las especies y disminuye posteriormente al remover el 75% de polinizadores, en donde las poblaciones de Jardín Botánico, Lagunillas, Coya y Zapata mantienen individuos de *A. ligtu* var. *simsii* conectados a través de polinizadores compartidos.

ii) La intermediación (C_b) se vio fuertemente disminuida posterior a la extinción de los polinizadores más abundantes (Fig. 4a), donde luego de la extinción del 25%, alcanzó valor $C_b = 0$ en La Dormida, Zapata, Río Clarillo y Termas del Flaco, indicando que los polinizadores más abundantes en estas poblaciones corresponderían a aquellos que conectan a los individuos de planta que funcionan como intermediarios. Solo Coya mantiene un mínimo de individuos puente ($C_b = 0,33$) posterior a remover el 50% de polinizadores. Al remover los polinizadores desde el menos abundante, C_b al igual que para C_d , aumentó en la mayoría de las poblaciones al extinguir el 25% y 50% de las especies (Fig 4b) y disminuye posteriormente al remover el 75%, en donde las

poblaciones de Jardín Botánico, Lagunillas y Coya mantienen individuos de *A. ligtu* var. *simsii* que actúan como nodos puente entre otros individuos de planta.

iii) La cercanía (Cc) disminuye consecutivamente al remover primero las especies polinizadoras más abundantes (Fig. 5a). Al remover el 50% de los polinizadores más abundantes, las poblaciones que mostraron valores de Cc distintos de cero son Lagunillas, Jardín Botánico, Farellones y Coya. En la serie de extinciones que inicia desde los menos abundantes, la Cc va incrementando alcanzado los valores más altos en la extinción del 75% de los polinizadores menos abundantes en Jardín Botánico (Fig. 5b), Lagunillas, Radal y Coya en donde aún prevalecen nodos que pueden conectarse a través de pocos pasos con el resto de nodos. En las redes con este porcentaje de extinción la centralidad fue 0 solo en Dormida, Lo Vásquez y Farellones.

Figura 3: Diferencias en la centralidad de grado (Cd) en poblaciones de *A. ligtu var. simsii* (N = 10) al remover distintos porcentajes de los polinizadores más abundantes (a) y menos abundantes (b).

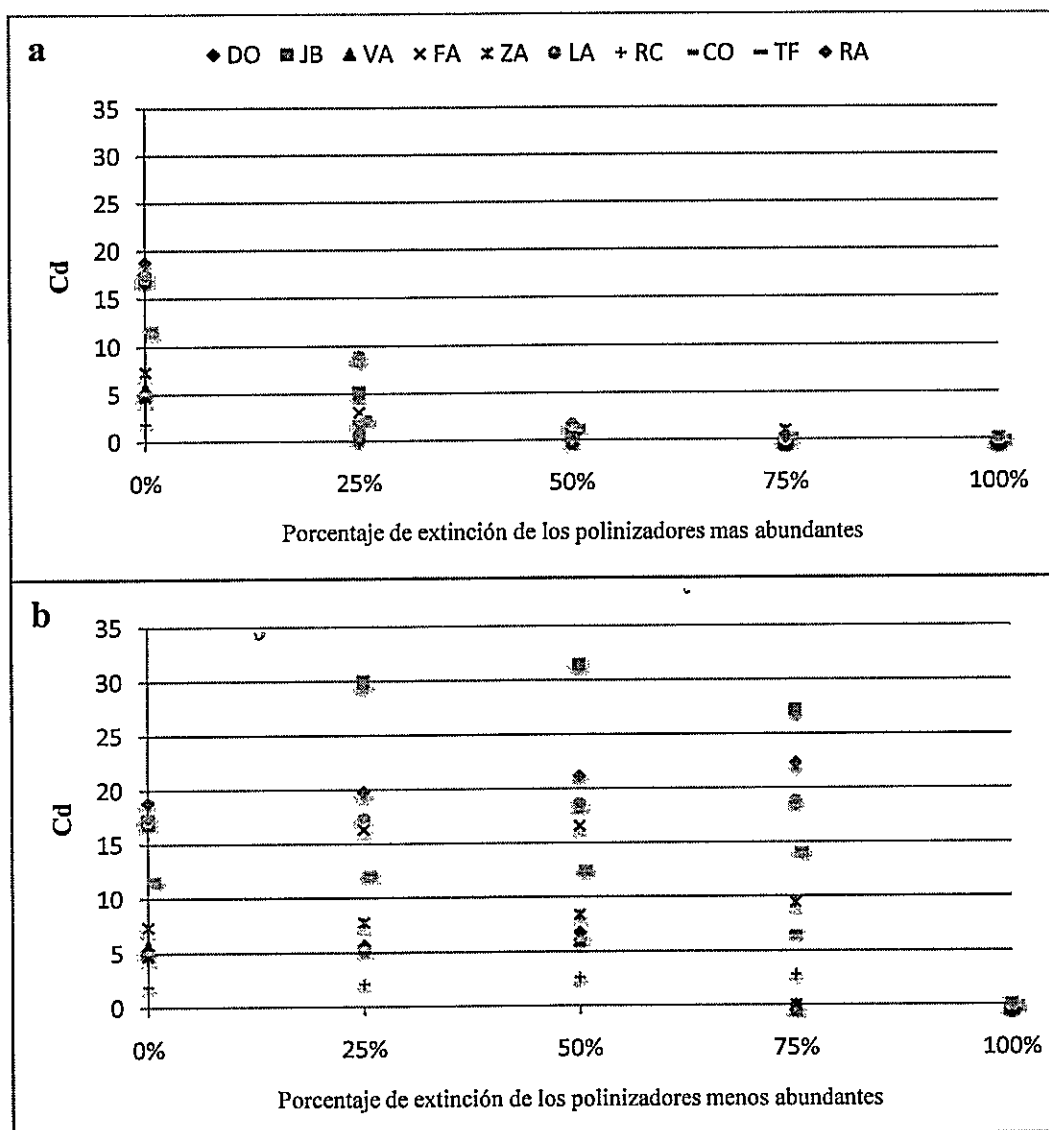


Figura 4: Diferencias en la intermediación (Cb) en poblaciones de *A. ligtu var. simsii* (N = 10) al remover distintos porcentajes de los polinizadores más abundantes (a) y menos abundantes (b).

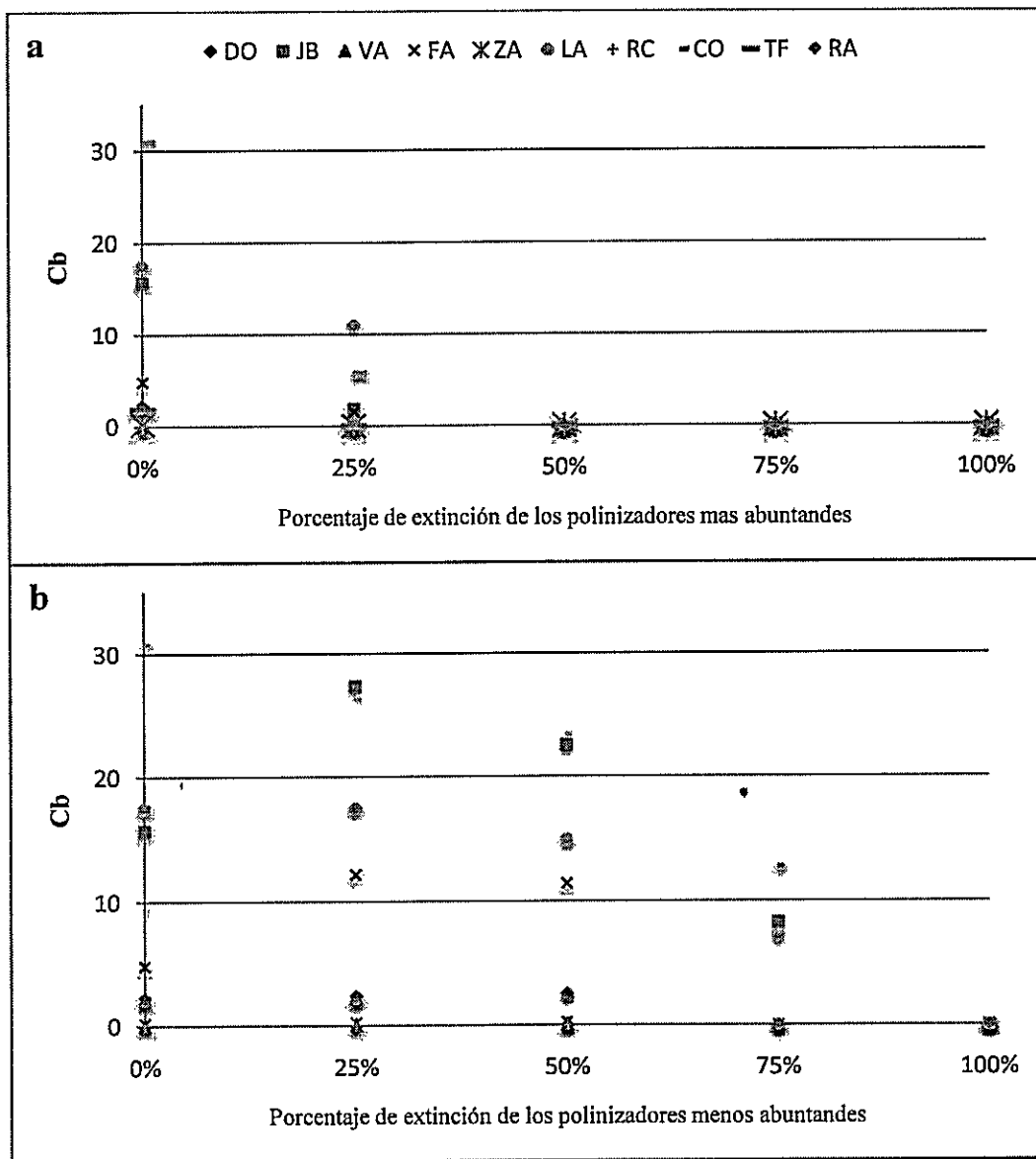
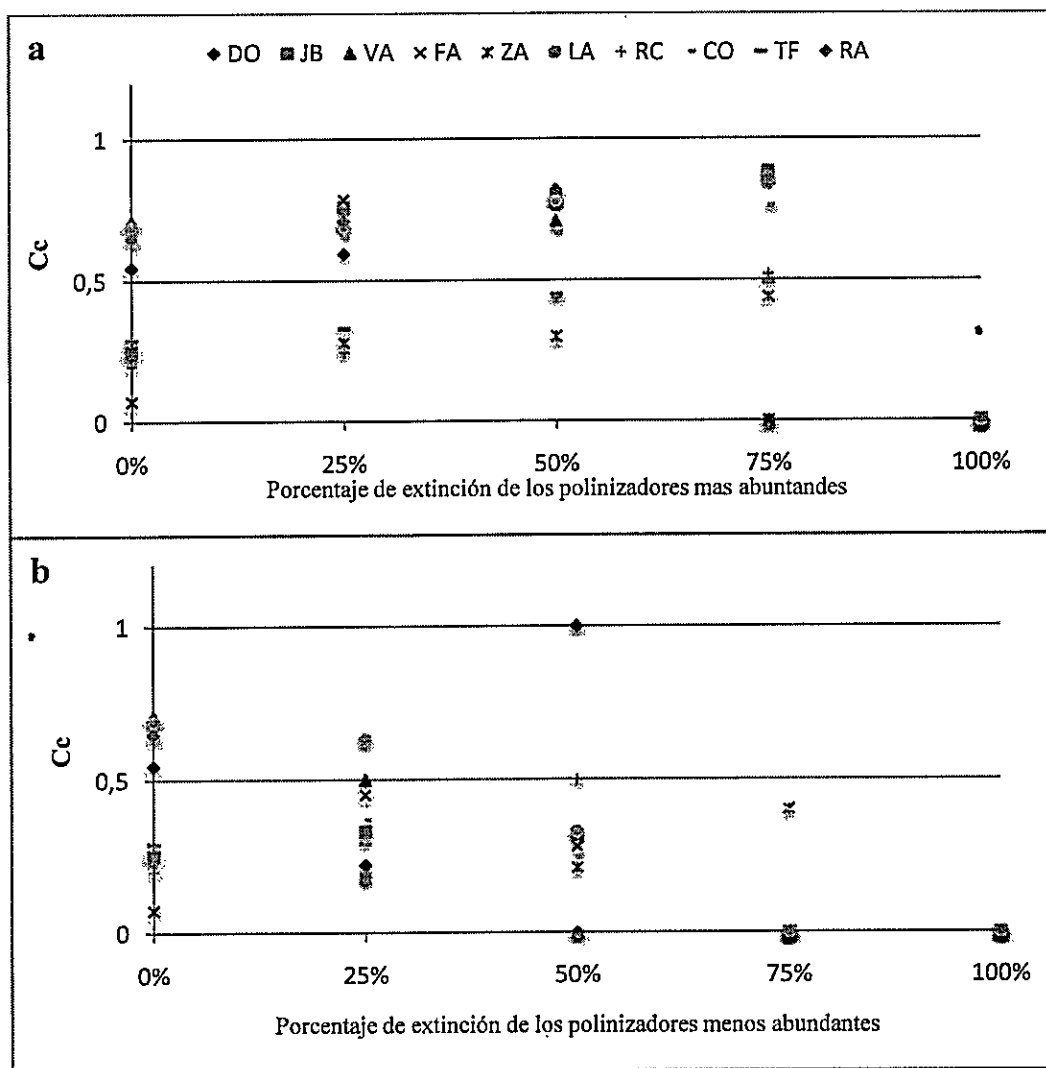


Figura 5: Diferencias en la cercanía (C_c) en poblaciones de *A. ligtu var. simsii* ($N = 10$) al remover distintos porcentajes de los polinizadores más abundantes (a) y menos abundantes (b).



Los resultados obtenidos sugieren que la remoción de polinizadores reeduca los estimadores de centralidad, cuyos valores disminuyen notoriamente al eliminar de la red a los polinizadores más abundantes. Los menores valores para las medidas de centralidad se obtuvieron luego de remover el 50% de los polinizadores con más visitas.

Al remover polinizadores desde el menos al más abundante, los cambios en la centralidad de la red son menos abruptos y tienden al aumento por lo menos en la remoción inicial del 25%, manteniendo individuos conectados en algunas poblaciones incluso posterior a la extinción del 75%. A partir de estos datos, se sugiere que las poblaciones más susceptibles a la disminución del éxito reproductivo por pérdida de polinizadores fueron La Dormida, Lo Vásquez y Termas del Flaco; mientras que las más resilientes fueron las poblaciones de Jardín Botánico, Lagunillas, Farellones y Coya.



6. DISCUSIÓN

Los efectos que tiene la pérdida de polinizadores sobre la estructura de las redes de polinización han sido evaluadas por numerosos estudios (e.j. Bascompte y col., 2003; Jordano y col., 2003), los que en su mayoría han sido conducidos a nivel comunitario. Los estudios a nivel poblacional que relacionan la estructura de la red, la pérdida de polinizadores y el éxito reproductivo a nivel poblacional son incipientes, sin embargo estos permiten comparar las diferencias en la topología y funcionalidad de la red de una especie de planta a través de distintas poblaciones. Basado en lo anterior, las variaciones poblacionales del ensamble de polinizadores en el rango de distribución de la especie *A. ligtu var. simsii*, permite evaluar el comportamiento de las redes a nivel poblacional, aportando información adicional a la reconocida carencia de estudios que existen en esta área.

Las diferencias en el éxito reproductivo a lo largo del eje de distribución de *A. ligtu var. simsii*, puede estar justificado por las variaciones abióticas y de elementos bióticos en las que se encontraban las poblaciones estudiadas, en donde se observaron diferencias en la altura sobre el nivel del mar y variaciones en la flora acompañante (diferencias en riqueza y diversidad de especies en floración), la cuál podría incidir sobre la tasa de visita de los polinizadores.

Los resultados muestran que existe una relación positiva entre las medidas de centralidad de la red de polinización de *A. ligtu var. simsii* y la producción de semillas. Los datos sugieren que al remover los polinizadores más abundantes de cada población

(asociado al número de visitas), las medidas de centralidad disminuyen, cambiando la topología de las redes que conducirá a la disminución de la producción promedio de semillas. Sin embargo, este patrón de cambio en la topología de las redes también se observa en menor magnitud cuando se remueven los polinizadores menos abundantes. Estos resultados sugieren que todo cambio que se realice en el ensamble de polinizadores conducirá a un cambio en todos los estadígrafos que representan la topología de la red. Sin embargo, solo las variaciones en el estadígrafo de centralidad se relacionaron directa y significativamente con el éxito reproductivo. El sentido biológico de las medidas de centralidad es que éstas indican la facilidad para transportar el polen entre individuos dentro de una población, aumentando la probabilidad de éxito reproductivo en plantas de *A. ligtu var. simsii*. En consecuencia, para esta especie las medidas de centralidad se mostraron como los estadígrafos más sensibles ante el cambio del ensamble de polinizadores. La ausencia de relación entre los estadígrafos de anidamiento, conectancia y agrupamiento, contrastan con el estudio de Gómez y col. (2011), cuyo modelo fue la herbácea generalista autocompatible *Erysimum mediohispanicum*, lo cual mostró una relación positiva para estos estadígrafos con el éxito reproductivo, medido como número de plantas juveniles. Este hecho podría ser explicado porque *E. mediohispanicum* es una herbácea altamente generalista, con un ensamble de polinizadores compuesto por más de 180 especies de insectos pertenecientes a 6 órdenes distintos (Gómez y col., 2007). Por el contrario, *A. ligtu var. simsii*, tiene un número de interacciones entre plantas y sus polinizadores menor al del trabajo antes citado (Gómez y col., 2011). La riqueza de especies que componen el ensamble de polinizadores podría estar determinando la importancia del patrón de

anidamiento, agrupamiento y conectancia sobre el éxito reproductivo de las especies herbáceas. No obstante lo anterior, las poblaciones de *A. ligtu var. simsii* mostraron que en aquellas en que se encontró mayores valores de anidamiento (e.j. Jardín Botánico y Lagunillas) también se presentaron mayores valores de centralidad. De esta manera, las redes anidadas fueron altamente cohesivas, en donde las plantas conectadas a través de aquellos polinizadores más generalistas interactúan entre ellas generando un núcleo denso de interacciones. Este hecho implicó una mejor conectividad entre los nodos de la red para dichas poblaciones, lo cual según estudios en redes bipartitas realizados por Bascompte y col. (2003), podría ofrecer rutas como respuesta del sistema ante perturbaciones, fenómeno que podría ser aplicado a redes unipartitas de acuerdo a lo observado en la simulación de extinción de polinizadores del ensamble de *A. ligtu var. simsii*.

En el presente estudio se encontró que la remoción de los polinizadores más abundantes de *A. ligtu var. simsii* se traduce en una disminución de las medidas de centralidad. Esto sugiere que los animales que concentran el mayor número de abundancia de visitas, son relevantes para la estructura y estabilidad de las redes unipartitas, lo cual es comparable a lo descrito por Memmott y col. (2004) para redes bipartitas que representan comunidades interactuantes. A su vez, las especies generalistas ocupan posiciones centrales dentro de la red lo que permitiría una mejor conexión entre individuos (Martín González y col., 2010) facilitando la transferencia de polen que favorece a la reproducción. De esta manera, las modificaciones estructurales de la población como causa de la pérdida de interacciones al eliminar los polinizadores

más generalistas podría traducirse en una disminución del éxito reproductivo en *A. ligtu var. simsii*. La importancia de los animales que concentran el mayor número de interacciones y visitas a las plantas ha sido demostrada en trabajos de redes bipartitas (e.j. Jeong y col., 2000; Newman, 2004; Martín y col., 2010) describiendo su rol clave como conectores, siendo especies vitales para la estructura, funcionamiento, resiliencia y cohesividad de la red. Los datos aquí mostrados sugieren que esta importancia también ocurriría en la red unipartita de las poblaciones de *A. ligtu var. simsii*. De esta manera, la identidad de las especies removidas ha sido definida como punto clave para determinar la dirección de los esfuerzos en conservación (Ramos-Jiliberto y col., 2009).

Adicionalmente, se observó que la pérdida de los polinizadores menos abundantes dentro de las redes estudiadas para *A. ligtu var. simsii*, causó el aumento de los indicadores de centralidad de grado y cercanía, lo que podría entenderse como un ajuste de las relaciones ante la pérdida de polinizadores que efectúan menos visitas a plantas. Se debe tener en cuenta que la centralidad de grado depende del número de interacciones y de especies interactuantes (Barrat y col., 2008), siendo esperable que al remover las especies con menos interacciones este estimador aumente. Algo similar sucede con la cercanía, la cual depende del número de nodos dentro de la red y los enlaces existentes (Nooy y col., 2005) por lo que la remoción de especies podría reducir la distancia entre nodos. El aumento de estos estimadores no asegura la persistencia de las poblaciones, ya que las medidas de centralidad pueden estimarse en poblaciones que han perdido la mayoría de sus plantas producto de la extinción secundaria, sin considerar los efectos de esta disminución sobre el comportamiento de los polinizadores

sobrevivientes que podrían ser afectados por competidores, como fue descrito por Brosi y Briggs (2013). Se debe considerar que las contribuciones funcionales de las especies pueden ser dinámicas y moldeadas por la comunidad de competidores interespecíficos (Brosi y Briggs, 2013). Este enfoque se relaciona con el desarrollado en la modelación de las redes desde la perspectiva recurso-consumidor (Valdovinos y col., 2012), en donde los cambios en la disponibilidad de recursos actúa moldeando los esfuerzos en forrajeo (forrajeo adaptativo) (Valdovinos y col., 2010), que responden a escenarios con distintas tasas de mortalidad de animales y plantas, y a diferencias en el porcentaje de remoción de especies producto de las extinciones secundaria. En el estudio realizado por Valdovinos y col. (2010) se observó que la incorporación de estas variables al estudiar la dinámica poblacional en redes de interacción aumenta la persistencia y diversidad de las especies reduciendo las extinciones secundarias.

Por otra parte, las poblaciones no respondieron de igual forma ante la extinción de los polinizadores, en donde algunas poblaciones incrementaron los valores de centralidad y en otras disminuyeron posterior a la extinción. Para entender estas diferencias, es importante considerar que las redes ecológicas no son entidades estáticas, sino que cambian en el tiempo, existiendo variaciones en la abundancia y las fenofases que determinan el número de enlaces por especie (Olesen y col., 2008) y que definen la estructura de la red. Para el caso de las poblaciones estudiadas, estas presentaron una diversa flora acompañante que varió entre poblaciones, lo cual podría determinar los enlaces que se establecen dentro de cada red estudiada. Se ha descrito en análisis comunitarios que la flora acompañante exótica podría presentar un impacto sobre la

estabilidad de la estructura de la red, en donde se ha visto que su remoción afecta las medidas de grado de distribución y modularidad, dado que las especies exóticas sostienen un gran número de enlaces con su comunidad (Valdovinos y col., 2009). Otro factor determinante para la estructura de la red de polinización y la producción de semillas en el sistema estudiado es que esta corresponde a una planta que abarca un amplio gradiente de distribución, ocupando diferentes hábitats, lo cual determina la composición del ensamble de polinizadores según sus requerimientos ecofisiológicos, presentando diferencias en la composición del ensamble de polinizadores y por ende, de la estructura de la red (Gómez & Perfectti, 2009). Las variaciones en abundancia de especies polinizadores, las fenofases, la flora acompañante y la flora exótica, y el amplio rango de distribución de *A. ligtu var. simsii* podrían determinar las diferencias en las estructuras de la red de las poblaciones y sus respuestas ante la extinción de polinizadores.

Una característica que no ha sido integrada en la evaluación de la respuesta ante la pérdida de polinizadores y el éxito reproductivo, es que *A. ligtu var. simsii* es una herbácea geófito, por lo que en ausencia de polinizadores puede reproducirse de forma vegetativa, característica que probablemente reduce los efectos de la remoción de polinizadores, siendo una variable interesante de ser incluida en los modelos de extinción de polinizadores y las consecuentes extinciones secundarias. Es importante establecer a futuro la relación existente entre los cambios en los estadígrafos de la red y los posibles efectos sobre las contribuciones funcionales que pueden hacer los

polinizadores al enfrentarse a un panorama de extinción de otros polinizadores y las consiguientes extinciones secundarias.

7. CONCLUSIÓN

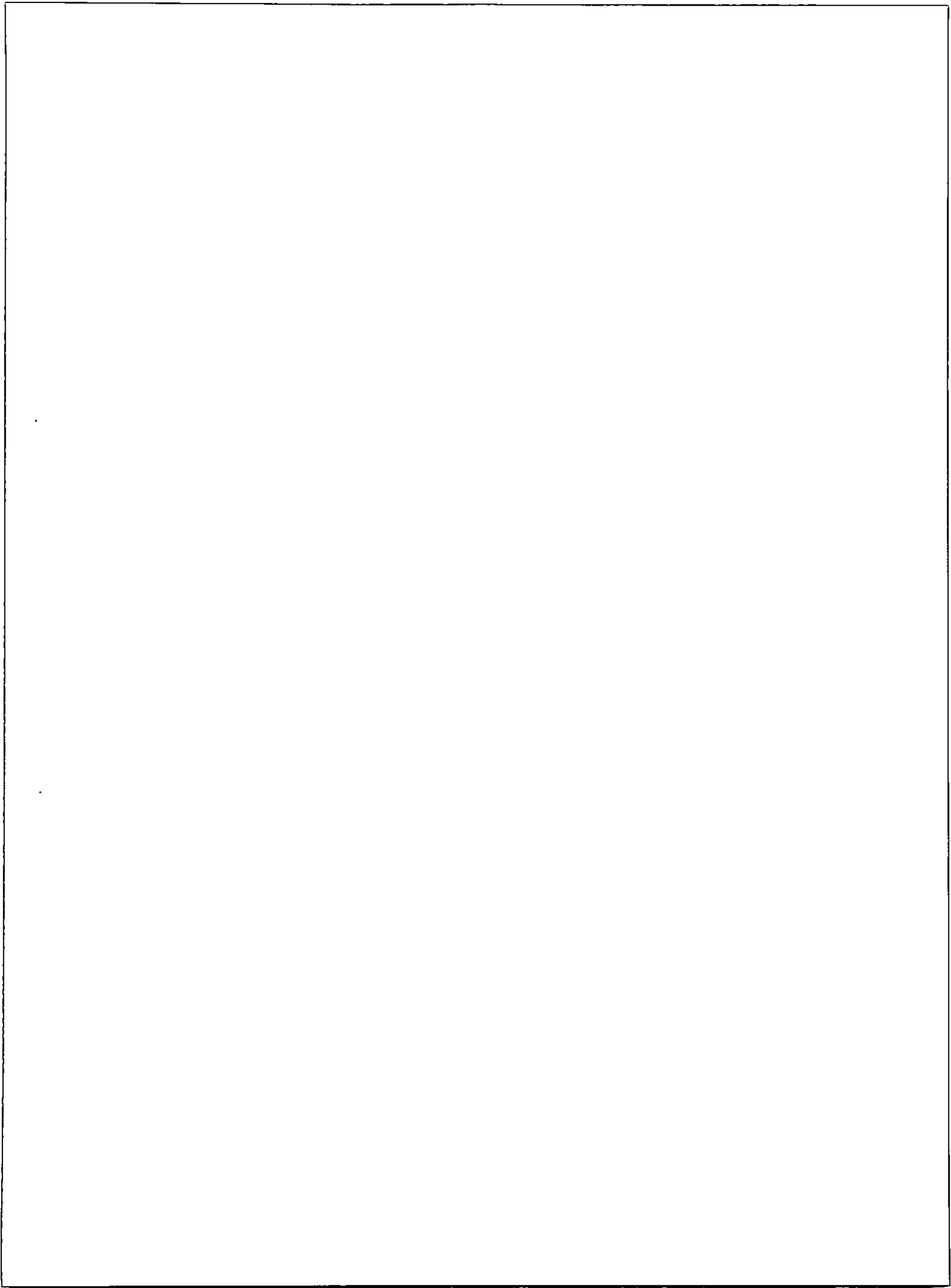
Las poblaciones estudiadas presentaron diferencias en la composición del ensamble de polinizadores y en los estadígrafos de red estudiados, encontrando que aquellas poblaciones que presentaron los mayores valores de anidamiento mostraron a su vez mayores valores en las medidas de centralidad, lo que sugiere que aquellas poblaciones que son más anidadas poseen un mayor número de conexiones entre los individuos de *A. ligtu var. simsii* (centralidad del grado), un mayor número de plantas actuando como intermediarios o conectores (intermediación) y plantas que se conectan con otras en un menor número de pasos (cercanía).

Los resultados de este trabajo sugieren una relación positiva entre la topología de la red de polinización de *A. ligtu var. simsii* descrita a través de medidas de centralidad y la funcionalidad de la red, en donde un mayor valor de centralidad de grado, intermediación y cercanía indican una mayor producción de semillas en *A. ligtu var. simsii*, explicitando la importancia funcional de los individuos que cumplen rol como conectores, y la importancia en la transferencia de polen de la proximidad entre plantas al compartir polinizadores.

La remoción de polinizadores de las redes de cada población, generó cambios en la topología de red evidenciados a través de sus medidas de centralidad. Los efectos de la remoción sobre la topología dependieron de la identidad de los polinizadores removidos, siendo la extinción de los polinizadores con mayor número de visitas la que generó una disminución en las medidas de centralidad.

Por lo tanto, el estudio realizado sugiere que las hipótesis planteadas se cumplen, existiendo una relación positiva entre la estructura de la red de polinización de *A. ligtu* var. *simsii* y su éxito reproductivo, en donde las poblaciones con mayor valor en las medidas de centralidad presentan una mayor producción de semillas. Además, la pérdida de polinizadores de la red modifica la topología de red disminuyendo las medidas de centralidad, lo que sugiere una disminución en el éxito reproductivo.

Finalmente, el estudio de redes unipartitas de polinización en distintas poblaciones de una planta con amplio rango de distribución, como ocurrió con el modelo de estudio *A. ligtu* var. *simsii*, permite evaluar la fragilidad ante la pérdida de polinizadores de forma específica a cada localidad estudiada, lo cual permite generar estrategias de conservación adecuadas y particulares a cada población, que se enfoquen sobre las especies de polinizadores más relevantes dentro de su red de interacciones.



8. BIBLIOGRAFÍA

- Albert, R., Barabási, A.L. 2002. Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of Modern Physics* 74: 47–97.
- Albert, R., Jeong, H., Barabási, A.L., 2000. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature* 406: 378–382.
- Albrecht, M., Schmid, B., Hautier, Y., Müller C. 2012. Diverse pollinator communities enhance plant reproductive success. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 4845–4852.
- Almeida-Neto, M., Ulrich, W. 2011. A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software* 26.
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães, Jr. P.R., Loyola, R.D., Ulrich, W., 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117: 1227 – 1239.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Australian Journal of Ecology* 26: 32–46.
- Araujo, M., Guimarães, P.R., Svanbäck, R., Pinheiro, A., Guimarães, P., Reis, S., Bolnick, D.I. 2008. Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs population diets. *Ecology* 89: 1981–1993.

- Arroyo, MTK., Uslar, P. 1993. Breeding systems in a temperate Mediterranean-type climate montane sclerophyllous forest in central Chile. *Botanical Journal of the Linnean Society* 111: 83-102.
- Bascompte, J., Jordano, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38:567-93.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., Olesen, J. M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 9383-9387.
- Barabási, L. 2009. Scale-free networks: a decade and beyond. *Science* 325: 412-413
- Barabási, A.L., Albert, R. 1999. Emergence of scaling in random networks. *Science* 286: 509-512.
- Barrat, A., Barthélemy, M., Vespignani, A. 2008. *Dynamical processes on complex networks*, 1st edn. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Botto-Mahan, C., Ojeda-Camacho, M. 2000. The importance of floral damage for pollinator visitation in *Alstroemeria ligtu* L. *Revista Chilena de Entomología* 26: 73-76.
- Botto-Mahan, C., Ramirez, P.A., Ossa, C.G., Medel, R., Camancho-Ojeda M., González A.V. 2011. Floral herbivory affects female reproductive success and pollinator visitation in the perennial herb *Alstroemeria ligtu* (Alstroemeriaceae). *International Journal of Plant Sciences* 172:1130-1136.

- Brosi, B. J., Briggs, H. M. 2013. Single pollinator species losses reduce floral fidelity and plant reproductive function. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110: 13044–13048.
- Cassey, P., Lockwood, J.L., Olden, J.D., Blackburn, T.M. 2008. The varying role of population abundance in structuring indices of biotic homogenization. *Journal Biogeography* 35:884–892.
- Colwell, R.K. 2013. Estimates: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. User's guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Colwell, R.K., Chao, A., Gotelli, J., Lin, S-Y., Mao, C.X., Chazdon, R. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation, and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* 5: 3–21.
- Costanza, R. y col. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.
- Daily, G.C. 1997. *Nature's service: societal dependence on natural ecosystems*. Washington DC: Island Press.
- Dormann, C.F., y col. 2013. Visualising bipartite networks and calculating some (ecological) indices. Package bipartite 2.02. URL: <http://cran.r-project.org/web/packages/bipartite/bipartite.pdf>

- Dorogovtsev, S.N., Mendes, J.F.F. 2002. Evolution of networks. *Journal of Advanced Physics* 51: 1079–1187.
- Dunne, J.A., Williams, R.J., Martinez, N.D. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* 5:558–567.
- Ehrlich, P.R., Raven, P.H. 1964. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution* 18: 586–608.
- Freeman, L. 1977. A set of measures of centrality based on betweenness. *Sociometry* 40: 35–41.
- Fortuna, M.A., García C., Guimarães, Jr. P.R., Bascompte, J. 2007. Spatial mating networks in insect-pollinated plant. *Ecology Letters* 11: 490–498.
- Gómez, J. M., Perfectti, F. 2012. Fitness consequences of centrality in mutualistic individual-based networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279:1754–60.
- Gómez, J. M., Perfectti, F., Jordano, P. 2011. The functional consequences of mutualistic network architecture. *PLoS One* 6, e16143.
- Gómez, J. M., Bosch, J., Perfectti, F., Fernández, J.D., Abdelaziz, M. 2007. Pollinator diversity affects plant reproduction and recruitment: the trade-off of generalization. *Oecologia* 153: 597–605.

- González, A.V., Murúa, M., Salinas, P. 2014. Temporal and spatial variation of the pollinator assemblages in *Alstroemeria ligtu* (Alstroemeriaceae). *Revista Chilena de Historia Natural* 2014: 1-5
- Hamer, O., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. PAST: paleontological statistics software for education and data analysis. *Paleontología Electrónica* 4: 1-9.
- Hoehn, P., Tschardtke, T., Tylianakis, J.M., Steffan-Dewenter, I. 2008. Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275: 2283– 2291.
- Hughes, J.B., Daily, G.C., Ehrlich, P.R. 1997. Population diversity: its extent and extinction. *Science* 278: 689-692.
- Jordano, P., Bascompte, J., Olesen, J.M. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology Letters* 6: 69-81.
- Jordano, P., Vázquez, D., Bascompte, J. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. *En: Medel R., Aizen M.A., Zamora R. (Eds.) Ecología y evolución de interacciones planta animal: Editorial Universitaria, Santiago de Chile.*
- Jeong, H., Mason, S. P., Barabási, A. L. & Oltvai, Z. N. 2001. Lethality and centrality in protein networks. *Nature* 411: 41-42
- Kaiser-Bunbury, C.N., Muff, S., Memmott, J., Muller C.B., Caflisch, A. 2010. The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a

- quantitative approach incorporating pollinator behaviour. *Ecology Letters* 13: 442–452.
- Klein, A.M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A. y col. 2007. Importance of pollinators in changing landscape for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 303-3013.
- Kremen, C, Williams, N.M, Thorp, R.W. 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 16812– 16816.
- Le Merrer, E., Trédan, G. 2009. Centralities: capturing the fuzzy notion of importance in social graphs. In *Proc. 2nd ACM EuroSys Workshop on Social Network Systems SNS '09* 33–38.
- Martín González, A. M., Dalsgaard, B., Olesen, J. M. 2010. Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecology Complex* 7: 36–43.
- McDonald, D.B. 2007. Predicting fate from early connectivity in a social network. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 10910–10914.
- Memmott, J., Waser, N. M., Price, M.V. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271: 2605–2611.

- Muñoz, M., Moreira, M.A. 2003. Alstroemerias de Chile: Diversidad, distribución y conservación. Taller La Era, Santiago, Chile. 139.
- Navas, L.E. 1973. Flora de la cuenca de Santiago de Chile. Tomo I. Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago.
- Newman, M.E.J. 2003. The structure and function of complex networks. *SIAM Review* 45: 167–256.
- Newman, M. E. 2004. Detecting community structure in networks. *European Physical Journal B* 38: 321–330
- Nielsen, A., Bascompte, J. 2007. Ecological networks, nestedness and sampling effort. *Journal of Ecology* 95: 1134–1141.
- Nooy, W., de Mrvar, A., Batagelj, V. 2005. Exploratory social network analysis with Pajek, 1st edn. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y.L., Jordano, P. 2006. The smallest of all worlds: pollination networks. *Journal of Theoretical Biology* 240:279–286.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Elberling, H., Jordano, P. 2008. Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology* 89: 1573-1582.
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S. 201. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120: 321-326.

- Pielou, E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology* 13: 131-144.
- R Development Core Team. 2009. R: a language and environment to statistical computing. R foundation for Statistical Computing, Vienna computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, URL <http://www.R-project.org>.
- Rangel, T.F.L.V.B., Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M. 2006. Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 15: 321–327.
- Ramos-Jiliberto, R., Albornoz, A., Valdovinos, F., Smith-Ramirez, C., Arim, M., Armesto, J., Marquet, P. 2009. A network analysis of plant–pollinator interactions in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile. *Oecologia* 160: 697–706.
- Rezende, E. L., Lavabre, J. E., Guimarães, P. R., Jordano, Jr, P., Bascompte, J. 2007. Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature* 448:925–928.
- Sala, O. E. y col. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- Sih, A., Hanser, S. & McHugh, K. 2009. Social network theory: new insights and issues for behavioral ecologists. *Behavioural Ecology Sociobiology*. 63:975–988.



- Suárez, L.H., González, W.L., Gianoli, E. 2009. Foliar damage modifies floral attractiveness to pollinators in *Alstroemeria exerens*. *Evolutionary Ecology*. 23:545-555.
- Thompson, J.N. 1994. *The coevolutionary process*. University of Chicago Press. IL.
- Thompson, J.N. 2005. *The geographic mosaic of coevolution*. University of Chicago Press, IL.
- Tur, C., Castro-Urgal, R., Traveset A. 2013. Linking plant specialization to dependence in interactions for seed set in pollination networks. *PLoS One* 8, e78294.
- Valdovinos, F.S., Españés, P., Flores, D., Ramos-Jiliberto R. 2009. Structure and dynamics of pollination networks: the role of alien plants. *Oikos* 118:1190–1200.
- Valdovinos, F.S., Ramos-Jiliberto, R., Urbani, P., Garay-Narváez, Dunne, J.A. 2010. Consequences of adaptive behavior for the structure and dynamics of food webs. *Ecology Letters* 13:1546–1559.
- Valdovinos, F.S., Españés, P., Flores, J., Ramos-Jiliberto, R. 2012. Adaptive foraging allows the maintenance of biodiversity of pollination networks. *Oikos* 122: pagina.
- Vázquez, D.P., Chacoff, N.P., Cagnolo, L. 2009. Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology* 90: 2039–2046.
- Wasserman, S., Faust, K. 1994. *Social network analysis: methods and applications*, 1st edn. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Watts, D. J, Strogatz, S. H. 1998. Collective dynamics of 'small-world' networks.

Nature 393: 440–442.

ANEXO 1

Descripción de los estadígrafos de red estudiados en este trabajo.

i. La conectancia, C , es una medida de la proporción de enlaces observados respecto a todos los enlaces posibles que se pueden desarrollar dentro de una red (Dunne y col., 2002). Esta es una medida de robustez y cohesión (Newmann, 2003). Este índice toma valores en porcentaje que van desde 0, cuando hay nula conectancia (no existen interacciones entre individuos), y 100 cuando todos los individuos presentan interacciones entre sí.

ii. El anidamiento es un patrón de la red en el cual las especies más especialistas solo interactúan con un subgrupo de especies más generalistas (Bascompte y col., 2003), siendo una medida del orden de todo el sistema. Para el estudio de redes unipartitas el anidamiento se refiere al patrón de intercambio de polinizadores que influyen en el apareamiento entre plantas, en donde plantas que son visitadas por un grupo reducido de polinizadores (especialistas), comparten estos polinizadores con plantas visitadas con una mayor diversidad de polinizadores (generalistas) (Gómez y col., 2012). Para calcular el anidamiento se utilizó el índice Weighted NODF (WNODF) propuesto por Almeida-Neto & Ulrich (2011) que corresponde a una modificación del índice NODF (Almeida-Neto y col., 2008). A diferencia del NODF que utiliza datos de presencia y ausencia, el WNODF es un índice cuantitativo del anidamiento que considera la abundancia de las especies, en donde 0 indica un patrón no anidado, y 100 indica una red perfectamente anidada. Dada una matriz en donde n es el número de columnas y m el número de filas,

y F es el número de celdas con valores distintos de cero para cualquier columna c_i o fila r_i , el anidamiento entre cualquier par de columnas c_i y c_j ($j > i$) será distinto de cero siempre que $F(c_i) > F(c_j)$. De este modo se determina el anidamiento promedio para pares de columnas como:

$$WNODF_c = 100 \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n \frac{K_{ij}}{N_j}$$

donde K es el número de celdas con valores menores a c_j y N es el número total de celdas no vacías. El cálculo de $WNODF$ para las filas sigue el mismo procedimiento. El $WNODF$ para todos los pares de columnas $n(n-1)/2$ y todos los pares de filas $m(m-1)/2$ puede ser calculado como:

$$WNODF = \frac{2(WNODF_c + WNODF_r)}{m(m-1) + n(n-1)}$$

iii) El agrupamiento es una propiedad de la red que determina la facilidad de dispersión de cualquier factor a través de la red (Newman, 2003). El coeficiente de agrupamiento se estimó como el promedio de los coeficientes de agrupamiento de cada nodo dado por la proporción de enlaces existentes dividido por el número de enlaces posibles. En una matriz $G = (V, E)$ donde V es un vértice v_i rodeado por N_i vértices vecinos conectados a través de enlaces E , v_i tiene al menos $k_i(k_i - 1)$ enlace dentro de todos los posibles. En una red no dirigida el coeficiente de agrupamiento de un vértice dado, CC_i , está dado por la fracción de enlaces conectados e_{jk} (enlaces entre j y k) dividido el número de enlaces posibles:

$$CC_i = \frac{2|\{e_{jk}\}|}{k_i(k_i - 1)} ; v_j, v_k \in N_i, e_{jk} \in E$$

El coeficiente de agrupamiento de la red se calcula como el promedio de los coeficientes de agrupamiento CC_i de todos los vértices de la red (Watts & Strogatz, 1998):

$$CC = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n CC_i$$

iv) Las medidas de centralidad dentro de una red unipartita, indican cuán bien conectado está un individuo con el resto con los que comparten polinizadores (Gómez & Perfectti, 2012). La centralidad fue estimada usando tres indicadores: centralidad de grado (“*degree centrality*”), intermediación (“*betweenness*”) y cercanía (“*closeness*”). Los nodos que posean altos valores de centralidad representan a las especies o individuos que potencialmente pueden afectar a muchas otras especies y son importantes para la estabilidad y estructura de la red (Martín González y col., 2010).

La centralidad del grado (Cd) evalúa la importancia de un nodo de acuerdo a su grado normalizado (Le Merrer & Trédan, 2009) definido por el número de enlaces que se conectan al nodo (Barrat y col., 2008). Esta es una medida de conectividad basada en los componentes individuales. Dado una grafo $G = (V, E)$, para cada nodo $v \in V$ su centralidad de grado $Cd(v) = \text{grado}(v)$. Si se tiene la matriz de adyacencia del grafo, donde cada posición a_{ij} asume el valor de 1 si existe la arista y 0 si no existe, entonces la centralidad de grado de cada nodo j se define como:

$$Cd(j) = \sum_i a_{ij}$$

La intermediación (Cb) cuantifica la frecuencia o el número de veces que un nodo actúa como puente a lo largo del camino más corto entre dos nodos (Freeman, 1977; Nooy y col., 2005). La intermediación Cb (i) de un nodo fue estimado como:

$$Cb(i) = \sum_{j < k; i \neq j} \frac{g_{jk}(i)/g_{jk}}{(n-1)(n-2)}$$

donde n es el número de especies en la red, g_{jk} es el número de caminos cortos que enlazan a dos nodos cualesquiera, y $g_{jk}(i)$ es el número de estos caminos cortos g_{jk} que pasan a través de i (Wasserman & Faust, 1994). Los nodos con valores de $Cb(i) > 0$ se llaman conectores.

La cercanía (Cc) se relaciona con el camino más corto entre un nodo y el resto de nodos en la red por medio de interacciones directas e indirectas (Nooy y col., 2005). Un nodo que es central está más cerca de otros nodos y puede de este modo interactuar con ellos usando muy pocos o ningún intermediario (Martín González y col., 2010). La cercanía se calcula como el promedio de la distancia más corta desde un nodo puntual a todos los otros nodos. La cercanía Cc (i) de un nodo i se define como:

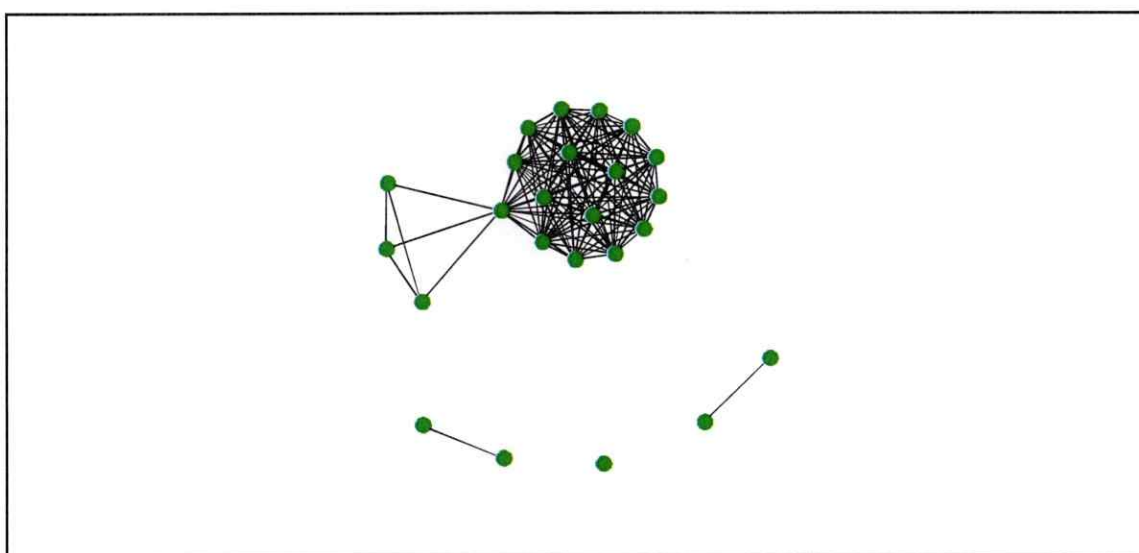
$$Cc(i) = \sum_{j=1; i \neq j}^n \frac{d_{ij}}{n-1}$$

donde n es el número de nodos, d_{ij} la distancia más corta entre los nodos i y j medida como el número de enlaces (Freeman 1979, de Nooy y col., 2005).

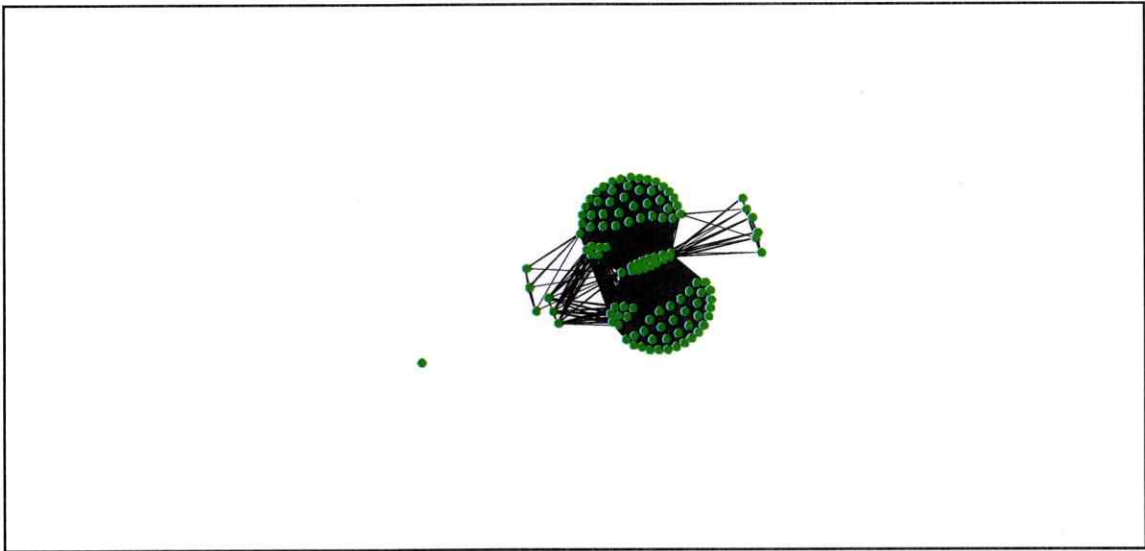
ANEXO 2

Topología unipartita que muestra el patrón de los polinizadores compartidos (enlaces) entre los individuos de *A. ligtu var. simsii* (nodos en verde). El modelo se realizó mediante el algoritmo de mínima energía de Kamada-Kawai (Gómez y col., 2007).

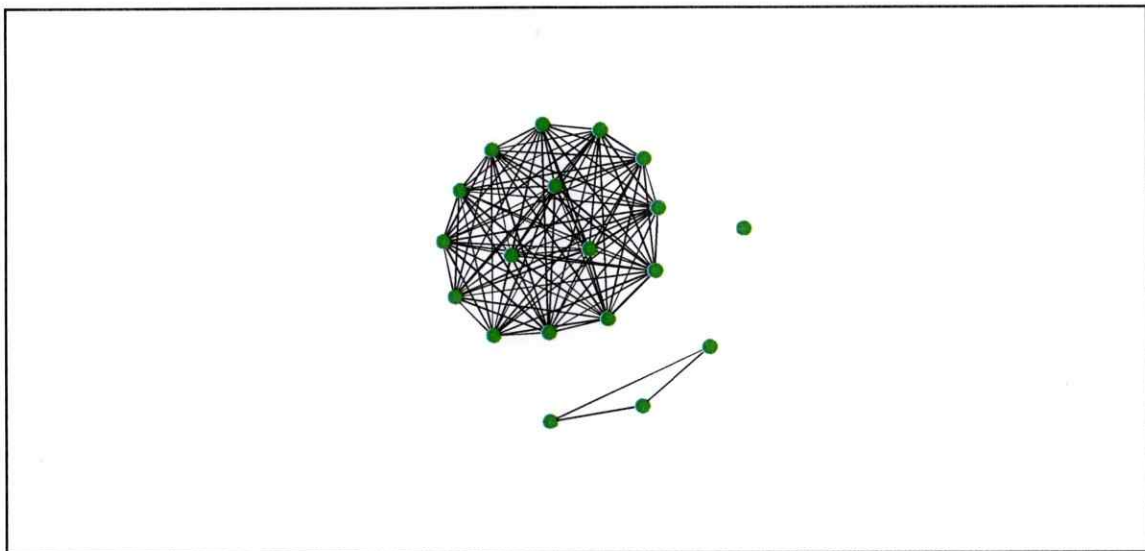
a) La Dormida



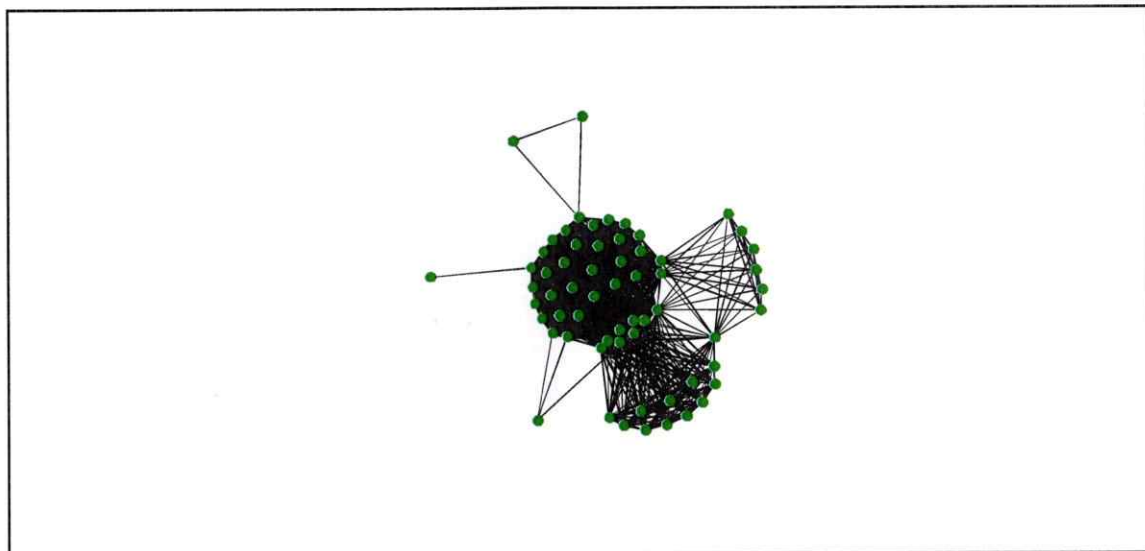
b) Jardín Botánico



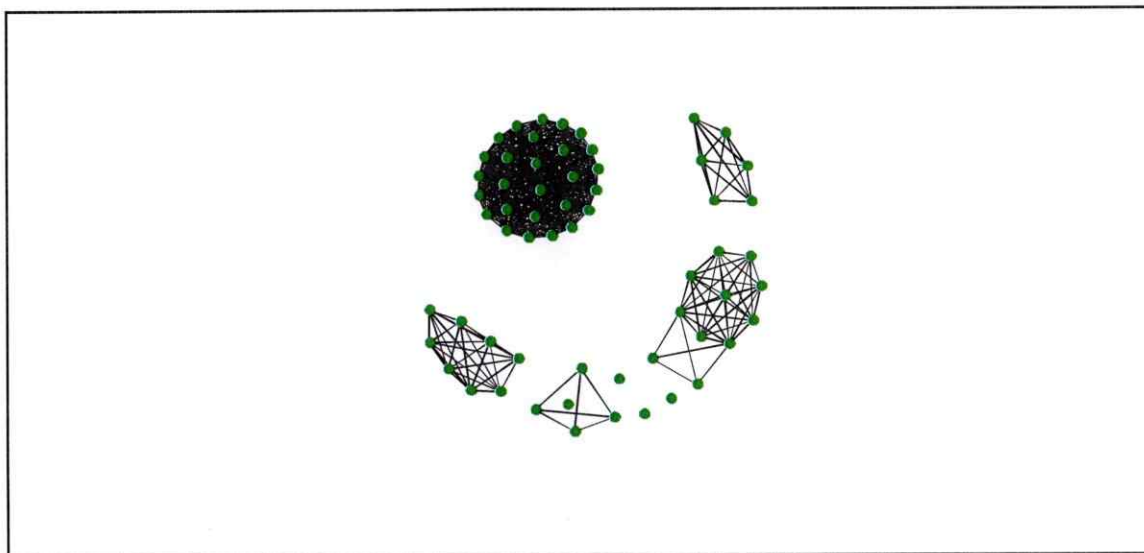
c) Lo Vásquez



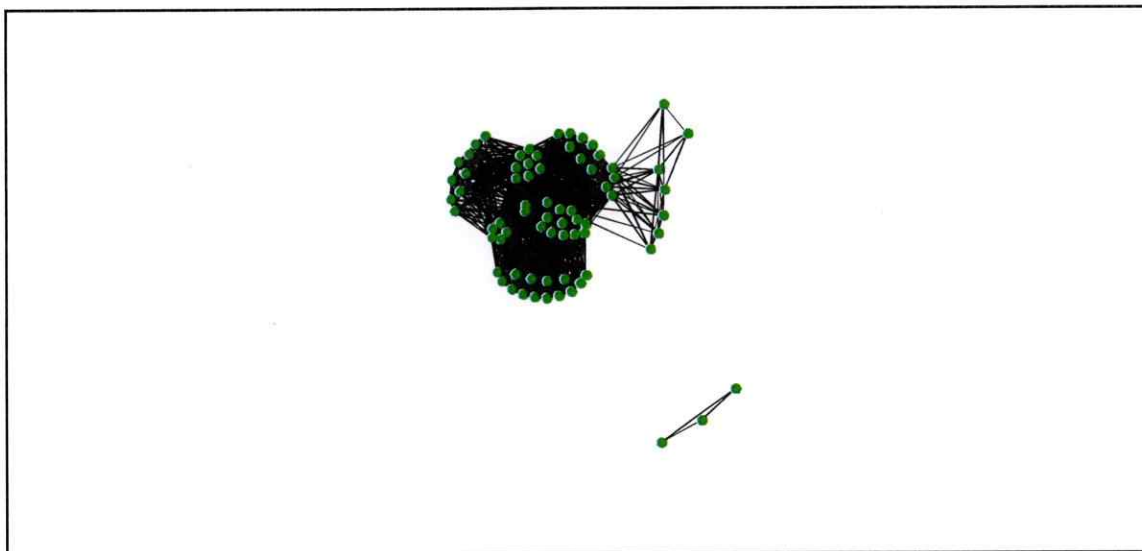
d) Farellones



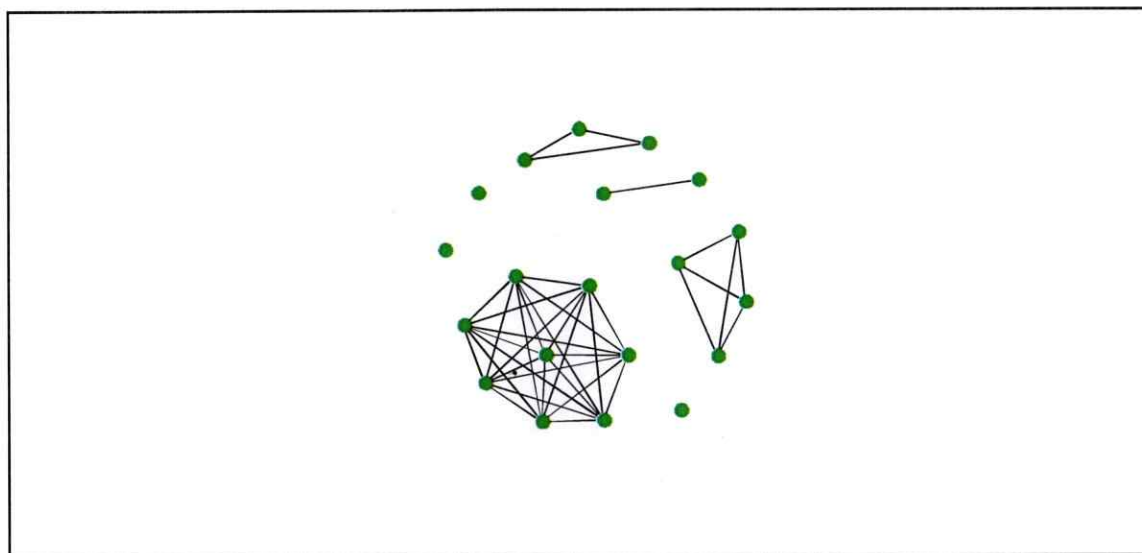
e) Zapata



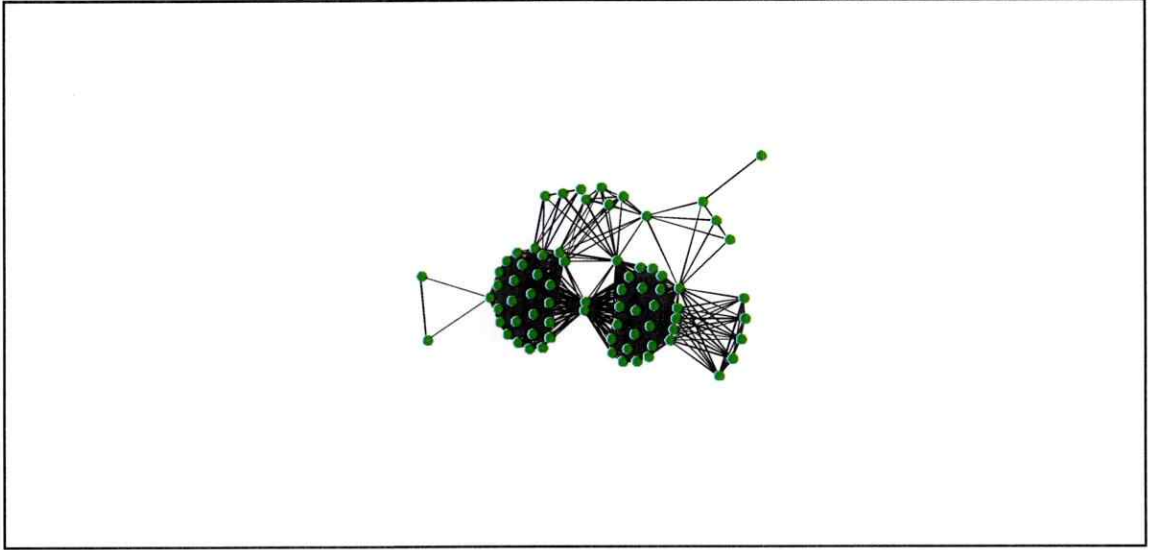
f) Lagunillas



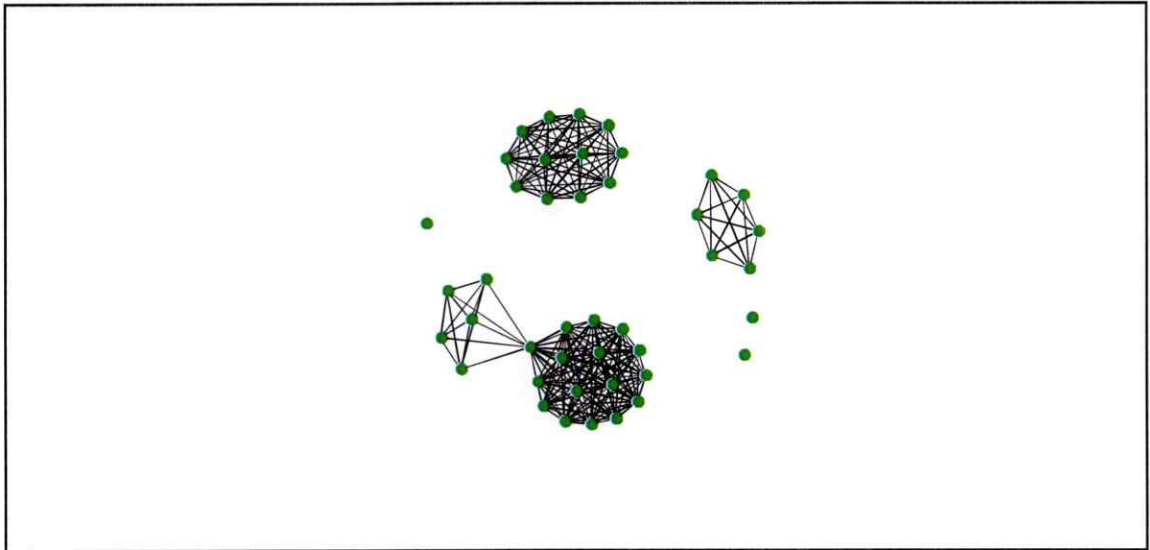
g) Río Clarillo



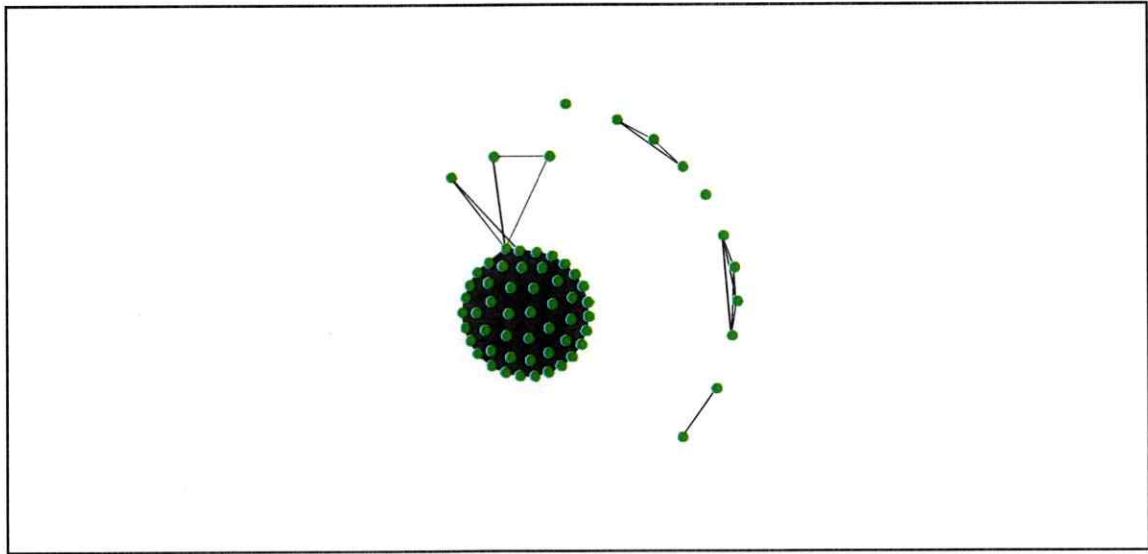
h) Coya



i) Termas del Flaco



j) Radal



ANEXO 3

Medidas de centralidad para las poblaciones de *A. ligut var. simsii* (N = 10) posterior a la remoción de polinizadores.

i) Centralidad del grado (Cd) para poblaciones de *A. ligtu var. simsii* (N = 10) en 2 escenarios de extinciones de polinizadores: (i) removiendo el 25%, 50% y 75% de los polinizadores más abundantes (+ab), y (ii) removiendo el 25%, 50% y 75% de los polinizadores menos abundantes (-ab). Valores representan la media \pm desviación estándar.

Población	Remoción de los más abundantes			Remoción de los menos abundantes		
	25% +ab	50% +ab	75% +ab	25% -ab	50% -ab	75% -ab
DO	0,9 \pm 0,6	1,2 \pm 0,7	0	5,6 \pm 3,2	6,7 \pm 2,3	NA
JB	5,1 \pm 3,5	0,9 \pm 1,0	0	30,0 \pm 11,7	31,4 \pm 9,9	27,3 \pm 8,2
VA	0,6 \pm 0,6	0	0	5,7 \pm 2,6	6,0 \pm 2,3	NA
FA	3,1 \pm 1,9	1,1 \pm 0,4	NA	16,3 \pm 6,7	16,6 \pm 6,4	NA
ZA	1,5 \pm 0,9	0,8 \pm 0,8	1,0 \pm 0,8	7,7 \pm 5,1	8,4 \pm 4,9	9,4 \pm 4,6
LA	8,9 \pm 4,4	1,6 \pm 1,1	0	17,3 \pm 8,0	18,6 \pm 6,8	18,8 \pm 4,3
RC	0,5 \pm 0,5	0,6 \pm 0,6	0	2,1 \pm 1,3	2,6 \pm 1,2	2,8 \pm 1,0
CO	2,4 \pm 1,5	1,3 \pm 0,8	0,3 \pm 0,3	12,2 \pm 5,4	12,6 \pm 5,0	14,2 \pm 2,5
TF	2,0 \pm 1,0	0	0	5,4 \pm 2,3	6,1 \pm 1,9	6,6 \pm 1,0
RA	0,7 \pm 0,6	0,2 \pm 0,3	0,3 \pm 0,3	19,8 \pm 9,0	21,2 \pm 7,6	22,3 \pm 6,0

ii) Intermediación (Cb) para poblaciones de *A. ligtu. var. simsii* (N = 10) en 2 escenarios de extinciones de polinizadores: (i) removiendo el 25%, 50% y 75% de los polinizadores más abundantes (+ab), y (ii) removiendo el 25%, 50% y 75% de los polinizadores menos abundantes (-ab). Valores representan la media \pm desviación estándar.

Población	Intermediación (Cb)						
	Original	25% +ab	50% +ab	75% +ab	25% -ab	50% -ab	75% -ab
DO	1,88 \pm 9,19	0	0	NA	1,96 \pm 9,38	0	NA
JB	15,76 \pm 52,76	1,84 \pm 11,18	0	NA	27,41 \pm 67,36	22,57 \pm 51,37	8,25 \pm 23,32
VA	0	0	NA	NA	0	0	NA
FA	4,84 \pm 20,30	1,50 \pm 6,36	0	NA	12,17 \pm 29,48	11,44 \pm 26,96	NA
ZA	0,23 \pm 1,27	0	0	0	0,25 \pm 1,30	0,27 \pm 1,36	0
LA	17,49 \pm 37,51	10,93 \pm 50,43	0	NA	17,49 \pm 37,51	14,93 \pm 32,70	7,17 \pm 12,08
RC	0	0	0	NA	0	0	0
CO	30,84 \pm 87,26	5,67 \pm 17,05	0,33 \pm 1,15	NA	26,33 \pm 80,07	23,44 \pm 76,11	12,76 \pm 66,31
TF	1,79 \pm 11,57	0	NA	NA	1,88 \pm 11,86	2,27 \pm 13,06	0
RA	2,30 \pm 15,54	0,36 \pm 1,20	NA	NA	2,42 \pm 15,93	2,59 \pm 16,48	0

iii) Cercanía (Cc) para poblaciones de *A. ligtu var. simsii* (N = 10) en 2 escenarios de extinciones de polinizadores: (i) removiendo el 25%, 50% y 75% de los polinizadores más abundantes (+ab), y (ii) removiendo el 25%, 50% y 75% de los polinizadores menos abundantes (-ab). Valores representan la media \pm desviación estándar.

Cercanía (Cc)							
Población	Original	25% +ab	50% +ab	75% +ab	25% -ab	50% -ab	75% -ab
DO	0,55 \pm 0,28	0,22 \pm 0,15	1,00 \pm 0,00	NA	0,60 \pm 0,28	0,79 \pm 0,26	NA
JB	0,25 \pm 0,22	0,33 \pm 0,21	0,31 \pm 0,23	NA	0,76 \pm 0,11	0,79 \pm 0,09	0,88 \pm 0,12
VA	0,71 \pm 0,27	0,50 \pm 0,33	NA	NA	0,71 \pm 0,27	0,71 \pm 0,27	NA
FA	0,07 \pm 0,11	0,45 \pm 0,24	0,28 \pm 0,10	NA	0,79 \pm 0,12	0,80 \pm 0,12	NA
ZA	0,25 \pm 0,18	0,18 \pm 0,12	0,21 \pm 0,23	0,40 \pm 0,31	0,28 \pm 0,18	0,30 \pm 0,19	0,44 \pm 0,21
LA	0,69 \pm 0,17	0,63 \pm 0,20	0,33 \pm 0,21	NA	0,69 \pm 0,17	0,78 \pm 0,10	0,86 \pm 0,08
RC	0,20 \pm 0,15	0,19 \pm 0,15	0,50 \pm 0,33	NA	0,25 \pm 0,16	0,44 \pm 0,20	0,52 \pm 0,18
CO	0,64 \pm 0,10	0,37 \pm 0,20	0,26 \pm 0,16	NA	0,66 \pm 0,09	0,68 \pm 0,09 *	0,76 \pm 0,05
TF	0,29 \pm 0,14	0,29 \pm 0,15	NA	NA	0,33 \pm 0,13	0,45 \pm 0,10	0,49 \pm 0,08
RA	0,65 \pm 0,30	0,18 \pm 0,14	NA	NA	0,71 \pm 0,28	0,82 \pm 0,23	0,86 \pm 0,23