La Biodiversidad de las interacciones ecológicas

Pedro Jordano^{1,2}

Sevilla, September 1, 2023

¹ Integrative Ecology Group, Estación Biológica de Doñana, CSIC, Avda. Americo Vespucio, 26, Isla de La Cartuja, E-41092 Sevilla, España.
² De te Di la Cartuja, E-41092 Sevilla, España.

 2 Dept. Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla, Sevilla, España.

Corresponding author: Pedro Jordano. Integrative Ecology Group, Estación Biológica de Doñana, CSIC, Avda. Americo Vespucio, 26, E-41092 Sevilla, Spain. Email address: jordano@ebd.csic.es

 ${\bf Key\ words}:$ biodiversity, complex networks, mutualism, herbivory, plant-animal interactions, pollination, seed dispersal

Manuscript information: ** Words; ** Chars; ** Pages, * Figures; * Tables.

MS Draft capítulo de libro CYTED 2022.

Resumen

Los sistemas complejos se caracterizan no solo por múltiples componentes, sino también por las interacciones entre ellos. Los ecosistemas y las comunidades naturales, formadas por mega-conjuntos de especies, a menudo crean complejas redes de interacción. Este capítulo aborda las formas de análisis de estas redes complejas, sus beneficios y cómo se pueden utilizar para obtener una mejor comprensión de estos sistemas. Al proporcionar una visión general de un sistema, pueden desvelar patrones e identificar posibles relaciones entre diferentes variables que escaparían nuestro análisis si estuviese basado en una aproximación reduccionista. Los recientes avances en los estudios ecológicos destinados a cuantificar la biodiversidad han enfatizado la estimación del número de especies integradas en el sistema Tierra. Sin embargo, no ha habido ningún intento previo de estimar el tamaño del interactoma de la Tierra, es decir, el número de interacciones que se espera que existan entre esas especies. El interactoma de la biodiversidad es todo el conjunto de interacciones ecológicas entre especies que apoyan la Red de la Vida al proporcionar vínculos funcionales clave entre las especies. Cuantificar estas interacciones es de relevancia central en la biología de la conservación, ya que definen la funcionalidad de los servicios ecosistémicos y los roles funcionales de las especies. En esta revisión analizamos los elementos clave y compartidos de las interacciones ecológicas, así como los principales métodos para abordar el muestreo y análisis de las redes de interacciones ecológicas. Esto es útil para estimar la diversidad de maneras en que las especies interaccionan y el número de interacciones entre ellas. Revisamos los análisis a diferentes escalas, desde individuos, a especies y al análisis conjunto de diferentes formas de interacción. Revisamos los desarrollos más recientes para la caracterización y cuantificación de las funciones ecológicas dentro de redes de interacción complejas y multicapa, centrándonos en los mutualismos planta-animal y los antagonismos como casos de estudio (dispersión de semillas, polinización, herbívoros), con énfasis en las interpretaciones ecológicas de las posibilidades de análisis y sus resultados. Más allá de evaluar el tamaño y la topología de este interactoma (¿cuántas interacciones? ¿cómo se asignan las distintas funciones ecológicas a redes de interacción complejas?), revisamos las bases conceptuales para el estudio de las interacciones ecológicas de una forma unificada.

Introducción

La atención a los efectos de la actual crisis de biodiversidad se ha centrado en gran medida en la pérdida de especies, pero un componente de la pérdida de biodiversidad que a menudo acompaña o incluso precede a la desaparición de especies es la extinción de las interacciones ecológicas (Valiente-Banuet et al., 2014). Las interacciones ecológicas apoyan la Red de la Vida al proporcionar vínculos funcionales clave entre las especies (que determinan dependencias recíprocas de diferente grado) y al definir la "arquitectura" de la biodiversidad (Thompson, 1994; Bronstein, 2001). Sin embargo, debido a su complejidad, estamos lejos de comprender plenamente el conjunto mínimo de interacciones funcionales que se necesitan para apoyar y restaurar los ecosistemas dañados. Este capítulo aborda el análisis de la biodiversidad centrándose explícitamente en el componente e la biodiversidad que incluye a las interacciones entre especies: la diversidad de interacciones ecológicas, la arquitectura de sus servicios funcionales y la integración de múltiples formas de interacción. El objetivo es proporcionar una base conceptual unificada para el estudio de las interacciones ecológicas entre especies reuniendo muestreos de biodiversidad, teoría de redes complejas, herramientas de historia natural y análisis de efectividad de las interacciones para evaluar el tamaño y las principales características funcionales del interactoma de la Biodiversidad: el conjunto de interacciones ecológicas entre especies que apoya el sistema de la Tierra (Stumpf et al., 2006). El planteamiento de este capítulo es el de proporcionar una base conceptual al análisis de las interacciones ecológicas como componente de la Biodiversidad, más allá de las especies per se, ampliando y actualizando una revisión anterior (Jordano et al., 2009). En el capítulo explicaremos la "anatomía" de una interacción ecológica (dependencia recíproca, asimetrías, probabilidades de encuentro inter-específico (PIEs), motivos de interacción *[interaction motifs]*) y catalogaremos las familias de consecuencias que se derivan de las interacciones analizando redes multicapa que combinan múltiples tipos. O sea, pretendemos ofrecer una revisión conceptual, unificadora y actualizada para el estudio de las interacciones ecológicas.

Los mutualismos y antagonismos son centrales a la Red de Vida, presentes en el sistema Tierra en una amplia variedad de biomas. Son interacciones que entrañan, como consecuencias inmediatas o aplazadas, beneficios mutuos o resultados no beneficiosos, respectivamente (Thompson, 1982). Realmente estos resultados de las interacciones se ubican a lo largo de gradientes que tienen como extremos estas situaciones de mutualismo y antagonismo (Gómez et al., 2023). En matorrales mediterráneos o selvas tropicales, por ejemplo, >60% y hasta el 92%, respectivamente, de la flora leñosa depende de animales mutualistas para la polinización y regeneración a través de la dispersión de semillas (Jordano, 2014a). Sería difícil imaginar cómo funcionaría un bosque tropical o un matorral Mediterráneo si careciese de las interacciones mutualistas de las que dependen la polinización y la dispersión de las semillas de la mayor parte de sus especies de plantas leñosas. Sin embargo, menos de un tercio de la literatura ecológica reciente que trata sobre las interacciones de especies se ha centrado en este tipo de interacciones no antagónicas (Morales-Castilla et al., 2015). Existen multitud de formas interacciones y se han hecho esfuerzos para categorizarlas en base al resultado neto para las especies, pero otros factores influyen como p. ej. el modo de vida de las especies (libre/íntimo). Pero no existe una visión unificada de los tipos de interacciones. Aunque tradicionalmente lo más estudiado para comprender la diversidad de especies es la competencia (e.g., Boucher, 1985; Simha et al., 2022), muchas otras interacciones tanto mutualistas como antagonistas son abundantes y nos pueden explicar la diversidad de especies (Thompson, 1982; Guimarães et al., 2007).

Una cuestión persistente en el análisis de redes complejas es interpretar las interacciones entre las especies en términos del resultado de la interacción, inmediato o aplazado, que determina su correspondiente funcionalidad ecológica. La mayoría de estudios sobre redes de interacción planta-animal se han centrado en la frecuencia de la interacción para mapear los patrones de interacción y estimar la fuerza de la interacción; este enfoque "frecuentista", sin embargo, puede pasar por alto aspectos importantes cuando los resultados de una interacción se miden en relación con un servicio ecológico específico (Bascompte and Jordano, 2014; Schleuning et al., 2014). Esfuerzos recientes también se han centrado en definir variables esenciales de biodiversidad (*essential biodiversity variables*, EBV) (Pereira et al., 2013) que se pueden muestrear y medir repetidamente para complementar las estimaciones de biodiversidad. Las EBV representan un conjunto mínimo de observaciones fundamentales necesarias para apoyar las necesidades de información sobre biodiversidad multipropósito y a largo plazo a varias escalas. Sin embargo, el muestreo de especies o EBV específicos de diferentes taxa sólo sondea un único componente de la biodiversidad; las interacciones entre especies son otro componente fundamental, uno que apoya la existencia de especies, pero en algunos casos también su extinción. Como expone vívidamente Daniel H. Janzen, "Lo que escapa al ojo... es un tipo de extinción mucho más insidiosa: la extinción de las interacciones ecológicas" (Janzen, 1974). La pérdida de interacciones ecológicas clave puede preceder a la extinción local de especies asociadas que dependen de los servicios ecológicos prestados. Por ejemplo, una miríada de especies de vertebrados han experimentado disminuciones de la población y eventuales extinciones que coinciden con la expansión humana, es decir, la "defaunación del Antropoceno" (Dirzo et al., 2014). Entender los efectos de la pérdida de estas interacciones es crucial para diagnosticar la salud de los ecosistemas e identificar las acciones de conservación que han de ser prioritarias.

Además, la mayoría de los análisis exploran un solo tipo de interacción, ignorando el hecho de que la mayor parte de las redes ecológicas en la naturaleza contienen múltiples formas de interacción (Pilosof et al., 2017), generalmente con efectos aditivos de la interacción secuencial *por ejemplo, a lo largo de los ciclos demográficos de las especies (Wang and Smith, 2002)*y la realidad de que en la naturaleza no interaccionan especies, sino individuos de esas especies (Nakazawa, 2016). Nos centraremos en cuatro aspectos diferentes de los resultados de interacción en mutualismos planta-polinizador y planta-frugívoros, y antagonismos planta-herbívoros para identificar y mapear servicios ecológicos clave dentro de redes complejas de interacción: (1) Los elementos comunes, compartidos, en las interacciones ecológicas. (2) El muestreo de las interacciones ecológicas. (3) La arquitectura y topología de las redes ecológicas. (4) El análisis combinado de múltiples formas de interacción en redes multicapa.

La vida en la Tierra está respaldada por billones de interacciones entre especies. Sin embargo, carecemos de estimaciones sólidas del número total de especies que viven en la Tierra (May, 2011; Mora et al., 2011) y aún más, nos enfrentamos al gran problema de evaluar la diversidad de sus interacciones; ambos son los principales elementos que apoyan la Red de la Vida. Una comprensión completa de estos sistemas exige que una gran fracción de estas interacciones se analicen experimental o computacionalmente (Koch, 2012). Esto es muy difícil, pero necesitamos urgentemente identificar la cantidad mínima de complejidad que hay que restaurar para garantizar la persistencia del ecosistema. Para ello es preciso contar con un conocimiento integrado y robusto de la diversidad, número y función de las interacciones ecológicas.

¿Qué es una interacción ecológica?

Las interacciones ecológicas son encuentros, que ocurren en la naturaleza, entre individuos de diferentes especies; dejaríamos a un lado, obviamente, las interacciones intra-específicas. Tales encuentros obviamente difieren en 1) frecuencia, 2) duración, 3) grado de intimidad de los organismos que interaccionan, 4) resultado inmediato y 5) consecuencias aplazadas de tal resultado (Fig. 1A). Incluso con la enorme diversidad de interacciones que ocurren en la naturaleza (Thompson, 1982; Bronstein, 2001), estos cinco elementos aparecen como los pilares de cualquier tipo de interacción que podamos registrar bien sea para especies de vida libre, bien para especies endoparásitas o endosimbiontes o con mayor grado de intimidad de interacción. No obstante, no existe por el momento ninguna teoría integrada sobre las interacciones ecológicas de la cual se puedan derivar predicciones acerca de cómo cada cual de estos elementos ha influido en su evolución y coevolución (Vázquez et al., 2009).

La variabilidad de la frecuencia con que pares de especies interaccionan es muy alta. En las interacciones entre organismos de vida libre, p. ej., interacciones de plantas y sus polinizadores, en general la frecuencia de encuentros entre individuos que interactúan (partners) se asocia con la abundancia local (Vázquez and Aizen, 2003), de tal forma que las abundancias relativas de las especies que interaccionan son determinantes, en mayor o menor grado, de las probabilidades de encuentro interespecífico (PIE) (Bascompte and Jordano, 2014). Ello es bien conocido en análisis de diversidad, donde PIE guarda relación con la equitabilidad de las distribuciones de abundancia entre especies en una comunidad (Hurlbert, 1971). Independientemente de su frecuencia, la duración de las interacciones puede ser enormemente variable, guardando una estrecha relación con el grado de intimidad de la interacción. En especies de vida libre, por ejemplo, las interacciones depredador-presa, pueden tener una muy corta duración (Fig. 1A); por el contrario, muchos ecto- y endoparásitos tienen interacciones muy prolongadas con sus hospedadores, a menudo abarcando toda la vida del mismo. De ahí que el grado de intimidad pueda abarcar desde encuentros muy esporádicos entre especies de vida libre- en las que un mismo individuo puede interaccionar con diferentes partners a interacciones endosimbióticas muy estrechas en las que los dos organismos interactuantes se mantienen unidos toda su vida.

Todas las interacciones generan un resultado para los organismos interactuantes, el cual

puede variar en sus consecuencias para ambos (Fig. 1B). Esta variabilidad es característica y puede ser muy amplia (Song et al., 2020b). Es lo que se conoce como dependencia de contexto de las interacciones: su resultado puede variar dependiendo de factores ecológicos externos a la propia interacción (Chamberlain et al., 2014; Song et al., 2020a). Los resultados de las interacciones son por tanto condicionales, siempre sujetos a cómo cambian, de forma predecible, sus costes y beneficios en función de las condiciones ecológicas (Bronstein, 1994). Tal dependencia de contexto es extrema cuando estudiamos redes de interacción basadas en individuos. Aunque las representaciones más frecuentes de redes complejas en ecología muestran los nodos de la red como especies, y los enlaces entre ellos como sus interacciones (redes sp - sp), en sentido estricto las especies no interaccionan en la naturaleza (Jordano, 2016b; Nakazawa, 2020). Realmente muestreamos interacciones de individuos aunque se analizan los datos agregados a nivel de especie (Bascompte and Jordano, 2014) siendo los nodos de sus redes los dos individuos que registramos interaccionando (redes ind - ind). Más frecuentemente se aborda el estudio de redes de interacciones ind - sp, donde se documentan los patrones de interacción de diferentes individuos de una población; p. ej., plantas con sus diferentes especies de dispersores de semillas o polinizadores (Miguel et al., 2018; Arroyo-Correa et al., 2021; Quintero et al., 2022). A pesar de que un modo (generalmente los animales) de la red bipartita es colapsado a escala de especie, examinar redes ind - sp ilustra bien los patrones de "uso" de las especies interactuantes, de forma análoga a los estudios de variación de nicho (Bolnick et al., 2002, 2003). Realmente las redes ind - ind han sido exploradas muy raramente, posiblemente por limitaciones logísticas para el seguimiento de animales individualmente junto con el seguimiento de plantas individuales (e.g., Dupont et al., 2011). Pero son estas las que verdaderamente reflejan el modo en que las interacciones ecológicas ocurren en la naturaleza.

Sea cual sea la escala biológica de representación de las interacciones, la red compleja resultante sólo tiene dos componentes esenciales: nodos y enlaces entre ellos. Qué definimos como nodos de la red y qué definimos en los enlaces es esencial para llegar a cualquier interpretación biológica de lo que representa la red compleja.

En general, gran parte de las interacciones ecológicas comportan la obtención de recursos (Ollerton, 2006), aunque no necesariamente recursos tróficos. Y existen también interacciones en las que no se intercambian recursos, como por ejemplo aquéllas de tipo

8.48

comportamental o algunas de protección o facilitación.Pero al menos los elementos de frecuencia de encuentro, intimidad, resultado, y consecuencias parecen ser compartidos por todas las interacciones ecológicas. En cualquier caso, gran parte de la efectividad (o su falta) derivada de la interacción puede estimarse a partir de sus componentes cuantitativos y cualitativos dentro del marco conceptual de la efectividad de las interacciones ecológicas (Schupp et al., 2017). La efectividad se deriva de la combinación multiplicativa de los dos componentes fundamentales de cualquier interacción ecológica: 1) la frecuencia de encuentro; y 2) el resultado per-capita del encuentro. Ambos componentes definen ejes independientes que pueden usarse para explorar los "paisajes de efectividad" [*effectiveness landscapes*, Jordano and Rodríguez-Sánchez (2017)].

La efectividad de las interacciones ecológicas depende de los efectos netos que se derivan de ellas, al existir un valor de reciprocidad que es característico en cualquier interacción por pares (Fig. 1B). Ello implica que toda interacción deviene en efectividades recíprocas que se derivan de la misma (Schupp et al., 2017; Quintero et al., 2022): cada especie interactuante obtiene un resultado, del tipo que sea (p. ej., un recurso alimenticio, protección, una función metabólica, transporte). No obstante, para las interaccioens planta-aniaml, sólo recientemente se ha abordado explícitamente el análisis de efectividad en las dos vertientes de la interacción (Fig. 1B): la efectividad del animal en la provisión del servicio ecológico a la planta, y la efectividad de provisón de recursos por parte de la planta para el animal (Quintero et al., 2022). Ello no es trivial, pues sólo de esta forma podemos desvelar formas de simetría y reciprocidad de las interaccioens ecológicas. De las interacciones por tanto se pueden evidenciar grados de dependencia recíproca e intensidad de interacción que pueden ser muy variables (Fig. 1B) (Jordano, 1987), derivándose de ello propiedades importantes como asimetrías de dependencia, interacciones débiles, reciprocidad variable, etc.

El muestreo de las interacciones ecológicas

Reformulando la declaración de Robert May (May, 2011), ¿por qué deberíamos preocuparnos por cuántas formas de interacción ecológica y cuántas interacciones entre especies ocurren en la Tierra hoy en día, y cuántas de ellas conocemos? Reconocemos cada vez más que dicho conocimiento es importante para la plena comprensión de los procesos ecológicos y evolutivos que crearon y mantienen la Biodiversidad. Dicha biodiversidad sustenta servicios ecosistémicos cruciales de los que depende la humanidad, aunque no se cuantifican en el PIB convencional. Por tanto la catalogación y caracterización de la biodiversidad de las interacciones ecológicas es una tarea urgente (Jordano, 2016a).

Cuando analizamos las interacciones ecológicas en una comunidad, procedemos de forma similar a cuando muestreamos especies para caracterizar la diversidad (Jordano, 2016*b*). Esto es, acumulamos observaciones que, por ejemplo, nos permiten registrar las especies animales con las que interactúa cada especie de planta y viceversa (Magurran, 1988). Idealmente obtenemos una representación, enumeración, o catálogo de las interacciones que podemos observar en una comunidad determinada. El muestreo de interacciones ecológicas está, por tanto, sujeto a limitaciones y deficiencias metodológicas similares, especialmente el submuestreo (Colwell and Coddington, 1994; Vázquez et al., 2009; Dorado et al., 2011; Chacoff et al., 2012). Cuando estudiamos redes de interacciones entre especies, nuestro objetivo es inventariar interacciones por pares de especies. En lugar de muestrear a los individuos que agregan especies a nuestro inventario *como hacemos en muestreos clásicos de biodiversidad* observamos y registramos los eventos de alimentación, las visitas, la ocupación, la presencia en cargas de polen o en muestras fecales, etc., para acumular interacciones por pares, es decir, listas de pares de especies asociadas.

Al igual que en los muestreos canónicos de diversidad de especies, también para las interacciones ecológicas resulta fundamental determinar la robustez del muestreo efectuado. Para ello las curvas de acumulación de interacciones (IAC), análogas a las curvas de acumulación de especies (SAC), evalúan la robustez del muestreo de interacciones para los conjuntos de datos de las comunidades de organismos estudiadas (Jordano, 1987, 2016*b*; Chacoff et al., 2012) (Fig. 2). Por ejemplo, se puede utilizar una función de acumulador aleatorio: el paquete vegan en R (Oksanen et al., 2020; R-Development-Core-Team, 2014) encuentra el IAC medio y su desviación estándar de las permutaciones aleatorias de los datos, o submuestreo sin reemplazo (Gotelli and Colwell, 2001) para estimar el número esperado de interacciones por pares. Comenzamos vectorizando la matriz de interacción para generar una simple lista (Jordano, 2016*b*) (Fig. 2A) que representa las interacciones por pares (filas) registradas durante un número acumulado de censos o períodos de muestreo (columnas), de una manera análoga a una matriz de muestreo de biodiversidad con especies como filas y unidades de

10.48

muestreo (por ejemplo, cuadrantes) como columnas. Este procedimiento traza la curva de acumulación para el número esperado de interacciones por pares registradas con el aumento del esfuerzo de muestreo (Fig. 2,C).

A menudo, las matrices de adyacencia que se utilizan para caracterizar redes complejas suelen ser poco densas (sparse matrices), es decir, están densamente pobladas con ceros. Difícilmente podemos registrar todos los enlaces que realmente ocurren en las redes de interacción. Estos ceros representan interacciones entre pares de especies no observadas durante el muestreo y pertenecen a dos categorías. Por un lado, esos ceros pueden ser interacciones no detectadas en el muestreo, pero que sí ocurran realmente y se requiera de un mayor esfuerzo o una diversificación de los tipos de muestreo. La combinación de métodos de muestreo normalmente rinde interacciones adicionales, no registradas previamente, y da lugar a muestreos más exhaustivos y completos de la diversidad de interacciones (Bosch et al., 2009; Quintero et al., 2021). Las interacciones prohibidas, por otro lado, surgen debido a restricciones biológicas que limitan el establecimiento de interacciones y siguen siendo de naturaleza inobservable, independientemente del esfuerzo de muestreo (Jordano et al., 2003; Olesen et al., 2011). Las interacciones prohibidas son ausencias de interacciones por pares (elementos de la matriz de adyacencia $a_{ij} = 0$) que pueden explicarse por restricciones biológicas, como el desacoplamiento espacio-temporal, el desajuste de tamaño o la recompensa, las restricciones de forrajeo (por ejemplo, accesibilidad) y las restricciones fisiológicas-bioquímicas (Jordano, 1987; Olesen et al., 2011). Es más, teniendo en cuenta la variabilidad inter-individual podríamos afirmar que tendemos a sobre-estimar la frecuencia de estas interacciones prohibidas (González-Varo and Traveset, 2016). El desacoplamiento temporal, por ejemplo, tiene lugar cuando las fenofases de especies potencialmente interactuantes no se superponen (por ejemplo, Fabina et al., 2010), o lo hacen mínimamente, de modo que las PIEs son virtualmente cero. Por lo tanto, las interacciones prohibidas se pueden definir como ceros estructurales en la matriz de adyacencia que describe una red compleja. De este modo, las interacciones potenciales que realmente se pueden observar en una matriz de interacción entre especies animales y vegetales A y P están muy por debajo del tamaño total de la matriz, AP. Esto subraya el punto crucial de evaluar cómo de robusto es el muestreo de las interacciones. El punto relevante aquí en relación con el muestreo es que, contrariamente a las interpretaciones recientes (Dorado et al., 2011), muchos ceros en las matrices de interacción no siempre deben considerarse artefactos de un muestreo incompleto o muestreo pasivo afectados por las variaciones de abundancia de las especies componentes. Esto es especialmente evidente en los conjuntos de datos muestreados robustamente, donde se espera una alta fracción de ceros estructurales a pesar del muestreo intensivo. Analizar la robustez de un muestreo de interacciones es clave para entender cómo de bien nuestro muestreo ha sido capaz de representar las interacciones que se están dando en la naturaleza. Este aspecto es crucial desde la perspectiva de análisis de redes complejas, donde precisamos de estimaciones robustas de los parámetros estructurales y topológicos básicos; es decir, que esfuerzos de muestreo adicionales no resulten variaciones sustanciales de dichas estimaciones.

Tipos de estudio y formas de análisis

Los abordajes metodológicos al estudio de las redes complejas de interacciones ecológicas son muy variables pero pueden influir de forma determinante en las interpretaciones conceptuales que de ellos se deriven. Por ejemplo, una aproximación clásica al estudio de los mutualismos planta-animal consiste en seleccionar plantas focales sobre las que se realizan muestreos de los animales que interaccionan. Es lo que llamaríamos una aproximación fitocéntrica. La inversa, una aproximación zoocéntrica, consistiría en muestrear los animales y registrar qué especies de plantas han utilizado; por ejemplo, muestreando colibríes con redes de neblina y registrando las especies de flores visitadas por identificación de los granos de polen depositados en pico y plumas. En estudios fitocéntricos es muy probable que lo completa que sea la red de interacciones resultante dependa de cómo de completa sea la selección de especies focales que se estudian; pero es esperable que, con suficiente esfuerzo de muestreo, se caractericen bien los conjuntos completos de especies animales que interaccionan con ellas. A la inversa, en un estudio zoocéntrico, obtendríamos conjuntos razonablemente completos de las plantas usadas por los animales. El resultado que cabría esperar que las matrices de adyacencia resultantes de ambas aproximaciones varíen. O sea, que resulten en matrices de adyacencia rectangulares (no cuadradas) de diferente forma o aspecto. Es esperable que cuando nos centramos en plantas focales obtengamos un registro más completo de las especies de animales interactuantes que si abordamos el estudio con seguimiento de cada especie de animal. Igualmente, en un estudio zoocéntrico es de esperar que obtengamos un registro más completo de las especies de plantas interactuantes. Una combinación de métodos capaces

12.48

de abordar ambas perspectivas sería ideal por resultar, tras su combinación, en matrices de adyacencia más completas (Bosch et al., 2009; Quintero et al., 2021). Por ejemplo, una combinación de análisis de muestras fecales en animales frugívoros (p. ej., Timóteo et al., 2018; Vizentin-Bugoni et al., 2019), con uso de DNA-barcoding (González-Varo et al., 2014), junto con muestreos de plantas focales con observación directa y/o fototrampeo (Quintero et al., 2021).

La arquitectura y topología de las redes ecológicas

Una vez que tenemos una representación adecuada y robusta de la complejidad de una red ecológica podemos analizar su estructura. La arquitectura de una red está definida tanto por su topología como por su estructura propiamente dicha y se refiere a la distribución de sus dos elementos: nodos y enlaces entre ellos. En general, representamos redes complejas de interacción entre especies (nodos) por medio de enlaces (interacciones ecológicas de cualquier tipo) entre ellas. Técnicamente, en teoría de grafos, un grafo bipartito (o bigrafo) es un grafo cuyos nodos se encuentran en dos conjuntos disjuntos e independientes $U ext{ y } V$, es decir, cada enlace conecta un nodo en U a uno en V. Los conjuntos de nodos $U ext{ y } V$ suelen llamarse las partes o modos del grafo o red bipartita, unidos por E enlaces, G = (U, V, E). La topología tiene que ver con la distribución de los enlaces entre nodos, o sea, con la distribución de la frecuencia de interacciones por especies. La estructura viene conformada por distribuciones no aleatorios de las interacciones entre especies (nodos); o sea, tendencias a que ciertas especies interaccionen más entre sí que con otras especies o tendencias a que las especies interaccionen de forma diferente.

Para redes bipartitas, el número posible de configuraciones conectadas crece muy rápidamente al aumentar el número de nodos de la red (Hanlon, 1979), en una secuencia quasiexponencial: para n = 1, 2, 3...n nodos, el número posible de grafos bipartitos conectados con n nodos es de 1, 1, 1, 3, 5, 17, 44, 182, 730, 4032, 25598, 212780, 2241730, 31193324 ... (Sloane, 2003). Ello indica la enorme complejidad y diversidad de estructuras que es posible generar.

Topología

La topología de la red queda descrita por la forma en que se distribuyen los enlaces entre las especies, esto es, la distribución del grado, k, o del número de interactuantes (*partners*) por especie. Muchos estudios recientes de redes complejas han mostrado que la distribución de grado en redes reales difiere mucho de la que cabría esperar si las redes se hubiesen generado por procesos aleatorios, es decir, difieren significativamente de redes aleatorias y muestran pautas invariantes de conectividad (p. ej., Clauset et al., 2000). El aspecto clave es la conectancia de la red, que limita las formas posibles de distribución de grado para los nodos (Poisot and Gravel, 2014). Por otro lado, estas propiedades guardan relación con aspectos de su dinámica, tales como cuán sensibles son las redes a la pérdida de nodos, o cómo se enlazan los nuevos nodos que entran a formar parte de la red (Bascompte and Jordano, 2014).

Una red construida de acuerdo a un procedimiento aleatorio muestra un número de enlaces/nodo característico: no hay demasiados nodos poco conectados y no existen nodos hiper-conectados, de manera que la mayor parte de los nodos tienen un número característico de conexiones, esto es, la red tiene una escala característica que viene dada por el número medio de conexiones/nodo, $\langle \bar{k} \rangle$, con una distribución normal de frecuencias de k, caracterizada por \bar{k} y su desviación típica, σ_k . Sin embargo, la distribución de conectividad o grado en redes complejas reales difiere marcadamente de este patrón (Barabasi and Albert, 1999; Stumpf et al., 2005; Clauset et al., 2000), y las redes ecológicas no son excepción (Montoya et al., 2006). Encontramos una alta frecuencia de nodos con muy pocos enlaces, pero también nodos super-enlazados, los hubs, que no existen en las redes aleatorias. La distribución de frecuencias de k resultante es libre de escala, o es de escala amplia (broad-scale) porque no hay una escala característica que las defina, como ocurre en las redes aleatorias. Así, en redes de interacciones planta- animal encontramos también un patrón fuertemente leptocúrtico en la distribución de frecuencias de k (Fig. 3), con numerosas especies que tienen pocas interacciones y muy pocas que tienen muchas. Se trata de un patrón que se repite en diferentes comunidades en diferentes ambientes y tanto para redes de polinización como de dispersión de semillas sigue pautas similares, caracterizadas por distribuciones de frecuencias que se aproximan a una lev de potencia (power-law) o a distribuciones de escala amplia (Jordano et al., 2003).

Los patrones de conectividad de acuerdo con pautas libres de escala (scale-free) o de

escala amplia (broad-scale) tienen consecuencias muy importantes para la estabilidad de la red de interacciones. Cualquier red compleja que muestre invarianza de escala en la distribución de k será probablemente un pequeño mundo (small-world) (Amaral et al., 2000). Ello significa que, independientemente de su tamaño, complejidad o densidad de interacciones, dos nodos cualquiera de la red estarán distanciados por un número muy reducido de nodos interconectados. Por ejemplo, las redes tróficas muestran generalmente que entre dos especies seleccionadas al azar en la red encontramos sólo 2-3 enlaces a través de especies intermedias entre ellas (Williams et al., 2002). Es decir, si las redes ecológicas tienen un comportamiento de "pequeño mundo", puede que sean muy susceptibles a efectos en cascada tras la pérdida de nodos (extinción local de especies). El hecho que muchas redes de interacción planta-animal compartan estas propiedades (Olesen et al., 2006) sugiere que pueden ser especialmente frágiles a la pérdida de especies clave, es decir a aquellas especies que contribuyen desproporcionadamente a la estructura de la red al ser supergeneralistas. No obstante, la mayor parte de las redes de interacción examinadas hasta ahora muestran distribuciones de k de escala amplia, que las hace más robustas a la pérdida de especies clave (Jordano et al., 2003). El que la distribución de k se trunque hace que la red no muestre unas pocas especies supergeneralistas e hiperconectadas, sino un conjunto más amplio de especies moderadamente generalistas. Es decir, se trata de una estructura de interacción reveladora de cierta redundancia funcional (e.g., García and Martínez, 2012), donde los efectos en cascada originados por la pérdida de una especie clave hiperconectada se verían amortiguados.

Una de las consecuencias más importantes de esta topología de redes complejas es la marcada disasortatividad de las interacciones (Johnson et al., 2010; Barabási, 2016), que da lugar a patrones de estructura muy interesantes, como encajamiento (*nestedness*). Las redes disasortativas se caracterizan por una correlación negativa entre los grados de los nodos que interaccionan (Fig. 4); esto es, *degree-correlations* que son negativas: nodos con bajo grado (con interacciones de alta especificidad) tienden a interaccionar con nodos supergeneralistas, de grado alto. Entre las consecuencias más importantes de este patrón se encuentra la generalizada asimetría de especialización que se ha documentado en redes empíricas de interacciones planta-animal (Vázquez and Aizen, 2004).

Estructura

Además de las propiedades topológicas ya discutidas, las redes complejas cuentan con propiedades estructurales que les confieren robustez y resiliencia. Se trata de patrones estructurales medibles, incluyendo interacciones fuertemente asimétricas, encajamiento (*nestedness*), modularidad y organización jerárquica. La organización jerárquica y el patrón encajado y/o en módulos son propiedades muy interesantes, ya que correlacionan positivamente con la biodiversidad y la resiliencia de la red (Valverde et al., 2017), lo que sugiere posibles procesos de selección que favorecen estas estructuras observadas. La estructura jerárquica se ha discutido ampliamente (Clauset et al., 2008; Olesen et al., 2010; Felix et al., 2022) y está causada por la presencia de patrones autosemejantes (cuasi-fractales) en su estructura; y las redes ecológicas no son excepción. Por ejemplo, con estructuras modulares donde cada módulo muestra internamente un alto encajamiento (Olesen et al., 2010).

El encajamiento y modularidad tienen que ver con la estructura secundaria de la red, relacionada con la identidad de los nodos que interaccionan. En las redes ecológicas, un encajamiento revela que las interacciones de las especies con mayor especificidad (las menos conectadas) tienden a ser subconjuntos propios (ya incluidos) de las interacciones de especies de mayor generalización (las altamente conectadas) (Bascompte et al., 2003; Felix et al., 2022). Más aún, ello causa que exista un núcleo o core de la red formado por las especies de interacción super-generalizada que siempre interaccionan entre sí, e incluso estructuras más complejas de tipo fractal (Hagen et al., 2012; Felix et al., 2022). Es decir, la organización anidada está caracterizada por subconjuntos inclusivos de especies (nodos) que interaccionan con conectividad decreciente. Tal tipo de estructura encajada o anidada es observable también en redes ponderadas (Galeano et al., 2009; Britton et al., 2015). Si la presencia de interacciones y su intimidad son cortas y débiles, la red tomaría mayor encajamiento y modularidad, como en la polinización y las redes de frugivoría-dispersión de semillas; pero si es prolongada y estrecha, el encajamiento puede perderse aunque la modularidad podría mantenerse, como en las redes de hospedadores-parasitoides y plantas-hormigas (formación de domacios).

Evidencias recientes muestran que las estructuras de red más encajadas pueden ampliar el rango de condiciones ambientales compatibles con la coexistencia de especies en sistemas mutualistas (Song et al., 2017), lo cual se conoce también como estabilidad estructural. Es

decir, el encajamiento resulta en mayor amplitud del rango de condiciones ambientales que favorecen estabilidad en redes complejas (Rohr et al., 2014; Saavedra et al., 2014). A pesar de un gran número de investigaciones sobre encajamiento en redes complejas, no está aun claro cuál es el origen biológico último de tal patrón tan generalizado. Los patrones anidados o encajados son más prevalentes en redes bipartitas que ilustran interacciones entre organismos de vida libre (Fig. 3A). Técnicamente el patrón encajado surge en conjuntos de especies que mantienen distribuciones de grado independientes pero más o menos relacionadas con sus abundancias locales. Es decir, es muy probable que el patrón provenga de efectos aditivos simples, relacionados con las distribuciones de abundancia de las especies que interaccionan; es decir, un resultado multiplicativo a partir de las probabilidades de encuentro interespecífico (PIEs) de las especies que interaccionan y que determinan las distribuciones de grado (Jordano, 1987). No obstante, la abundancia *per se* no bastaría para explicar la omnipresencia de tales patrones en la naturaleza (Stang et al., 2009; Bascompte and Jordano, 2014; Vázquez et al., 2009; Corominas-Murtra et al., 2013). Por ejemplo, Corominas-Murtra et al. (2013) han mostrado cómo tanto las redes ecológicas (redes tróficas) como las de regulación génica se muestran diferenciadas en orden topológico y estructural de otros tipos de redes complejas, posiblemente como resultado de restricciones funcionales.

En el contexto de las redes de interacción mutualista planta-animal, la modularidad se refiere al grado en que la red se puede dividir en subgrupos de plantas y animales que tienen un alto número de interacciones dentro del subgrupo (módulo) y relativamente pocas interacciones entre subgrupos. Esta estructura puede ayudar a identificar grupos de especies que participan en tipos específicos de relaciones mutualistas y proporcionar información sobre la estabilidad y el funcionamiento de la red en general. (Olesen et al., 2007; Fortunato, 2010; Dormann and Strauss, 2014). Contrariamente a lo que cabría suponer, las estructuras modulares coexisten con las encajadas, aunque frecuentemente muestran una relación inversa entre ambos parámetros (Fortuna et al., 2010). A bajas conectividades, las redes que están altamente encajadas también tienden a ser altamente modulares; lo contrario ocurre a altas conectividades.

El análisis de múltiples formas de interacción

Existe una incertidumbre significativa en las estimas de la probabilidad de la mayoría de las interacciones entre especies (Cirtwill et al., 2019). Sin embargo, esta incertidumbre puede verse limitada por la información previa. Puede ser difícil distinguir entre un verdadero negativo (donde dos especies nunca interaccionan) de un falso negativo (donde dos especies no se han observado interaccionando a pesar de que realmente lo hacen) (Strydom et al., 2021) y, además, múltiples factores más allá de la simple co-ocurrencia limitan la presencia de interacciones (Donoso et al., 2017). Se han esbozado marcos teóricos para cuantificar la incertidumbre en torno a cada interacción, por ejemplo mediante la combinación de datos sobre las co-ocurrencias observadas con el conocimiento previo o bien con el uso de herramientas de modelización basadas en redes neuronales (Strydom et al., 2021) (see also Dallas et al., 2017; Bartomeus et al., 2016). No obstante, la evaluación de las interacciones posibles entre un conjunto de especies es tarea bastante más compleja, ya que la simple co-ocurrencia de especies no es evidencia de que la interacción se presente (Freilich et al., 2018; Blanchet et al., 2020). Sin embargo, el número de dimensiones necesarias para explicar completamente todas las interacciones en una red ecológica es pequeño (<10), con una selección de modelos que favorece menos de cinco dimensiones (Eklöf et al., 2013). Es decir, el tener en cuenta sólo unas pocas características o rasgos fenotípicos de las especies que interaccionan $(\simeq 5)$ mejora drásticamente nuestra comprensión de la estructura de las redes ecológicas. El reto de esfuerzo de muestreo que plantea la documentación del conjunto y diversidad real de interacciones en un ensamble de especies (Jordano, 2016b) podría verse aliviado con estimas de interacciones existentes pero no observadas; y este reto es análogo al que se plantea en el estudio de otras redes complejas tanto de sistemas biológicos (p. ej., redes de interacciones entre proteínas Grigoriev, 2003) como como en redes complejas abióticas (Clauset et al., 2008; Ghasemian et al., 2020).

Más allá de estas limitaciones para la comprensión de la topología y estructura de una red compleja de interacciones está el hecho de que es difícil poder analizar conjuntamente múltiples formas de interacción. Por ejemplo, varias formas de interacción ecológica pueden ser concurrentes en dos organismos que interaccionan. Así, un polinizador que visita una flora de una planta puede estar parasitado o no parasitado, o bien al tiempo que forrajea en la flor en busca de polen y/o néctar, puede interaccionar con otro polinizador que visite la flor al mismo tiempo, o con un depredador florícola que ocupe la flor. Es decir, un reto adicional que se plantea es cómo analizar redes complejas que combinan diferentes tipos de interacciones ecológicas.

Una tipología de interacciones ecológicas

Una de las principales dificultades para caracterizar la diversidad de interacciones ecológicas radica en que éstas son fuertemente dependientes de contexto, dando lugar a una enorme variedad de situaciones derivadas de la interacción. La Tabla 1 resume una jerarquía de niveles para abordar una caracterización de las interacciones ecológicas, partiendo de unas categorías que definen formas generales de relación entre especies. Estos grandes grupos de interacciones son los usados frecuentemente en tratamientos de las interacciones ecológicas (e.g., Thompson, 1982; Bronstein, 2001).

Podemos definir tal jerarquía funcional para las interacciones, a partir de los tipos de interacción más inclusivos y amplios, normalmente definidos en textos generales de ecología (Tabla 1). Tales tipos de interacción, *sensu lato*, (por ejemplo, competencia, protección, facilitación) pueden mostrar diferentes modos, resultantes de las variaciones funcionales. Por ejemplo, las interacciones de protección pueden conformar una protección asociativa (por ejemplo, la protección mediada por anémonas) o una simbiosis defensiva (por ejemplo, la protección por bioluminiscencia). Sin embargo, los modos de interacción amplios pueden tener diferentes formas de interacción e incluso variantes de interacción y dependencia de contexto, a escala más fina. En la Tabla 1 podemos ver una progresión de escala: por ejemplo, las endomicorrizas arbusculares constituyen un contexto de interacción de las simbiosis microrrícicas (asociaciones entre plantas y micorrizas). Estas simbiosis microrrícicas son una forma de simbiosis nutricional, más general, que ilustra un modo de interacción por medio de simbiosis metabólica, la cual es una forma de interacciones ecológicas muy diversas basadas en la nutrición.

Todas estas son diferentes escalas que organizan los resultados funcionales de las interacciones. Así por ejemplo, las interacciones ecológicas de transporte incluyen un modo de dispersión para muchas plantas superiores que consiste en dispersión pasiva por agentes bióticos (especies animales que se alimentan de frutos), una de cuyas formas de interacción es la endozoocoria. La endozoocoria tiene varias variantes, una de las cuales es la endozoocoria por animales cuando resulta de la ingestión directa de frutos, generalmente carnosos (Jordano, 2014*b*); otra de sus variantes sería aquélla endozoocoria que resulta mediada por interacciones de herbivoría (Janzen, 1984), en la cual especies animales pueden dispersar semillas de frutos no carnosos (p. ej., gramíneas).

La Tabla 1 ilustra cómo podemos ordenar y agrupar tal diversidad de situaciones de interacción ecológica entre especies a lo largo de una escala jerárquica, desde Tipo⇒Modo⇒ Forma⇒Variante⇒Contexto, ordenada de mayor a menor inclusividad de tipologías de interacción. En su forma más básica, las interacciones ecológicas en la naturaleza (dejando a un lado las interacciones intra-específicas) se dan entre pares de individuos, de dos especies diferentes (Fig. 1A), a veces entre tres individuos, de diferentes especies. Tales redes basadas en individuos constituyen quizás la representación más fidedigna de lo que podemos observar en la naturaleza y están siendo objeto de un interés creciente en ecología (véase p. ej., Arroyo-Correa et al., 2021; Isla et al., 2022, y referencias ahí citadas). La razón es que los modelos de red se basan típicamente en estimadores promediados para la especie, ignorando la variabilidad entre los individuos en sus patrones de interacción (Dupont et al., 2014; Melián et al., 2014). Al promediar, ignoramos la importancia del contexto biótico y abiótico individual en el establecimiento de las interacciones (Rodríguez-Rodríguez et al., 2017; Thompson, 1988; Valverde et al., 2016). Este enfoque tiene consecuencias generalizadas para las inferencias y la interpretación de los resultados. Por ejemplo, los datos agregados de muchos individuos sujetos a variación espacio-temporal se utilizan para producir promedios a nivel de especie, que marginan la escala relevante (nivel de proceso) (Clark et al., 2011).

Un reto persistente en teoría de redes ecológicas es comprender cómo los patrones de interacción más elementales, al ir agregándose, conforman redes altamente complejas. Es decir, si consideramos cómo diferentes organismos (redes de interacciones basadas en individuos) o especies (redes de interacciones especie-especie), ¿qué formas de interacción más simples son las que van agregándose para construir una red compleja? Por otro lado, si estas formas de interacción simples o básicas incluyen interacciones de diferente tipo, ¿cómo resultan agregadas en redes complejas que combinan diferentes tipos de interacción? Estos problemas se han abordado por medio del estudio de "motivos" de interacción (*interaction motifs*)(Milo et al., 2002; Solé et al., 2006) y redes multicapa (Pilosof et al., 2017; Hutchinson et al., 2018).

Motivos de interacción

Los motivos de interacción (interaction motifs) son patrones de interacciones entre un pequeño número de nodos en una red compleja (Milo et al., 2002). Técnicamente se trata de subgrafos simples (Stouffer et al., 2007) cuya agregación no-aleatoria da lugar a estructuras de red compleja. Los motivos de interacción proporcionan un marco conceptual y analítico que permite reducir la escala para comprender cuáles y cómo son las "piezas" que conforman las redes de interacción complejas, qué procesos las generan y qué mecanismos las mantienen. Son la roma de ver la estructura de micronivel (meso-escala), que queda oculta a niveles más altos de estructra frecuentemente estudiados (encajamiento, modularidad). Hay varios tipos diferentes de motivos de interacción que se han estudiado más intensivamente en redes tróficas (redes unipartitas) (Bascompte and Melián, 2005; Stouffer et al., 2007), incluyendo bucles (feedforward loops), motivos bi-fan y tríadas. Los bucles feedforward son secuencias de conexiones dirigidas en las que la información fluye de un nodo a otro a través de una serie de nodos intermedios, creando una cascada de actividad. Los motivos *bi-fan* son pares de nodos conectados por dos enlaces dirigidos paralelos, que pueden participar en procesos de regulación o transducción de señales. Las tríadas son grupos de tres nodos, donde dos nodos están conectados a un tercer nodo, y las conexiones entre los tres nodos forman un bucle cerrado. Los motivos de interacción son importantes porque pueden proporcionar información sobre los roles funcionales de los nodos en una red y los mecanismos que rigen sus interacciones. Por ejemplo, la presencia de bucles *feedforward* puede indicar que la información (o energía) fluye a través de la red de manera controlada y organizada, mientras que la presencia de tríadas puede sugerir que la red es robusta y resistente a errores y fallos. Además, la frecuencia de los motivos de interacción en una red puede cambiar con el tiempo en respuesta a factores ambientales o cambios en la estructura de la red, y estos cambios pueden tener un impacto significativo en la función y estabilidad de la red. Por lo

tanto, el estudio de los motivos de interacción puede proporcionar información importante sobre la evolución de las redes complejas y los mecanismos que impulsan esta evolución.
Sin embargo los motivos de interacción no se han explorado fehacientemente en redes bipartitas (pero véase Vázquez et al., 2015; Rodríguez-Rodríguez et al., 2017; Simmons et al., 2019a). El énfasis en su estudio se ha situado entre abordar la intensidad de interacción

entre especies o bien en evidenciar efectos indirectos derivados de interacciones por pares de

especies. La Fig. 5 resume las formas posibles de motivos de interacción para 4 especies en una red bipartita, que se derivan de subgrafos simples de interacciones entre ellas (p. ej., dos especies animales y dos especies de plantas). Obviamente hay varias formas isomórficas, de forma que realmente los patrones básicos son ocho (Fig. 5) con valores de grado, kentre 0 (motivo null) y 4 (motivo biclique). Hasta el momento no se ha realizado ninguna interpretación biológica de tales motivos de interacción, aunque estudios recientes (Simmons et al., 2019b) han evaluado motivos para interacciones entre seis especies, totalizando 44 motivos con 148 posiciones únicas. Realmente en redes bipartitas la estructura más simple de formas de interacción involucra únicamente a 4 especies (Fig. 5), considerando 2 especies de animales y 2 especies de plantas, por ejemplo. Ello da lugar a 16 posibles patrones que, una vez reducidos por sus isomorfías, se restringen a 8 formas de interacción, resumidas en la Fig. 5. Un algoritmo de conteo de estos motivos recorre la red y examina qué enlaces muestran los diferentes subconjuntos de 4 nodos en la red (2+2), asignándolo a cada tipo de motivo. Los motivos single y spec, de k = 1 indican interacciones de especificidad. Los motivos con k = 2, $convp_a$ y $conva_p$, indican convergencia de plantas y animales en una sola especie de partner. Los dos motivos con k = 3, zeta y cross, indican combinaciones de generalización y especificidad en las dos especies de cada modo. Por último, el biclique indica mayor generalización, esperable con mayor frecuencia en las interacciones entre las especies con menor especificidad de intercacción (en el *core* de la red). La base biológica de estos motivos de interacción no está muy explorada en ecología, pero pueden ser generados por diversos procesos como por ejemplo, los efectos indirectos que se derivan de interacciones por pares (Guimarães Jr et al., 2011; Simmons et al., 2019a), o bien la tendencia a disasortatividad de las interacciones o la propia estructura fractal de características ambientales que inciden en el contexto de la interacción, como la estructura del hábitat en paisajes complejos (Olesen et al., 2010).

Los algoritmos de conteo de motivos de interacción (Bascompte and Melián, 2005; Simmons et al., 2019b) revelan aquéllos motivos que muestran mayor representación en la red que la que cabría esperar si las interacciones se organizasen de forma aleatoria. No obstante, hay evidencias de que desviaciones respecto a lo esperado al azar no necesariamente revelan motivos que hayan estado específicamente sujetos a selección dentro de una forma de interacción determinada (Solé et al., 2006; Konagurthu and Lesk, 2008). Cabría esperar por ejemplo encontrar mayor frecuencia de motivos de tipo *biclique* (Fig. 5) en el núcleo (*core*) de una red encajada, donde los supergeneralistas interaccionan cohesivamente con otros generalistas (Bascompte et al., 2003). Del mismo modo, cabría esperar que los motivos del tipo *single y spec* muestren altas frecuencias en redes de interacciones de mayor especificidad y/o intimidad, tales como interacciones de parásitos y sus hospedadores. El análisis de motivos de interacción es especialmente útil cuando queremos testar hipótesis sobre los efectos de los patrones de interacción en la *fitness* de diferentes individuos en una población dependiendo de variaciones de sus modos de interacción (véase p. ej., Rodríguez-Rodríguez et al., 2017). Así, combinan por ejemplo diferentes intensidades de interacción de plantas individuales con grupos funcionales mutualistas y antagonistas, generando motivos *strong-strong, strong-weak, weak-weak*, etc., cuya frecuencia puede cuantificarse y relacionarse con variación en *fitness* (véase Rodríguez-Rodríguez et al., 2017).

Redes multicapa

La alta complejidad de las interacciones ecológicas, junto con la falta de herramientas analíticas adecuadas, ha promovido que los análisis de redes ecológicos se basen en redes que consideran una única forma de interacción, de una sola capa (redes monocapa). Cuando se han tratado diferentes formas de interacción se suelen colapsar los diferentes tipos de interacciones, momentos temporales, etc., (Melián et al., 2009; Fontaine et al., 2011; Sauve et al., 2013; Mello et al., 2019) en formas agregadas (Bianconi, 2021). Sin embargo, ahora podemos abordar esta complejidad gracias a la estructura de redes multicapa, que se fundamenta en la teoría de hipergrafos, capaz de incorporar estas dimensiones en la representación y el análisis de la realidad de las interacciones ecológicas en la naturaleza.

Las redes multicapa contienen dos o más "capas" (*layers*), que pueden representar diferentes tipos de interacciones, diferentes comunidades de especies, diferentes puntos en el tiempo, etc. (De Domenico, 2022). Cada capa describe una red compleja específica, compuesta por una serie de nodos interactuantes unidos por interacciones con los nodos dentro de su capa; pero a su vez, estos nodos (o una fracción de ellos) están conectados también a nodos de otras capas (por medio de enlaces entre capas o *interlayer links*). Estos enlaces entre capas son los que sostienen la cohesión y la estructura multicapa de este tipo de redes y describen relaciones de dependencia ecológica a través de las capas (Pilosof et al., 2017). Por ejemplo, las redes ecológicas en las que representamos múltiples interacciones que acontecen a plantas de una población se conocen como redes multiplex (Fig. 6). De este modo, podríamos desvelar subconjuntos de especies animales que combinen polinizadores, dispersores de semillas y herbívoros para establecer qué subconjunto de mutualistas/antagonistas entre capas tiene un mayor efecto global en la estructura de toda la red, por ejemplo a través de efectos aditivos. Las estimas de centralidad, modularidad, etc., entonces hacen referencia al papel de cada nodo en la estructura combinada de múltiples tipos de interacción, lo cual representa un claro valor añadido de esta herramienta de análisis.

Una red multicapa (De Domenico et al., 2014; De Domenico, 2022) (Fig. 6) consiste en (i) un conjunto de "nodos físicos" que representan entidades (por ejemplo, especies o plantas individuales de una especie determinada); (ii) un conjunto de capas, como múltiples tipos de relaciones tales como la polinización, la herbivoría floral frugivoría, depredación postdispersiva de las semillas, que pueden incluir cada una múltiples "aspectos" de la estratificación (por ejemplo, múltiples fases temporales *p. ej., meses*o diferentes tipos de hábitat en un paisaje complejo); iii) un conjunto de nodos de estado, cada cual correspondiente a la manifestación de un nodo físico determinado (p. ej., una planta individual) en una capa específica; y iv) un conjunto de enlaces (multienlaces) (*links*, ponderados o no ponderados) que conectan los nodos físicos a través de las capas (por ejemplo, por efectos secuenciales sobre *fitness*). O bien enlaces dentro de capas, que conectan nodos físicos y nodos de estado específicos de esa capa. Así, en Fig. 6 la capa L2, por ejemplo, muestra las interacciones entre plantas (nodos físicos, presentes en diferentes capas) y sus polinizadores (nodos de estado, sólo presentes en L2). La red en Fig. 6B es una red multiplex, o multiplexada, por el hecho de contener nodos que se repiten en múltiples capas y es quizás el tipo de red multicapa más simple (Bianconi, 2021).

Técnicamente, una "red multicapa" es un cuádruple $M = (A_M, E_M, V, L)$ (De Domenico et al., 2014; Kivelä et al., 2014; Boccaletti et al., 2014; De Domenico, 2022), donde A_M , E_M y L son los nodos, enlaces (interacciones) y capas, respectivamente, de la red M, de tal modo que (V, E_M) es un grafo y $V \subset A \times L$. Las redes multicapa son hipergrafos, que contienen múltiples grafos (en nuestro caso, redes) enlazados entre sí por enlaces intercapas. Actualmente se usa la notación tensorial para representar tales estruturas multicapa: $\tau_{j\beta}^{i\alpha} = M_{j\beta}^{i\alpha}, i, j \in 1, 2, ..., N$ y $\alpha, \beta \in 1, 2, 3$ para L = 1, 2, ..., M capas

24.48

Las redes multicapa pueden tener en cada capa varios "aspectos" (De Domenico, 2022), y una "capa elemental" es un solo elemento en un aspecto de la estratificación. Por ejemplo, en la Fig. 6, cada capa es una "foto fija" de interacciones que realmente ocurren a lo largo de periodos de tiempo variables. Las interacciones de polinización se dan a lo largo de toda la fenofase y podríamos imaginar diferentes variantes de la capa L_2 correspondientes a diferentes meses durante la floración, tal y consideran estudios de la dinámica temporal de redes de interacciones Olesen et al. (2008) (véase también Carnicer et al., 2009). Así, cada aspecto de la red podría contener las interacciones observadas en un determinado intervalo temporal. Tales relaciones se incluyen utilizando secuencias $L = L_a d_a = 1$ de conjuntos L_a de capas elementales, donde a indexa los diferentes aspectos d. Hemos de tomar en cuenta que d = 0 para una red monocapa, d = 1 cuando hay un solo tipo de capa, y d = 2 cuando hay dos tipos de capas. Pueden existir diferentes tipos de redes multicapa dependiendo de si existen, y cómo se disponen, los enlaces entre capas (véase De Domenico, 2022): multiplexadas o multiplex, coloreadas, generales, etc. Estas configuraciones son muy útiles en ecología, donde cabe representar variaciones de redes de interacción en el tiempo o en el espacio (Pilosof et al., 2017; Hutchinson et al., 2018).

La Fig. 6 considera un tipo especial de red multicapa (red multiplexada, o multiplex) donde los nodos vegetales están presentes de forma recurrente en todas las capas; éstas a su vez representan interacciones con herbívoros (en partes vegetativas), polinizadores, frugívoros y depredación de semillas post-dispersiva, todos ellos ocurriendo secuencialmente. La red multiplex, \vec{G} obviamente contiene múltiples redes en varias capas, M, con N nodos $(\vec{G} = G^{[1]}, G^{[2]}, G^{[3]}, ..., G^{[M]})$, de forma que cada capa $\alpha = 1, 2, 3...M$ contiene una red $G^{[\alpha]} = V, E^{[\alpha]}$, con sus nodos V y su conjunto de enlaces $E^{[\alpha]}$.

Por lo tanto, tendremos redes distintas (plantas por animales) para cada tipo de interacción en cada capa, y las redes con diferentes tipos de interacción estarán conectadas a través de las plantas compartidas. O sea, una representación $\mathbf{A} = \mathbf{a}^{[1]}, \mathbf{a}^{[1]}, ..., \mathbf{a}^{[M]}$ de diferentes matrices de adyacencia que contienen las interacciones en cada capa, $\mathbf{a}^{[\alpha]}$ (Bianconi, 2021). Las capas están "acopladas diagonalmente", por lo que los enlaces entre capas ocurren solo entre plantas compartidas (Fig. 6), lo que representa los efectos sucesivos de los mutualistas y antagonistas en la *fitness* individual de las plantas. Los "aspectos" referidos anteriormente representarían por ejemplo, distintas redes correspondientes a diferentes intervalos temporales (p. ej., estaciones) de cada uno de los tipos de interacción: por ejemplo, cuatro aspectos para L_1 correspondientes a interacciones de herbivoría en cada una de las cuatro estaciones del año. En la Fig. 6 sólo se ha representado un aspecto para cada tipo de interacción, sólo ilustrada con una red en cada capa. El análisis de redes multicapa explota, por ejemplo, las correlaciones de grado inter-capas, que existen entre los grados (*degree*, k) de cada nodo en las diferentes capas (De Domenico et al., 2015; Bianconi, 2021). El grado multiplex no es un escalar (como en una red monocapa) sino que es un vector: ($k_i = (k^{[1]}, k^{[2]}, ..., k^{[M]})$, cuyos elementos $k^{[\alpha]}$ son los valores de grado en cada capa. Pero en las redes multiplex los nodos pueden estar también conectados a través de las capas (Fig. 6) por medio de los enlaces inter-capas. Por ejemplo, en la Fig. 6 las plantas individuales están conectadas a través de enlaces que representan los efectos en *fitness* derivados de las interacciones en cada capa. Estos enlaces entre capas se denominan multienlaces (*multilinks*): $\vec{m} = (m^{[1]}, m^{[2]}, ..., m^{[M]})$, donde los elementos $m^{[\alpha]} \in 0, 1$. De esta forma, dado un par de nodos (*i*, *j*) en una red multiplex, podemos decir que se encuentran conectados por el multienlace

$$\vec{m}_{ij} = (a_{ij}^{[1]}, a_{ij}^{[2]}, ..., a^{[\alpha]}, ..., a_{ij}^{[M]})$$

, esto es, si se encuentran conectados en cada capa α en la que $m_{ij}^{[\alpha]} = 1$. Por ello, las redes multicapa se caracterizan por contener cuatro elementos (y no sólo dos, como las monocapa): nodos, enlaces, multienlaces y capas. Además, los nodos se dividen en dos grupos, aquéllos que sólo se conectan con otros nodos de su capa, y aquéllos que tienen multienlaces con nodos de otras capas (por ejemplo, nótese que sólo los nodos de árboles individuales en la Fig. 6 tienen multienlaces).

No existen aun soluciones multicapa disponibles para el análisis de redes bipartitas, con lo cual la mayor parte de los análisis efectuados hasta ahora se refieren a proyecciones de la supramatriz que representa todas las interacciones en todas las capas, esto es, en forma de matrices de adyacencia agregadas. La notación matemática actual que permite mayor precisión en el análisis de redes multicapa se puede encontrar en (Bollobás, 1998; De Domenico et al., 2014; De Domenico, 2022). Se basa en el uso de tensores de orden sucesivo, que permiten indexar la compleja estructura multidimensional de las redes multicapa. Escalares (a), vectores (a_i) y matrices (A_j^i) pueden reconocerse por sus simples tensores de rango 0, 1, y 2, respectivamente. Así, una matriz de adyacencia para una red clásica, monocapa, tendría un tensor de rango 2 (dos dimensiones), $\tau_{ij\alpha} = a_{ij}^{[\alpha]}$, mientras que una multicapa tendría tensor multicapa de adyacencia de rango 3, $\tau_{j\beta}^{i\alpha} = M_{j\beta}^{i\alpha}$, $i, j \in 1, 2, ..., N$ y $\alpha, \beta \in 1, 2, 3$ para L = 3capas, y una multicapa con aspectos, un tensor de rango 4.

La clasificación más simple de los sistemas multicapa contiene dos categorías en función de la ausencia o presencia de enlaces entre capas (De Domenico et al., 2015; De Domenico, 2022):

• *Redes no interconectadas*: a menudo llamadas también multigrafos de color, consisten en múltiples capas, cada una de las cuales codifica una relación específica entre nodos. Los nodos conservan su identidad a través de las capas, pero sus estados no están interconectados entre sí. Los nodos de estado existen en al menos una capa y sus relaciones en diferentes capas se pueden codificar con diferentes colores, que ilustran diferentes formas de interacción.

• *Redes interconectadas*: consisten en múltiples capas, cada una de las cuales codifica unas interacciones específicas entre los nodos. Los nodos pueden preservar su identidad a través de las capas y sus estados pueden estar interconectados entre sí, como vimos en las redes multiplexadas (Fig. 6). - Redes multiplex interconectadas: solo se permiten enlaces entre capas entre estados de los mismos nodos físicos (véase Fig. 6). En la práctica, esto corresponde al caso de un multigrafo de color con capas interconectadas. - Redes interdependientes: solo se permiten enlaces entre capas entre estados de diferentes nodos físicos. -Red interconectada general: no se imponen restricciones a las condiciones de enlace entre capas.

En ecología, el análisis de redes multicapa es aún reciente (Hutchinson et al., 2018) y persisten todavía dificultades para los análisis específicos de redes bipartitas. Como resultado, no siempre se definen bien las diferentes capas de estas redes, qué tipo de estructura multicapa muestran, o no se precisa cómo se estiman las interacciones entre capas. Además, no siempre se analizan estas redes con herramientas de análisis específicas para redes multicapa. Como consecuencia, la aplicación de las redes multicapa al estudio de interacciones ecológicas está aun en sus primeras etapas de desarrollo.

Hay un buen número de posibles aplicaciones de las redes multicapa en ecología (Hutchinson et al., 2018) que sólo recientemente han comenzado a utilizarse. Por ejemplo, para el estudio de de la estructura espacial de redes tróficas (Kéfi et al., 2015) o de redes de interacciones en paisajes complejos, con diferentes tipos de hábitat (Timóteo et al., 2018). El marco teórico y analítico puede adaptarse fácilmente a la naturaleza real de interacciones planta animal, como el establecido entre plantas individuales focales y las diferentes especies animales que interaccionan con ellas. Estos ensambles pueden categorizarse en función del tipo de interacción, por ejemplo, 1) Herbívoros de follaje 2) Polinizadores, 3) Dispersores de semillas, 4) Depredadores post-dispersivos de semillas. Por lo tanto, la representación resultante será una red de 4 capas (con 1 aspecto por capa) (Fig. 6) conectada en una red multiplexada, dado que los nodos de árbol están presentes, por definición, en las cuatro capas. Son nodos individuales (nodos de estado) que se repiten en cada capa. Los nodos que representan a los árboles están conectados a través de los efectos secuenciales y acumulativos en la *fitness* de las interacciones que ocurren en cada capa. Debido a que la estabilidad y función de las redes ecológicas pueden depender de la forma en que se combinan los diferentes tipos de interacción en las comunidades, considerar solo un solo tipo de interacción puede dar una imagen incompleta de las propiedades del sistema.

Las redes multicapa ofrecen por tanto una gran variedad de oportunidades para analizar múltiples formas de interacción entre especies. A los dos elementos fundamentales que componen las redes clásicas (nodos y enlaces) se añaden dos componentes más, las capas y los enlaces inter-capas. Como hemos visto, todos estos elementos pueden tener interpretaciones ecológicas inmediatas a fin de testar diferentes hipótesis sobre la estructura de las redes de interacciones entre especies.

Consideraciones finales

El inventario, documentación y análisis de las interacciones bióticas que dan soporte a la Biodiversidad en el sistema Tierra representa sin duda uno de los retos y fronteras de conocimiento científico actuales. Los sistemas ecológicos son extremadamente complejos y tienen propiedades emergentes que no se pueden explicar o incluso predecir estudiando sus partes individuales de forma aislada. El enfoque reduccionista, aunque valioso en muchos aspectos, subestima esta complejidad. Al igual que no conocemos cuál es el número de especies que viven en nuestro planeta (May, 2011) desconocemos cuál es la diversidad de tipos de interacciones ecológicas que se pueden dar entre cualquier par de especies. La teoría de redes complejas tiene tres aplicaciones fundamentales en ecología (Poisot et al., 2016): 1) visualizar la complejidad- no podemos entender los sistemas complejos si carecemos de una representación de los mismos, ya que no podríamos describirlos; 2) analizar la complejidad-podemos cuantificar los detalles de topología y estructura que caracterizan a las redes complejas y compararlos, por ejemplo en función de grados de alteración, estadio sucesional o cualquier otra variante ambiental de interés; y 3) estimar modelos predictvos que informen de las condiciones de degradación y pérdida de estructura de las redes complejas. A medida que crece la cantidad de datos disponibles, será cada vez más importante poder analizar e integrar estos grandes conjuntos de datos. Los nuevos enfoques y nuevas técnicas en el campo de la teoría de grafos para el manejo y procesamiento de grandes conjuntos de datos multitipo (Kiani et al., 2021) aportan soluciones al problema del *Big Data* en ecología para afrontar el reto de conservar sistemas ecológicos complejos, de muy alta diversidad de especies conectadas en una "red de redes".

Agradecimientos

Estoy en deuda con José M. Gómez, Jens M. Olesen, Jordi Bascompte, Carlos Melián, John N. Thompson, y Paulo R. Guimarães Jr. por sus sugerencias y discusiones útiles y reflexivas en diferentes etapas de este manuscrito. También, con los miembros del Integrative Ecology Group, Blanca Arroyo, Elena Quintero y Jorge Isla contribuyeron con ideas y sugerencias a diseñar este capítulo y aportaron una valiosa revisión del texto. El trabajo fue financiado por el proyecto ***** de la Agencia Estatal de Investigación, España, y el proyecto LifeWatch ERIC-SUMHAL (LIFEWATCH-2019-09-CSIC-13) con financiación FEDER-EU, así como fondos del VI y VII Plan Propio de Investigación de la Universidad de Sevilla (2021/0000826) y del programa CYTED (Red Temática P417RT0228).

References

- Amaral, L., A. Scala, M. Barthelemy, H. Stanley, and M. Barthe. 2000. Classes of small-world networks. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 97:11149–11152.
- Arroyo-Correa, B., I. Bartomeus, and P. Jordano. 2021. Individual-based plant-pollinator networks are structured by phenotypic and microsite plant traits. Journal of Ecology, 00:000-000.
- Barabasi, A. L. and R. Albert. 1999. Emergence of scaling in random networks. Science, 286:509–512.
- Barabási, A.-L. 2016. Network science. Cambridge University Press, Cambridge, US.
- Bartomeus, I., D. Gravel, J. M. Tylianakis, M. A. Aizen, I. A. Dickie, and M. Bernard-Verdier. 2016. A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. Functional Ecology, **30**:1894–1903.
- Bascompte, J. and P. Jordano. 2014. Mutualistic networks. Monographs in Population Biology, No. 53, Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Bascompte, J., P. Jordano, C. J. Melián, and J. M. Olesen. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. Proceedings of the National Academy of Sciences, 100:9383–9387.
- Bascompte, J. and C. J. Melián. 2005. Simple trophic modules for complex food webs. Ecology, 86:2868–2873.
- Bianconi, G. 2021. Multiplex networks. In N. A. Kiani, Gomez-Cabrero, David, and Bianconi, Ginestra, editors, Networks of Networks in Biology, pages 85–104. Cambridge University Press.
- Blanchet, F. G., K. Cazelles, and D. Gravel. 2020. Co-occurrence is not evidence of ecological interactions. Ecology Letters, 23:1050–1063.
- Boccaletti, S., G. Bianconi, R. Criado, C. I. del Genio, J. Gómez-Gardeñes, M. Romance, I. Sendiña-Nadal, Z. Wang, M. Zanin, and C. I. Genio. 2014. The structure and dynamics of multilayer networks. Physics Reports, 544:1–122.

- Bollobás, B. 1998. Modern gaph theory, volume 184 of *Graduate Texts in Mathematics*. Springer New York, New York, NY.
- Bolnick, D. I., R. Svanback, J. A. Fordyce, L. H. Yang, J. M. Davis, C. D. Hulsey, and M. L. Forister. 2003. The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. American Naturalist, 161:1–28.
- Bolnick, D. I., L. H. Yang, J. A. Fordyce, J. M. Davis, and R. Svanback. 2002. Measuring individual-level resource specialization. Ecology, 83:2936–2941.
- Bosch, J., A. M. Martín González, A. Rodrigo, and D. Navarro. 2009. Plant-pollinator networks: adding the pollinator's perspective. Ecology Letters, 12:409–419.
- Boucher, D. H., editor. 1985. The biology of mutualism. Croom Helm, Kent, UK.
- Britton, N., M. A. Neto, and G. Corso. 2015. Which Matrices Show Perfect Nestedness or the Absence of Nestedness? An Analytical Study on the Performance of NODF and WNODF. BIOMATH, 4:1–10.
- Bronstein, J. 2001. Mutualisms. In C. Fox, D. A. Roff, and D. Fairbairn, editors, Evolutionary ecology concepts and case studies. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Bronstein, J. L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. Trends in Ecology & Evolution, 9:214–217.
- Carnicer, J., P. Jordano, and C. J. Melián. 2009. The temporal dynamics of resource use by frugivorous birds: a network approach. Ecology, 90:1958–1970.
- Chacoff, N. P., D. P. Vázquez, S. B. Lomáscolo, E. L. Stevani, J. Dorado, and B. Padrón. 2012. Evaluating sampling completeness in a desert plant-pollinator network. Journal of Animal Ecology, 81:190–200.
- Chamberlain, S. A., J. L. Bronstein, J. A. Rudgers, and R. Etienne. 2014. How context dependent are species interactions? Ecology Letters, **17**:881–890.
- Cirtwill, A. R., A. Eklöf, T. Roslin, K. Wootton, and D. Gravel. 2019. A quantitative framework for investigating the reliability of empirical network construction. Methods in Ecology and Evolution, 10:902–911.

- Clark, J. S., D. M. Bell, M. H. Hersh, M. C. Kwit, E. Moran, C. Salk, A. Stine, D. Valle, and K. Zhu. 2011. Individual-scale variation, species-scale differences: inference needed to understand diversity. Ecology Letters, 14:1273–1287.
- Clauset, A., C. Moore, and M. E. J. Newman. 2008. Hierarchical structure and the prediction of missing links in networks. Nature, 453:98–101.
- Clauset, A., C. R. Shalizi, and M. E. J. Newman. 2000. Power-law distributions in empirical data. SIAM Review, 51:661–703.
- Colwell, R. K. and J. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences, 345:101–118.
- Corominas-Murtra, B., J. Goñi, R. V. Solé, and C. Rodríguez-Caso. 2013. On the origins of hierarchy in complex networks. Proceedings of the National Academy of Sciences, 110:13316–13321.
- Dallas, T., A. W. Park, and J. M. Drake. 2017. Predicting cryptic links in host-parasite networks. PLoS Computational Biology, 13:e1005557–e1005557.
- De Domenico, M. 2022. Multilayer networks: analysis and visualization: introduction to muxViz with R. Springer International Publishing, Cham.
- De Domenico, M., M. A. Porter, and A. Arenas. 2015. Muxviz: a tool for multilayer analysis and visualization of networks. Journal of Complex Networks, **3**:159–176.
- De Domenico, M., A. Solé-Ribalta, E. Cozzo, M. Kivelä, Y. Moreno, M. A. Porter, S. Gómez, and A. Arenas. 2014. Mathematical formulation of multilayer networks. Physical Review X, 3:1–15.
- Dirzo, R., H. S. Young, M. Galetti, G. Ceballos, N. J. Isaac, and B. Collen. 2014. Defaunation in the Anthropocene. Science, 345:401–406.
- Donoso, I., D. García, D. Martínez, J. M. Tylianakis, and D. B. Stouffer. 2017. Complementary effects of species abundances and ecological neighborhood on the occurrence of fruit-frugivore interactions. Frontiers in Ecology and Evolution, 5:133.

- Dorado, J., D. P. Vázquez, E. L. Stevani, and N. P. Chacoff. 2011. Rareness and specialization in plant-pollinator networks. Ecology, 92:19–25.
- Dormann, C. F. and R. Strauss. 2014. A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. Methods in Ecology and Evolution, 5:90–98.
- Dupont, Y. L., K. Trøjelsgaard, M. Hagen, M. V. Henriksen, J. M. Olesen, N. M. E. Pedersen, and W. D. Kissling. 2014. Spatial structure of an individual-based plant-pollinator network. Oikos, 123:1301–1310.
- Dupont, Y. L., K. Trøjelsgaard, and J. M. Olesen. 2011. Scaling down from species to individuals: a flower-visitation network between individual honeybees and thistle plants. Oikos, 120:170–177.
- Eklöf, A., U. Jacob, J. Kopp, J. Bosch, R. Castro-Urgal, N. P. Chacoff, B. Dalsgaard, C. de Sassi, M. Galetti, P. R. Guimaraes, S. B. Lomáscolo, A. M. Martín González, M. A. Pizo, R. Rader, A. Rodrigo, J. M. Tylianakis, D. P. Vázquez, and S. Allesina. 2013. The dimensionality of ecological networks. Ecology Letters, 16:577–583.
- Fabina, N. S., K. C. Abbott, and R. T. Gilman. 2010. Sensitivity of plant-pollinator-herbivore communities to changes in phenology. Ecological Modelling, 221.
- Felix, G. M., R. B. P. Pinheiro, L. R. Jorge, and T. M. Lewinsohn. 2022. A framework for hierarchical compound topologies in species interaction networks. Oikos.
- Fontaine, C., P. R. Guimarães Jr, S. Kefi, N. Loeuille, J. Memmott, W. H. van der Putten, F. J. F. van Veen, and E. Thébault. 2011. The ecological and evolutionary implications of merging different types of networks. Ecology Letters, 14:1170–1181.
- Fortuna, M. M. A., D. D. B. Stouffer, J. M. J. Olesen, P. Jordano, D. Mouillot, B. R. Krasnov, R. Poulin, and J. Bascompte. 2010. Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? Journal of Animal Ecology, 79:1–7.
- Fortunato, S. 2010. Community detection in graphs. Physics Reports, 486:75–174.
- Freilich, M. A., E. Wieters, B. R. Broitman, P. A. Marquet, and S. A. Navarrete. 2018. Species co-occurrence networks: Can they reveal trophic and non-trophic interactions in ecological communities? Ecology, 99:690–699.

- Galeano, J., J. M. Pastor, and J. M. Iriondo. 2009. Weighted-interaction nestedness estimator (WINE): A new estimator to calculate over frequency matrices. Environ Modell Softw, 24:1342–1346.
- García, D. and D. Martínez. 2012. Species richness matters for the quality of ecosystem services: a test using seed dispersal by frugivorous birds. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 279:3106–3113.
- Ghasemian, A., H. Hosseinmardi, A. Galstyan, E. M. Airoldi, and A. Clauset. 2020. Stacking models for nearly optimal link prediction in complex networks. Proceedings of the National Academy of Sciences, 117:23393–23400.
- González-Varo, J. P., J. M. Arroyo, and P. Jordano. 2014. Who dispersed the seeds? The use of DNA barcoding in frugivory and seed dispersal studies. Methods in Ecology and Evolution, 5:806–814.
- González-Varo, J. P. and A. Traveset. 2016. The labile limits of forbidden interactions. Trends in Ecology and Evolution, pages 1–11.
- Gotelli, N. and R. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. Ecology Letters, 4:379–391.
- Grigoriev, A. 2003. On the number of protein-protein interactions in the yeast proteome. Nucleic Acids Research, 31:4157–4161.
- Guimarães Jr, P. R., P. Jordano, J. N. Thompson, and E. Letters. 2011. Evolution and coevolution in mutualistic networks. Ecology Letters, 14:877–885.
- Guimarães, P. R., V. Rico-Gray, P. Oliveira, T. J. Izzo, S. F. d. Reis, and J. N. Thompson. 2007. Interaction intimacy affects structure and coevolutionary dynamics in mutualistic networks. Current Biology, 17:1797–1803.
- Gómez, J. M., J. M. Iriondo, and P. Torres. 2023. Modeling the continua in the outcomes of biotic interactions. Ecology, 00:000–000.
- Hagen, M., W. D. Kissling, C. Rasmussen, M. A. M. D. Aguiar, L. E. Brown, D. W. Carstensen, I. Alves-Dos-Santos, Y. L. Dupont, F. K. Edwards, J. Genini, P. R. G. Jr.,

G. B. Jenkins, P. Jordano, C. N. Kaiser-Bunbury, M. E. Ledger, K. P. Maia, F. M. D. Marquitti, r. Mclaughlin, L. P. C. Morellato, E. J. O'Gorman, K. Trojelsgaard, J. M. Tylianakis, M. M. Vidal, G. Woodward, and J. M. Olesen. 2012. Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world. Advances in Ecological Research, 46:89–120.

- Hanlon, P. 1979. The enumeration of bipartite graphs. Discrete Mathematics, 28:49–57.
- Hurlbert, S. H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. Ecology, 52:577–586.
- Hutchinson, M. C., B. Bramon Mora, S. Pilosof, A. K. Barner, S. Kéfi, E. Thébault, P. Jordano, D. B. Stouffer, and O. Godoy. 2018. Seeing the forest for the trees: Putting multilayer networks to work for community ecology. Functional Ecology.
- Inoue, T., M. Kato, Kakutani, T., T. Suka, and T. Itino. 1990. Insect-flower relationship in the temperate deciduous forest of Kibune, Kyoto: An overview of the flowering phenology and the seasonal pattern of insect visits. Contrib. Biol. Lab., Kyoto Univ., 27:377–463.
- Isla, J., M. E. Jacome-Flores, D. Pareja, and P. Jordano. 2022. Drivers of individual-based, antagonistic interaction networks during plant range expansion. Journal of Ecology.
- Janzen, D. 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. American Naturalist, 123:338–353.
- Janzen, D. H. 1974. The deflowering of central america. Natural History, 83:48–53.
- Johnson, S., J. J. Torres, J. Marro, and M. A. Muñoz. 2010. Entropic origin of disassortativity in complex networks. Physical Review Letters, **104**:108702.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. The American Naturalist, 129:657– 677.
- Jordano, P. 1993. Pollination biology of Prunus mahaleb L.: deferred consequences of gender variation for fecundity and seed size. Biological Journal of the Linnean Society, **50**:65–84.

- Jordano, P. 2014a. Fruits and frugivory. In R. Gallagher, editor, Seeds: the ecology of regeneration in plant communities, pages 18–61. CAB International, Wallingford, UK, 3rd. edition.
- Jordano, P. 2014b. Fruits and frugivory. In R. Gallagher, editor, Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities, volume 2, pages 18–61. CABI, Wallingford, UK, 3rd edition.
- Jordano, P. 2016a. Chasing ecological interactions. PLOS Biology, 14.
- Jordano, P. 2016b. Sampling networks of ecological interactions. Functional Ecology, **30**:1883–1893.
- Jordano, P., J. Bascompte, and J. Olesen. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. Ecology Letters, 6:69–81.
- Jordano, P. and F. Rodríguez-Sánchez. 2017. An R package for plots of effectiveness landscapes in mutualisms: Effect.Indscp, (v.0.2). Zenodo.
- Jordano, P., D. Vázquez, and J. Bascompte. 2009. Redes complejas de interacciones planta animal. In R. Medel, R. Dirzo, and R. Zamora, editors, Ecología y evolución de interacciones planta-animal, pages 17–41. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Kéfi, S., E. L. Berlow, E. A. Wieters, L. N. Joppa, S. A. Wood, U. Brose, and S. A. Navarrete. 2015. Network structure beyond food webs: Mapping non-trophic and trophic interactions on chilean rocky shores. Ecology, 96:291–303.
- Kiani, N. A., D. Gómez-Cabrero, and G. Bianconi, editors. 2021. Networks of Networks in Biology: Concepts, Tools and Applications. Cambridge University Press, first edition.
- Kivelä, M., A. Arenas, M. Barthelemy, J. P. Gleeson, Y. Moreno, and M. A. Porter. 2014. Multilayer networks. Journal of Complex Networks, 2:203–271.
- Koch, C. 2012. Modular biological complexity. Science, 337:531–532.
- Konagurthu, A. S. and A. M. Lesk. 2008. On the origin of distribution patterns of motifs in biological networks. BMC Systems Biology, 2:73.

- Magurran, A. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Princeton, US.
- May, R. M. 2011. Why worry about how many species and their loss? PLoS Biology, **9**:e1001130.
- Melián, C. J., F. Baldó, B. Matthews, C. Vilas, E. González-Ortegón, P. Drake, and R. J. Williams. 2014. Individual trait variation and diversity in food webs. Advances in Ecological Research, 50:207–241.
- Melián, C. J., J. Bascompte, P. Jordano, and V. Krivan. 2009. Diversity in a complex ecological network with two interaction types. Oikos, **118**:122–130.
- Mello, M. A. R., G. M. Felix, R. B. P. Pinheiro, R. L. Muylaert, C. Geiselman, S. E. Santana, M. Tschapka, N. Lotfi, F. A. Rodrigues, and R. D. Stevens. 2019. Insights into the assembly rules of a continent-wide multilayer network. Nat Ecol Evol.
- Miguel, M. F., P. Jordano, S. Tabeni, and C. M. Campos. 2018. Context-dependency and anthropogenic effects on individual plant-frugivore networks. Oikos, 127:1045–1059.
- Milo, R., S. Shen-Orr, S. Itzkovitz, N. Kashtan, D. Chklovskii, and U. Alon. 2002. Network motifs: simple building blocks of complex networks. Science, 298:824–827.
- Montoya, J. M., S. L. Pimm, and R. V. Solé. 2006. Ecological networks and their fragility. Nature, **442**:259–264.
- Mora, C., D. P. Tittensor, S. Adl, A. G. B. Simpson, and B. Worm. 2011. How many species are there on earth and in the ocean? PLoS Biology, **9**:e1001127–e1001127.
- Morales-Castilla, I., M. G. Matias, D. Gravel, and M. B. Araujo. 2015. Inferring biotic interactions from proxies. Trends in Ecology and Evolution, pages 1–10.
- Nakazawa, T. 2016. Individual interaction data are required in community ecology: a conceptual review of the predator–prey mass ratio and more. Ecological Research, **32**:5–12.
- Nakazawa, T. 2020. Species interaction: Revisiting its terminology and concept. Ecological Research, 35:1106–1113.

- Oksanen, J., F. G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlinn, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, E. Szoecs, and H. Wagner. 2020. vegan: Community Ecology Package.
- Olesen, J. M., J. Bascompte, Y. L. Dupont, H. Elberling, C. Rasmussen, and P. Jordano. 2011. Missing and forbidden links in mutualistic networks. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences, 278:725–732.
- Olesen, J. M., J. Bascompte, Y. L. Dupont, and P. Jordano. 2006. The smallest of all worlds: Pollination networks. Journal of Theoretical Biology, 240:270–276.
- Olesen, J. M., J. Bascompte, Y. L. Dupont, and P. Jordano. 2007. The modularity of pollination networks. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 104:19891– 19896.
- Olesen, J. M., J. Bascompte, H. Elberling, and P. Jordano. 2008. Temporal dynamics in a pollination network. Ecology, 89:1573–1582.
- Olesen, J. M., Y. L. Dupont, E. O'gorman, T. C. Ings, K. Layer, C. J. Melin, K. Trjelsgaard, D. E. Pichler, C. Rasmussen, and G. Woodward. 2010. From broadstone to zackenberg. space, time and hierarchies in ecological networks. Advances in Ecological Research, 42:1– 69.
- Ollerton, J. 2006. "biological barter": Patterns of specialization compared across different mutualisms. In Waser, N.M. and J. Ollerton, editors, Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization. Chicago University Press, Chicago, IL.
- Pereira, H. M., S. Ferrier, M. Walters, G. N. Geller, R. H. G. Jongman, R. J. Scholes, M. W. Bruford, N. Brummitt, S. H. M. Butchart, A. C. Cardoso, N. Coops, E. Dulloo, D. Faith, J. Freyhof, R. D. Gregory, C. Heip, R. Hoft, G. Hurtt, W. Jetz, D. S. Karp, M. Mcgeoch, D. Obura, Y. Onoda, N. Pettorelli, B. Reyers, R. Sayre, J. P. W. Scharlemann, S. Stuart, E. Turak, M. Walpole, and M. Wegmann. 2013. Essential biodiversity variables. Science, 339:277–278.
- Pilosof, S., M. A. Porter, M. Pascual, and S. Kéfi. 2017. The multilayer nature of ecological networks. Nature Ecology and Evolution, 1:0101.

- Poisot, T. and D. Gravel. 2014. When is an ecological network complex? connectance drives degree distribution and emerging network properties. PeerJ, 2:e251–e251.
- Poisot, T., D. B. Stouffer, and S. Kéfi. 2016. Describe, understand and predict: why do we need networks in ecology? Functional Ecology, 30:1878–1882.
- Quintero, E., J. Isla, and P. Jordano. 2021. Methodological overview and data-merging approaches in the study of plant-frugivore interactions. Oikos.
- Quintero, E., F. Rodríguez-Sánchez, and P. Jordano. 2022. Reciprocity and interaction effectiveness in generalised mutualisms among free-living species. Ecology Letters, **00**:000– 000.
- R-Development-Core-Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. http://www.R-project.org/, Vienna, Austria.
- Rodríguez-Rodríguez, M. C., P. Jordano, and A. Valido. 2017. Functional consequences of plant-animal interactions along the mutualism-antagonism gradient. Ecology, 98:1266– 1276.
- Rohr, R. P., S. Saavedra, and J. Bascompte. 2014. Ecological networks. On the structural stability of mutualistic systems. Science, 345:1253497–1253497.
- Saavedra, S., R. P. Rohr, L. J. Gilarranz, and J. Bascompte. 2014. How structurally stable are global socioeconomic systems? Journal of the Royal Society Interface, **11**:20140693.
- Sauve, A. M. C., C. Fontaine, and E. Thébault. 2013. Structure-stability relationships in networks combining mutualistic and antagonistic interactions. Oikos, 123:378–384.
- Schleuning, M., J. Frund, and D. García. 2014. ***. Ecography, 38:380-392.
- Schupp, E. W., P. Jordano, and J. M. Gómez. 2017. A general framework for effectiveness concepts in mutualisms. Ecology Letters, 20:577–590.
- Simha, A., C. J. Pardo-De la Hoz, and L. N. Carley. 2022. Moving beyond the "diversity paradox": the limitations of competition-based frameworks in understanding species diversity. The American Naturalist, 200:89–100.

- Simmons, B. I., A. R. Cirtwill, N. J. Baker, H. S. Wauchope, L. V. Dicks, D. B. Stouffer, and W. J. Sutherland. 2019a. Motifs in bipartite ecological networks: uncovering indirect interactions. Oikos, 128:154–170.
- Simmons, B. I., M. J. Sweering, M. Schillinger, L. V. Dicks, W. J. Sutherland, and R. Di Clemente. 2019b. Bmotif: A package for motif analyses of bipartite networks. Methods in Ecology and Evolution, 10:695–701.
- Sloane, N. J. A. 2003. The on-line encyclopedia of integer sequences. a005142: Number of connected bipartite graphs with n nodes. Electronic Journal of Combinatorics, 1.
- Solé, R. V., S. Valverde, R. V. Sole, and S. Valverde. 2006. Are network motifs the spandrels of cellular complexity? Trends in Ecology and Evolution, 21:419–422.
- Song, C., S. V. Ahn, R. P. Rohr, and S. Saavedra. 2020a. Towards a probabilistic understanding about the context-dependency of species interactions. Trends in Ecology & Evolution, 35:384–396.
- Song, C., R. P. Rohr, and S. Saavedra. 2017. Why are some plant–pollinator networks more nested than others? Journal of Animal Ecology, 86:1417–1424.
- Song, C., S. Von Ahn, R. P. Rohr, and S. Saavedra. 2020b. Towards a probabilistic understanding about the context-dependency of species interactions. Trends in Ecology & Evolution, 35:384–396.
- Stang, M., P. Klinkhamer, N. M. Waser, I. Stang, and E. van der Meijden. 2009. Size-specific interaction patterns and size matching in a plant-pollinator interaction web. Annals of Botany, 103:1459–1469.
- Stouffer, D. B., J. Camacho, W. Jiang, L. A. L. A. N. Amaral, e. al., D. B. Stouffer, J. Camacho, W. Jiang, L. A. L. A. N. Amaral, and et al. 2007. Evidence for the existence of a robust pattern of prey selection in food webs. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 274:1931–1940.
- Strydom, T., M. Catchen, F. Banville, D. Caron, G. Dansereau, P. Desjardins-Proulx, N. Forero-Muñoz, G. Higino, B. Mercier, A. Gonzalez, D. Gravel, L. Pollock, and T. Poisot.

2021. A roadmap towards predicting species interaction networks (across space and time). Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, **376**:20210063.

- Stumpf, M. P. H., T. Thorner, C. Wiuf, and M. Lappe. 2006. Predicting the size of the human interactome. FEBS Journal, 273:63–63.
- Stumpf, M. P. H., C. Wiuf, and R. M. May. 2005. Subnets of scale-free networks are not scale-free: Sampling properties of networks. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 102:4221–4224.
- Thompson, J. 1982. Interaction and coevolution. John Wiley and Sons, New York, USA.
- Thompson, J. 1994. The coevolutionary process. Univ. Chicago Press, Chicago, USA.
- Thompson, J. N. 1988. Variation in interspecific interactions. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 19:65–87.
- Timóteo, S., M. Correia, S. Rodríguez-Echeverría, H. Freitas, and R. Heleno. 2018. Multilayer networks reveal the spatial structure of seed-dispersal interactions across the great rift landscapes. Nature Communications, 9:140–140.
- Timóteo, S., M. Correia, S. Rodríguez-Echeverría, H. Freitas, and R. Heleno. 2018. Multilayer networks reveal the spatial structure of seed-dispersal interactions across the Great Rift landscapes. Nature Communications, 9:140–140.
- Valiente-Banuet, A., M. A. Aizen, J. M. Alcántara, J. Arroyo, A. Cocucci, M. Galetti, M. B. García, D. García, J. M. Gomez, P. Jordano, R. Medel, L. Navarro, J. R. Obeso, R. Oviedo, N. Ramírez, P. J. Rey, A. Traveset, M. Verdú, and R. Zamora. 2014. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. Functional Ecology, 29:299–307.
- Valverde, J., J. M. Gómez, and F. Perfectti. 2016. The temporal dimension in individualbased plant pollination networks. Oikos, 125:468–479.
- Valverde, S., J. Pi, B. Corominas-Murtra, J. Montoya, and R. Solé. 2017. The architecture of mutualistic networks as an evolutionary spandrel. Nature Ecology & Evolution, pages 1–19.

- Vázquez, D. P., N. P. Chacoff, and L. Cagnolo. 2009. Evaluating multiple determinants of the structure of plant-animal mutualistic networks. Ecology, 90:2039–2046.
- Vázquez, D. P., R. Ramos-Jiliberto, P. Urbani, F. S. Valdovinos, D. P. Vazquez, R. Ramos-Jiliberto, P. Urbani, and F. S. Valdovinos. 2015. A conceptual framework for studying the strength of plant-animal mutualistic interactions. Ecology Letters, 18:385–400.
- Vizentin-Bugoni, J., C. E. Tarwater, J. T. Foster, D. R. Drake, J. M. Gleditsch, A. M. Hruska, J. P. Kelley, and J. H. Sperry. 2019. Structure, spatial dynamics, and stability of novel seed dispersal mutualistic networks in Hawai'i. Science, 364:78–82.
- Vázquez, D. P. and M. A. Aizen. 2003. Null model analyses of specialization in plantpollinator interactions. Ecology, 84:2493–2501.
- Vázquez, D. P. and M. A. Aizen. 2004. Asymmetric specialization: A pervasive feature of plant-pollinator interactions. Ecology, 85:1251–1257.
- Vázquez, D. P., N. Blüthgen, L. Cagnolo, and N. P. Chacoff. 2009. Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. Annals of Botany, 103:1445– 1457.
- Wang, B. C. and T. B. Smith. 2002. Closing the seed dispersal loop. Trends in Ecology and Evolution, 17:379–385.
- Williams, R. J., E. L. Berlow, J. A. Dunne, A. L. Barabasi, and N. D. Martinez. 2002. Two degrees of separation in complex food webs. P Natl Acad Sci Usa, 99:12913–12916.

Table 1: Una jerarquía funcional para las interacciones ecológicas entre especies (columna izquierda, en orden descendente de inclusividad). Los tipos de interacción generales (por ejemplo, competencia, protección, facilitación) pueden mostrar diferentes modos, resultantes de variaciones funcionales. Por ejemplo, las interacciones de protección pueden conformar una protección asociativa (por ejemplo, la protección mediada por anémonas) o una simbiosis defensiva (por ejemplo, la protección por bioluminiscencia). Sin embargo, los modos de interacción amplios pueden tener diferentes formas de interacción e, incluso, variantes de interacción y dependencia de contexto, de escala más fina. Todos estos son niveles diferentes que organizan los resultados funcionales de las interacciones.

Casos	Ejemplos
Nutrición	Interacciones basadas en intercambio
	de nutrientes.
Simbiosis metabólica	Asistencia metabólica de tipo simbiótico.
Simbiosis nutricional	Intercambio de nutrientes de tipo simbiótico.
Simbiosis microrrícica	Asociaciones planta-micorrizas.
Endomicorrizas arbusculares	Endomicorrización.
	Casos Nutrición Simbiosis metabólica Simbiosis nutricional Simbiosis microrrícica Endomicorrizas arbusculares





Figura 1. A, Anatomía de una interacción ecológica. Estas interacciones son encuentros entre individuos de diferentes especies. Los encuentros se producen con frecuencia variable y su duración es muy variable también, asociada al grado de "intimidad" de la interacción. Todas las interacciones tienen un resultado, que puede ser inmediato, ocurriendo durante la misma interacción (p. ej., daño a la flor por robo de néctar; caída al suelo de la semilla por fallo en la manipulación del fruto). Tales resultados tienen consecuencias tanto para las plantas como para los animales. Estas componentes de las interacciones son registrables, medibles, y cuantificables para los dos agentes interactuantes. B. Elementos de dependencia recíproca en una interacción ecológica entre un ave frugívora y una planta con frutos carnosos. Los enlaces entre nodos (barra gris) indican la intensidad de interacción, a menudo expresada en términos de frecuencia de interacción. La red de interacción frecuentista, basada en la frecuencia de interacción entre plantas y taxa animales, se estima como una red ponderada basada en el efecto por visita en un servicio ecológico específico; es decir, por ejemplo, la probabilidad de contribuir a eventos de dispersión de semillas a larga distancia o la probabilidad de contribuir polinizaciones xenógamas. Para cada enlace de la red se puede estimar la dependencia mutua entre interactuantes; en este caso de cada interacción única se puede obtener la dependencia de la planta i del animal j, dP_{ij} , y la dependencia del animal i de la planta j, dA_{ji} . La interacción es bidireccional, con dos tipos de servicios asociados; en el caso de la planta, una dependencia en la dispersión de semillas dP_{ij} y, en el caso del animal, una dependencia en la provisión de alimento dA_{ii} .(Quintero et al., 2022).



Figura 2. Matriz de interacciones y su representación vectorial para un análisis del esfuerzo de muestreo. Una matriz de tamaño S = P * A, donde P es el número de especies de plantas y A es el número de especies de animales, da lugar a una representación vectorizada de la misma que tiene P * A filas (A). Este vector ilustra todas las interacciones que podemos registrar entre cada par de especies. En una tabla de datos podemos incluir sucesivas columnas que indiquen días de muestreo, horas de observación, muestras examinadas, etc., de forma que podemos obtener una curva acumulada de interacciones registradas en función del incremento en esfuerzo de muestreo. (B) Curvas acumuladas de interacciones registradas en función de incrementos en esfuerzo de muestreo (número de días de observación muestreados) para las especies de frugívoros y de plantas con fruto carnoso en Nava de las Correhuelas (Sierra de Cazorla, Jaén, sureste España). El área sombreada ilustra el intervalo de confianza para el número de interacciones registradas tras una intensidad de muestreo determinado, y los boxplots indican la media, desviación típica y rango para los conjuntos de plantas y animales.



Figura 3. Red bipartita que ilustra las interacciones entre un conjunto de especies de plantas (P) y sus polinizadores (A) (see Inoue et al., 1990), con las especies ordenadas a lo largo de los dos ejes verticales en función del número decreciente de interacciones. (A), distribución de frecuencia del número de interacciones por especie o "grado" (k) para los conjuntos de plantas y polinizadores. Nótese el sesgo de la distribución, con numerosas especies con muy pocas interacciones y muy pocas especies altamente conectadas. (B) Distribución de probabilidad cumulativa P(k) de nodos (especies) con k interacciones, correspondiente al panel A (plantas). Nótese la escala log en los ejes. Las líneas representan los ajustes a diferentes tipos de distribuciones teóricas: línea continua, ley de potencia (power-law) $P(k) \propto k^{-\gamma}$; segmentada, ley de potencia truncada $P(k) \propto k^{-\gamma}e^{-k/k_c}$; punteada, exponencial $P(k) \propto k^{-k}$.



Figura 4. A, Interacciones de diferentes árboles de *Prunus mahaleb* (triángulos, con código numérico) con especies de polinizadores (círculos) en una población del SE de España (Jordano, 1993). B, Asortatividad de la red A, medida como la correlación de grado (k) entre cada nodo y el grado medio de los nodos a los que está conectado (k_{nn}) . La relación negativa indica una fuerte disasortatividad de las interacciones en esta red (d = -0.4327).



Figura 5. Todos los motivos de interacción bipartitos, posibles entre cuatro especies de dos modos diferentes (p. ej., dos especies de polinizadores, en rojo, y dos especies de plantas, en verde), como se muestra en el *biclique*, conjunto completamente conectado, que puede contener cuatro interacciones entre las especies animales a1, a2 y las especies de plantas p1 y p2. Hay varias homologías que, una vez reducidas, dejan el número de motivos diferentes en ocho. null, ausencia de interacciones; single (naranja), interacción especializada; spec, interacciones especializadas de dos especies; $conv_pa$ (azul), convergencia de dos especies de plantas en una misma especie de animal (generalización en la especie animal); $conv_a p$ (violeta), convergencia de dos especies de plantas, en una misma especie de animales en una misma especie de planta (generalización en la especie de planta); zeta (verde), ; cross (amarillo), combinación de una especie generalista y otra especialista; biclique (siena), todas las interacciones posibles ocurren, generalización entre especies.



Figura 6. Estructura de las redes multicapa. A, izqda., Tres redes bipartitas "clásicas", monocapa, integradas en tres capas L1, $L2 \ge L3$, describen interacciones entre unos nodos físicos, que se encuentran en todas las capas, (nodos verdes; el sombreado conecta el mismo nodo, presente en las tres capas). A, dcha., Esquema de cómo diferentes tensores (escalar, vector, matriz e hipermatrices) de rango creciente pueden contener información sobre la complejidad creciente de interacciones desde un nodo, a una red monocapa (azul), una multicapa de tres capas (diferentes colores), y multicapas más complejas que pueden contener varios aspectos (capa violeta) (modificado de De Domenico, 2022). En B se representan cuatro tipos de interacciones para diferentes plantas individuales (nodos verdes) con especies animales herbívoras florales y de follaje (nodos azules), polinizadores (naranja), dispersores de semillas (rojo), y depredadores post-dispersivos de las semillas (blanco). Cada uno de estos tipos de interacción se representa en una capa, L_1aL_3 , que podría corresponder con diferentes etapas del ciclo demográfico de regeneración natural de la población, (B): Los nodos de plantas $(P_1 - P_4)$ se repiten en cada capa: son los nodos físicos, que representan las interacciones de cada individuo P_i en la red bipartita de cada capa (los nodos de frugívoros y depredadores post-dispersivos de las semillas se han fusionado en L3). Los enlaces entre capa (multienlaces) unen los nodos de cada planta P_i y pueden representar, por ejemplo, los efectos acumulados de cada tipo de interacción sobre *fitness*.