



**Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, área Biología, sub área Ecología y Evolución  
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)**

# **SIMETRÍAS Y ASIMETRÍAS EN REDES ECOLÓGICAS DE INTERACCIONES ANTAGÓNICAS Y MUTUALISTAS**

Estudiante: Lic. Carla Rivera  
Orientador: Dra. Ana Borthagaray  
Co-Orientador: Dr. Matías Arim

Departamento de Ecología y Evolución  
Facultad de Ciencias,  
Universidad de la República

Tribunal  
Presidente: Dr. Marcelo Loureiro  
Vocal: Dr. Alvar Carranza  
Vocal: Dr. Juan Carlos Vallelisboa

junio 2014

*para Amalia,  
Alba &  
Jorge*

# Índice

AGRADECIMIENTOS.....	5
RESEUMEN.....	7
INTRODUCCIÓN.....	9
Hipótesis.....	13
Predicciones.....	13
Objetivo General.....	14
Objetivos específicos.....	14
MATERIALES Y MÉTODOS.....	15
Área de Estudio.....	15
Diseño de muestreo.....	16
Base de Datos.....	17
Redes de Co-ocurrencia.....	17
Co-ocurrencia observada.....	17
Co-ocurrencia esperada.....	18
Estimación de Redes.....	18
Métricas utilizadas.....	20
Tamaño de la red.....	20
Número de conexiones.....	20
Densidad.....	20
Conectividad.....	20
Distribución de grado.....	20
Correlación de grado.....	21
Modularidad.....	21
Anidamiento.....	22
Co-Occurrencia Negativa.....	23
Análisis Estadísticos.....	23
Bootstrap.....	23
Pruebas.....	24
RESULTADOS.....	25
Distribución de Grado.....	28
Correlación de Grado.....	30
Modularidad.....	32
Anidamiento.....	33
Co-ocurrencia Negativa.....	34
DISCUSIÓN.....	36
BIBLIOGRAFIA.....	48
ANEXO.....	59

# AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer...

A la ANII (Agencia Nacional de Investigación e Innovación) por haberme financiado la beca de maestría.

A PEDECIBA (Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas) por aceptarme como estudiante de maestría en su programa de posgrado.

A la Facultad de Ciencias por ser mi segunda casa por tantos años y haberme formado en lo que me apasiona.

A mis tutores Ana y Matías por haberme dado la oportunidad de realizar esta tesis con ellos, por ayudarme en concretar este proyecto y particularmente a Matías por haber aceptado como parte de su equipo y por abrirme las puertas de su laboratorio.

Al tribunal por sus valiosísimos aportes, comentarios y su gran disponibilidad y buena voluntad en hacer esto algo rápido y concreto.

A mis compañeros y profesores de facultad por todos sus aportes, ideas y consejos sobre como encarar las idas y venidas.

A mis compañeros del Jolgory-Lab por las hermosas salidas de campo a Barra Grande, los asados, muritos y tertulias filosóficas.

A mi bicicleta por ser mi medio de transporte de confianza, por transportarme a la Facultad por tantos años, que de otra manera se me hubiera complicado mucho mas.

A mis amigos facultativos y no facultativos, por estar siempre en la vuelta escuchando ideas locas, sosteniéndome en las caídas y aguantando cabezas.

A mi familia, entiéndase, abuelos, tios, primos por las burlas e incomprensiones de lo que hago, lo cual me permitió esforzarme mas aun en tratar de entender lo que hago.

A mis padres y mi hermana por ser ellos los principales promotores de que esto se haga realidad.

A Manu por apoyarme siempre, en los buenos y mayormente en los malos momentos que he tenido

que atravesar para concretar esta etapa. Gracias por ser mi compañero de camino en esta vida y por todo el amor incondicional que me das!!!

Al valiente lector que vaya a leer esta tesis, gracias por tu tiempo.

## RESUMEN

La naturaleza de las interacciones, tanto negativas — ej. redes tróficas — como positivas — ej. redes mutualistas — ha sido sugeridas como determinantes de atributos estructurales de las redes ecológicas. Esto ha llevado a cuestionar si la naturaleza de las interacciones determina la ocurrencia de atributos estructurales similares. Sin embargo, todas las comparaciones realizadas hasta el momento entre ambos tipos de redes, se han centrado en redes construidas con diferentes metodologías, con niveles de representación y agregación de datos disímiles, diferentes ecosistemas, estrategias de muestreo, entre otros. Por lo tanto, las diferencias estructurales entre redes negativas y positivas podrían ser producto de las incongruencias entre abordajes y no de la naturaleza de las interacciones consideradas. En esta tesis se propone identificar el papel de la naturaleza de las interacciones en la emergencia de atributos estructurales en redes ecológicas utilizando un mismo abordaje. En este sentido, las redes de co-ocurrencia permiten estimar y analizar simultáneamente interacciones negativas y positivas, generando un marco de comparación óptimo para identificar y contrastar el efecto de la naturaleza de las interacciones en la estructura de las redes. Para ello se utilizó una metacomunidad de 18 charcos temporales en la zona de los humedales del Este, Rocha, Uruguay. A partir de los datos de abundancia de las especies se generó una red de co-ocurrencias observada entre todos los charcos de la metacomunidad, la cual fue contrastada con una red de co-ocurrencias esperada generada a partir de un modelo nulo. Posteriormente, se generaron dos redes, una de interacciones negativas las cuales se consideraron solo los valores de co-ocurrencia que fueron menores a lo esperado por azar y de manera opuesta la red de interacciones positivas. La estructura de las redes de co-ocurrencia negativa y positiva fue cuantificada mediante las siguientes métricas: tamaño de la red (número de nodos), número de enlaces, densidad de conexiones, conectividad, distribución de grado, correlación de grado, modularidad, anidamiento y co-ocurrencia negativa (segregación espacial). Todas las métricas estructurales evaluadas resultaron significativas, y además dependientes de la naturaleza de la

interacción a excepción de la distribución de grado. La red de co-ocurrencias negativas presentó una mayor densidad, conectividad y mostró una estructura más anidada y con una mayor segregación espacial que la red positiva. La red de co-ocurrencias positivas resultó más diversa y con una estructura más modular, incluso con un mayor número de módulos. Congruentemente con otros estudios en redes ecológicas, varios de los atributos estructurales difieren según el tipo de interacción aunque otros frecuentemente asociados a la estabilidad de los sistemas complejos como la distribución de grado serían independientes de la naturaleza de la interacción involucrada. No obstante, cabe resaltar que a diferencia de todos los estudios anteriores hemos superado aquí importantes dudas respecto al origen de estas diferencias. Las redes negativas y positivas previamente comparadas, no solo diferían en la naturaleza de la interacción sino también en la metodología de construcción, los ecosistemas analizados, las presiones de selección involucradas, los grupos de especies estudiados y el tipo de red analizada. El presente estudio da cuenta de todos estos problemas, identificando un enfoque metodológico y analítico en donde la naturaleza de la interacción es la única diferencia en la construcción de las redes.

# INTRODUCCIÓN

Comprender las consecuencias de las perturbaciones humanas como pérdida de hábitat, extinciones de especies, invasiones biológicas, sobre los procesos que generan y mantienen la biodiversidad representa hoy un desafío central para la ecología (Chapin et al. 2000; Sala et al. 2000; Bascompte & Stouffer 2009). Muchos de los abordajes planteados han estado basados en una estimación de la diversidad, ignorando la estructura biológica subyacente — red de interacciones entre especies — que mantiene dicha diversidad (McCann 2007). Sin duda, la aproximación de redes se ha convertido en una herramienta fundamental, que permite abordar propiedades de las comunidades y metacomunidades que resultan de la interacción de sus elementos individuales que no podrían ser entendidas ni detectadas a partir de la suma de todos ellos (Urban & Keitt 2001; Proulx et al. 2005). En este contexto se ha propuesto enfocar los esfuerzos de conservación e investigación básica en las estructuras biológicas que sustentan a la diversidad (McCann 2007). Por lo tanto, identificar dichas estructuras, así como sus determinantes en materia de las relaciones entre especies, contribuiría a la comprensión y predicción de los efectos de las actividades humanas, en particular la pérdida de biodiversidad, las invasiones biológicas, el cambio en el uso del suelo y la fragmentación de hábitats (Fortuna & Bascompte 2006; Bascompte 2010; Olesen et al. 2007; Tylianakis et al. 2008; Fortuna et al. 2010; Fontaine et al. 2011).

En un contexto de redes, cinco atributos básicos reflejan la organización de las especies en las comunidades y metacomunidades, estos son la distribución de grado, la correlación de grado, la modularidad, el anidamiento y la co-ocurrencia negativa. Basadas en el número de conexiones que tiene cada especie, dos métricas que contribuyen en la caracterización de los patrones biológicos de las redes son la distribución de grado y la correlación de grado. La distribución de grado describe la distribución de frecuencia del número de conexiones de cada especie (i.e. nodo) en la red (May 2006; Proulx et al. 2005). Esto es, muchas especies presentan un bajo número de conexiones, mientras que unas pocas están conectadas a muchas especies. En este sentido, una propiedad común

de muchas redes complejas tanto bióticas como abióticas es que son de escala libre, es decir que presentan una distribución de grado del tipo ley de potencia (Barabási & Albert 1999; Strogatz 2001). Sin embargo, los sistemas ecológicos se ven representados principalmente por redes de escala amplia y de escala única y ajustan su distribución de grado a una ley de potencia trunca o exponencial respectivamente (Dunne et al. 2002a; Jordano et al. 2003). Esto es debido a impedimentos intrínsecos dentro de las comunidades naturales de establecer cierto tipo de enlaces entre las especies (Dunne et al. 2002a; Jordano et al. 2003; Bascompte & Jordano 2007; Guimaraes Jr. et al. 2007). Estas restricciones son mayormente limitantes fenotípicas, temporales o espaciales como los tiempos fenológicos de las plantas (Elton 1927; Jordano et al. 2003, 2006; Jordano & Bascompte 2009), tamaño corporal (Jordano & Bascompte 2009), abundancia numérica (MacArthur 1972), distancia entre individuos (Jordano & Bascompte 2009), solapamiento trófico (Dunne et al. 2002a), entre otros. Esto determina que no existan especies muy conectadas en las redes con distribución de grado de tipo exponencial, mientras que en redes con distribución de grado de escala amplia, la frecuencia de especies muy conectadas es menor de lo que cabría esperar en una red con una distribución de ley de potencia.

La correlación de grado es la relación entre el número de conexiones de una especie con el promedio de conexiones de sus vecinos más cercanos (Maslov & Snappen 2002; Melián & Bascompte 2002), y la pendiente observada a partir de la asociación entre correlación de grado y conectividad indica el nivel de agregación de las especies en la red. Esto sería un patrón creciente con pendiente positiva refleja simetrías entre las interacciones específicas, es decir, las especies de grado similar se relacionan entre si. Por el contrario, una pendiente negativa da cuenta de asimetrías entre las relaciones de especies, donde las especies generalistas estarían interaccionando con las especies especialistas.

Otra métrica propuesta como clave en la estabilidad de las comunidades es la modularidad (May 1972; 1973; Pimm & Lawton 1980). Esto es, la tendencia de las especies a presentar más

interacciones dentro de subgrupos que con el resto de la comunidad (May 1972; Newman & Girvan 2004).

El grado de anidamiento en las interacciones ecológicas o incidencia de especies y la segregación espacial entre especies (Lomolino 1996; Gotelli & McCabe 2002; Ulrich & Gotelli 2007; Almeida-Neto et al. 2008), constituyen dos atributos básicos de las comunidades (Bascompte et al. 2003; Bascompte & Jordano 2007; Joppa et al 2010) y metacomunidades (Gotelli 2000; Ramos-Jiliberto et al. 2009). En un contexto biogeográfico, el anidamiento se ha sido descrito tempranamente como un patrón no aleatorio en el cual las especies presentes en las islas más pobres son un subconjunto de las islas más ricas (Atman & Patterson 1993).

Similarmente en redes ecológicas es entendido como la tendencia de las especies raras a co-ocurrir con las especies con mayor incidencia en la comunidad o metacomunidad (Bascompte et al. 2003). Esto es, especies especialistas interactúan con sólo un subconjunto de las especies que interactúan con las especies generalistas. Esta especificidad en el patrón de interacciones promueve una mayor probabilidad de persistencia de las especies raras, y una alta redundancia funcional entre las especies más comunes (Bascompte et al. 2003; Vázquez & Aizen 2004). En la misma línea que el anidamiento, los patrones de co-ocurrencia permiten estimar la segregación de especies en el espacio (Stone & Roberts 1990, Gilpi & Diamond 1982; Connor & Simberloff 1979). Cabe resaltar que todos los atributos descritos, que serán abordados en esta tesis, son componentes esenciales de las redes complejas con un rol central en la estabilidad de las comunidades y metacomunidades.

En ecología se han reconocido dos tipos de redes en base a la naturaleza de sus interacciones: las negativas (relaciones de consumo y segregación entre especies, ej. Paine 1980; Connell 1961; Menge 1976) y las positivas (mutualismo y respuesta común de distintas especies al mismo ambiente biótico y abiótico, ej. Callaway 1995; Bertness & Leonard 1997; Bruno et al. 2003). Sin duda, entre éstas las redes tróficas y las redes mutualistas han dominado la literatura ecológica. Las redes tróficas son aquellas en donde las interacciones entre pares de especies son

principalmente de consumo entre depredadores y sus presas (Pimm 1991) o entre parásito y hospedero (Lafferty et al. 2006) y se pueden describir como un grafo unipartito, en donde todas las especies tienen el potencial de interactuar con todos los componentes de la red. El otro tipo de red altamente caracterizado en ecología son las redes mutualistas. Estas se basan en interacciones que son esencialmente positivas o beneficiosas entre pares de especies para ambos grupos (ej. polinizadores-plantas, dispersores de semillas-frutos, simbiote-hospedero). Estas se pueden describir como grafos bipartitos, donde la conexión se observa entre clases de especies (ej. clase: polinizadores y clase: plantas) sin interacciones dentro de las clases (Bascompte et al. 2003).

Una de las limitantes a la comprensión de fenómenos emergentes, como los atributos estructurales de redes (ej. modularidad, anidamiento), es la estimación de la importancia de los procesos a menor escala en la generación de patrones a escalas superiores (Levins 1992; Mayr 2004). La naturaleza de las interacciones, tanto negativas (ej. redes tróficas) como positivas (ej. redes mutualistas) han sido sugeridas como determinantes de atributos estructurales de las redes ecológicas (Thébault & Fontaine 2010). Notablemente, mientras que algunos atributos estructurales son comunes entre redes de interacciones negativas y positivas, otros han mostrado estructuras contrastantes y con efectos opuestos en la estabilidad de ambas redes (ver Thébault & Fontaine 2010; Fontaine et al. 2011). Esto ha llevado a cuestionar si la naturaleza de las interacciones determina la ocurrencia de atributos estructurales similares (Thébault & Fontaine 2008; Ings et al. 2009; Bascompte 2010). De ser así, las estructuras comunes representarían atributos asociados a la estabilidad de la red, independiente de la naturaleza de las interacciones, mientras que los aspectos estructurales que difieran entre tipos de interacciones permitirían detectar atributos sensibles a la naturaleza de las interacciones.

Un aspecto interesante, es que los estudios enfocados en redes tróficas y mutualistas han sido esencialmente analizados de forma separada (Bertness & Callaway 1994; Melián & Bascompte 2002; Bascompte 2009; Bascompte 2010; Genini et al. 2010; Fontaine et al. 2011; Kefi et al. 2012).

Dichos abordajes han contribuido de manera relevante al entendimiento de las comunidades, pero generando resultados aislados con poca síntesis sobre las estructuras observadas en ambos tipos de redes (Thébaud & Fontaine 2010; Bascompte 2010; Fontaine et al. 2011). En esencia, la consideración aislada de la naturaleza de la interacción sobre la estructura de las redes ecológicas ha dificultado las comparaciones entre redes de interacciones negativas y positivas. En este sentido, las diferencias en la estructura de ambas redes podría ser producto de las incongruencias entre abordajes y no de la naturaleza de las interacciones consideradas. En esta tesis, se propone un mismo abordaje para el análisis de redes negativas y positivas. Los patrones de co-ocurrencia representan uno de los atributos comunitarios más considerados en ecología (Darwin 1859; Diamond 1975), típicamente estimados por índices que describen la segregación negativa o positiva de pares de especies entre comunidades (Ulrich 2004; Ulrich & Gotelli 2007; Ulrich et al. 2009). La representación de dichos patrones de co-ocurrencia en redes permitirían estimar y analizar simultáneamente interacciones negativas y positivas. Por tanto, las redes de co-ocurrencia representan un contexto ideal para evaluar la conexión entre la emergencia de atributos estructurales de las redes y la naturaleza de las interacciones que la generan. En este contexto, esta tesis representará un avance significativo hacia la comprensión de la importancia de las interacciones positivas y negativas en la estructura de las comunidades y los sistemas complejos en general.

### *Hipótesis*

Algunos atributos estructurales de las redes —e.j. modularidad y anidamiento— dependen de la naturaleza de las interacciones entre sus componentes, mientras que otros —e.j. conectividad— se relacionan con la estabilidad y funcionamiento del sistema independientemente del tipo de interacción.

### *Predicciones*

1: Los atributos de red dependientes del tipo de interacción presentarán patrones estructurales opuestos en redes de interacciones negativas y positivas.

2: Los atributos de red que no dependen de la naturaleza de la interacción serán similares e independientes del tipo de interacción considerada.

### *Objetivo General*

Evaluar la relación entre la naturaleza de las interacciones (negativas y positivas) y la emergencia de atributos estructurales en redes de co-ocurrencia negativas y positivas en un sistema de charcos temporales.

### *Objetivos específicos*

1: Estimar una red de co-ocurrencia negativa y otra positiva para una metacomunidad de charcos temporales.

2: Para cada red estimar las siguientes métricas: tamaño de la red, número de conexiones, densidad de conexiones, conectividad, distribución de grado, correlación de grado, modularidad, anidamiento y co-ocurrencia negativa.

3: Contrastar las estructuras observadas en cada una de estas redes.

# MATERIALES Y MÉTODOS

## *Área de Estudio*

La zona de estudio se encuentra cercana a la localidad de Castillos (Departamento de Rocha), la cual abarca dos predios privados ubicados sobre la Ruta 9, km 248, "Barra Grande" y "El Gurí" (figura 1). El paisaje predominante consiste en pradera natural pastoreada extensivamente por ganado bovino y ovino. El sistema de estudio está conformado por un conjunto de charcos temporales. Estos se forman en depresiones del terreno de superficie variable sobrepasando rara vez los 30 cm de profundidad promedio. Presentan la característica de que son anuales, se forman con las lluvias de otoño permaneciendo con agua hasta mediados de la primavera, cuando la pérdida por evaporación supera a la precipitación y escorrentía (Laufer et al. 2009). Al comenzar los días de mayor temperatura y fotoperíodo, en primavera y verano, éstos se secan. Una vez secos permanecerán así hasta que vuelvan a acumular agua al otoño siguiente. Esto implica que el sistema se reinicia todos los años. En la zona mencionada existe un conjunto de más de 50 charcos temporales, presentando diferencias de área de hasta 5 órdenes de magnitud (Piñeiro-Guerra 2008; Laufer et al. 2009) y con una buena delimitación que facilita su estudio. Estos charcos presentan una importante diversidad de organismos con diferentes adaptaciones a este particular régimen hídrico. En los mismos se han colectado e identificado más de 120 especies vegetales, 200 de invertebrados, 5 de peces y 4 de anfibios abarcando la metacomunidad animal 7 órdenes de magnitud en tamaños corporales (Laufer et al. 2009; Arim et al, 2010). A nivel de paisaje este sistema puede considerarse como una red de charcos conectados por un flujo de individuos. Al inicio de cada temporada, todos los charcos podrían potencialmente ser colonizados por el mismo conjunto de especies. Estas características físicas y biológicas hacen a este sistema un excelente modelo de estudio para evaluar la importancia de factores locales y regionales en la estructuración de las comunidades biológicas. Esta tesis trabajó con los invertebrados y vertebrados estrictamente

acuáticos que habitan 18 charcos y utilizó una escala metacomunitaria para sus análisis.

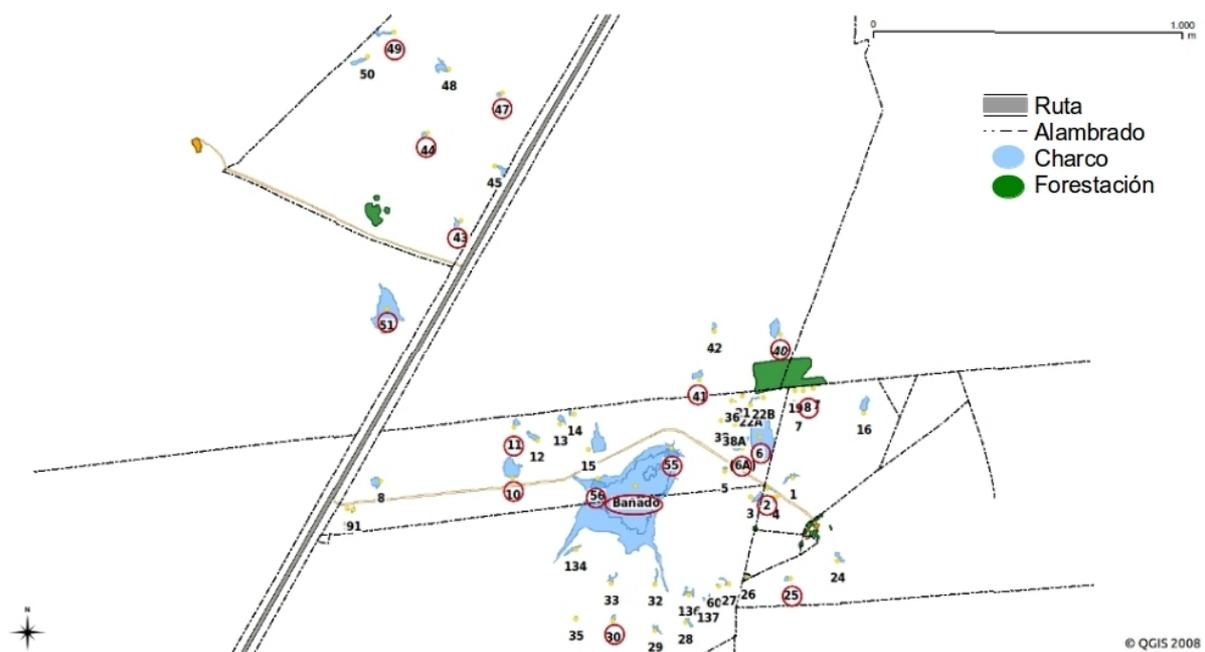


Figura 1: Mapa del área de estudio. Metacomunidad de charcos temporales en la localidad de Castillos, Departamento de Rocha, Uruguay. En los círculos rojos se pueden observar los 18 charcos utilizados para este estudio.

### Diseño de muestreo

Los datos utilizados para esta tesis fueron recolectados en el muestreo del mes de agosto del año 2008. En cada charco temporal se tomaron 5 muestras equidistantes utilizando como transecta el diámetro mayor y menor de cada charco. Cuando el diámetro mayor era menor a 10 metros se tomó una muestra cada 2 metros y cuando era mayor a 50 metros se tomó una muestra cada 10 metros. Esto pretende captar la existencia de gradientes dentro del charco. Cada una de las muestras colectadas equivale a una unidad muestral para la metacomunidad. Las muestras se colectaron con un calderín utilizando una técnica estandarizada. Esta consistió en barrer con movimientos en `S` 3 veces el punto de muestreo y luego peinar desde el fondo a la superficie 3 veces más. Los individuos vertebrados colectados fueron anestesiados con una sobredosis de 2-fenoxietanol. Posteriormente las muestras se almacenaron en bolsas de nylon, se fijaron con 4% de formaldeído y

se etiquetaron para su posterior procesamiento en el laboratorio. En el laboratorio de la Sección Vertebrados de la Facultad de Ciencias se identificaron cada uno de los individuos al nivel taxonómico más bajo posible y se registró el largo, ancho y altura del cuerpo, para calcular el biovolumen de cada taxa como el volumen de un elipsoide o un cilindro según correspondiera el caso.

### *Base de Datos*

A partir del diseño metodológico descrito y de los datos colectados se procedió a armar una base de datos para generar posteriormente las redes de co-ocurrencias positivas y negativas a nivel de toda la metacomunidad de charcos temporales. El armado consistió en dos pasos. En primer lugar, se generó una base que contenía como información únicamente a las especies, los charcos y la unidad muestral a la que pertenecían. Esta base se denominó *base de datos original*. Posteriormente, se identificaron y eliminaron las especies presentes una única vez en todo el sistema. Al ser su abundancia igual a 1, estas especies no co-ocurren con otras dentro de la metacomunidad. Esta base se denominó *base de datos filtrada* y fue utilizada para generar las redes de co-ocurrencia.

### *Redes de Co-ocurrencia*

Para estimar las redes de co-ocurrencia, primero se generó una matriz binaria de especie por unidad muestral donde se exhiben las presencias y ausencias de cada una de las especies en relación a cada una de las unidades muestrales. De este modo, los totales marginales de las filas dan cuenta del número de veces que una especie  $i$  ocurre en toda la metacomunidad.

### Co-ocurrencia observada

A partir de la matriz de especies por unidad muestral se calculó la cantidad de veces que un

par de especies  $i$ - $j$  co-ocurren en todas las unidades muestrales. Este valor obtenido da cuenta de la co-ocurrencia absoluta entre el par de especies  $i$  y  $j$  a través de todo el sistema de charcos ( $N=18$ ). De este modo, se creó una matriz de especie por especie (matriz de co-ocurrencia) a nivel metacomunitario, donde el valor de cada celda corresponde a la co-ocurrencia observada entre las especies  $i$ - $j$ .

### Co-ocurrencia esperada

Para evaluar la significancia de cada uno de los valores de co-ocurrencia observados entre un par de especies  $i$ - $j$ , se utilizó un modelo nulo implementado en la función *nullmodel* incorporada en el paquete *bipartite* del software R (Dormann et al. 2008). Esta función requiere una matriz como molde, en este caso fue la matriz de especie por unidad muestral, manteniendo los totales marginales y el número total de ocurrencias idénticos a la matriz observada (método *swap.web*). En esencia este modelo, distribuye al azar las especies en las unidades muestrales. De este modo, se construyeron 3000 matrices de especie por unidad muestral, a partir de las cuales se generaron 3000 matrices de co-ocurrencia esperada siguiendo el mismo procedimiento descrito para la red de co-ocurrencia observada.

### *Estimación de Redes*

A partir de la matriz de co-ocurrencia observada se crearon dos tipos de redes de co-ocurrencia, una de interacciones negativas y otra de interacciones positivas. Para generar las redes de interacciones negativas sólo se consideraron aquellas co-ocurrencias que se encontraban por debajo a lo esperado por azar. De manera opuesta, para la red de interacciones positivas, fueron considerados sólo los valores de co-ocurrencia superiores a lo esperado por azar. La evaluación de la significancia de las conexiones entre especies en ambos tipos de redes se realizó contrastando la matriz de co-ocurrencia observada vs. las matrices de co-ocurrencia esperada. Para ello, a partir de

los 3000 modelos nulos se generó una distribución de co-ocurrencias esperadas para cada celda de la matriz de co-ocurrencia observada. Esto último permitió obtener una distribución de co-ocurrencias esperada para cada valor de co-ocurrencia en la matriz observada, identificando en cada caso los cuantiles 0,025 y 0,975. A partir de esto se crean con fines comparativos dos matrices con los valores críticos en cuyas celdas están los valores inferiores y superiores críticos de conexiones azarosas. De este modo, la significancia de la co-ocurrencia de un par de especies  $i-j$  se evaluó contrastando los valores de cada una de las celdas de la matriz observada con su celda correspondiente en las matrices de valores críticos. Aquellas celdas observadas que contenía un valor inferior con su correspondiente en la matriz de valores críticos inferiores, se les asignó un valor de 1, mientras que al resto de las celdas se le asignó un valor de 0, construyendo así la red de interacciones negativas. Por otro lado, la red de interacciones positivas fue armada asignando un valor de 1 a los valores de co-ocurrencia observados que estaban por encima de los valores de la matriz de valores críticos superiores. Los valores de co-ocurrencia que se encuentren dentro del rango de los cuantiles 0,025 y 0,975 fueron considerados como interacciones que no difieren del azar y no serán analizadas en esta instancia.

La red de co-ocurrencias negativa y positiva significativas obtenidas se denominaron *red completa*. Estas redes están formadas por todas las especies independientemente si éstas están conectadas o no a otras especies dentro de la red. Por otro lado, se creó una *red conectada* para ambos tipos de interacciones, la cual contiene únicamente a las especies que sí presentaron enlaces con otras. Esto se evaluó eliminando de la red completa las filas y columnas cuya suma era cero en ambas indicando la no existencia de co-ocurrencia. Finalmente se identificó el componente más grande de la red conectada, esto es, el subgrupo que contiene el mayor número de nodos (Prolux et al. 2005; Newman 2010).

## Métricas utilizadas

La estructura de las redes de co-ocurrencia negativa y positiva fue cuantificada mediante las siguientes métricas: tamaño de la red, número de conexiones, densidad, conectividad, distribución de grado, correlación de grado modularidad, anidamiento y segregación espacial. Todos los análisis fueron realizados sobre la red conectada excepto para la modularidad la cual fue evaluada sobre el componente mayor.

- Tamaño de la red: número total de nodos o especies,  $S$  (Dunne et al. 2002b).
- Número de conexiones: cantidad de enlaces observados en la red,  $L$  (Dunne et al. 2002b).
- Densidad de conexiones: número de enlaces por especie,  $L/S$  (Dunne et al. 2002b). Da cuenta del promedio de enlaces por especie (Montoya et al. 2006; Tylianakis et al. 2007).
- Conectividad: relación entre número de enlaces realizados y número máximo de enlaces posibles,  $(2*L)/S(S-1)$  (Dunne et al. 2002b; Newman 2003).
- Distribución de grado: describe la distribución de frecuencia del número de enlaces que presenta cada especie, i.e. grado (May 2006; Proulx et al. 2005). Típicamente es representada con una distribución acumulada inversa, la cual indica la fracción de especies que tienen un grado igual o mayor a  $k$  (Newman 2005). La forma de esta distribución ajusta típicamente a 3 modelos diferentes, i) exponencial  $P(k) \sim \exp(-\gamma k)$ , ii) ley de potencia  $P(k) \sim k^{-\gamma}$  y iii) ley de potencia trunca  $P(k) \sim k^{-\gamma} \exp(-k/k_x)$ , donde  $\gamma$  es el parámetro de escalamiento a ajustar y  $k_x$  es valor de corte crítico donde  $P(k)$  decae de manera exponencial (Jordano et al. 2003, 2006). La distribución exponencial se caracteriza por ser una distribución de escala única, es decir que un único valor describe a la distribución, la media de los enlaces sobre los nodos. Mientras que la distribución ley de potencia y ley de potencia trunca no presentan un único valor de escala, y por eso se denominan de escala libre y escala amplia respectivamente (Jordano et al. 2003, 2006). El ajuste de los datos fue por mínimos cuadrados y la significancia del parámetro  $\gamma$  fue evaluada con un t-Student. El criterio de selección del modelo fue mediante su valor de

AIC (Akaike Information Criterion). Cuando la diferencia entre los valores de AIC fue menor a 2 unidades se consideraron ambos modelos con un buen soporte empírico y por lo tanto válidos para realizar las inferencias (Burham & Anderson 2002). La función utilizada para su cálculo fue *degredistr* del paquete *bipartite* del R (Dormann et al. 2008). Se registró el valor estimado del parámetro  $\gamma$  con su error estándar y significancia, el  $R^2$  y AIC para los 3 modelos en ambas redes. La distribución se representó gráficamente como la fracción de nodos con grado  $k$  acumulada  $P(k)$  en función del grado  $k$ .

- **Correlación de grado:** es la relación entre la conectividad o grado  $k$  de cada especie con el promedio de conexiones que tienen sus vecinos (especies enlazadas de manera directa) (Maslov & Sneppen 2002; Melian & Bascompte 2002). Para evaluar si la correlación de grado era independiente del tipo de red fue realizado un análisis de covarianza (ANCOVA). El modelo de partida fue:  $ax^2 + ax^2:b + ax + ax:b + b$ , donde  $a$  es el grado de la especie y  $b$  el tipo de interacción expresada como una variable categórica (0 = red negativa, 1 = red positiva), las variables numéricas fueron transformadas a escala log. Este modelo considera como efectos fijos y explicativos el grado de la especie, el grado al cuadrado, el tipo de red y la interacción estadística entre el tipo de red con el grado y con el grado al cuadrado. La selección del modelo más simple fue realizada con la función *stepAIC* del paquete *MASS* del R (Venables & Ripley 2002). Esta función selecciona el mejor modelo, simplificando paso a paso los parámetros y utilizando como criterio el AIC. Posteriormente fueron comparados el modelo de partida con el final a través de un ANOVA para evaluar cual modelo es el que presenta un mejor ajuste por método de parsimonia. Los datos fueron graficados en un mismo par de ejes en escala log-log.

- **Modularidad:** representa el nivel de compartimentalización de las especies dentro de las redes (Krause et al. 2003; Newman 2006) y refiere a la tendencia de un grupo de especies a interactuar más entre sí que con el resto de las especies de la red formando compartimientos o

módulos (Stouffer & Bascompte 2011). La función utilizada para su cálculo fue *spinglass.community* del paquete *igraph* del R (Csardi & Nepusz 2006). El algoritmo de detección de la modularidad utilizado es un método no jerárquico definido por Newman & Girvan (2004). Este requiere para calcular que la red se encuentre totalmente conectada. Por lo tanto, para esta métrica se utilizó el componente mayor de ambas redes. El algoritmo presenta la característica de que el valor resultante varía entre corridas. Para determinar que los valores no fueran muy diferentes entre sí, se evaluó si el método utilizado tiene error de observación en sus sucesivas repeticiones. Para esto se calcularon 1000 valores de modularidad con la función para cada red y se evaluaron significativamente con una distribución teórica de t-Student. Los módulos fueron exhibidos en la red de interacciones discriminados con diferentes colores e identificados con el número de módulo al que pertenecen.

- Anidamiento: tendencia de las especies raras a co-ocurrir con las especies con mayor incidencia en la metacomunidad. Este patrón ha sido definido formalmente a través del índice *NODF* (nestedness metric based on overlap and decreasing fill) por Almeida-Neto y colaboradores (2008). El *NODF* es una de las métricas más usadas para analizar patrones de anidamiento por su robustez estadística. (Almeida-Neto et al. 2008). La otra métrica tradicionalmente empleada para describir anidamiento es la temperatura *T*, propuesta por Atmar & Patterson (1993). Si bien la temperatura ha sido históricamente más empleada el *NODF* tendría un mejor desempeño estadístico, siendo la métrica trabajada en esta tesis. Los valores de anidamiento observados fueron contrastados contra un modelo nulo basado en 3000 matrices de co-ocurrencia aleatorias (Gotelli 2001) generadas con la función *oecosimu* del paquete *vegan* del R (Oksanen et al. 2013), con el algoritmo *quasiswap* (Miklós & Podani 2004) y dejando fijos los totales de filas y columnas. Las métricas de anidamiento fueron estandarizadas, expresándose como valores de *Z*.

- Co-Ocurrencia Negativa: estima la segregación de especies, y se puede medir a través del índice C-score (Stone & Roberts 1990). Para un par de especies  $i-j$ , C-score  $i-j = (R_i - S)(R_j - S)$ , donde  $R_i$  es el total de presencias de la especie  $i$  en la fila  $i$ ,  $R_j$  es el total de la fila  $j$ , y  $S$  es el número de sitios en los cuales ambas especies están presentes, en este caso especies con las que co-ocurren. Primero se calcula para todos los pares de especies  $i-j$ , y luego se promedia para obtener el valor de toda la metacomunidad. La significancia de esta métrica fue evaluada con los mismos modelos nulos empleados para las métricas de anidamiento. Las métricas de co-ocurrencia negativa fueron estandarizadas, expresándose como valores de  $Z$ .

### *Análisis Estadísticos*

Se realizaron diversos análisis estadísticos para evaluar la significancia en la diferencia de los valores obtenidos de algunas métricas entre las redes negativa y positiva. El nivel de significancia utilizado fue menor o igual a 0,05. El método no paramétrico varió según la característica de la métrica a comparar pudiendo ser por Bootstrap o una Prueba de Kolmogórov-Smirnov.

### Bootstrap

Se elaboró un modelo nulo en base a una rutina de remuestreo para determinar la existencia de diferencias estadísticamente significativas entre las redes más allá de diferencias sistemáticas en las métricas asociadas al tamaño de las redes (ej.. Dunne et al. 2002a). Específicamente, el tamaño de la red se asocia con su densidad, conectividad y modularidad (Cohen et al. 1990). El método aquí utilizado evita que la comparación de las métricas entre las redes negativas y positivas no este sesgada por el tamaño de cada una de ellas. Dicha función utiliza un método de re-muestreo para obtener la estimación del estadístico requerido y la construcción de los intervalos de confianza

(Efron 1979). La función produce dos redes de 30 nodos muestreados al azar de las redes negativas y positivas originalmente estimadas. El test calcula la diferencia entre el valor de cada métrica para la red negativa menos la red positiva. Este procedimiento se repitió 10000 veces generando una distribución de valores. Luego se calcularon los cuantiles al 0,025 y 0,975, obteniéndose así los intervalos de confianza. De este modo, para que la diferencia de la métrica evaluada sea estadísticamente significativa, el cero debe estar fuera del intervalo de confianza.

### Pruebas

Para evaluar si existen diferencias significativas entre la distribución de grado de la red negativa y positiva se realizó una prueba de Kolmogórov-Smirnov (K-S). En esencia esta prueba consiste en determinar si ambas muestras fueron obtenidas a partir de dos distribuciones idénticas. Asimismo, para evaluar la existencia de diferencias significativas entre los valores de anidamiento y co-ocurrencia negativa de la red positiva y negativa se utilizó el valor de z estandarizado.

## RESULTADOS

De los 6784 individuos correspondientes a 234 especies de la base original (anexo 1), se descartaron 82 especies en una primera etapa por haber sido colectadas una única vez en todo el muestreo, no pudiendo por tanto tener co-ocurrencias con otras especies. Esto resultó en un total de 6702 individuos y 152 especies (anexos 1), las cuales formaron parte de la base filtrada y de la que se obtuvieron las redes de interacciones completa y conectada.

La *red de co-ocurrencias completa* contiene un total de 152 especies en cada red (figura 2). Si bien el número de enlaces, la densidad de enlaces y conectividad resultaron mayores en la red positiva (tabla 1), no se detectaron diferencias significativas en las métricas entre ambas redes (tabla 2). De las 152 especies presentes únicamente 44 establecieron co-ocurrencias significativas menor de lo esperado por azar y 116 especies establecieron co-ocurrencias significativas mayor de lo esperado por azar generando las *redes conectadas de interacciones negativas y positivas* respectivamente (figura 3, anexos 2 y 3). La redes de co-ocurrencias negativa y positiva conectada sí mostraron diferencias significativas en sus valores de densidad y conectividad (tabla 1).

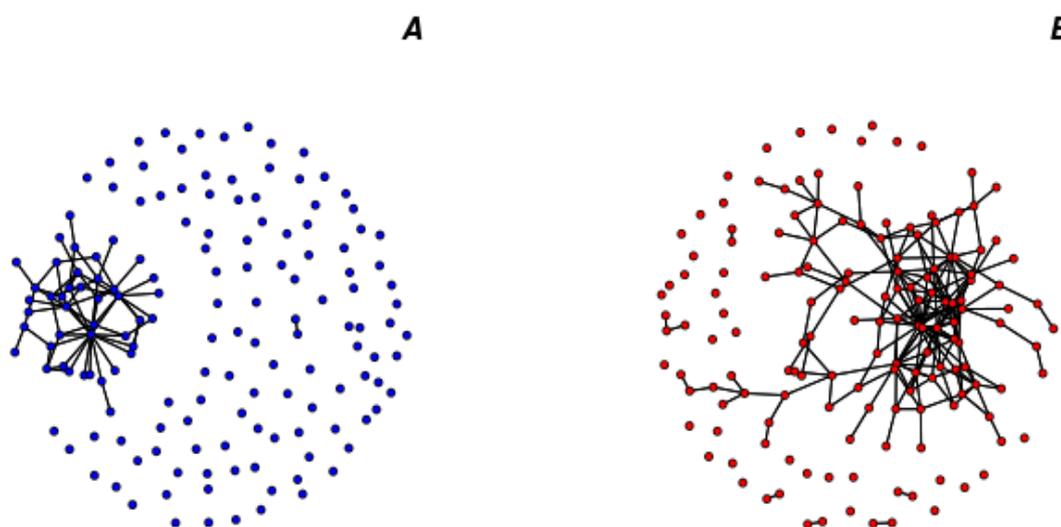


Figura 2: Red completa de interacciones negativas (A) y positivas (B) representadas con un diseño fruchterman-reingold. El 29 % y 76% de las especies presentó conexiones significativas en la red negativa y positiva, respectivamente. (Las especies aisladas no presentan co-ocurrencias significativas).

Tabla 1: Características básicas de la estructura de las redes de co-ocurrencia. Se presenta la cantidad de nodos (S), cantidad de enlaces (L), el promedio de enlaces por nodo (Densidad) y la Conectividad comparando ambas redes para la red completa, conectada y el componente más grande (Mayor). (\*) diferencias estadísticamente significativas entre ambas redes para la métrica evaluada, a partir del test de re-muestreo (ver tabla 2).

Red	S		L		Densidad		Conectividad	
	-	+	-	+	-	+	-	+
Completa	152	152	67	210	0,44	1,38	0,0058	0,0181
Conectada	44	116	67	210	<b>1,52 *</b>	<b>1,81 *</b>	<b>0,0692 *</b>	<b>0,0312 *</b>
Mayor	42	103	66	203	1,57	1,97	0,0748	0,0382

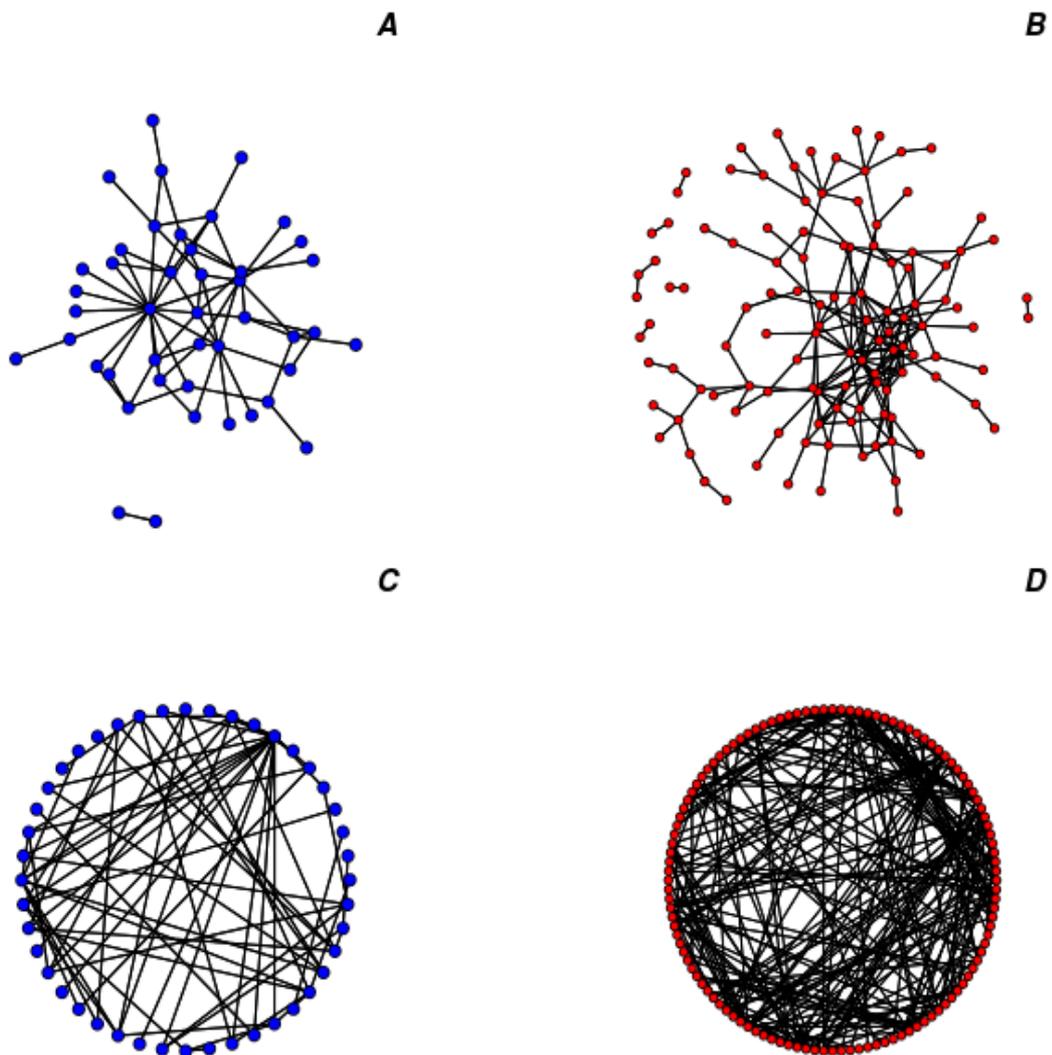


Figura 3: Red conectada de interacciones negativas (A, C) y positivas (B, D) representadas con un diseño fruchterman-reingold y un diseño circular respectivamente.

En este sentido, el valor de densidad de enlaces fue mayor en la red positiva que en la negativa. Sin embargo, la diferencia en el test de re-muestreo fue positiva (rango de valores entre 2,5 y 97,5 superior a cero), indicando mayor densidad en la red negativa al controlar el efecto del tamaño de la red a pesar de que la red positiva exhiba un valor superior en la red conectada observada. Contrariamente a lo obtenido para la densidad, el valor de conectividad fue el doble para la red negativa conectada observada con respecto a la positiva. En este caso, la diferencia en el test de re-muestreo también fue positiva indicando mayor conectividad en la red negativa al evaluar la métrica

en redes simuladas de igual cantidad de nodos. En suma, la densidad de enlaces y la conectividad son estadísticamente mayores en la red negativa. Asimismo, en ambas redes fue posible identificar un componente mayor y varios componentes pequeños compuestos por 2 y 3 nodos. La red negativa exhibió 2 componentes, uno mayor formado por 42 especies, y otro menor formado por dos especies, mientras que la red positiva mostró 7 componentes, uno principal (103 especies) y 6 pequeños con 2 o 3 nodos (figura 3). A nivel del componente mayor las diferencias entre métricas no fueron significativas, a excepción de la modularidad (tabla 2).

*Tabla 2: Rango de valores para los cuantiles calculados en el test de re-muestreo. El test calcula si existen diferencias significativas entre ambas redes para las métricas Densidad, Conectividad y Modularidad. Si el rango de valores no incluye al cero, las diferencias entre métricas son estadísticamente significativas. (\*) métrica con diferencias significativas según el tipo de red a partir del test de re-muestro por bootstrap (ver tabla 1).*

<b>Métrica</b>	<b>Red</b>	<b>2,5%</b>	<b>50%</b>	<b>97,5%</b>
Densidad	Completa	-0.50	-0.167	0.10
	<b>Conectada *</b>	0.033	0.57	1.03
Conectividad	Mayor	-0.47	-0.167	0.10
	Completa	-0.033	-0.011	0.0067
	<b>Conectada *</b>	0.0022	0.03778	0.069
Modularidad	Mayor	-0.031	-0.011	0.0044
	<b>Mayor *</b>	-0.102	-0.090	-0.082

### *Distribución de Grado*

La distribución de grado de la red de co-ocurrencias negativa siguió una distribución de tipo exponencial o ley de potencia trunca (figura 4A), no pudiendo distinguirse el mejor modelo por ser la diferencia entre los AIC menor a 2 (tabla 3). En el caso de la red de co-ocurrencias positiva, la distribución de grado siguió una distribución de ley de potencia trunca (figura 4B, tabla 3).

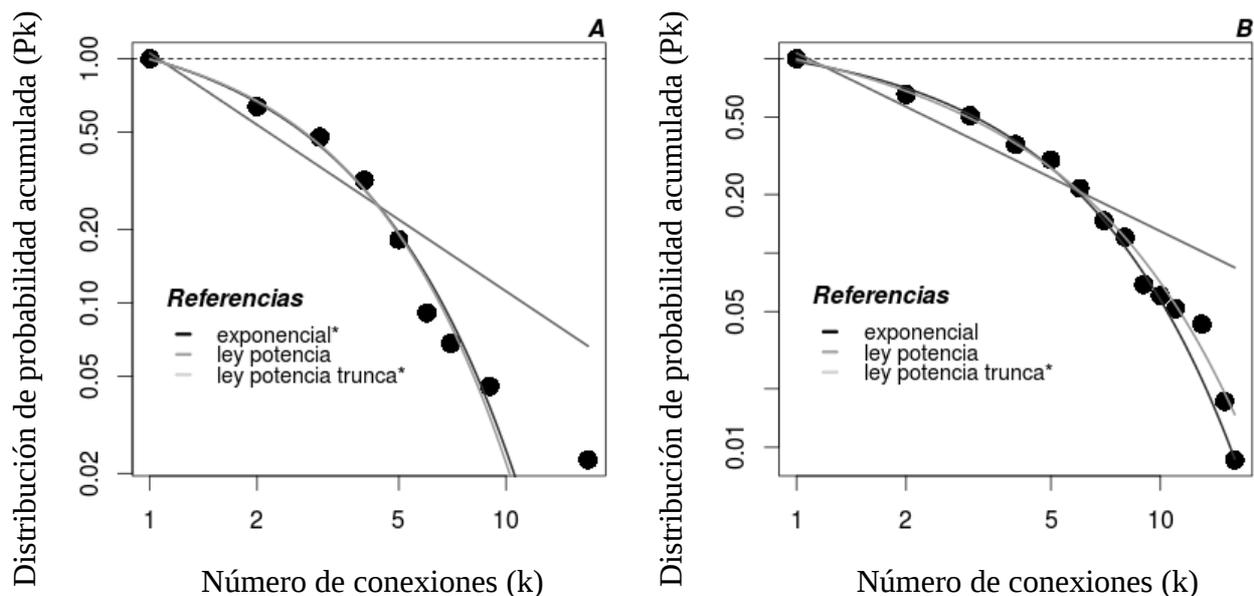


Figura 4: Distribución de grado para la red negativa (A) y la red positiva (B). Distribución de probabilidad ( $P(k)$ ) de nodos con  $k$  interacciones. Se graficaron los 3 modelos utilizados para ajustar los datos, exponencial, ley potencia y ley potencia trunca. El modelo exponencial y ley de potencia trunca mostraron ambos un buen soporte empírico en el ajuste no pudiendo diferenciarse en términos de AIC para la red negativa, mientras que para la red positiva el modelo ley potencia trunca fue el que ajustó mejor (tabla 3). Ambas distribuciones no mostraron diferencias estadísticamente significativas según el test de Kolmogórov-Smirnov  $D = 0.3235$ ,  $p = 0.3194$ .

Tabla 3: Valores de AIC, parámetro de ajuste ( $\gamma$ ) con su significancia, error estándar (error), y  $R^2$  de cada uno de los modelos evaluados para el ajuste de la distribución de grado en ambas redes de interacciones. (†) Modelo que presentó un mejor ajuste según AIC; (\*) parámetro  $\gamma$  y significativo.

Red	AIC		$\gamma$		error		$R^2$	
	-	+	-	+	-	+	-	+
<i>Modelo</i>								
Exponencial	-35,64 †	-63,50	0,41 *	0,31 *	0,018	0,01	0,997	0,997
Ley Potencia	-14,39	-29,39	0,98 *	0,92 *	0,11	0,075	0,971	0,973
Ley Potencia Trunca	-33,94 †	-71,97 †	-0,68	0,19 *	0,15	0,053	0,997	0,999

El parámetro de ajuste  $\gamma$  en todos los casos fue significativo y menor a 1, excepto para el modelo de ley potencia trunca de la red negativa. No se detectaron diferencias significativas en las distribuciones de grado entre ambos tipos de redes (test Kolmogórov-Smirnov,  $D = 0,3235$ ,  $p = 0,3194$ ). En término comparativos la distribución de grado sería independiente del tipo de interacción aunque un atributo relevante como determinante en la estructura de la redes de

interacciones.

### *Correlación de Grado*

El modelo final del ANCOVA fue:  $-ax^2 + ax + ax:b + b$ , donde  $a$  era el grado de cada especie y  $b$  el tipo de red (0 = negativa, 1 = positiva). Este resultado dio cuenta de un efecto significativo y negativo con el grado al cuadrado, el tipo de red y la interacción entre el grado y el tipo de red para explicar el comportamiento de la correlación de grado de ambas redes (tabla 5). Ambas redes dan cuenta de una tendencia decreciente no lineal. Este resultado general indica que las especies con muy alta y baja conectividad (o grado) se relacionan con especies cuyos vecinos tienen baja conectividad. La red negativa comienza a disminuir sus valores de correlación a valores intermedios de grado. Mientras que la red positiva presenta un patrón leve en forma de joroba o casi no exhibe patrón al ser la línea de ajuste casi plana (figura 5). La media de la variables analizada es superior en la red negativa que en la positiva a valores bajos de conectividad. Esto sugiere que en promedio las especies de la red negativa tienen más vecinos con mayor conectividad. No obstante, a valores altos de conectividad es la red positiva la que presenta valores superiores de media para la variable correlación de grado. Si bien, las tendencias observadas en ambas redes representan un patrón no lineal, existe una interacción estadística significativa entre el grado de las especies y el tipo de red al que pertenecen, indicando la dependencia entre la correlación de grado y el tipo de red.

Tabla 4: Parámetros del modelo final del ANCOVA para evaluar los efectos sobre la correlación de grado. Se muestra el valor estimado de cada parámetro, error estándar (error) y su valor de p. Los parámetros del modelo fueron: (k) grado; (tipo) tipo de red (0 = negativa, 1 = positiva). (.)  $p < 0,1$ ; (\*)  $p < 0,05$ ; (\*\*)  $p < 0,01$ ; (\*\*\*)  $p < 0,001$ .

Parámetro	Valor Estimado	Error Std.	p-valor
intercepto	2,44	0,19	$2 \times 10^{-6}$ ***
k	0,17	0,18	0,302
$k^2$	-0,15	0,05	0,0037 **
tipo	-1,05	0,21	$2 \times 10^{-6}$ ***
k:tipo	0,45	0,13	0,00069 ***

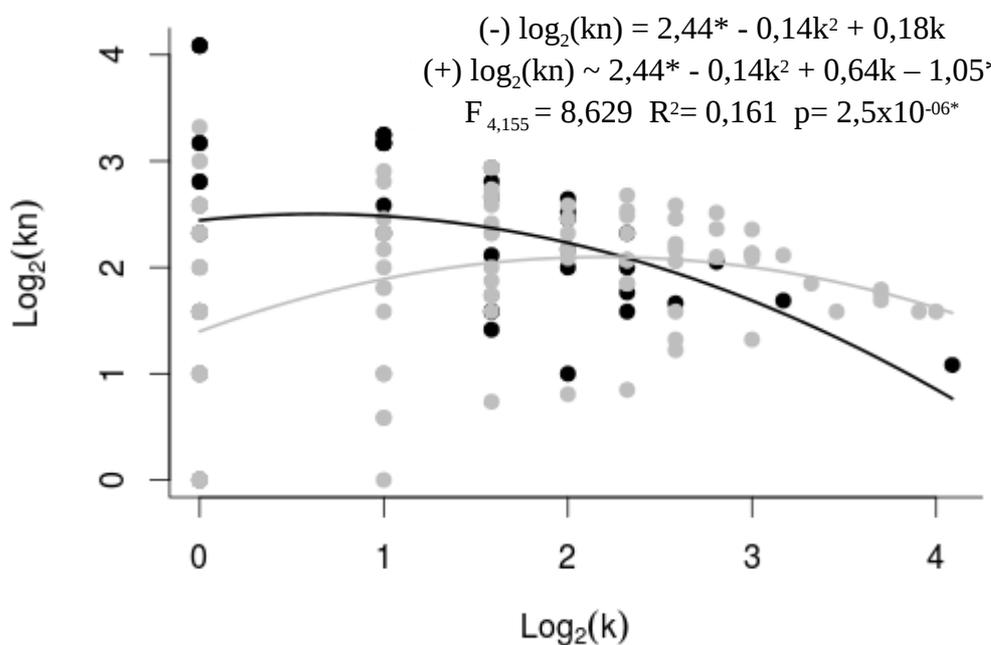


Figura 5: correlación de grado. Número promedio de vecinos de una especie (kn) en función de su grado (k) en escala log-log. Se observan las líneas de regresión obtenidas para el modelo evaluado, en negro para la red negativa y en gris para la red positiva, así como sus modelos respectivos. El modelo de ANCOVA dio significativo y da cuenta de la interacción entre el grado de las especies con el grado al cuadrado y con el tipo de red, no siendo independiente de la naturaleza de la interacción. (-) red de co-ocurrencia negativa; (+) red de co-ocurrencia positiva; \* parámetro estadísticamente significativo.

## Modularidad

Ambas redes presentan un alto grado de compartimentalización en la metacomunidad. La red negativa esta compuesta por 6 módulos y la positiva por 10, siendo sus valores de modularidad 0,451 y 0,543 respectivamente (figura 6). El test de re-muestreo indicó una diferencia negativa y significativa, por lo tanto, al dar cuenta de un mismo tamaño de redes, las redes positivas tendrían en realidad mayor modularidad que las negativas concordando con los valores observados (tabla 2). No obstante, el grado de compartimentalización depende de la naturaleza de la interacción.

A su vez, fue evaluada la característica iterativa de la función que calcula la modularidad la cual puede causar sesgos observacionales. Esto resultó en que no hay diferencias significativas entre los 10000 valores de modularidad obtenidos para cada una de las redes ( $t = -553.19$ ,  $gl = 1824.041$ ,  $p < 2.2e-16$ ). Por lo tanto, la función utilizada no tiene errores de observación ni sesgos observacionales.

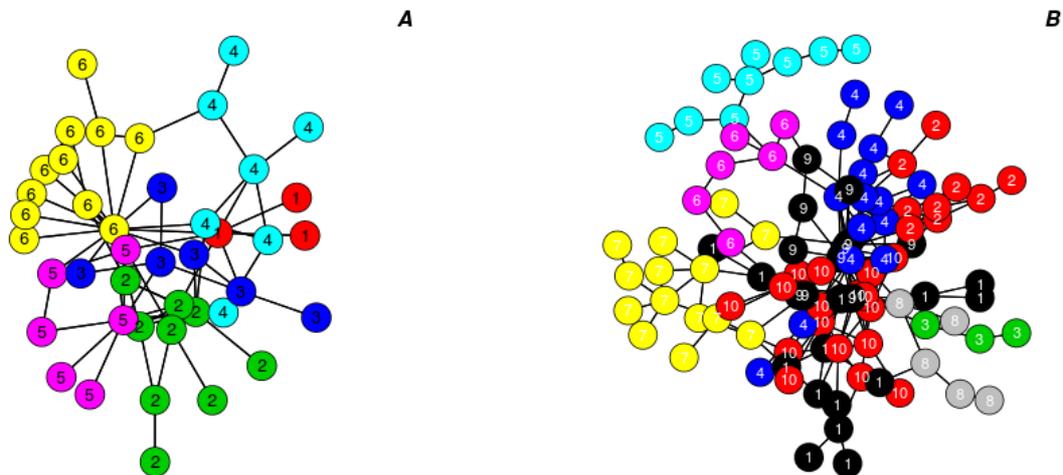


Figura 6: Módulos de la red de interacciones negativas (A) y positivas (B). El número de cada nodo se corresponde con un módulo. Las especies pertenecientes a cada módulo se presentan en los anexos 2 y 3.

## Anidamiento

La metacomunidad presentó una estructura anidada únicamente para la red negativa (NODF = 16,44 y  $Z = 1,72$ ; tabla 5). El grado de anidamiento en la red positiva fue significativo pero menor de lo esperado por azar indicando la ausencia de anidamiento (NODF = 4,57,  $Z = -10,42$ , tabla 5). En este sentido, la red negativa presenta un patrón de anidamiento jerárquico donde las especies muy generalistas con una co-ocurrencia superior se relacionan con especies muy especialistas de co-ocurrencia menor, mientras que la red positiva da cuenta del patrón opuesto (figura 7 y 8). Sin embargo, el patrón observado da cuenta de una dependencia de la incidencia de las especies en la red según el tipo de interacción. En ambos casos existe un efecto de la baja densidad de conexiones en ambas redes.

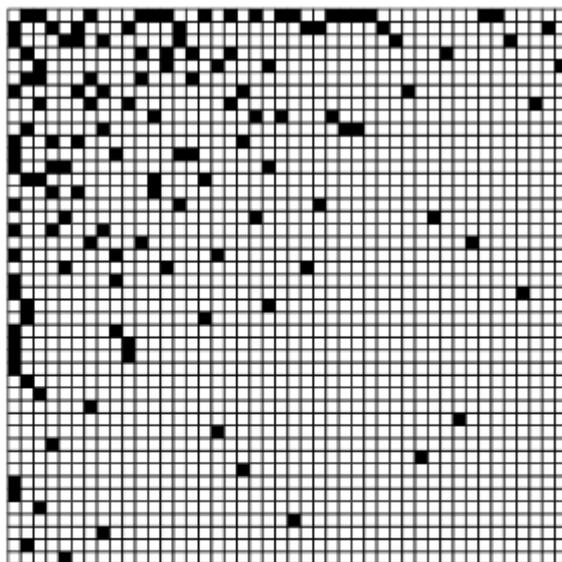


Figura 7: Matriz de especie por especie para la red negativa. Las celdas en negro representan la interacción de co-ocurrencia negativa entre un par de especies. Las celdas blancas hacen referencia a la ausencia de interacción. Las especies están ordenadas desde la esquina superior izquierda de manera descendente desde la más generalista a la más especialista. El anidamiento exhibió una tendencia positiva con un valor de  $z=1,72$ .

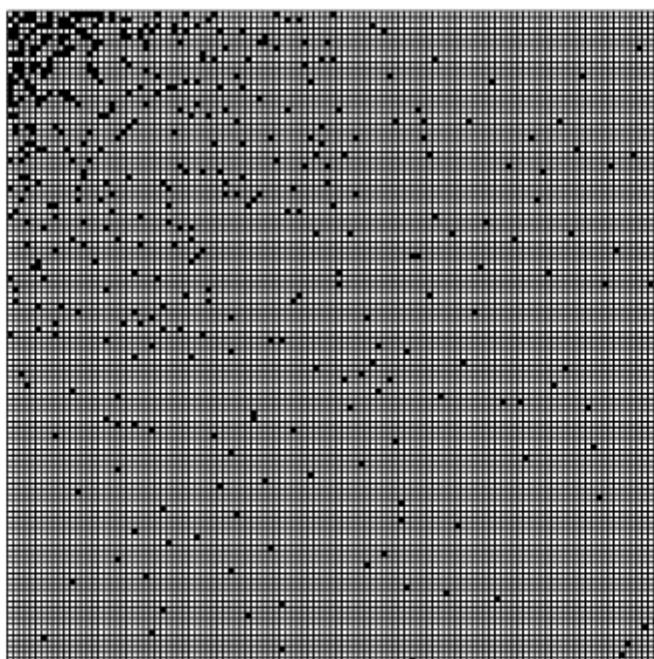


Figura 8: Matriz de especie por especie para la red positiva. Las celdas en negro representan la interacción de co-ocurrencia positiva entre un par de especies. Las celdas blancas hacen referencia a la ausencia de interacción. Las especies están ordenadas desde la esquina superior izquierda de manera descendente desde la más generalista a la más especialista. El anidamiento fue significativamente menos de lo esperado pro azar con un valor de fue  $z=-10,42$ .

Tabla 5: Valores estimados, intervalo de confianza inferior y superior (2,5% - 97,5%) y valor de Z para las métricas de anidamiento (NODF) y co-ocurrencia negativa (C-Score) en ambas redes. (.)  $p < 0,1$ ; (\*)  $p < 0,05$ ; (\*\*)  $p < 0,01$ ; (\*\*\*)  $p < 0,001$ .

Métricas	valor estimado		valor de Z	
	-	+	-	+
NODF	16,439 . (13,81 - 16,437)	4,57 *** (6,26 - 7,04)	1,72	-10,42
C-score	6,68 ** (6,1 - 6,54)	10,78 *** (10,96 - 11,13)	3,66	-5,91

#### Co-ocurrencia Negativa

El C-Score fue significativo en ambas redes exhibiendo un patrón opuesto (tabla 5). El valor estimado fue superior en la red positiva (C-Score = 10,78) comparado con la negativa (C-Score = 6,68) y los valores de Z fueron mayor a lo esperado por azar en la red negativa ( $Z = 3,66$ ) y menor para la red positiva ( $Z = -5,91$ ). Esto sugiere un proceso de ensamble dependiente según el

tipo de interacción.

En síntesis, todas las métricas estructurales evaluadas resultaron en sí mismas significativas, y además dependientes de la naturaleza de la interacción a excepción de la distribución de grado (Tabla 6). En este sentido, la red de co-ocurrencias negativa resultó con un mayor número de enlaces por especie y conectividad. Asimismo, mostró una estructura más anidada y una mayor segregación espacial que la red positiva. En el caso de la red de co-ocurrencias positivas, esta fue más diversa y con una estructura más modular, incluso con un mayor número de módulos.. Cabe aclarar que en el caso de la conectividad, la tendencia observada (mayor valor en red positiva que red negativa) se invierte al considerar los tamaños de las redes (Tabla 2). En todos los otros casos, la tendencia se mantiene aún considerando los tamaños respectivos de ambas redes.

*Tabla 6: Valores observados de cada uno de los atributos estructurales para los dos tipos de redes de co-ocurrencia analizados. En todos los casos las métricas fueron estimadas sobre la red conectada, a excepción de la modularidad la cual fue evaluada sobre el componente mayor de dicha red. En la cuarta columna se indica la dependencia de la métrica con la naturaleza de la interacción.*

<b>Métrica</b>	<b>Red Negativa</b>	<b>Red Positiva</b>	<b>Dependencia</b>
Número de especies	44	116	si
Densidad	1,52	1,81	si
Conectividad	0,069	0,031	si
Distribución de grado	exponencial	ley potencia trunca	no
correlación de grado	no-lineal	no-lineal	si
Modularidad (n° de módulos)	0,45 (6)	0,54 (10)	si
Anidamiento (valor de Z)	1,72	-10,42	si
Co-ocurrencia negativa (valor de Z)	3,66	-5,91	si

## DISCUSIÓN

Desde muy temprano los análisis de redes tróficas (ej. Elton 1927) y más tarde de redes mutualistas (ej. Bascompte et al. 2003) han contribuido a elucidar los mecanismos que determinan la organización de las especies en los sistemas biológicos. En consecuencia, la emergencia de atributos estructurales relacionados con la estabilidad y persistencia de las comunidades es típicamente asociado a un tipo de interacción — negativa (redes tróficas) o positiva (redes mutualistas) (Thébault & Fontaine 2010). Sin embargo, la consideración explícita de interacciones negativas y positivas entre pares de especies ha sugerido que la naturaleza de las interacciones determinarían topologías alternativas asociadas a la estabilidad de los distintos tipos de redes (Thébault & Fontaine 2008, 2010; Fontaine et al. 2011). Esta tesis aporta a este contexto proponiendo un nuevo abordaje metodológico que permite determinar una red negativa y otra positiva para un mismo conjunto de especies. Congruentemente con otros estudios en redes ecológicas, varios de los atributos estructurales difieren según el tipo de interacción (Bascompte et al. 2003; Jordano et al. 2003; Guimaraes Jr. et al. 2006; Olesen et al. 2007; Thébault & Fontaine 2008, 2010; Blick & Burns 2009; Fortuna et al. 2010; Joppa et al. 2010; Kondoh et al. 2010; Fontaine et al. 2011) aunque otros frecuentemente asociados a la estabilidad de los sistemas complejos como la distribución de grado serían independientes de la naturaleza de la interacción involucrada.

El foco en redes de co-ocurrencia para comparar la topología entre redes de interacciones negativas y positivas presenta varias ventajas en relación a abordajes previos. A diferencia de otros estudios que comparan distintas redes ecológicas con niveles de agregación y representación disímiles (Martinez 1991), las redes de co-ocurrencia permiten estimar la estructura de red de interacciones negativas y positivas siguiendo exactamente la misma metodología (Borthagaray 2012). Estas redes negativas y positivas utilizan la misma base de datos evitando sesgos por

diferencias biológicas, ecosistemas y estrategias de muestreo. En este sentido la metodología utilizada para estimar las redes tróficas y las redes mutualistas son marcadamente diferentes y típicamente basadas en distintos ecosistemas. Mientras que las redes tróficas tienen una alta proporción de sistemas acuáticos e insulares, las redes mutualistas son exclusivamente terrestres (Cohen et al. 1990 ; Havens 1992; Hall & Raffaelli 1991; Williams & Martinez 2000; Bascompte & Jordano 2007). Por otro lado, desde el punto de vista estructural las redes tróficas son representadas como grafos unipartitos mientras que las redes mutualistas como grafos bipartitos (Bascompte & Jordano 2007). Todas estas diferencias conceptuales, metodológicas y ambientales entre las redes tróficas y las redes mutualistas sugieren que no serían buen punto de partida para la identificación del papel de la naturaleza de las interacciones en la emergencia de las redes ecológicas. No obstante, algunas de las diferencias previamente sugeridas son corroboradas en la presente tesis.

La metacomunidad de charcos temporales presenta mayor *diversidad* de especies interaccionando de manera positiva que negativa. Procesos de filtrado ambiental asociados a la dispersión y establecimiento en las comunidades locales podrían explicar la dominancia de las interacciones positivas en la co-ocurrencia de especies (Keddy 1992; Weiher & Keddy 1999; Shipley 2010). En este sentido, la importancia relativa de los procesos regionales asociados al flujo de individuos (Economu & Keitt 2008) y locales asociados al filtrado ambiental — ej. área, productividad, heterogeneidad — estarían determinando la agregación de especies con atributos similares más que el antagonismo (Borthagaray et al. 2014 sometido). En los charcos temporales existen varios potenciales agentes dispersores como el agua de las lluvias, el viento o los grandes animales, que transportan tanto los huevos de resistencia en la época de seca como individuos en época de lluvias. Congruentemente, en este mismo sistema Hernández (2014) demostró la importancia de filtros locales — ej. volumen del charco — en la ocurrencia de algunos grupos taxonómicos pudiéndose explicar por una promoción de las interacciones positivas para mantener la

biodiversidad a través de la coexistencia (Bascompte et al. 2006).

De un total de 120 especies presentes en ambas redes 42 fueron compartidas. Esto implica que el 95% de las especies que componen la red negativa (44) también establecieron co-ocurrencias positivas. De esta manera, las redes negativas y positivas en esta metacomunidad capturan componentes estructurales de las interacciones entre las especies del sistema, sin implicar esto una partición entre dos grupos de especies. Se ha sugerido que la dinámica ecológica de una red no depende únicamente de su arquitectura sino también de la arquitectura de las redes con las que se conecta y la manera en la que se inter-relacionan (Fontaine et al. 2011). Este estudio representa de las primeras evidencias empíricas en este sentido.

Entre todas las métricas analizadas, la *distribución de grado* fue similar en ambos tipos de redes, y por tanto la única independiente de la naturaleza de la interacción. Esta distribución siguió un patrón del tipo ley poder trunca (escala amplia) en ambas redes. La red de co-ocurrencia negativa también sería congruente con un patrón del tipo exponencial (escala única) aunque no se distingue estadísticamente de una distribución ley poder trunca. De hecho, más allá del soporte estadístico ambas distribuciones (negativa y positiva) son similares tanto a una distribución exponencial como a una ley poder truncada. En este sentido el mensaje principal a rescatar es la rápida caída observada en la distribución de conexiones en ambas redes. Estos resultados son congruentes con lo observado en otras redes ecológicas de interacciones tanto negativas como positivas (Dunne et al. 2002a; Jordano et al. 2003; Montoya et al. 2006; Guimaraes Jr. et al. 2007; Jordano & Bascompte 2009). Estudios sobre dinámica en redes complejas plantean que las redes de escala única o amplia son más robustas a la extinción de especies. Esto tiene grandes implicancias en términos de conservación y manejo de áreas protegidas para determinar especies claves a través de la consideración del grado de conectividad de las especies (Dunne et al. 2002b; Jordano et al. 2003). Se ha sugerido que las especies altamente conectadas dentro de la red podrían ser

consideradas claves debido al rol central que juegan como conectores entre las demás especies (Solé & Montoya 2001). Lo relevante de todo, esto más allá de conocer cual es la especie clave, es considerar otro método que permite evaluar la importancia y potencial de las especies en los ecosistemas que podría ser pasado por alto en otro tipo de estudios y con otras metodologías (Dunne et al. 2002b).

Asimismo, el parámetro de ajuste  $\gamma$  fue menor a 1 en ambas redes, que es similar a los valores registrados en redes tróficas (Melian & Bascompte 2004), de polinizadores y dispersores (Jordano et al. 2003, 2006). Este valor contrasta con lo observado en redes metabólicas, proteicas, abióticas o sociales donde el parámetro escala en un rango entre 2 y 3 aprox. característico de redes de escala libre (Strogatz 2001; Boccaletti et al. 2006). En términos ecológicos que  $\gamma$  sea inferior a 1 da cuenta de una caída rápida en la cola de la distribución disminuyendo la probabilidad de encontrar especies súper generalistas — con muy alto número de conexiones — en cualquiera de las dos redes. Este tipo de distribución de grado tendría importantes implicancias en la estabilidad de las redes ecológicas y en particular en la robustez del sistema a la pérdida de especies (Bascompte 2009).

Mecanismos de unión preferencial y limitación al número máximo de conexiones determinarían la emergencia de distribuciones tipo ley poder trunca (Barabási & Albert 1999; Amaral et al. 2000; Albert & Barabási 2002; Dunne et al. 2002a). En sistemas ecológicos esto ha sido asociado a restricciones morfológicas, temporales o espaciales que limitan la capacidad de interactuar entre las especies de la metacomunidad (Jordano et al. 2003; Dunne et al. 2002a; Montoya et al. 2006; Guimaraes Jr. et al. 2007; Olesen et al. 2008; Jordano & Bascompte 2009). Asimismo, también se ha planteado que el tamaño de la red podría afectar el patrón de distribución de grado observado, siendo el patrón del tipo ley poder trunca el más probable en redes con pocos nodos (Jordano et al. 2003). En este sentido, ambos factores — restricciones espaciales y tamaño de la red — podrían ser determinantes de los patrones aquí reportados. Específicamente, las pocas especies y baja

conectividad de la red, asociada a la baja abundancia promedio y alta equitatividad del sistema, estarían sustentando al tamaño y conectividad como determinantes de la rápida caída en la distribución de conexiones por especie. A diferencia del resto de las redes ecológicas de interacciones negativas y positivas previamente consideradas, la presente red se origina a partir de un conjunto de comunidades locales (18), distanciadas espacialmente. Esto sugiere que las restricciones al movimiento entre comunidades locales podrían jugar aquí un papel central (Borthagaray et al. 2014; Borthagaray et al. 2014 en prensa).

En este trabajo se detectó una *correlación de grado* no-lineal y dependiente del tipo de red analizada. La correlación de grado refiere a la asociación entre el número de conexiones que tiene una especie y el número de conexiones que tienen en promedio las especies con las cuales interactúan (Melián & Bascompte 2002). La detección de asociaciones negativas en este patrón implica la existencia de asimetrías en las interacciones (Thébault & Fontaine 2008), en donde, las especies más especialistas tienden a relacionarse con las más generalistas. Contrariamente, asociaciones positivas implican que las especies con similares grados de generalidad se conectan entre sí. En nuestro caso, si bien la relación funcional fue similar en ambas redes, dos importantes diferencias deben ser remarcadas. En primer lugar, en la red negativa habría un rango inicial de conexiones con un patrón no significativo seguido por una asociación negativa (figura 5). Mientras que en la red positiva es más evidente el cambio en pendiente, pasando de una asociación positiva a negativa a medida que aumentan las conexiones por especie. Congruentemente con los resultados aquí encontrados, el patrón no-lineal en joroba ha sido reportado en redes de interacciones negativas (Melián & Bascompte 2002). En segundo lugar, los patrones de ambas redes sugieren que el número de conexiones de los vecinos serían mayores en las redes negativas cuando las especies tienen pocas conexiones. Este patrón se invierte a medida que aumenta el número de conexiones de las especies. Esta detección de diferentes patrones en redes de interacciones negativas y positivas

constituyen la primer evidencia, en esta tesis, de estructuras diferenciales en redes según el tipo de interacción que la constituye (Thébault & Fontaine 2008). Estas diferencias pueden ser producto de las características topológicas de cada red, como la baja conectividad o el bajo nivel de compartimentalización en la red negativa (Melián & Bascompte 2002; Thébault & Fontaine 2008). Asimismo, se han propuesto mecanismos evolutivos y ecológicos para otros tipos de redes, que ameritan ser considerados en el presente estudio. Típicamente se consideraban a las redes mutualistas como asimétricas (Bascompte et al. 2003; Thébault & Fontaine 2010) y a las redes tróficas como simétricas (Melián & Bascompte 2002). En términos evolutivos las asociaciones negativas en redes mutualistas se explicarían por complementariedad y convergencia de rasgos entre especies (Thébault & Fontaine 2008) y en redes tróficas la especialización en recursos y la evolución de estrategias anti-depredación serían las principales fuerzas (Melián & Bascompte 2002) detrás de la emergencia de patrones de interacciones simétricas vs. asimétricas (Guimaraes Jr. et al, 2006; Thébault & Fontaine 2008). Asimismo, variaciones tróficas temporales de las especies generalistas asociadas a variabilidad ambiental favorecerían la asimetría en las interacciones negativas (Nakagawa et al. 2003). Además la asimetría también estaría ligada al papel de las especies generalistas en las redes ecológicas al ser importantes agentes selectivos de especies especialistas (Thébault & Fontaine 2008). En términos ecológicos las fluctuaciones ambientales, la abundancia de las especies y el nivel generalista de las especies determinan la asimetría en las interacciones (Vazquez & Aizen 2004; Thébault & Fontaine 2008). El patrón de asimetría-simetría en las interacciones ecológicas ha estado en le centro de la discusión de la estabilidad y robustez de las redes frente a las perturbaciones — ej. resistencia a la perdida de especies (Melián & Bascompte 2002; Montoya et al. 2006; Bascompte 2010; Thébault & Fontaine 2010; Fontaine et al. 2011; Mougi & Kondoh 2012). Proponiéndose, desde una perspectiva general, a la asimetría en las redes como un promotor de la coexistencia a largo plazo (Bascompte et al. 2006). Los presentes

resultados sugieren que el análisis de distintas medidas de estabilidad (persistencia, variabilidad) en redes con patrones jorobados de correlación de grado sería un importante paso en la construcción de este marco teórico.

Otro atributo estructural que difirió según la naturaleza de la interacción fue la *modularidad*. En ecología, la estructura modular ha estado asociada a la estabilidad de las tramas tróficas (May 1974; Garay-Narvaez et al. 2014). En esencia, los módulos restringen las perturbaciones a sólo un grupo de especies, y evitan así su propagación al resto de la red (Olesen et al. 2007; Genini et al. 2010; Fontaine et al. 2011). La generación de redes modulares se ha asociado a factores evolutivos — unidades de co-evolución con fuerte señal filogenética (Olesen et al. 2007; Krasnov et al. 2012) y factores ecológicos — especies con similar tamaño corporal o condiciones locales (Rezende et al. 2009). En la metacomunidad de charcos temporales, tanto la red negativa como la positiva fueron modulares. Estos resultados son congruentes, con el hecho de que la estructura modular ha sido extensamente reportada en ambos tipos de redes ecológicas (Pimm & Lawton 1980; Olesen et al. 2007; Genini et al. 2010; Sazima et al. 2010; Pires & Guimaraes Jr 2012). De esta forma, este trabajo sustenta la visión del papel de la compartimentalización en módulos como un atributo central de los sistemas complejos, más allá de la naturaleza de las interacciones básicas entre elementos de la red (Fortuna et al. 2010; Pires & Guimaraes Jr 2012). Contrariamente, algunos trabajos previos han sugerido que las redes tróficas tenderían a un mayor grado de modularidad que las redes positivas (Pimm & Lawton 1980; Thebault & Fontaine 2010). No obstante, la red de co-ocurrencias positivas presentó un mayor valor de compartimentalización y número de módulos. Por un lado, esta discrepancia podría relacionarse con las características de las redes aquí consideradas como el grado de asimetría observado (Melián & Bascompte 2002). A diferencia de las redes tróficas, las redes de co-ocurrencias negativas no contemplan únicamente relaciones de consumo, por lo tanto las relaciones establecidas podrían asociarse a la acción de filtros ambientales (Keddy

1992, 1999), comprender menores tasas de encuentro entre especies, mientras que el consumo implica un contacto directo (Pimm 1982). Respuestas similares de distintas especies a los filtros ambientales determinarían co-ocurrencias positivas entre estas especies, pero también co-ocurrencias negativas, entre especies respondiendo diferencialmente al filtrado ambiental. Esto permitiría explicar los altos niveles de modularidad en ambas redes de co-ocurrencia, con una mayor intensidad en las redes positivas.

Contrariamente a lo observado para la modularidad, el valor de *anidamiento* fue mayor en las redes negativas que en las redes positivas. En un primer lugar esto es congruente con la visión de modularidad y anidamiento como dos caras opuestas de una misma moneda (Fortuna et al. 2010). Típicamente, la organización de las especies en una estructura anidada ha sido reportada en redes bipartitas de interacciones positivas, considerándose un atributo característico de dichas redes (Bascompte et al. 2003; Jordano et al. 2003, 2006; Guimaraes Jr. et al. 2006; Thebault & Fontaine 2010). Sin embargo, estudios recientes proponen que las redes tróficas — analizadas como grafos bipartitos — también presentarían una estructura anidada (Kondoh et al. 2010; Pires & Guimaraes Jr. 2012). Congruentemente, se detectó una estructura de anidamiento significativa en la red de co-ocurrencias negativa, pero no así en la red de co-ocurrencias positiva. Esto sugiere que el papel del anidamiento en la estabilidad de las redes ecológicas sería contingente a la naturaleza de la interacción (ej. Thébault & Fontaine 2008). En concordancia con lo observado para la métrica correlación de grado, los mecanismos más aceptados en la generación de patrones anidados están asociados a fuerzas co-evolutivas, como la complementariedad y la convergencia entre los atributos de las especies (Bascompte et al. 2003; Jordano et al. 2003, 2006; Thompson 2005; Bascompte et al. 2006; Guimaraes Jr. et al. 2006; Rezende et al. 2007; Bezerra et al. 2009). Por un lado, procesos en donde especies con atributos complementarios desarrollan interacciones, a las cuales luego se suman otras especies por convergencia de caracteres, generan un patrón anidado de interacciones

(Bascompte et al. 2009). Por otro lado, el anidamiento se ha asociado a la “intimidad” de la interacción (Fontaine et al. 2011). Entendiendo por intimidad a una especialización recíproca, contraria al anidamiento (Joppa et al. 2009; Bascompte et al. 2006). Los dos mecanismos anteriores tienen en común la co-evolución entre un par de especies, diferenciándose en la existencia de un posterior acople de especies a esa interacción generando anidamiento, o a la generación de nuevas conexiones independientes a las ya existentes. Se ha propuesto que la complementariedad es promovida por relaciones positivas y la diferenciación en interacciones antagónicas (Thébault & Fontaine 2008). De hecho, esto último ha llevado a postular que las redes de interacciones negativas tenderían a una organización en subredes con alta especificidad — i.e. una estructura modular con anidamiento (Lewinsohn & Prado 2006). En las redes tróficas, los mecanismos detrás del anidamiento se asociarían entre las especies de la comunidad a través de las diferentes historias de vida, comportamientos o usos del recurso (Kondoh et al. 2010), la jerarquía en el tamaño corporal de depredadores y sus presas (Cohen et al. 1993; Williams & Martinez 2000; Brose et al. 2006) y variaciones en los requerimientos umbrales de calidad de recursos (Kondoh et al. 2010). Congruentemente a lo propuesto anteriormente para la modularidad, el bajo anidamiento en redes de co-ocurrencia positiva podría responder al efecto de filtros ambientales sobre las especies del charco. Una fuerte “intimidad” entre las especies y los filtros operando determinaría alta modularidad y bajo anidamiento, ambos patrones fueron evidentes en la red de co-ocurrencias positiva. Los charcos presentan fuertes gradientes en área, productividad y heterogeneidad (Arim et al. 2011). Gradientes en los cuales la viabilidad de las especies típicamente depende de sus atributos (ej. tamaño corporal y posición trófica).

La modularidad junto con el anidamiento han sido propuestas como atributos estructurales determinantes de la estabilidad y dinámica de las redes (Fortuna et al. 2010; Fontaine et al. 2011). En este sentido, uno de los consensos emergentes es la idea de que la estabilidad y persistencia de

las redes caracterizadas por interacciones negativas requerían una estructura modular débilmente conectada (Tebault & Fontaine 2010; Stouffer & Bascompte 2010; Stouffer & Bascompte 2011), mientras que las redes de interacciones positivas necesitaban estar altamente conectadas siguiendo un patrón anidado (Bascompte et al. 2003; Fortuna & Bascompte 2006; Bascompte 2010; Tebault & Fontaine 2010). Contrariamente, las redes negativas en la metacomunidad de charcos temporales presentaron menor valor de modularidad y mayor valor de anidamiento, mientras que el patrón opuesto fue reportado para las redes positivas. No obstante, se ha encontrado que tanto las redes de interacciones negativas como positivas presentan ambos tipos de patrones (Olesen et al. 2007; Leibold and Mikkelsen 2002; Almeida-Neto et al. 2007; Fortuna et al. 2009; Genini et al. 2010; Joppa et al. 2010; Kondoh et al. 2010; Pires & Guimaraes Jr. 2012). En este sentido, el hallazgo de niveles de anidamiento y modularidad contrastantes en redes de co-ocurrencia negativas y positivas sugieren que la emergencia de estos atributos sería dependiente de la naturaleza de la interacción.

En la metacomunidad de charcos temporales, los patrones de *C-score* indican que las interacciones negativas se alternan entre especies pero no así las positivas. Esto implica que mientras las co-ocurrencias negativas se concentran en grupos alternativos de especies, las positivas se observan difusamente a lo largo de las especie. Los patrones de C-Score se pueden visualizar como un tablero de ajedrez o “chekerboard” y se asocian a la segregación de conexiones en redes ecológicas, los cuales fueron originalmente relacionados a tendencias antagónicas entre especies (Gilpi & Diamond 1982; Bell et al. 2010; Blick & Burns 2011; Blick et al. 2012). Sin embargo, un índice de segregación significativo es también congruente con la atracción entre grupos de conexiones (Ulrich et al. 2009). Esta segunda interpretación de los patrones de C-Score como resultado de grupos de especies respondiendo de forma similar a factores ambientales a ganado terreno recientemente. En el presente caso esta sería también la interpretación más plausible; considerado el C-Score conjuntamente con la correlación de grado, el anidamiento y la modularidad

como parte de una visión conjunta de procesos de filtrado ambiental entre grandes grupos de especies como un mecanismo básico en la estructuración del sistema de estudio.

La teoría de redes ha emergido como una poderosa herramienta para comprender los sistemas complejos y establecer un marco teórico para la comprensión de los patrones de diversidad biológica y su funcionamiento (Olesen et al. 2007; Bastolla et al. 2009). Consecuentemente existe la necesidad de trabajar la ecología de comunidades desde una perspectiva multiespecífica con sus interacciones asociadas (Olesen et al. 2007; Montoya et al. 2006; Thébault & Fontaine 2008, Fontaine et al. 2011; Kefi et al. 2012). Esto es posible extendiendo los esfuerzos sobre problemas comparativos como son los estudios entre redes antagónicas vs. mutualistas (Lewinsohn & Prado 2006; Thébault & Fontaine 2008; 2010) y evaluando distintas partes del comportamiento de las redes complejas a través de variados análisis de sus métricas (Bascompte & Stouffer 2009; Prolux et al. 2012). Estos enfoques han permitido detectar diferencias entre redes negativas y positivas en métricas como conectividad (Bascompte et al. 2003; Ings et al. 2009; Fortuna et al. 2010), distribución de grado (Montoya et al. 2006), correlación de grado (especialización simétrica-asimétrica) (Thébault & Fontaine 2008), modularidad (Fortuna et al. 2010, Thébault & Fontaine 2010; Fontaine et al. 2011) y anidamiento (Fortuna et al. 2010 ; Fontaine et al. 2011; James et al. 2012). La mayoría de los resultados aquí reportados son congruentes con la evidencia previa sobre la existencia de diferencias estructurales en redes negativas y positivas. No obstante, a diferencia de todos los estudios anteriores hemos superado aquí importantes dudas respecto al origen de estas diferencias. Las redes negativas y positivas previamente comparadas, no solo diferían en la naturaleza de la interacción sino también en la metodología de construcción, los ecosistemas analizados, las presiones de selección involucradas, los grupos de especies estudiados y el tipo de red analizada. El presente estudio da cuenta de todos estos problemas, identificando un enfoque metodológico y analítico en donde la naturaleza de la interacción es la única diferencia en la

construcción de las redes. Nuestras redes de co-ocurrencia y el sistema aquí analizado no garantizan que otras redes de co-ocurrencia y sistemas de estudio muestren las mismas tendencias. No obstante, es la búsqueda de abordajes sólidos y guiados por las necesidades del marco teórico el camino hacia la construcción de una teoría ecológica robusta (Platt 1964; Marquet et al. 2014 en prensa).

A futuro se proponen las siguientes perspectivas: i) evaluar el efecto de diversos factores ecológicos (área, productividad, profundidad, heterogeneidad ambiental, tamaño corporal, grupo trófico) sobre los atributos estructurales de las redes de co-ocurrencia obtenidas, ii) realizar un seguimiento temporal de los atributos en función de la naturaleza de interacción para analizar si las diferencias observadas entre tipo de redes son consecuentes o por el contrario estarían respondiendo a las variaciones del sistema asociadas al clima, iii) evaluar la estructura y organización de una red de co-ocurrencias que contenga en la misma red ambos tipos de interacciones entre especies, iv) determinar si las características biológicas (tamaño corporal, grupo trófico, relación filogenética) de las especies que componen las redes de co-ocurrencia contribuyen en la estructura observada.

## BIBLIOGRAFIA

- Albert R. & Barabási A. L. 2002. Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of modern physics*. 7(1):47.
- Almeida-Neto M., Guimaraes P., Guimarães P. R., Loyola R. D. & Ulrich W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*. 117(8):1227–1239 .
- Almeida-Neto M., R. Guimarães Jr P. & M. Lewinsohn T. 2007. On nestedness analyses: rethinking matrix temperature and anti-nestedness. *Oikos*. 116(4):716-722.
- Amaral L. A. N., Scala A., Barthelemy M. & Stanley H. E. 2000. Classes of small-world networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 97(21):11149–11152.
- Arim M., Berazategui M., Barreneche J. M., Ziegler L., Zarucki M. & Abades S. R. 2011. Determinants of Density–Body Size Scaling Within Food Webs and Tools for Their Detection. En: *Advances in Ecological Research*, Elseiver. 1-39.
- Atmar W. & Patterson B. D. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*. 96(3):373–382.
- Barabási A. & Albert R. 1999. Emergence of Scaling in Random Networks. *Science*. 286(5439):509-512.
- Bascompte J., Jordano P., Melián C. J. & Olesen J. M. 2003. The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 100(16):9383–9387.
- Bascompte J., Jordano P. & Olesen J. M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*. 312(5772):431–433.
- Bascompte J. & Jordano P. 2007. Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 38(1):567-593.

- Bascompte J. & Stouffer D. B. 2009. The assembly and disassembly of ecological networks. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 364(1524):1781-1787.
- Bascompte J. 2009. Disentangling the Web of Life. *Science*. 325(5939):416-419.
- Bascompte J. 2010. Structure and Dynamics of Ecological Networks. *Science Perspectives*. 329:765-766.
- Bastolla U., Fortuna M. A., Pascual-García A., Ferrera A., Luque B. & Bascompte J. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*. 458(7241):1018-1020.
- Bell J. R., Andrew King R., Bohan D. A. & Symondson W. O. C. 2010. Spatial co-occurrence networks predict the feeding histories of polyphagous arthropod predators at field scales. *Ecography*. 33(1):64-72.
- Bertness M. D. & Callaway R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*. 9:191-193.
- Bertness M. D. & Leonard G. H. 1997. The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitats. *Ecology*. 78(7):1976-1989.
- Bezerra E. L. S., Machado I. C. & Mello M. A. R. 2009. Pollination networks of oil-flowers: a tiny world within the smallest of all worlds: Pollination networks of oil-flowers. *Journal of Animal Ecology*. 78(5):1096-1101.
- Blick R. A. J. & Burns K. C. 2011. Liana co-occurrence patterns in a temperate rainforest: Liana co-occurrence patterns. *Journal of Vegetation Science*. 22(5):868-877.
- Blick R. A. J., Burns K. C. & Moles A. T. 2012. Predicting network topology of mistletoe-host interactions: do mistletoes really mimic their hosts? *Oikos*. 121(5):761-771.
- Boccaletti S., Latora V., Moreno Y., Chavez M. & Hwang D. 2006. Complex networks: Structure and dynamics. *Physics Reports*. 424(4-5):175-308.

- Borthagaray AI. 2012. Formación de patrones espaciales y su efecto sobre la biodiversidad. Tesis de Doctorado para obtener título de Doctor en Ciencias Biológicas Mención Ecología. Pontificia Universidad Católica de Chile. Santiago de Chile, Chile.
- Borthagaray, A.I., Barreneche, J.M., Abades, S.R. & Arim M. 2014. Modularity along organism dispersal gradients challenges a prevailing view of abrupt transitions in animal landscape perception. *Ecography*. 37:001-008.
- Borthagaray A. I., Pinelli V., Berazategui M., Rodriguez L. & Arim M. 2014. Effects of metacommunity network on local communities structure: from theoretical predictions to empirical evaluations. En: *Aquatic Functional Biodiversity: An Eco-Evolutionary Approach*, Belgrano A., Woodward G. & Jacob U. (eds), Elsevier, USA. En prensa.
- Borthagaray A.I., Berazategui M. & Arim M. 2014. Disentangling the effects of local and regional processes on biodiversity patterns through taxon-contingent metacommunity network analysis. *Oikos* sometido.
- Brose U., Williams R. J. & Martinez N. D. 2006. Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters*. 9(11):1228-1236.
- Bruno J. F., Stachowicz J. J. & Bertness M. D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*. 18(3):119–125.
- Burham K. P. & Anderson D. R. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference. A Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd ed. 488.
- Callaway R. M. 1995. Positive Interactions among Plants. *The Botanical Review*. 61(4): 306-349.
- Chapin III F. S., Zavaleta E. S., Eviner V. T., Naylor R. L., Vitousek P. M., Reynolds H. L., Hooper D. U., Lavorel S., Sala O. E. & Hobbie S. E. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*. 405(6783):234–242.
- Cohen J. E., Briand F., Newman C. M. 1990. *Community food webs. Data and Theory*. Springer-

Verlag, Berlin, Germany.

- Cohen, J. E., Pimm S. L., Yodzis P. & Saldana J. 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology*. 62:67–78.
- Connell J. H. 1961. The Influence of Interspecific Competition and Other Factors on the Distribution of the Barnacle *Chthamalus Stellatus*. *Ecology*. 42(4):710.
- Connor E. F. & Simberloff D. 1979. The Assembly of Species Communities: Chance or Competition? *Ecology*. 60(6):1132.
- Csardi G. & Nepusz T. 2006. The igraph software package for complex network research, *InterJournal, Complex Systems* 1695. <http://igraph.sf.net>
- Darwin C. 1859. On the origin of species. En: *From so simple a beginning: the four great books of Charles Darwin*. E. Wilson (ed.). 496-497.
- Diamond M. 1975. Assembly of species communities. 342-444 pp. En: M. L. Cody & J. M. Diamond (ed.) *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press, Harvard University. 342, 444 pp.
- Dormann, C.F., Gruber B. & Frund, J. 2008. Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R news* Vol 8/2, 8-11.
- Dunne J. A., Williams R. J. & Martinez N. D. 2002a. Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 99(20):12917–12922.
- Dunne J. A., Williams R. J. & Martinez N. D. 2002b. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*. 5(4):558–567.
- Economo E. P. & Keitt T. H. 2008. Species diversity in neutral metacommunities: a network approach. *Ecology Letters*. 11:52-65.
- Elton C. (1927) *Animal ecology*. Sidgewick and Jackson. London, United Kingdom.
- Fontaine C., Guimarães P. R., Kéfi S., Loeuille N., Memmott J., van der Putten W. H., van Veen F. J.

- F. & Thébault E. 2011. The ecological and evolutionary implications of merging different types of networks: Merging networks with different interaction types. *Ecology Letters*. 14(11):1170-1181.
- Fortuna M. A. & Bascompte J. 2006. Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks: Mutualistic networks and habitat loss. *Ecology Letters*. 9(3):281-286.
  - Fortuna M. A., Popa-Lisseanu A. G., Ibáñez C. & Bascompte J. 2009. The roosting spatial network of a bird-predator bat. *Ecology*. 90(4):934–944.
  - Fortuna M. A., Stouffer D. B., Olesen J. M., Jordano P., Mouillot D., Krasnov B. R., Poulin R. & Bascompte J. 2010. Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology*. 79:811-817.
  - Genini J., Morellato L. P. C., Guimaraes P. R. & Olesen J. M. 2010. Cheaters in mutualism networks. *Biology Letters*. 6(4):494-497.
  - Gilpin M. E. & Diamond J. M. 1982. Factors contributing to non-randomness in species co-occurrences on islands. *Oecologia*. 52(1):75–84.
  - Gotelli N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*. 81(9):2606–2621.
  - Gotelli N. J. 2001. Research frontiers in null model analysis. *Global ecology and biogeography*. 10(4):337–343.
  - Gotelli N. J. & McCabe D. J. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of JM Diamond’s assembly rules model. *Ecology*. 83(8):2091–2096.
  - Guimarães P. R., Machado G., de Aguiar M. A. M., Jordano P., Bascompte J., Pinheiro A. & dos Reis S. F. 2007. Build-up mechanisms determining the topology of mutualistic networks. *Journal of Theoretical Biology*. 249(2):181-189.
  - Hall & Raffaelli 1991. Food-web patterns: lessons from a species-rich web. *Journal of Animal Ecology*. 60(3):823-841.
  - Havens K. 1992. Scale and structure in natural food webs. *Science*. 257(5073):1107-1109.

- Hernández D. 2014. Determinantes de la distribución de tamaños corporales en comunidades de charcos temporales. Tesis de Maestría en Biología del Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA) , Opción Ecología . Facultad de Ciencias, Universidad de la República . Montevideo, Uruguay.
- Ings T. C., Montoya J. M., Bascompte J., Blüthgen N., Brown L., Dormann C. F., Edwards F., Figueroa D., Jacob U., Jones J. I., Lauridsen R. B., Ledger M. E., Lewis H.M., Olesen J. M., van Veen F. J. F., Warren P. H. & Woodward G. 2009. Review: Ecological networks - beyond food webs. *Journal of Animal Ecology*. 78(1):253-269.
- Joppa L. N., Montoya J. M., Solé R., Sanderson J. & Pimm S. L. 2010. On nestedness in ecological networks. *Evolutionary Ecology Research*. 12(1):35.
- Jordano P., Bascompte J. & Olesen J. M. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology Letters*. 6(1):69–81.
- Jordano P., Bascompte J. & Olesen J. M. 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. 173-199.
- Jordano P., Vazquez D. & Bascompte J. 2009. CAPÍTULO 1. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal.
- Kéfi S., Berlow E. L., Wieters E. A., Navarrete S. A., Petchey O. L., Wood S. A., Boit A., Joppa L. N., Lafferty K. D., Williams R. J., Martinez N. D., Menge B. A., Blanchette C. A., Iles A. C. & Brose U. 2012. More than a meal... integrating non-feeding interactions into food webs: More than a meal .... *Ecology Letters*. 15(4):291-300.
- Kondoh M., Kato S. & Sakato Y. 2010. Food webs are built up with nested subwebs. *Ecology*. 91(11):3123–3130.
- Krasnov B. R., Fortuna M. A., Mouillot D., Khokhlova I. S., Shenbrot G. I. & Poulin R. 2012.

Phylogenetic Signal in Module Composition and Species Connectivity in Compartmentalized Host-Parasite Networks. *American Naturalist*. 171:501-511.

- Krause A. E., Frank K. A., Mason D. M., Ulanowicz R. E. & Taylor W. W. 2003. Compartments revealed in food-web structure. *Nature*. 426(6964):282–285.
- Lafferty K. D., Dobson A. P. & Kuris A. M. 2006. Parasites dominate food web links. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 103(30):11211–11216.
- Laufer G., Arim M., Loureiro M., Piñeiro-Guerra J. M., Clavijo-Baquet S. & Fagúndez C. 2009. Diet of four annual killifishes: an intra and interspecific comparison. *Neotropical Ichthyology*. 7(1):77–86.
- Leibold M. A. & Mikkelsen G. M. 2002. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*. 97(2):237–250.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*. 73(6):1943-1967.
- Lewinsohn T. M., Inácio Prado P., Jordano P., Bascompte J. & M Olesen J. 2006. Structure in plant–animal interaction assemblages. *Oikos*. 113(1):174–184.
- Lomolino M. V. 1996. Investigating causality of nestedness of insular communities: selective immigrations or extinctions? *Journal of biogeography*. 23(5):699–703.
- May R. M. 1972. Limit cycles in predator-prey communities. *Science*. 177:900-902.
- May R. M. 1973. Qualitative stability in model ecosystems. *Ecology*. 54(3):638-641.
- May R. M. 2006. Network structure and the biology of populations. *Trends in Ecology & Evolution*. 21(7):394-399.
- Mayr E. 2004. What makes biology unique?: considerations on the autonomy of a scientific discipline. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- MacArthur R.H. 1972. *Geographical Ecology: patterns in the distribution of species*. New York:

Harper & Row.

- Marquet P. A., Allen A.P., Brown J. H., Dunne J. A., Enquist B. J., Gillooly J. F., Gowaty P. A., Green J. L., Harte J., Hubbell S. P., O'Dwyer J., Okie J. G., Ostling A., Ritchie M., Storch D. & West G. B. On theory in ecology. *BioScience*. En prensa.
- McCann K. 2007. Protecting biostructure. *Nature*. 446(7131):29–29.
- Melián C. J. & Bascompte, J. 2002. Complex networks: two ways to be robust?. *Ecology Letters*. 5(6):705-708.
- Melián C. J. & Bascompte J. 2004. Food web cohesion. *Ecology*. 85(2):352–358.
- Menge B. A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. *Ecological Monographs*. 46(4):355-393.
- Miklós I. & Podani J. 2004. Randomization of presence-absence matrices: comments and new algorithms. *Ecology*. 85(1):86–92.
- Montoya J. M., Pimm S. L. & Solé R. V. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature*. 442(7100):259-264.
- Mougi A. & Kondoh M. 2012. Diversity of Interaction Types and Ecological Community Stability. *Science*. 337(6092):349-351.
- Nakagawa M., Itioka T., Momose K., Yumoto T., Komai F., Morimoto K., Jordal B. H., Kato M., Kaling H., Hamid A. A., Inoue T. & Nakashizuka T. 2003. Resource use of insect seed predators during general flowering and seeding events in a Bornean dipterocarp rain forest. *Bulletin of Entomological Research*. 93(05):455-466.
- Newman M. & Girvan M. 2004. Finding and evaluating community structure in networks. *Physical Review E* 69(2).
- Newman M. E. 2006. Modularity and community structure in networks. *Proceedings of the National*

- Academy of Sciences. 103(23):8577–8582.
- Newman M. 2005. Power laws, Pareto distributions and Zipf's law. *Contemporary Physics*. 46(5):323-351.
  - Newman M. E. J. (2010) *Networks. An Introduction*. Oxford University Press, United Kingdom.
  - Oksanen J., Blanchet F. J, Kindt R., Legendre P., Minchin P. R., O'Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Stevens M. H. H. & Wagner H. 2013. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-9. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
  - Olesen J. M., Bascompte J., Dupont Y. L. & Jordano P. 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 104(50):19891–19896.
  - Olesen J. M., Bascompte J., Elberling H. & Jordano P. 2008. Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology*. 89(6):1573–1582.
  - Paine R. T. 1980. Food Webs: Linkage, Interaction Strength and Community Infrastructure. *The Journal of Animal Ecology*. 49(3):666.
  - Pimm S. L. & Lawton J. H. 1980. Are Food Webs Divided into Compartments? *The Journal of Animal Ecology*. 49(3):879.
  - Pimm S. L. 1991. *The balance of nature? Ecological issues in the conservation of species in communities*. University of Chicago Press, Chicago.
  - Piñeiro-Guerra J. M. 2008. *Relación productividad-diversidad en comunidades vegetales de charcos temporales*. Tesina de grado, Licenciatura en Ciencias Biológicas, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
  - Pires M. M. & Guimaraes P. R. 2012. Interaction intimacy organizes networks of antagonistic interactions in different ways. *Journal of The Royal Society Interface*. 10(78):20120649-20120649.
  - Platt J. R. 1964. Strong inference. *Science*. 146(3642):347–353.

- Proulx S., Promislow D. & Phillips P. 2005. Network thinking in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*. 20(6):345-353.
- Rezende E. L., Jordano P. & Bascompte J. 2007. Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. *Oikos*. 116(11):1919-1929.
- Rezende E.L., Albert E.M., Fortuna M.A. & Bascompte J. 2009. Compartments in a marine food web associated with phylogeny, body mass, and habitat structure. *Ecology Letters*. 12:779–788 pp.
- Sala O. E., Chapin F. S., Armesto J. J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L. F., Jackson R. B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D. M., Mooney H. A. Oesterheld, M., Poff N. L., Sykes M. T., Walker B H., Walker M. & Wall D. H.. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*. 287(5459):1770–1774.
- Sazima C., Guimarães P. R., Dos Reis S. F. & Sazima I. 2010. What makes a species central in a cleaning mutualism network? *Oikos*. 119(8):1319-1325.
- Shipley B. 2010. *From plant traits to vegetation structure: chance and selection in the assembly of ecological communities*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Solé R.V. & Montoya J.M. 2001. Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings Royal Society B*. 268: 2039–2045.
- Stone L. & Roberts A. 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*. 85(1):74–79.
- Stouffer D. B. & Bascompte J. 2010. Understanding food-web persistence from local to global scales. *Ecology Letters*. 13(2):154-161.
- Stouffer D. B. & Bascompte J. 2011. Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 108(9):3648-3652.
- Strogatz S. H. 2001. Exploring complex networks. *Nature*, 410(6825): 268-276.

- Thébault E. & Fontaine C. 2008. Does asymmetric specialization differ between mutualistic and trophic networks? *Oikos*. 117:555-563.
- Thébault E. & Fontaine C. 2010. Stability of Ecological Communities and the Architecture of Mutualistic and Trophic Networks. *Science*. 329(5993):853-856.
- Tylianakis J. M., Didham R. K., Bascompte J. & Wardle D. A. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*. 11(12):1351-1363.
- Ulrich W. 2004. Species co-occurrences and neutral models: reassessing JM Diamond's assembly rules. *Oikos*. 107(3):603–609.
- Ulrich W. & J. Gotelli N. 2007. Disentangling community patterns of nestedness and species co-occurrence. *Oikos*. 116(12):2053-2061.
- Ulrich W., Almeida-Neto M. & Gotelli N. J. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*. 118(1):3-17.
- Urban D. & Keitt T. 2001. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology*. 82(5):1205–1218.
- Vázquez D. P. & Aizen M. A. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology*. 85(5):1251–1257.
- Venables, W. N. & Ripley B. D. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0.
- Weiher E. & Keddy P. A. 1999. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Williams R. J. & Martinez N. D. 2000. Simple rules yield complex food webs. *Nature*. 404:6774, 180-183 pp.

## ANEXO

Anexo 1: Lista de las especies que componen la base de datos original correspondientes al muestreo de agosto de 2008 para la metacomunidad de charcos temporales, en la localidad de Castillos , Ruta 9, km 248, Rocha, Uruguay (figura 1). Se presenta el nombre científico de la especie o el nivel taxonómico más bajo posible alcanzado (Especie). En negrita se marcan las especies cuya abundancia fue mayor a 1 (base de datos filtrada).

#	Especie
1	<b>Tropisternus Strepitornus sp3</b>
2	<b>Haliphus sp1</b>
3	<b>Grypdiopsis sp1</b>
4	<b>Trichocorixa sp1</b>
5	<b>Ectemnostega</b>
6	<b>Hyalella curvispina</b>
7	<b>Berosini sp1</b>
8	<b>Hirudinea sp1</b>
9	<b>Carabidae sp1</b>
10	<b>Berosus sp1</b>
11	<b>Ilyodytes sp1</b>
12	<b>Culicidae sp1</b>
13	<b>Ancylidae sp1</b>
14	<b>Hydrophilini sp1</b>
15	<b>Cyclopoide sp1</b>
16	<b>Chironomidae sp5</b>
17	<b>Scirtidae sp1</b>
18	<b>Ilyodytes sp4</b>
19	<b>Hydrobiomorpha sp1</b>
20	<b>Tropisternus Strepitornus sp2</b>
21	<b>Camponotus sp1</b>
22	<b>Tropisternus Strepitornus sp1</b>
23	<b>Pelonomus sp2</b>
24	<b>Monocosmoecus sp1</b>
25	<b>Pheidole sp1</b>
26	<b>Oligochaeta</b>
27	<b>Pelonomus sp1</b>

28	<i>Monocosmoecus sp2</i>
29	<b>Corixidae</b>
30	Lycosidae
31	<i>Aracnido sp2</i>
32	<b><i>Enochrus Hugoscottia sp1</i></b>
33	<b><i>Anopheles sp1</i></b>
34	<i>Elmidae sp1</i>
35	<b><i>Hirudinea sp2</i></b>
36	<b><i>Callibaetis sp1</i></b>
37	<b><i>Oligochaeta sp1</i></b>
38	<b><i>Oligochaeta sp2</i></b>
39	<b><i>Lestes spatula</i></b>
40	<i>Corixinae</i>
41	<b><i>Drepanotrema sp1</i></b>
42	<b><i>Hydrophilini sp2</i></b>
43	<b><i>Drepanotrema sp2</i></b>
44	<b><i>Ephydriidae sp1</i></b>
45	<b><i>Tipulidae sp1</i></b>
46	<b><i>Rhantus sp</i></b>
47	<b><i>Ostracoda sp1</i></b>
48	<b><i>Hirudinea sp3</i></b>
49	<b><i>Pomacea sp1</i></b>
50	<b><i>Rhantus sp2</i></b>
51	<b><i>Macrostyphlus sp1</i></b>
52	<b><i>Cyrtobagous sp1</i></b>
53	<b><i>Enochrus Lumetus sp1</i></b>
54	<b><i>Laccophilus sp1</i></b>
55	<b><i>Isotoma sp1</i></b>
56	<b><i>Derallus sp1</i></b>
57	<b><i>Tropisternus Strepitornus sp4</i></b>
58	<b><i>Cicadellidae sp1</i></b>
59	<b><i>Culex sp1</i></b>
60	<b><i>Parastacus sp1</i></b>
61	<b><i>Sphenophorus sp1</i></b>

62	<i>Hymenoptera Braconidae sp1</i>
63	<i>Aracnido sp3 Miturgidae</i>
64	<i>Aracnido sp4</i>
65	<i>Acaro sp1</i>
66	<i>Cicadellidae sp2</i>
67	<i>Berosus sp2</i>
68	<i>Berosus sp3</i>
69	<i>Tetragnatha sp1</i>
70	<i>Ilyodytes sp5</i>
71	<i>Sigara sp1</i>
72	<i>Aracnido sp6</i>
73	<i>Aracnido sp1</i>
74	<i>Calanoide sp1</i>
75	<i>Ceratopogonidae sp1</i>
76	<i>Cantharidae sp1</i>
77	<i>Acaro sp2</i>
78	<i>Acaro sp3</i>
79	<i>Ilyodytes sp3</i>
80	<i>Elateridae sp1</i>
81	<i>Elateridae sp2</i>
82	<i>Solenopsis richteri</i>
83	<i>Belostoma sp1</i>
84	<i>Celina sp1</i>
85	<i>Hydrotimetes</i>
86	<i>Anaxipha sp1</i>
87	<i>Phylloxeroidea sp1</i>
88	<i>Callibaetis sp2</i>
89	<i>Aracnido sp7</i>
90	<i>Trichoptera</i>
91	<i>Cladocera sp1</i>
92	<i>Noctuidae sp1</i>
93	<i>Chironomidae sp1</i>
94	<i>Bivalvo sp1</i>
95	<i>Ancylidae sp2</i>

96	<i>Curculionidae</i>
97	<b><i>Chironomidae sp2</i></b>
98	Masarinae
99	<b><i>Hirudinea sp4</i></b>
100	<i>Acaro sp4</i>
101	<b><i>Sminthuridae</i></b>
102	<b><i>Callibaetis sp3</i></b>
103	<i>Heteroptera</i>
104	<i>Solenopsis sp1</i>
105	<i>Tabanidae</i>
106	<i>Syrphidae sp1</i>
107	<b><i>Caenis sp1</i></b>
108	<b><i>Psorophora sp1</i></b>
109	<b><i>Nematoda 1</i></b>
110	<b><i>Hydrophilini sp3</i></b>
111	<b><i>Hirudinea 0</i></b>
112	<b><i>Oligochaeta sp3</i></b>
113	<b><i>Sciomyzidae sp1</i></b>
114	<b><i>Telebasis sp1</i></b>
115	<b><i>Neohydronomus sp1</i></b>
116	<i>Uranotaenia sp1</i>
117	<b><i>Chironomidae sp3</i></b>
118	<i>Hydrophilini sp4</i>
119	<i>Ilyodytes sp6</i>
120	<b><i>Stenopelmus sp1</i></b>
121	<b><i>Lestes pictus</i></b>
122	<i>Aracnido sp2</i>
123	<b><i>Diptera sp1</i></b>
124	<b><i>Cassidinae sp1</i></b>
125	<i>Noctuidae sp2</i>
126	<i>Psyllidae sp1</i>
127	<b><i>Aphididae sp1</i></b>
128	<i>Typophorus sp1</i>
129	<i>Pheidole sp2</i>

130	<b><i>Carabidae sp2</i></b>
131	<i>Diptera sp2</i>
132	<i>Lestes Spatula</i>
133	<b><i>Dytiscidae sp1</i></b>
134	<b><i>Anthomyiidae sp1</i></b>
135	<i>Ephydriidae sp2</i>
136	<i>Dytiscidae sp2</i>
137	<b><i>Drosophilidae sp1</i></b>
138	<i>Cecidomyiidae sp1</i>
139	<i>Anthribidae sp1</i>
140	<b>pupas 1</b>
141	<b><i>Acaro sp5</i></b>
142	<b><i>Isopoda sp1</i></b>
143	<i>Bivalvo sp2</i>
144	<i>Aracnido sp8</i>
145	<i>Aracnido sp9</i>
146	<b><i>Hydrochus sp1</i></b>
147	<i>Seira sp1</i>
148	<i>Acaro sp6</i>
149	<i>Celina sp2</i>
150	<i>Epipyropidae</i>
151	<b><i>Dero sp1</i></b>
152	<i>Tyloderma sp1</i>
153	<i>Chrysomelidae sp1</i>
154	<i>Lymnaeidae sp1</i>
155	<i>Chironomidae sp4</i>
156	<i>Tipulidae sp2</i>
157	<b><i>Scarabaeidae sp1</i></b>
158	<b><i>Hirudinea sp5</i></b>
159	<b><i>Hydrophilini sp5</i></b>
160	<i>Enochrus Hugoscottia sp2</i>
161	<b><i>Hydrocanthus Guignocanthus sp1</i></b>
162	<b><i>Berosus sp4</i></b>
163	<i>Berosini sp2</i>

164	<b><i>Oligochaeta sp4</i></b>
165	<b><i>Aedes sp1</i></b>
166	<i>Notiodes sp1</i>
167	<b><i>Tropisternus Strepitornus sp5</i></b>
168	<b><i>Hydrozoa sp1</i></b>
169	<b><i>Chydoridae sp1</i></b>
170	<b><i>Hirudinea sp7</i></b>
171	<b><i>Hirudinea sp6</i></b>
172	<i>Cladocera sp2</i>
173	<b><i>Ceratopogonidae sp2</i></b>
174	<i>Melanoplinae sp1</i>
175	<b><i>Hydrophilini sp6</i></b>
176	<b><i>Desmopachria sp1</i></b>
177	<b><i>Barypenthus sp1</i></b>
178	<b><i>Notonecta sp1</i></b>
179	<b><i>Berosus sp5</i></b>
180	<b><i>Hirudinea sp8</i></b>
181	<b><i>Callibaetis sp4</i></b>
182	<b><i>Chironomidae sp6</i></b>
183	<b><i>Ephydriidae sp3</i></b>
184	<b><i>Dolichopodidae sp1</i></b>
185	<b><i>Buenoa sp1</i></b>
186	<b><i>Ephydriidae sp4</i></b>
187	<b><i>Acaro sp7</i></b>
188	<i>Artropodo</i>
189	<b><i>Aracnido 10</i></b>
190	<i>Acaro sp8</i>
191	<b><i>Hydrophilini sp7</i></b>
192	<i>Chironomidae a sp1</i>
193	<b><i>Acaro sp9</i></b>
194	<i>Lyxellus sp1</i>
195	<b><i>Psyllidae sp2</i></b>
196	<i>Curculionidae 2</i>
197	<b><i>Hymenoptera sp1</i></b>

198	<i>Hygronemobius sp1</i>
199	<i>Aracnido 11</i>
200	<i>Physidae sp1</i>
201	<i>Lymneidae sp1</i>
202	<b><i>Isopoda sp2</i></b>
203	<i>Tetrigidae sp1</i>
204	<i>Chironomida p sp1</i>
205	<i>Aracnido 12</i>
206	<i>Veliidae sp1</i>
207	<i>Aracnido</i>
208	<i>Galgupha sp1</i>
209	<i>Aphididae sp2</i>
210	<i>Coleoptera larva 1</i>
211	<b><i>Chironomidae a sp2</i></b>
212	<b><i>Chironomidae sp7</i></b>
213	<b><i>Stenopelmus sp2</i></b>
214	<b><i>Cicadellidae sp3</i></b>
215	<b><i>Anax cfamazili</i></b>
216	<i>Dytiscidae sp4</i>
217	<i>Chironomida</i>
218	<b><i>Chironomidae sp8</i></b>
219	<i>Diabrotica separata</i>
220	<i>Camponotus renggeri</i>
221	<i>Tipulidae sp3</i>
222	<b><i>Coccidae sp1</i></b>
223	<b><i>Chironomidae sp9</i></b>
224	<i>Ostracoda sp2</i>
225	<b><i>Hyla pulchellus</i></b>
226	<b><i>Scinax sp1</i></b>
227	<b><i>Odontophrynus sp</i></b>
228	<b><i>Chaunus granulosis</i></b>
229	<b><i>Austrolebias luteoflammulatus</i></b>
230	<b><i>Austrolebias cheradophilus</i></b>
231	<b><i>Austrolebias viarius</i></b>

232 *Cynopoecilus melanotaenia*

233 *Austrolebias sp*

234 *Cheirodon sp*

Anexo 2: Lista de las especies presentes en la red negativa en orden alfabético. Se muestra el número de nodo asignado a cada especie dentro de la red (#), el grado de cada especie, sus vecinos y el número de módulo al que pertenecen. (-) No forman parte del componente mayor. Cada vecino se identifica con el número de nodo.

#	Especie	Grado	Vecinos	# Módulo
1	<i>Austrolebias cheradophilus</i>	3	17 26 30	2
2	<i>Aedes sp1</i>	1	5	6
3	<i>Austrolebias luteoflammulatus</i>	7	5 6 15 26 31 36 43	1
4	<i>Ancylidae sp1</i>	1	34	5
5	<i>Austrolebias viarius</i>	17	2 3 7 8 19 20 21 24 25 29 30 32 33 34 35 38 44	6
6	<i>Belostoma sp1</i>	1	3	1
7	<i>Berosini sp1</i>	3	5 28 36	5
8	<i>Berosus sp1</i>	2	5 13	6
9	<i>Berosus sp2</i>	1	33	2
10	<i>Berosus sp3</i>	1	18	-
11	<i>Callibaetis sp1</i>	1	14	4
12	<i>Chironomidae sp3</i>	1	17	2
13	<i>Cynopoecilus melanotaenia</i>	4	8 24 30 35	6
14	<i>Derallus sp1</i>	3	11 15 24	4
15	<i>Drepanotrema sp1</i>	5	3 14 32 41 42	4
16	<i>Drepanotrema sp2</i>	4	34 38 43 44	3
17	<i>Grypdiopsis sp1</i>	6	1 12 19 21 32 34	2
18	<i>Halipplus sp1</i>	1	10	-
19	<i>Hirudinea sp1</i>	4	5 17 23 26	2
20	<i>Hirudinea sp2</i>	2	5 37	6
21	<i>Hirudinea sp3</i>	3	5 17 43	3
22	<i>Hirudinea sp7</i>	1	23	2
23	<i>Hyla pulchellus</i>	3	19 22 33	2
24	<i>Hydrophilini sp1</i>	3	5 13 14	6

25	Hydrophilini sp2	1	5	6
26	Ilyodytes sp1	5	1 3 19 33 34	2
27	Ilyodytes sp5	2	34 42	4
28	Lestes spatula	2	7 34	5
29	Macrostyphlus sp1	1	5	6
30	Monocosmoecus sp1	4	1 5 13 36	6
31	Nematoda 1	1	3	1
32	Oligochaeta sp1	4	5 15 17 42	4
33	Oligochaeta sp2	5	5 9 23 26 43	2
34	Oligochaeta sp3	9	4 5 16 17 26 27 28 36 40	5
35	Ostracoda sp1	2	5 13	6
36	Parastacus sp1	4	3 7 30 34	5
37	Pomacea sp1	1	20	6
38	Psorophora sp1	2	5 16	3
39	Scinax sp1	1	43	3
40	Sigara sp1	1	34	5
41	Tropisternus Strepitornus sp1	1	15	4
42	Tropisternus Strepitornus sp2	3	15 27 32	4
43	Tropisternus Strepitornus sp3	5	3 16 21 33 39	3
44	Tropisternus Strepitornus sp4	2	5 16	3

*Anexo 3: Lista de las especies presentes en la red positiva en orden alfabético. Se muestra el número nodo asignada a de cada especie dentro de la red (#), el grado de cada especie, sus vecinos y el número de módulo al que pertenecen. (-) No forman parte del componente mayor. Cada vecino se identifica con el número nodo.*

#	Especie	Grado	Vecinos	# Módulo
1	Acaro sp1	3	21 95 116	6
2	Acaro sp2	3	94 97 108	4
3	Acaro sp3	13	5 22 23 27 29 32 46 49 55 60 71 98 108	1
4	Acaro sp4	3	29 32 106	10
5	Acaro sp5	10	3 16 29 32 34 46 49 85 98 110	10
6	Acaro sp7	1	80	2
7	Acaro sp9	3	32 33 85	4
8	A luteoflammulatus	1	82	8

9	Anax cfamazili	6	34 36 43 72 97 109	9
10	Ancylidae sp1	2	20 58	-
11	Ancylidae sp2	1	39	10
12	Anthomyiidae sp1	1	52	10
13	Austrolebias viarius	2	39 93	1
14	Belostoma sp1	3	57 83 109	1
15	Berosini sp1	13	20 22 31 61 63 66 69 71 85 88 89 90 92	-
16	Berosus sp1	3	5 23 69	9
17	Berosus sp2	2	83 106	9
18	Berosus sp3	1	44	10
19	Berosus sp5	1	50	7
20	Bivalvo sp1	5	10 15 99 105 107	-
21	Caenis sp1	8	1 30 60 61 100 104 114 116	7
22	Calanoide sp1	15	3 15 26 27 36 43 46 51 60 61 63 64 69 74 85	8
23	Callibaetis sp1	5	3 16 24 49 69	7
24	Callibaetis sp2	7	23 27 46 60 69 74 85	4
25	Callibaetis sp3	1	73	4
26	Celina sp1	4	22 36 43 51	6
27	Ceratopogonidae sp1	8	3 22 24 32 60 67 74 85	2
28	Chaunus granulatus	3	87 109 112	9
29	Chironomidae sp1	7	3 4 5 32 46 49 69	-
30	Chironomidae sp2		21 69 89 114	
31	Chironomidae sp3		15 35 70 90	
32	Chironomidae sp5	11	3 4 5 7 27 29 64 67 72 98 102	-
33	Chironomidae sp7	1	7	-
34	Chironomidae sp8	4	5 9 72 106	10
35	Chironomidae sp9	1	31	1
36	Chydoridae sp1	3	9 22 26	7
37	Cicadellidae sp3	1	63	6
38	Cladocera sp1	3	51 92 105	4
39	Cynopoecilus melanotaenia	4	11 13 76 99	10
40	Corixidae	1	84	5
41	Culicidae sp1	1	86	-

42	Curculionidae	1	62	5
43	Cyclopoide sp1	6	9 22 26 64 69 106	5
44	Cyrtobagous sp1	2	18 55	3
45	Derallus sp1	2	68 99	5
46	Dero sp1	8	3 5 22 24 29 60 85 98	6
47	Desmopachria sp1	1	77	1
48	Diptera sp1	1	86	4
49	Drepanotrema sp1	8	3 5 23 29 69 75 77 79	7
50	Drepanotrema sp2	6	19 65 77 80 83 103	8
51	Drosophilidae sp1	3	22 26 38	10
52	Dytiscidae sp1	1	12	10
53	Dytiscidae sp2	1	83	7
54	Elateridae sp1	1	108	3
55	Elateridae sp2	2	3 44	10
56	Enochrus Lumetus sp1	1	70	7
57	Ephydriidae sp4	1	14	6
58	Grypdiopsis sp1	2	10 75	7
59	Hirudinea sp1	1	66	2
60	Hirudinea sp2	9	3 21 22 24 27 46 69 85 116	1
61	Hirudinea sp4	6	15 21 22 74 85 100	2
62	Hirudinea sp5	5	42 67 72 91 102	-
63	Hirudinea sp6	8	15 22 37 64 69 73 92 108	6
64	Hirudinea sp7	7	22 32 43 63 69 98 108	1
65	Hyla pulchellus	1	50	9
66	Hyalella curvispina	2	15 59	-
67	Hydrocanthus Guignocanthus sp1	3	27 32 62	5
68	Hydrochus sp1	1	45	10
69	Hydrophilini sp1	16	15 16 22 23 24 29 30 43 49 60 63 64 85 90 92 104	2
70	Hydrophilini sp2	5	31 56 90 92 116	4
71	Hydrophilini sp3	5	3 15 74 88 90	-
72	Hydrophilini sp5	5	9 32 34 62 102	1
73	Hydrophilini sp7	3	25 63 83	9
74	Hydrozoa sp1	6	22 24 27 61 71 85	-
75	Ilyodytes sp1	2	49 58	10

76	Ilyodytes sp4	1	39	10
77	Ilyodytes sp5	4	47 49 50 106	7
78	Isopoda sp2	1	98	7
79	Laccophilus sp1	1	49	9
80	Lestes pictus	2	6 50	7
81	Lestes spatula	1	93	10
82	Macrostyphlus sp1	1	8	1
83	Monocosmoecus sp1	6	14 17 50 53 73 103	1
84	Monocosmoecus sp2	1	40	10
85	Nematoda 1	13	5 7 15 22 24 27 46 60 61 69 74 89 90	2
86	Neohydronomus sp1	2	41 48	9
87	Noctuidae sp1	1	28	2
88	Oligochaeta sp1	4	15 71 89 90	5
89	Oligochaeta sp2	6	15 30 85 88 90 100	10
90	Oligochaeta sp3	8	15 31 69 70 71 85 88 89	8
91	Oligochaeta sp4	1	62	4
92	Ostracoda sp1	5	15 38 63 69 70	4
93	Parastacus sp1	2	13 81	-
94	Pelonomus sp1	2	2 115	7
95	Pelonomus sp2	1	1	10
96	Pheidole sp1	1	113	4
97	Phylloxeroidea sp1	2	2 9	8
98	Physidae sp1	6	3 5 32 46 64 78	5
99	Pomacea sp1	3	20 39 45	2
100	Psorophora sp1	3	21 81 69	4
101	pupas 1	1	111	1
102	Scarabaeidae sp1	3	32 62 72	1
103	Scinax sp1	2	50 83	3
104	Sciomyzidae sp1	3	21 69 116	7
105	Scirtidae sp1	2	20 38	2
106	Sigara sp1	5	4 17 34 43 77	4
107	Sminthuridae	1	20	4
108	Solenopsis richteri	5	2 3 54 63 64	4
109	Sphenophorus sp1	3	9 14 28	4

110	Stenopelmus sp1	1	5	9
111	Tetragnatha sp1	1	101	9
112	Trichoptera	1	28	9
113	Tropisternus Strepitornus sp1	1	96	5
114	Tropisternus Strepitornus sp3	1	21 30	-
115	Tropisternus Strepitornus sp2	2	94	1
116	Tropisternus Strepitornus sp4	5	1 21 60 70 104	1