

Ecología

Estudiando la estructura de las redes alimentarias: una introducción a los algoritmos para su construcción

Studying the structure of food webs: an introduction to algorithms for their construction

Norma Leticia Abrica-Jacinto ^{a, *}, Mariana Benítez-Keinrad ^b
y Eugenio Azpeitia ^a

^a Universidad Nacional Autónoma de México, Centro de Ciencias Matemáticas, Campus Morelia, Antigua Carretera a Pátzcuaro Núm. 8701, Col. Ex Hacienda San José de la Huerta, 58089 Morelia, Michoacán, México

^b Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología, Laboratorio Nacional de Ciencias de la Sostenibilidad, Circuito Exterior s/n anexo al Jardín Botánico, Ciudad Universitaria, 04510 Ciudad de México, México

*Autor para correspondencia: abrica@matmor.unam.mx (N.L. Abrica-Jacinto)

Recibido: 22 marzo 2023; aceptado: 28 noviembre 2023

Resumen

Las relaciones entre diversas poblaciones permiten describir diferentes tipos de interacción entre especies, como el consumo, la búsqueda de alimento, el parasitismo, la polinización, por mencionar algunas. Cuando éstas ocurren entre recursos y consumidores se conocen como relaciones tróficas, y el conjunto de relaciones tróficas de una comunidad o un ecosistema describe a una red alimentaria. Estas redes son de importancia ecológica ya que permiten describir la dirección y el flujo de energía dentro del ecosistema, son esenciales para analizar la dinámica y biodiversidad del sistema, y su construcción realista es clave para el estudio de comunidades biológicas. En las últimas décadas, algunos autores han propuesto modelos que reproducen varias propiedades importantes de redes alimentarias. Sin embargo, hasta donde sabemos, la aplicación de dichos modelos no ha sido estandarizada ni puesta a disposición de la comunidad científica en algún repositorio público. En este trabajo presentamos 3 de los modelos más usados para crear redes alimentarias e indicadores representativos que dan información sobre la estructura y composición de la red. Además, compartimos los códigos de los modelos e indicadores para que puedan ser replicados y usados en otras investigaciones.

Palabras clave: Relaciones tróficas; Redes tróficas; Teoría de grafos

Abstract

The relationships between various populations allow the description of different types of interactions among species, such as consumption, foraging, parasitism, and pollination, to name a few. When these occur between resources and consumers, they are known as trophic relationships, and the set of trophic relationships in a community

or an ecosystem describes a food web. These webs are of ecological importance as they outline the direction and flow of energy within the ecosystem, are essential for analyzing the dynamics and biodiversity of the system, and their realistic construction is key for studying biological communities. In recent decades, some authors have proposed models that replicate several important properties of food webs. However, as far as we know, the implementation of these models has not been standardized nor made available to the scientific community in any public repository. In this work, we present 3 of the most used models for creating food webs and representative indicators that provide information about structure and composition of the network. Additionally, we share the codes for the models and indicators so they can be replicated and used in other research.

Keywords: Trophic relationships; Trophic webs; Graph theory

Introducción

La ecología se ocupa principalmente del estudio de los siguientes niveles de organización: organismos (unidad elemental en ecología, su estructura y funciones están caracterizadas por factores ambientales y la herencia genética), población (conjunto de individuos de la misma especie que conviven en un mismo espacio y tiempo, con capacidad de reproducirse), comunidad (conjunto de poblaciones de diferentes especies que habitan en un mismo lugar), ecosistema (comunidades y sistema físico) y biosfera (conjunto de ecosistemas) (fig. 1). Es fundamental para la ecología comprender la naturaleza de las interacciones que ocurren dentro y entre cada nivel, así como determinar hasta qué punto éstas pueden

explicar los patrones observados y las propiedades de las dinámicas biológicas.

En la escala de comunidad, existen interacciones entre las especies de diversas poblaciones. Estas interacciones pueden ser perjudiciales (competencia, depredación, herbivorismo, parasitismo, parasitoidismo), benéficas (mutualismo y simbiosis), o tales que una de las especies obtiene un beneficio o un perjuicio, mientras que la otra no es favorecida ni perjudicada (comensalismo, amensalismo, tanatocresis, foresia). Todas estas interacciones impactan en procesos biológicos y ambientales, por ejemplo, cambios en el tamaño de diversas poblaciones a lo largo del tiempo (dinámica de poblaciones), en la descripción de la dirección, flujo y uso de recursos dentro de una comunidad o en la biodiversidad del ecosistema.

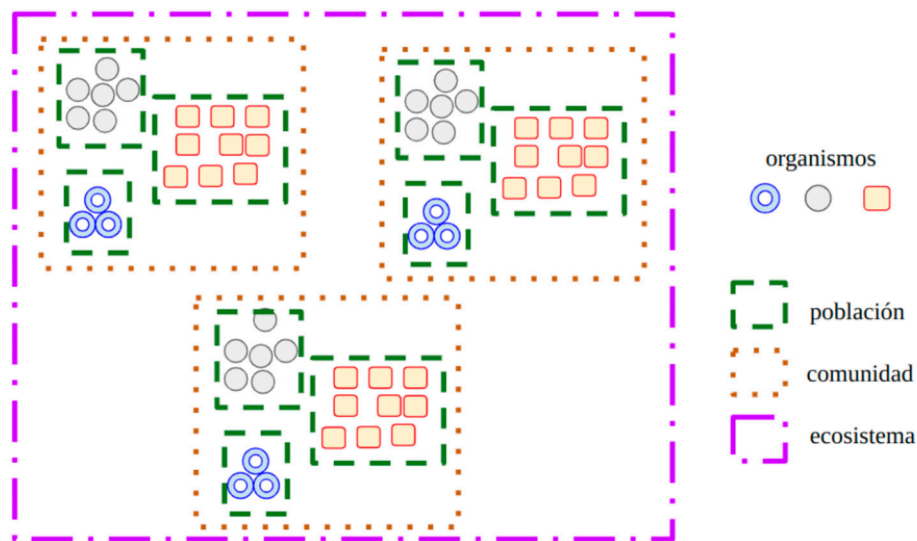


Figura 1. Representación de los elementos en ecología: organismos, población, comunidad, ecosistema. Los organismos son la unidad elemental en ecología, su estructura y funciones están caracterizadas por factores ambientales y la herencia genética. La población es el conjunto de individuos de la misma especie que conviven en un mismo espacio y tiempo, con capacidad de reproducirse. La comunidad es el conjunto de poblaciones de diferentes especies que habitan en un mismo lugar. El ecosistema se compone de las comunidades y del sistema físico en que habitan.

Dado que en general estas interacciones se dan entre pares de especies, la manera más sencilla de representarlas es a través un grafo dirigido o dígrafo (Bondy y Murty, 1976), donde los nodos representan a las especies y los enlaces el tipo de interacción. Definimos a esta estructura como red de interacciones. En el caso de interacciones como la depredación, podemos distinguir a las especies como presas y depredadores, siendo las interacciones de tipo trófico, por lo que en este caso llamamos a la red de interacciones una red alimentaria o trófica, la cual puede describir la transferencia de nutrientes entre las especies de distintas poblaciones biológicas. Por lo tanto, las redes alimentarias son una parte central dentro de la ecología.

El estudio empírico de redes alimentarias ha mostrado que existen ciertas regularidades en las propiedades de las redes de diversos hábitats (Cohen et al., 1990). Por ejemplo, el promedio en la proporción de especies que solo son consumidas, especies que solo consumen y especies que consumen y son consumidas a la vez; promedio en la proporción de interacciones tróficas; y en la proporción de depredadores a presas. Actualmente, se han propuesto varios modelos basados en grafos aleatorios que permiten reproducir varias de estas regularidades utilizando características elementales de las redes alimentarias. A pesar de la utilidad de estos modelos, hasta donde sabemos, su aplicación no se ha incorporado en algún software o en algún repositorio público para ponerlo a disposición de la comunidad científica.

En este trabajo nos enfocaremos en 3 de estos modelos: 1) el modelo aleatorio, el cual describe la interacción entre 2 especies por medio de una función probabilidad (uniforme) sin usar ninguna característica biológica, 2) el modelo de cascada, el cual supone una jerarquía en la depredación de las especies, y 3) el modelo de nicho, el cual toma en cuenta la cantidad de alimento que consume la especie. Presentamos, además, la forma de visualizar y representar matemáticamente las redes alimentarias por medio de la teoría de grafos (Bondy y Murty, 1976). Posteriormente, exponemos algunos descriptores de las redes alimentarias y los 3 modelos para generar dichas redes junto con los algoritmos y pseudocódigos de los modelos correspondientes, con la finalidad de ser replicados y usados en otras investigaciones. El objetivo es presentar de manera sistemática los 3 modelos para crear redes alimentarias, así como algunos indicadores representativos que dan información sobre la estructura y composición de la red alimentaria. El software utilizado es Matlab, el cual es un lenguaje de programación y un entorno de desarrollo utilizado para el cálculo numérico; su nombre proviene de “MATrix LABoratory” lo que refleja su capacidad en la manipulación de matrices. Los códigos de los modelos e indicadores se encuentran disponibles en https://github.com/abrica2019/modelos_redes_trof

Materiales y métodos

Partiendo de la red alimentaria y del dígrafo $G = (S, L)$, donde S es el número de especies (nodos del dígrafo) y L el número de enlaces tróficos, podemos asociarla a una matriz A de interacciones (tróficas). Esta matriz describe las relaciones alimentarias entre las especies y se define como: $A = (a_{ij})_{S \times S}$ de tamaño $S \times S$, donde $a_{ij} = 1$ si y solo si la especie j consume a la especie i , y $a_{ij} = 0$ si j no consume a i ($i, j = 1, \dots, S$). De esta manera los renglones de la matriz A representan a las presas (taxones de recursos) y las columnas a los depredadores (taxones de consumidores). Al mismo tiempo, a partir de esta matriz es posible dibujar el dígrafo que representa la red alimentaria de las S especies con $a_{ij} = 1$ el enlace que va de i a j donde la dirección del enlace (flecha) indica el flujo de energía de una especie a otra. Por ejemplo, la figura 2 muestra una matriz de interacción entre 3 especies y su dígrafo asociado. Cabe señalar que si $a_{ii} = 1$ significa que la propia especie consume elementos de su propia especie (especies 1 y 2 en la figura 2), lo que se conoce como canibalismo.

Podemos ver que la estructura de una red alimentaria se puede reproducir a través de un grafo y a la vez construir una matriz con la que podremos describir diversas características estructurales de la red y de las especies. Con esto podemos realizar un análisis estructural de la red, o en términos generales, un análisis de redes (Börner et al., 2007; Guzzi y Roy, 2020; Lewis, 2009; Newman, 2018; Zweig, 2016). A continuación, se definen los descriptores más usados en el análisis de redes alimentarias (Cohen et al., 1990; Martinez, 1991; Williams y Martinez, 2000).

A partir de la matriz de interacciones $A = (a_{ij})_{S \times S}$ y del dígrafo $G = (S, L)$ se definen varios descriptores que serán útiles para comprender la estructura de la red alimentaria. Varios de ellos nacen de conceptos de la teoría de grafos (Bondy y Murty, 1976). Recordemos que S es el número total de especies (tamaño de la red) y L equivale al total de

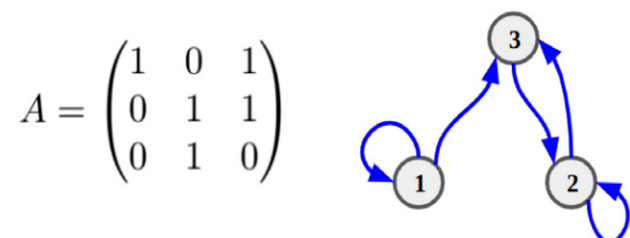


Figura 2. Matriz de interacciones tróficas de una red alimentaria, con $S = 3$ especies y $L = 5$ interacciones tróficas. Notemos que las especies 1 y 2 son consumidores de su propia especie (especies canibales).

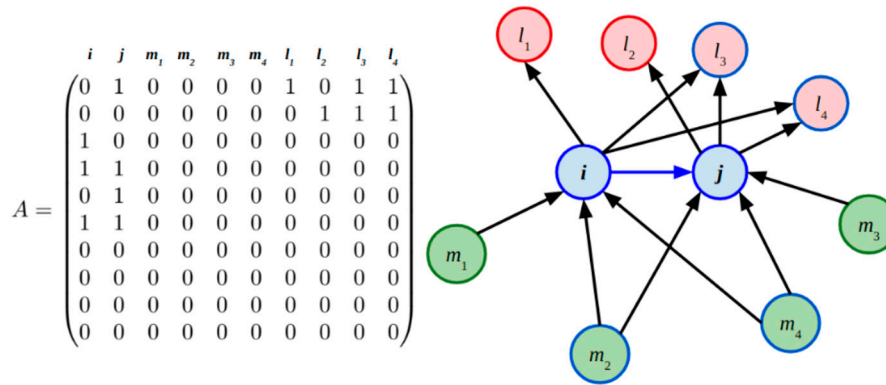


Figura 3. Matriz de interacciones tróficas de la red alimentaria, con $S = 10$ especies y $L = 13$ enlaces tróficos. La especie j consume a la especie i ($a_{ij} = 1$) y para este par de especies, los nodos verdes representan a sus presas, y los nodos de color rosa a sus depredadores. Los depredadores en común de i y j son los nodos de color rosa con azul, y las presas en común son los nodos verdes con azul.

enlaces tróficos de la red alimentaria, siguiendo la notación dada en el libro Network Science (Posfai y Barabási, 2016) tenemos los siguientes conceptos y relaciones.

El grado de entrada de un nodo i es el número de enlaces que llegan (o apuntan) al nodo i (Bondy y Murty, 1976; Newman, 2018). Esto equivale a describir el número total de presas de la especie i , lo cual denotaremos como k_i^{in} y el cual se calcula a partir de la matriz de interacciones como: $k_i^{in} = \sum_{j=1}^S a_{ji}$.

El grado de salida k_i^{out} de un nodo i es el número de enlaces que salen de i (Bondy y Murty, 1976, Cohen et al., 1990), equivale a describir el número de depredadores de la especie. Su cálculo equivale a: $k_i^{out} = \sum_{j=1}^S a_{ij}$.

El grado de un nodo i se define como el número total, k_i , de enlaces que tiene el nodo; esto equivale a cuantificar el número total de presas y depredadores que tiene la especie i : $k_i = k_i^{in} + k_i^{out}$. Nótese que: $L = \sum_{i,j=1}^S a_{ij}$ (Bondy y Murty, 1976, Cohen et al., 1990, Newman, 2018).

La distribución de grados de una red alimentaria es la distribución acumulada del número de enlaces que tiene cada especie. Esta distribución se puede dividir contando el grado de entrada (presa) y el grado de salida (depredador) de cada especie, dando así un gráfico sobre las veces que una especie es presa y depredador (Bondy y Murty, 1976; Cohen et al. 1990; Newman, 2018). Por ejemplo, consideremos el conjunto ordenado de especies $\{i, j, m_r, l_r; r = 1, 2, 3, 4\}$ y la red de la figura 3, en este caso $S = 10$ y $L = 13$, con A la matriz de interacciones. La figura 4 muestra la distribución de grados de entrada y salida para cada especie.

También podemos definir conjuntos de especies dentro de la estructura de la red, tales como: el conjunto de presas de una especie i como $P_i = \{j \in S : a_{ji} = 1\}$; el conjunto de

depredadores de una especie i como $D_i = \{j \in S : a_{ij} = 1\}$; el conjunto de presas que comparten en común las especies i y j como: $P_i \cap P_j$, y $D_i \cap D_j$ el conjunto de depredadores que comparten en común.

Notemos que $|P_i| = k_i^{in}$ y $|D_i| = k_i^{out}$, donde $|\cdot|$ denota la cardinalidad del conjunto (número de elementos del conjunto). De la figura 3 podemos distinguir lo siguiente: la especie j consume a i ($a_{ij} = 1$), por ejemplo; las presas y depredadores en común del par (i, j) son $P_i \cap P_j = \{m_2, m_4\}$ y $D_i \cap D_j = \{l_3, l_4\}$, respectivamente.

En general, las especies se clasifican de acuerdo al taxón o grupo biológico al que pertenecen (animal, vegetal, hongos, protistas, bacterias, arqueas, virus), aunque también es posible que los nodos de una red correspondan a gremios o grupos funcionales, como polinizadores, herbívoros, parásitos, entre otros. En el caso de redes alimentarias y como una primera aproximación para distinguir el tipo de nodo, aquí se distinguen 3 tipos de especies: basales (especies que solo son consumidas por otras especies), intermedias (especies que son consumidas y consumen a otras especies) y tops o superiores (especies que solo consumen a otras especies y no son comidas por otras) (Bondy y Murty, 1976; Cohen et al., 1990; Martínez, 1991; Newman, 2018; Williams y Martínez, 2000). Estas especies las podemos caracterizar a través de los indicadores mencionados: especie basal (B): representadas en el dígrafo como los nodos i 's que solo tienen enlaces de salida y por lo tanto cumplen con $k_i^{in} = 0$ y $k_i^{out} > 0$; especie intermedia (I): representadas en el dígrafo como los nodos i 's que tienen enlaces de entrada y salida y por tanto cumplen con $k_i^{in} > 0$ y $k_i^{out} > 0$; especie top (T): representadas en el dígrafo como los nodos i 's que tienen enlaces de entrada y satisfacen la condición $k_i^{in} > 0$ y $k_i^{out} = 0$.

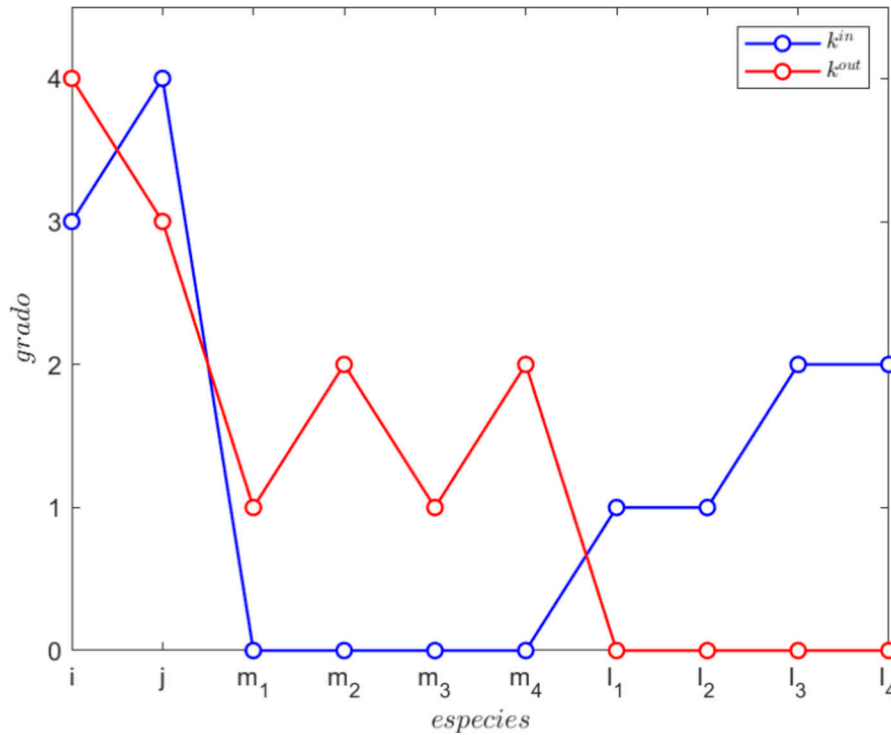


Figura 4. Distribución de grados de la red alimentaria de la figura 3. El eje horizontal representa el conjunto de especies, el eje vertical corresponde al valor del grado de entrada (k^{in}) y salida (k^{out}).

En el ejemplo de la figura 3 nótese que i y j son especies intermedias con $k_i^{in} = 3$, $k_i^{out} = 4$, $k_j^{in} = 4$ y $k_j^{out} = 3$; además, todos los depredadores de i y j representan especies top y las presas, especies basales. Usando el código tipoTIBA.m y a partir de la matriz de interacciones, se pueden determinar el número total de cada tipo de especies y a qué especies corresponde.

Para conocer el alcance entre especies, usamos el concepto de longitud de un camino (Bondy y Murty, 1976; Martínez, 1991; Newman, 2018; Williams y Martínez, 2000). Un camino entre un par de nodos, digamos i y j , es una secuencia de nodos y enlaces que empieza y termina en un nodo, tal que cada nodo es incidente con los enlaces que le siguen y le preceden en la secuencia. Siguiendo con el ejemplo de la figura 3, $c = (m_1, i, l_3)$ es un camino que va de m_1 a l_3 . Aquí solo consideramos caminos simples, es decir, aquellos caminos que no repiten enlaces en su recorrido. De manera que la longitud del camino es el número de enlaces que posee el camino. En el ejemplo mencionado c es un camino de longitud 2. En el caso de los dígrafos, tales enlaces están dirigidos y se debe tener cuidado al calcular los caminos y sus longitudes. Sin embargo, algunos autores al analizar las cadenas alimentarias tales caminos (o rutas) las tratan como no dirigidas debido a que existe un efecto

de retroalimentación entre la especie que consume y la consumida, considerando además que “los efectos pueden propagarse a través de la red en cualquier dirección” (Williams et al., 2002). Considerar o no caminos dirigidos dependerá del fenómeno biológico a modelar y de los supuestos del modelo, así como del tiempo de cómputo. Aquí consideramos un camino trófico como un camino simple conectado desde una especie hasta una especie basal; considerando la dirección de los enlaces.

Además de distinguir a las especies por su tipo (B, I, T), también existe otra caracterización con base en el consumo de especies: generalidad y vulnerabilidad (Williams y Martínez, 2000). La generalidad de una especie i calcula las veces que la especie es consumidor (depredador) en la red alimenticia, calculada como:

$$G_i = (S/L) \sum_{j=1}^S a_{ji} = (S/L) k_i^{in},$$

con $G_i \in [0, S(S-1)/L]$. Notemos que para cualquier especie basal j ($a_{ij} = 0 \forall i$) se cumple que $G_j = 0$. Por otro lado, la vulnerabilidad de una especie i calcula las veces que la especie es consumida (presa) en la red alimenticia:

$$V_i = (S/L) \sum_{j=1}^S a_{ij} = (S/L) k_i^{out},$$

con $V_i \in [0, S(S-1)/L]$. Notemos que para cualquier especie top j ($a_{ji} = 0 \forall i$) se cumple que $V_j = 0$. Continuando con el ejemplo de la figura 3 (código `gen_vul.m`) tenemos: $G_i = (10/13) \cdot 3 \approx 2.3$, $V_i = (10/13) \cdot 4 \approx 3$; $G_{l_2} = (10/13) \cdot 1 \approx 0.76$, $V_{l_2} = (10/13) \cdot 0 = 0$; $G_{l_3} = (10/13) \cdot 2 \approx 1.53$, $V_{l_3} = (10/13) \cdot 0 = 0$.

Entonces, podemos decir que i en comparación con l_2 y l_3 es una especie que obtiene más recursos, pero a la vez es más vulnerable. Considerando ahora una característica general de la red alimentaria (y no puntual, i.e., por especie), calcular la desviación estándar de la generalidad y vulnerabilidad, denotadas como `GenSD` y `VulSD`, respectivamente, da información sobre la dispersión de los datos de $\{G_i\}$ y $\{V_i\}$. En este ejemplo de la figura 3, tenemos que `GenSD` = 1.0909 y `VulSD` = 1.0909 (código `gen_vul.m`) (fig. 5).

Observando la red alimentaria de la figura 3, es posible preguntarse ¿qué tanto se parecen las especies i y j , puesto que sus grados de entrada y salida son cercanos? o en general, dadas 2 especies ¿es posible conocer qué tan similares son? Para saber esto, se define la similitud trófica entre un par de especies (i, j) como el número de depredadores y presas compartidos en común dividido por

el número total de presas y depredadores del par (Williams y Martinez, 2000):

$$s_{ij} = \frac{\text{número(presas y depredadores)}_{ij}}{\text{número(presas y depredadores)}_i + \text{número(presas y depredadores)}_j},$$

es decir, $s_{ij} = (|P_i \cap P_j| + |D_i \cap D_j|) / (k_i + k_j)$. Notemos que la similitud trófica es simétrica, es decir, $s_{ij} = s_{ji}$. Además, $s_{ij} \in [0, 0.5]$ ya que $|P_i \cap P_j| + |D_i \cap D_j| \leq k_i + k_j$. Si $s_{ij} = 0.5$ representa una similitud absoluta entre 2 especies. Se define la similitud máxima de la cadena alimentaria como el promedio de los máximos de similitud:

$$\text{MaxSim} = (1/S) \sum_{i=1}^S \max\{s_{ij} : i \neq j\}.$$

Este indicador determina la rapidez con la que las especies se agrupan inicialmente (Solow y Beet, 1998; Williams y Martinez, 2000). Por ejemplo, de la figura 3 tenemos que `MaxSim` = 0.3905 y la matriz `sim` de entradas s_{ij} , para el conjunto ordenado $\{i, j, m_r, l_r : r = 1, \dots, 4\}$ (códigos `simi_ij.m` y `simi_Max.m`). La figura 6 muestra la matriz similaridad `sim` = $(s_{ij})_{S \times S}$.

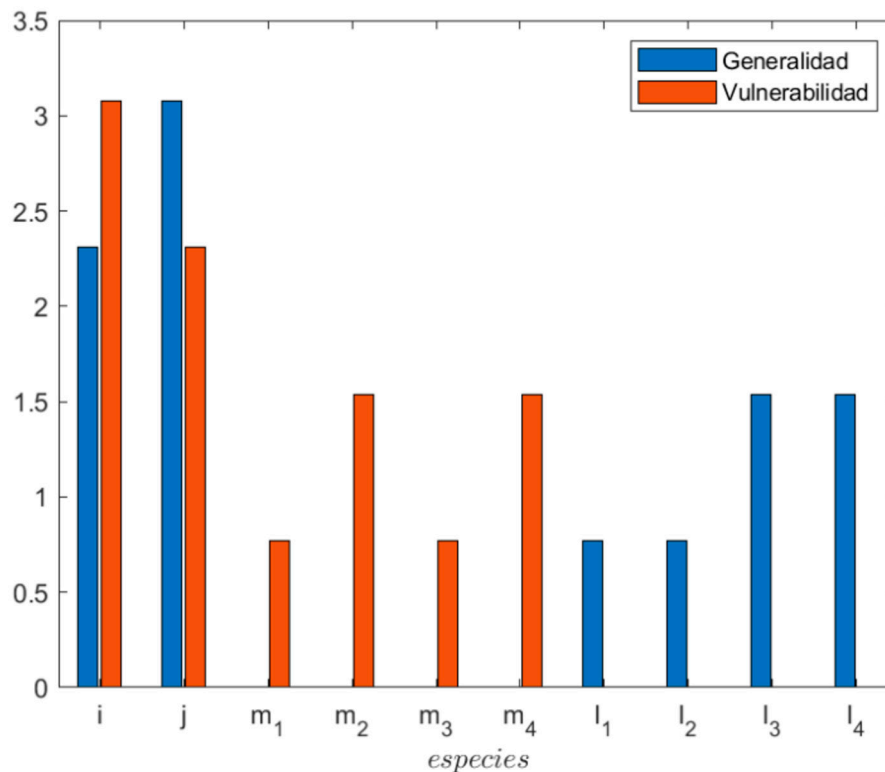


Figura 5. Valores de generalidad y vulnerabilidad de las especies de la red alimentaria de la figura 3. La altura de cada barra indica el valor correspondiente para la especie dada.

$$sim = \begin{pmatrix} 0.5 & 0.28 & 0 & 0.11 & 0.12 & 0.11 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.28 & 0.5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.12 & 0 & 0.11 & 0.11 \\ 0 & 0 & 0.5 & 0.33 & 0 & 0.33 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.11 & 0 & 0.33 & 0.5 & 0.33 & 0.5 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.12 & 0 & 0 & 0.33 & 0.5 & 0.33 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.11 & 0 & 0.33 & 0.5 & 0.33 & 0.5 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.12 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.5 & 0 & 0.33 & 0.33 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.5 & 0.33 & 0.33 \\ 0 & 0.11 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.33 & 0.33 & 0.5 & 0.5 \\ 0 & 0.11 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.33 & 0.33 & 0.5 & 0.5 \end{pmatrix}_{S \times S}$$

Figura 6. Matriz de similaridad de la red de la figura 3. Cada entrada es calculada con el algoritmo `simi_ij.m`.

Otra de las propiedades estructurales clave de las redes alimentarias es la proporción de especies caníbales (Cannib) y de especies omnívoras (Omniv) (Williams y Martínez, 2000). Las especies caníbales son aquellas que se alimentan con miembros de la propia especie, es este caso especies con $a_{ii} = 1$. Para calcular la proporción de especies caníbales definimos la siguiente fórmula:

$$\text{Cannib} = (1/S) \sum_{i=1}^S a_{ii}$$

Aunque algunos autores excluyen el canibalismo por ser poco frecuente (Cohen et al., 1990; Gallopín, 1972), en este trabajo será considerado, ya que la proporción de especies caníbales es un descriptor calculado para entender la estructura de la red (Link et al., 2005; Schmid-Araya et al., 2002; Williams y Martínez, 2000, 2008). En los códigos presentados quedará la opción para tener en cuenta o no el canibalismo.

Las especies omnívoras son aquellas especies que consumen 2 o más especies y tienen caminos tróficos de diferentes longitudes. Aquí realizamos una simplificación de la definición de omnívora presentada en Williams y Martínez (2000), ya que en el mismo trabajo se menciona que para una de las redes empíricas que usan (Little Rock Lake) tiene demasiadas cadenas para calcular esta propiedad en un periodo de tiempo razonable, esto también debido a que considera los caminos tróficos sin dirección. Aquí consideramos la dirección de los enlaces tróficos para definir los caminos tróficos, como se ha mencionado. Para caracterizar estas especies omnívoras, notemos que solo pueden ser intermedias o tops, y dado que se consideran caminos tróficos con dirección, definimos una especie omnívora i de la forma siguiente: 1) i es una especie top o intermedia, 2) $k_i^{\text{in}} \geq 2$, 3) existen al menos, una especie basal j_1 y una especie intermedia j_2 ($j_2 \neq i$, excluyendo lazos en el grafo, i.e. canibalismo) tal que $a_{j_1 i} = a_{j_2 i} = 1$, es decir, hay un camino de longitud uno de j_1 a i y de j_2 a i .

Por ejemplo, en la figura 3 la especie j es omnívora, mientras que el resto de las especies no lo son (código `can_omn.m`).

Una propiedad que caracteriza la estructura de una red alimentaria es la conectividad de la red alimenticia (C) definida como todas las interacciones tróficas reales (L) divididas por todas las interacciones tróficas posibles (S^2 si se considera canibalismo, y $S(S-1)$ en caso contrario): $C = L/S^2$ o $C = L/(S(S-1))$. Esta es una propiedad importante presente en los trabajos de Martínez (1991, 1993) al señalar que la conectividad (dirigida) es el único patrón examinado que es muy robusto a la agregación trófica y generalmente comparable entre redes alimentarias. La tabla 1 presenta una lista resumida con la descripción y las fórmulas correspondientes.

A continuación, se describen los 3 modelos que reproducen la estructura de una red alimentaria usando 2 parámetros de entrada: el número de especies y la conectividad (Cohen et al., 1990; Williams y Martínez, 2000, 2008).

Modelos de redes alimentarias

Uno de los objetivos de la ecología es comprender la naturaleza de la interacción entre las poblaciones de distintas especies, determinando hasta donde éstas pueden explicar las propiedades dinámicas y sistémicas de comunidades ecológicas. Una forma de hacer ésto es desarrollando modelos que representen, con éxito, las propiedades estructurales clave de las redes alimentarias, por ejemplo, la proporción de especies en los niveles tróficos superiores, intermedios y basales, la variabilidad en la generalidad y vulnerabilidad, la longitud de la cadena alimentaria, los grados de canibalismo y omnivoría, la similitud trófica, por mencionar algunos. El objetivo de tales modelos es reproducir las interacciones de una forma simplificada, es decir, usando reglas simples de interacción. Aquí presentamos 3 modelos que han sido

Tabla 1

Lista de indicadores para redes alimentarias.

Descripción	Expresión	Fórmula y condiciones
Número de especies (nodos) en la red alimentaria	S	
Interacciones entre las especies (nodos) en la red alimentaria	$A = (a_{ij})_{S \times S}$	$a_{ij} = 1$ si j consume a i $a_{ij} = 0$ si j no consume a i
Número de enlaces tróficos en la red alimentaria	L	$L = \sum_{i,j=1}^S a_{ij}$
Conectividad de la red alimentaria	C	$C = L/S^2$ con canibalismo $C = L/(S(S-1))$ sin canibalismo
Número de presas de la especie i, equivalente al grado de entrada del nodo i	k_i^{in}	$k_i^{in} = \sum_{j=1}^S a_{ji}$
Conjunto de presas de la especie i	P_i	$P_i = \{j \in S : a_{ji} = 1\}$
Número de depredadores de la especie i, equivalente al grado de salida del nodo i	k_i^{out}	$k_i^{out} = \sum_{j=1}^S a_{ij}$
Conjunto de depredadores de la especie i	D_i	$D_i = \{j \in S : a_{ij} = 1\}$
Conjunto de presas que comparten (en común) 2 especies diferentes i y j	$P_i \cap P_j$	$P_i \cap P_j = \{k \in S : a_{ki} = a_{kj} = 1\}$
Conjunto de depredadores que comparten (en común) 2 especies diferentes i y j	$D_i \cap D_j$	$D_i \cap D_j = \{k \in S : a_{ik} = a_{jk} = 1\}$
Número total de presas y depredadores de la especie i, equivalente al grado del nodo i	k_i	$k_i = k_i^{in} + k_i^{out}$
Especie caníbal i: aquella que consume miembros de su misma especie		i es caníbal sii $a_{ii} = 1$
Proporción de especies caníbales	Cannib	$Cannib = (1/S) \sum_{i=1}^S a_{ii}$
Especie basal i: las que solo son presas de otras especies	$i \in B$	$k_i^{in} = 0$ y $k_i^{out} > 0$
Especie intermedia i: las que son presas y depredadores de otras especies	$i \in I$	$k_i^{in} > 0$ y $k_i^{out} > 0$
Especie top i: las que solo son depredadores de otras especies	$i \in T$	$k_i^{in} > 0$ y $k_i^{out} = 0$
Especie omnívora i: es una especie intermedia o top, con al menos 2 especies presa y existen al menos $j_1 \in B$ y $j_2 \in I$ con $j_2 \neq i$ tal que $a_{j_1 i} = a_{i j_2} = 1$	$i \in O$	O denota el conjunto de especies omnívoras
Proporción de especies omnívoras	Omn	$Omn = 1/S \{i \in O\} $
Generalidad de la especie i: cuantifica las veces que la especie i es depredador	G_i	$G_i = (S/L) \sum_{j=1}^S a_{ji}$
Vulnerabilidad de la especie i: cuantifica las veces que la especie i es presa	V_i	$V_i = (S/L) \sum_{j=1}^S a_{ij}$
Similitud trófica entre 2 especies i y j	s_{ij}	$s_{ij} = (P_i \cap P_j + D_i \cap D_j) / (k_i + k_j)$
Similitud máxima	MaxSim	$MaxSim = (1/S) \sum_{i=1}^S \max \{s_{ij} : i \neq j\}$

usados y discutidos en la literatura (Cohen et al., 1990; Williams y Martinez, 2000; 2008): el modelo aleatorio, el modelo de cascada y el modelo de nicho.

Los 3 modelos se caracterizan por considerar 2 parámetros para la construcción de las redes alimentarias: la conectividad de entrada (o empírica, C_0) y el número de especies (S). Con estos valores se define la probabilidad de interacción (p), diferente en cada modelo, indicando la posibilidad de interacción entre 2 especies de la red.

Modelo aleatorio. En este modelo cualquier interacción trófica entre las especies ocurre con la misma probabilidad equivalente al valor de la conectividad ($p = C$), siendo las redes lo más libre posible respecto a su estructura biológica, i.e., sin usar ninguna característica biológica. El pseudocódigo para este modelo es el siguiente:

Entrada: número de especies (S), conectividad (C).

Algoritmo: definir una matriz cero A de tamaño $S \times S$; calcular el valor de la probabilidad $p = C$; para cada par de especies $(i, j) \in S$, se elige al azar un número en el intervalo $[0, 1]$ (lo cual denotaremos como $x \in U[0, 1]$), si es menor que p ($x < p$), entonces $a_{ij} = 1$, si no, entonces $a_{ij} = 0$.

Salida: matriz de interacciones tróficas A con entradas de 0's y 1's.

Modelo en cascada. El término cascada hace referencia a una caída, desde cierta altura. Considerando que el modelo en cascada supone una numeración específica de las especies, proporcionando así un orden jerárquico para la alimentación de la siguiente manera: una especie j en esta jerarquía o cascada puede alimentarse de cualquier especie i con un número menor de $i < j$; no significa que j se alimente de i , solo que j puede alimentarse de i . La especie j no puede alimentarse de ninguna especie que esté por arriba de ella, es decir, no puede comer de ninguna especie con un número $k \geq j$.

Por ejemplo, la figura 7 muestra un arreglo jerárquico de la red alimentaria de la figura 3. En este modelo una especie trófica puede depredar solo en una especie trófica de menor rango. Es posible obtener esta cualidad cuando se asigna a cada especie un valor aleatorio extraído uniformemente del intervalo $(0, 1)$ y cada especie tiene una probabilidad de $p = 2CS/(S-1)$ de consumir solo especies con valores inferiores a los suyos (Williams y Martinez, 2000). El pseudocódigo para obtener una red alimentaria bajo este modelo es el siguiente:

Entrada: número de especies (S), conectividad (C).

Algoritmo: valores de rango r_i para cada especie i , elegido aleatoriamente en el intervalo $(0, 1)$. Esto lo denotamos como $r_i \in U(0, 1)$; definir una matriz cero A de tamaño $S \times S$; calcular el valor de la probabilidad $p = 2CS/(S-1)$; para cada especie $j \in S$: si un número aleatorio en U

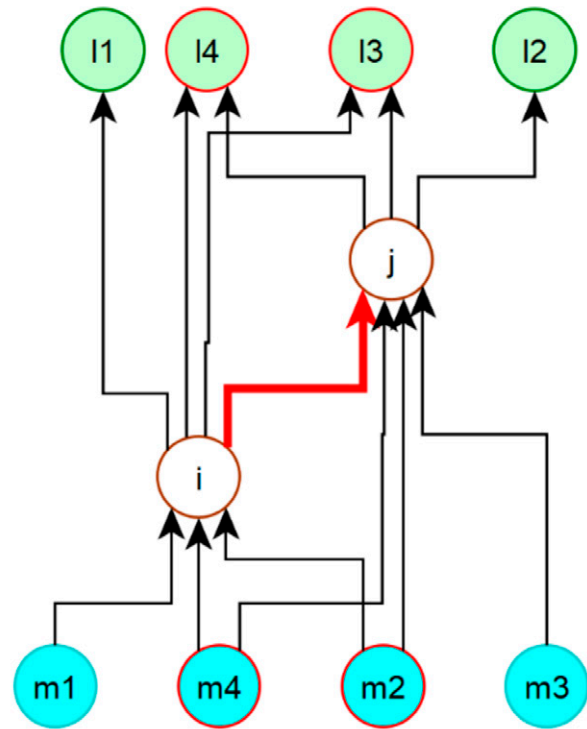


Figura 7. Arreglo jerárquico de la red alimentaria de la figura 3. Las especies top se encuentran en el nivel superior, las especies basales en el inferior.

$(0, 1)$ es menor que p , entonces para cada $i \in S$ con $r_i < r_j$, se hace $a_{ij} = 1$, si no, entonces no procede.

Salida: matriz de interacciones tróficas A con entradas de 0's y 1's.

Este modelo, presentado en Cohen et al., (1990) predice las proporciones de especies basales, intermedias y tops, entre otras propiedades, brindando así explicaciones cualitativas y cuantitativas de las principales regularidades empíricas, observadas a la fecha del trabajo.

Modelo de nicho. “El término nicho ecológico se utiliza para definir el papel funcional que desempeña un organismo en un ecosistema, y se representa por las condiciones ambientales que un organismo puede tolerar” (Escolástico et al., 2013). Este papel funcional puede ser la estrategia de supervivencia usada por la especie para alimentarse, competir con otras especies o evitar ser atacada. Williams y Martinez (2000, 2008) presentan el modelo de nicho que determina, con base en ciertas reglas, la función trófica de cada especie, i.e., quién come a quién. Este modelo asigna a cada especie un valor de nicho elegido al azar. Luego, las especies están obligadas a

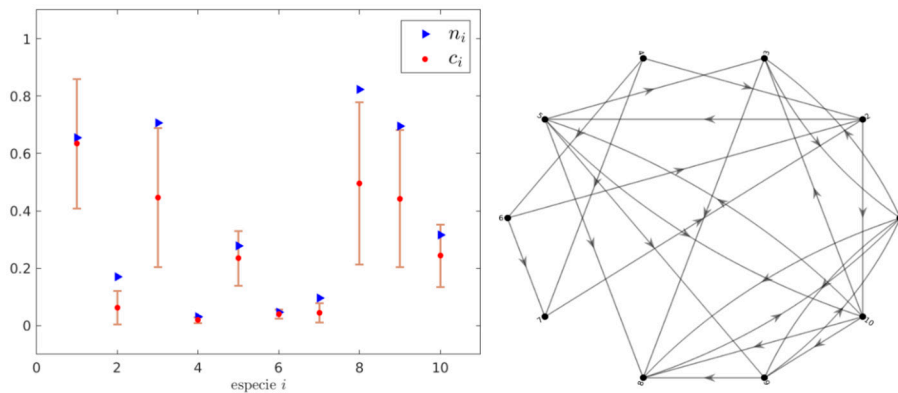


Figura 8. Modelo de nicho. Red alimentaria con $S = 10$ especies y $C = 0.2$, sin canibalismo. La imagen de la izquierda muestra los valores de nicho (n_i), el centro (c_i) y el intervalo para cada especie. Con base en ésto, se construye la red alimentaria (imagen derecha); por ejemplo, la especie 2 come a las especies 4, 6 y 7, ya que se encuentran dentro de su intervalo, y es consumida por las especies 5 y 10. Con lo cual, el grafo es congruente.

consumir todas las especies dentro de un rango de valores cuyo centro, elegido al azar, es menor que el valor de nicho del consumidor.

El modelo de nicho ordena todas las especies S de acuerdo con un valor de nicho $n_i \in [0, 1]$ asignado de manera aleatoria a cada especie, con una distribución uniforme. Este valor coloca a la especie aleatoriamente en algún lugar a lo largo de una dimensión de nicho de 0 a 1. Un consumidor i come todas las especies cuyos valores de nicho caen dentro de un rango r_i , cuyo centro c_i es un número aleatorio entre $r_i/2$ y $\min\{n_i, 1 - r_i/2\}$. El rango de nicho es $r_i = x \cdot n_i$ donde $0 \leq x \leq 1$ es una variable aleatoria con función de densidad de probabilidad beta: $p(x) = \beta(1-x)^{\beta-1}$ con $\alpha = 1$ y $\beta = \alpha/2C - \alpha$; en este caso denotamos $x \in B(\alpha, \beta)$. Notemos que el valor de x es fijo durante el proceso del modelo, si realizamos un nuevo cálculo del modelo se obtendrá otro valor de x . De este modelo se tiene las siguientes observaciones (Williams y Martínez, 2008): a) el valor del centro es menor que el valor de nicho: $c_i < n_i$; b) el valor del intervalo r_i cuantifica la generalidad de la especie i en el sentido de qué tanto y a quiénes consume; c) las dietas de los consumidores están fuertemente sesgadas hacia las especies de recursos con valores de nicho $\leq n_i$; d) el número de especies j 's cuyo n_j cae dentro del r_i mide la generalidad alcanzada; e) con la distribución beta, las especies con un n_i más alto tienden a comer más especies; f) se cumple que $\sum_{i=1}^S r_i/S = C$, es decir, el modelo crea redes alimentarias con una conexión cercana a la C de entrada del modelo.

Por ejemplo, la imagen izquierda de la figura 8 muestra los valores de nicho para cada especie, los centros y el

intervalo correspondiente. Podemos notar que con base en las reglas del modelo de nicho se tiene que la especie 1 consume las especies 3, 8, 9; la especie 2 consume a las especies 4, 6, 7; la especie 10 consume a las especies 2, 5; por mencionar algunos. La red alimentaria correspondiente a estas reglas, corresponde a la imagen derecha de la figura 8. El pseudocódigo del modelo de nicho es el siguiente:

Entrada: número de especies (S), conectividad (C).

Algoritmo: definir una matriz cero A de tamaño $S \times S$; obtener el valor x de una distribución beta con $x \in B(\alpha, \beta)$, $\alpha = 1$, $\beta = \alpha/2C - \alpha$, y por lo tanto $x = \text{betarnd}(\alpha, \beta)$; para cada especie i , se asignan: valor de nicho $n_i \in U(0, 1)$, valor del intervalo de consumo $r_i = x \cdot n_i$, centro $c_i \in U(a_i, b_i)$, siendo un número aleatorio entre $a_i = r_i/2$ y $b_i = \min\{n_i, 1 - r_i/2\}$; entonces, la especie i consumirá a toda especie j que cumpla con $c_i - r_i/2 \leq n_j \leq c_i + r_i/2$, y por lo tanto $a_{ji} = 1$; en caso contrario, $a_{ji} = 0$.

Salida: matriz de interacciones A de 0's y 1's.

Williams y Martínez (2000) demuestran que este modelo de nicho, aplicado a las diferentes redes empíricas, predice las propiedades individuales con mayor precisión que los modelos de cascada y aleatorio. Uno de los indicadores diferenciadores en los 3 modelos es el canibalismo (Cannib), ya que, aunque el modelo de cascada mejora el modelo aleatorio, éste no lo hace para el canibalismo y el modelo de nicho sí. Además, el modelo de nicho tiene mejor aproximación en la similitud máxima de la cadena alimentaria MaxSim mientras que el modelo de cascada no lo predice adecuadamente. La tabla 2 presenta un resumen comparativo en términos cualitativos, de los modelos presentados. Como se observa, cada modelo

Tabla 2

Resumen comparativo de los modelos de redes alimentarias.

Característica	Modelo aleatorio	Modelo de cascada	Modelo de nicho
Interacción aleatoria, definida a través de una probabilidad	X	X	X
Las especies poseen un nivel o jerarquía de alimentación		X	X
Las especies consideran algunas restricciones en el nivel de consumo		X	X
Las especies poseen un rango de alimentación			X
Las especies tienen alguna preferencia de alimento			X

mejora en la descripción biológica de las especies al definir y representar propiedades de consumo, ya sea por jerarquía o por preferencia de alimento (nicho).

A continuación, se presentan los códigos elaborados para los 3 modelos descritos y los indicadores mencionados anteriormente; los cuales están disponibles en el repositorio https://github.com/abrica2019/modelos_redes_trof. Recalamos que, con las definiciones y descripciones de los algoritmos de los modelos, es fácil escribir el código en cualquier lenguaje de programación. Aquí hemos utilizado Matlab ya que posee diversas ventajas tales como la facilidad de uso en la sintaxis, tiene una amplia biblioteca de funciones y herramientas, y se puede instalar en diversas plataformas como Windows, macOS y Linux, por mencionar algunas.

Resultados

Usando el software MATLAB (2022), se codificaron cada uno de los modelos y funciones para el cálculo de los indicadores descritos. En esta sección presentamos

las funciones (scripts) elaborados para el cálculo de los indicadores mencionados; los códigos para reproducir las redes alimentarias de acuerdo a cada modelo, y finalmente, presentamos un ejemplo de las redes generadas con cada modelo y sus indicadores. Cabe mencionar que en los códigos de los modelos aleatorio y de cascada, el resultado de ejecutar la función es solo la matriz de interacciones; en el modelo de nicho, el resultado, además de la matriz de interacciones, son los valores de nicho, del centro, del ancho del intervalo y el valor $x \in B(\alpha, \beta)$, ésto para que el usuario pueda usarlo más adelante.

Códigos computacionales para los indicadores de redes alimentarias. Matlab cuenta con diversas funciones para el análisis de grafos dirigidos y no dirigidos, y haciendo uso de algunos de ellos definimos varios de los indicadores descritos en la subsección: Descriptores para redes alimentarias. A continuación, presentamos los códigos diseñados para el cálculo del tipo y número de especies, la generalidad, vulnerabilidad estándar y similitud máxima usando como valor de entrada la matriz de interacciones A.

Tipo de especies: tipoTIBA.m

```
% ENTRADA:
% A : matriz de interacciones
%
% SALIDA:
% numtipo : arreglo de 1x4, da el numero de especies T,I,B y A
% tyTop : arreglo de las especies que son Top
% tyInter : arreglo de las especies que son Intermedias
% tyBasal : arreglo de las especies que son Basales
% tyAisladas : arreglo de las especies que son Aisladas
%
function [numtipo,tyTop,tyInter,tyBasal,tyAisladas] = tipoTIBA(A)
%
S=size(A,1); % numero de especies
numtipo=zeros(1,4);
```

```
%
tyTop=[]; % arreglo para especies superiores
tyInter=[]; % " intermedias
tyBasal=[]; % " basales
tyAis=[]; % " aisladas
%
G=digraph(A); % haciendo el digrafo de A
outd=outdegree(G); % calculando los grados de salida
intd=indegree(G); % calculando los grados de entrada
%
% contando tipos de especies
for j=1:S
  if (outd(j) == 0 && intd(j) > 0) % contando especies superior : T
    numtipo(1,1) = numtipo(1,1) + 1;
    tyTop=[tyTop j];
  elseif (outd(j) > 0 && intd(j) > 0) % especie intermedia: I
    numtipo(1,2) = numtipo(1,2) + 1;
    tyInter=[tyInter j];
  elseif (outd(j) > 0 && intd(j) == 0) % especie basal: B
    numtipo(1,3) = numtipo(1,3) + 1;
    tyBasal=[tyBasal j];
  elseif (outd(j) == 0 && intd(j) == 0) % especie aislada: A
    numtipo(1,4)=numtipo(1,4) + 1;
    tyAis=[tyAis j];
  end
end
%
end % fin de la funcion

Generalidad y vulnerabilidad: gen_vul.m
% ENTRADA:
% A : matriz de interacciones
%
% SALIDA
% GenSD : desviacion estandar de la generalidad de las especies
% VulSD : desviacion estandar de la vulnerabilidad de las especies
% gen_i : arreglo del valor generalidad de cada especie i
% vul_i : arreglo del valor vulnerabilidad de cada especie i
%
%
% generalidad y vulnerabilidad de cada especie
% gen_i = 1/(L/S) * Sum_j (a_ji) --> suma de entradas de i-esima columna
% = 1/(L/S) * indegree(i)
%
% vul_i = 1/(L/S) * Sum_j (a_ij) --> suma de entradas de i-esima renglon
% = 1/(L/S) * outdegree(i)
%
%
function [GenSD, VulSD, gen_i, vul_i] = gen_vul(A)
%
% haciendo el digrafo de A
S=size(A,1);
```

```
G=digraph(A);
L=sum(sum(A));
%
gen_i=zeros(1,S);
vul_i=zeros(1,S);
% generalidad (gen) y vulnerabilidad (vul) de cada especie
for k=1:S
    gen_i(k)=1/(L/S) * indegree(G,k);
    vul_i(k)=1/(L/S) * outdegree(G,k);
end
%
% desviacion estandar
GenSD = std(gen_i);
VulSD = std(vul_i);
%
end % fin de la funcion
```

Similitud trófica entre par de especies (i, j): `simi_ij.m`

```
% similitud trofica entre par de especies (i,j)
% : numero de depredadores y presas compartidas en común,
% dividido por el numero total de depredadores y presas
% del par (i,j)
%
% ENTRADA
% A : matriz de interacciones
% i : especie i
% j : especie j
%
% SALIDA
% s_ij = valor de similitud trofica
%
function simi = simi_ij(A,i,j)
%
S=size(A,1);
%
pres_ij=0; % contando las presas y depredadores en comun de i y j
depr_ij=0;
%
for k=1:S
    if (A(k,i)==1 && A(k,j)==1) % contando las k's que son presa de (i,j)
        pres_ij = pres_ij + 1;
    end
    if (A(i,k)==1 && A(j,k)==1) % contando las k's que son depredadores de (i,j)
        depr_ij= depr_ij + 1;
    end
end
%
G=digraph(A);
ki=indegree(G,i)+outdegree(G,i);
kj=indegree(G,j)+outdegree(G,j);
%
simi=(pres_ij + depr_ij)/(ki+kj);
```

```
%  
end % fin de la funcion  
  
Similitud máxima: simi_Max.m  
% SIMILITUD MAXIMA  
% MxSim : promedio de la similitud más grande de todas las especies  
%  $MxSim = 1/S * \sum_{i=1}^S \max_{i \text{ diferente } j} s_{ij}$   
%  
% ENTRADA  
% A : matriz de interacciones  
%  
% SALIDA  
% MaxSim : valor de maxima similitud  
% simi : matriz de entradas simi_ij  
%  
function [MaxSim, sim] = simi_Max(A)  
%  
% haciendo el digrafo de A  
S=size(A,1);  
G=digraph(A);  
%  
sim=zeros(S,S);  
%  
for i=1:S  
    for j=1:S  
        if (i ~= j)  
            sim(i,j)=simi_ij(A,i,j);  
        end  
    end  
end  
% arreglos de maximos por renglon  
simM=max(sim,[],2);  
%  
MaxSim=(1/S)*sum(simM);  
%  
end % fin de la funcion  
  
Canibalismo y omnívoros: can_omn.m  
% ENTRADA  
% A : matriz de interacciones  
%  
% SALIDA  
% Cannib : proporcion de de especies canibales (a_ii = 1)  
% sp_cannib : arreglos de las especies canibales  
% Omniv : proporcion de especies omnivoras  
% sp_omniv : arreglos de las especies omnivoras  
%  
function [Cannib,sp_cannib,Omniv,sp_omniv]=can_omn(A)  
%  
S=size(A,1);  
%  
% canibalismo: Cannib=(1/S)*sum(diag(A));
```

```
Cannib=0; % proporcion
sp_cannib=zeros(1,S); % las especies
%
for i=1:S
    if A(i,i) == 1
        Cannib=Cannib+1;
        sp_cannib(i)=i;
    end
end
Cannib=(1/S)*Cannib;
sp_cannib(sp_cannib==0)=[];
%
% omnivoros:
%
% % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % %
% filtro 1y2: especies I-T con  $K_{in} \geq 2$ 
% % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % %
%
% notemos que las especies I-T con  $k_{in} \geq 2$  son aquellas para
% las cuales la suma de su columna correspondiente es  $\geq 2$ 
%
omniv1=zeros(1,S);
for i=1:S
    if sum(A(:,i)) >= 2
        omniv1(i)=i;
    end
end
omniv1(omniv1==0)=[];
%
%
% % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % %
% filtro 3: existe especie B e I que son comidas por las posibles omniv
% % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % % %
%
% notando si las posibles omniv's comen basales
%
[~,~,tyInter,tyBasal,~]=tipoTIBA(A);
%
sp_omniv1=zeros(1,size(omniv1,2));
for i=1:size(omniv1,2)
    for j=1:size(tyBasal,2)
        if A(tyBasal(j),omniv1(i)) == 1
            sp_omniv1(i)=omniv1(i);
        end
    end
end
sp_omniv1(sp_omniv1==0)=[];
%
% notando ahora si éstas omniv's comen intermedias (sin canibalismo)
sp_omniv=zeros(1,size(sp_omniv1,2));
for i=1:size(sp_omniv,2)
    for j=1:size(tyInter,2)
```

```
    if tyInter(j) ~= sp_omniv1(i)
        if A(tyInter(j),sp_omniv1(i)) == 1
            sp_omniv(i)=sp_omniv1(i);
        end
    end
end
end
end
sp_omniv(sp_omniv==0)=[]; % y estas son las especies omnivoras
%
% y la proporcion es:
Omniv=(1/S)*size(sp_omniv,2);
%
end % fin de la función
```

Códigos computacionales para los modelos de redes alimentarias. El modelo aleatorio se caracteriza por considerar que cualquier interacción trófica entre especies ocurre con la misma probabilidad, equivalente al valor de la conectividad ($p = C$). Es decir, 2 especies tiene

una relación trófica con probabilidad p ; su interacción trófica solo se basa en una probabilidad sin más referencias ecológicas de las especies. A continuación, se presenta la función para generar la matriz de interacciones bajo el modelo aleatorio.

```
Modelo aleatorio: mod_aleat.m
function [A]=mod_aleat(S,C)
%
A=zeros(S,S); % matriz de interacciones
prob=C; % probabilidad de relación trófica
%
% haciendo los links en orden
for i=1:S
    for j=1:S
        x = rand(1);
        if x < prob % condicion de aleatoriedad
            A(j,i)=1; % i come a j
        end
    end
end
end
%
% % descomentar en caso de eliminar canibalismo
% for i=1:S
%     A(i,i)=0;
% end
% %
%
end % termina funcion
```

Por otro lado, el modelo de cascada se caracteriza por considerar una jerarquía de consumo en las especies. Esto significa que las especies se pueden ordenar de acuerdo con su nivel de consumo. Por ejemplo, para una red de $S = 6$, $C_0 = 0.2$ y valores de jerarquía $x_1 = 0.3$, $x_2 = 0.7$,

$x_3 = 0.45$, $x_4 = 0.5$, $x_5 = 0.8$ y $x_6 = 0.1$, la figura 9 muestra 2 redes siguiendo el modelo de cascada. Aquí la probabilidad de enlace es $p = 2CS/(S-1)$; si $C = 0.2$, entonces $p = 0.48$. De modo que, la especie $i = 4$ tiene una probabilidad de 0.48 de consumir a las especies $j = 1, 3$,

6. En ambas redes de la figura se muestra el consumo de la especie $i = 4$, por ejemplo. A continuación, se presenta la función para generar la matriz de interacciones bajo el modelo de cascada.

Modelo en cascada: mod_casc.m

```
function [A]=mod_casc(S,C)
%
% equis : arreglo aleatorio (0,1) de 1xS de los valores de jerarquia
equis = rand(1,S);
%
% matriz
A=zeros(S,S);
%
p= 2*C*S/(S-1);      % probabilidad
%
for i=1:S
  if rand(1) < p      % condicion de aleatoriedad
    for j=1:S
      if(equis(j) < equis(i)) % condicion de consumo: menor a su jerarquia
        A(j,i)=1;      % i consume a j
      end
    end
  end
end
%
% % descomentar en caso de eliminar canibalismo
% for i=1:S
%   A(i,i)=0;
% end
% %
%
end % termina funcion
```

A diferencia del modelo de cascada, el modelo de nicho además de asignar un papel trófico específico (valor de nicho n_i), también indica su relación con otras especies (intervalo r_i) en función de las preferencias alimentarias (centro c_i), lo cual no hacen ni el modelo de cascada ni el aleatorio. El modelo de nicho busca captar interacciones realistas que se observan en la naturaleza, donde las especies están adaptadas a nichos particulares. Aunque el

modelo de cascada explica cualitativa y cuantitativamente las principales regularidades empíricas de las redes reportadas en el trabajo de Cohen et al. (1990), carece de la capacidad para representar el canibalismo, una característica que sí aborda el modelo de nicho (Williams y Martinez, 2000). A continuación, se presenta la función para generar la matriz de interacciones siguiendo las reglas del modelo de nicho.

Modelo de nicho: mod_nicho.m

```
function [A,nicho,cent,interv,x]=mod_nicho(S,C)
%
alpha=1;      % valor alpha para la distribucion beta
beta = (alpha/(2*C))-alpha; % valor beta para la distribucion beta
A=zeros(S,S); % matriz de interacciones
x=betarnd(alpha,beta); % valor x en la distribucion beta: B(alpha,beta)
nicho=rand(1,S); % valor de nicho aleatorio (0,1)
```

```

%
% intervalos ri's de c/especie
interv = zeros(1,S);
for i=1:S
    interv(i)= x * nicho(i); % valor de intervalo
end
%
% centros ci :
cent = zeros(1,S);
for i=1:S
    ai=interv(i)/2;
    bi=min(nicho(i), 1-interv(i)/2);
    %
    cent(i)= ai + (bi-ai)*rand(1); % valor del centro
end
%
% matriz A
for i=1:S
    for j=1:S
        if (cent(i)-interv(i)/2 <= nicho(j)) && (nicho(j) <= cent(i)+interv(i)/2)
            A(j,i)=1; % si se cumple la condicion, entonces i come a j
        end
    end
end
%
% % descomentar en caso de eliminar canibalismo
% for i=1:S
%     A(i,i)=0;
% end
% %

%
end % termina funcion

```

Ejemplo, consideremos una red alimentaria de $S = 15$ especies y conectividad de entrada de $C_0 = 0.2$, sin canibalismo y sin especies aisladas. Al ejecutar las funciones $A_{aleat} = \text{mod_aleat}(S, C_0)$, $A_{casc} = \text{mod_casc}(S, C_0)$ y $[A_{casc}, \sim, \sim, \sim, \sim] = \text{mod_nicho}(S, C_0)$ (de los códigos `mod_aleat.m`, `mod_casc.m` y `mod_nicho.m`) se obtienen las matrices de interacciones tróficas, correspondiente a cada modelo (fig. 10). En la figura 11 se muestran las redes alimentarias de cada modelo; los nodos en color verde representan las especies basales, en azul las especies intermedias y en color rojo las especies tops. La tabla 3 presenta un resumen de los indicadores descritos para este ejemplo.

Tabla 3

Ejemplo de algunos indicadores en los modelos de redes alimentarias con $S = 15$ el número de especies, $C_0 = 0.2$ la conectividad de entrada.

Indicador / Modelo	Aleatorio	Cascada	Nicho
Número de tipo de especies [T, I, B]	[1, 13, 1]	[1, 5, 9]	[3, 10, 2]
[GenSD, VulSD]	[0.56, 0.50]	[1.62, 0.58]	[0.84, 0.92]
MaxSim	0.22	0.47	0.43
Proporción de [Cannib, Omniv]	[0, 0.3]	[0, 0.3]	[0, 0.466]

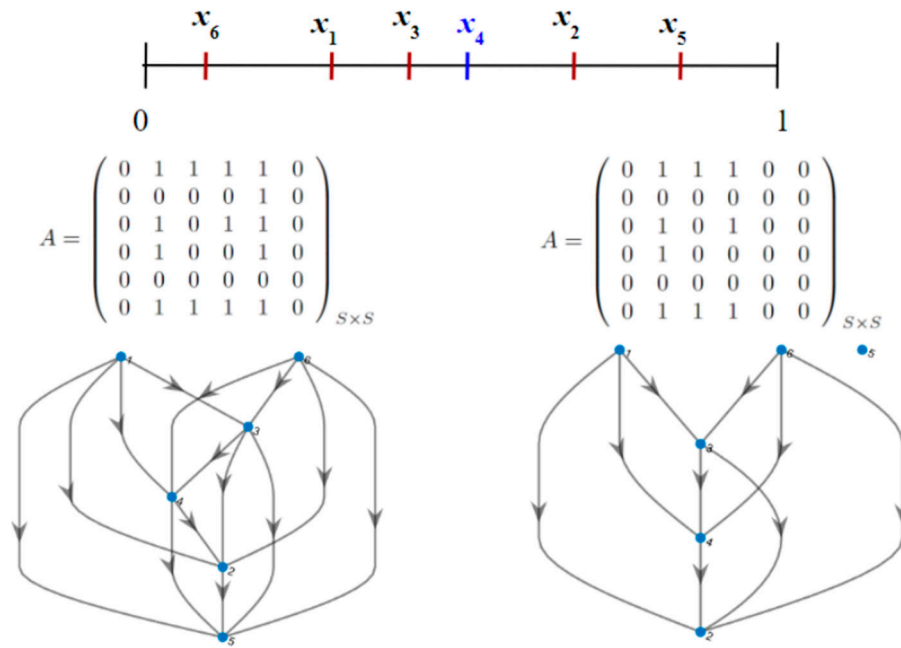


Figura 9. Modelo de cascada. Ejemplo de 2 redes alimentarias siguiendo el modelo de cascada con $S = 6$ especies, conectividad $C_0 = 0.2$ y valores de jerarquía $x_1 = 0.3$, $x_2 = 0.7$, $x_3 = 0.45$, $x_4 = 0.5$, $x_5 = 0.8$ y $x_6 = 0.1$. La probabilidad de enlace es $p = 2CS/(S-1) = 0.48$, la aleatoriedad del modelo permite tener diferentes configuraciones de redes alimentarias; por ejemplo, la especie $i = 5$ en la red de la imagen derecha, a pesar de tener el nivel más alto de jerarquía, no consume a ninguna otra especie.

Discusión

El trabajo presentado explica cómo a partir de conceptos de teoría de grafos y de las regularidades observadas empíricamente de las redes alimentarias, es posible construir modelos que reproducen la composición de la red alimentaria. Se presentan 3 modelos conocidos para generar tales redes, cada uno de los cuales tiene sus particularidades y supuestos ecológicos. Los 3 modelos se definen a partir de 2 propiedades de las redes alimentarias: el número de especies y la conectividad de entrada (o empírica). Aquí, describimos los conceptos necesarios para entender estos modelos y algunos de los descriptores más usados en el análisis de redes alimentarias; mostramos como se construyen, incluyendo algoritmos para que sean reproducibles por cualquier investigador, los cuales hasta donde sabemos no estaban disponibles públicamente. Los resultados presentados son una herramienta útil para producir estructuras realistas de redes, las cuales pueden ser posteriormente empleadas para estudiar otras propiedades del sistema, como su dinámica poblacional.

Estos modelos, al definirse por medio de una probabilidad de interacción, poseen un componente

estocástico, de modo que la matriz de interacciones puede producir diferentes propiedades cada vez. Por ejemplo, redes con especies aisladas, redes disconexas, redes con demasiado canibalismo, etc. Cuando alguna(s) de estas propiedades no son deseadas, se pueden definir criterios de selección para obtener aquellas redes que contengan las propiedades esperadas. Por ejemplo, consideremos los siguientes 3 criterios: *I)* eliminar el canibalismo de las redes alimentarias; *II)* obtener redes totalmente conectadas, es decir, sin nodos aislados; *III)* el error relativo de conectividad de la red es pequeño. El primer criterio se basa en que varios trabajos reportan que el canibalismo es poco frecuente en las redes alimentarias (Cohen et al., 1990; Gallopín, 1972), aunque esto también dependerá del fenómeno a modelar. El segundo criterio se basa en que especies aisladas no interactúan con otras especies y por lo tanto no contribuyen de forma alguna a la transferencia de energía ni a una dinámica poblacional. Para el tercer criterio, se define el error relativo de conectividad como $e_c = |(C_0 - C_1)/C_0|$, con C_0 la conectividad de entrada y $C_1 = L/(S(S-1))$, la conectividad calculada a partir de la matriz de interacciones tróficas A , donde $L = \sum_{i,j=1}^S a_{ij}$ es el número de enlaces tróficos de la red alimentaria. Definimos un umbral u tal que si $e_c \leq u$, entonces la

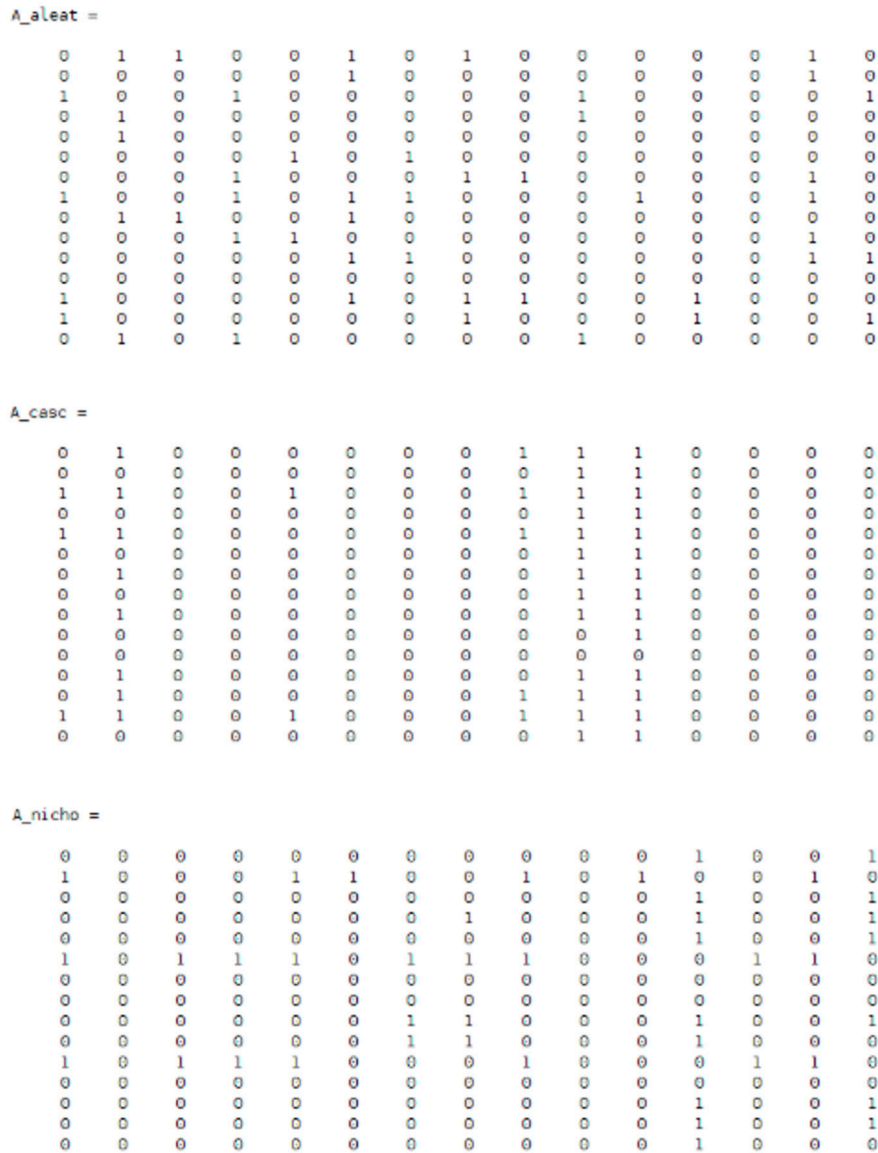


Figura 10. Matrices de interacciones tróficas, en cada modelo para S = 15 especies y conectividad de entrada de $C_0 = 0.2$, sin canibalismo y sin especies aisladas.

matriz A de interacciones tróficas es una red adecuada, por ejemplo, para el modelado de una dinámica poblacional (en el ejemplo 3.3, se consideró $u = 0.02$).

Es importante señalar que estos 3 modelos no tienen en cuenta la fuerza de las interacciones tróficas, es decir, no asignan un peso a los enlaces en el dígrafo. Incorporar esta característica a los modelos puede ser fascinante, además de definir biológicamente qué representa esta fuerza y su relevancia en la red alimentaria o en alguna dinámica poblacional, por ejemplo. Evidentemente introducir esta nueva propiedad en la matriz de interacciones,

probablemente, resulte en definir propiedades nuevas y diferentes a las ya estudiadas por los autores (Cohen et al., 1990; Gallopín, 1972; Martínez, 1991; Williams y Martínez, 2000). Esto abre la puerta a la creación de nuevos modelos con características aun más realistas de las redes alimentarias.

En general, podemos decir que las redes alimentarias facilitan el estudio para integrar la dinámica de la población, la estructura y estabilidad de la comunidad y la biodiversidad, por mencionar algunos aspectos. Las interacciones tróficas de las especies son capaces de determinar el flujo de cada

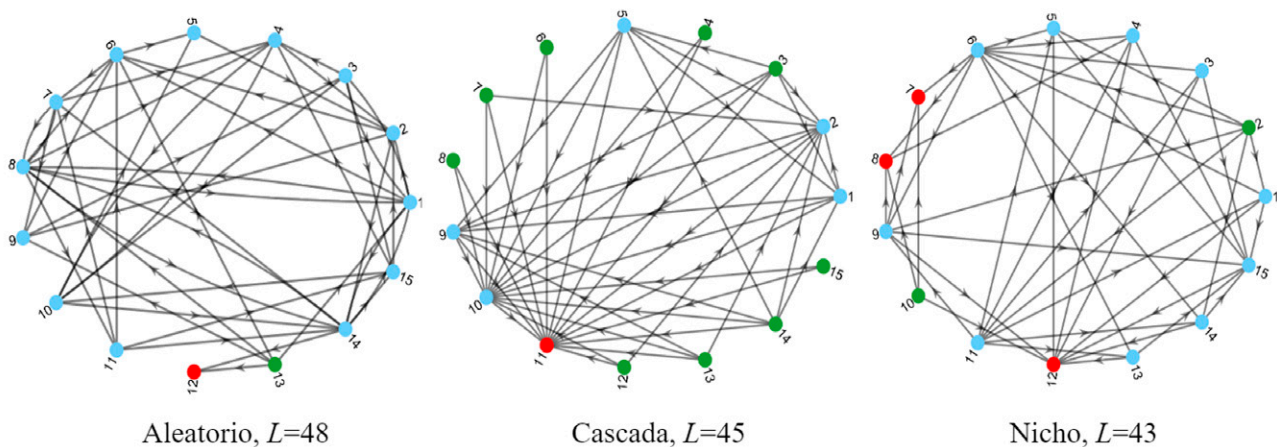


Figura 11. Redes alimentarias obtenidas en cada modelo, cada una con $S = 15$, $C_0 = 0.2$, sin canibalismo ni especies aisladas. Los nodos en color verde representan especies basales, en azul las especies intermedias y en rojo las especies top.

población en un ecosistema teniendo así un alto valor heurístico para la ecología en general.

Agradecimientos

A Verónica Zepeda por la revisión crítica y discusiones sobre el trabajo. N. Leticia Abrica agradece al Programa de Becas Posdoctorales de la UNAM (DGAPA) por brindar el apoyo que hizo posible su estancia posdoctoral en el Centro de Ciencias Matemáticas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Referencias

Bondy, J. A. y Murty, U. S. R. (1976). *Graph theory with applications*. London: Macmillan.

Börner, K., Sanyal, S. y Vespignani, A. (2007). Network science. *Annual Review of Information Science and Technology*, 41, 537–607. <https://doi.org/10.1002/aris.2007.1440410119>

Cohen, J. E., Briand, F. y Newman, C. M. (1990). *Community food webs: data and theory*. Biomathematics. Berlín: Springer.

Escolástico, C., Abildo, M., Laramunt, R. y Laramunt, T. (2013). *Ecología I. Introducción. Organismos y poblaciones*. Madrid: UNED-Universidad Nacional de Educación a Distancia.

Gallopín, G. C. (1972). Structural properties of food webs. En Bernard C. Patten (Ed.), *Systems analysis and simulation in ecology* (pp. 241–282). New York: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-547202-9.50015-2>.

Guzzi, P. H. y Roy, S. (2020). *Biological network analysis: trends, approaches, graph theory, and algorithms*. New York: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/C2018-0-01461-9>

Link, J. S., Stockhausen, W. T. y Methratta, E. T. (2005). Food-web theory in marine ecosystems. *Aquatic food webs: an ecosystem approach* (pp. 98–114). Oxford: Oxford

University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198564836.003.0010>

Lewis, T. G. (2009). *Network science: theory and applications*. New Jersey: Wiley and Sons.

Martinez, N. D. (1991). Artifacts or attributes? Effects of resolution on the Little Rock Lake food web. *Ecological monographs*, 61, 367–392. <https://doi.org/10.2307/2937047>

Martinez, N. D. (1993). Effects of resolution on food web structure. *Oikos*, 66, 403–412. <https://doi.org/10.2307/3544934>

MATLAB. (2022). Versión R2022a.

Newman, M. (2018). *Networks*. New York: Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198805090.001.0001>

Posfai, M. y Barabasi, A. L. (2016). *Network science*. Cambridge: Cambridge University Press. <http://networksciencebook.com/>

Schmid-Araya, J. M., Schmid, P. E., Robertson, A., Winterbottom, J., Gjerløv, C. y Hildrew, A. G. (2002). Connectance in Stream Food Webs. *Journal of Animal Ecology*, 71, 1056–1062. <http://www.jstor.org/stable/1555780>

Solow, A. R. y Beet, A. R. (1998). On lumping species in food webs. *Ecology*, 79, 2013–2018. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[2013:OLSIFW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2013:OLSIFW]2.0.CO;2)

Williams, R. J. y Martinez, N. D. (2000). Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 404, 180–183. <https://doi.org/10.1038/35004572>

Williams, R. J., Berlow, E. L., Dunne, J. A., Barabási, A. L. y Martinez, N. D. (2002). Two degrees of separation in complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 12913–12916. <https://doi.org/10.1073/pnas.192448799>

Williams, R. J. y Martinez, N. D. (2008). Success and its limits among structural models of complex food webs. *Journal of Animal Ecology*, 77, 512–519. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01362.x>

Zweig, K. A. (2016). *Network analysis literacy*. Viena: Springer-Verlag. <https://doi.org/10.1007/978-3-7091-0741-6>