

## Tarea 3: Hipótesis y análisis sustantivo de la red

Mariana Ayala Ochoa

### INTRODUCCIÓN

Las redes ecológicas permiten comprender cómo distintas especies se vinculan mediante relaciones de competencia, facilitación o coexistencia, configurando tramas complejas de interacción (Strogatz, 2001). En los bosques templados andinos, la comunidad de vertebrados cavícolas depende del uso compartido de cavidades en árboles, lo cual puede representarse como una red bipartita entre especies animales y árboles. Estas cavidades tienen dos orígenes principales: la excavación realizada por aves carpinteras (nidificadoras primarias de cavidades, NPC) y los procesos de descomposición de los árboles, que generan o agrandan huecos utilizados por un amplio conjunto de especies nidificadoras secundarias (NSC) (Ibarra et al., 2024).

Investigaciones de largo plazo han mostrado que los árboles grandes, muertos en pie o caídos, funcionan como auténticos repositorios de memoria ecológica, ya que sostienen una proporción significativa de nidos y refugios (Ibarra et al., 2024). En efecto, las cavidades en los árboles son un recurso fundamental para vertebrados y otros organismos, al proporcionar sitios de anidación, descanso y refugio (Altamirano, Ibarra, Martin y Bonacic, 2017; Bonaparte et al., 2024). Sin embargo, los bosques que aún mantienen este tipo de hábitat (con árboles en descomposición avanzada y ejemplares muertos en pie) están siendo progresivamente degradados, lo que amenaza la disponibilidad de cavidades para la fauna cavícola (Vergara y Armesto, 2009; Ibarra y Martin, 2015).

Este panorama sugiere que no solo la identidad de la especie arbórea importa, sino también su estado de descomposición (*decay*), porque al pasar el tiempo hay un mayor deterioro estructural del árbol incrementando la probabilidad de encontrar cavidades disponibles y viables para vertebrados de diferentes tamaños. En este contexto, analizar la red cavícola considerando la variable *decay* permite evaluar si la estructura observada responde a un patrón aleatorio de uso de recursos o si, por el contrario, se organiza en torno a los árboles en estados avanzados de descomposición.

La red social de vertebrados cavícolas muestra una fuerte conectividad y solapamiento en el uso de cavidades, con especies generalistas como *Aphrastura spinicauda* (Rayadito) o *Troglodytes musculus* (Chercán) destacando como nodos centrales. Sin embargo, muchas nidificadoras secundarias dependen de cavidades generadas por descomposición natural, lo que podría conferir un papel central al *decay* en la configuración de la red.

## Hipótesis

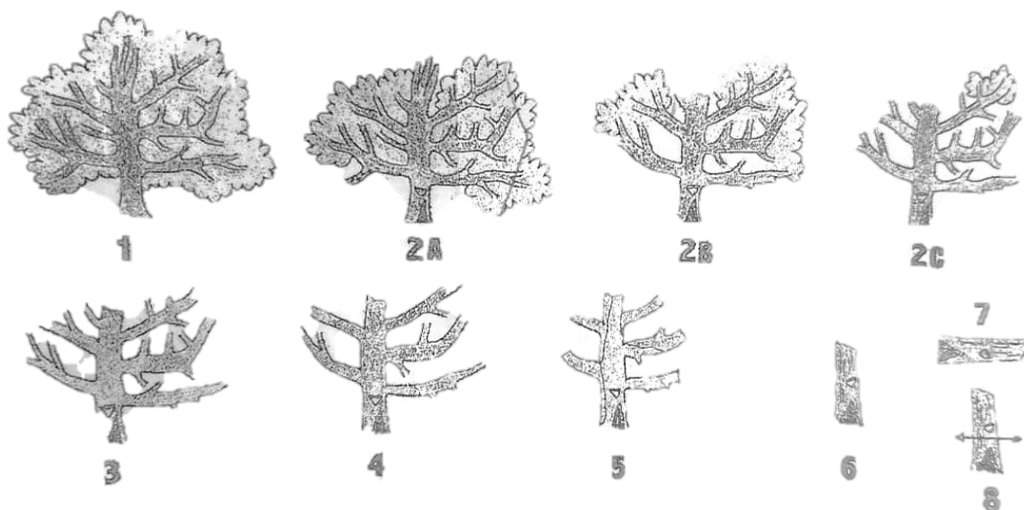
La conectividad de la red cavícola aumenta en torno a cavidades de árboles en estados avanzados de descomposición (decay 3-8), que median la mayor parte de las interacciones entre vertebrados.

La organización de la comunidad cavícola cambia a lo largo del ciclo de vida de los árboles: los árboles sanos generan una red cohesiva dominada por excavadores y generalistas, mientras que los muertos soportan una red más fragmentada y especializada.

## DISEÑO METODOLÓGICO

### Análisis descriptivo de los estados de descomposición (DECAY).

En primer lugar, usando los datos de frecuencia de aparición de cada “decay” se realizó un gráfico de barras con la frecuencia de registros por categoría de *decay* (2A–8) y otro gráfico de barra uniendo a todos los *decay* que representan “árbol sano” (1, 2A, 2B, 2C) y la suma de todos los decay de “árbol muerto en pie” (3, 4, 5, 6, 7, 8).



**Figura 1.** Clasificación del estado de los árboles según descomposición (*decay*). Vivos: 1 – 2C, muertos: 3 - 8

### Construcción de la red bipartita vertebrados - DECAY.

A partir de los datos originales, se elaboró una red bipartita en la que los vértices de un conjunto corresponden a especies de vertebrados cavícolas (aves, mamíferos y reptiles) y los del otro conjunto a las categorías de *decay*. Los enlaces entre ambos conjuntos representan el uso de cavidades en árboles con un estado de descomposición específico, ponderados según la frecuencia de registros.

## **Proyección de redes por estado de descomposición**

Para evaluar la influencia del decay en la estructura de la comunidad cavícola, se realizaron dos proyecciones unipartitas sobre las especies de vertebrados:

- Red en árboles sanos (DECAY 2A–2C): conecta especies que co-ocupan cavidades en árboles vivos.
- Red en árboles muertos (DECAY 3–8): conecta especies que co-ocupan cavidades en árboles en estados avanzados de descomposición.

Cada proyección fue analizada en términos de conectividad, composición y el rol de especies excavadoras (nidificadoras primarias) frente a nidificadoras secundarias. Para ello se generaron matrices de adyacencia a partir de los registros de co-uso de cavidades, considerando únicamente especies con al menos tres observaciones. Las conexiones se establecieron cuando dos o más especies compartieron cavidades en un mismo árbol, eliminando las “auto-conexiones”.

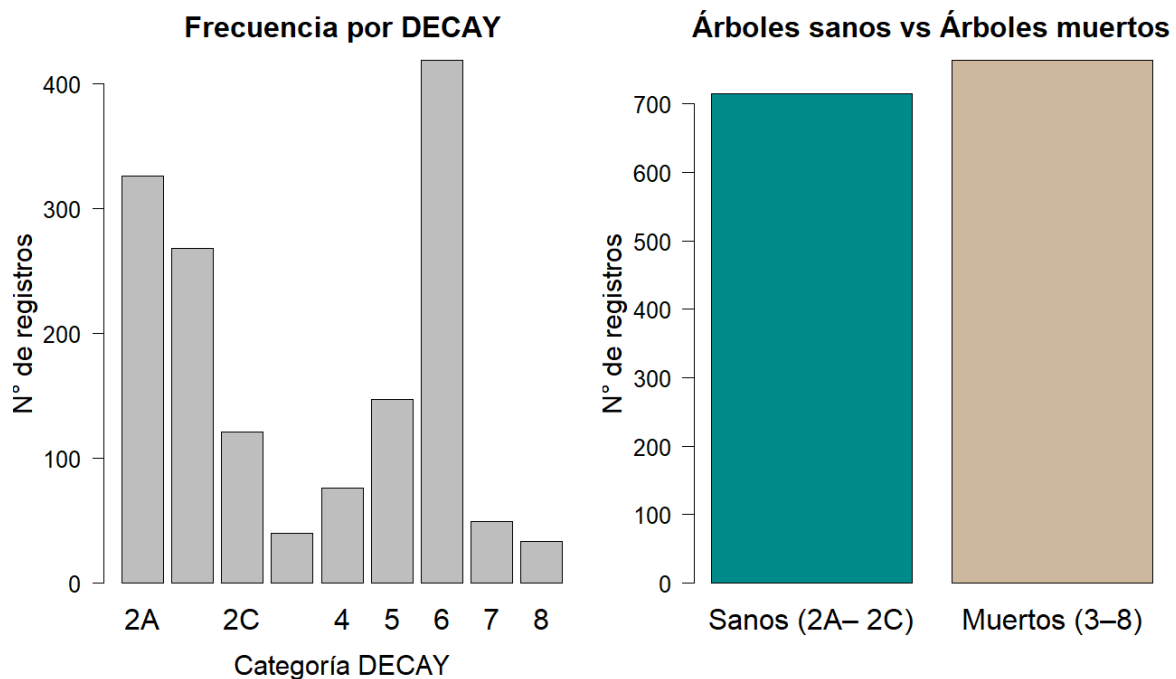
## **Comparación de métricas y modelos para redes de árboles vivos y muertos**

Para comparar las dos redes de árboles sanos y árboles muertos, se calcularon métricas básicas como densidad, diámetro, distancia media, closeness y betweenness. Además, para evaluar diferencias en el grado medio, se aplicó un enfoque de permutaciones con 1.000 réplicas, reasignando aleatoriamente los nodos entre ambas redes y recalculando la métrica en cada iteración. Los p-values empíricos se obtuvieron como la proporción de permutaciones en que la diferencia simulada fue igual o mayor a la diferencia observada, lo que permite determinar si las variaciones en el grado medio entre ambas redes son estadísticamente significativas.

También, para complementar el análisis de las redes de árboles sanos y muertos, se compararon sus métricas estructurales básicas con tres modelos teóricos clásicos (Erdos-Renyi, Small World y Barabasi-Albert), generados con tamaños y densidades similares. Esto permitió evaluar si estos modelos se aproximan a la estructura observada en las redes reales, mostrando diferencias en conectividad y agrupamiento que reflejan las características particulares de cada red.

## RESULTADOS

Para caracterizar el estado de los árboles utilizados como sitios de nidificación y determinar si la muestra está balanceada (entre árboles sanos y árboles muertos) se realizó un gráfico de barras con la frecuencia de registros por categoría de *decay* (2A–8) y otro gráfico de barra uniendo a todos los *decay* que representan “árbol sano” y la suma de todos los *decay* de “árbol muerto en pie”.

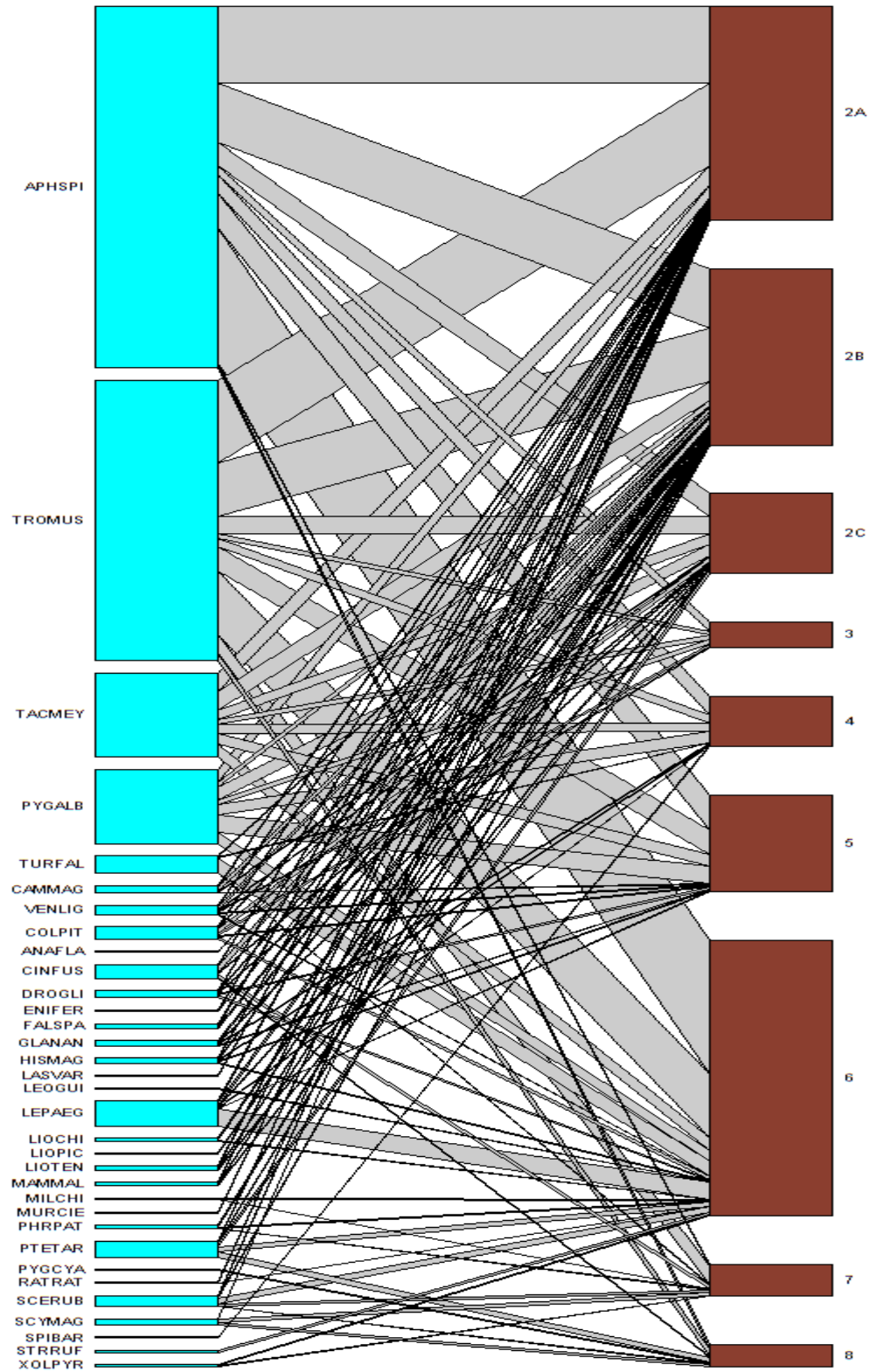


**Figura 2.** Frecuencia de registros según la categoría de descomposición (DECAY) y comparación entre árboles sanos (2A - 2C en verde) y muertos (3 - 8 en beige).

La distribución muestra que los árboles en estado 6 concentran la mayor cantidad de registros, seguidos por las categorías 2A y 2B. En términos generales, la proporción entre árboles sanos (2A - 2C) y muertos (3 - 8) es similar, con una ligera predominancia de los árboles muertos. Esto sugiere que ambos tipos de árboles desempeñan un papel relevante en la disponibilidad de cavidades para vertebrados cavícolas.

### Red bipartita

Con el objetivo de identificar qué categorías de árboles concentran mayor uso de cavidades y qué especies presentan asociaciones más amplias o restringidas. Se construyó la red bipartita que conecta a los vertebrados cavícolas con árboles en distintos estados de descomposición (*decay*). En esta visualización, el grosor de los enlaces representa el peso o frecuencia de interacción, de modo que las líneas más anchas indican un mayor número de registros entre vertebrados y categorías de árboles. Esta aproximación permite distinguir no solo qué especies se relacionan con determinados estados de los árboles, sino también la intensidad relativa y frecuencia de esas asociaciones.



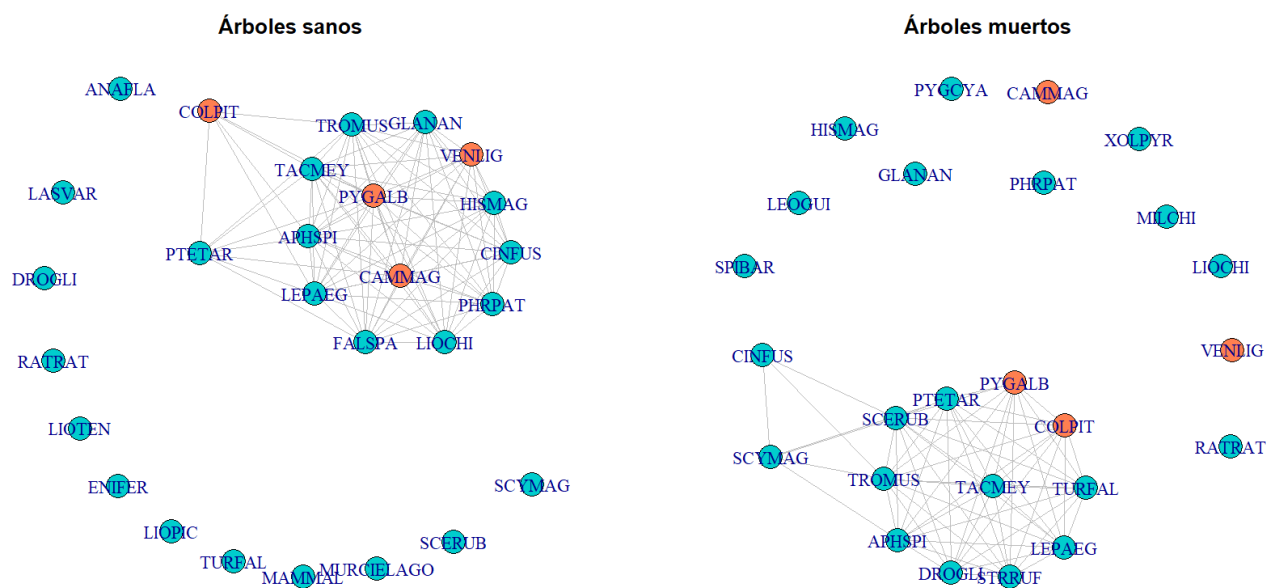
**Figura 3.** Red bipartita vertebrados cavícolas – árboles en diferentes estados (decay)

Se observa que las categorías de árboles más frecuentes (por ejemplo, 2A, 2B y 6) concentran los enlaces más anchos, lo que refleja un mayor uso de sus cavidades por parte de múltiples especies. Entre las aves destacan especies generalistas como *Apbrastura spinicauda* (APHSPI: Rayadito) y *Troglodytes musculus* (TROMUS: chercás), que muestran conexiones con varias categorías de árboles, evidenciando su capacidad de adaptarse y de utilizar distintos recursos. En contraste, otras especies aparecen con enlaces más delgados y restringidos a categorías específicas, lo que sugiere un patrón de uso más especializado o menos frecuencia de encuentro, algunas especies como LEOGUI (Güiña) son especies raras en la red (Novoa *et al.* 2025). En conjunto, la red resalta la coexistencia de especies generalistas y especialistas, así como la importancia de ciertos estados de los árboles como nodos clave en la disponibilidad de cavidades.

### Proyección de las redes sociales

En la siguiente figura (figura 4) se presenta la proyección de la red social de aves cavícolas separada según el estado del árbol, diferenciando las interacciones ocurridas en árboles sanos (categorías 2A - 2C) y en árboles muertos (categorías 4 - 8). Cada nodo corresponde a una especie de ave, mientras que los enlaces indican la co-ocupación de cavidades en los mismos árboles. El color naranja resalta a las especies carpinteras que actúan como creadoras primarias de cavidades.

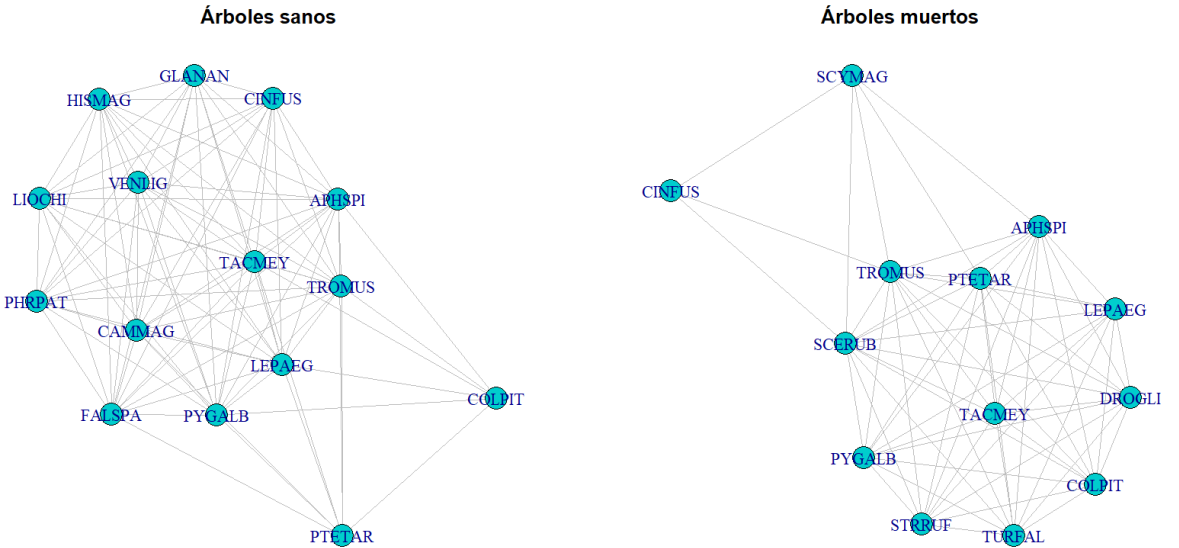
Para la construcción de estas redes se aplicó un filtro mínimo de ocurrencias ( $\geq 3$ ), de modo que solo se consideraron aquellas especies de aves registradas al menos tres veces en un mismo tipo de árbol. Este criterio permite reducir el ruido de registros esporádicos y resaltar las interacciones más representativas en la estructura de la red, es por ello que se observan varios nodos sueltos en las redes.



**Figura 4.** Proyección de redes sociales de vertebrados cavícolas: a la izquierda en árboles sanos y a la derecha la red de árboles muertos. (En naranja las especies excavadoras de cavidades)

En los árboles sanos, la red muestra un núcleo altamente conectado donde destacan las 4 especies excavadoras como *Colaptes pitius* (COLPIT: Pitio), *Campephilus magellanicus* (CAMMAG: carpintero gigante), *Pygarrhynchus albogularis* (PYGALB: comesebo grande) y *Veniliornis lignarius* (VENLIG: Carpinterito).

Para hacer los análisis de redes no se consideraron los nodos (especies de vertebrados) que se encontraban sueltos (no conectados).



**Figura 5.** Redes de co-ocurrencia de aves en cavidades de árboles sanos y muertos (filtradas por  $\geq 3$  registros compartidos en un mismo *decay*)

Para profundizar en la comparación entre la red de aves asociadas a árboles sanos y muertos, se calcularon las métricas clásicas de redes: las cuales permiten caracterizar la conectividad, cohesión y organización de cada red, aportando información sobre cómo varían las interacciones según el estado de los árboles.

**Tabla I.** Métricas básicas comparando la red de árboles sanos con la red de árboles muertos.

	nodos	enlaces	densidad	grado_medio	transitividad	modularidad	diametro	componentes
Sanos	15	91	0.867	12.133	0.920	0.036	2	1
Muertos	13	62	0.795	9.538	0.916	0.060	2	1

Los resultados muestran que la red de árboles sanos presenta un mayor número de nodos (15) y enlaces (91) que la de árboles muertos (13 nodos y 62 enlaces). En coherencia, la densidad y el grado medio son más altos en la red de sanos (0.867 y 12.13) que en la de muertos (0.795 y 9.54), lo que indica una conectividad más intensa entre especies. Esto contradice un poco la hipótesis inicial. En lugar de que los árboles muertos concentraran más interacciones, fueron los árboles vivos los que actuaron como nodos de mayor conectividad.

En la tabla I, también se puede observar que la transitividad es muy alta en ambas redes ( $>0.91$ ), sugiriendo la existencia de triadas fuertemente conectadas y un patrón de cohesión interna. La modularidad es baja en ambas redes, pero ligeramente mayor en árboles muertos (0.060) que en sanos (0.036), lo que implica una tendencia algo más marcada hacia la formación de pequeños módulos o grupos de especies.

Por otra parte, el análisis comparativo del grado medio entre las redes de árboles sanos y muertos mostró una diferencia estadísticamente significativa ( $\text{obs\_diff} = 2.59$ ;  $p = 0.041$ ). Este resultado indica que la mayor conectividad observada en la red de árboles sanos no se podría atribuir al azar.

Traduciendo estos resultados a términos más biológicos o ecológicos, se puede decir que los árboles vivos actúan como nodos de alta interacción, favoreciendo que más especies de aves compartan cavidades y, por tanto, aumentando el grado promedio de la red. Como conclusión general de esta tabla, es importante mencionar que la comparación entre las redes resalta cómo el estado del árbol influye en la organización social indirecta de las especies que utilizan las cavidades.

Para complementar el análisis comparativo entre árboles sanos y muertos, se evaluó hasta qué punto la estructura observada en las redes reales se aproxima a patrones esperados bajo modelos teóricos clásicos de grafos; se contrastaron las métricas de densidad, diámetro y clustering con las obtenidas en modelos Erdos-Rényi, Small World y Barabási generados con tamaños y densidades similares.

**Tabla II.** Comparación de métricas estructurales entre redes cavícolas reales (de árboles sanos y árboles muertos) y modelos teóricos.

modelo	Densidad	Diámetro	Clustering
Sanos2.1_Real	0.867	2	0.934
Sanos2.2_Erdos_Renyi	0.810	2	0.848
Sanos2.3_Small_World	0.286	4	0.407
Sanos2.4_Barabasi_Albert	0.990	2	0.990
Muertos2.1_Real	0.795	2	0.928
Muertos2.2_Erdos_Renyi	0.705	2	0.699
Muertos2.3_Small_World	0.333	3	0.382
Muertos2.4_Barabasi_Albert	0.962	2	0.966

A partir de los valores obtenidos para los modelos de las redes teóricas, se puede apreciar que ningún modelo captura perfectamente las métricas porque las redes reales combinan alta conectividad y fuerte agrupamiento con patrones específicos de crecimiento y conexión que superan las simplificaciones de los modelos clásicos. Por ejemplo, en la red Sanos2 la densidad real es 0.867, el clustering 0.934 y el diámetro 2; mientras que en Muertos2 son 0.795, 0.928 y 2, respectivamente. El modelo Barabási-Albert se acerca a replicar estas características con densidades de 0.990 (Sanos2) y 0.962 (Muertos2), clustering de 0.990 y 0.966. Por su parte, la Erdős-Rényi presenta densidades de 0.810 y 0.705 y clustering de 0.848 y 0.699, y la Small World densidades aún menores (0.286 y 0.333) y clustering bajo (0.407 y 0.382), lo que evidencia que estos modelos no reflejan adecuadamente la alta conectividad y agrupamiento de las redes reales.



## Conclusión general

Contrario a lo que se esperaba, los resultados obtenidos muestran que los árboles vivos presentan mayor conectividad en la red cavícola que los árboles muertos. Esto puede explicarse porque los árboles sanos, al ser más estables estructuralmente, sostienen cavidades creadas por excavadores primarios que permanecen disponibles por más tiempo y son utilizadas de manera compartida por múltiples especies. En cambio, los árboles muertos, aunque quizás proveen mayor cantidad de cavidades importantes, tienen (los árboles en si mismos) una durabilidad menor, lo que restringe el número de interacciones y favorece un patrón de uso más especializado. En conjunto, estos hallazgos destacan que la conservación de ambos tipos de árboles resulta esencial porque, en el fondo, albergan comunidades distintas de vertebrados.

Los árboles vivos mantienen redes cohesivas y de alta conectividad, mientras que los muertos aportan cavidades críticas para vertebrados especialistas, complementando la diversidad y estabilidad de la comunidad cavícola de los bosques templados del sur de Chile.

## REFERENCIAS

- Altamirano, T. A., Ibarra, J. T., Martin, K., & Bonacic, C. (2017). *The conservation value of tree cavities in South American temperate forests*. Forest Ecology and Management, 397, 33–44.
- Bonaparte, E. B., Cockle, K., Martin, K., & Lammertink, M. (2024). *Global patterns in cavity-nesting vertebrates*. Biological Reviews, 99(1), 1–25.
- Ibarra, J. T., Novoa, F. J., Ayala, M., Caviedes, J., & Altamirano, T. A. (2024). *Bosques con memoria: redes de nidos en sistemas socioecológicos del sur de los Andes*. Pontificia Universidad Católica de Chile
- Ibarra, J. T., & Martin, K. (2015). *Biotic interactions and the distribution of cavity-nesting birds in South American temperate forests*. Austral Ecology, 40(7), 786–797.
- Novoa, F. J., Ayala, M., Infante-Varela, J., Ibarra, J. T., Díaz, J., Altamirano, T. A., & Gálvez, N. (2025). Tree-cavity denning of güiña (*Leopardus guigna*) and breeding productivity from camera trap records. *Ecology and Evolution*, 15(17), e71723.
- Vergara, P. M., & Armesto, J. J. (2009). *Responses of Chilean temperate forest birds to anthropogenic habitat fragmentation across spatial scales*. Landscape Ecology, 24(1), 25–38.
- Strogatz, S.H., 2001. Exploring complex networks. Nature 410, 268–276.  
<https://doi.org/10.1038/35065725>