

GRADO EN CIENCIAS EXPERIMENTALES

Curso académico 2020/2021

Trabajo Fin de Grado



Efecto del contexto espacial y el despliegue floral en la competencia entre plantas por la atracción de polinizadores

Autora: Laura Quintana Portales

Director: Rubén Torices Blanco

Julio 2021

Índice

1.	Resumen.....	1
2.	Introducción	2
2.1	Dependencia entre plantas y polinizadores	2
2.2	Efecto de la distribución espacial de las plantas y comportamiento del polinizador	4
2.3	Los modelos basados en el individuo como herramienta para explorar hipótesis científicas..	6
3.	Objetivos	7
4.	Materiales y métodos	8
4.1	Modelo basado en agentes	8
4.1.1	Propósito	8
4.1.2	El modelo: características de los agentes, características del contexto espacial y limitaciones.	8
4.1.3	Variables de cada agente, características del mundo y escala de tiempo.....	10
4.1.4	Simulación del comportamiento.	12
4.1.5	Experimentación.	13
4.1.6	Datos obtenidos.....	14
4.2	Análisis estadístico.....	15
5.	Resultados	16
5.1	Efecto del contexto espacial cuando todas las flores fueron idénticas.....	16
5.2	Efecto del contexto espacial cuando las flores fueron diferentes	19
6.	Discusión.....	23
7.	Conclusiones	26
8.	Bibliografía	27
9.	Agradecimientos	31
10.	Apéndices.....	32
10.1	Modelo Interfaz.....	32
10.2	Resultados adicionales	40
10.2.1	Efecto del contexto espacial cuando todas las flores fueron idénticas.....	40
10.2.2	Efecto del contexto espacial cuando las flores fueron diferentes.	42
10.2.3	Código del programa.....	45

Índice de figuras

Figura 1. Partes de una flor típica, ilustración obtenida de Megias, Molist y Pombal (2018).....	2
Figura 2. A) Hembra himenóptera (<i>Campsoscolia</i>) B) Simulación del insecto femenino de <i>Ophrys speculum</i> fotos tomadas de Vereecken y McNeil (2010).....	3
Figura 3. Ejemplo de los dos tipos de escenarios que se crearon, en este caso existían dos tamaños diferentes de flores en la población. A) Ejemplo de escenario aleatorio B) Ejemplo de escenario homogéneo.....	10
Figura 4. Diagrama de flujo del comportamiento de la planta.	12
Figura 5. Diagrama de flujo del comportamiento del polinizador.....	13
Figura 6. Número de visitas que realizan los polinizadores en 120 min frente al despliegue floral grupal. Los diferentes colores representan la abundancia de polinizadores y cada panel se ha realizado con un radio detección diferente. Escenario con distribución espacial aleatoria de las flores, donde todas las flores son pequeñas.....	17
Figura 7. Número de visitas que realizan los polinizadores en 120min frente al despliegue floral grupal. Los diferentes colores representan la abundancia de polinizadores y cada panel se ha realizado con un radio detección diferente. Escenario con distribución espacial homogénea de las flores, donde todas las flores son pequeñas.....	17
Figura 8. Media del número de visitas que realizan los polinizadores en los escenarios aleatorio y homogéneo.....	18
Figura 9. Número de visitas medio que recibieron las flores pequeñas (caja roja) y grandes (caja azul).....	20
Figura 10. Relación entre el número de visitas de polinizadores en 120 minutos frente al despliegue floral grupal, en el escenario homogéneo con flores de dos tamaños diferentes grandes (3) y pequeñas (2), y polinizadores con radio detección corto (5) y largo (15).	21
Figura 11. Relación entre el número de visitas de polinizadores en 120 minutos frente al despliegue floral grupal, en el escenario aleatorio con flores de dos tamaños diferentes grandes (3) y pequeñas (2), y polinizadores con radio detección corto (5) y largo (15).	22
Figura 12. Interfaz que aparece al iniciar el programa.	32
Figura 13. Partes en las que se divide la interfaz de nuestro modelo.	33
Figura 14. Determinación de los parámetros iniciales antes de inicializar el modelo.....	34
Figura 15. Ampliación del mundo con un ejemplo de como se verían los polinizadores y las plantas en un caso concreto.....	36

Figura 16. Zona donde se muestran los datos del modelo.	37
Figura 17. Gráfico donde se representa el número de visitas que realizan los polinizadores en 120min frente al número de plantas vecinas, se ven las líneas de tendencia entre n° de plantas vecinas y el número de visitas. Los diferentes colores representan la cantidad de polinizadores y los números 5 y 15 corresponden al radio detección.....	40
Figura 18. Relación entre el número de visitas de los polinizadores en 120 minutos frente al número de plantas vecinas, los diferentes colores representan la abundancia de polinizadores. El gráfico de la derecha se ha realizado para los polinizadores con un radio detección corto, y el gráfico de la derecha para los polinizadores con radio detección más largo.	41
Figura 19. Relación entre el número de visitas de polinizadores en 120 minutos frente al número de plantas vecinas, en el escenario homogéneo con flores de dos tamaños diferentes grandes (3) y pequeñas (2), y polinizadores con radio detección corto (5) y largo (15).	43
Figura 20. Relación entre el número de visitas de polinizadores en 120 minutos frente al número de plantas vecinas, en el escenario aleatorio con flores de dos tamaños diferentes grandes (3) y pequeñas (2), y polinizadores con radio detección corto (5) y largo (15).	44

Índice de tablas

Tabla 1. Definición de las variables que poseen los agentes y las celdas del modelo.	10
Tabla 2. Experimentos que se realizaron con todas las variables que se tuvieron en cuenta.....	14
Tabla 3. Efecto del despliegue floral grupal sobre el número de visitas de los polinizadores. Se muestran los resultados de los efectos de tipo III del modelo GLM que incluyó como variable respuesta el número de visitas de los polinizadores y como variables explicativas: el despliegue floral grupal, el número de polinizadores, el radio de detección de los polinizadores y todas las interacciones entre las tres variables.	16
Tabla 4. Efecto del despliegue floral del vecindario sobre el número de visitas de los polinizadores. Se muestran los resultados de los efectos de tipo III del modelo GLM que incluyó como variable respuesta el número de visitas de los polinizadores y como variables explicativas: el despliegue floral individual, el despliegue floral grupal, el número de polinizadores, el radio de detección de los polinizadores y todas las interacciones entre las cuatro variables.	19
Tabla 5. Explicación de los botones que paracen en el apartado determinar parámetros.....	35
Tabla 6. Datos que devuelven los monitores	37
Tabla 7. Gráficos que encontramos en la interfaz del modelo	38
Tabla 8. Gráficos que se encuentran para cada escenario.....	39
Tabla 9. Efecto del número de plantas vecinas sobre el número de visitas de los polinizadores. Se muestran los resultados de los efectos de tipo III del modelo GLM que incluyó como variable respuesta el número de visitas de los polinizadores y como variables explicativas: el número de plantas vecinas, el número de polinizadores, el radio de detección de los polinizadores y todas las interacciones entre las tres variables.	40
Tabla 10. Efecto del número de plantas vecinas sobre el número de visitas de los polinizadores. Se muestran los resultados de los efectos de tipo III del modelo GLM que incluyó como variable respuesta el número de visitas de los polinizadores y como variables explicativas: el despliegue floral individual, el número de plantas vecinas, el número de polinizadores, el radio de detección de los polinizadores y todas las interacciones entre las cuatro variables.	42

1. Resumen

La mayoría de las plantas dependen de los polinizadores para producir frutos y semillas. Esta dependencia es relevante para el ser humano, ya que su supervivencia depende en parte de estos frutos y semillas. Por consiguiente, en este trabajo se estudió si un mayor despliegue floral en plantas favorece la atracción de polinizadores. A su vez, se evaluó el efecto que tiene la distribución y el contexto espacial de las plantas en la atracción de polinizadores y su interacción con el tamaño del despliegue floral.

Para ello, se realizó un modelo basado en agentes en el que se simuló el comportamiento de una especie de planta y su polinizador. De este modelo se obtuvieron los datos empíricos que posteriormente se analizaron, para así determinar de qué manera afecta el despliegue floral y la distribución espacial de las flores en la elección del polinizador.

Gracias al modelo se comprobó que tanto el contexto espacial como el despliegue floral de las plantas influyen significativamente en la atracción de polinizadores. Plantas con despliegues florales grupales mayores y mayor número de plantas vecinas recibieron un mayor número de visitas por parte de los polinizadores. Esta tendencia se vio más pronunciada cuando el polinizador tuvo un mayor campo de visión de su entorno. Además, las flores distribuidas de manera homogénea por el espacio tuvieron mayor número de visitas de media que las flores distribuidas de manera aleatoria.

Los resultados sugieren que las plantas podrían generar estrategias cooperativas con sus plantas vecinas para mejorar su eficacia biológica. También insinúan que la plasticidad del rasgo despliegue floral podría estar asociada al contexto espacial.

2. Introducción

2.1 Dependencia entre plantas y polinizadores

La mayor parte de las plantas dependen de los polinizadores para su reproducción. En términos ecológicos, más del 80% de las 250 mil plantas con flor conocidas en el mundo requieren polinización para llevar a cabo su reproducción sexual. El grado de dependencia varía y depende del sistema reproductivo de cada organismo (Coro Arizmendi, 2009). Esta dependencia de las plantas hacia los polinizadores ha generado una relación interespecífica¹ mutualista, en la que las dos especies se ven beneficiadas en su interacción. Gracias a esta interacción, se produce un aumento de la eficacia biológica² en la supervivencia de los polinizadores y la reproducción de las plantas, ya que el éxito reproductivo en plantas está ligado a la tasa de visitas y la cantidad y calidad del polen transportado (Simón-Porcar et al., 2018).

Los polinizadores buscan en las plantas alimento, agua, refugio y espacio para anidar (Medel et al., 2009). Las plantas aprovechan esta dependencia para llevar a cabo el proceso de polinización. El proceso de polinización consiste en transferir el polen de las anteras al estigma de esta u otra flor de la misma especie (Figura 1), llevando así la reproducción sexual de la mayoría de las angiospermas. Esta transferencia es llevada a cabo por un polinizador, en su mayoría insectos y aves (Aizen et al., 2002).

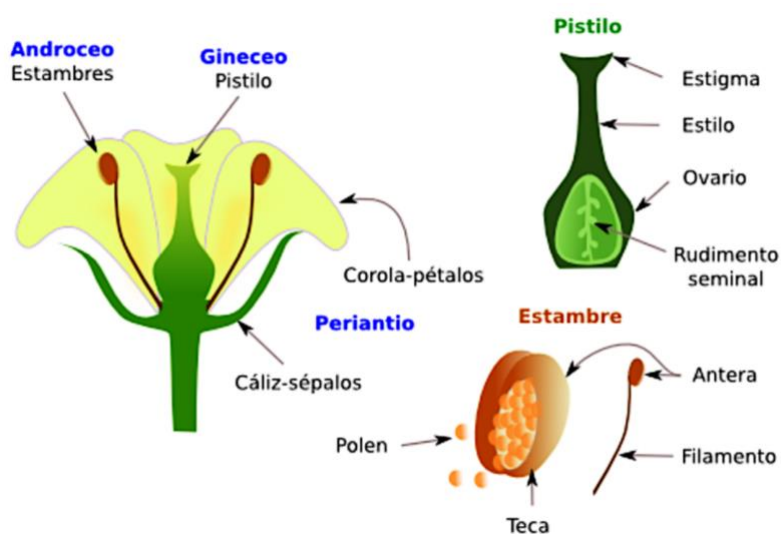


Figura 1. Partes de una flor típica, ilustración obtenida de Megias, Molist y Pombal (2018)

¹ Entre especies diferentes.

² La eficacia biológica está determinada por la supervivencia, fecundidad y capacidad de reproducción.

Los animales se ven atraídos por ciertas características florales, como el color, la forma y el aroma. Por ello las plantas han desarrollado diferentes formas de atraer polinizadores. Por ejemplo, produciendo néctar, polen y aceites que los polinizadores usan como alimento, simulando la pareja femenina o masculina de un insecto (como *Ophrys speculum* que atrae a machos himenópteros imitando a hembras himenópteras (Figura 2)), utilizando inflorescencias³ para atraerlos por el sentido de la vista, produciendo sustancias volátiles gracias a su capacidad de mantener una temperatura ciertamente elevada y la posibilidad de utilizar las flores como refugio en hábitats donde las temperaturas son muy bajas. (Faegri & van der Pijl, 1979):



Figura 2. A) Hembra himenóptera (*Campsoscolia*) B) Simulación del insecto femenino de *Ophrys speculum* fotos tomadas de Vereecken y McNeil (2010).

La característica atractiva que se tuvo en cuenta en este estudio fue el despliegue floral. El despliegue floral es la combinación del tamaño y la cantidad de flores que una planta tiene abiertas en un momento dado y que contribuyen a captar la atención de potenciales visitantes (Teixido, 2012). Si una planta tiene más cantidad de flores o flores grandes se dirá que tiene un mayor despliegue floral que otra planta que tenga menos cantidad de flores o flores pequeñas. Las plantas invierten en estos recursos para atraer polinizadores debido a que el sistema planta-polinizador se asemeja a un mercado competitivo, donde los polinizadores son los compradores y las flores son los vendedores (Cohen & Shmida, 1993).

Debido a que las plantas invierten en estas estructuras atractivas para atraer polinizadores, esto genera dinámicas coevolutivas entre plantas y polinizadores. Por ello, se considera que los polinizadores pueden actuar como agentes de la selección natural para originar procesos macroevolutivos y microevolutivos. Esta es una de las principales hipótesis que explican la gran diversidad de flores y especies en angiospermas (Parachnowitsch & Kessler, 2010).

En este trabajo se simulará el comportamiento de polinización de un polinizador himenóptero de un gran tamaño como sería un abejorro o una abeja solitaria grande. Se ha elegido este tipo de polinizador porque su comportamiento de visita floral se conoce en mayor profundidad que otros polinizadores, gracias a

³ Disposiciones de las flores sobre las ramas o un tallo

su abundancia, a su facilidad de observación y su capacidad de alimentarse incluso en condiciones frías (Goulson, 2010). Además, es uno de los principales grupos funcionales de polinizadores a nivel global (Guiomar Nates-Parra, 2005).

Estudios recientes muestran un declive en la riqueza de especies de abejorros (Williams & Osborne, 2009), y de especies de abejas. La riqueza está disminuyendo no solo a nivel local o regional, sino a nivel mundial. Debido a esta disminución de los principales polinizadores de las plantas silvestres y de cultivo (Zattara & Aizen, 2021), las plantas deben poner en marcha todos los recursos que tienen para atraerlos de la manera más eficientemente posible, ya que al haber menos polinizadores existe más competencia entre plantas por atraerlos.

2.2 Efecto de la distribución espacial de las plantas y comportamiento del polinizador

La distribución espacial de las plantas es importante ya que puede tener un gran efecto en la polinización y por tanto en la supervivencia de la planta (Underwood et al., 2020). A medida que los individuos están más aislados, la polinización será menos eficiente, ya que los individuos aislados pueden recibir menor número de visitas pudiendo darse en la población el efecto Allee, donde una disminución en la densidad de la población provocaría una disminución desproporcionada en la reproducción y la viabilidad de la población (Ghazoul, 2005). En algunos estudios se ha visto que el éxito reproductor de las plantas está ligado a los individuos que tienen alrededor. Por ejemplo, Bartkowska y Johnston (2014) comprobaron que, si una flor en fase femenina estaba rodeada por mayor número de flores en fase masculinas, esta tiene una mayor probabilidad de reproducirse exitosamente que si estuviera rodeada de mayor número de flores en fase femenina.

Además, las plantas son capaces de reconocer la presencia de vecinos de diferentes maneras. Por ejemplo, son capaces de detectar a los vecinos por la luz reflejada (Gommers et al., 2013; Ballaré, 2017), además son capaces de reconocer qué señales químicas han emitido ellas u otros vecinos de su alrededor (Lambers & Oliveira, 2019). También pueden reconocerse mediante contacto físico, por ejemplo, cuando las raíces entran en contacto con otras raíces (Mahall & Callaway, 2016). Incluso se ha demostrado que las plantas son capaces de autoreconocerse (Karban & Shiojiri, 2009). Gracias a la capacidad de reconocer a sus vecinos, se ha llegado a la hipótesis de reconocimiento-cooperación que defiende la idea de que las plantas podrían cooperar o minimizar la competencia por los recursos con sus plantas vecinas si están emparentadas con ellas (Biernaskie, 2011).

Por todo ello, es importante tener en cuenta el contexto local o vecindario en el que se incluyen las interacciones con las plantas que rodean a una planta focal. Este contexto local o efecto de vecindario puede tener consecuencias positivas o negativas (Stoll & Weiner, 2010). Un efecto negativo muy claro es el de la competencia entre plantas vecinas, puesto que al estar las plantas fijadas en un lugar puede haber competencia por los recursos ya que, en general, todas las plantas necesitan los mismos recursos para vivir como la luz, dióxido de carbono, agua, oxígeno, nutrientes minerales y espacio físico (Dawson,

1993). Para evitar competencias utilizan diferentes tácticas: hay plantas que utilizan los recursos en diferentes proporciones respecto a otras especies, algunas plantas optan por obtener los recursos a diferentes profundidades del suelo (Parrish & Bazzaz, 1976) y otras optan por separar temporalmente la floración con respecto a sus plantas vecinas (Lambers & Oliveira, 2019). Por otra parte, la presencia de plantas vecinas circundantes puede tener efectos positivos (Lambers & Oliveira, 2019), como beneficios físicos (como las plantas nodrizas en climas áridos que protegen a sus vecinos de la radiación solar excesiva (Franco-Pizaña et al., 1996)), nutricionales (como el árbol fijador de nitrógeno que es capaz de modificar la cantidad de nitrógeno en un ecosistema (Vitousek et al., 2016) o el *Acer saccharum* que actúa como un ascensor hidráulico (Dawson, 1993)) y aleloquímicos (producen sustancias químicas para evitar el crecimiento y propagación de otras especies de plantas (Rudrappa et al., 2009)).

El contexto local puede influir también en las interacciones ecológicas con los polinizadores. Podría afectar de forma positiva, mediante el efecto imán o mediante facilitación de polinizadores, o de forma negativa mediante transferencia interespecífica de polen (Underwood et al., 2020). Un ejemplo de facilitación de polinizadores podemos verlo en el estudio realizado por Blaauw y Isaacs (2014), donde demostraron que al rodear un terreno de cultivo con flores silvestres se aumentó la abundancia de los polinizadores en la zona logrando una mayor polinización en las plantas de cultivo. Por tanto, el éxito reproductor de una planta polinizada por animales depende y está estrechamente ligado al comportamiento de su polinizador, el cual está muy influenciado por la distribución espacial de los recursos florales (Stoll & Weiner, 2010).

Se ha demostrado que los abejorros gastan mucha de su energía en el vuelo. Por ello han desarrollado técnicas para realizar el forrajeo de manera eficiente (Goulson, 2010). Al existir una relación positiva entre el despliegue floral y la recompensa (Cohen & Shmida, 1993), los recolectores tienden a seleccionar y visitar más flores en plantas o parcelas con grandes tamaños de exhibición floral para reducir los tiempos de viaje entre flores (Stout, 2000). Además, las abejas son capaces de recordar el camino hacia el parche que en ocasiones pasadas obtuvieron grandes recompensas, y también son capaces de recordar las flores de las que ellos mismos ya han agotado los recursos (Goulson, 2010).

Las abejas recogen el néctar y el polen de las flores que tienen alrededor de su nido. Medir con exactitud el rango de forrajeo que hacen las abejas es muy complicado, debido a la dificultad que tiene encontrar el nido. Por ello, Cresswell, Osborne y Goulson (2000) realizaron una estimación de cuánto de lejos podría volar un abejorro con respecto a su nido para encontrar néctar, concluyendo que para una solución de néctar al 40% y una capacidad de estómago de 80 μ l, el alcance máximo es de unos 10 km, aunque podría ser mayor dependiendo del tamaño del polinizador y de la concentración del néctar. Esta información nos permite tener una idea de la magnitud que puede tener el radio de observación del polinizador. Además, la obtención de polen y néctar por parte de las abejas depende de la época del año, la cantidad de recompensa que genere cada flor, la morfología de la flor y la posibilidad de que haya flores sin recompensas (Goulson, 2010).

2.3 Los modelos basados en el individuo como herramienta para explorar hipótesis científicas.

Este TFG evalúa cómo el contexto espacial y el despliegue floral influyen en la atracción de polinizadores, usando para ello el modelado computacional. En concreto se ha seguido una aproximación de modelos basados en agentes o individuos (*ABM*⁴ o *IBM*⁵). Lo novedoso de este tipo de programas es crear modelos donde el individuo o los agentes se describen como organismos autónomos, que son capaces de interactuar con otros organismos y su ambiente. Además, los agentes usan el comportamiento adaptativo, ajustan su comportamiento a los estados actuales de ellos, a otros agentes y a su entorno. Estos tipos de programas son muy útiles para incluir en el modelo sistemas individuales y ver cómo se comportan (Railsback & Grimm, 2011).

Cada individuo que se representa tiene una serie de variables o características, como la ubicación espacial, rasgos fisiológicos y rasgos de comportamiento como el crecimiento, reproducción, selección de hábitat, búsqueda de alimento y dispersión. En estos modelos podemos ver cómo es el comportamiento a nivel de población en función del comportamiento del individuo y nos permite ver cómo se adapta su comportamiento en función de cómo varía su entorno (DeAngelis & Grimm, 2014).

⁴ *Agent-Based Modeling*: Modelos Basados en Agentes

⁵ *Individual-Based Modeling*: Modelos Basados en el Individuo

3. Objetivos

El objetivo principal de este trabajo de fin de grado es evaluar el efecto del contexto intraespecífico local y la eficacia del despliegue floral en la atracción de polinizadores. Para alcanzar este objetivo se propusieron las siguientes hipótesis:

- 1) Las plantas con mayor despliegue floral individual recibirán, en general, más visitas de polinizadores.
- 2) El contexto espacial influye en la atracción de polinizadores. Se evaluará estudiando las variables número de plantas vecinas, despliegue floral grupal y distribución espacial.
 - a. Una distribución espacial de las plantas homogénea permite a las plantas recibir más visitas de polinizadores.
 - b. Las plantas con mayor despliegue floral grupal y mayor número de plantas vecinas recibirán más visitas.
- 3) La ventaja de las flores con mayor despliegue floral individual se pierde cuando se incrementa el despliegue floral grupal y el número de plantas vecinas.

Para conseguir estos objetivos se desarrollará un modelo basado en agentes, en el que se creará un mundo con plantas y polinizadores. En este mundo habrá dos tipos de escenarios ambientales en los que se modificará la distribución espacial de las plantas. A su vez, dentro de estos dos tipos de escenarios se simularán las interacciones planta-polinizador asumiendo que todas las flores son de idéntico tamaño o existen dos tamaños diferentes en la población (flores grandes y pequeñas). Se utilizarán estos diferentes escenarios para compararlos y explicar cómo afecta la distribución espacial y el tamaño de la flor en el número de visitas que reciben las plantas.

Resumiendo, se generarán cuatro escenarios diferentes en el modelo. Un escenario en el que las plantas se distribuirán por el espacio de manera aleatoria y todas las plantas sean idénticas en tamaño. Un segundo escenario donde las plantas también se distribuirán de manera aleatoria, pero habrá dos tamaños de flor diferentes en la población que se asignarán de manera aleatoria. Un tercer escenario donde la distribución espacial de las plantas será en forma de islas separadas homogéneamente por el espacio y solo habrá un único tamaño de flor en toda la población. Por último, un cuarto escenario donde las plantas se distribuirán de manera homogénea por el espacio en forma de islas y habrá dos tamaños diferentes de flor en la población que se asignarán de manera aleatoria. Finalmente, usando estos escenarios, se simulará el comportamiento de las plantas y los polinizadores, se tomarán y analizarán los datos para intentar contrastar las hipótesis planteadas anteriormente.

4. Materiales y métodos

Este trabajo se realizó en dos fases. La primera fase consistió en realizar un modelo basado en agentes⁶, a partir del cual se obtuvieron los datos empíricos. Una vez realizadas las simulaciones del modelo, en una segunda fase se realizó un análisis estadístico de los datos para cotejar las hipótesis planteadas.

4.1 Modelo basado en agentes

Para la construcción del modelo, se utilizó el programa de libre acceso llamado NetLogo en la versión 6.1.1 (Wilensky, 1999). NetLogo es un programa de modelado programable que nos sirve para simular fenómenos sociales y naturales. Lo desarrolló Uri Winlensky en 1999 y está en continuo desarrollo desde el Centro de Aprendizaje Conectado y Modelado Basado en Computadora (Northwestern University). Es un programa gratuito de código abierto que se puede usar en cualquier sistema operativo Mac, Windows y Linux. Este programa no está restringido a la ecología o la sociología, es compatible con cualquier área del conocimiento en la que sean útiles las simulaciones basadas en individuos o agentes, como la química, la física, la geología, la ingeniería o la biología (Wilensky, 2019).

4.1.1 Propósito

El propósito del modelo consistió en determinar el número de visitas de polinizadores que recibe cada planta, teniendo en cuenta el despliegue floral individual y el contexto espacial local. El contexto espacial local se determinó por la cantidad de plantas vecinas y el despliegue floral grupal. Este propósito se realizó para cuatro tipos de escenarios, dos en los que se varió la distribución espacial y otros dos donde se modificó el despliegue floral individual. De esta manera se evaluó si el despliegue floral en plantas es realmente efectivo a la hora de atraer polinizadores o si influyó más la distribución espacial de la población.

4.1.2 El modelo: características de los agentes, características del contexto espacial y limitaciones.

Para conseguir el propósito del modelo se crearon dos tipos de agentes: *flowers*, que simulaban las plantas; y *bees*, que simulaban el comportamiento de los polinizadores. Las características de ambos agentes se describen a continuación.

Para el modelo se asumió que solo existió una especie de planta, con un ciclo anual (365 días), con polinización entomófila y con flores hermafroditas, ya que es el sistema reproductor más frecuente en

⁶ Encuentra el modelo en mi página web, el enlace a mi página lo encontrarás en el apartado apéndice 10.1

angiospermas (Ramirez Padilla & Goyes Acosta, 2004). Para simplificar, en este modelo se asumió que cada planta producía una única flor, por lo que su despliegue floral individual fue idéntico al tamaño de su flor. Además, en la población sólo podían darse dos tipos de despliegue floral individual: tamaño pequeño o grande, dependiendo del escenario seleccionado. Las flores producían polen y néctar para atraer y recompensar la visita de los polinizadores, cuando se consumía el néctar de una flor, la flor tardaba 24 horas en volver a rellenarse desde que fue visitada. Para diferenciar la característica de despliegue floral a nivel individual del nivel de vecindario, se ha utilizado la denominación de despliegue floral individual como el tamaño de cada flor y la denominación de despliegue floral grupal como la suma de tamaños de las flores vecinas y el tamaño de la planta focal.

Para los polinizadores también se asumió la existencia de una sola especie, que tenían como característica el radio detección, que es el radio máximo de percepción con el que pueden detectar flores. Cuando visitaban una flor realizaban las acciones de comer néctar y coger polen. Tenían la capacidad de recordar durante siete minutos flores que ya habían visitado, por tanto, solo visitaban flores que no recordaban, aunque si existían dos flores en el mismo lugar podían equivocarse y visitar una flor que ya hubiera visitado previamente. Cuando el polinizador estaba dentro de un parche de plantas, toleraba visitar dos flores vacías de néctar de forma consecutivas antes de seguir con su vuelo (aunque esta cantidad de flores se podía modificar).

Para evaluar el efecto del contexto espacial se crearon dos tipos de distribuciones espaciales de las plantas: un escenario aleatorio y un escenario homogéneo. La distribución aleatoria del ambiente se caracterizó en que las plantas emergieron en el mundo de manera aleatoria; mientras que la distribución homogénea se caracterizó en dividir el mundo en islas del mismo tamaño, distribuidas homogéneamente por el espacio y cada una de ellas habitada por cinco plantas (Figura 3). El escenario homogéneo permitió configurar el número de plantas vecinas, esto permitió estudiar el efecto del vecindario en la atracción de los polinizadores, sin tener asociado el problema de la heterogeneidad espacial. Para estos dos tipos de escenarios se crearon dos variantes, una variante control en la que solo existían flores pequeñas en toda la población, y otra variante donde se podían encontrar flores de dos tamaños diferentes.

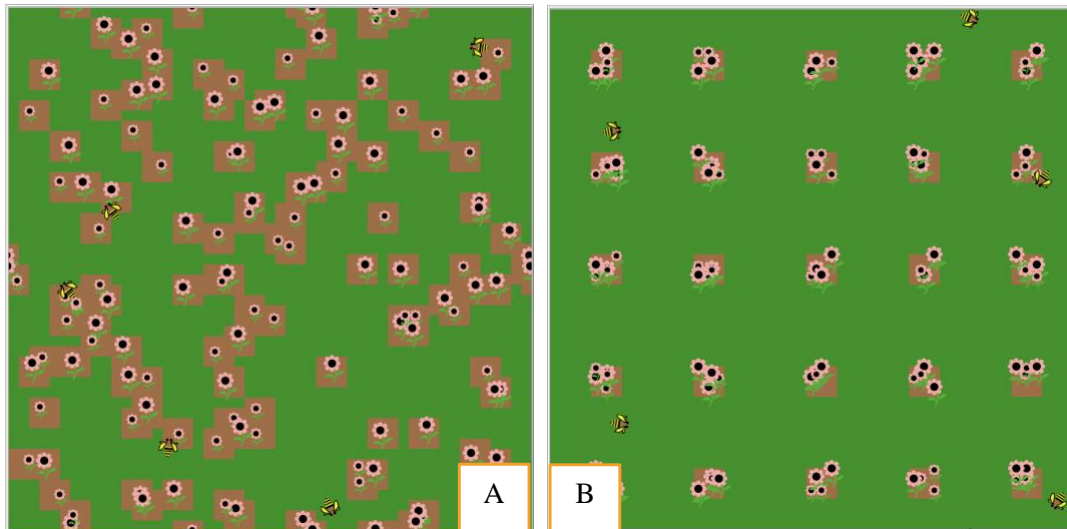



Figura 3. Ejemplo de los dos tipos de escenarios que se crearon, en este caso existían dos tamaños diferentes de flores en la población. A) Ejemplo de escenario aleatorio B) Ejemplo de escenario homogéneo.

Para este modelo se asumieron las siguientes limitaciones. Sólo se ha tenido en cuenta la relación entre un polinizador y una especie de planta. En el escenario homogéneo todas las islas fueron del mismo tamaño, de forma cuadrada y con cinco flores por isla. Las plantas se polinizaron sólo por la ayuda de los polinizadores, no por efecto del viento, ya que las plantas que son polinizadas por el viento suelen tener menor exhibición floral (Cohen & Shmida, 1993). Las plantas no tuvieron límite en la producción de polen, por lo tanto, las abejas no tuvieron límite en coger polen. La capacidad de carga que soporta cada celda dentro del modelo es de dos plantas, solo podía haber dos plantas en el mismo lugar. Todas las flores proporcionaron la misma cantidad y calidad de néctar.

4.1.3 Variables de cada agente, características del mundo y escala de tiempo.

Para conseguir desarrollar el modelo se crearon las variables explicadas en la Tabla 1 que corresponden a los agentes y las celdas donde se desarrollaron.

Tabla 1. Definición de las variables que poseen los agentes y las celdas del modelo.

Variable		Definición
flowers 	néctar	Simula la capacidad que tienen las flores de fabricar néctar, sólo puede tener los valores 0 y 1. Cuando vale 0 significa que la flor no tiene néctar y cuando vale 1 significa que la flor ha producido néctar. Inicialmente vale 1 para todas las flores.
	polen	Simula el polen que fabrican las flores y siempre vale 1, nunca se agota.

	Tiempo-relleno	Es el tiempo que tardan las flores en volver a producir néctar desde que fueron visitadas y vaciadas de néctar. Se rellenan cuando han pasado 24 horas desde que fueron visitadas. Inicialmente vale 0.
	Visitas	Variable que inicialmente vale 0 y va sumando 1 cada vez que una abeja visita una flor. Es la suma de las visitas1 y visitas2.
	Visitas1	Cuenta las visitas sólo de plantas de menor tamaño (tamaño = 2). Inicialmente vale 0.
	Visitas2	Cuenta las visitas sólo de las plantas de mayor tamaño (tamaño = 3). Inicialmente vale 0.
	tickflower	Inicialmente vale 0 y cuando un polinizador visita una flor pasa a valer el número de <i>ticks</i> + 7. Esta variable indica el tiempo en que la abeja recuerda una flor que ha visitado, en nuestro caso durante 7 <i>ticks</i> que es lo mismo que durante 7 min. Transcurrido ese tiempo la olvida.
	polen	Representa el polen que recogen y siempre se va sumando 1 cada vez que visitan una flor. Inicialmente vale 0.
bees	Radio-detección	Es una variable que representa el campo de percepción del polinizador, y que nosotros podemos indicar inicialmente cuánto es de grande mediante un botón deslizador (radio-detección) colocado en la interfaz del programa.
	Tiempo-marchar	Es una variable que inicialmente vale 0 y va sumando 1 cada vez que visita una flor sin néctar. Esta variable la utilizaremos para determinar cuantas flores vacías tolera visitar antes de realizar un viaje largo y buscar más flores rentables. Inicialmente vale 0.
	lista	Se crea una lista con las flores que ha visitado la abeja.
	Lista1	Guarda en una lista una de las flores que tiene mayor despliegue floral grupal. Esta lista se utiliza para el comportamiento del polinizador.
	Lista2	Guarda en una lista una de las flores que tiene mayor número de vecinos. Esta lista se utiliza para el comportamiento del polinizador.
Celdas	Carga	Es la variable que posee el medio en el que aparecen las flores. Donde no hay ninguna flor su valor es 0 y va sumando 1 según se van añadiendo flores en la celda. La carga máxima que soporta una celda es 2, es decir, dos plantas. Asumiremos que esta carga de dos plantas es la carga máxima que la celda soporta para que no haya competencia por los recursos.
globales	num_flowers _total	Esta variable nos ayuda a definir cuántas flores totales queremos que aparezcan en nuestro mundo.

Con respecto a los límites del mundo, se creó un mundo sin límites horizontales ni verticales, para que los polinizadores estuvieran rodeados siempre por el mismo número de flores, ya que aparecían de manera aleatoria en el mundo. Como escala temporal se determinó que cada *tick* equivaliera a un minuto, asumiendo que es el tiempo que tarda el polinizador en encontrar una flor y visitarla.

4.1.4 Simulación del comportamiento.

Para introducir el comportamiento de los agentes en el modelo primero se simuló el comportamiento de las plantas y a continuación el del polinizador, siguiendo los diagramas de flujo de las Figuras 4 y 5. A continuación se explica el comportamiento que siguen en el modelo.

Las plantas están fijas en todo momento, su distribución espacial depende del escenario elegido. Se encargan de producir néctar y polen. Cuando son visitadas se vacían de néctar, y a partir de ese instante se ponen de nuevo a secretarlo. El proceso de secreción les toma 24 horas desde que son visitadas, por tanto, cuando pasan 24 horas de la visita del polinizador, se rellenan con la misma cantidad de néctar que tenían inicialmente (Figura 4).

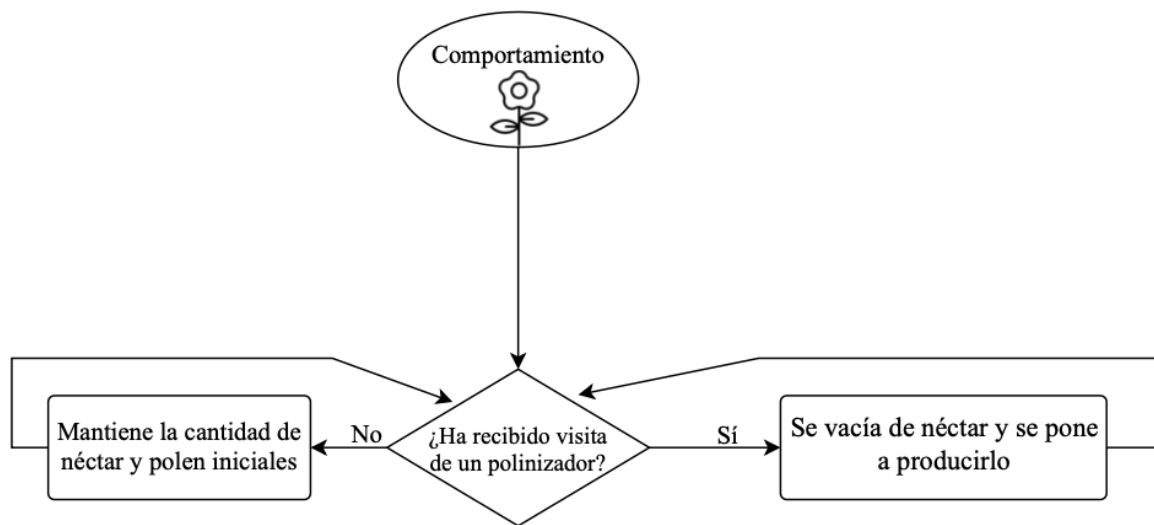


Figura 4. Diagrama de flujo del comportamiento de la planta.

Al inicio de la simulación los polinizadores aparecen de manera aleatoria en el espacio. Antes de moverse, el polinizador observa todas las plantas que están en su radio de detección y evalúa qué flor es más grande y tiene mayor despliegue floral grupal, y la visita. A continuación, visita una de las flores vecinas de mayor tamaño, visitará flores vecinas hasta que se encuentra dos flores sin néctar. Si encuentra dos flores sin néctar seguirá con su vuelo (Figura 5). Cuando el polinizador visita una flor realiza dos acciones, liba el néctar y recolecta el polen. En este momento la variable néctar de las flores pasará a valer cero y el polinizador sumará uno a su variable polen. Cuando encuentra dos flores sin néctar el polinizador sigue con su vuelo, partiendo desde la última flor que visitó, para buscar otro parche

diferente, porque la probabilidad de que las flores de ese parche estén todas visitadas es mayor. Seguidamente, empezará de nuevo con su búsqueda mirando las flores que hay dentro de su radio de detección (Figura 5).

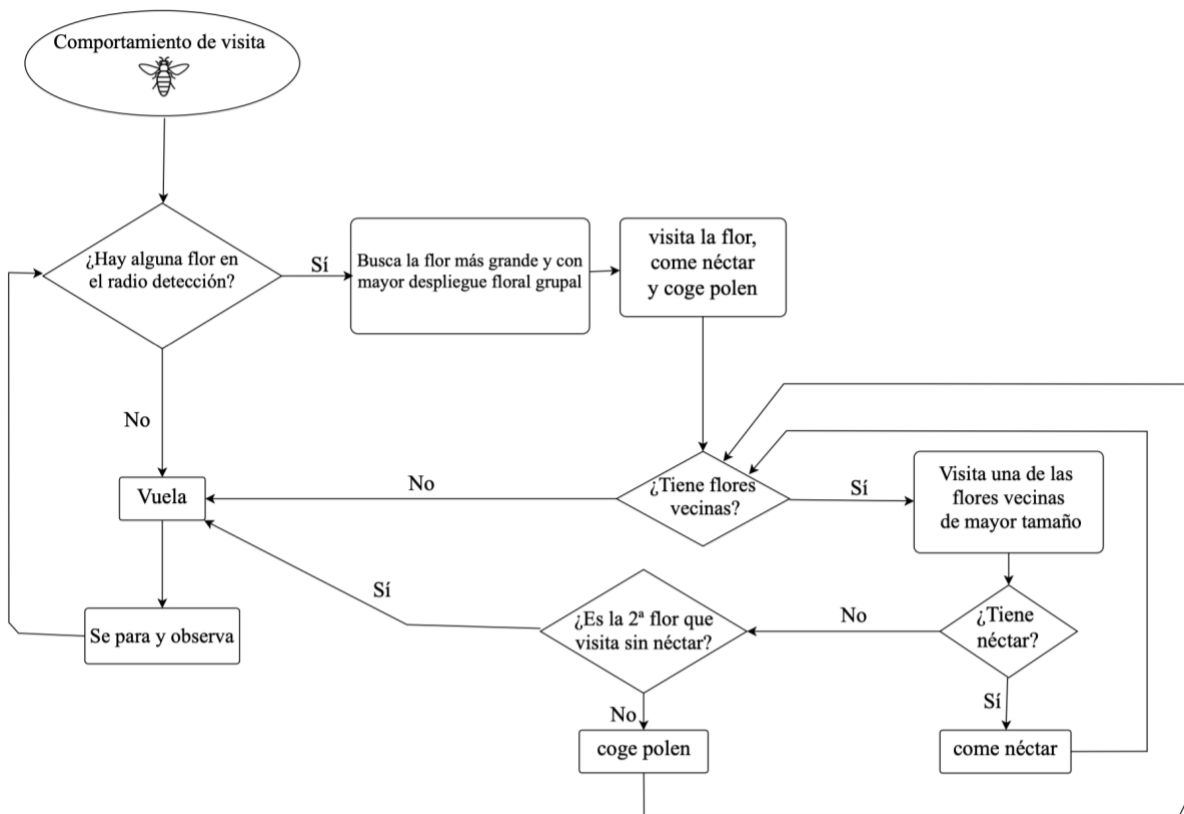


Figura 5. Diagrama de flujo del comportamiento del polinizador.

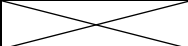
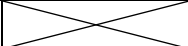
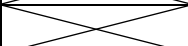
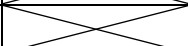
4.1.5 Experimentación.

Para hacer una recogida de datos más intensiva incluyendo todos los parámetros se utilizó la función del analizador de comportamiento que se encuentran disponible entre las herramientas de NetLogo. Esta herramienta permite simular todas las combinaciones de parámetros que se indiquen. En este caso se evaluaron 12 combinaciones de parámetros diferentes, simulando 10 veces cada combinación de parámetros, lo que resultó en un total de 120 simulaciones por experimento. En el analizador de comportamiento se diseñaron los cuatro experimentos diferentes que se han introducido anteriormente y que se detallan en la Tabla 2.

Se recogieron los datos de visitas cuando el tiempo transcurrido fue de 120 minutos, ya que se consideró este tiempo como el máximo que un abejorro puede estar buscando comida (Cresswell et al., 2000). Se obtuvieron los datos pertenecientes al número de visitas por flor, las flores que comparten celdas y los vecinos que tiene cada flor, además en los escenarios donde tuvimos dos tamaños diferentes de plantas

se tomaron datos del despliegue floral individual. Estos datos se obtuvieron para cada uno de los escenarios y cada una de las combinaciones existentes de variables de la Tabla 2.

Tabla 2. Experimentos que se realizaron con todas las variables que se tuvieron en cuenta.

Variables \ Experimentos	Control Aleatorio	Control Homogéneo	Aleatorio	Homogéneo
Nº de Plantas	125	125	125	125
Tamaño de las plantas	Mismo tamaño	Mismo tamaño	Diferentes tamaños	Diferentes tamaños
Radio detección	corto / largo	corto / largo	corto / largo	corto / largo
Flores vacías que tolera visitar	2	2	2	2
Nº de polinizadores	5, 25, 45, 65, 85, 105	5, 25, 45, 65, 85, 105	5, 25, 45, 65, 85, 105	5, 25, 45, 65, 85, 105
Nº plantas por isla		5		5
Nº Filas x Nº Columnas		5 x 5		5 x 5

4.1.6 Datos obtenidos.

Cuando el analizador de comportamiento acabó de ejecutarse se obtuvo una tabla donde aparecieron todas las variables que se seleccionaron en el apartado anterior. Para cotejar las hipótesis iniciales se guardaron los datos correspondientes al número de visitas que recibió cada planta en 120 min, el número de vecinos que rodean cada planta, las flores que comparten celda, el tamaño de cada flor (variable despliegue floral individual), el número de polinizadores y el radio de detección del polinizador. Para obtener la variable despliegue floral grupal de una flor se sumó su tamaño floral (despliegue floral individual) y el de todas sus plantas vecinas. Para obtener la variable de número de plantas vecinas total se sumó uno al número de vecinos si la planta compartía la celda con otra planta.

4.2 Análisis estadístico

El análisis estadístico se realizó en R usando el programa RStudio versión 1.4.1106. El efecto del despliegue floral y del contexto espacial sobre el número de visitas de los polinizadores se analizó a través de modelos lineales generalizados (GLM) usando una distribución binomial negativa para describir los errores de la variable respuesta, número de visitas de polinizadores, que se ajusta a una variable tipo conteo con una amplia dispersión (Alcaide, 2015).

En total se realizaron cuatro modelos estadísticos diferentes, uno para cada escenario. Todos los modelos incluyeron las siguientes variables explicativas: tamaño del despliegue floral grupal (D), número de polinizadores (P), radio detección de los polinizadores (R) y todas las interacciones entre cada una de las variables y la triple interacción. En los escenarios donde se varió el tamaño de flor, despliegue floral individual (DI), también se analizó el efecto del tamaño de la flor y sus interacciones con el resto de las variables. Todos estos modelos se replicaron sustituyendo la variable despliegue floral grupal por el número de plantas vecinas (V). Como los resultados fueron completamente análogos se decidió mostrar en los resultados sólo los detalles de los modelos que incluyeron el despliegue floral grupal, dejando los modelos con el número de plantas vecinas en el apartado 10.2 Resultados adicionales en la sección apéndices.

Todas las interacciones se evaluaron mediante un análisis de los efectos de tipo III (Quinn & Keough, 2002) y se aceptó que el resultado fue estadísticamente significativo cuando la probabilidad asociada resultó ser menor que 0,05. Además, se realizaron gráficos entre la variable dependiente (nº de visitas de polinizadores en 120 minutos) y las variables independientes (despliegue floral individual, despliegue floral grupal y nº plantas vecinas), para ver de qué manera se relacionaron.

5. Resultados

5.1 Efecto del contexto espacial cuando todas las flores fueron idénticas

La comparación entre los dos escenarios espaciales permitió contrastar la importancia del contexto espacial en la elección del polinizador y por tanto en el número de visitas que obtuvo la planta (Tabla 3). El número de visitas que recibió cada planta fue dependiente del despliegue floral grupal en ambos escenarios (homogéneo y aleatorio, Tabla 3), de manera que, a mayor despliegue floral grupal, mayor número de visitas recibió la planta (Figura 6 y 7). Mientras que en el escenario aleatorio no hubo un efecto significativo en el número de visitas por parte del resto de variables analizadas: la abundancia de polinizadores, el tamaño del radio de detección y todas las interacciones entre estas variables y el despliegue floral grupal (Tabla 3; Figura 6). En el escenario homogéneo, el número de visitas de los polinizadores sí que fue significativamente influenciado por estas variables (Tabla 3; Figura 7). Tanto el incremento en la abundancia de polinizadores como en el radio de detección produjeron un incremento significativo en las visitas recibidas (Figura 7). Asimismo, el efecto del despliegue floral grupal sobre las visitas de polinización se potenció al incrementarse la abundancia y el radio de detección de los polinizadores (Figura 7). Además, los polinizadores realizaron más visitas en el escenario homogéneo que en el aleatorio (Figura 8).

Tabla 3. Efecto del despliegue floral grupal sobre el número de visitas de los polinizadores. Se muestran los resultados de los efectos de tipo III del modelo GLM que incluyó como variable respuesta el número de visitas de los polinizadores y como variables explicativas: el despliegue floral grupal, el número de polinizadores, el radio de detección de los polinizadores y todas las interacciones entre las tres variables.

Variables	Escenario homogéneo			Escenario aleatorio		
	χ^2	g.l.	P	χ^2	g.l.	P
Despliegue floral grupal (D)	117.848	1	<0.001	583.32	1	<0.001
Nº Polinizadores (P)	156.355	5	<0.001	3.18	5	0.672
Radio detección (R)	38.113	1	<0.001	0.17	1	0.683
D x P	195.720	5	<0.001	5.64	5	0.343
D x R	69.838	1	<0.001	0.35	1	0.555
P x R	302.380	5	<0.001	1.91	5	0.861
D x P x R	262.049	5	<0.001	3.66	5	0.600

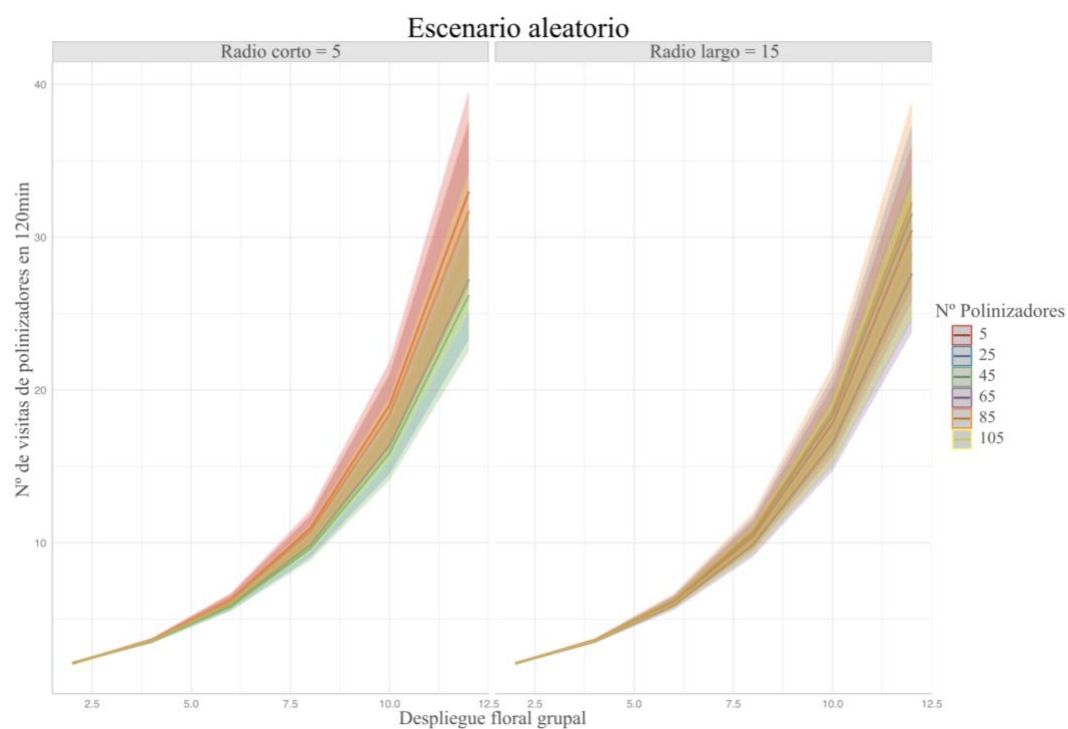


Figura 6. Número de visitas que realizan los polinizadores en 120 min frente al despliegue floral grupal. Los diferentes colores representan la abundancia de polinizadores y cada panel se ha realizado con un radio detección diferente. Escenario con distribución espacial aleatoria de las flores, donde todas las flores son pequeñas.

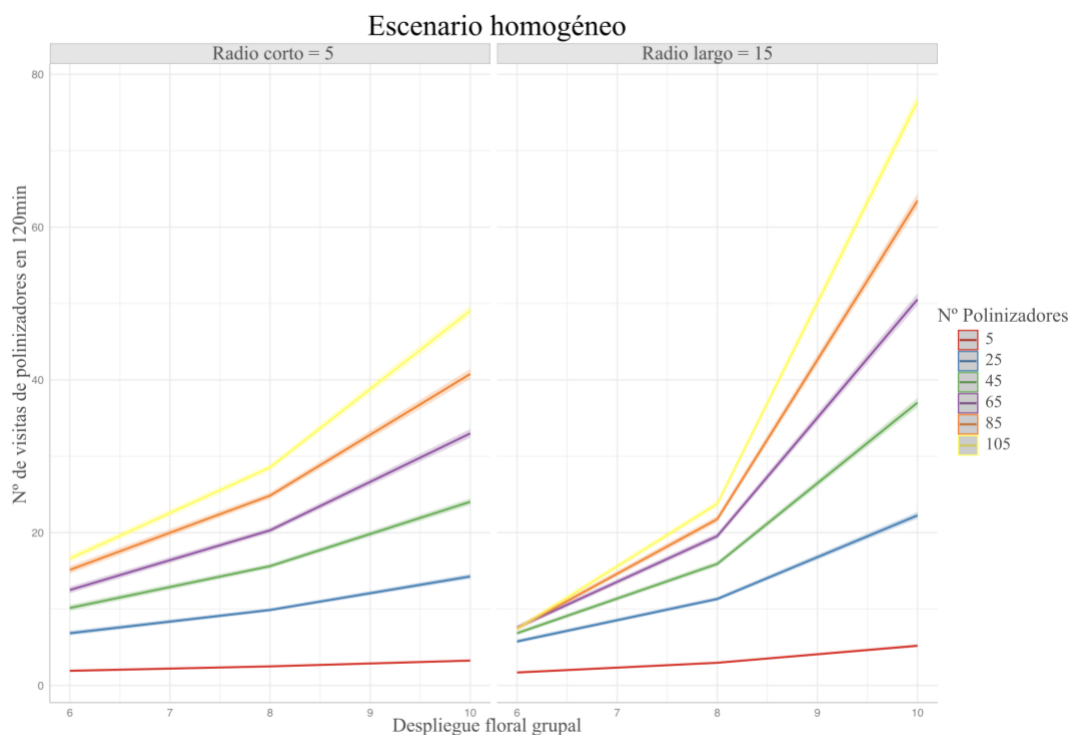


Figura 7. Número de visitas que realizan los polinizadores en 120min frente al despliegue floral grupal. Los diferentes colores representan la abundancia de polinizadores y cada panel se ha realizado con un radio detección diferente. Escenario con distribución espacial homogénea de las flores, donde todas las flores son pequeñas.

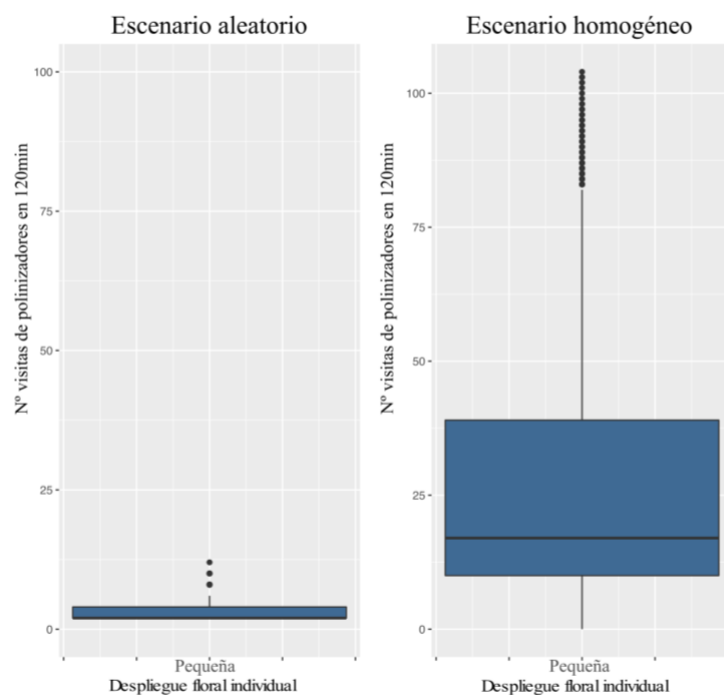


Figura 8. Media del número de visitas que realizan los polinizadores en los escenarios aleatorio y homogéneo.

Respecto a la variable de número de plantas vecinas también se analizó y se obtuvieron los mismos resultados con respecto al despliegue floral grupal, concluyendo que el número de vecinos afectó de la misma manera que el despliegue floral grupal (Puedes ver Tabla 9 y Figuras 17 y 18 con respecto a la variable nº de plantas vecinas en la sección 10.2.1 del apartado apéndices).

5.2 Efecto del contexto espacial cuando las flores fueron diferentes

En los escenarios donde se permitió variar el tamaño de las flores (pequeñas vs. grandes), el tamaño de la flor y las variables que definen el contexto local (despliegue floral grupal y número de plantas vecinas) fueron todas variables significativas (Tabla 4). Además, los parámetros relacionados con los polinizadores (abundancia y radio detección), fueron también estadísticamente significativos para ambos escenarios (Tabla 4). Las flores de mayor tamaño (mayor despliegue floral individual) recibieron en promedio mayor número de visitas en ambos escenarios (Figura 9).

Tabla 4. Efecto del despliegue floral del vecindario sobre el número de visitas de los polinizadores. Se muestran los resultados de los efectos de tipo III del modelo GLM que incluyó como variable respuesta el número de visitas de los polinizadores y como variables explicativas: el despliegue floral individual, el despliegue floral grupal, el número de polinizadores, el radio de detección de los polinizadores y todas las interacciones entre las cuatro variables.

Variables	Escenario homogéneo			Escenario aleatorio		
	χ^2	g.l.	P	χ^2	g.l.	P
Despliegue floral individual (DI)	82.071	1	<0.001	98.85	1	<0.001
Nº Polinizadores (P)	151.492	5	<0.001	522.01	5	<0.001
Radio detección (R)	280.334	1	<0.001	339.93	1	<0.001
Despliegue floral grupal (D)	179.689	1	<0.001	189.73	1	<0.001
DI x P	36.064	5	<0.001	15.47	5	0.009
DI x R	142.990	1	<0.001	89.06	1	<0.001
P x R	40.890	5	<0.001	40.61	5	<0.001
DI x D	65.107	1	<0.001	34.39	1	<0.001
P x D	11.591	5	0.041	17.49	5	0.004
R x D	214.852	1	<0.001	165.19	1	<0.001
DI x P x R	26.588	5	<0.001	27.03	5	<0.001
DI x P x D	22.297	5	<0.001	16.20	5	0.006
DI x R x D	100.477	1	<0.001	37.35	1	<0.001
P x R x D	33.497	5	<0.001	40.42	5	<0.001
DI x P x R x D	25.303	5	<0.001	20.39	5	0.001

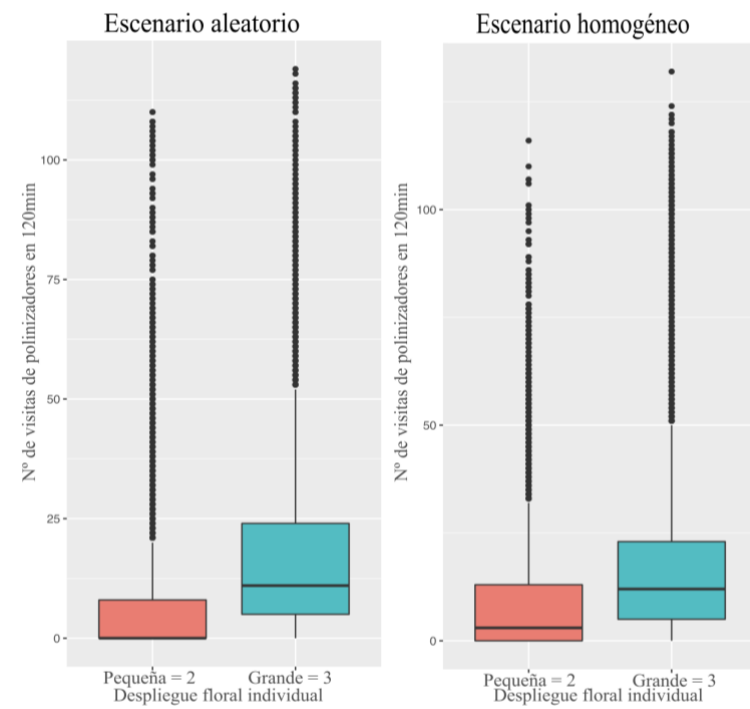


Figura 9. Número de visitas medio que recibieron las flores pequeñas (caja roja) y grandes (caja azul).

En el escenario homogéneo en general existió una correlación positiva entre el número de visitas y el despliegue floral grupal, sin tener en cuenta el tamaño del despliegue floral individual. Esta preferencia de los polinizadores por mayores despliegues florales se acentuó al aumentar el radio de detección (Figura 10). Además, el aumento en la abundancia de polinizadores produjo un aumento en el número de visitas. En las flores de mayor despliegue floral individual, el incremento de visitas asociado con un mayor despliegue floral grupal es de menor intensidad que las flores de menor despliegue floral individual (Figura 10), de manera que cuando las flores son grandes a los polinizadores no les importa visitar flores con menores despliegues florales grupales.

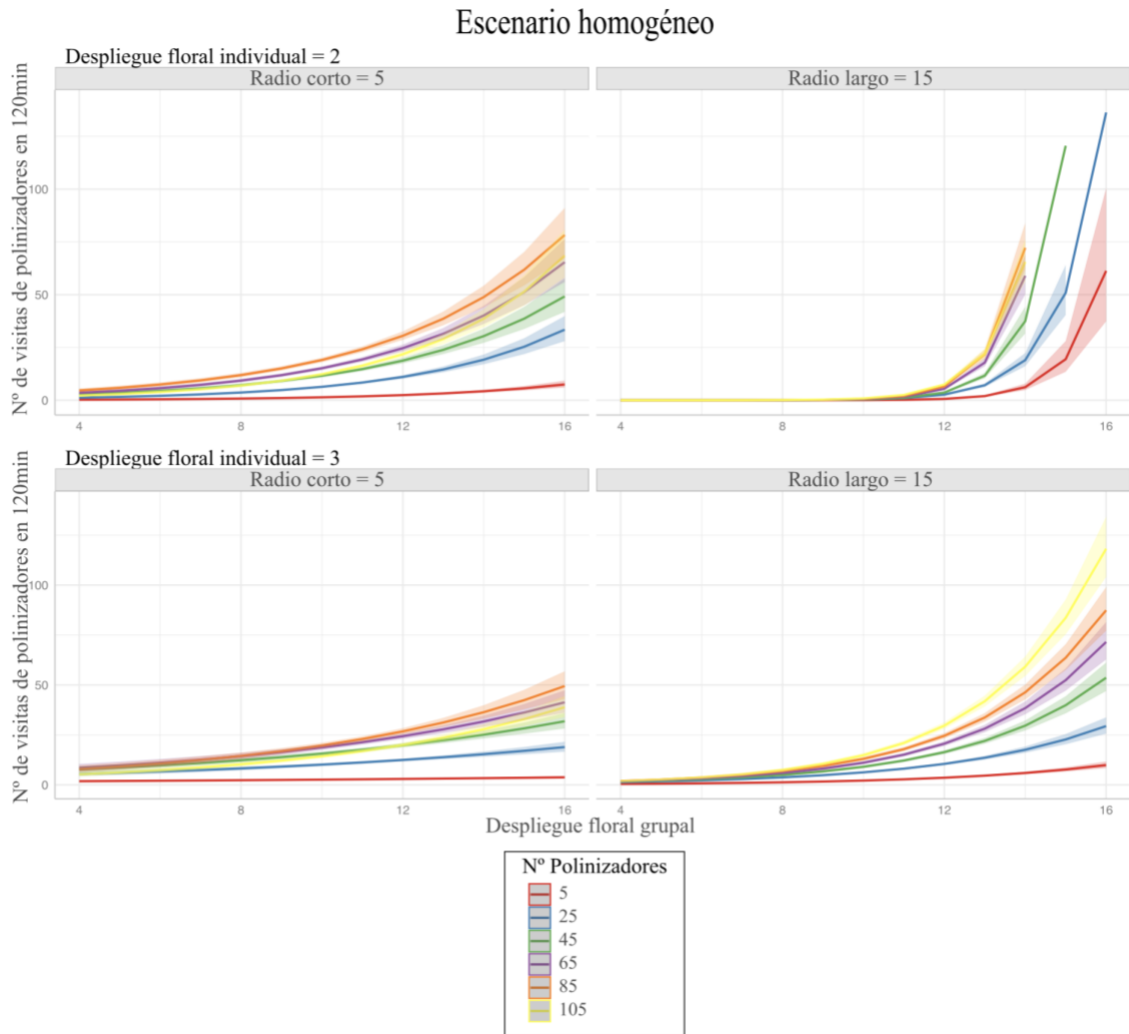


Figura 10. Relación entre el número de visitas de polinizadores en 120 minutos frente al despliegue floral grupal, en el escenario homogéneo con flores de dos tamaños diferentes grandes (3) y pequeñas (2), y polinizadores con radio detección corto (5) y largo (15).

En lo que respecta al escenario aleatorio donde existen flores de tamaños diferentes, se observó que se mantuvo esa tendencia positiva, a mayor despliegue floral grupal mayor número de visitas (Figura 11). Además, las pendientes de las rectas fueron más pronunciadas cuando las flores fueron pequeñas. En cuanto a las flores de mayor tamaño las pendientes siguieron siendo positivas, pero con menor intensidad. Cuando los polinizadores ampliaron su campo de visión eligieron visitar flores con mayores despliegues florales grupales. Cuando las flores fueron grandes a los polinizadores no les influyó tanto el despliegue floral grupal. Aunque siguieron prefiriendo flores con mayor despliegue floral grupal, también optaron por visitar más flores con menores despliegues florales grupales (Figura 11, Despliegue floral individual = 3). En este escenario el incremento en la abundancia de polinizadores provocó un aumento en el número de visitas, aunque para una abundancia de polinizadores de 105 no se produjo un aumento en el número de visitas. Esto podría indicar la existencia de una cantidad límite de polinizadores para realizar de manera eficiente las visitas, ya que al aumentar esta cantidad no se

produjo un aumento en el número de visitas con respecto a una cantidad menor de polinizadores. (Figura 11, N° polinizadores 105 realizan menos visitas que N° polinizadores 85).

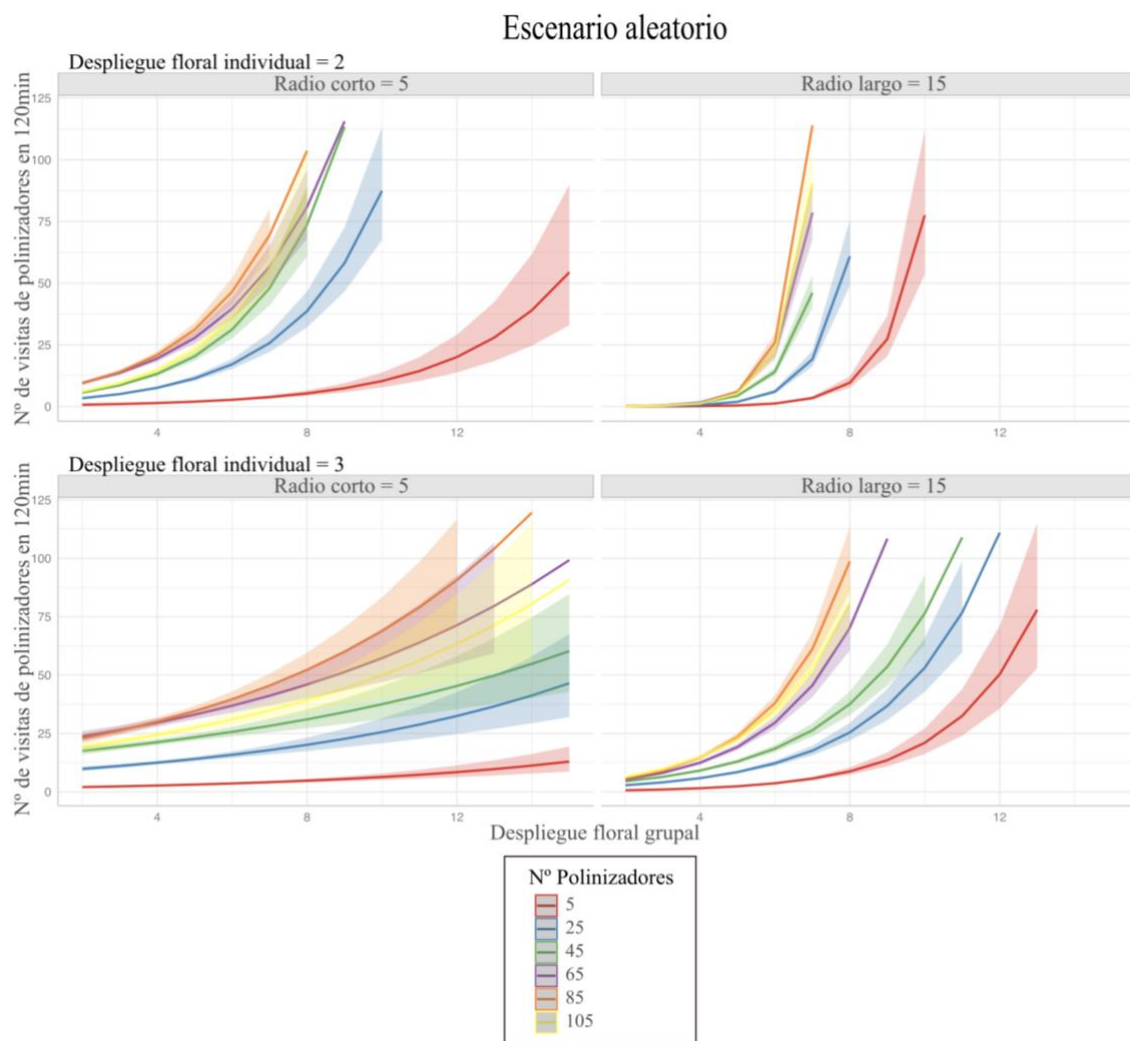


Figura 11. Relación entre el número de visitas de polinizadores en 120 minutos frente al despliegue floral grupal, en el escenario aleatorio con flores de dos tamaños diferentes grandes (3) y pequeñas (2), y polinizadores con radio detección corto (5) y largo (15).

Respecto a la variable número de plantas vecinas se obtuvieron unos gráficos similares a las figuras 10 y 11, concluyendo que el número de vecinos afectó de la misma manera que el despliegue floral grupal (Tabla 10; Figuras 19 y 20 de la sección 10.2.2 del apartado apéndices).

6. Discusión

Los resultados han mostrado la importancia que tiene el contexto intraespecífico sobre el comportamiento de visita de los polinizadores. Aún teniendo todas las plantas la misma cantidad de recompensa para los polinizadores, se vio que los polinizadores eligieron visitar flores con un mayor despliegue floral grupal y mayor número de plantas vecinas. Nuestros polinizadores en promedio prefirieron visitar flores con tamaños grandes, independientemente de cómo estaban distribuidas por el espacio (Figura 9), ya que asociaban un mayor tamaño a una mayor recompensa. Sin embargo, cuando el despliegue floral grupal fue bajo, tener una flor grande fue ventajoso porque recibieron más visitas. Sin embargo, cuando el despliegue floral grupal fue grande, tener una flor grande no fue tan ventajoso, ya que cuando el despliegue floral grupal creció las plantas más pequeñas recibieron más visitas que las flores grandes. No es la primera vez que se demuestra que el despliegue floral está estrechamente ligado a la distribución espacial de las plantas, Brys y Jacquemyn (2010) llegaron a la conclusión de que estas dos características afectan a la disposición del polen y el éxito reproductor, cuanto más aislada y pequeña la planta menor será su éxito reproductor.

En los escenarios donde sólo se cambió la distribución de las flores y todas las flores fueron del mismo tamaño, se observó que los polinizadores realizaron mayor número de visitas en el escenario homogéneo donde las flores y el alimento se distribuyeron de manera homogénea por el espacio. La distribución espacial homogénea nos permitió aumentar la densidad floral en ciertas zonas, esto nos da a entender que al aumentar la densidad floral se provoca un aumento de las visitas de los polinizadores, como pasa con el trébol rojo (Hegland, 2014). Gracias a esta distribución espacial los polinizadores fueron capaces de realizar la polinización de forma más eficiente, ya que más visitas podría desencadenar en mayor éxito reproductor para las plantas, en este caso el efecto del vecindario fue positivo (Figura 8).

Nuestros resultados sugieren que hay una cantidad de polinizadores determinada para alcanzar el máximo número de visitas (Ish-Am & Eisikowitch, 1998). Una mayor cantidad de polinizadores no visitan necesariamente más flores. En el escenario donde las plantas se distribuyen de manera aleatoria y fueron todas del mismo tamaño, la cantidad de polinizadores no afecta en las visitas que recibieron las plantas. Además, en el escenario aleatorio con flores de diferentes tamaños, se vio que al alcanzar una cantidad de polinizadores determinada, la tendencia de mayor abundancia de polinizadores mayor número de visitas no se cumplía (Figura 11, con 105 polinizadores). Si hay demasiados polinizadores, éstos pasan más tiempo volando que visitando flores, ya que es más probable que se encuentren con más frecuencia flores vacías. En el cultivo de aguacate se ha estudiado mucho esta dependencia de la densidad de polinizadores y la eficiencia en la polinización, incluso dan datos concretos de que cantidad de polinizadores es la idónea para maximizar la polinización en este tipo de cultivo (Peña & Carabalí, 2018).

Los resultados de las simulaciones del modelo apoyan que una distribución espacial en islas, homogénea, podría reducir la eficiencia de la inversión individual en flores de mayor tamaño (Grindeland et al., 2005). En el escenario homogéneo con flores diferentes, los polinizadores visitaron con mayor frecuencia flores con mayor despliegue floral grupal y mayor número de vecinos. De hecho, cuando el radio de visión fue grande no visitaron flores que no cumplieran con un número mínimo de vecinos o despliegue floral grupal. Estos patrones de forrajeo de los polinizadores podrían tener consecuencias en los patrones de cruzamiento y en la estructura genética de las poblaciones de plantas. En las siguientes generaciones las islas con más vecinos podrían tener una mayor fecundidad aumentando el número de vecinos, mientras que las flores con menos vecinos podrían tener una menor fecundidad generando procesos de retroalimentación negativa.

Aunque se asume que las plantas van a competir siempre fuertemente con sus plantas vecinas por los recursos, el fenómeno que se observa en este modelo nos plantea dudas sobre si estas estrategias pueden ser evolutivamente estables. Una planta mutante que aparezca en la población y que tenga un comportamiento menos competitivo con sus plantas vecinas podría obtener un mayor beneficio en eficacia biológica y extenderse por la población con el paso de las generaciones. Según nos sugieren los resultados esta planta mutante podría optar por dos estrategias cooperativas. La primera estrategia que la planta mutante podría desarrollar sería dejar crecer plantas a su alrededor y desarrollar un despliegue floral individual pequeño para obtener más visitas, perdería espacio y recursos, pero a cambio obtendría más visitas del polinizador. La segunda estrategia que podría realizar la planta mutante consistiría en dejar crecer vecinos a su alrededor, pero esta vez desarrollar un despliegue individual grande, el desarrollar un tamaño de flor grande le permitiría obtener un número elevado de visitas sin tener un número elevado de plantas vecinas, quitando así competencia por el espacio y los recursos. Pero el desarrollar un despliegue floral individual grande provoca en la planta una disminución de su eficacia biológica, perjudicando en la producción de semillas y la supervivencia, debido a la acción de los herbívoros (Sun et al., 2021) o a condiciones estresantes del entorno (Teixido, 2012). Esta estrategia ya se ha visto en el trabajo realizado por Torices, Gómez y Pannell (2018) en el que obtuvieron que las plantas que crecían con parientes invirtieron significativamente más en su exhibición floral que aquellas que crecían con vecinos no relacionados, realizando de este modo cooperación por parentesco. Estos individuos de mayor tamaño actúan como imanes para atraer polinizadores y aunque ellos salgan perjudicados en invertir más recursos en su despliegue, al atraer eficientemente a los polinizadores también se ven beneficiados los vecinos gracias al efecto imán (Lavery, 1992). Este experimento muestra la importancia de la plasticidad en los rasgos, condicionados por el contexto local en el que viven.

El contexto espacial no sólo afecta en la interacción planta-polinizador, también afecta en la interacción planta-herbívoro. En el trabajo de Tamura, Ohgushi y Ida (2020) vieron cómo al colocar flores de la misma especie que variaban en la producción de nicotina para defenderse de la herbivoría, obtuvieron

que las visitas que recibían los diferentes escenarios variaban según el número de vecinos que tuvieran. No sólo dependía de cuantas flores tuvieran altos o bajos niveles de nicotina en la población.

Este trabajo al partir de un modelo teórico y reflejarlo en un modelo basado en individuos posee una serie de generalizaciones y simplificaciones para que el modelo sea realizable. Esto implica que las asunciones realizadas podrían tener un efecto en los resultados. Para mejorar las asunciones del modelo, una nueva versión podría considerar las siguientes mejoras: i) incluir otra especie de planta y ver cómo afecta en la tasa de visita de los polinizadores (Bruckman & Campbell, 2014); ii) modificar el tamaño de las islas; iii) tener en cuenta la edad de las flores, ya que según la edad la producción de néctar puede variar (Goulson, 2010); iv) evaluar el efecto en especies dioicas con plantas masculinas y femeninas (Charlesworth & Charlesworth, 1987), ya que quizás las masculinas tengan que atraer a más polinizadores para poder fecundar el mayor número de flores posibles (Goulson, 2010) o distinguir en plantas que estén en fase masculina o fases femenina, porque en la fase femenina obtiene mayor recompensa (Cresswell & Robertson, 1994); v) también sería interesante incluir otras variables como el aroma (Goulson, 2010) o el coste de energía en el vuelo del polinizador; vi) incluir relaciones antagonistas como la herbivoría y ver qué agente ejerce mayor presión en la población, si los polinizadores o los herbívoros (Ågren et al., 2013); vii) modificar la densidad floral, cantidad de flores por isla (Essenberg, 2012) y viii) incluir la capacidad de que las plantas se reproduzcan, permitir que los agentes se reproduzcan y evolucionen nos permitiría cotejar qué estrategias de despliegue floral individual podrían ser evolutivamente estables en los diferentes escenarios.

7. Conclusiones

En este trabajo se ha demostrado que no sólo las características de las plantas son importantes para la atracción de polinizadores, sino que el contexto espacial juega un papel muy importante. Gracias a los escenarios con plantas de diferentes tamaños, se demostró que las plantas con mayor despliegue floral individual, de media recibían más vistas por parte de los polinizadores. Cuando evaluamos el contexto espacial comprobamos que en los escenarios donde las plantas son todas del mismo tamaño, una distribución espacial homogénea de las plantas les proporciona un mayor número de visitas con respecto a plantas colocadas aleatoriamente por el espacio. Además, en todos los escenarios la estrategia de mayor despliegue floral grupal y mayor número de plantas vecinas, provocó un aumento en el número de visitas que recibieron las plantas por parte de los polinizadores. Del mismo modo, se vio que la variable de despliegue floral individual pierde importancia al aumentar el número de vecinos o el despliegue floral grupal. Esta variable, provoca un cambio en la pendiente de número de visitas, siendo más pronunciada para flores con menor despliegue floral individual, y menos pronunciada para flores con mayor despliegue floral individual. Además, si comparamos en un escenario donde variamos el despliegue floral individual y mantenemos las mismas variables con respecto al radio, número de polinizadores y despliegue floral grupal, las flores con menor despliegue floral individual reciben más visitas.

8. Bibliografía

- Ågren, J., Hellström, F., Toräng, P., Ehrlén, J. 2013. Mutualists and antagonists drive among-population variation in selection and evolution of floral display in a perennial herb. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110: 18202–18207.
- Aizen, M.A., Vázquez, D.P., Smith-Ramírez, C. 2002. Historia natural y conservación de los mutualismos planta-animal del bosque templado de Sudamérica austral. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 79–97.
- Alcaide, M. 2015. *Modelo de regresión binomial negativa. (Trabajo fin de grado). Universidad de Sevilla.*
- Ballaré, C.L. 2017. Phytochrome Responses: Think Globally, Act Locally. *Trends in Plant Science* 22: 909–911.
- Bartkowska, M.P., Johnston, M.O. 2014. The sexual neighborhood through time: competition and facilitation for pollination in *Lobelia cardinalis*. *Ecology* 95: 910–919.
- Biernaskie, J.M. 2011. Evidence for competition and cooperation among climbing plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278: 1989–1996.
- Blaauw, B.R., Isaacs, R. 2014. Flower plantings increase wild bee abundance and the pollination services provided to a pollination-dependent crop. *Journal of Applied Ecology* 51: 890–898.
- Bruckman, D., Campbell, D.R. 2014. Floral neighborhood influences pollinator assemblages and effective pollination in a native plant. *Oecologia* 176: 465–476.
- Brys, R., Jacquemyn, H. 2010. Floral display size and spatial distribution of potential mates affect pollen deposition and female reproductive success in distylous *Pulmonaria officinalis* (Boraginaceae). *Plant Biology* 12: 597–603.
- Charlesworth, D., Charlesworth, B. 1987. The effect of investment in attractive structures on allocation to male and female functions in plants. *Evolution* 41: 948–968.
- Cohen, D., Shmida, A. 1993. The evolution of flower display and reward. *EVOL.BIOL.* 27: 197–243.
- Coro Arizmendi, M. del. 2009. La crisis de los polinizadores. *CONABIO.Biodiversitas* 85: 1–5.
- Cresswell, J.E., Osborne, J.L., Goulson, D. 2000. An economic model of the limits to foraging range in central place foragers with numerical solutions for bumblebees. *Ecological Entomology* 25: 249–255.
- Cresswell, J.E., Robertson, A.W. 1994. Discrimination by Pollen-Collecting Bumblebees among Differentially Rewarding Flowers of an Alpine Wildflower, *Campanula rotundifolia* (Campanulaceae). *Oikos* 69: 304.

- Dawson, T.E. 1993. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95: 565–574.
- DeAngelis, D.L., Grimm, V. 2014. Individual-based models in ecology after four decades. *F1000Prime Reports* 6: .
- Essenberg, C.J. 2012. Explaining variation in the effect of floral density on pollinator visitation. *American Naturalist* 180: 153–166.
- Faegri, K., van der Pijl, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. 3rd ed. Oxford: Pergamon Press.
- Franco-Pizaña, J.G., Fulbright, T.E., Gardiner, D.T., Tipton, A.R. 1996. Shrub emergence and seedling growth in microenvironments created by *Prosopis glandulosa*. *Journal of Vegetation Science* 7: 257–264.
- Ghazoul, J. 2005. Pollen and seed dispersal among dispersed plants. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 80: 413–443.
- Gommers, C.M.M., Visser, E.J.W., Onge, K.R.S., Voeseek, L.A.C.J., Pierik, R. 2013. Shade tolerance: When growing tall is not an option. *Trends in Plant Science* 18: 65–71.
- Goulson, D. 2010. *Bumblebees behaviour, ecology and conservation*. Second Edi. Press, O. U. (ed.),. New York.
- Grindeland, J.M., Sletvold, N., Ims, R.A. 2005. Effects of floral display size and plant density on pollinator visitation rate in a natural population of *Digitalis purpurea*. *Functional Ecology* 19: 383–390.
- Guimar Nates-Parra. 2005. Abejas silvestres y polinización. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología (Costa Rica)* N o. 7 5: 7–20.
- Hegland, S.J. 2014. Floral neighbourhood effects on pollination success in red clover are scale-dependent. *Functional Ecology* 28: 561–568.
- Ish-Am, G., Eisikowitch, D. 1998. Quantitative approach to avocado pollination. In *Proceedings of The World Avocado Congress III*.46–51.
- Karban, R., Shiojiri, K. 2009. Self-recognition affects plant communication and defense. *Ecology Letters* 12: 502–506.
- Lambers, H., Oliveira, R.S. 2019. *Plant Physiological Ecology*. Third. Springer.
- Laverty, T.M. 1992. Plant interactions for pollinator visits: a test of the magnet species effect. *Oecologia* 89: 502–508.
- Mahall, B.E., Callaway, R.M. 2016. Root Communication Mechanisms and Intracommunity Distributions of Two Mojave Desert Shrubs. *Ecology* 73: 2145–2151.

- Medel, R., Aizen, M.A., Zamora, R. 2009. *Ecología y Evolución de interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones*. Universitaria, S. A. (ed.),. Santiago de Chile.
- Megias, M., Molist, P., Pombal, M.A. 2018. Atlas de Histología Vegetal y animal: Órganos Vegetales Flor. *Fundamentos de Ciencia de Polimeros* 48: 11.
- Parachnowitsch, A.L., Kessler, A. 2010. Pollinators exert natural selection on flower size and floral display in *Penstemon digitalis*. *New Phytologist* 188: 393–402.
- Parrish, J.A.D., Bazzaz, F.A. 1976. Underground Niche Separation in Successional Plants. *Ecology* 57: 1281–1288.
- Peña, J.F., Carabalí, A. 2018. Effect of honey bee (*Apis Mellifera* L.) density on pollination and fruit set of avocado (*Persea Americana* Mill.) cv. Hass. *Journal of Apicultural Science* 62: 5–14.
- Quinn, G.P., Keough, M.J. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Railsback, S.F., Grimm, V. 2011. *Agent-based and individual-based modeling: A practical introduction*. Princeton University Press.
- Ramirez Padilla, B., Goyes Acosta, R.I. 2004. *Botánica . Generalidades , Morfología y Anatomía de plantas superiores*. Primera. García Quintero, F. (ed.),. Universidad del Cauca, Popayán, Colombia.
- Rudrappa, T., Choi, Y.S., Levia, D.F., Legates, D.R., Lee, K.H., Bais, H.P. 2009. Phragmites australis root secreted phytotoxin undergoes photo-degradation to execute severe phytotoxicity. *Plant Signaling and Behavior* 4: 506–513.
- Simón-Porcar, V.I., Abdelaziz, M., Arroyo, J. 2018. El papel de los polinizadores en la evolución floral: una perspectiva mediterránea. *Ecosistemas* 27: 70–80.
- Stoll, P., Weiner, J. 2010. A Neighborhood View of Interactions among Individual Plants. In *The Geometry of Ecological Interactions*, pp. 11–27.
- Stout, J.C. 2000. Does size matter? Bumblebee behaviour and the pollination of *Cytisus scoparius* L. (Fabaceae). *Apidologie* 31: 129–139.
- Sun, S., Broom, M., Johannis, M., Rychtář, J. 2021. A mathematical model of kin selection in floral displays. *Journal of Theoretical Biology* 509: .
- Tamura, M., Ohgushi, T., Ida, T.Y. 2020. Intraspecific neighbourhood effect: Population-level consequence of aggregation of highly defended plants. *Functional Ecology* 34: 597–605.
- Teixido, A.L. 2012. *Flores grandes en un ambiente mediterráneo: costes y beneficios del despliegue floral en Cistaceae (Tesis Doctoral)*. Universidad Rey Juan Carlos.

- Torices, R., Gómez, J.M., Pannell, J.R. 2018. Kin discrimination allows plants to modify investment towards pollinator attraction. *Nature Communications* 9: .
- Underwood, N., Hambäck, P.A., Inouye, B.D. 2020. Pollinators, herbivores, and plant neighborhood effects. *Quarterly Review of Biology* 95: 37–57.
- Vereecken, N.J., McNeil, J.N. 2010. Cheaters and liars: Chemical mimicry at its finest. *Canadian Journal of Zoology* 88: 725–752.
- Vitousek, P.M., Walker, L.R., Whiteaker, L.D., Mueller-Dombois, D., Matson, P.A. 2016. Biological Invasion by *Myrica faya* Alters Ecosystem Development in Hawaii. *Science, New Series* 238: 802–804.
- Wilensky, U. 2019. (4 de noviembre). NetLogo User Manual version 6.1.1. NetLogo. Disponible en: [file:///Users/lauraquintana/Desktop/NetLogo 6.1.1/docs/index.html](file:///Users/lauraquintana/Desktop/NetLogo%206.1.1/docs/index.html).
- Wilensky, U. 1999. Home. Netlogo. Disponible en: <http://ccl.northwestern.edu/netlogo/>.
- Williams, P.H., Osborne, J.L. 2009. Bumblebee vulnerability and conservation world-wide. *Apidologie* 40: 367–387.
- Zattara, E.E., Aizen, M.A. 2021. Worldwide occurrence records suggest a global decline in bee species richness. *One Earth* 4: 114–123.

9. Agradecimientos

Este trabajo fin de grado no sólo simboliza el final de una larga carrera de fondo, también el comienzo de una nueva etapa que no podría haber sido posible sin la ayuda y el apoyo de mis familiares y amigas. Gracias también a Rubén por darme la oportunidad de hacer este TFG, y a todos los profesores que he tenido a lo largo de la carrera, por enseñarme a ver el mundo con los mismos ojos, pero de diferente manera. Gracias en concreto a mi hermana, por su ayuda en la creación de la página web y en el proceso de entendimiento de lenguajes de programación. Gracias también a ella y mi amiga Andrea por su ayuda con el filtrado de datos, sin su ayuda aún seguiría filtrando datos.

10. Apéndices

10.1 Modelo Interfaz

El modelo completo se puede descargar desde la web personal de la autora: <https://lauraquintana.github.io/TFG/>

A continuación, se muestra una guía que servirá para entender y utilizar el modelo. Al correr el modelo en NetLogo, se observa la interfaz principal (Figura 12). Como vemos arriba podemos ver tres botones, el botón de ejecutar, información y código. En el botón ejecutar encontramos el modelo ya listo para iniciarse, como aparece en la Figura 12, en la pestaña información se encuentra información relevante sobre el modelo, ¿qué es? ¿para qué sirve? y cosas interesantes, y en la pestaña código⁷ se muestra el código que se ha desarrollado.

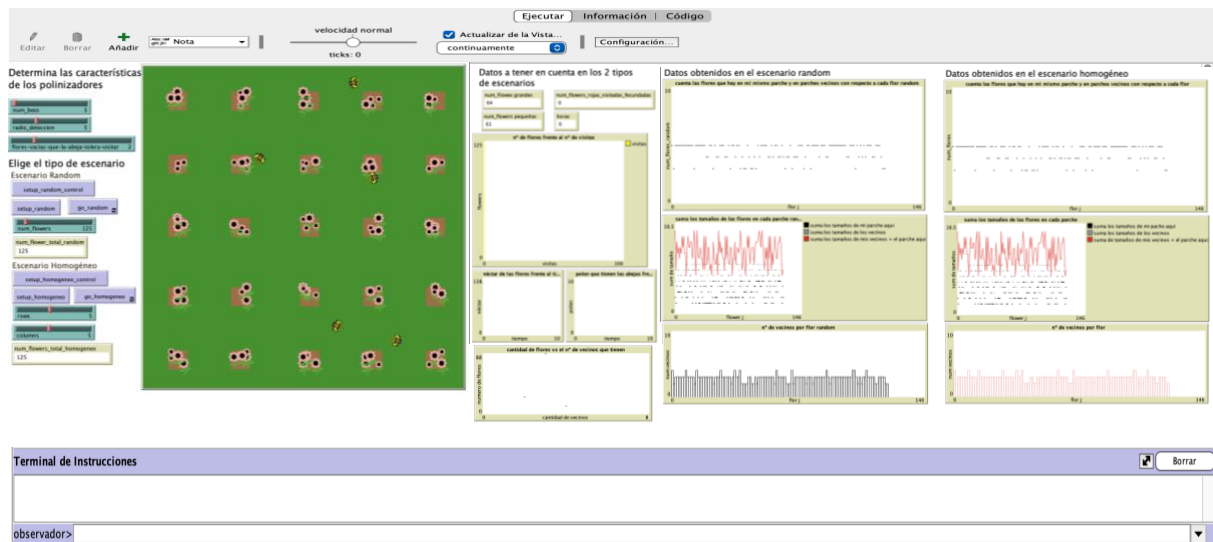


Figura 12. Interfaz que aparece al iniciar el programa.

La interfaz del apartado ejecutar esta dividida en 4 partes (Figura 13): 1. Determinar parámetros, 2. Mundo, 3. Datos obtenidos y 4. Terminal.

⁷ El código completo se puede ver en el apartado apéndice 10.2.3

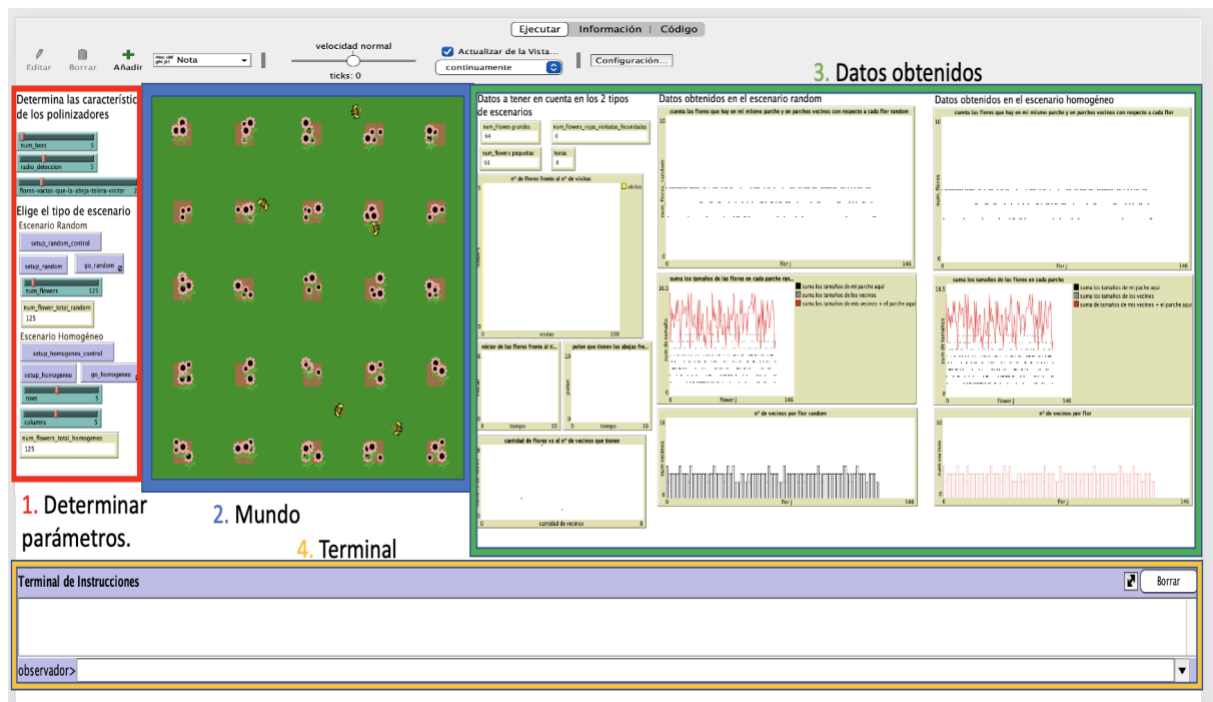


Figura 13. Partes en las que se divide la interfaz de nuestro modelo.

En la primera columna, denominada “Determinar parámetros” (ver Figura 14), se encuentran los parámetros iniciales que se pueden elegir, se tendrá que elegir primero las características de los polinizadores y a continuación el tipo de escenario en el que se desarrollarán. Si se elige el escenario *Random*/aleatorio, además se tendrá que seleccionar el número de flores que aparecerán en el mundo. Si por el contrario se elige el escenario homogéneo se tendrá que elegir cuantas islas habrá en el mundo, para ello utilizaremos las filas y las columnas. Este tipo de distribución en filas y columnas nos ayudan a mantener la homogeneidad en el mundo. Cuando se tengan los parámetros elegidos se dará a uno de los botones *setup* y el modelo se iniciará con los parámetros seleccionados. Para que el modelo empiece a ejecutarse se seleccionará el botón *go*. En este apartado nos encontramos varios tipos de botones con los que se elegirá los parámetros de los agentes (explicados en la Tabla 5).

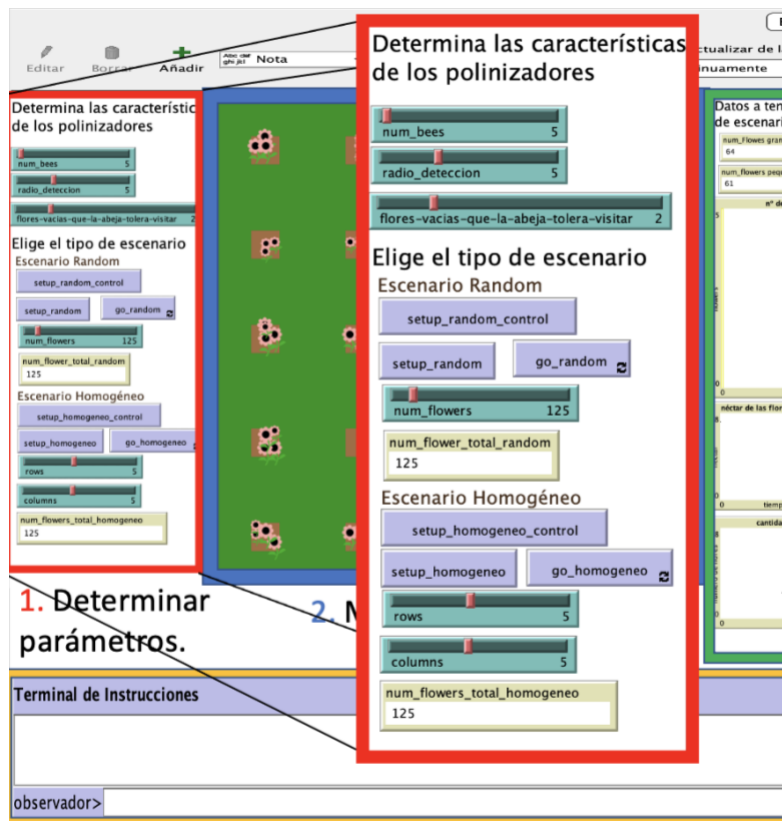


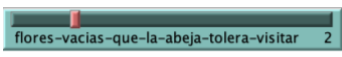
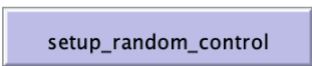
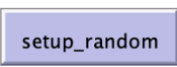
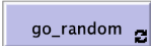

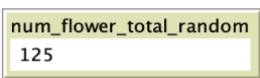
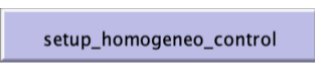
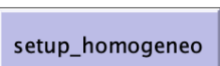
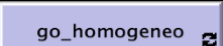


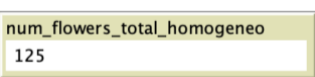


Figura 14. Determinación de los parámetros iniciales antes de inicializar el modelo.

Tabla 5. Explicación de los botones que paracen en el apartado determinar parámetros.

		Botones	Explicación
Características de los polinizadores			Elegir el número de polinizadores, deslizando la barra.
			Elegir cómo va a ser de grande el radio de detección de mis polinizadores.
			Elegir la cantidad de flores sin néctar que el polinizador tolera visitar antes de seguir con su vuelo exploratorio.
Elegir tipo de escenario	Escenario Random		Se inician los parámetros escogidos para este escenario donde todas las plantas son de tamaño 2. Elegir antes el resto de parámetros antes de dar este botón.
			Se inician los parámetros escogidos para este escenario. Elegir antes el resto de parámetros antes de dar este botón.
			El modelo empieza a correr.
			Eliges el número de flores que quieres en tu mundo.
			Se muestra el número de flores totales que hay en mi mundo.
	Escenario Homogéneo		Se inician los parámetros escogidos para este escenario donde todas las plantas son de tamaño 2. Elegir antes el resto de parámetros antes de dar este botón.
			Se inician los parámetros escogidos para este escenario. Elegir antes el resto de parámetros antes de dar este botón.
			El modelo empieza a correr.
			Eliges las filas en las que colocaremos nuestras islas de flores.
			Eliges las columnas en las que colocaremos nuestras islas de flores.
			Devuelve el número total de flores que se ha creado, que viene determinado por la multiplicación de las filas, las columnas y otro número que nos indica la cantidad de flores que hay por isla.

En la segunda columna, que se ha denominado mundo (ver Figura 15), podremos ver la representación animada del modelo. Se observa cómo se mueven los polinizadores por el mundo y cómo visitan las flores. Se verá cómo las flores cambian de color, a un color rojo, al ser visitadas por un polinizador y

estos polinizadores se coman su néctar. Cuando las flores vuelvan a tener néctar volverán a cambiar de color a un color rosado.

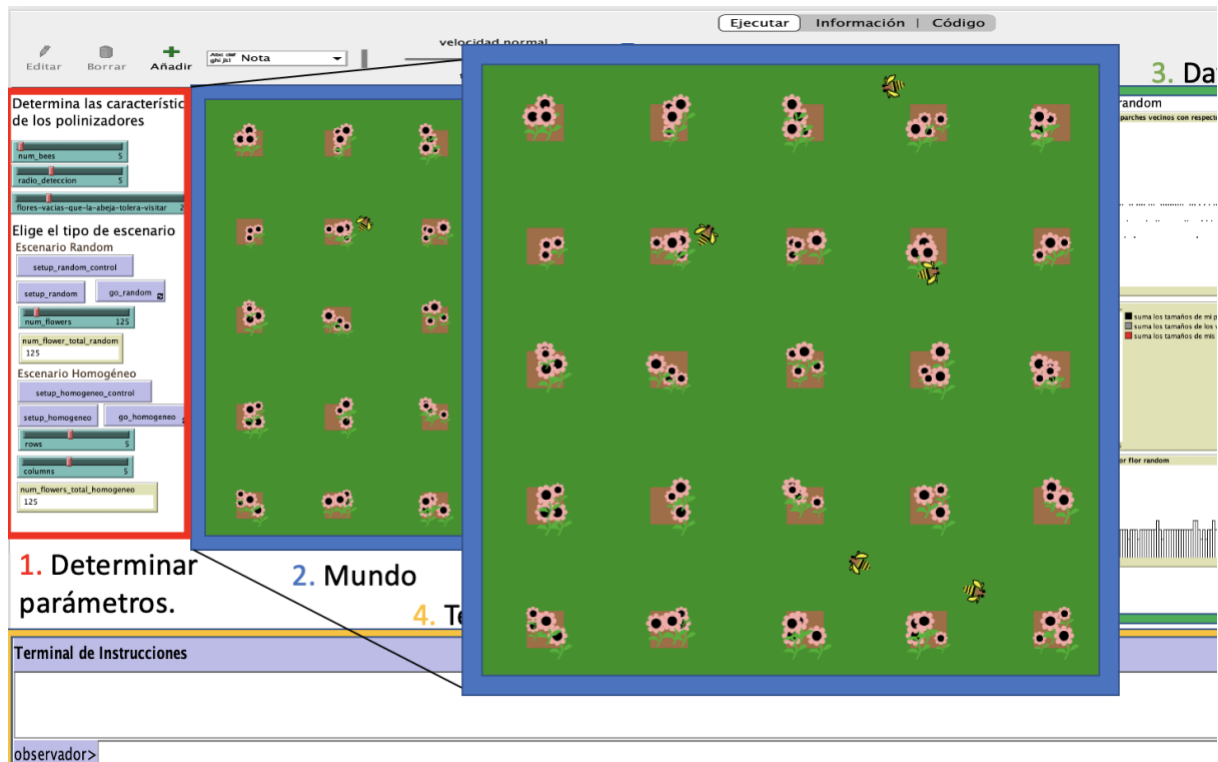


Figura 15. Ampliación del mundo con un ejemplo de como se verían los polinizadores y las plantas en un caso concreto.

En el tercer apartado, datos obtenidos (ver Figura 16), después de inicializar el programa y dejarlo correr durante un tiempo se obtiene los datos globales del modelo. Este apartado lo podríamos subdividir en 3 zonas, una zona que proporciona datos importantes en los dos tipos de escenario y otras dos zonas que devuelven una serie de datos dependiendo del escenario seleccionado.



Figura 16. Zona donde se muestran los datos del modelo.

Con respecto a la primera subzona y que se ha denominado “Datos a tener en cuenta en los 2 tipos de escenarios”, encontramos los siguientes datos:

- Cuatro Monitores: En la Tabla 6 se explican las funciones de estos monitores.

Tabla 6. Datos que devuelven los monitores

Monitor	Explicación
<div>num_Flowes grandes</div> <div>70</div>	Número de flores que tienen mayor tamaño en el mundo
<div>num_flowes pequeñas</div> <div>55</div>	Número de flores que tienen menor tamaño en el mundo
<div>num_flowes rojas visitadas fecundadas</div> <div>0</div>	Número de flores que han sido visitadas y no tienen néctar y que probablemente puedan estar fecundadas
<div>horas</div> <div>0</div>	Tiempo en horas que ha transcurrido desde que se inició el modelo

- Cuatro gráficos: en la Tabla 7 se explica cada uno.

Tabla 7. Gráficos que encontramos en la interfaz del modelo

Título del gráfico	Explicación del gráfico
Número de flores frente al número de visitas	Es un histograma, donde el eje x se representa el número de visitas y en el eje y se representa la cantidad de flores. Representa la cantidad de flores que han recibido un número determinado de visitas. Por ejemplo, en la Figura 16 se ve que 125 flores han recibido 0 visitas.
Néctar de las flores frente al tiempo	Es un gráfico de líneas donde se ve representado en el eje x el tiempo y en el eje y el néctar total que tienen todas las plantas. Según pasa el tiempo se ve cómo varía la cantidad de néctar que hay en el mundo, y las oscilaciones cuando las abejas visitan nuestras flores y cuando las plantas fabrican más néctar.
Polen que tienen las abejas frente al tiempo	Es un gráfico de líneas en el cual vemos representado en el eje x el polen que recogen las abejas cuando visitan una flor y en el eje y el tiempo en el que recogen ese polen. Esta gráfica siempre va a ser una función exponencial, ya que no hemos puesto ningún límite a la capacidad de las abejas de coger polen, siempre que visitan una flor cogen el polen y las flores ofrecen polen de manera ilimitada, nunca se agota.
Cantidad de flores vs el número de vecinos que tienen	Es un gráfico de puntos en el que el eje x representa la cantidad de vecinos y el eje y el número de flores, es decir este gráfico representa que cantidad de flores tienen un número determinado de vecinos. Por ejemplo, en nuestra Figura 16, vemos que aproximadamente en el primer punto tenemos 2 flores con 2 vecinos, en el segundo punto vemos 8 flores con 3 vecinos y en el tercer punto tenemos 1 flor con 4 vecinos.

En lo que respecta a las otras 2 subzonas tenemos 6 tipos de gráficos diferentes pero que muestran lo mismo para mis dos tipos de escenario, lo único que cambia son los datos que se cogen para dibujarlos, que depende del escenario que utilices inicialmente. A continuación (Tabla 8), se explicarán los gráficos que tenemos en la subzona titulada datos obtenidos en el escenario homogéneo, ya que las figuras que se han cogido para explicar el modelo se han sacado de este tipo de escenario.

Tabla 8. Gráficos que se encuentran para cada escenario.

Titulo del gráfico	Explicación
Cuenta las flores que hay en el mismo parche y en parches vecinos con respecto a cada flor homogéneo	Es un gráfico de puntos en el que se representa en el eje x las flores y en el eje y el número de flores que tiene cada flor como vecinas más las flores que hay en su mismo parche. Es decir, por flor sabemos el número de flores que la rodea y el número de flores que viven con ella en su mismo parche.
Suma los tamaños de las flores en cada parche homogéneo	Es un gráfico con dos tipos de representaciones, por puntos y por rayas. En el eje x se representan las flores y en el eje y la suma de tamaños. En color negro se representa la suma de tamaños de las flores que viven en el mismo parche. En color rojo se representa la suma de tamaños de las flores vecinas. En color gris se representa la suma de tamaños de las flores vecinas más las flores que viven en el mismo parche.
Número de vecinos por flor homogéneo	Es un histograma, el eje x corresponde a cada flor, y el eje y al número de vecinos, es decir por flor se puede ver el número de vecinos que tiene.

En el cuarto apartado, que se ha denominado terminal, se obtienen los datos por flor, utilizando una serie de códigos en el terminal de instrucciones se podrá conseguir los resultados que nos interesen obtener, como, por ejemplo: el número de visitas que ha recibido cada flor, el tamaño de cada flor y que flores son las que rodean a mi flor de estudio. Esta sección la utilizaremos cuando nuestro modelo acabe de ejecutarse.

Ahora que sabemos qué significan todos los botones, monitores y gráficos que encontramos en nuestro modelo, el siguiente paso es ponerlo en marcha.

Para inicializar el modelo lo primero que hay que hacer es ir a la parte 1. Determinar Parámetros (Tabla 5). Allí se encontrarán los botones explicados en la Tabla 5 y se ajustarán esos parámetros para que se parezcan lo máximo posible a las características de tu polinizador y el escenario que se quiera evaluar.

Una vez elegidos los parámetros se dará al botón *setup* para actualizar esos parámetros, y a continuación es pulsará el botón *go*, y el modelo empezará su ejecución.

Cuando pase el tiempo que creamos que ha sido óptimo para nuestro estudio, volveremos a dar al botón *go*, de mi escenario correspondiente, y analizaremos los datos obtenidos utilizando el apartado 4 del modelo y una serie de códigos explicados en la sección 10.2.3 Código del programa. Si lo prefieres también se puede utilizar el analizador de comportamiento para la obtención de estos datos de manera más eficiente.

10.2 Resultados adicionales

10.2.1 Efecto del contexto espacial cuando todas las flores fueron idénticas

Tabla 9. Efecto del número de plantas vecinas sobre el número de visitas de los polinizadores. Se muestran los resultados de los efectos de tipo III del modelo GLM que incluyó como variable respuesta el número de visitas de los polinizadores y como variables explicativas: el número de plantas vecinas, el número de polinizadores, el radio de detección de los polinizadores y todas las interacciones entre las tres variables.

Variables	Escenario homogéneo			Escenario aleatorio		
	χ^2	g.l.	P	χ^2	g.l.	P
Nº Plantas Vecinas (V)	117.85	1	<0.001	583.32	1	<0.001
Nº Polinizadores(P)	393.41	5	<0.001	0.94	5	0.967
Radio detección (R)	30.82	1	<0.001	0.03	1	0.867
V x P	195.72	5	<0.001	5.64	5	0.343
V x R	69.84	1	<0.001	0.35	1	0.555
P x R	311.90	5	<0.001	0.50	5	0.992
V x P x R	262.05	5	<0.001	3.66	5	0.600

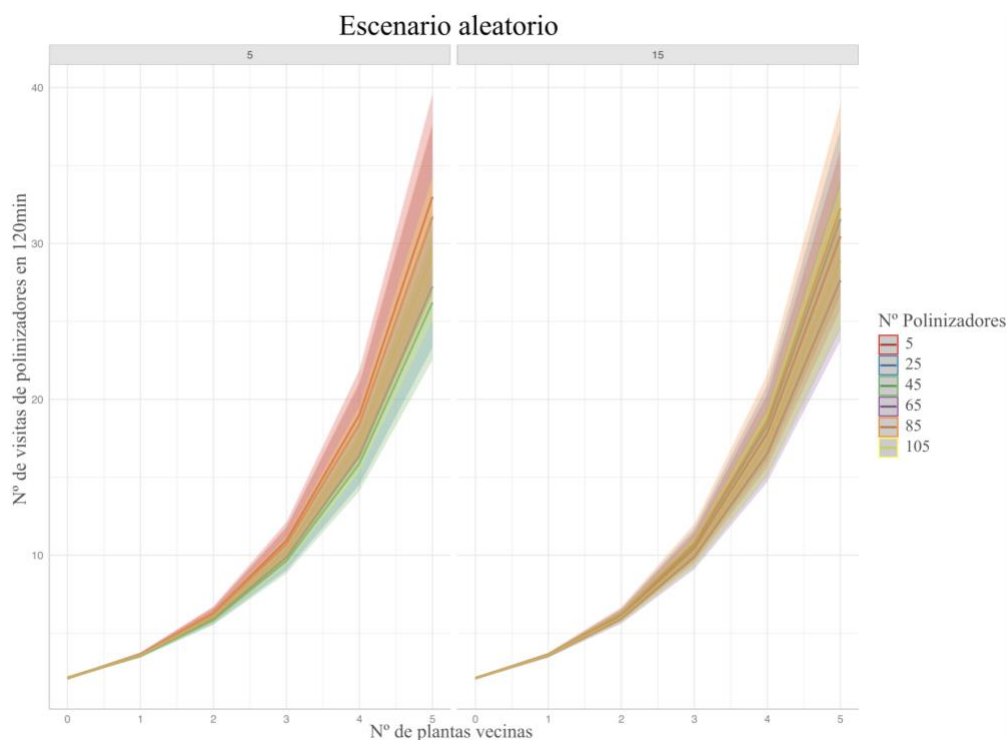


Figura 17. Gráfico donde se representa el número de visitas que realizan los polinizadores en 120min frente al número de plantas vecinas, se ven las líneas de tendencia entre nº de plantas vecinas y el número de visitas. Los diferentes colores representan la cantidad de polinizadores y los números 5 y 15 corresponden al radio detección.

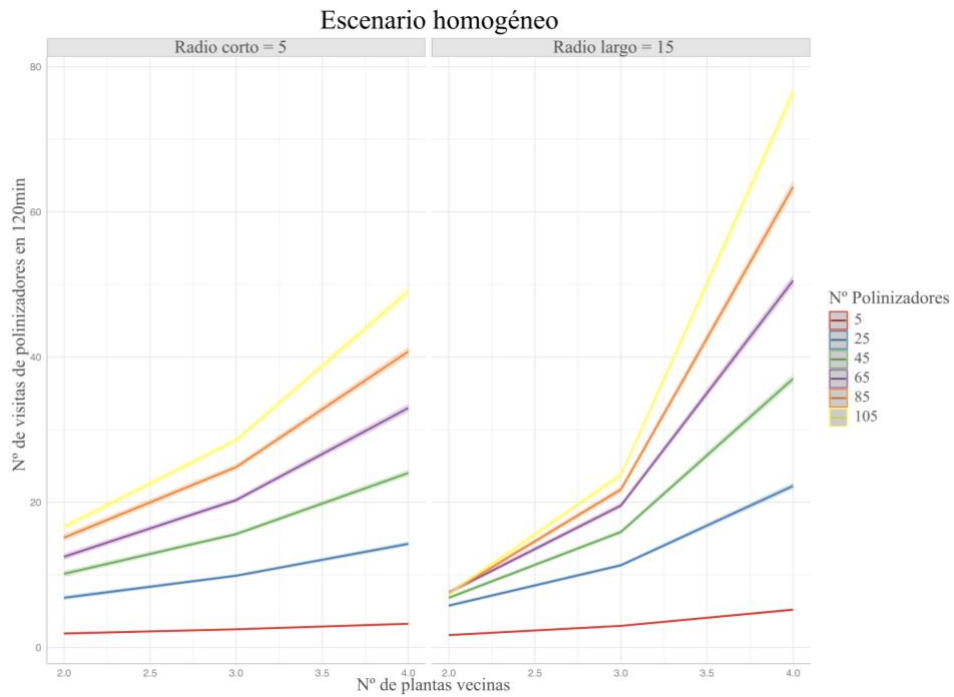


Figura 18. Relación entre el número de visitas de los polinizadores en 120 minutos frente al número de plantas vecinas, los diferentes colores representan la abundancia de polinizadores. El gráfico de la derecha se ha realizado para los polinizadores con un radio detección corto, y el gráfico de la izquierda para los polinizadores con radio detección más largo.

10.2.2 Efecto del contexto espacial cuando las flores fueron diferentes.

Tabla 10. Efecto del número de plantas vecinas sobre el número de visitas de los polinizadores. Se muestran los resultados de los efectos de tipo III del modelo GLM que incluyó como variable respuesta el número de visitas de los polinizadores y como variables explicativas: el despliegue floral individual, el número de plantas vecinas, el número de polinizadores, el radio de detección de los polinizadores y todas las interacciones entre las cuatro variables.

Variables	Escenario homogéneo			Escenario aleatorio		
	χ^2	g.l.	P	χ^2	g.l.	P
Despliegue floral individual (DI)	105.832	1	<0.001	227.59	1	<0.001
Nº Polinizadores (P)	151.559	5	<0.001	1499.20	5	<0.001
Radio detección (R)	52.314	1	<0.001	401.04	1	<0.001
Nº Plantas Vecinas (V)	193.263	1	<0.001	194.64	1	<0.001
DI x P	37.557	5	<0.001	16.97	5	0.005
DI x R	35.130	1	<0.001	164.28	1	<0.001
P x R	32.882	5	<0.001	22.71	5	<0.001
DI x V	78.257	1	<0.001	40.83	1	<0.001
P x V	13.348	5	0.020	11.58	5	0.041
R x V	27.596	1	<0.001	144.34	1	<0.001
DI x P x R	20.443	5	0.001	25.34	5	<0.001
DI x P x V	27.013	5	<0.001	10.73	5	0.057
DI x R x V	14.333	1	<0.001	31.89	1	<0.001
P x R x V	33.052	5	<0.001	30.22	5	<0.001
DI x P x R x V	21.200	5	<0.001	12.06	5	0.034

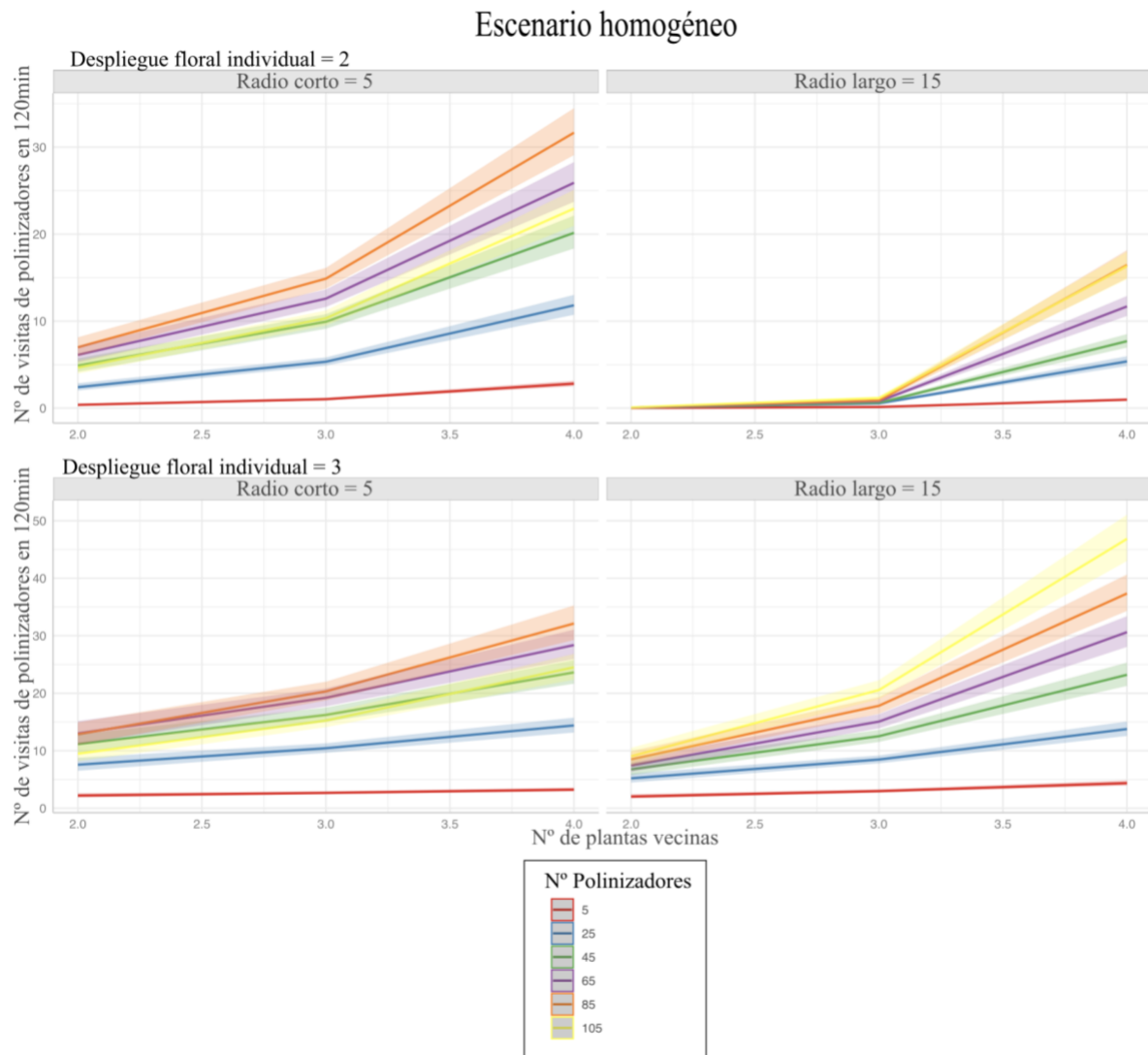


Figura 19. Relación entre el número de visitas de polinizadores en 120 minutos frente al número de plantas vecinas, en el escenario homogéneo con flores de dos tamaños diferentes grandes (3) y pequeñas (2), y polinizadores con radio detección corto (5) y largo (15).

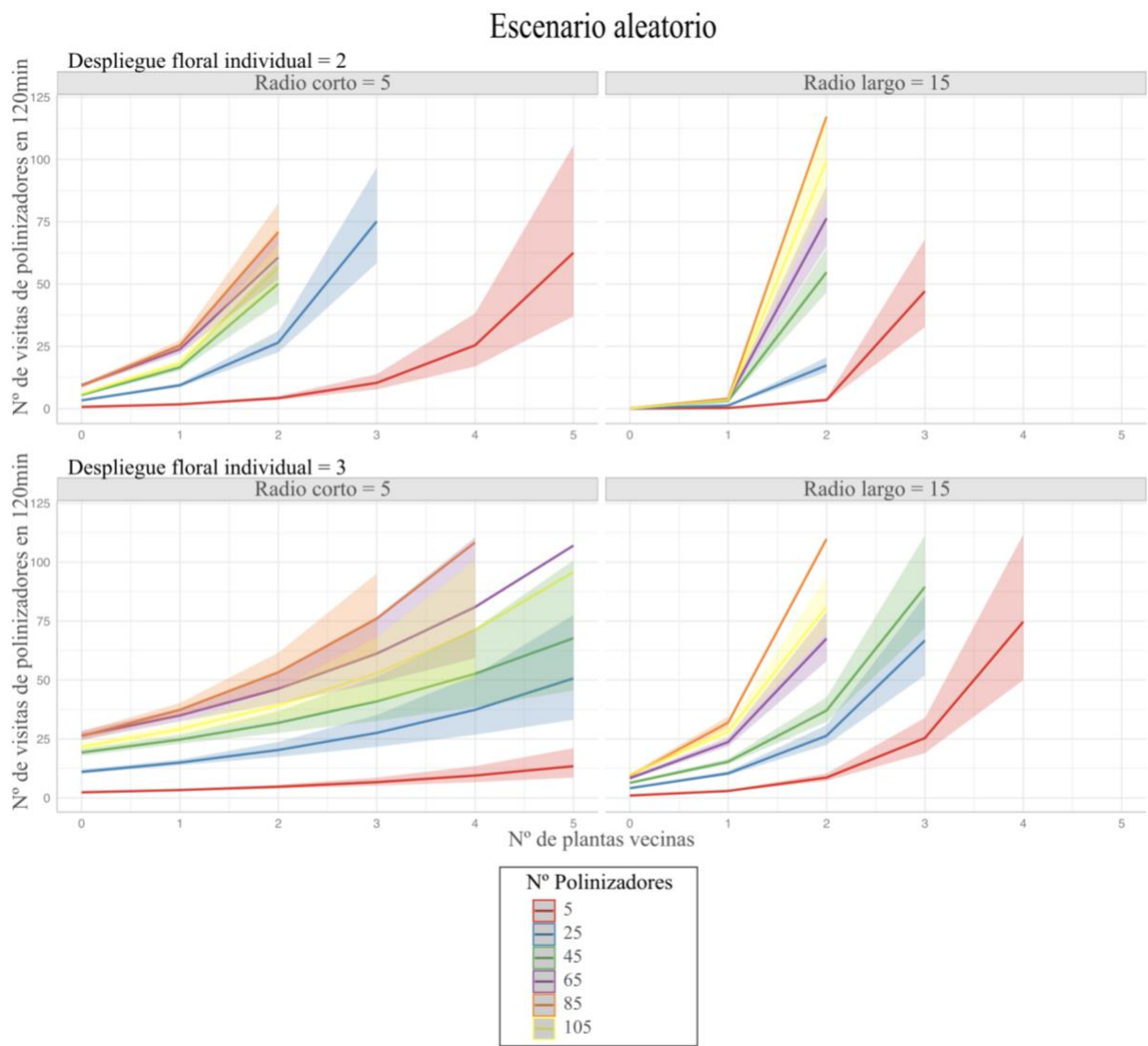


Figura 20. Relación entre el número de visitas de polinizadores en 120 minutos frente al número de plantas vecinas, en el escenario aleatorio con flores de dos tamaños diferentes grandes (3) y pequeñas (2), y polinizadores con radio detección corto (5) y largo (15).

10.2.3 Código del programa

El código que se ha desarrollado para realizar el programa ha sido el siguiente.

```
breed [flowers flower]
```

```
breed [bees bee]
```

```
flowers-own [
```

```
  nectar
```

```
  polen
```

```
  tiempo-relleno
```

```
visitas
```

```
  visitas1
```

```
  visitas2
```

```
tickflower
```

```
]
```

```
bees-own [
```

```
  polen
```

```
  radio-deteccion
```

```
  tiempo-marchar
```

```
  lista
```

```
lista1
```

```
  lista2
```

```
]
```

```
globals [
```

```
num_flowers_total
```

```
]
```

```
patches-own [carga]
```

Creación de agentes y variables de cada agente y los parches (o celdas donde se desarrollan los individuos)

```
.....
```

Escenario Random control para el tamaño

```
.....
```

```
to setup_random_control
```

```
  clear-all
```

```
.....;características de mis parches;.....
```

```
ask patches [
```

```

set pcolor 54
set carga 0
]

;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;características de mis flores;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;

create-flowers num_flowers

ask flowers [
set tickflower 0
set tiempo-relleno 0
set polen 1
setxy random-xcor random-ycor
set shape "flower"
set color 18
set size 2
set nectar 1
set visitas 0
set visitas1 0
set visitas2 0
set pcolor 35
ask neighbors[
    set pcolor 35
]
]

;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;características de mis abejas/ polinizadores;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;

create-bees num_bees

ask bees [
    set lista sentence 0 lista
        set lista remove 0 lista
set tiempo-marchar 0
set radio-deteccion radio_deteccion
set polen 0
setxy random-xcor random-ycor
set shape "bee 2"
set color 45
set size 2

```

```

]
;;;;;;;;;;;;;poner la carga en cada parcela solo haya 2 flores y si se coloca una tercera se vaya a otro parche
con carga menor a 2;;;;;;;;;;;;;
ask patches with [pcolor = 35][set carga 0]
ask flowers [
  set carga 1
if sum [count flowers-here] of flowers-here = 2 [set carga sum [carga] of flowers-here]
if flowers-here != nobody[
  ask flowers-here [
    if sum [carga] of flowers-here > 2 [
      move-to one-of neighbors with [sum [carga] of flowers-here < 2 and pcolor = 35
      set carga 1
    ]
  ]
]
]
reset-ticks
end

```

Escenario Random

```

to setup_random
  clear-all
  ;;;;;;;;;;;;;;características de mi parche;;;;;;;;;;;;;
  ask patches [
    set pcolor 54
    set carga 0
  ]
  ;;;;;;;;;;;;;;características de mis flores;;;;;;;;;;;;;
  create-flowers num_flowers
  ask flowers [
    set tickflower 0
    set tiempo-relleno 0
    set polen 1
  ]
end

```

```

setxy random-xcor random-ycor
set shape "flower"
set color 18
set size ((random 2) + 2)
set nectar 1
set visitas 0
set visitas1 0
set visitas2 0
set pcolor 35
ask neighbors[
    set pcolor 35
]
]

;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;características de mis abejas/ polinizadores;;;;;;;;;;;;;;;;
create-bees num_bees
ask bees [
    set lista sentence 0 lista
        set lista remove 0 lista
set tiempo-marchar 0
set radio-deteccion radio_deteccion
set polen 0
setxy random-xcor random-ycor
set shape "bee 2"
set color 45
set size 2
]

;;;;;;;;;;;;;;;;,poner la carga en cada parcela solo haya 2 flores y si se coloca una tercera se vaya a otro
parche con carga menor a 2;;;;;;;;;;;;;;;;
ask patches with [pcolor = 35][set carga 0]
ask flowers [
    set carga 1
if sum [count flowers-here] of flowers-here = 2 [set carga sum [carga] of flowers-here]
if flowers-here != nobody[
    ask flowers-here [

```

```

if sum [carga] of flowers-here > 2 [
  move-to one-of neighbors with [sum [carga] of flowers-here < 2 and pcolor = 35]
  set carga 1
]
]
]
]
reset-ticks
end

```

.....

Escenario Homogéneo control para el tamaño

.....

```

to setup_homogeneo_control
  clear-all

  .....;características de mis parches;.....

  ask patches [
    set pcolor 54
  ]

  .....;características de mis flores;.....

  set num_flowers_total rows * columns * 5 ;el 5 me indica las flores por isla
  create-flowers num_flowers_total

  .....;para colocar las flores de manera homogénea en mi mundo;.....

  let i 0
  repeat num_flowers_total
  [ ask flower i
    [
      let x-int (world-width / columns)
      let y-int (world-height / rows)
      setxy -1 * max-pxcor + x-int / 2 + (i mod columns * x-int)
        ( max-pycor + (min-pycor / rows) ) - (int (i / columns) * y-int )
    ]
    set i i + 1
  ]
]

```

.....

```
ask flowers [  
  set tickflower 0  
  set tiempo-relleno 0  
  set polen 1  
  set shape "flower"  
  set color 18  
  set size 2  
  set nectar 1  
  set visitas 0  
  set visitas1 0  
  set visitas2 0  
  set pcolor 35  
  ask neighbors [  
    set pcolor 35  
  ]  
]
```

;;;;;;;;;;;;;poner la carga en cada parcela solo haya 2 flores y si se coloca una tercera se vaya a otro
parche con carga menor a 2;;;;;;;;;;;;;

```
ask patches with [pcolor = 35][set carga 0]  
  ask flowers [  
    set carga 1  
    if sum [count flowers-here] of flowers-here = 2 [set carga sum [carga] of flowers-here]  
    if flowers-here != nobody [  
      ask flowers-here [  
        if sum [carga] of flowers-here > 2 [  
          move-to one-of neighbors with [sum [carga] of flowers-here < 2 and pcolor = 35]  
          set carga 1  
        ]  
      ]  
    ]  
  ]  
]
```

.....características de mis abejas/ polinizadores.....

```

create-bees num_bees
ask bees [
  set lista sentence 0 lista
  set lista remove 0 lista
  set tiempo-marchar 0
  set radio-deteccion radio_deteccion
  set polen 0
  setxy random-xcor random-ycor
  set shape "bee 2"
  set color 45
  set size 2
]
reset-ticks
end
.....

Escenario Homogéneo
.....

to setup_homogeneo
clear-all
.....;características de mi parche;.....
ask patches [
  set pcolor 54
]
.....;características de mis flores;.....
set num_flowers_total rows * columns * 5 ;el 5 me indica las flores por isla
create-flowers num_flowers_total
.....;para colocar las flores de manera homogénea en mi mundo;.....
let i 0
repeat num_flowers_total
[ ask flower i
[
  let x-int (world-width / columns)
  let y-int (world-height / rows)
  setxy -1 * max-pxcor + x-int / 2 + (i mod columns * x-int)

```



```

        ( max-pycor + (min-pycor / rows) )- (int (i / columns) * y-int )
    ]
    set i i + 1
]

.....

ask flowers [

    set tickflower 0
    set tiempo-relleno 0
    set polen 1
    set shape "flower"
    set color 18
    set size ((random 2) + 2)
    set nectar 1
    set visitas 0
    set visitas1 0
    set visitas2 0
    set pcolor 35
    ask neighbors[
        set pcolor 35
    ]
]

.....,poner la carga en cada parcela solo haya 2 flores y si se coloca una tercera se vaya a otro
parche con carga menor a 2;.....

ask patches with [pcolor = 35][set carga 0]

ask flowers [

    set carga 1

if sum [count flowers-here] of flowers-here = 2 [set carga sum [carga] of flowers-here]

if flowers-here != nobody[

    ask flowers-here [

        if sum [carga] of flowers-here > 2 [

            move-to one-of neighbors with [sum [carga] of flowers-here < 2 and pcolor = 35]

            set carga 1

        ]

    ]

]

```

```

    ]
  ]
]

;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;características de mis abejas/ polinizadores;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;

create-bees num_bees

ask bees [
  set lista sentence 0 lista
    set lista remove 0 lista
  set tiempo-marchar 0
  set radio-deteccion radio_deteccion
  set polen 0
  setxy random-xcor random-ycor
  set shape "bee 2"
  set color 45
  set size 2
]
reset-ticks
end

;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;
Botón go_homogeneo
;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;

to go_homogeneo
  tick ; 1 tick diremos que equivale a 1 min

  ask bees[
    ifelse any? flowers with [tickflower = 0] with-max[size] in-radius 1.5 [
      let flor-vecina-sin-recordar one-of flowers with-max[size] in-radius 1.5
      move-to flor-vecina-sin-recordar
      ask flor-vecina-sin-recordar [
        if nectar = 0 [ask bees-here [
          cogerpolen
          marchar-parchelejano]]
        if nectar = 1[ask bees-here [comerNectar]]
      ]
    ]
  ]

```

```

]
[move]
]

ask flowers [if nectar = 0 [
    set tiempo-relleno (tiempo-relleno + 1)
    rellenarNectar
]]

]

ask flowers [if (ticks = tickflower)[
let k num_flowers_total
repeat num_bees
[
ask bee k [
let flores-olvidar [who] of flowers with [ticks = tickflower]
repeat sum [count flowers with [ticks = tickflower]] of patches
[set lista remove one-of flowers with [ticks = tickflower] lista]
set k k + 1]

ask flowers with [ticks = tickflower] [set tickflower 0]]] ;se borra de la lista cuando pasan 7 ticks
desde que la visito, la recuerda 7 min
]

ask flowers [if (ticks / (60) = 8760)[die]];mueren al año
end
.....

Botón go_random
.....

to go_random
tick ; 1 tick diremos que equivale a 1 min
ask bees[

ifelse any? flowers with [tickflower = 0] with-max[size] in-radius 1.5 [
let flor-vecina-sin-recordar one-of flowers with-max[size] in-radius 1.5

```

```

move-to flor-vecina-sin-recordar
ask flor-vecina-sin-recordar [
  if nectar = 0 [ask bees-here [
    cogerpolen
    marchar-parchelejano]]
  if nectar = 1[ask bees-here [comerNectar]]
]
]
[move]
]
ask flowers [if nectar = 0 [
  set tiempo-relleno (tiempo-relleno + 1)
  rellenarNectar
]
]

ask flowers [if (ticks = tickflower )[
let k num_flowers
repeat num_bees
[
  ask bee k [
    let flores-olvidar [who] of flowers with [ticks = tickflower]
    repeat sum [ count flowers with [ticks = tickflower]] of patches
    [set lista remove one-of flowers with [ticks = tickflower] lista]
    set k k + 1]
  ask flowers with [ticks = tickflower] [set tickflower 0]]] ;se borra de la lista cuando pasan 7 ticks
desde que la visito, la recuerda 7 min
]
ask flowers [if (ticks / (60) = 8760 )[die]];mueren al año
end

```

.....

Función move

.....

```

to move

```

```

ifelse (any? other flowers in-radius radio-deteccion)
[
  let flor-masflores one-of flowers in-radius radio-deteccion with-max [(sum[count flowers-here]
of neighbors + [count flowers-here] of patch-here)] ; me dice la flor que tiene mas vecinos y mas
plantas en su parche

  let flor-mastamaño one-of flowers in-radius radio-deteccion with-max[(sum[size] of flowers-here
+ sum[[sum [size] of flowers-here] of neighbors] of patch-here)] ; me dice la flor que tiene mayor suma
de tamaños, suma el tamaño de mis vecinos y mis flores en el mismo parche

  set lista1 sentence flor-mastamaño lista1

  set lista1 remove 0 lista1

  set lista2 sentence flor-masflores lista2

  set lista2 remove 0 lista2

  ifelse any? other flowers in-radius radio-deteccion with-max [(sum[count flowers-here] of
neighbors + [count flowers-here] of patch-here)] [

    ifelse member? item 0 lista1 lista [fd 2]

    [

      move-to item 0 lista1 ; se movera a la flor que
tiene mas flores vecinas y mas flores en los marches vecinos

      ask item 0 lista1[
        if nectar = 0[
          cogerpolen
          marchar-parche lejano
        ]
        if nectar = 1 [
          comerNectar
        ]
      ]

      set lista1 remove-item 0 lista1
    ]
  ]

  [

    ifelse member? item 0 lista2 lista [fd 2]

    [

      move-to item 0 lista2 ; se mueve a la flor mas
grande dentro del parche

      ask item 0 lista2[

```

```

        if nectar = 0[
            cogerpolen
            marchar-parchelejano
        ]
        if nectar = 1 [
            comerNectar
        ]
    ]
    set lista2 remove-item 0 lista2
]
]
]
[ fd 2
]
end

```

Función comerNectar

```

to comerNectar
let prey one-of flowers-here ;prey "presa = planta a la que llega la abeja"
if prey != nobody [
ask prey [
    set color red
    if size = 2 [set visitas1 visitas1 + 1]
    if size = 3 [set visitas2 visitas2 + 1]
    set visitas visitas2 + visitas1
    set nectar 0 ; se come el nectar
    set polen 0 ;coge el polen
]

let predator bees-here ;predator abeja que se posa en la flor y coge el polen (coge polen)
ask predator[
    set polen (polen + 1)

```

```

    set lista sentence prey lista
    set lista remove 0 lista
  if member? prey lista
    [ask prey [set tickflower ticks + 7]]
  ]
end

```

.....

Función cogerpolen

.....

```

to cogerpolen
  let prey one-of flowers-here ;prey "presa = planta a la que llega la abeja"
  if prey != nobody [
    ask prey [
      if size = 2 [set visitas1 visitas1 + 1]
      if size = 3 [set visitas2 visitas2 + 1]
      set visitas visitas2 + visitas1
      set polen 0 ;coge el polen
    ]
  ]

  let predator bees-here ;predator abeja que se posa en la flor y coge el polen (coge polen)
  ask predator[
    set polen (polen + 1)
    set lista sentence prey lista
    set lista remove 0 lista
  if member? prey lista
    [ask prey [set tickflower ticks + 7]]
  ]
  ]
end

```

.....

Función marchar-parchelejano

.....

```

to marchar-parchelejano
  ask bees-here[

```

```

set tiempo-marchar tiempo-marchar + 1
if tiempo-marchar = flores-vacias-que-la-abeja-tolera-visitar [
    fd 2
    set tiempo-marchar 0
]
]
end

```

Función rellenarNectar

```

to rellenarNectar
if tiempo-relleno = (25 * 60) [ ;como si se rellenara cada 24 horas desde que es visitada
    set nectar 1
    set color 18
    set tiempo-relleno 0
]
end

```

Código para meter en el terminal y obtener datos experimentales

- Me dice qué flores están en mis parches vecinos: *ask flowers[show [[who] of flowers-here] of neighbors]*
- Me dice qué flor esta en mi parche: *ask flowers[show [who] of flowers-here]*
- Para saber el número de vecinos que tiene cada flor aunque el grafico me lo muestra:
ask flowers [show (sum[count flowers-here] of neighbors + [count flowers-here] of patch-here)]
- Para saber qué visitas tiene cada uno poner *ask flowers [show visitas]* en la consola y te da el listado de todas las flores con sus visitas correspondientes y si escribes *ask flowers [show size = 2]* te da el listado de flores que son pequeñas.